

***PHONOCHORION* UVAROV, 1916 (ORTHOPTERA:
TETTIGONIIDAE) CİNSİNDE TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYA.**

**SPECIATION AND PHYLOGEOGRAPHY OF THE GENUS
PHONOCHORION, UVAROV 1916 (ORTHOPTERA:
TETTIGONIIDAE).**

İSMAİL K. SAĞLAM

Hacettepe Üniversitesi

Lisansüstü Eğitim – Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI İçin Öngördüğü

DOKTORA TEZİ

Olarak hazırlanmıştır

2010

Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürlüğü'ne,

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

Başkan :.....
Prof. Dr. Ayşe BOŞGELMEZ

Üye (Danışman) :.....
Prof. Dr. Selim Süalp ÇAĞLAR

Üye :.....
Prof. Dr. Nurdan ÖZER

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

Üye :.....
Doç. Dr. Hasan SEVGİLİ

ONAY

Bu tez/...../..... tarihinde Enstitü Yönetim Kurulunca kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Adil DENİZLİ
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

Bana Biyolojiyi Sevdiren,
Dilara TUNCA,
Kahraman İPEKDAL,
Anıl SOYUMERT,
ve Sinan KAYNAŞ'a...

PHONOCHORION UVAROV, 1916 (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) CİNSİNDE TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYA.

İSMAIL KUDRET SAĞLAM

ÖZ

Kuaterner dönemindeki buzul döngülerinin Anadolu içerisindeki canlıların taksonomik, fenotipik ve genetik çeşitlilikleri üzerinde önemli etkileri olduğu bilinmektedir. Bu tezin amacı *Phonochorion* cinsinin evrimsel tarihçesini ve cins içerisindeki fenotipik ve genetik farklılaşmayı yönlendiren evrimsel süreçleri ortaya koyarak Doğu Karadeniz bölgesindeki tarihsel dinamiklerin canlı çeşitliliğini arttırmadaki etkilerini araştırmaktır.

Bu doğrultuda *Phonochorion* cinsinin tüm yayılım alanını kapsayacak şekilde 23 populasyon örneklenmiş ve bu populasyonlar üzerinde hem genetik hem de fenotipik analizler yapılmıştır. Genetik analizler Cytb gen bölgesi içerisinde yer alan 515 baz çiftlik bir bölgeden, fenotipik analizler ise 2 ses 15 adet morfolojik karakter üzerinden gerçekleştirilmiştir. Yapılan analizler doğrultusunda *Phonochorion* cinsinde görülen taksonomik, fenotipik ve genetik çeşitlilik örüntüleri ortaya konmuş ve istatistiksel filocoğrafya yöntemleri kullanılarak *Phonochorion* cinsinin evrimsel/ekolojik/tarihsel süreçleri ile ilgili hipotezler doğrudan sınanmıştır.

Yapılan analizler sonucunda *Phonochorion* cinsinin evriminin büyük oranda son buzul dönemi (Pleistosen) ile ilişkili olduğu ve türlerin yayılım alanlarındaki değişikliklerin, populasyon parçalanmalarının ve farklılaşmalarının büyük oranda buzul gelgitlerine dayalı iklimsel ve habitat farklılaşmasından kaynaklandığı belirlenmiştir. Bunun yanında *Phonochorion* cinsi içerisindeki farklılaşmaların ve türleşmelerin birçok farklı evrimsel süreç ile ilişkili olduğu belirlenmiştir. Bu farklılaşmalarda allopatrik yalıtımın, yok olmaların ve populasyon genişlemesi/geri çekilmesi sonucunda kısmen farklılaşmış gen havuzlarının bir araya gelmesinden kaynaklanan mikroevrimsel süreçlerin (pekiştirici seçilimin) rol oynadığı gösterilmiştir.

Anahtar Kelimeler: *Phonochorion*, İstatistiksel Filocoğrafya, Türleşme, Pekiştirici Seçilim, Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması, Filogeni, Cytb gen bölgesi

Danışman: Prof. Dr. Selim Süalp ÇAĞLAR, Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Ekoloji Anabilim Dalı, 06800, Beytepe, Ankara.

SPECIATION AND PHYLOGEOGRAPHY OF THE GENUS *PHONOCHORION*, UVAROV 1916 (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE).

İSMAIL KUDRET SAĞLAM

ABSTRACT

Glacial cycles during the Quaternary, has had an important impact on taxonomic, phenotypic and genetic diversity of organisms within Anatolia. The aim of this thesis is to evaluate the evolutionary history and phenotypic and genetic patterns of diversity within the genus *Phonochorion* and in doing so decipher the effects of historical dynamics of the East Black Sea Region of Turkey on patterns of species diversity.

In accordance with the above goal we sampled 23 populations encompassing the total range of the genus *Phonochorion* and conducted both genetic and phenotypic analyses. Genetic analysis was conducted by extracting a 515 bp region of the cytb gene and phenotypic analysis was conducted on 2 acoustic and 15 morphological characters. Analysis were conducted in order to determine the taxonomic, phenotypic and genetic patterns of diversity within the genus and to evaluate specific hypothesis testing evolutionary/historical/ecological processes leading to the observed patterns of genetic and phenotypic diversity.

Results showed that the evolution of the genus *Phonochorion* was mainly determined by climatic and habitat changes brought on by glacial cycles and that these dynamics had significant effects on species distributions and diversification and on population fragmentation. In addition we determined that the diversification patterns of species within the genus were correlated with several different evolutionary mechanisms. Allopatric isolation, population extinction and population mixing of previously isolated populations leading to micro evolutionary processes such as reinforcement all played a vital part in observed patterns of genetic and phenotypic diversification.

Keywords: *Phonochorion*, Statistical Phylogeography, Speciation, Reinforcement, Reproductive Character Displacement, Phylogeny, Cytb gene region.

Advisor: Prof. Dr. Selim Süalp ÇAĞLAR, Hacettepe University, Faculty of Science, Department of Biology, Ecology Section, 06800, Beytepe, Ankara.

TEŞEKKÜRLER

Tez çalışmasının gerçekleşmesindeki katkılarından dolayı aşağıda adı geçen kişi ve kuruluşlara içtenlikle teşekkür ederim:

Prof. Dr. Selim Süalp ÇAĞLAR (tez danışmanı), tez çalışmasının gerçekleştirilmesi için gerekli maddi ve manevi ortamı hazırlamıştır. Arazi çalışmalarında yardımları bulunmuştur.

Tez izleme komitesi üyeleri (**Prof. Dr. Selahattin SALMAN, Prof. Dr. Bülent ALTEN**) tez çalışmasına yorum ve öneriyle katkıda bulunmuşlardır.

Doç. Dr. Hasan SEVGİLİ, cinsin sistematigi ile ilgili çalışmalarda, morfolojik karakterlerin belirlenmesinde, ses analizlerinin yapılmasında, arazi çalışmalarında ve bilimsel tartışmalarda katkıda bulunmuştur.

Prof. Dr. Zurab MANVELIDZE, Gürcistan arazisini mümkün kılmış ve araç desteğinde bulunmuştur.

Prof. Dr. Vagıf ATAMOV, Dr. Zurab MANVELIDZE ile olan iletişime aracı olmuş ve Gürcistan arazisini mümkün kılmıştır.

Prof. Dr. Bülent ALTEN, Laboratuvar ve malzeme desteğinde bulunmuştur.

Doç. Dr. Hatice MERGEN, DNA izolasyonu ve gen amplifikasyonu çalışmalarında laboratuvar desteğinde bulunmuştur.

Uzm. Hasan ÜNAL, DNA izolasyonu ve gen amplifikasyonu çalışmalarında laboratuvar desteğinde bulunmuştur.

Araş. Gör. Sibel KÜÇÜKYILDIRIM, DNA izolasyonu ve gen çoğaltılması çalışmalarında büyük yardımları olmuştur. Bu çalışmaların titizlikle ve eksiksiz olarak yapılmasını sağlamıştır. Tezi okuyarak düzeltmeler yapılmasını sağlamıştır.

Araş. Gör. Çağaşan KARACAOĞLU, Arazi çalışmalarında büyük yardımları olmuştur.

Arař. Gör. Cem KUYUCU, Arazi alıřmalarında byk yardımları olmuřtur.

Arař. Gör. zge ERİŐŐZ KASAP, Laboratuvar ve malzeme desteęinde bulunmuřtur.

Dr. Aslı BELEN, Laboratuvar ve malzeme desteęinde bulunmuřtur. Tezi okuyarak dzeltmeler yapılmasını saęlamıřtır.

Uzm. Sinan KAYNAŐ, Laboratuvar ve malzeme desteęinde bulunmuřtur.

Dr. M. Mustafa AKINER, Laboratuvar ve malzeme desteęinde bulunmuřtur.

Dr. Utku PERKTAŐ, Filogenetik analizlerde yardımları olmuřtur.

Dr. Hakan GR, Arazi alıřmalarında yardımları olmuřtur.

Tek. Salim ALIŐ, Arazi alıřmalarında yardımları olmuřtur.

Uzm. Yusuf DURMUŐ, Arazi alıřmalarında yardımları olmuřtur.

Engin AęLAR, Arazi alıřmalarında yardımları olmuřtur.

Zekeriya VEZİROęLU ve Doęu Karadeniz Doęa Sporları Kulb (DOKADAK), Arazi alıřmalarında yardımları olmuř ve rehberlik hizmetlerinde bulunmuřlardır.

İdris DUMAN ve Otel Doęa alıřanları, Arazi alıřmalarında mekn ve ara yardımında bulunmuřlardır.

Ailem ve dostlarım, bana vermiř oldukları kesintisiz manevi ve maddi destekten dolayı.

Hacettepe niversitesi, Bilimsel Arařtırmalar Birimi, tez alıřmasına mali destek saęlamıřtır (**Proje No: 0302601012 ve 09 D 03601003**).

İÇİNDEKİLER

ÖZ	i
ABSTRACT	ii
TEŞEKKÜRLER	iii
İÇİNDEKİLER DİZİNİ	v
ŞEKİLLER DİZİNİ	viii
ÇİZELGELER DİZİNİ	xi
SİMGELER VE KISALTMALAR	xiii
1. GİRİŞ	1
2. GENEL BİLGİ	5
2.1. Model Organizma: <i>Phonochorion</i>	5
2.1.1. Türler ve Taksonomik Özellikleri	6
2.1.2. Biyoakustik	10
2.1.3. Dağılım ve Habitat Özellikleri	10
2.1.4. Sistematik ve Genel Değerlendirme	14
2.2. Batı Küçük Kafkaslar Koridoru ve Bölgenin Jeolojik ve <i>Paleoiklimsel</i> <i>Tarihçesi</i>	15
2.3. Buzul Dönemlerinin Farklılaşma Üzerine Etkisi ve Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması	19
2.4. İstatistiksel Filocoğrafya	24
3. YÖNTEM	27
3.1. Arazi Çalışmaları Ve Örnekleme Noktaları	27
3.2. Morfolojik Çalışmalar	27
3.2.1. <i>Kladistik Analiz</i>	27
3.2.2. <i>Erkek Subgenital Plakalarında ve Dişi Ovipozitörlerinde Şekil Değişkenliği</i>	30

3.2.3. Üreme ve Ekolojiye Bağlı Karakter Farklılaşması	33
3.3. Genetik Çalışmalar	34
3.3.1. DNA İzolasyonu ve Gen Bölgesi Çoğaltma (PZR)	34
3.3.2. Genetik Çeşitlilik	37
3.3.3. Filogenetik Analizler	37
3.3.4. Bayesian Tabanlı Filogenetik Analizler ve Farklılaşma Zamanları	38
3.3.5. Haplotip Şebekeleri ve NCA	41
3.3.6. Populasyon Genetik Yapısı	42
3.3.7. Tarihsel Demografi	43
3.3.8. Tarihsel Demografi Altında Farklılaşma Zamanları	46
3.4. Karakter Evrimi Ve Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Tahmini	48
3.4.1. Karakter Evrimi	48
3.4.2. Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Belirlenmesi	51
3.5. Alternatif Tür Ağaçları Altında Cytb Gen Ağacının Uyumu	53
4. BULGULAR	55
4.1. Morfolojik Çalışmalar	55
4.1.1. Kladistik Analiz	55
4.1.2. Erkek Subgenital Plakalarında ve Dişi Ovipozitörlerinde Şekil Değişkenliği	57
4.1.3. Üreme ve Ekolojiye Bağlı Karakter Farklılaşması	60
4.2. Genetik Çalışmalar	64
4.2.1. Genetik Çeşitlilik	64
4.2.2. Filogenetik Analizler	70
4.2.3. Bayesian Tabanlı Filogenetik Analizler ve Farklılaşma Zamanları	74
4.2.4. Haplotip Şebekeleri ve NCA	78
4.2.5. Populasyon Genetik Yapısı	80

4.2.6. Tarihsel Demografi	87
4.2.7. Tarihsel Demografi Altında Farklılaşma Zamanları	91
4.3. Karakter Evrimi Ve Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Tahmini	95
4.3.1. Karakter Evrimi	95
4.3.2. Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Belirlenmesi	104
4.4. Alternatif Tür Ağaçları Altında Cytb Gen Ağacının Uyumu	106
5. TARTIŞMA	112
5.1. Sistemik Değerlendirme	114
5.1.1. Morfoloji Temelli Filogeni	114
5.1.2. Moleküler Filogeni	117
5.1.3. Tamamlanmamış Soy Ayrışması	119
5.2. Phonochorion Cinsi'nin Kökeni ve Alternatif Farklılaşma Modelleri	122
5.2.1. Köken ve Tarihsel Biyocoğrafya	122
5.2.2. Atasal Populasyonların Fenotipik ve Davranışsal Özellikleri	124
5.2.3. Alternatif Farklılaşma Modelleri	125
5.3. Phonochorion Cinsinin Evriminde Buzul Dönemlerinin Etkisi	127
5.4. Phonochorion Cinsindeki Farklılaşmada ÜKF'nin etkisi	131
5.4.1. ÜKF Örüntüsüne İlişkin Kanıtlar	131
5.4.2. ÜKF ve Pekiştirici Seçilim	134
5.5. Sonuç	136
KAYNAKLAR	140
ÖZGEÇMİŞ	159

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 2.1	<i>Phonochorion</i> cinsine ait erkek ve dişi bireyler. A) erkek, <i>Ph. uvarovi</i> ; B) dişi <i>Ph. uvarovi</i>	5
Şekil 2.2	<i>Phonochorion</i> cinsini ayırt etmekte kullanılan erkeklere ilişkin morfolojik karakterler	8
Şekil 2.3	<i>Phonochorion</i> cinsini ayırt etmekte kullanılan dişilere ilişkin morfolojik karakterler	9
Şekil 2.4	<i>Ph. uvarovi</i> (A), <i>Ph. artvinensis</i> (B) ve <i>Ph. satunini</i> (C) erkeklerinin çağrı seslerinin osilografaları.	11
Şekil 2.5	<i>Phonochorion</i> cinsinin ve içerisinde yer alan türlerin dağılımı	12
Şekil 2.6	<i>Phonochorion</i> cinsinin habitat tercihini oluşturan çalı formasyonları. Şekilde <i>Rumex tuberosum</i> formasyonları görülmektedir	13
Şekil 2.7	Kafkasya Biyoçeşitlilik Sıcak Bölgesi	16
Şekil 3.1	<i>Phonochorion</i> cinsinin dağılımı	28
Şekil 3.2	50 milyon zincirli Bayesian MCMC taramasına ait ağaçların ön, ardıl, likelihood, ve coalescent olasılık dağılım eğrileri.	39
Şekil 3.3	50 milyon zincirli Bayesian MCMC taramasına ait ağaçların ön, ardıl, likelihood ve coalescent olasılık dağılımlarının izleri	40
Şekil 3.4	Bayesian MCMC taraması sonucunda <i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki soyların theta ($\theta = 2N_{ef}\mu$) ve üssel büyüme (g) parametrelerine ait ardıl olasılık dağılımları	45
Şekil 3.5	Trees Sifter programının çalışma prensibi	47
Şekil 4.1	Maksimum parsimoni kriteri sonucunda ortaya çıkan filogenetik ağaç	56
Şekil 4.2	Erkek Subgenital Plakalarında İlk Temel Bileşen (TB1) tarafından temsil edilen şekil değişkenliği	58
Şekil 4.3	Dişi Ovipozitörlerin de İlk Temel Bileşen (TB1) tarafından temsil edilen şekil değişkenliği	58
Şekil 4.4	Erkek subgenital plakalarındaki şekil değişkenliğini açıklayan TB1'in taksonlara ait ortalamaları, standart hataları ve %95 güven aralıkları	59

Şekil 4.5	Dişi ovipozitöründeki şekil değişkenliğini açıklayan TB1'in taksonlara ait ortalamaları, standart hataları ve %95 güven aralıkları	60
Şekil 4.6	<i>Ph. uvarovi</i> ve <i>Ph. artvinensis</i> 'deki subgenital plaka şekil değişkenliğini özetleyen TB1 değerlerinin türlere ve dağılım tiplerine göre ortalama değerleri	62
Şekil 4.7	<i>Ph. uvarovi</i> ve <i>Ph. artvinensis</i> 'deki ovipozitör şekil değişkenliğini özetleyen TB1 değerlerinin türlere ve dağılım tiplerine göre ortalama değerleri	63
Şekil 4.8	Özgül haplotiplerin Doğu Karadeniz Bölgesi içerisindeki dağılımı	69
Şekil 4.9	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Neighbor-Joining yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç	71
Şekil 4.10	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Maksimum-Parsinomi yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç	72
Şekil 4.11	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Maksimum-Likelihood yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç.....	73
Şekil 4.12	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Bayesian MCMC yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç	75
Şekil 4.13	<i>Phonochorion</i> cinsinin ve içerisinde yer alan soyların ortalama farklılaşma zamanları ve farklılaşma zamanlarının denk geldiği jeolojik dönemler	77
Şekil 4.14	<i>Phonochorion</i> cinsi için yapılan NCA analizinin sonucunda ortaya çıkan en parsonomik haplotip şebekesi	79
Şekil 4.15	Uzaklığa bağlı genetik izolasyon örüntüsünü özetleyen genetik uzaklık (ikili Fst) değerleri ile coğrafi uzaklık değerlerinin birlikte dağılımı	86
Şekil 4.16	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde yer alan Soy II ve Soy III içerisinde yer alan Ardeşen popülasyonlarına ait cytb haplotipleri arasındaki ikili farklılıkların dağılımı (mismatch distributions).	89
Şekil 4.17	<i>Phonochorion</i> cinsi için demografik model altında simüle edilen gen ağaçlarından elde edilen OAVZ'nin ardıl olasılık dağılım tahmini.	92
Şekil 4.18	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki soylar için demografik model altında simüle edilen gen ağaçlarından elde edilen OAVZ'lerin ardıl olasılık dağılım tahminleri.	93

Şekil 4.19 <i>Phonochorion</i> cinsinin ve içerisinde yer alan soyların demografik tarihçelerini göz önüne alan özet istatistiklerine dayalı approximate estimation yöntemi altında ortalama farklılaşma zamanları ve farklılaşma zamanlarının denk geldiği jeolojik dönemler	94
Şekil 4.20 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki türe özgül haplotipler arasındaki evrimsel ilişkileri özetleyen Bayesian MCMC yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç.....	96
Şekil 4.21 <i>Phonochorion</i> cinsinde erkek metanotal bez yapısının atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini	100
Şekil 4.22 <i>Phonochorion</i> cinsinde erkek subgenital plaka rengi/cağrı ses yapısının atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini.....	101
Şekil 4.23 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde dişi subgenital plakalarındaki atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini.	102
Şekil 4.24 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde erkek subgenital şeklinin atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini.	103
Şekil 4.25 <i>Phonochorion</i> cinsi için yapılan Bayesian dispersal-vicariance analizinin özeti. Her taksonun günümüzdeki coğrafi dağılımı takson isminin önünde yer alan harfler ile belirtilmiştir.	105
Şekil 4.26 <i>Phonochorion</i> cinsinde morfoloji tabanlı kladistik analiz sonucunda ortaya çıkan tür ağacına ait taksonlar ile cytb gen bölgesinden elde edilen gen ağacına ait taksonlar arasındaki ilişki	107
Şekil 4.27 <i>Phonochorion</i> cinsine ait cytb gen ağacı ile Şekil 4.1'deki tür ağacı'nın bağdaştırılması sonucunda ortaya çıkan uzlaştırılmış ağaç. GDK : gen duplikasyonu ve kaybı sayısı; DC : derin coalescence sayısı	108
Şekil 4.28 Şekil 4.1'deki tür ağacı altında nötral coalescence'e göre simüle edilmiş 10,000 gen ağacına ait GDK ve DC değerlerinin dağılımları.	109
Şekil 4.29 <i>Phonochorion</i> cinsine ait alternatif farklılaşma senaryosu	110
Şekil 4.30 İki farklı allopatrik sığınak hipotezini betimleyen tür ağacı altında nötral coalescence'e göre simüle edilmiş 10,000 gen ağacının GDK ve DC değerlerinin dağılımları.	111

ÇİZELGELER DİZİNİ

Çizelge 2.1	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde yer alan türlere ilişkin teşhis karakterleri ve karakter durumları	7
Çizelge 3.1	Çalışma bölgesindeki örneklem noktaları	29
Çizelge 3.2	Kladistik analizlerde kullanılan karakterler, tanımlamalar ve karakter durumları verilmiştir.	31
Çizelge 3.3	Filogenetik analizlerde kullanılan karakter matrisi ve terminal taksonlar	32
Çizelge 3.4	Gen ağaçlarını simüle etmede kullanılan coalescent modellemesi.....	48
Çizelge 3.5	Karakter evriminde kullanılan taksonomik öneme sahip karakterlere ilişkin tanımlamalar ve karakter durum kodları.....	49
Çizelge 3.6	<i>Phonochorion</i> cinsinden örneklenen özgül haplotiplerin biyocoğrafi bölgelere dağılımı ve S-DIVA analizinde haplotiplere ilişkin kullanılan biyocoğrafi kodlar.....	52
Çizelge 4.1	Türün, dağılım tipinin (simpatrik/allopatrik) ve bu iki faktör arasındaki etkileşimin erkek subgenital plaka ve dişi ovipozitörü üzerindeki etkisini özetleyen faktöryel ANOVA çizelgesi	61
Çizelge 4.2	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde mtDNA cytb gen bölgesi sekanslanan 118 bireyden elde edilen özgün haplotipler	65
Çizelge 4.3	Özgül haplotiplerin populasyonlara dağılımları. Haplotiplerin populasyonlar içerisindeki sıklıkları parantez içerisinde verilmiştir	68
Çizelge 4.4	<i>Phonochorion</i> cinsinin ve cins içerisinde yer alan soyların sekans çiftleri arası milyon yılda %2.3 farklılaşma hızı ile kalibre edilmiş moleküler saat ve sabit populasyon büyüklüğü altında hesaplanan ortak ataya varma zamanları.....	76
Çizelge 4.5	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde yer alan soyların ve soylar altındaki populasyonlara ait genetik çeşitlilik indeks değerleri ve nötralite sınamaları	81
Çizelge 4.6	<i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde yer alan soylar ve bunların latındaki populasyonların hiyerarşik moleküler varyans analizi (AMOVA).....	82

Çizelge 4.7 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki soylara ait populasyonlar arası ikili F_{st} değerleri (alt üçgen) ve kuşak başına göç eden birey sayısı (üst üçgen)	83
Çizelge 4.8 <i>Phonochorion</i> populasyonları arasındaki genetik uzaklık (alt üçgen, F_{st}), ve coğrafi uzaklık (üst üçgen, km) matrisleri	84
Çizelge 4.9 <i>Phonochorion</i> populasyonları arasında Çoruh vadisi (alt üçgen) ve dağ adacıklarının (üst üçgen) etkisini özetleyen kategorik veri matrisleri ..	85
Çizelge 4.10 Populasyonlar arası genetik uzaklıkların, coğrafi uzaklık ve doğal dispersal bariyerleri ile olan ilişkisini ortaya koyan mantel ve kısmi mantel sınamaları	86
Çizelge 4.11 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisindeki soylara ve soy içerisindeki alt populasyonlara ait mismatch distribution analizlerinin sonuçları	88
Çizelge 4.12 <i>Phonochorion</i> soylarına ilişkin Bayesian MCMC algoritması sonucu elde edilmiş efektif populasyon büyüklüğü (N_e) ve üssel büyüme (g) parametreleri	90
Çizelge 4.13 <i>Phonochorion</i> cinsi içerisinde ele alınan karakterlerin atasal karakter durumlarının bayesian MCMC tabanlı tahmini. Her bir noda ait karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri verilmiştir.....	99

SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ

%	Yüzde
+	Artı
±	Artı/eksi
μ	Mutasyon oranı
μl	Mikro litre
∞	Sonsuz
A	Adenin
ACCTRAN	Accelerated transformation (Hızlandırılmış Dönüşüm)
AIC	Akaike Information Criterion (Akaike Bilgi Kıstası)
AMOVA	Analysis of Molecular Variance (Moleküler Varyans Analizi)
ANOVA	Analysis of Variance (Varyans Analizi)
bç	Baz çifti
BIC	Bayesian Information Criterion (Bayesian Bilgi Kıstası)
C	Sitozin
CTAB	Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide
Cytb	Sitokrom b
D _{allo}	Allopatri altında euklid uzaklığı
DB	Değişken bölge sayısı
DC	Derin coalescence
D _c	Coğrafi konum istatistiği
D _n	Coğrafi konum istatistiği
DNA	Deoksiribonükleik asit
D _{simp}	Simpatri altında euklid uzaklığı
EFD	Elliptik Fourier Descriptor (Elliptik Fourier Tanımlayıcısı)
EKF	Ekolojik Karakter Farklılaşması

EOT	En Olası Tahmin
EÖB	Efektif Örneklem Büyüklüğü
F	F istatistiği
Fct	Gruplar arası fiksasyon indeksi
Fsc	Grup için popülasyonlar arası fiksasyon indeksi
Fst	Gruplar arası popülasyonlar arası fiksasyon indeksi
g	Üssel büyüme parametresi
G	Guanin
GA	%95 Güven Aralığı
GDK	Toplam gen duplikasyonu ve kaybı
Hap	Haplotip
HÇ	Haplotip çeşitliliği
HKY+G	Gamma parametrelili Hasegawa, Kishino and Yano mutasyon modeli
HPD	Highest Posterior Density Interval (En yüksek ardıl olasılık aralığı)
HS	Haplotip sayısı;
HSD	
I-TDc	Uç-İç soylar arası mesafe istatistiği
I-TDn	Uç-İç soylar arası mesafe istatistiği
KAR	Karakter
km	Kilometre
km ²	Kilometre kare
Kn	Toplam haplotip sayısı
KT	Kareler toplamı;
m	Metre
M = Nm	Popülasyonlar arası kuşak başın göç eden birey sayısı
MCMC	Markov Chain Monte Carlo

MgCl ₂	Magnezyum di Klorür
ML	Maksimum likelihood
mm	Milimetre
mmol	Mili mol
Mn	Toplam mutasyon sayısı
MP	Maksimum-parsinomi
mtDNA	Mitakondriyal DNA
N	Örneklem büyüklüğü
N ₀	Büyüme öncesi populasyon büyüklüğü
N ₁	Büyüme sonrası populasyon büyüklüğü
NCA	Nested Clade Analizi
Nef	Efektif populasyon büyüklüğü
NJ	Neighbour-joining
OAVZ	Ortak Ataya Varma Zamanı
°C	Santigrat derece
örn.	Örnek
P	Tip I hata olasılığı
Pi	Nükleotid uzaklığı
pmol	Pika mol
P _{rand}	Rastgeleleştirme analizi Tip 1 hata olasılığı
PZR	Polimeraz Zincir Reaksiyonu
q	Bir karakter durumundan diğerine geçiş hızı
rg	Raggedness İndeksi
RJHP	Reversible-jump hyperprior
rpm	Rotation per minute (bir dakikadaki döngü sayısı)
S	Polimorfik bölge sayısı

S-DIVA	İstatistiksel Dispersal Varyans Analizi
SH	Standart Hata
SS	Standart Sapma
SSD	Sum of Squared Deviances (varyasyon karelerinin toplamı)
SU	Sekans uzunluğu (baz çifti olarak)
T	Timin
TB1	Birinci Temel Bileşen
TB2	İkinci Temel Bileşen
TBA	Temel Bileşenler Analizi
TBR	Tree-bisection-reconnection
ti/tv	Transisyon/transversiyon
u	Tüm gen bölgesinin mutasyon hızı
ÜKF	Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması
V	Varyans
VB	Varyans Birimleri
χ^2	Ki-Kare
Z	İlgili geçiş hızının, sıfır hız kategorisinden örneklenme yüzdesi
α	Gamma hız parametresi
Δ	Kabul/ret eşik değeri
θ_s	Populasyon mutasyon oranı (genetik çeşitlilik indeksi)
θ_π	Populasyon mutasyon oranı (genetik çeşitlilik indeksi)
τ	Populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresi

1. GİRİŞ

Anadolu'nun Tettigoniidae (Orthoptera) çeşitliliği çok yüksek olup, bunların yarısından fazlası endemiktir. Buna ek olarak subalpin ve alpin kuşaklara özelleşmiş Phaneropterinae ve Pamphaginae gibi taksonlarda endemizm oranı %80'lere kadar varabilmektedir (Çıplak vd., 2002). Bu tespit bizleri, soğuk ortamlara özelleşmiş olan bu soyların nereden geldikleri ve bu soylarda görülen yüksek tür çeşitliliğini tetikleyen mekanizmaların neler oldukları sorularına yönlendirir (Çıplak, 2008).

Önceki bilgilerimiz soğuk ortamlara özelleşmiş taksonların Anadolu'ya kuzeyden (örn., Avrupa ve Kafkasya'dan) giriş yaptıklarını gösterse de (Demirsoy, 2002) son dönemlerde farklı Tettigoniidae cinsleri ile yapılan çalışmalar (örn. Çıplak, 2000 ve 2004a) Anadolu'daki birçok türün yerel faunadan farklılaşarak oluştuğunu ve türleşme süreçleri ile yayılım alanlarındaki değişimlerin Kvarterner iklim değişiklikleri ile ilişkili olduğunu göstermiştir (Çıplak, 2008). Soğuk ortamlara özelleşmiş olan taksonların buzul dönemlerinde (uygun subalpin habitatların genişlemesi ile beraber) daha düşük rakımlara doğru indikleri ve yayılım alanlarını genişlettikleri bilinmektedir. Fakat bu ilerlemeler genellikle buzullar arası dönemlere girilmesi ve havaların ısınması ile beraber durmakta ve bu gibi canlıların dağların yüksek kesimlerindeki daha sınırlı habitatlara doğru geri çekilerek birbirlerinden kısmen izole popülasyonlar oluşturmaları ile sonuçlanmaktadır (Hewitt, 1996 ve 2000). Buzul döngülerine cevap olarak gerçekleştirilen bu genişleme ve geri çekilmeler, hem popülasyon yalıtımı hem de yalıtılmış popülasyonların tekrar karışması için uygun dönemler sağlamaktadır (Jansson and Dynesius, 2002; Carstens and Knowles, 2007a). Belirli bir allopatrik dönem sonrası tekrar bir araya gelen popülasyonlarda "pekiştirme" (reinforcement) gibi evrimsel süreçler, düşük uyumluluğa sahip hibritlere karşı kuvvetli bir seçim oluşturabilir ve bu seçim sonucunda üreme yalıtımına neden olan karakterdeki hızlı farklılaşmanın bir ürünü olarak hızlı evrimleşmeye (türleşmeye) yol açabilir (Schluter, 2000a; Servedio, 2004; Pfennig and Pfennig, 2009). Bu mekanizma eğer yaygın ise Anadolu yarımadası gibi buzul sığınağı olan bölgelerin neden hem genetik hem de taksonomik biyo-çeşitlilik açısından kaynak bölgeler olduğunu açıklayabilir (Çıplak, 2008).

Anadolu içerisindeki dağ sıralarının; buzul sığınak, kuzey-batı/doğu-güney geçiş koridorları ve biyo-çeşitlilik sıcak bölgesi olarak önemini gösteren çalışma sayısı hızla artmaktadır. Bu konu ile ilgili kapsamlı bir özet Çıplak (2008)'de verilmiştir. Toros ve Doğu Anadolu Dağlarının, Anadolu'nun taksonomik çeşitliliğini oluşturmada ve korumada ne gibi katkılar yaptıkları çeşitli çalışmalar ile ortaya konmuştur (örn., Çıplak 2004a; Gündüz et al., 2007). Fakat Kafkasya bölgesinin buzul sığınak olarak önemi (Kikvidze and Ohsawa, 2001; Hewitt, 2004) ile taksonomik çeşitliliğin oluşturulması ve korunmasındaki rolü (Tarkhishvili et al., 2000; Seddon et al., 2002; Babik et al., 2005; Brito, 2005; Deffontaine et al., 2005) birçok çalışmayla ortaya konmuş olmasına rağmen, Kafkasya'daki genel dinamikler ile ülkemizin Doğu Karadeniz Bölgesi arasındaki faunal ilişkiyi gösteren çalışmalar oldukça yetersizdir.

Anadolu'nun Phaneropterinae faunası diğer Orthoptera familyalarında olduğu gibi oldukça iyi bilinmektedir (örn., Bey-Bienko, 1954; Karabağ, 1958; Çıplak vd., 2002; Ünal, 2005; Sevgili et al., 2006). Çoğu Phaneropterinae türleri uzun kanatlara sahip olmalarına rağmen Barbitistini tribüsü körelmiş kanatlara sahip (Heller et al., 2006) ve çoğunluğu yüksek dağ habitatlarına özelleşmiş (Ünal, 2005) tür çeşitliği oldukça yüksek olan bir gruptur. Karadeniz Havzası (Kuzey Türkiye, Kafkasya, Ukrayna ve Doğu Balkanlar) Barbitistini çeşitliliği açısından dünyadaki en önemli bölgelerden biri olup, tribüs içerisindeki ikinci en büyük grup olan *Isophya* cinsinin tür zenginliğinin en yüksek olduğu coğrafi bölgedir (Sevgili, 2004). Doğu Karadeniz bölgesini de içerecek şekilde Kafkasya bölgesi ele alındığında, sadece bu bölge içerisinde 5 farklı cinse ait 37 farklı Barbitistin türünün yer aldığı ve bu türlerden 25'inin endemik olduğu bildirilmiştir (Çıplak vd., 2002).

Bu denli yüksek bir çeşitlilik ve endemizm oldukça şaşırtıcıdır. Çünkü Kafkasya ve Doğu Karadeniz bölgesi jeolojik olarak oldukça yeni bir bölge olup buradaki karalar Pliosen döneminde Tetis Denizi'nden yükselmeye başlamış ve günümüzdeki sucul ve karasal forma ancak Pliosenin sonu ile Pleistosenin başı arasında varılmıştır (Popov et al., 2006). Dolayısıyla burada bulunan faunanın atasal formlarının bu bölgeye ancak Pliosenin sonlarına doğru geldiği varsayılırsa, günümüzdeki çeşitliğe ulaşmak için oldukça hızlı bir evrimleşme süreci geçirdikleri öngörülür.

Birçok Ensifer grubunda hızlı evrimleşmenin (türleşmenin) olduğu belirlenmiştir (Mendelson and Shaw, 2005; Marshall, 2004; Broughton and Harrison, 2003). Fakat farklılaşma hızı Ensifera grubunun tümü için hesaplandığında, bu gruptaki farklılaşma hızının diğer böcek gruplarından önemli derecede farklı olmadığı görülmektedir (Panaram, 2007). Bazı Ensifera taksonlarında görülen bu hızlı evrimleşme ve yüksek tür çeşitliliğinin nedenleri halen büyük oranda bilinmemektedir. Bu konu ile ilgili en çok öne sürülen hipotez bu süreçlerin çağrı sesleri (veya eşeysel iletişimi sağlayan başka özellikler) gibi ikincil üreme karakterleri üzerinden işleyen eşeysel seçim tarafından yönlendirildiğidir (Mendelson and Shaw, 2005; Panaram, 2007). Bu mekanizmanın hem Hawaii çekirgelerindeki hem de kıklid balıklarındaki hızlı evrimleşmeyi oldukça iyi açıkladığı öne sürülmüştür (Schluter, 2000a, Mendelson and Shaw, 2005).

Erkek çağrı sesleri kanalıyla eşeylerin birbirlerini bulmasını sağlayan akustik iletişim sistemleri birçok Tettiigoniidae grubu içerisinde görülmektedir (Otte, 1992). Fakat diğer Tettiigoniidae gruplarından farklı olarak, ses çıkartma özelliği olmayan dişinin ses çıkartan erkeğe yaklaşmasının aksine, Phaneropterinae familyasındaki bazı taksonlarda dişiler akustik olarak erkeklere cevap verebilir (Heller et al., 2004 ve 2006). Erkek ve dişiler arasındaki bu düetlerin tür özgüllüğünü ve eşeysel yalıtım oranını arttırarak Phaneropterinae içerisindeki yüksek tür çeşitliliğini açıklayabileceği öne sürülmüştür (Heller, 2006).

Dolayısıyla Barbitistini tribüsü, yüksek endemizm ve tür çeşitliliğine ve eşeysel seçilimin yönlendirdiği öne sürülen (çağrı sesleri gibi) ikincil üreme karakterlerine sahip olmasından ve dağılım örüntülerinin buzul gelgitlerine bağlı soğuk habitatlara özelleşmiş birçok tür içermesinden dolayı, bazı taksonlarda görülen hızlı evrimleşme olgusunun sınanabilmesi için önemli bir sistem oluşturmaktadır.

Barbitistini tribüsü içerisinde yer alan *Phonochorion* cinsi (Tettiigoniidae: Phaneropterinae) Batı Gürcistan'dan Kuzey Doğu Anadolu'ya kadar uzanan Küçük Kafkas Dağları ve Doğu Karadeniz Dağlarında yayılım gösteren oldukça az bilinen endemik bir gruptur. *Phonochorion* cinsi büyük oranda 1500 metre ve üzerindeki soğuk, nemli ve yağışlı iklim koşulları ile tanımlanabilecek habitatlara özelleşmiş olan *Ph. satunini* Uvarov, 1916 (cinsin tip örneği), *Ph. artvinensis* Bei-

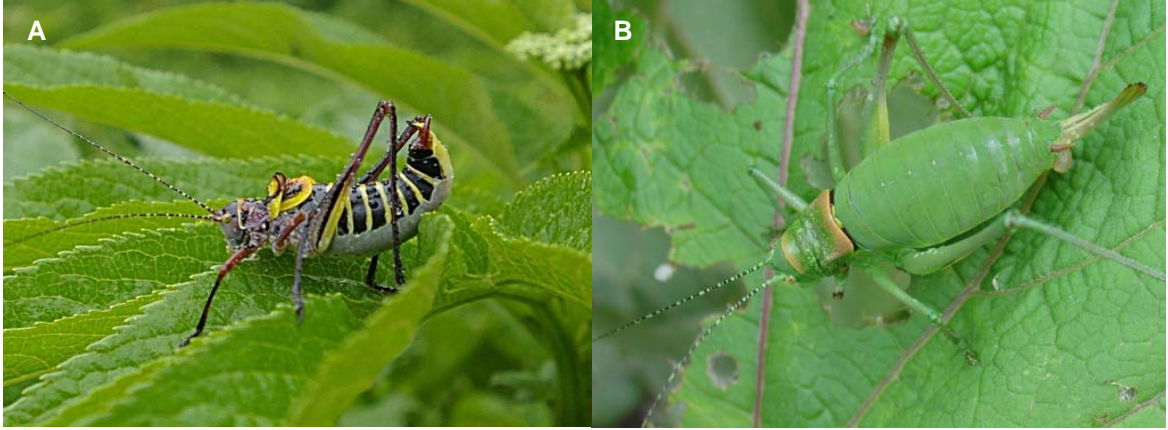
Bienko, 1954 ve *Ph. uvarovi* Karabağ, 1956 türlerinden oluşmaktadır. Bu cinsin habitat özelliklerine ve kısıtlı dağılımına bakarak bu cinsi evrimsel dinamikleri buzul döngülerinden etkilenmiş bir buzul artığı olarak sınıflandırabilmek mümkündür (Sevgili et al., 2010).

Bu tezin amacı Barbitistini tribüsü içerisinde yer alan *Phonchorion* cinsinin evrimsel tarihçesini ve cins içerisindeki fenotipik ve genetik farklılaşmayı yönlendiren evrimsel süreçleri ortaya koyarak Doğu Karadeniz bölgesindeki tarihsel dinamiklerin canlı çeşitliliğini arttırmadaki etkilerini araştırmaktır. Bu amaç doğrultusunda modern filocoğrafi, morfometrik ve populasyon genetik yöntemler kullanılarak Anadolu içerisindeki buzul artıklarının evrimi ile ilgili olarak literatürde öne sürülen: 1) buzul artıkları Anadolu içerisindeki mevcut atasal taksonlardan türemiştir, 2) yayılmaları ve farklılaşmaları buzul gelgitleri tarafından yönlendirilmiştir ve 3) bu canlılarda görülen yüksek çeşitlilik buzul gelgitleri esnasında yaşanan ardışık populasyon yalıtımı/karışımı sonucunda görülen pekiştirici (reinforcing) seçilimin yol açtığı hızlı farklılaşma/türleşmeden ileri gelmektedir, şeklindeki üç temel hipotez sınanmıştır.

2. GENEL BİLGİ

2.1. Model Organizma: Cins *Phonochorion* Uvarov, 1916 (Orthoptera: Tettigoniidae: Barbitistini)

Phonochorion cinsi (Şekil 2.1), Orthoptera takımının Tettigoniidae familyasına ait Phaneropterinae altfamilyasının içinde yer alır ve ülkemizin Doğu Karadeniz Dağları ile Gürcistan'ın Küçük Kafkas Dağlarına endemiktir. Günümüzde *Phonochorion* cinsine ait ilk tanımlanan ve cinsin de tip türü olan *Ph. satunini* Uvarov, 1916 *Ph. artvinensis* Bei-Bienko, 1954 ve en son Karabağ tarafından tanımlanan *Ph. uvarovi* Karabağ, 1956 olmak üzere üç tür bilinmektedir.



Şekil 2.1 *Phonochorion* cinsine ait erkek ve dişi bireyler. A) erkek, *Ph. uvarovi*; B) dişi *Ph. uvarovi*.

Cins üzerine yapılmış ilkin çalışmalar basit taksonomik tanımlamalar ve nokta dağılımlar dışında fazla bir bilgi içermemektedir. Bu çalışmalara baktığımızda *Ph. satunini*'ye ait Tip lokalitesi dışında (SW, Jugum Adzaricum 1959 m, 16 viii 1902) Gürcistan içerisinde başkibir kayıt bulunmamaktadır. ve canlıının biyolojisi ile ilgili bilgilerimiz oldukça kısıtlıdır. Fakat Karabağ (1956), Heller (1990) ve daha sonradan da Ünal (2005) bu türe ait Türkiye'den (İkizdere-Rize ve Yusufeli-Artvin) kayıt vermişlerdir. *Ph. uvarovi* ilkin olarak Karabağ (1956) tarafından İkizdere – Rize'den tanımlanmıştır ve daha sonradan aynı bölgeden Heller (1990) türün varlığına dair kayıt vermiştir. Dolayısıyla bu bulgulara göre *Ph. satunini* türünün Gürcistan'dan Türkiye'nin İkizdere bölgesine kadar yayıldığı ve İkizdere civarlarında ise *Ph. uvarovi* ile simpatrik olarak bulunduğu söylenebilir. Cins içerisinde yer alan üçüncü tür *Ph. artvinensis* ise günümüze kadar sadece bir kere Bei-Bienko (1954) tarafından Yanlızçam Dağları civarında tanımlanmış olup bu

türe ait her hangi başka bir kayıt bulunmamaktadır. En son Salman (1978) Yalnızçam Dağları civarında ve Artvin ili içerisinde yaptığı çalışmada bu türe dair her hangi bir kayıt vermemiştir.

Karabağ (1956)'da cinsin revizyonunu yapmış olmasına rağmen *Ph. artvinensis*'i bu revizyona dâhil etmediği gibi tür anahtarı da tanımlamamıştır. *Ph. satunini* ve *Ph. uvarovi*'nin erkek çağrı sesleri Heller (1990) tarafından kısaca tanımlanmış olmasına rağmen cins ile ilgili sistematik problemler irdelenmemiştir. Dolayısıyla birkaç tane taksonomik tanımlama ve coğrafi kayıt dışında cins ile ilgili herhangi detaylı sistematik veya biyocoğrafi bir çalışma yapılmamıştır. Bunun yanında literatür bilgilerine göre *Ph. artvinensis*'in ilkin taksonomik tanımları hem kısa hem de oldukça yetersizdir ve cins içerisinde yer alan türlerin dağılım alanları üzerine olan bilgilerin doğruluğu şüpheli gözükmemektedir.

Phonochorion cinsi ile ilgili taksonomik, sistematik ve biyocoğrafi problemleri çözebilmek için Sevgili et al., (2010) cins ile ilgili kapsamlı bir revizyon yapmıştır. Bu revizyonun sonucunda türlerin taksonomik tanımlamaları, dağılım ve habitat özellikleri ve cinsin sistematik durumu aşağıda kısaca özetlenmiştir.

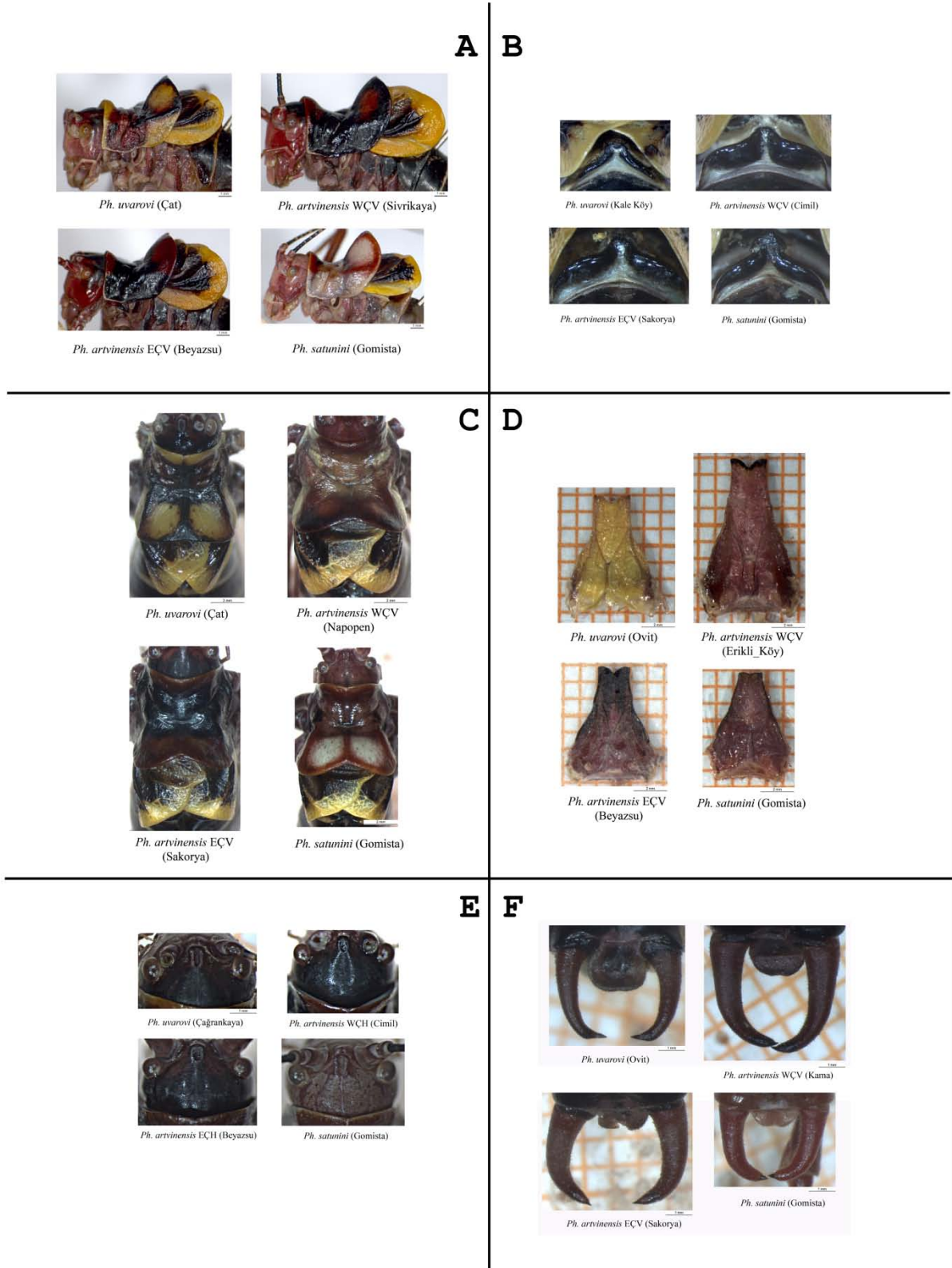
2.1.1. Türler ve Taksonomik Özellikleri

Sevgili et al., (2010)'ın sonuçları, önceki çalışmalarda ortaya konan üç türü büyük oranda doğrulamıştır. Tür teşhislerinde kullanılan karakterler ve bu karaktere ilişkin karakter durumlarının türlere dağılımı Çizelge 2.1'de verilmiştir. Daha detaylı ölçümler ve cins ile ilgili teşhis anahtarı Sevgili et al., (2010)'da verilmiştir.

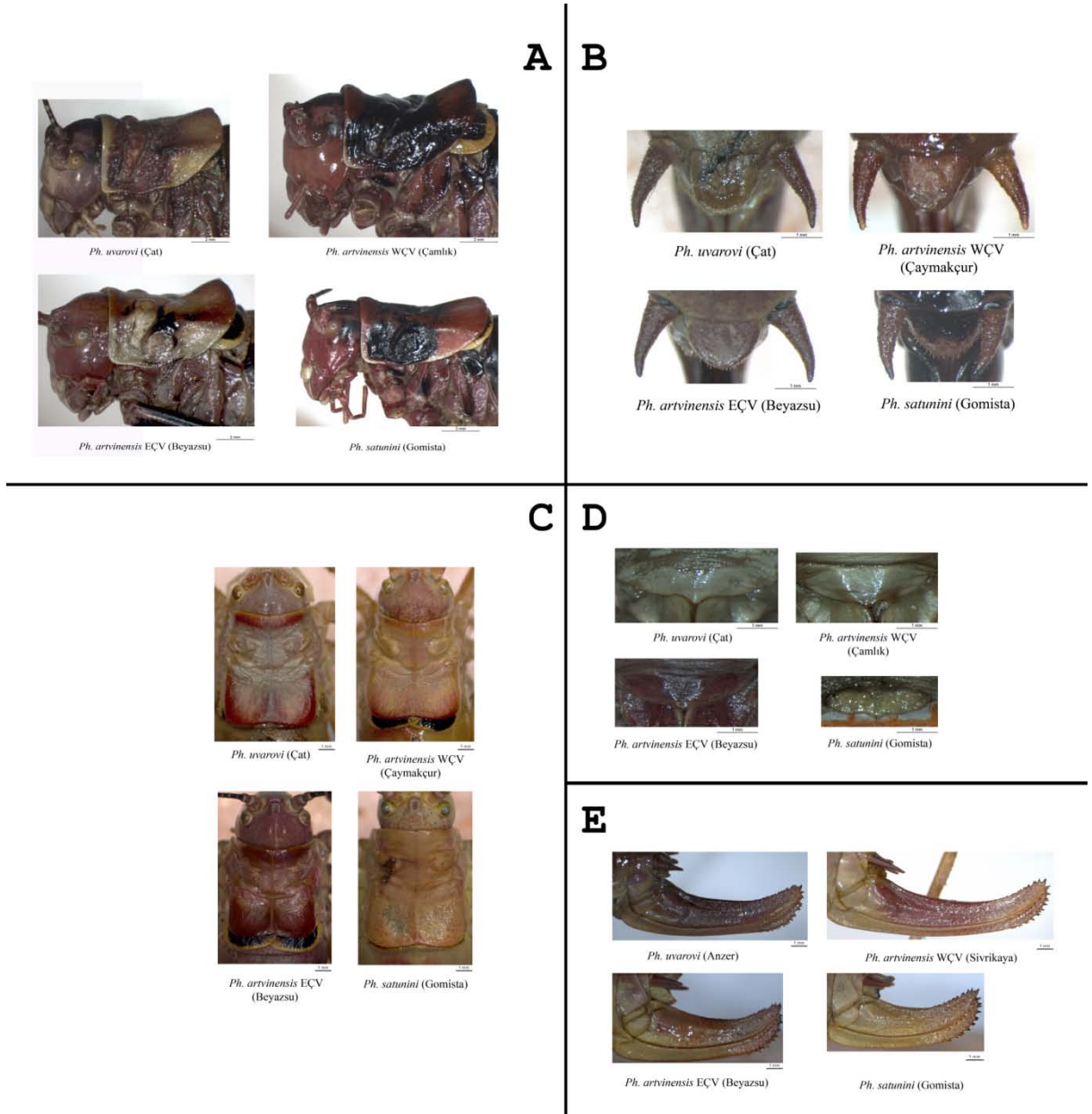
Dış morfolojiye bağlı taksonomik karakterler kullanarak her üç tür rahat bir şekilde tanımlanabilmektedir (Çizelge 2.1, Şekil 2.2 ve 2.3). *Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis*, pronotum, metanotal bez, genel renklenme (erkeklerde) ve erkek subgenital plakasının şekli ve rengi gibi morfolojik karakterler kullanılarak kolayca *Ph. uvarovi*'den ayırt edilebilmektedir. Morfolojik olarak *Ph. satunini*, *Ph. artvinensis*'e oranla *Ph. uvarovi*'ye daha yakındır. Bu iki tür dişi tegmen, dişi subgenital plaka, fastigium, ovipozitör ve erkek serkus karakterleri açısından bir birlerinden fark göstermezken, *Ph. artvinensis* bu karakterler açısından hem *Ph. uvarovi*'den hem de *Ph. satunini*'den oldukça farklıdır (Sevgili et al., 2010).

Çizelge 2.1 *Phonochorion* cinsi içerisinde yer alan türlere ilişkin teşhis karakterleri ve karakter durumları (Sevgili et al., 2010'dan alınmıştır).

KARAKTERLER	TANIMLAMA	<i>Ph. uvarovi</i>	<i>Ph. satunini</i>	<i>Ph. artvinensis</i>	
				Artvin	Rize-Trabzon
Erkek Vücut Rengi	Siyah - sarı	Evet	Hayır (Siyah-Pembemsi)	Hayır (Siyah-Pembemsi)	Hayır (Siyah-Pembemsi)
Pronotum	Yanlarda belirgin tüberküller vardır	Evet	Hayır	Hayır	Hayır
Dişi Tegmen	Tegmina'nın 1/3'ten fazlası pronotum altından görünür	Hayır	Hayır	Evet	Evet
Metanotal Bez	Katlanma ters v şeklinde	Evet	Hayır (Kıvrık parantez şeklinde)	Hayır (Kıvrık parantez şeklinde)	Hayır (Kıvrık parantez şeklinde)
Erkek Subgenital Plaka	Renk açık sarı	Evet	Hayır (pembemsi)	Hayır (pembemsi)	Hayır (pembemsi)
	Apekse doğru paralel uzanır	Evet	Hayır (apekse doğru daralır)	Hayır (apekse doğru daralır)	Hayır (apekse doğru daralır)
	boyun uzunluğu (mm)	1.60-3.00	2.00-2.70	2.10-3.00	3.00-4.30
	genişlik/uzunluk (mm)	3.80-5.40/5.10-8.10	3.70-4.40/5.20-6.20	4.10-5.00/6.00-7.40	4.30-5.50/6.20-8.70
Dişi Subgenital Plaka	Uçta belirgin çıkıntı var	Evet	Evet	Hayır (küt)	Hayır (küt)
	genişlik/uzunluk (mm)	0.40-0.75/2.80-4.00	0.50-0.65/2.35-3.45	0.50-0.85/2.80-3.80	0.40-0.75/2.60-4.00
Fastigium	Dorsal çukur derin, uca kadar uzanır	Evet	Evet	Hayır (sığ, dipte yer alır)	Hayır (sığ, dipte yer alır)
Serkus Genişlik/uzunluk (mm)	Erkek	0.60-0.90/2.90-3.50	0.70-0.80/2.85-3.00	0.80-1.00/3.40-3.80	0.80-1.10/3.50-4.45
	Dişi	0.40-0.60/1.75-2.50	0.41-0.57/1.55-1.86	0.43-0.56/1.84-2.15	0.38-0.56/2.10-2.60
Ovipozitör uzunluğu (mm)		8.50-13.40	8.30-9.80	9.20-11.60	10.20-15.30
Pronotum uzunluğu(mm)	Erkek	3.75-5.00	3.90-4.60	3.90-4.90	3.90-5.50
	Dişi	5.00 -7.10	5.60-6.85	5.00-6.00	5.30-7.00
Arka femur uzunluğu (mm)	Erkek	16.00-20.10	15.10-17.00	16.40-19.30	17.80-21.50
	Dişi	16.80-20.20	17.00-17.90	17.50-19.90	17.20-23.60



Şekil 2.2 *Phonochorion* cinsini ayırt etmekte kullanılan erkeklere ilişkin morfolojik karakterler. A) Yandan pronotum; B) Metanotal bez; C) Dorsalden pronotum + tegmina; D) Ventralden subgenital plaka; E) Dorsalden fastigium; F) Dorsalden sekus + epiprokt. Sevgili et al., (2010)'dan alınmıştır.



Şekil 2.3 *Phonochorion* cinsini ayırt etmekte kullanılan dişilere ilişkin morfolojik karakterler. A) Yandan pronotum; B) Dorsalden serkus + epiprokt; C) Dorsaldan pronotum + tegmina; D) Ventralden subgenital plaka; E) Yandan Ovipozitör. Sevgili et al., (2010)'dan alınmıştır.

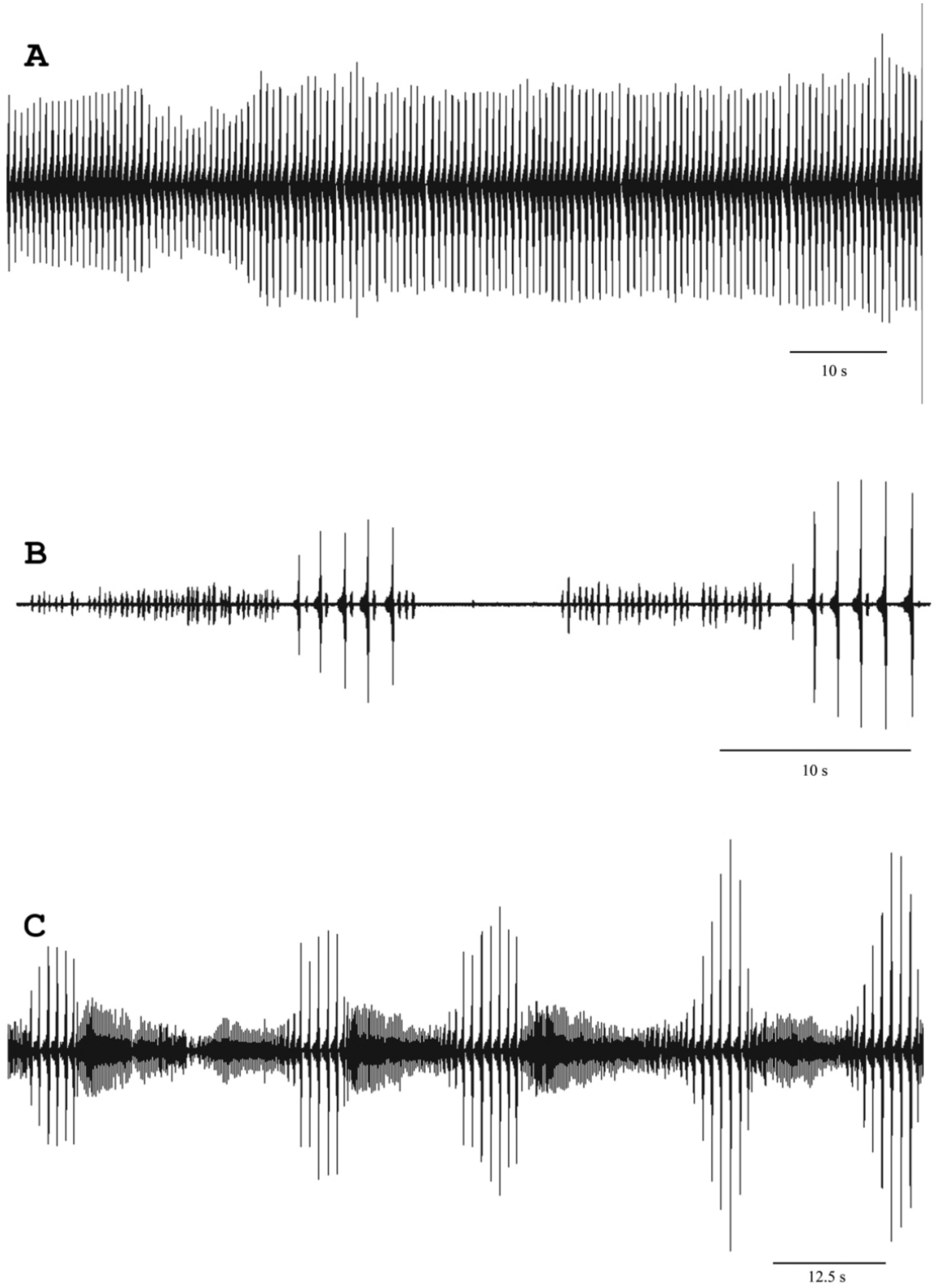
Ph. artvinensis aynı zamanda erkek subgenital plakasının boyun uzunluğu açısından önemli derecede tür içi çeşitlilik göstermektedir (Sevgili et al., 2010). *Ph. artvinensis*'in Artvin bölgesinde bulunan popülasyonları bu karakter açısından *Ph. uvarovi*'den ve *Ph. satunini*'den her hangi bir farklılık göstermezken, *Ph. artvinensis*'in Rize ve Trabzon'da bulunan popülasyonlarında erkek subgenital plakasının boyun kısmı hayli uzamıştır (Şekil 2.2). Fakat bu fark tek başına *Ph. artvinensis* içerisindeki Artvin ve Rize-Trabzon popülasyonlarını iki farklı alt tür olarak sınıflandırmak için yeterli görülmemiştir (Sevgili et al., 2010).

2.1.2. Biyoakustik

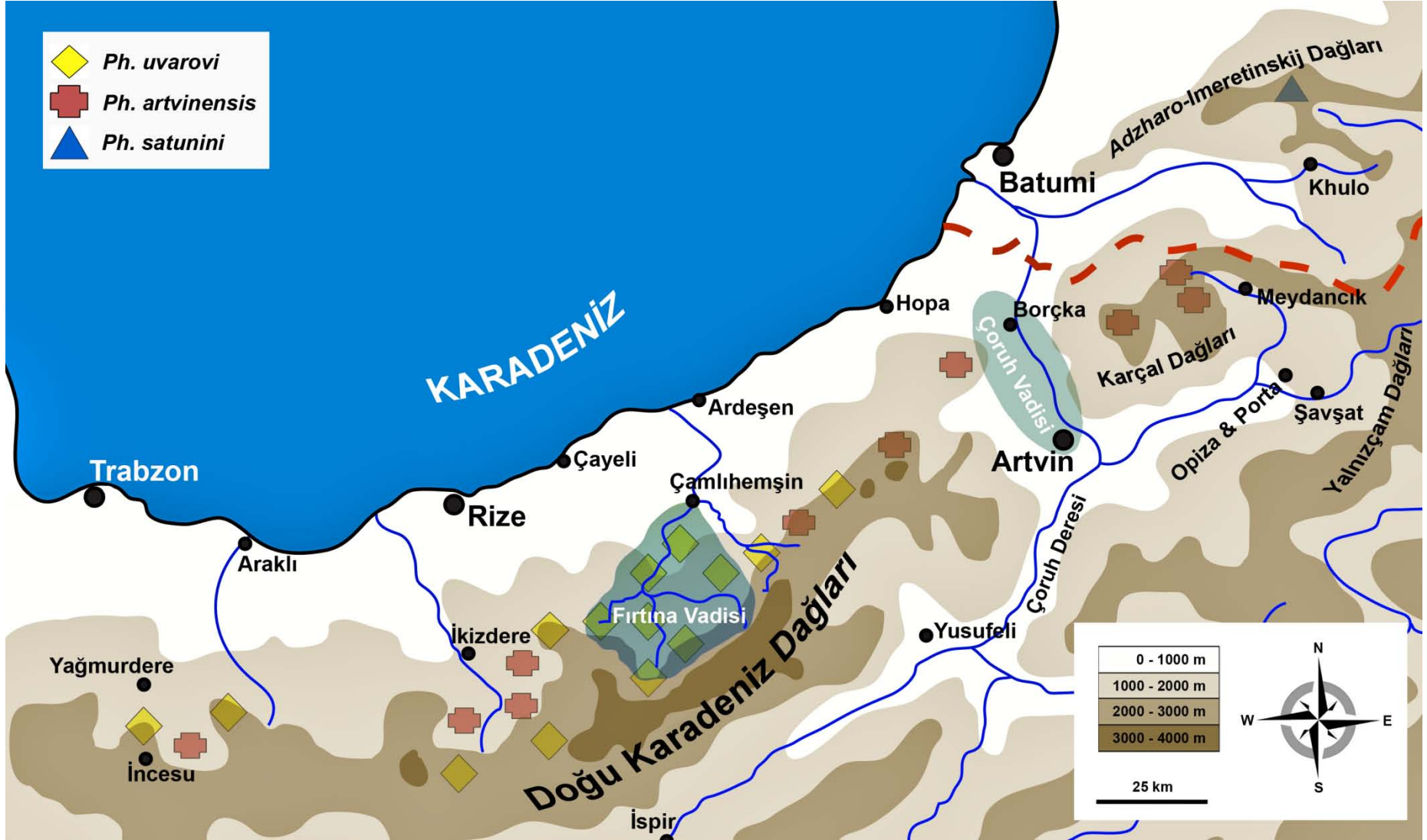
Phonochorion içerisindeki 3 türün erkek çağrı sesleri karşılaştırıldığında *Ph. artvinensis* ve *Ph. satunini*'nin kolaylıkla *Ph. uvarovi*'den ayırt edilebildiği görülmektedir. Her üç türe ait osilogramlar Şekil 2.4'de verilmiştir. Çağrı sesleri incelendiğinde her üç türde de çağrı sesi temel yapısının aynı olduğu ve düzenli aralıklarla tekrarlanan güçlü kreşendo tip hecelerden oluştuğu görülmektedir. Fakat *Ph. uvarovi*'nin aksine *Ph. artvinensis* ve *Ph. satunini*'de bu ana hece grubu hızla ve çok sayıda tekrarlanan minör hecelerden oluşan ikinci bir grup tarafından bölünmektedir (Şekil 2.4). Erkek çağrı sesleri *Ph. uvarovi*'yi diğer iki türden ayırt edebilmemizi sağlasa da, aynı durum *Ph. artvinensis* ile *Ph. satunini* için söylenemez. Bu iki türün erkek çağrı sesleri büyük oranda benzer olup çağrı seslerinin yapıları arasında her hangi önemli bir fark bulunmamaktadır (Sevgili et al., 2010).

2.1.3. Dağılım ve Habitat Özellikleri

Şu ana kadar ki bilgilerimiz *Phonochorion* cinsinin ülkemizin Gümüşhane il sınırları içerisinde bulunan Yağmurdere ilçesinden Gürcistan'ın Khulo bölgesinde bulunan Djvari Mindori yaylasına kadar yayıldığını göstermektedir (Şekil 2.5). Bu alan içerisinde türler, Doğu Karadeniz ve Küçük Kafkas Dağları'nın kuzeye bakan yamaçlarında bulunmakta ve bu dağ sıralarının güney yamaçlarına geçmemektedirler. Habitat olarak büyük oranda 1200 metrenin üstündeki soğuk, nemli ve yağışlı iklim koşullarına sahip alanlarda *Urtica dioica*, *Sambucus nigra* ve *Rumex tuberosum* gibi çalı formasyonlarından oluşan vejetasyon öbeklerini tercih ederler (Şekil 2.6). Orman açıklıklarının etrafındaki çalı formasyonlarına büyük



Şekil 2.4 *Ph. uvarovi* (A), *Ph. artvinensis* (B) ve *Ph. satunini* (C) erkeklerinin çağrı seslerinin osilografaları (Sevgili et al., 2010).



Şekil 2.5 *Phonochorion* cinsinin ve içerisinde yer alan türlerin dağılımı.

oranda özgül olduklarından dolayı parçalı bir dağılım göstermektedirler. Fakat Fırtına Vadisi içerisinde 1000 metreden başlayarak hemen hemen bütün uygun habitatlarda (çalılık, çayır, otluk vs.) bulunarak neredeyse kesintisiz bir populasyon oluştururlar. Fırtına Vadisi ile Yağmurdere ilçesi arasında kalan bölgede ise türler büyük oranda 1400 – 2600 metre arasında kesikli olarak dağılmışlardır. Fırtına Vadisi'nin doğusundan Gürcistan'daki Djvari Mindori yaylasına kadar ise populasyonların dağılımları çok daha kısıtlı olup 1800 metre üstündeki dağ adacıklarında bulunan *Rumex tuberosum*'dan oluşan vejetasyon öbeklerine hapsolmuş durumdadırlar (Sevgili et al., 2010).



Şekil 2.6 *Phonochorion* cinsinin habitat tercihini oluşturan çalı formasyonları. Şekilde *Rumex tuberosum* formasyonları görülmektedir.

Türlerin dağılımları ayrı ayrı değerlendirildiğinde *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis*'in Gümüşhane'nin Yağmurdere ilçesinden Rize'nin Ardeşen ilçesine kadar birlikte yayıldıkları görülebilmektedir (Şekil 2.5). *Ph. uvarovi*'nin dağılım aralığı Rize'nin Ardeşen ilçesi ile son bulmasına rağmen *Ph. artvinensis*'in, *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis*'in birlikte yayıldıkları alanlarda bu iki türün populasyonları birbirlerine karışmadığı ve *Ph. uvarovi* daha çok yükseklerde yer alan habitatlarda bulunurken (1800–2500 m) *Ph. artvinensis*'in ise daha alçak kesimleri (1200-1800 m) tercih ettiği gözlemlenmiştir. *Ph. satunini*'nin dağılımı ise Gürcistan'ın Khulo bölgesi ile sınırlı gibi görünmektedir ve Türkiye içerisine giriş yapmadığı belirlenmiştir (Şekil 2.5). Fakat bu türün Küçük Kafkas Dağları'nın doğuya doğru uzanan kolu üzerinde nereye kadar yayıldığı bilinmemektedir (Sevgili et al., 2010).

Phonochorion cinsinin yayılım alanı içerisinde cinse ait türlerin dispersalini engelleyen en önemli fiziksel bariyer Çoruh Vadisi gibi görünmektedir. Çoruh Vadisi Doğu Karadeniz Dağları ile Karçal Dağlarını birbirinden ayırarak denizden gelen sıcak hava akımlarının güneye (yani dağların arka yamaçlarına) geçebileceği bir koridor sağlamaktadır. Dolayısıyla bu bölgelerin iklimsel özellikleri, tipik Karadeniz iklimi olan yağışlı ve nemli bir özellik taşımak yerine kurak ve sıcak özellikteki karasal iklime daha yakındır. Bu nedenlerden ötürü Çoruh Vadisi cinsin yayılımına engel olan önemli bir iklimsel ve fiziksel bariyer gibi görünmektedir. Eğer bu hipotez doğru ise Çoruh Vadisi *Ph. artvinensis* türünün Artvin popülasyonlarının batıya doğru yayılışını kısıtlarken, Rize popülasyonlarının da doğuya doğru yayılışını sınırlamaktadır. Dolayısıyla Çoruh Vadisini referans aldığımızda *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis*'in Rize - Trabzon popülasyonlarının, *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis*'in Artvin popülasyonlarından allopatrik olarak izole oldukları söylenebilir (Sevgili et al., 2010).

2.1.4. Sistematik ve Genel Değerlendirme

Phonochorion cinsi gerek morfolojik gerekse erkek çağrı sesi özelliklerine dayanarak kolayca Barbitistini tribüsü içerisinde yerleştirilebilir (Heller 1990). Fakat cinsin diğer Barbitistini türleri ile olan sistematik ilişkisi halen belirsizdir. Morfolojik olarak *Phonochorion* türleri *Polysarcus zacharovi* ve *Poecilimon heroicus*-grubu içerisindeki en bazal tür olan *Poecilimon tschorochensis*'e yakındır (Heller et al., 2006; Sevgili et al., 2010). Çağrı sesi bakımından *Phonochorion* türleri ve *P. zacharovi*, *Poecilimon tschorochensis*'den oldukça farklıdır. *Phonochorion* türlerinin ve *P. zacharovi*'nin erkek çağrı seslerindeki karmaşıklığa bakarak (Korsunovskaya, 2008) bu iki grubun *Poecilimon tschorochensis*'e oranla daha türemiş bir ses yapısına sahip olduğu söylenebilir.

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan türlerin sistematik ilişkilerine baktığımızda daha basit çağrı ses yapısına sahip olan *Ph. uvarovi*'nin, daha türemiş (karmaşık) erkek çağrı ses yapısına sahip *Ph. artvinensis* ve *Ph. satunini*'ye oranla bazal tür olduğu görülmektedir (Sevgili et al., 2010). Ayrıca *Ph. uvarovi*'nin morfolojik olarak dış gruplara daha yakın olması bu türün cins içerisindeki bazal durumunu kuvvetlendirmektedir (Sevgili et al., 2010). Bunun yanında *Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis*'in çağrı seslerinin aynı olması, bu iki tür

arasındaki morfolojik farklılaşmanın <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyunun *Ph. uvarovi* soyundan ayrılmasından sonraya denk geldiğini göstermektedir. Biyoakustik ve morfolojik verilere dayanarak *Phonochorion* cinsi içerisindeki türler arasındaki sistematik ilişki [*Ph. uvarovi*, (*Ph. satunini*, (*Ph. artvinensis*)] olarak tanımlanmıştır (Sevgili et al., 2010).

Cins içerisindeki biyoakustik ve morfolojik farklılaşma birlikte değerlendirildiğinde türler arasında bütün karakterler bakımından tam bir farklılaşma olmadığı görülmekle birlikte farklılaşmaların da görece olarak yakın bir tarihe denk geldiği söylenebilmektedir (Sevgili et al., 2010). Daha da önemlisi türler arası ve tür içi farklılaşma örüntülerinin yapısına ve derecesine baktığımızda, hem biyoakustik hem de morfolojik farklılaşmanın yayılım alanı açısından çakışma gösteren gruplar arasında allopatrik olarak izole olmuş gruplara oranla daha yüksek olduğu görülmüştür (Sevgili et al., 2010). Dolayısıyla cins içerisindeki farklılaşma ekolojik özelliklere veya üremeye bağlı karakter farklılaşmasına yol açan evrimsel süreçlerin bir sonucu olabilir.

2.2. Batı Küçük Kafkaslar Koridoru ve Bölgenin Jeolojik ve Paleoklimsel Tarihçesi

Kafkasya bölgesi dünya yüzeyinde bulunan en önemli yirmibeş biyoçeşitlilik sıcak bölgelerinden biridir (McGinley, 2008). Tarihsel olarak Hazar Denizi ile Karadeniz arasında köprü görevi yapmış bu karasal bölge 580,000 km²'lik bir alanı kaplayarak Ermenistan, Azerbeycan, ve Gürcistan'ının tümü ile Rusya Federasyonunun Kuzey Kafkasya, Türkiye'nin kuzey doğu ve İran'ın kuzey batı bölgelerini içermektedir (Şekil 2.7). Neredeyse üç kıtayı birbirine bağlayan bu bölge Büyük Kafkaslar, Küçük Kafkaslar ve Doğu Karadeniz Dağları şeklinde tanımlanabilecek 3 ana dağ zincirinden oluşmaktadır. Bu dağ sıralarının (ve genel anlamda bölgenin) temel orojenezi Pliosen dönemi içerisinde gerçekleşmiş olup, su ve karasal formların günümüzdeki şeklini alması Pliosenin sonu ile Pleistosenin başı (3.5 – 1.8 Milyon yıl) arasında gerçekleşmiştir (Popov et al., 2006). Bölgeyi şekillendiren orojenez faaliyetlerinin göreceli olarak yeni olması bölgenin yer şekilleri çeşitliliğini arttırmakta ve çok sayıda farklı mikro-iklimsel ve vejetatif özelliklere sahip habitatlar içermesine neden olmaktadır. Bu habitat ve yer şekilleri



Şekil 2.7 Kafkasya Biyoçeşitlilik Sıcak Bölgesi.

çeşitliliği, ılıman kuşağa oranla, Kafkasya bölgesindeki tür çeşitliliğinin oldukça yüksek olmasına neden olmuştur. Kafkasya bölgesinde 6,500'ün üstünde bitki (1/3'ü endemik), 153 memeli (1/5'i endemik) , 400'ün üzerinde kuş (4 endemik), 77 sürüngen (22'si endemik), 14 amfibi (4 endemik) ve 200'ün üzerinde balık (1/3'ü endemik) türü içermektedir (McGinley, 2008).

Kafkasya bölgesi içerisindeki en önemli biyoçeşitlilik sıcak bölgelerinden bir tanesini Batı Küçük Kafkaslar Koridoru (2.99 milyon hektar alan) teşkil etmektedir. Bu koridor Küçük Kafkas Dağ silsilesinin batı yakasında yer alır ve kuzey-doğu Türkiye'den Karadeniz sahilini takip ederek güney-batı Gürcistan'a doğru uzanır ve orta Gürcistan'da sonlanır (Şekil 2.7). Koridor içerisindeki dağ silsileleri yaprak döken ormanlardan iğne yapraklı ormanlara, alpin ve sub-alpin çayırlık ve

çalılıklardan dağ steplerine kadar çok sayıda farklı habitat içermektedir. Kafkasya bölgesi içerisindeki en yüksek yağış oranına sahip olan bu koridor aynı zamanda Kolşik Bölge olarak da tanımlanır. Kolşik Bölge son buzul çağında hayvan ve bitkiler için önemli bir sığınak teşkil etmiş ve tersiyer döneminden kalma bitki ve vejetasyon birlikleri de dâhil olmak üzere çok sayıda endemik ve relik tür içermektedir. Son buzul çağında, buzul örtülerinin Asya kıtasının güney kesimlerine ilerlemesinin bir sonucu olarak birçok canlı grubu Anadolu yarımadasına sığınmak zorunda kalmıştır (Demirsoy, 2002). Fakat Anadolu'ya kuzeyden giriş yapan bu canlı grupları, Doğu Karadeniz Dağ sisililerinin bariyer etkisinden dolayı Anadolu yarım adasının tamamına yayılamayarak yerel sığınak formların ortaya çıkmasına neden olmuştur (Tarkhnishvili et al., 2000; Seddon et al., 2002; Çıplak, 2008). Dolayısıyla Kolşik bölge Kafkasya bölgesi içerisindeki en kayda değer biyoçeşitlilik sıcak bölgelerinden biridir (McGinley, 2008).

Kolşik bölgenin kendine özgü faunal ve floral yapısını korumasındaki en büyük etmen Doğu Karadeniz Dağları'nın bariyer etkisidir. Doğu Karadeniz Dağları jeolojik olarak Küçük Kafkas Dağ silsilesinin batı kısmını oluşturmaktadır. Bu dağ sıraları Doğu Karadeniz sahilleri boyunca doğu-batı yönünde kıyıya paralel olarak uzanır ve en yüksek noktasını 3942 metre yüksekliğe kadar çıkan Kaçkar Zirvesi oluşturur. Doğu Karadeniz Dağları önemli bir fiziksel bariyer olmanın yanı sıra bölgedeki iklimsel yapıyı belirleyen en önemli etmenlerden biridir. Kıtasal Kutup Hava Kütleleri, soğuk ve kurak hava akımlarını Sibiryaya üzerinden Anadolu'ya doğru taşır (Akçar and Schlüchter, 2005). Bu hava akımı Karadeniz üzerinden nemli havayı toplar ve Doğu Karadeniz dağlarının Kuzey yamaçlarında yoğunlaşarak, kuvvetli orografik yağmurlara neden olur (Akçar and Schlüchter, 2005; Atalay, 2006). Dolayısıyla bu dağ sıralarının Karadeniz Bölgesinde kıyı ile iç kesimler arasında önemli bir yağış farkının doğmasına neden olmaktadır. Karadeniz kıyı kesimlerinden İç Anadolu'ya doğru gidildikçe yağış miktarında ciddi düşmeler olur (Atalay, 2006; Sarıkaya et al., 2009). Doğu Karadeniz bölgesinde bu yağış miktarındaki düşüş oldukça çarpıcıdır. Yıllık yağış miktarı 2200 mm olan Rize'den 130 km güneydeki Erzurum'a doğru gidildiğinde yağmur miktarında çarpıcı bir düşüş yaşanarak ortalama yağış 400 mm'ye kadar inmektedir (Akçar and Schlüchter, 2005).

Kolçik bölge içerisinde en önemli yer şekillerinden biri de Çoruh Vadisi'dir. Anadolu içerisindeki diğer orojenik dağlar gibi Doğu Karadeniz Dağları da geçmiş zamanlarda görülen süperempozisyon olayları sonucunda nehir ve ırmak yatakları tarafından kesilmişlerdir (Atalay, 1987 ve 2006). Bölge içerisinde bu nehirlerden en büyüğü Çoruh nehridir. Bu nehir Doğu Karadeniz Dağlarını kuzey-güney yönünde keserek Küçük Kafkas Dağlarını Doğu Karadeniz Dağlarından ayıran büyük bir vadinin oluşmasına neden olmuştur (Şekil 2.5). Çoruh Vadisi'nde nehir yatağı ile etrafını saran dağların tepe noktaları arasındaki mesafe neredeyse 3000 metreye varmaktadır (Atalay, 2006). Bu derin vadinin bölgedeki mikro ve makro iklimsel yapının şekillenmesinde büyük etkisi vardır. Yukarıda bahsedildiği gibi Doğu Karadeniz Dağlarının kuzeye bakan yamaçları orojenik yağmurlardan ve düşük solar ışımadan dolayı ılıman tropik ormanlar ve alpin/subalpin habitatlara sahiptirler (Atalay, 2006). Fakat Çoruh vadisi Karadeniz kıyı kesimleri ile Doğu Anadolu bölgesi arasında bir geçit koridoru sağlayarak Sibiryaya üzerinden gelen soğuk ve nemli havanın birikmesini engeller. Nem birikiminin ortadan kalkması ve artan solar ışınımın bir sonucu olarak Çoruh koridoru boyunca nemli - yarı kurak bir iklim ve Akdeniz maki vejetasyonu hakimdir (Atalay, 2006; Zengin et al., 2010).

Her ne kadar buzul dönemleri boyunca Kolçik Bölge'de buzulların etkisi diğer bölgelere oranla daha zayıf olsa da, bu bölge içerisinde yer alan Doğu Karadeniz Dağları ve Küçük Kafkas dağları buzul ve buzullar arası dönemlerde Kuzey Avrupa sıra dağlarına benzer bir şekilde etkilenmişlerdir (Erinç, 1952; Birman 1968; Çiner, 2004; Akçar et al., 2007 ve 2008; Sarıkaya et al., 2009;). Son dönemlerde yapılan çalışmalar Doğu Karadeniz dağlarında Son Buzul Maksimumu'na (SBM) günümüzden yaklaşık 26 ± 1.2 bin yıl önce ulaşıldığı ve etkisinin 18.3 ± 0.9 bin yıl öncesine kadar sürdüğü tespit edilmiştir (Akçar et al., 2007 ve 2008). Bu dönem boyunca buzulların etkisinin yaklaşık olarak 1600 metreye kadar indiği belirtilmiştir (Akçar et al., 2007 ve 2008). Bu rakamlar İç Anadolu'da yer alan Erciyes ve Toroslar'da yer alan Sandıras Dağlarında yapılan çalışmalardan elde edilen sonuçlar ile örtüşmekte (Sarıkaya et al., 2008 ve 2009) ve Alpler, Pireneler ve Orta İspanya Dağlarındaki buzul ilerlemeleri ile de senkronize sonuçlar göstermektedir (Granger et al., 2006; Pallas et al., 2006; Palacios et al., 2007).

Paleo-iklimsel modellemeler Anadolu yarımadasının buzul dönemler içerisinde Kolçik bölge de dahil olmak üzere günümüzden ortalama 7-8°C daha soğuk olduğunu, ve orman ve ağaç habitatlar yerine step ve alpin/subalpin vejetasyonun Anadolu'ya hakim olduğunu göstermiştir (Fontugne et al., 1999; Kuzucuoğlu and Roberts 1998; Sarıkaya et al., 2008). Aynı zamanda bu dönem düşük solar ışınım, sıcaklık azalması, kalıcı bulut örtüsü ve göl yüzeylerinin uzun dönemler boyunca buz ile kaplı olması sonucunda daha düşük nem değerleri ile de karakterize edilir (Fontugne et al., 1999; Akçar et al., 2007). Fakat buzul dönemleri boyunca Anadolu'daki nem seviyeleri ile ilgili tartışmalar halen sürmektedir. Yapılan analizler her ne kadar buzul dönemleri boyunca Anadolu'nun kıyı kesimlerinde nem seviyelerinin günümüzden daha düşük olduğunu belirtse de, Sarıkaya et al., (2008) Anadolu'nun iç kesimlerinde nem seviyelerinin günümüzden daha yüksek olabileceğini öne sürmüştür. Dolayısıyla buzul dönemleri boyunca Anadolu'nun iç ve dış kesimleri arasında kayda değer bir nem gradienti olduğu görülmekte ve buzul dönemlerindeki nem değerlerinin günümüzdekilerden %20 daha az ile %25 daha fazla aralığında değiştiği düşünülmektedir (Sarıkaya et al., 2009).

Yaklaşık 18.3 ± 0.9 bin yıl öncesine geldiğimizde Son Buzul Maksimumu sona ermiş ve havalar tekrar ısınmaya başlamıştır (Akçar et al., 2007). Bu dönem içerisinde hava sıcaklığının günümüzden yaklaşık 4.5 ile 6.5°C daha soğuk olduğu ve nem değerlerinin daha yüksek olduğu belirtilmektedir (Sarıkaya et al., 2009). Havaların ısınması ile dağlardaki buzullar geri çekilmeye ve ormanlık alanlar ise tekrar hızla yayılarak buzullar ve montan vejetasyon tarafından boşaltılan alanları kaplamaya başlamıştır (Fontugne et al., 1999). Buzul dönemleri boyunca hayatta kalan relik habitatların varlığından dolayı ağaç katmanının süksesyonu ilk olarak Anadolu'nun Kuzey ve Güney-Batı dağlarında başladığı ve buradaki orman katmanının ilerlemesinin daha hızlı olduğu düşünülmektedir (Fontugne et al., 1999; Akçar et al., 2007).

2.3. Buzul Dönemlerinin Farklılaşma Üzerine Etkisi ve Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması.

Dünya iklimi Tersiyer ile birlikte sistematik bir soğuma dönemine girmiştir. Bu soğuma eğiliminin bir sonucu olarak günümüzden 2.5 milyon yıl önce kutuplardaki buzulların oluşumu tamamlanmış ve buzul gelgitleri ile karakterize edilen

Kuaterner dönemine girilmiştir (Hewitt, 2000). Kuaterner dönemi içerisinde görülen buzul döngüleri Croll-Milankovitch teorisine göre dünyanın güneş etrafındaki yörüngesinde görülen dönemsel varyasyonların bir sonucudur (Teunter, 2004). Dünyanın güneş etrafındaki yörüngesinin oluşan bu varyasyonlar buzul örtüsünün Kuarternler başından 0.9 Milyon yıl öncesine kadar yaklaşık 41,000 yıllık döngüler şeklinde ilerleyip geri çekilmesine neden olmuştur. Bu tarihten sonra buzul gelgitleri 100,000 yıllık döngüler halinde görülmeye başlanmıştır (Zachos et al., 2001).

Kuarternler dönemi boyunca görülen bu iklimsel değişimlerin sonucu olarak birçok canlı türünün yayılım alanlarında önemli değişiklikler olduğu bilinmektedir (Pielou, 1991; Web and Bartlein, 1992; Hewitt, 1996). Türlerin yayılımlarında ve dağılımlarında gerçekleşen bu zorunlu değişikliklerin, canlıların farklılaşma veya türleşme hızları üzerinde önemli etkileri olduğu düşünülmekle beraber, Pleistosen buzullaşmasının bu süreçleri nasıl yönlendirdiği üzerindeki tartışmalar devam etmektedir (Coope, 1979; Klicka and Zink, 1997; Avise and Walker, 1998; Knowles, 2000 ve 2001; Hewitt, 2008). Son dönemlerde yapılan ve türlerin farklılaşma zamanlarını tahmin etmeye yönelik filogenetik çalışmalardan elde edilen sonuçlar bazı türleşme olaylarının Pleistosen dönemine denk geldiğini gösterirken (Bermingham et al. 1992; Avise and Walker 1998; Knowles and Otte 2000), bazıları ise önceden Pleistosen döneme atfedilmiş olan türleşme süreçlerinin aslında Pleistosen'den çok daha öncelere dayandığını göstermektedir (Cracraft and Prum 1988; Bush 1994; Riddle 1996). Bazı çalışmalar buzul döngülerinin taksonlardaki farklılaşma (türleşme) hızlarını arttırdığını gösterirken (Turgeon et al., 2005; Carstens and Knowles, 2007a; Marshall et al., 2008) bazı çalışmalar son bir milyon yıl içerisinde farklılaşma hızlarının yavaşladığını göstermektedir (Good-Avila et al., 2006; Zink et al., 2004; Zink and Slowinski, 1995). Konu üzerine yapılmış son değerlendirme, Kuaterner dönemin popülasyon farklılaşması ve türleşme hızları açısından aktif bir dönem olduğunu belirtmekle beraber bu dönemin diğer dönemlere oranla türleşme açısından öneminin tartışmalı olduğunu belirtmektedir (Bennet, 2004).

Farklı çalışmalar buzul dönemlerinin canlı farklılaşması üzerine olan etkilerine dair birbirlerine zıt sonuçlar üretmiştir. Bu tartışmalar sırasında sıklıkla gözden kaçan bir konu buzul dönemlerinin etkilerinin ve özelliklerinin, enlem ve

topografyaya göre deđiřtiđidir (Hewitt, 2004). Pleistosen dneminde grlen buzul dngleri zellikle Kuzey Yarıkrede bulunan ılıman kuřak ve boreal trler ve populasyonlar zerinde nemli etkileri olmuřtur. Buzul gelgitleri sonucunda grlen iklimsel ve topođrafik deđiřikler birok habitatın paralanmasına ve populasyonların izole halde kalmasına neden olmuřtur (Winkworth et al., 2005; Vialatte et al., 2008; Galbreath et al., 2009; Stocklin et al., 2009; Thom et al., 2010). Bu sre birok canlının genetik farklılařmasını indkleyerek farklı habitatlara ve iklimsel kořullara adapte olmuř yeni soylar dođurabileceđi gibi birok soyun adapte olamayarak paralanmıř habitatlarda yok olması ile de sonulanabilir.

Dnyanın 40. paralelleri arasında kalan dađlık alanların topođrafyası, iklimsel zellikleri ve buzul gelgitlerinin bunlar zerine etkisi, alpin/subalpin trlerin farklılařması ve trleřmesi zerinde nemli etkiler gsterir (Hewitt, 2004; ıplak, 2008). Yaygın hipoteze gre buzul dnemleri sırasında yksek dađ habitatlarına zelleřmiř trlerin, subalpin ayırlların (veya uygun step vejetasyonun) daha dřk irtifalara dođru ilerlemesinin bir sonucu olarak, ařađı kesimlere dođru yayılım alanlarını arttırdıkları kabul edilir (Hewitt, 1996 ve 2000; Knowles and Richards, 2005). Alpin/subalpin trlerin yayılım alanlarındaki bu artıř byk oranda buzullar arası dnemlere girilmesi ve orman rtsnn hızla geri ilerlemesi sonucunda kesilmiř ve bu canlıların yksek kesimlerdeki alpin/subalpin habitatlara geri ekilerek kısmen yalıtılmıř populasyonlar oluřturmaları ile sonulanmıřtır (Knowles, 2001; DeChaine and Martin, 2005; Knowles et al., 2007). Bir sonraki buzul dneminde, uygun habitatların tekrardan oluřmasına cevap olarak, kısıtlı alpin/subalpin habitatlarda bulunan bu trler tekrardan yayılım alanlarını geniřletme fırsatı bulmuřtur. Bu ikincil geniřlemeler, belirli bir sre boyunca kısmen yalıtılmıř populasyonların tekrar bađlantıya gemesi ile de sonulanmıř olabilir. Dolayısıyla buzul gelgitleri sadece habitat paralanmasına ve populasyon yalıtılmasına deđil, aynı zamanda belirli bir sre boyunca yalıtılmıř populasyonlar arasında yeniden gen akıřına da neden olmaktadır (Jansson and Dynesius, 2002; Carstens and Knowles 2007a).

Belirli bir allopatrik dnem sonrasında kısmen farklılařmıř iki populasyon tekrardan bir araya geldiđinde, dřk uyumlu hibritlere karřı geliřtirilen seilim sonucunda pekiřtirme benzeri sreler hızlı trleřmeye yol aabilir (Schulter,

2000a; Servedio, 2004; Pfennig and Phennig, 2009). Pekiştirme makro-evrimsel bir süreç olan türleşmenin en temel mikroevrimsel süreç olan doğal seçilim tarafından doğrudan yönlendirildiği ender mekanizmalardan biridir (Servedio, 2004).

Pekiştirme kısmen farklılaşmış iki populasyon arasında türleşmenin hızla tamamlanması için uygun bir kapı sunmaktadır. Herhangi iki populasyon veya tür uzun bir süre boyunca birbirlerinden ayrı kalmış (fakat aralarında tam bir yalıtım bariyeri kurulamamış) ise bu populasyonlar (veya türler) tekrardan bir araya geldiklerinde allopatri halinde birikmiş olan farklılaşmalar (adaptasyonlar) populasyonlar arasında değişen derecelerde uyumsuzluklara neden olabilir. Bu uyumsuzluk genellikle kendini hibrit uyumsuzluğu (post-zigotik yalıtım) şeklinde ifade eder (Coyne and Orr, 2004). Dolayısıyla karşı populasyonun üyeleri ile çiftleşen bireyler daha düşük uyumlu yavrular meydana getirecek ve sonuç olarak kendi populasyonuna ait üyeler ile çiftleşen bireylere oranla daha düşük uyumluluğa sahip olacaktır. Bu süreç populasyonlar arası yerine, populasyon içi çiftleşmeyi arttıran karakterlerin evrilmesine neden olacaktır. Prezigotik yalıtım bariyerlerinin hızla kurulması için artan bu baskının bir yan ürünü olarak da türleşme görülebilir (Coyne and Orr, 2004; Servedio, 2004).

Kısmen farklılaşmış iki populasyon arasında prezigotik yalıtım bariyerlerinin tamamlanması, büyük oranda ikincil üreme karakterleri üzerinden gerçekleşen seçilim tarafından yönlendirilir (Pfennig and Pfennig, 2009). Bir araya gelmiş yakın populasyonlarda üreme sinyallerinin birbirlerine karışması hem sinyal iletimini engeller hem de alıcının gelen sinyali çözümüleme etkinliğini azaltır (Gerhardt and Huber, 2002). Bireyler kendi populasyonundan olmayan karşı cinsleri cezbe ederek veya onlarla çiftleşerek; zaman, enerji ve gametlerini boşa harcayabilirler. Dolayısıyla simpatrik populasyonlarda seçilim tür bütünlüğünü ve çiftleşme verimliliğini koruyabilmek için üreme karakterlerinin hızlı farklılaşmasını destekler (Howard, 1993; Noor, 1999; Servedio and Noor, 2003). Bu seçilimin bir sonucu olarak türler, eşeysel sinyaller ve bu sinyaller ile ilgili karakterler açısından simpatri durumunda, allopatriye oranla daha yüksek bir farklılaşma gösterebilirler (Howard 1993). Bu coğrafi örüntü – yani allopatrik populasyonlara oranla simpatrik populasyonların eşeysel sinyaller veya üreme ile ilgili karakterler açısından daha yüksek oranda farklılaşma göstermesi – Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması

(ÜKF) olarak isimlendirilmiştir (Pfennig and Pfennig, 2009). ÜKF'nin pekiştirici seçilimin gerçekleştiğine dair en önemli belirteçlerden bir tanesi olduğu kabul edilmektedir (Pfennig, 2003; Lemmon et al., 2004; Hoskin et al., 2005; Higgie and Blows, 2007).

ÜKF, türler veya populasyonlar arasındaki eşeyssel etkileşimleri zayıflatmaya yönelik karakter evrimini tanımlar ve üreme ile ilişkili karakterler üzerinden ilerler (Pfennig and Pfennig, 2009). ÜKF'nin en önemli varsayımı, populasyonların/türlerin allopatrik alanlara oranla simpatrik bölgelerde daha yüksek miktarda eşeyssel sinyal veya üreme karakter farklılaşması göstermesidir (Pfennig and Pfennig, 2009). Fakat benzer karakter farklılaşma örüntüleri Ekolojik Karakter Farklılaşması (EKF) süreci tarafından da oluşturulabilir (Slatkin, 1980). Karakter farklılaşması EKF'de ÜKF'nin aksine üreme karakterleri üzerinden değil fakat türler/populasyonlar arası rekabeti azaltmaya yarayan özelliklerin evriminden ileri gelir (Schulter, 2000b). Bu iki süreç arasındaki farkı ortaya koymak her zaman çok kolay değildir, çünkü her ikisi de hemen hemen aynı coğrafi örüntüye neden olur ve birbirlerinden bağımsız süreçler olmayıp birbirlerini doğurabilirler (Pfennig and Pfennig, 2009). Dolayısıyla görülen karakter farklılaşma örüntüsünün ÜKF veya EKF kaynaklı olup olmadığını anlamak için her iki süreçle ilgili karakterlerin karşılaştırmalı olarak incelenmesi önem kazanmaktadır.

Çekirgeler, çağrı sesleri gibi, ikincil eşeyssel karakterlere sahip olmalarından ve bu ikincil eşeyssel karakterlerin üreme yalıtımında oynadığı önemli rolden dolayı ÜKF gibi evrimsel süreçlerin sınanması için oldukça uygun modellerdir (Mendelson and Shaw, 2005; Panaram, 2007). Özellikle Anadolu içerisinde alpin/subalpin habitatlara özelleşmiş birçok çekirge türünün bulunması (Çıplak vd., 2002; Ünal, 2005) ve bu türlerin dağılımlarının ve habitat fragmentasyonlarının buzul gelgitleri tarafından belirlenmesi (Çıplak, 2008), pekiştirme gibi hızlı türleşmeye yol açan süreçlerin işlemesi için uygun sistemler sunmaktadır. Eğer bu işaret edilen süreç Anadolu yarımadası içerisinde yaygın olarak görülüyorsa, Anadolu'nun hem taksonomik hem de genetik çeşitlilik açısından neden önemli bir sıcak bölge olduğunu açıklayabilir (Çıplak, 2008).

2.4. İstatistiksel Filocoğrafya

Coğrafyaya bağılı genetik varyasyon örüntülerini, gen ağaçları yoluyla analiz eden bilim dalı olarak tanımlanabilecek (Avice, 1994) filocoğrafya disiplini, çok önemli bir deęişim sürecinden geçmektedir. Bir türün tarihçesi ile ilgili çözümlenmeler artık tarihsel hipotezlerin sınanması ve demografik parametrelerin tahminlenmesi üzerinden gerçekleştirilmektedir (Knowles, 2004). Bu, günümüze kadar gelmiş olan klasik filocoğrafya yöntemlerinden oldukça farklıdır. Klasik filocoğrafya çalışmalarında temel amaç gen ağaçları oluşturmak ve bu gen ağaçlarından yararlanarak genetik varyasyonun coğrafi örüntüsü hakkında yorumlarda bulunmaktır. Buna karşıt istatistiksel filocoğrafya olarak adlandırılan (Knowles and Maddison, 2002; Knowles, 2004) yeni yaklaşımın temel amacı, gen ağaçları oluşturmak deęil, farklı demografik ve biyocoğrafik koşullar ile ilişkili evrimsel parametreleri tahminlemektir. Bunlar içinde deęişken populasyon büyüklüğü, asimetric göç oranları ve farklı populasyon yapılarını içeren modeller olduğu gibi, populasyonların coğrafi yapılanmalarını ve populasyonlar arasındaki tarihi bağlantıları deęerlendiren modeller de mevcuttur. Böylece bir canlı grubunda görülen genetik varyasyon örüntüsünü etkileyebilecek bütün unsurları içeren bir hipotez üretmek ve bu hipotezi istatistiksel olarak sınayabilmek mümkün olmuştur. Görünen örüntüleri tanımlamaktan çok hipotez sınaama üzerine yoğunlaşan bu yeni yaklaşım, verinin analiz edilme yöntemini de deęiştirmiştir. Bu yeni yaklaşımın odak noktası genetik veride (özellikle tarihsel süreç içerisinde) bulunan stokastik varyasyonu göz önüne alması ve oluşturulan hipotezlerin sınanmasının, her çalışmanın başında, o çalışmaya özgü olarak kurulan istatistiksel modeller üzerinden gerçekleştirilmesidir (Knowles, 2004; Rosenberg and Nordborg, 2002).

Kapsamlı bir istatistiksel filocoğrafya çalışması oluşturmak oldukça karmaşık bir süreç olup, düzgün bir çalışmanın kurgulanmasını zorlaştıran iki temel unsur vardır: genetik süreçlerde görülen yüksek stokastisite (Hudson, 1990) ve her türün evrimsel tarihçesi ile bu tarihçeyi etkileyen süreçlerin, farklı ve karmaşık olmasıdır (Knowles and Maddison, 2002). Kullanılan verideki (bu durumda genetik veri) stokastik varyasyonun yüksek olması, tarihsel süreçlerle ilgili tahminlenen parametrelerin (gen akış oranları, populasyon dalgalanmaları, populasyon büyüklükleri vs) güven aralıklarının çok geniş olmasına neden olduğu gibi (Hudson, 1990; Kuhner et al., 1998; Arbogast et al., 2002) bu geniş güven

aralıkları canlının evrimsel tarihçesini açıklayabilmek için sınanan farklı tarihsel hipotezler arasından, istatistiksel olarak seçim yapmamızı da zorlaştırır (Edwards and Beerli, 2000; Pritchard et al., 2000; Beaumont et al., 2002; Knowles and Maddison, 2002).

Bu stokastik varyasyonun yanında, türlerin evrimsel tarihçelerinin karmaşık olduğu kadar çeşitli olması da istatistiksel filocoğrafya çalışmalarının kurgulanmasını zorlaştırır. Populasyonlar evrimsel tarihçeleri boyunca; göç, uzaklığa bağlı yalıtım, populasyonlar arası farklı gen akış dereceleri, darboğazlar ve populasyon dalgalanmaları gibi birçok farklı demografik sürece maruz kaldıkları gibi bu süreçler populasyonların evrimsel tarihçesi boyunca sadece belirli zaman aralıklarında etki etmiş olabilir. (Wakeley and Hey, 1998; Arbogast et al., 2002; Knowles and Maddison, 2002). Bütün bu süreçler oluşturulacak gen ağaçlarını etkileyeceği için sınanan filocoğrafik hipotezler modele hangi parametrelerin dahil edildiğine sıkı sıkıya bağlıdır. Burada önemli olan, oluşturulacak modelin canlının evrimsel tarihçesini doğru bir şekilde yansıtması ve kurulan alternatif hipotezlerin birbirlerinden istatistiksel olarak ayırt edilebilmesinin mümkün olmasıdır (Nielsen and Slatkin, 2000; Rosenborg and Nordborg, 2002; Stephans, 2001; Beaumont et al., 2002).

İstatistiksel filocoğrafya çalışmaları için geliştirilen modellerin kurulumu ile ilgili yukarıda bahsedilen iki temel soruna baktığımızda, kurulacak istatistiksel modellerin her çalışmanın içeriğine ve varılmak istenen sonuçlarına (sorulmak istenilen sorulara) göre araştırmacı tarafından bire bir modellenmesinin gerekliliği ortaya çıkmaktadır. Bu da zorunlu olarak araştırmacının istatistiksel filocoğrafya kapsamında kullanılan istatistiksel modellere büyük oranda hâkim olmasını gerektirir.

İstatistiksel filocoğrafyada kullanılan matematiksel (istatistiksel) modeller, klasik populasyon genetik modellerinin doğal bir uzantısı olan “coalescent” adlı stokastik süreç üzerinden kurulur (Rosenborg and Nordborg, 2002). Veri analiz sistemi olarak coalescent’in birçok uygulama alanı vardır. İstatistiksel filocoğrafya perspektifinden coalescent teorisi; matematiksel modelleme, hipotez sınaması ve veri analizi için simülasyon metodolojisi olarak kullanılır.

Coalescent teorisinin belki de en yaygın kullanımı simülasyon aracı olarak değerlendirilmesidir. Çeşitli modeller altında simüle edilen örnekler, gerçek dünyadan aldığımız veriler ile karşılaştırılarak hipotez sınamalarında kullanılabilir. Örneğin elimizde bulunan bir gen bölgesine ait sekans verisini incelediğimizde beklenenden çok daha farklı bir polimorfizm örüntüsü gözlemlendiğini varsayalım. Bu durumda gözlemlediğimiz örüntünün tarihsel süreçler sonucunda şans eseri oluşan bir örüntü mü, yoksa belirli bir biyolojik sürecin (örneğin seçilim gibi) sonucu mu olduğunu merak edebiliriz. Bu hipotezi sınamak için nötr coalescent modelini kullanarak ilgilendiğimiz faktörü içermeyen (bu durumda seçilim) birçok veri seti simüle ederiz. Son olarak gerçek veriden elde ettiğimiz test istatistiği değerini, simüle edilen veriden elde edilen değer ile karşılaştırırız. Gerçek veri setinde gözlemlenen örüntülerin simüle edilen veri setinde gözlemlenme frekansı çok düşük ise (örneğin "0.05" gibi bir olasılık değerinin altında ise) null hipotezi red ederiz. Dolayısıyla coalescent tabanlı simülasyon modelleri, araştırmacıların çözmek istedikleri probleme ve ellerindeki veriye özgü test istatistikleri geliştirmeleri için vazgeçilmez bir araçtır (Rosenberg and Nordborg, 2002).

Coalescent simülasyonları, araştırmacılara hipotez sınama ve parametre tahminleme yanında belirli bir tarihsel, evrimsel ve demografik sürecin, incelenen veri üzerinde herhangi bir iz bırakıp bırakmayacağı konusunda da bilgi verir. Bu bilgiden yararlanılarak belirli bir hipotezin, eldeki veri yoluyla sınanmasının mümkün olup olmayacağı sorusuna cevap bulunabilir, ortaya atılan hipotezi sınamak için kaç tane bireyin, popülasyonun veya lokusun örneklenmesi gerektiği belirlenebilir. Dolayısıyla coalescent simülasyonları sadece veri analizinde değil aynı zamanda deney kurgusu aşamasında da araştırmacıların kullanımına sunulmuş çok kuvvetli bir metodolojidir (Knowles, 2004).

3. YÖNTEM

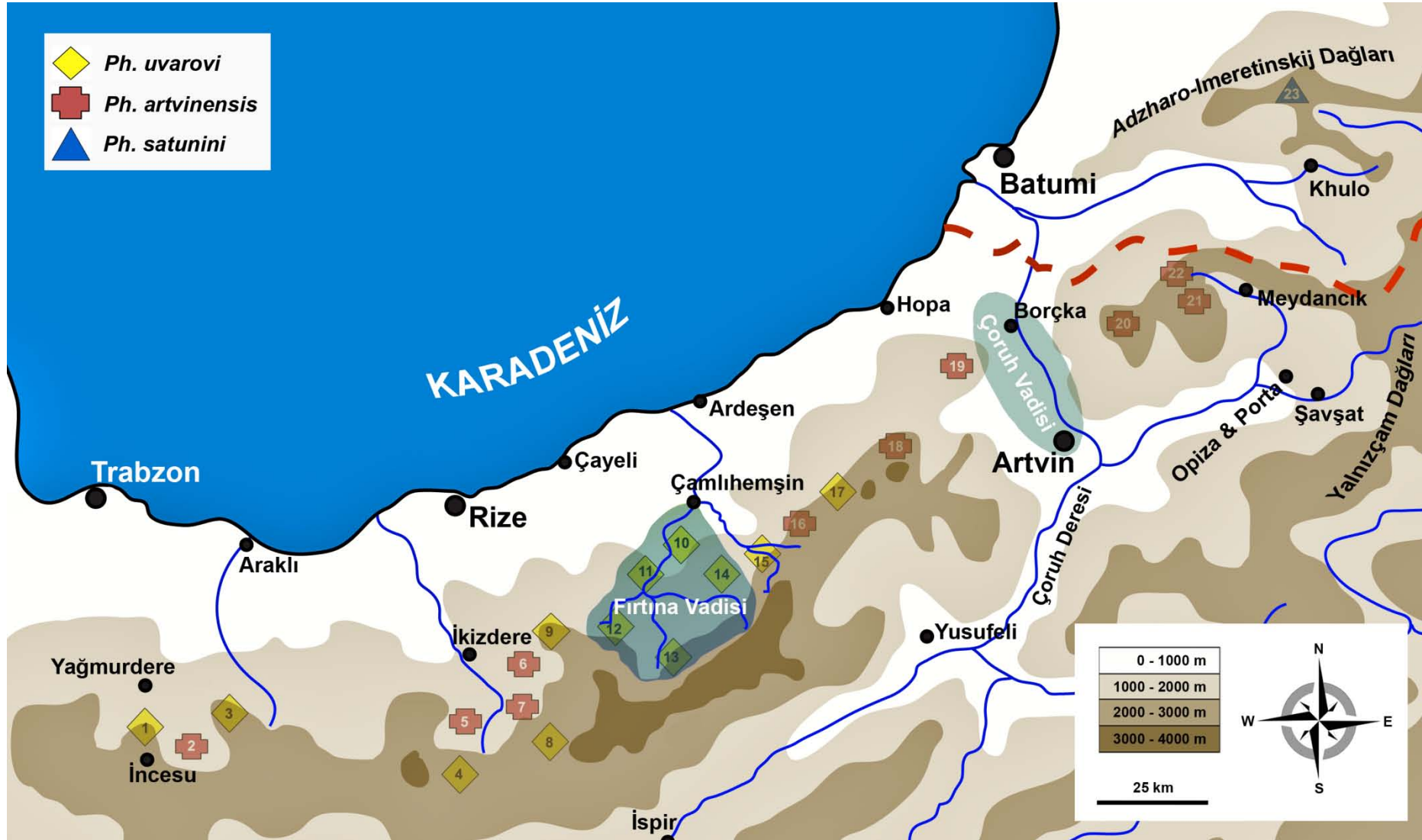
3.1. Arazi Çalışmaları Ve Örnekleme Noktaları

Arazi çalışmaları 2003 – 2008 yılları arasında cinsin nimf ve ergin dönemine denk gelen Haziran, Temmuz ve Ağustos ayları arasında gerçekleştirilmiştir. Örnekleme alanının tamamı yaklaşık 23,342 km² olup Türkiye'nin Trabzon, Rize ve Artvin illeri ile Gürcistan'ın Khulo bölgesini içermektedir (Şekil 3.1). Cins ait türlerin dağılımlarını belirleyebilmek ve örnekleme yapabilmek için çalışma bölgesi içerisinde yaklaşık olarak 300 uygun alan ziyaret edilmiştir. Alanların uygunluğu cins ile ilgili önceki bilgilerimize dayanarak belirlenmiştir. *Phonochorion* türlerinin varlıkları nimflerin veya erginlerin gözlemlenmesi ve karakteristik çağrı seslerinin duyulması ile belirlenmiştir. Herhangi bir bireyin gözlemlenmediği veya çağrı seslerinin duyulmadığı lokaliteler bir sonraki yıl tekrar ziyaret edilmiş, böylece mevsimsel populasyon dalgalanmalarından doğabilecek olası hatalar önlenmeye çalışılmıştır. Örnekler bu alan içerisinden her üç türün de dağılım alanını kapsayacak şekilde 23 farklı lokaliteden toplanmıştır (Çizelge 3.1). Gerek morfolojik gerekse de moleküler çalışmaların tamamı, bu örneklenen 23 populasyon üzerinden gerçekleştirilmiştir. Çalışmalarda kullanılmak üzere her bir bölgeden en az 20 erkek 10 dişi olacak şekilde örnekleme yapılmış ve bu örnekler morfolojik ve moleküler çalışmalarında kullanılmak üzere %96 lık alkol içeren saklama kaplarında depolanmıştır.

3.2. Morfolojik Çalışmalar

3.2.1. Kladistik Analiz

Kladistik analizler 15 morfolojik ve 2 ses karakteri kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Filogenetik analizlerde kullanılan karakterlerin tanımlamaları, kodlamaları ve özellikleri Çizelge 3.2'de verilmiştir. Karakter durumlarının tür içinde de farklılık göstermelerinden dolayı, karakter durumları her populasyon için ayrı ayrı kodlanmış ve filogenetik analizlerde kullanılacak terminal taksonlar her 17 karakter için aynı kodlamaya sahip grupların oluşturulması ile belirlenmiştir (Çizelge 3.3). Bu yöntem sonucunda *Phonochorion* cinsi içerisinde 5 terminal takson belirlenmiştir: *Ph. uvarovi*, *Ph. artvinensis_R* (Rize), *Ph. artvinensis_A* (Artvin) ve *Ph. satunini* (Çizelge 3.3) ile dış grup olarak *Phonochorion* cinsine



Şekil 3.1 *Phonochorion* cinsinin dağılımı. Numaralar Çizelge 3.1'de detayları verilmiş olan popülasyonları temsil etmektedir.

Çizelge 3.1 Çalışma bölgesindeki örneklem noktaları, konumları, yükseklikleri, dağılım tipi ve bu örneklem noktalarında dağılım gösteren türler ile morfolojik analizlerde kullanılan birey sayısı ve populasyonlar verilmiştir. (Parantez içindeki numaralar örneklem noktalarının Şekil 1'deki yerini betimlemektedir).

Yer	Dağılım Tipi	Koordinatlar		Yükseklik (m)	Tür	Morfoloji	
		X	Y			Erkek	Dişi
(1) Yağmurdere Köyü (Gümüşhane)	Simpatrik	40.5890	39.8737	1774	<i>Ph. uvarovi</i>	9	3
(2) Erikli Köyü (Araklı)	Simpatrik	40.5809	39.9427	1802	<i>Ph. artvinensis</i>	18	4
(3) Boğalı Köyü (Araklı)	Simpatrik	40.6146	40.0357	2139	<i>Ph. uvarovi</i>	20	10
(4) Anzer Yaylası (İkizdere)	Simpatrik	40.5916	40.5173	2154	<i>Ph. uvarovi</i>	20	6
(5) Kama Köyü (İkizdere)	Simpatrik	40.6520	40.5460	1432	<i>Ph. artvinensis</i>	9	13
(6) Cimil Yaylası (İkizdere)	Allopatrik	40.7384	40.7421	1855	<i>Ph. artvinensis</i>	16	9
(7) Çamlık Köyü (İkizdere)	Simpatrik	40.7040	40.6608	1484	<i>Ph. artvinensis</i>	16	10
(8) Ovit Geçidi (İkizdere)	Simpatrik	40.6769	40.7086	1857	<i>Ph. uvarovi</i>	20	8
(9) Çağrankaya Yaylası (Çayeli)	Allopatrik	40.8262	40.6464	2226	<i>Ph. uvarovi</i>	20	11
(10) Demirkapi Köyü (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.8949	40.9397	1024	<i>Ph. uvarovi</i>		
(11) Çat Düzlüğü (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.8630	40.9348	1246	<i>Ph. uvarovi</i>	20	10
(12) Verçenek Yaylası (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.7963	40.9081	2028	<i>Ph. uvarovi</i>		
(13) Çiçekli Yaylası (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.7915	40.9574	2285	<i>Ph. uvarovi</i>		
(14) Amlakıt Yaylası (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.8674	41.0828	2461	<i>Ph. uvarovi</i>		
(15) Kavron Yaylası (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.9075	41.1391	1982	<i>Ph. uvarovi</i>	20	6
(16) Çaymakçur Yaylası (Çamlıhemşin)	Allopatrik	40.9136	41.1643	1996	<i>Ph. artvinensis</i>	20	24
(17) Sırt Yaylası (Ardeşen)	Allopatrik	41.0476	41.2216	2346	<i>Ph. uvarovi</i>	18	10
(18) Napopen Yaylası (Arhavi)	Allopatrik	41.1838	41.3541	2171	<i>Ph. artvinensis</i>	19	6
(19) İskebe Yaylası (Artvin)	Allopatrik	41.0744	41.5846	1725	<i>Ph. artvinensis</i>		
(20) Beyazsu Yaylası (Borçka)	Allopatrik	41.3536	41.9533	2316	<i>Ph. artvinensis</i>	20	21
(21) Madenli Köyü (Şavşat)	Allopatrik	41.3816	42.1256	1996	<i>Ph. artvinensis</i>		7
(22) Sakorya Yaylası (Şavşat)	Allopatrik	41.3959	42.1097	2401	<i>Ph. artvinensis</i>	18	10
(23) Djvari Mindori (Gürcistan)	Allopatrik	41.7588	42.1962	2190	<i>Ph. satunini</i>	18	11

sistemik olarak en yakın olduđu kabul edilen *Poecilimon tschorochensis* ve *Polysarcus zacharovi*, seřilmiřtir (Sevgili et al. 2010) Dıř grup taksonlar, oluřturulacak filogenetik aęařların kklendirilmesi amacı ile kullanılmıřtır. Karakter optimizasyonu ACCTRAN ile geręekleřtirilmiř olup kullanılan 17 karakterin 14' (KAR 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17) ikili, 3' (KAR 7, 13, 14) ise oklu karakter durumuna sahiptir. Analize btn morfolojik karakterler sıralanmamıř olarak, ses karakterleri ise (KAR 10, 11) sıralı olarak sokulmuřtur. oklu karakter durumuna sahip taksonlar "polimorfik" olarak ele alınmıřtır. Analizde kullanılan veri matrisi izelge 3.3'te verilmiřtir.

Kladistik analizler Paup 4.0d100 (Swofford, 2003) programı kullanılarak geręekleřtirilmiřtir. Filogenetik aęařlar "maksimum parsinomi" yntemi kullanılarak izilmiřtir. En parsinomik aęařların bulunabilmesi iin Heuristik arama kıstası "tree-bisection-reconnection (TBR) branch-swapping" algoritması ile birlikte kullanılmıřtır (Swofford, 2003).

3.2.2. Erkek Subgenital Plakalarında ve Diři Ovipozitrlerinde řekil Deęiřkenlięi

Trler arasındaki morfolojik farklılıklar hem taksonomik neme sahip olduđu bilinen hem de sırasıyla remeye/ekolojiye baęlı karakter farklılařması gstermesi muhtemel iki karakter olan (1) erkek subgenital plakası ile (2) diři ovipozitr zerinden geręekleřtirilmiřtir. Ovipozitrler ve subgenital plakalar bireylerden disekte edilmiř ve iki boyutlu preparatlar haline getirilmiřtir. Morfolojik alıřmalarda 17 populasyona ait (izelge 3.1) 180 diři ve 301 erkek birey kullanılmıřtır. Btn preparatlar DC-300 dijital kamera sistemine sahip Leica MZ7₅ diseksiyon mikroskobu kullanılarak 0.64 bytme oranında fotoęraflanmıř, 1 mm'ye gre leklendirilmiř ve bilgisayar ortamına aktarılmıřtır.

Karakterlerin řekilleri, dıř hat morfolojisini nicelleřtiren Elliptical Fourier Analizi (Kuhl and Giardina, 1982; Lestrel, 1997; Rohlf, 1990) kullanılarak analiz edilmiřtir. Bu teknik, kendi iinde kapalı bir dıř hat eęrisini, iki boyutlu bir dzleme indirme esasına dayanır. Organların dıř hatlarının izi, aralıksız yerleřtirilen x ve y koordinatları ile izilir. Daha sonra bu koordinatlar harmonik adı verilen sins ve kosins fonksiyonlarına dnřtrlerek, incelenen organların dıř

Çizelge 3.2 Kladistik analizlerde kullanılan karakterler, tanımlamalar ve karakter durumları verilmiştir.

NO	KARAKTER	TANIMLAMALAR	KARAKTER DURUMU	
KAR1	Pronotum	SIRASIZ	Pürüzsüz, yan taraflarda belirgin tüberküller yoktur	0
			Yanlarda belirgin tüberküller vardır	1
KAR2	Dişi Tegmina	SIRASIZ	Tegmina pronotumun altından görünmez veya 1/3'ünden azı görünür.	0
			Tegmina'nın 1/3'ünden fazlası pronotumun altından görünür.	1
KAR3	Metanotal Bez 1	SIRASIZ	Her hangi bir yükselme veya katlanma yoktur.	0
			Bariz bir yükselme veya katlanma vardır.	1
KAR4	Metanotal Bez 2	SIRASIZ	Bariz bir yükselti vardır, katlanma ters V şeklindedir	0
			Bariz bir yükselti vardır, katlanma kıvrık parantez şeklindedir	1
KAR5	Subgenital Plaka Erkek	SIRASIZ	Renk açık sarı	0
			Renk kırmızı-pembemsi	1
KAR6	Subgenital Plaka Erkek	SIRASIZ	Orta kısımda belirgin bir daralma yoktur	0
			Apeks'e doğru paralel uzanır, boyun kısmı uzamamıştır (1.70 - 3.00 mm)	1
			Apeks'e doğru daralarak uzanır, boyun kısmı uzamamıştır (2.00 - 3.00 mm)	2
KAR7	Subgenital Plaka Erkek	SIRALI	Apekte stili yoktur	0
			Apekte stili vardır	1
KAR8	Subgenital Plaka Dişi	SIRALI	Genişlik/Uzunluk hemen hemen eşit	0
			Genişlik uzunluğun iki katından fazla	1
KAR9	Subgenital Plaka Dişi	SIRALI	Apeks'in orta kısmında belirgin çıkıntı var	0
			Apeks'in orta kısmındaki çıkıntı belli belirsiz, küt	1
KAR10	Erkek Çağrı Sesi	SIRALI	Heceler düzensiz	0
			Heceler düzenli	1
KAR11	Erkek Çağrı Sesi	SIRALI	Sadece major hecelerden oluşur	0
			Hem major hem de minor hecelerden oluşur	1
KAR12	Fastigium	SIRASIZ	Anterior'e doğru genişleme var	0
			Anterior'da genişleme yok	1
KAR13	Fastigium	SIRASIZ	Genişlik skapusun yarısının genişliğine eşit veya daha küçük	0
			Genişlik skapusun yarısının genişliğinden daha fazla	1
			Genişlik skapusdan fazla	2
KAR14	Fastigium	SIRASIZ	Dorsalde çukur yoktur	0
			Dorsal çukurun kenarları paralel, uca kadar uzanır, derin	1
			Dorsal çukurun kenarları konkav, tabanda yer alır, sığ	2
KAR15	Erkek Serkus	SIRASIZ	Apikalde tek dişi bulunur	0
			Apikalde iki veya daha fazla dişi bulunur	1
KAR16	Erkek Serkus	SIRASIZ	Apikale doğru daralır	0
			Apikale doğru genişler	1
KAR17	Arka Femur	SIRASIZ	Ventrikalde dişçikler bulunur	0
			Ventrikalde dişçikler bulunmaz	1

Çizelge 3.3 Filogenetik analizlerde kullanılan karakter matrisi ve terminal taksonlar

POPULASYON	KARAKTERLER																	TAKSONLAR
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Sivrikaya	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Cimil	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Erikli-salaros	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Kama	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	<i>Ph. artvinensis_R</i>
Caymakcur	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Napopen	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
İskebe Yaylası	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Beyazsu	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Sakorya	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	<i>Ph. artvinensis_A</i>
Naselgeldi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	
Gomista	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	<i>Ph. satunini</i>
Anzer	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Bogali	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Cagrankaya	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Cat	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	<i>Ph. uvarovi</i>
Kavron	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Ovit	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Sirt Yaylası	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
Yagmurdere	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
DIŞ GRUP 1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	1	0	<i>P. tschorochensis</i>
DIŞ GRUP 2	0	0	0	?	1	0	0	1	0	1	0	1	2	2	1	1	0	<i>P. zacharovi</i>

hat eğrileri nicelleştirilmiş olur. Elde edilen bu dış hatlardan SHAPE (Iwata and Ukai, 2002) paket programı kullanılarak Eliptik Fourier Descriptor (EFD) katsayıları elde edilmiştir (Kuhl and Giardina, 1982, Ferson et al., 1985; Rohlf, 1990). Bu şekilde sayısallaştırılan organ dış hatları, daha sonra aynı düzleme ve boyuta gelecek şekilde çevriler ve ölçeklendirilerek normalleştirilmiştir. Çevirme işlemi için ilk harmonik ve en uzun radyan kriteri temel alınmıştır. Böylece şekil değişkenliği dışında kalan bütün varyasyonlar elenmiştir (Lestrel, 1997). EFD katsayılarının (harmonik başına 4 olacak şekilde toplamda 120 katsayının) varyans-covaryans matrisi, şekil verisini özetlemek ve istatistiksel analizlerde kullanılmaya uygun hale getirilebilmek için Temel Bileşenler Analizine (TBA) sokulmuştur. Elde edilen her bir temel bileşenin, her bir birey için olan skorları (değerleri) toplam şekil varyasyonunun bir parçasını açıklayan bağımsız morfolojik değişkenler olarak algılanabilir (Iwata and Ukai, 2002).

Türler ve populasyonlar arasındaki farklılıklar, Nested ANOVA yöntemi kullanılarak analiz edilmiştir. Bu analizde populasyonlar türler içerisinde yuvalanır. Böylece türler arasındaki morfolojik farklılıklar karşılaştırılırken, populasyona bağlı tür içi varyasyondan dolayı ortaya çıkan değişkenlik elenmiş olur. Analiz esnasında morfolojik olarak önemli farklılıklar gösterdiği için (bakınız sonuçlar) *Ph. artvinensis*'in Artvin'den toplanmış populasyonları *Ph. artvinensis*'in Rize populasyonlarından ayrı bir grup olarak sınıflandırılmıştır. Türler arasındaki ikili karşılaştırmalar Tukey HSD sınavının farklı örnek sayısına sahip grupları karşılaştırmak için modifiye edilmiş formu olan "unequal N HSD post-hoc" sınavı kullanılarak gerçekleştirilmiştir (Winer et al., 1991).

3.2.3. Üreme ve Ekolojiye Bağlı Karakter Farklılaşması

Yayılm alanları kısmen çakışan *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis* arasında erkek subgenital plakaları ve dişi ovipozitörleri açısından tespit edilen morfolojik farklılaşmanın üreme/ekolojiye bağlı karakter farklılaşmasından beklenen örüntüye (eşeyssel sinyallerin veya morfolojik karakterlerin simpatri halinde allopartiye oranla daha yüksek oranda farklılaşmaya) sahip olup olmadığı, faktöryel ANOVA ve randomization sınavları kullanılarak test edilmiştir. Üreme/ekolojiye bağlı karakter farklılaşmasını doğrudan sınavabilmek için *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis* populasyonları simpatrik ve allopatiye olarak sınıflandırılmıştır. Her iki türe ait populasyonların bulunduğu vadi sistemlerinde yer alan populasyonlar simpatrik

olarak sınıflandırılırken, sadece tek bir türe ait populasyonlar içeren vadi sistemlerinde yer alan populasyonlar allopatrik olarak sınıflandırılmıştır (detaylar için bakınız Çizelge 3.1). Dolayısıyla bu çalışma kapsamında simpatri oldukça gevşek tanımlanarak bire bir simpatri halinde olmaktan çok aynı vadi sistemini paylaşma şeklinde betimlenmiştir.

Sınıflandırma işlemi takiben üremeye/ekolojiye bağlı karakter farklılaşması ilkin faktöryel ANOVA yöntemi ile sınınanmıştır. Bu analizde erkek subgenital plakaları ve dişi ovipozitörleri bağımlı değişken, tür, dağılım tipi (allopatri/simpatri) ise bağımsız faktörler olarak ele alınmıştır. Analizde aynı zamanda **tür x dağılım tipi** etkileşiminin erkek subgenital plaka/dişi ovipozitör şekil değişkenliği üzerindeki etkisi de sınınanmıştır. Eğer üremeye/ekolojiye bağlı bir karakter farklılaşması varsa bu etkileşim teriminin istatistiksel olarak anlamlı çıkması beklenmektedir.

Üremeye/ekolojiye bağlı karakter farklılaşmasından beklenen örüntü'nün *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis* populasyonları arasında görülüp görülmediği ikinci olarak randomization sınamaları kullanılarak test edilmiştir. Bu sınamada her iki türe ait simpatrik populasyonlar rastgele olarak birbirleri ile eşleştirilmiş ve bu populasyonlar arasında görülen morfolojik farkın derecesi (TB1 puanları arasındaki öklid uzaklığı) rastgele birbirleriyle eşleştirilmiş allopatrik populasyonlar arası görülen farklılaşma derecesi ile karşılaştırılmıştır. Test istatistiği olarak $D_{simp} - D_{allo}$ (D_{simp} : simpatri durumunda türler arası ortalama farklılaşma derecesi; D_{allo} : allopatri durumunda türler arası ortalama farklılaşma derecesi) belirlenmiştir. Elde edilen değer istatistiksel olarak anlamlılığı "rastgeleleştirme (randomization) sınaması" (Roff, 2006) yoluyla hesaplanmıştır. Bu yöntemde bireyler tekrardan örneklenerek rastgele olarak "tür-dağılım tipi sınıfları"na dağıtılırlar ve test istatistiği bu yeni örneklem için tekrardan hesaplanır. Bu işlem 999 defa tekrarlanır ve elde edilen 999 değer arasında gözlemlenen değerden (yani orjinal veriden elde edilen $D_{simp} - D_{allo}$ değerinden) daha yüksek bir farkın görülme olasılığı anlamlılık derecesi olarak belirlenir (P_{rand}).

3.3. Genetik Çalışmalar

3.3.1. DNA İzolasyonu ve Gen Bölgesi Çoğaltma (PZR)

Çalışma kapsamında her istasyondan seçilen 6 erkek bireyden DNA izolasyonu gerçekleştirilmiştir. DNA izolasyon protokolü Subramanian and

Mohankumar, (2006)'dan alınarak modifiye edilmiş bir CTAB DNA izolasyon protokolü olup basamaklar halinde aşağıda verilmiştir:

- Hayvanların bacaklarının femur bölgesi 2xTE tamponu içerisinde homojenize edildikten sonra, homojenize dokular 13000 rpm hızda 3 dakika santrifüj edilerek çökertilmiştir. Bu işlem 2 kere tekrarlanmıştır.
- Peletin üzerine daha önceden 65°C'a kadar ısıtılmış olan CTAB tamponu 600µl hacimde eklenmiştir. CTAB tamponu:5xTE (pH:8) ve 1,4M NaCl içerisinde %2 CTAB (Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide / hexyldecyltrimethylammonium bromide) ve %0,2 β-mercaptoethanol içerir.
- 65°C'da 2 saat inkübe edilen örneklere 800µl hacimde kloroform:izoamil alkol (24:1) katılıp alt üst edilerek muamele edilmiştir.
- 13000 rpm'da 3 dakika santrifüj sonrasında süpernatant aradaki protein katmanını içermeyecek şekilde dikkatlice temiz bir ependorf tüpe aktarılmıştır.
- Örneklerin üzerine 700µl hacimde kloroform eklenmiş ve alt üst edilerek muamele edilmiştir.
- 13000 rpm'da 3 dakika santrifüj sonrasında süpernatant aradaki protein katmanını içermeyecek şekilde dikkatlice temiz bir ependorf tüpe aktarılmıştır
- DNA içeren sulu faz iki katı hacimde soğuk (-20°C) izopropanol (2-propanol) ile çökertilmiş ve gece boyu -20°C'de saklandıktan sonra, 13000 rpm'de 3 dakika santrifüj edilerek DNA peletler halinde alkolden uzaklaştırılmıştır.
- DNA peletlerin tekrardan soğuk (-20°C) izopropanol (2-propanol) ile yıkanmış ve 13000 rpm'de 15 dakika santrifüj edilerek DNA peletler halinde alkolden uzaklaştırılmıştır.

DNA peletleri kurutma işleminin ardından 50µl steril deiyonize su içerisinde çözülmüş ve gen bölgesi çoğaltma (PZR) işlemine kadar + 4°C'de saklanmıştır.

Çalışma kapsamında hem populasyonlar arası hem de yakın türler arasındaki filogenetik analizler için uygun olduğu bilinen mtDNA içerisinde Cytb gen bölgesinin yaklaşık 658 baz çiftlik bir bölümü kullanılmıştır. İlgili gen bölgesini çoğaltabilmek için C3B-PDR (5' CAYATTCAACCGAATGATA 3') ile NIN-PDR (5' GGTAYWTTGCCTCGAWTTCGWTATGA 3') primer çiftleri kullanılmıştır. Çoğaltma işlemi ile ilgili PZR protokolü aşağıda verilmiştir.

Cytb

Toplam hacmi 50 ml olan 1 reaksiyonluk PZR Çözeltisi:

10X PZR Tamponu : 5 µl 10 pmol C3B-PDR : 2 µl
25 mmol MgCl₂ : 2 µl 10 pmol NIN-PDR : 2 µl
10 mmol dNTP : 1 µl Kalıp DNA : 3 µl

PZR Döngüsü:

İlkin DNA denatürasyonu	: 94°C, 2 dakika	
DNA denatürasyonu	: 94°C, 30 saniye	} 2 Döngü
Annealing	: 40°C, 30 saniye	
Uzama	: 72°C, 1 dakika	
DNA denatürasyonu	: 94°C, 30 saniye	} 30 Döngü
Annealing	: 45°C, 30 saniye	
Uzama	: 72°C, 1 dakika	
Son Uzama	: 72°C, 3 dakika	

Yukarıda özetlenen polimeraz zincir reaksiyonu sonucunda istenilen gen bölgesinin başarı ile çoğaltıldığı örnekler dizi analizlerinin yapılması için (sekanslarının elde edilmesi) MACROGEN firmasına (908 World Meridian Center #60-24 Gasan-dong, Geumchun-gu Seoul, Korea, 153-023) gönderilmiştir.

Macrogen (Güney Kore) firmasında yaptırılan sekanslama işleminde alınan sekans dizileri, istatistiksel analizlerde kullanılmak üzere ClustalX ve Bioedit programları vasıtasıyla hizalanmış ve bütün analizler bu hizalanmış sekanslar üzerinden yürütülmüştür.

3.3.2. Genetik Çeşitlilik

Populasyon içi ve arası nükleotid çeşitliği θ_s (Watterson, 1975) ve θ_π (Tajima, 1983) istatistiklerinin hesaplanması ile ortaya konmuştur. Nükleotid çeşitliliğinin nötraliteden uzaklaşıp uzaklaşmadığı (nükleotid polimorfizminin seçilim tarafından etkilenip etkilenmediği) iki ayrı test istatistiği Tajima'nın D (Tajima, 1989) ve Fu'nun F_s değerleri (Fu, 1997) kullanılarak hesaplanmıştır. Bu istatistikler nötraliteden uzaklaşmanın yanında (seçilimin etkisi yanında) populasyon büyümesi ve darboğazlar gibi faktörlerden de etkilenirler. Özellikle Fu'nun F_s değeri populasyon büyümesine karşı oldukça hassas olup, populasyon büyümesi altında bu test istatistiği yüksek negatif değerler vermektedir (Fu, 1997; Ramos-Onsins and Rozas, 2002). Tajima'nın D ve Fu'nun F_s değerlerinin istatistiksel anlamlılığı seçilimsel nötralite ve populasyon denge koşulları altında test istatistiklerine dair beklenen dağılım oluşturmak üzere simüle edilen 1000 değer üzerinden ortaya konmuştur. Anlamlılık derecesi olarak 0.05 seviyesi kabul edilmiştir. Bütün analizler ARLEQUIN version 3.5 (Excoffier and Lischer, 2010) programı altında gerçekleştirilmiştir.

3.3.3. Filogenetik Analizler

Gen ağaçları (filogenileri) mtDNA'nın Cytb gen bölgesi içerisinde çoğaltılan 514 baz çitlik bölge kullanmak suretiyle neighbour-joining (NJ), maksimum-parsinomi (MP) ve maksimum likelihood (ML) yöntemleri kullanılarak oluşturulmuştur. Her türden ve populasyondan alınan sekans örnekleri, polimorfik bölge sayısı için taranmış ve bireyler arasındaki polimorfizm örüntüsüne bakılarak cins içerisinde bulunan özgün haplotipler tespit edilmiştir. Tespit edilen özgün haplotipler filogenetik analizlerde terminal takson olarak kullanılmıştır.

NJ analizleri, çoklu substitüsyonları göz önüne alabilmek için Kimura 2-parametre modeli (Kimura, 1980) altında gerçekleştirilmiştir. ML analizler için en uygun mutasyon modelini belirlemede jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008; Guindon and Gascuel, 2003) kullanılmıştır. Hem AIC (Akaike Information Criterion) hem de BIC (Bayesian Information Criterion) kıstasları eldeki sekanslar için en uygun mutasyon modeli olarak altı parametrelili HKY+G modelini belirlemiştir. Bu model altında transisyon/transversyon (t_i/t_v) oranı 2.719; denge baz frekansları A = 0.363, C = 0.196, G = 0.086, T = 0.355; ve gamma şekil parametresi $\alpha = 0.330$ olarak belirlenmiştir.

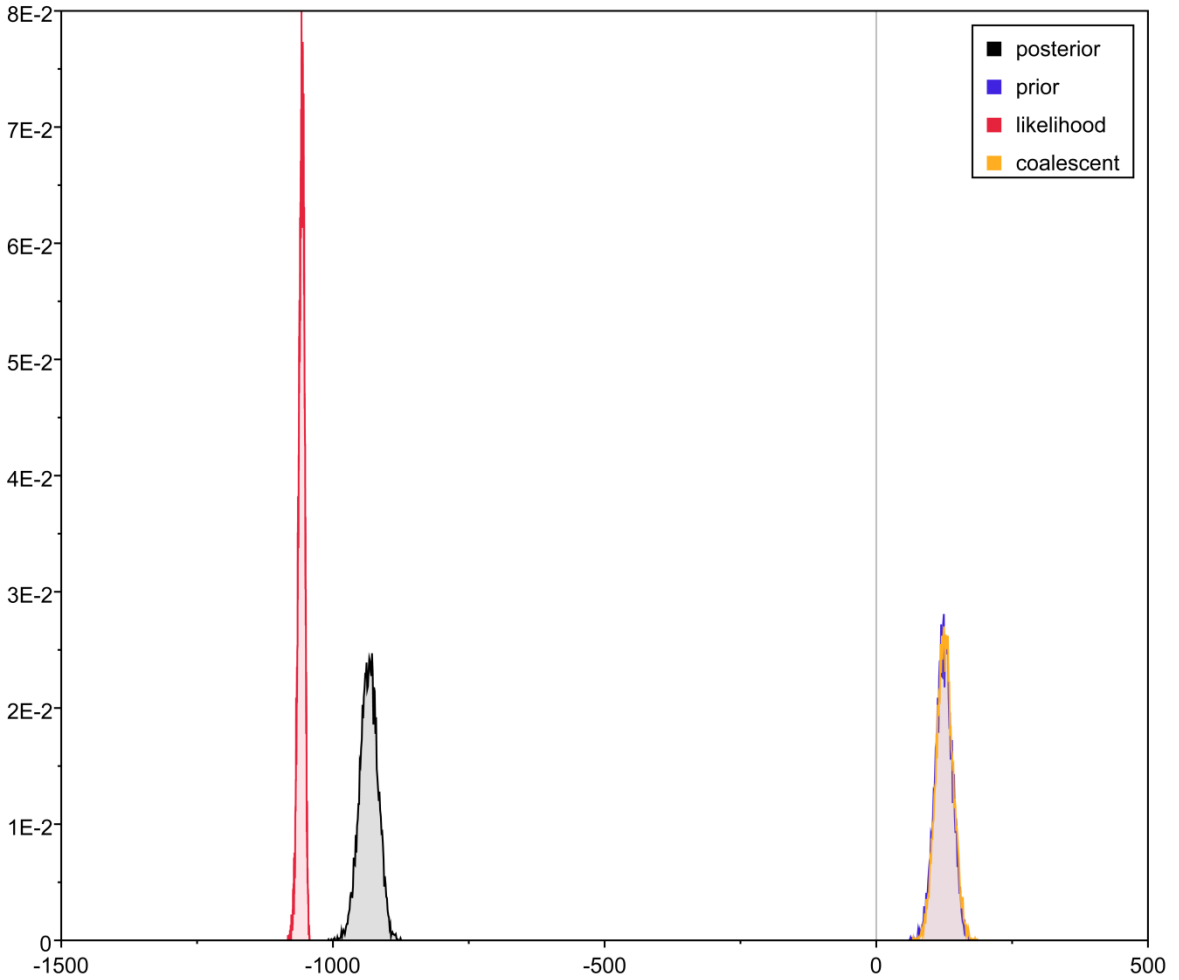
MP analizleri Paup 4.0d100 (Swofford, 2003), NJ analizleri Mega4 (Tamura et al., 2007) ML analizleri ise PhyML (Guindon and Gascuel, 2003) programları kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Bütün analizler filogenetik ağaç üzerindeki nodlara ait bootstrap değerlerini hesaplayabilmek için 1000'li permütasyon üzerinden yapılmıştır.

3.3.4. Bayesian Tabanlı Filogenetik Analizler ve Farklılaşma Zamanları

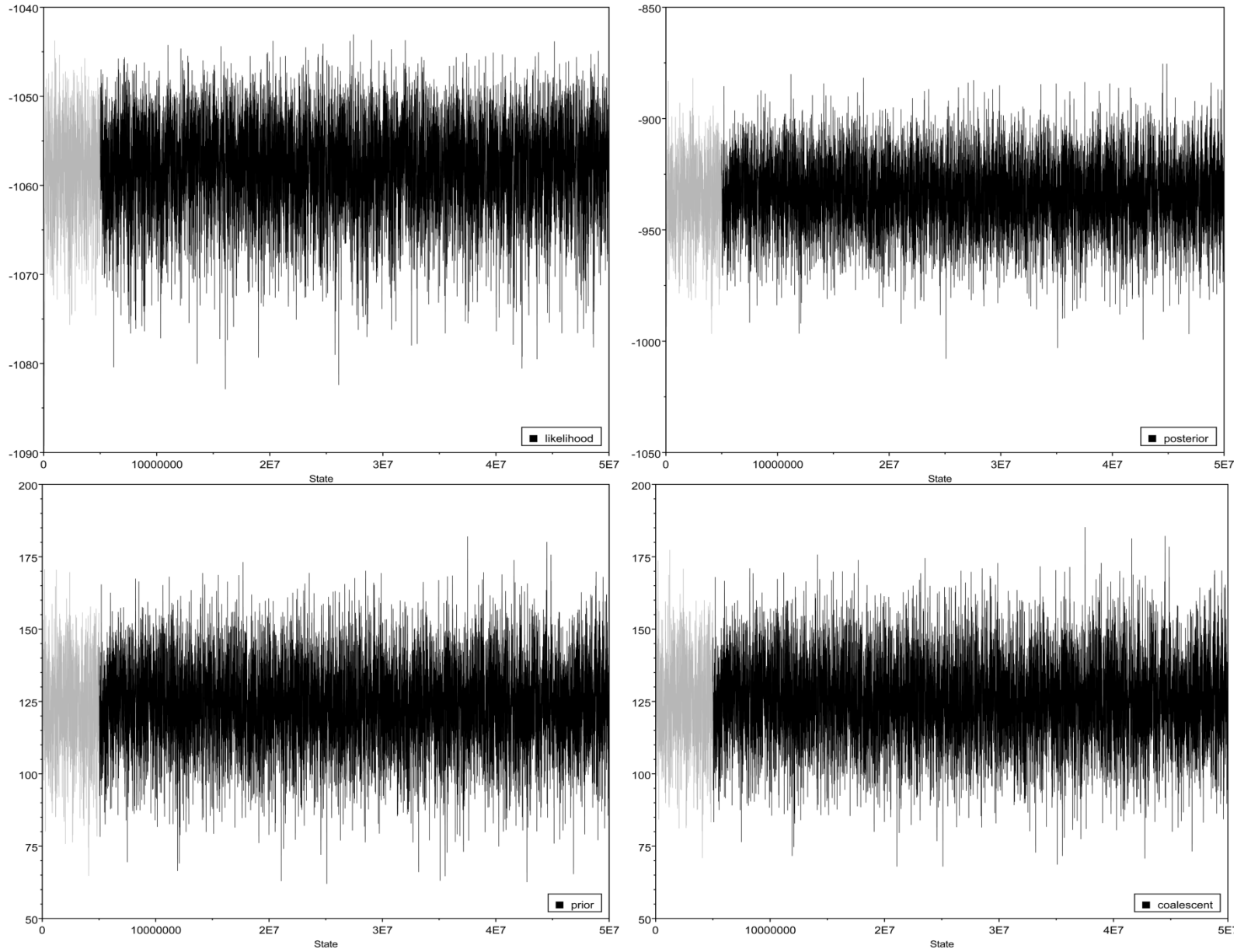
Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC) temelli filogenetik analizler BEAST version 1.5.4 (Drummond and Rambaut, 2007) programı kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Filogenetik analizler HKY + G mutasyon modeli altında İlişkisiz Üssel Gevşek Moleküler Saat (Uncorrelated Exponential Relaxed Molecular Clock) kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Coalescent ağacı sabit popülasyon büyüklükleri altında oluşturulmuştur ve *Phonochorion* cinsi içerisinde örneklenen popülasyonlardan alınan sekansların (haplotiplerin) tamamı (popülasyonları arası aynı olan haplotipler dâhil olmak üzere) analize sokulmuştur.

Bayesian MCMC analizleri için kullanılan ön olasılık dağılımları her parametre için aşağıda açıklanmıştır. DNA bazlarının denge durum frekanslarının ön (prior) olasılıkları alt limiti 0 üst limiti ise ∞ olan tekdüze dağılımdan çekilmiştir. Gamma şekil parametresi α 'nın ön olasılıkları alt limiti 0 üst limiti ise 1000 olan tek düze dağılımdan çekilmiştir. Moleküler saat, mtDNA sekansları için sıklıkla kullanılan, sekans çiftleri arası milyon yılda %2.3 farklılaşma hızı (Brower, 1994; Pfeiler et al., 2009; Carstens and Knowles, 2007a) ile kalibre edilmiştir (1 kuşakta sekans başına bir bölgenin mutasyona uğrama olasılığı, 1.15×10^{-8}). Bu tahmin etrafındaki hatayı da göz önüne alabilmek için sekans çiftleri arasındaki ortalama farklılaşma hızlarının ön olasılık değerleri ortalaması 2.3 standart sapması 0.7 olan log-normal dağılımdan çekilmiştir. Ortalama farklılaşma hızının biyolojik olarak 0 olması mümkün olmadığı için ön olasılık değerleri normal dağılım yerine alt limiti 0 olan log-normal dağılımdan elde edilmiştir. Böylece farklılaşma hız tahminlerinin biyolojik gerçekliğe daha yakın olması sağlanmıştır. Yukarıda verilen yöntemlere göre kalibre edilen moleküler saat, *Phonochorion* cinsi içerisinde yer alan soyların Ortak Ataya Varma Zaman'larının (OAVZ'lerinin) tahminlenmesinde kullanılmıştır.

Bayesian tabanlı MCMC tarama yöntemi 50 milyon zincir üzerinden gerçekleştirilmiş ve ağaçlar her 5,000 zincirde bir örneklenerek toplamda 10,000 ağaç elde edilmiştir. Örneklenen ağaçların likelihood değerlerinin sabitlenip sabitlenmediği (uygun bir ardıl (posterior) olasılık dağılımının bulunup bulunmadığı) Efektif Örneklem Büyüklüğü (EÖB) ve olasılık dağılım uzamındaki taramanın eşit ve yönelimsiz olup olmadığına bakılması ile ortaya konmuştur (Şekil 3.2 ve 3.3). Analiz sonucunda tahminlenen bütün parametreler için EÖB'lerin en az 2000, örneklenen bütün ağaçların ön, ardıl, likelihood ve coalescent olasılık dağılım eğrilerinin ise tek tepeli (Şekil 3.2) ve izlerinin yönelimsiz olduğu görülmüştür (Şekil 3.3). Böylece Bayesian MCMC taramasının sabit bir olasılık dağılım uzamına odaklandığı ortaya konmuştur. Örneklenen 10,000 ağaçtan 2,500 tanesi ön-deneme (burn-in) olarak gözden çıkartılmış ve geriye kalan 7,500 ağaç hem *Phonochorion* cinsinin evrimsel tarihçesini özetleyen konsensus gen ağacının oluşturulmasında hem de OAVZ parametrelerinin tahminlenmesinde kullanılmıştır.



Şekil 3.2 50 milyon zincirli Bayesian MCMC taramasına ait ağaçların ön, ardıl, likelihood, ve coalescent olasılık dağılım eğrileri.



Şekil 3.3 50 milyon zincirli Bayesian MCMC taramasına ait ağaçların ön, ardıl, likelihood ve coalescent olasılık dağılımlarının izleri. Gri izler ön-deneme olarak elenen kısmı göstermekte olup, bu aralıktan elde edilen örneklerle filogenetik ağaçların ve parametrelerin (OAVZ değerlerinin) tahminlenmesinde kullanılmamıştır.

3.3.5. Haplotip Şebekeleri ve NCA

Haplotip şebekeleri Templeton et al., (1992)'da tanımlanan istatistiksel parsinomi algoritması kullanılarak oluşturulmuştur. Bu yöntem, haplotip çiftleri arasında en parsinomik bağlantıları bulma yoluyla düşük farklılaşma seviyelerine sahip filogenilerin tahminlenmesi için geliştirilmiştir Haplotip şebekeleri 0.95 güven sınırları içerisinde kalan bütün ikili haplotip bağlantılarının bulunması ile oluşturulmuştur. Haplotip şebekelerin çizimleri TCS v.1.2 (Clement et al., 2000) programı kullanılarak gerçekleştirilmiştir.

Haplotip şebekeleri içerisinde yer alan soyların evrimsel hiyerarşisi Nested Clade Analizi (NCA) (Templeton et al., 1987; Templeton and Sing, 1993) kullanılarak belirlenmiştir. Bu yöntem haplotip şebekelerini oluşturan haplotipleri (0 basamaklı soyları) birbirlerinden tek bir mutasyon fark ile ayrılan tek-basamaklı soylar şeklinde birleştirir. Daha sonra bu tek basamaklı soyları, birbirlerinden iki mutasyon farkı ile ayrılan iki-basamaklı soylar içerisine yuvalanır. Bu işlem bütün haplotip şebekesini içerecek "soy-seviyesi" bulunana kadar devam eder. Böylece büyükten küçüğe doğru (yani bütün haplotipleri içeren soylardan sadece tek bir haplotipi içeren soylara kadar) birbirleri içerisinde hiyerarşik olarak yuvalanmış soylar ortaya çıkar.

Birbirleri içerisinde yuvalanmış soylar ile bunların haplotiplerinin coğrafi dağılımları arasında istatistiksel olarak anlamlı bir ilişkinin olup olmadığı, X^2 test istatistiği kullanılarak permutasyon olasılık analizi (permutational contingency analysis, Templeton and Sing, 1993; Templeton et al., 1995) yoluyla sınanmıştır. Bu analize ek olarak daha detaylı analizler D_c ve D_n istatistikleri kullanılarak yapılmış ve böylece bireysel soylar ve yuvalanmış soylar arasındaki coğrafi ilişkiler istatistiksel olarak ortaya konmuştur. Burada D_c bir soyun orijin noktasından coğrafi olarak ne kadar uzağa yayıldığını belirtirken, D_n ise sınanan soyun yeni konumunun, yuvalanmış olduğu soyun coğrafi merkezinden ne kadar uzaklıkta olduğunu belirtmektedir (Templeton et al., 1995). Bunlara ek olarak her yuvalama seviyesi içindeki uç soylar ile iç soylar arasındaki mesafe $I-TD_c$ ve $I-TD_n$ istatistiklerinin hesaplanması ile ortaya konmuştur. Soylar arasında yapılan bu iç/uç karşılaştırma haplotipler arası eski/yeni veya sık/ender karşılaştırmasına denk gelmektedir. D_c ve D_n değerleri daha sonra Geodis v.2.0 (Posada et al. 2000) programı kullanılarak soyların örnekleme noktalarına göre rastgele

permutasyonlar ile oluşturulan Dc ve Dn dağılımları ile karşılaştırılmıştır. 0.05 seviyesinde istatistiksel anlamlılığa ulaşabilmek için 1,000 adet permutasyon uygulanmıştır. Sınanan boş hipotezler (i) soylar arasında coğrafi bir ilişki yoktur (χ^2 permutational contingency analizi), (ii) soy coğrafi yayılım alanını artırmamaktadır (gözlenen Dc < beklenen Dc) ve (iii) soyun, köken aldığı soya oranla konumunda coğrafi bir değişiklik olmamıştır (gözlenen Dn < beklenen Dn) şeklinde oluşturulmuştur. Soylar arasında gözlemlenen coğrafi örüntülerin hangi evrimsel süreçler sonucunda oluştuğunun ortaya konması ise Templeton et al., (1995)'de verilen "çözümleme anahtarı"nın en son sürümü (<http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>) kullanılarak ANeCA v.1.2 program (Panchal, 2007) ile ortaya konmuştur.

3.3.6. Populasyon Genetik Yapısı

Populasyonların genetik yapısı ve populasyonlar arası farklılaşmanın hiyerarşik analizi, varyans analizi yaklaşımı kullanılarak gerçekleştirilmiştir (Cockerham, 1969 ve 1973; Weir and Cockerham, 1984). Moleküler varyans analizi haplotipler arasındaki mutasyon sayısını temel alarak ARLEQUIN version 3.5 (Excoffier and Lischer, 2010) programı kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Varyansın hiyerarşik analizi, toplam varyasyonu, populasyon içi ve populasyonlar arası farklılıklardan kaynaklanan co-varyans birimlerine ayırır. Bu co-varyans birimleri ilk olarak Wright (1950 ve 1965) tarafından kendileşme oranlarına göre daha sonradan da Slatkin, (1991) tarafından coalescent zamanlarına göre tanımlanmış olan fiksasyon indekslerinin hesaplanmasında kullanılır.

Yukarıdaki yöntem kullanılarak *Phonochorion* cinsi içerisindeki toplam genetik varyasyon, lokaliteler arası (F_{st}), soy içi lokaliteler arası (F_{sc}) ve soylar arası (F_{ct}) olmak üzere 3 birime ayrılmış ve hangi seviyenin genetik varyasyonu açıklamada ön plana çıktığı ortaya konmuştur. Fiksasyon indekslerinin (F_{st} , F_{sc} ve F_{ct}) istatistiksel anlamlılığı, 10,000'li permutasyon testi kullanılarak ortaya konmuştur. Alt populasyonlar arasında kuşak başına düşen göç oranı, M parametresi kullanılarak hesaplanmıştır. Haploit populasyonlar için $M = Nm$ 'dir. Burada N populasyon büyüklüğü m ise populasyonlar arası göç oranıdır. Mutasyon-genetik sürüklenme denge koşulu altında F_{st} (populasyonlar arası genetik farklılaşma) ile

M arasındaki bağıntı $F_{st} = 1/(2M + 1)$ şeklindedir. Bütün analizler ARLEQUIN version 3.5 (Excoffier and Lischer 2010) programı altında gerçekleştirilmiştir.

Populasyonlar arası genetik uzaklıkların coğrafi uzaklık ile olan ilişkisini ve Çoruh Vadisi ve dağ adacıkları gibi doğal dispersal bariyerlerinin bu örüntü üzerindeki etkisini ortaya koyabilmek için Mantel ve Kısmi Mantel sınamaları kullanılmıştır. Bu sınamalarda populasyonlar arası genetik uzaklık matrisi, populasyonlar arası coğrafi uzaklık matrisi ile regrese edilerek iki matris arasındaki ilişki ortaya konmuştur. Bu ilişki üzerine Çoruh Vadisi ve dağ adacıkları gibi doğal dispersal bariyerlerin etkisini koyabilmek için bu faktörler “0” ve “1” değerlerinden oluşan kategorik matrisler haline getirilip kısmi Mantel sınaması yoluyla analize dâhil edilmiştir.

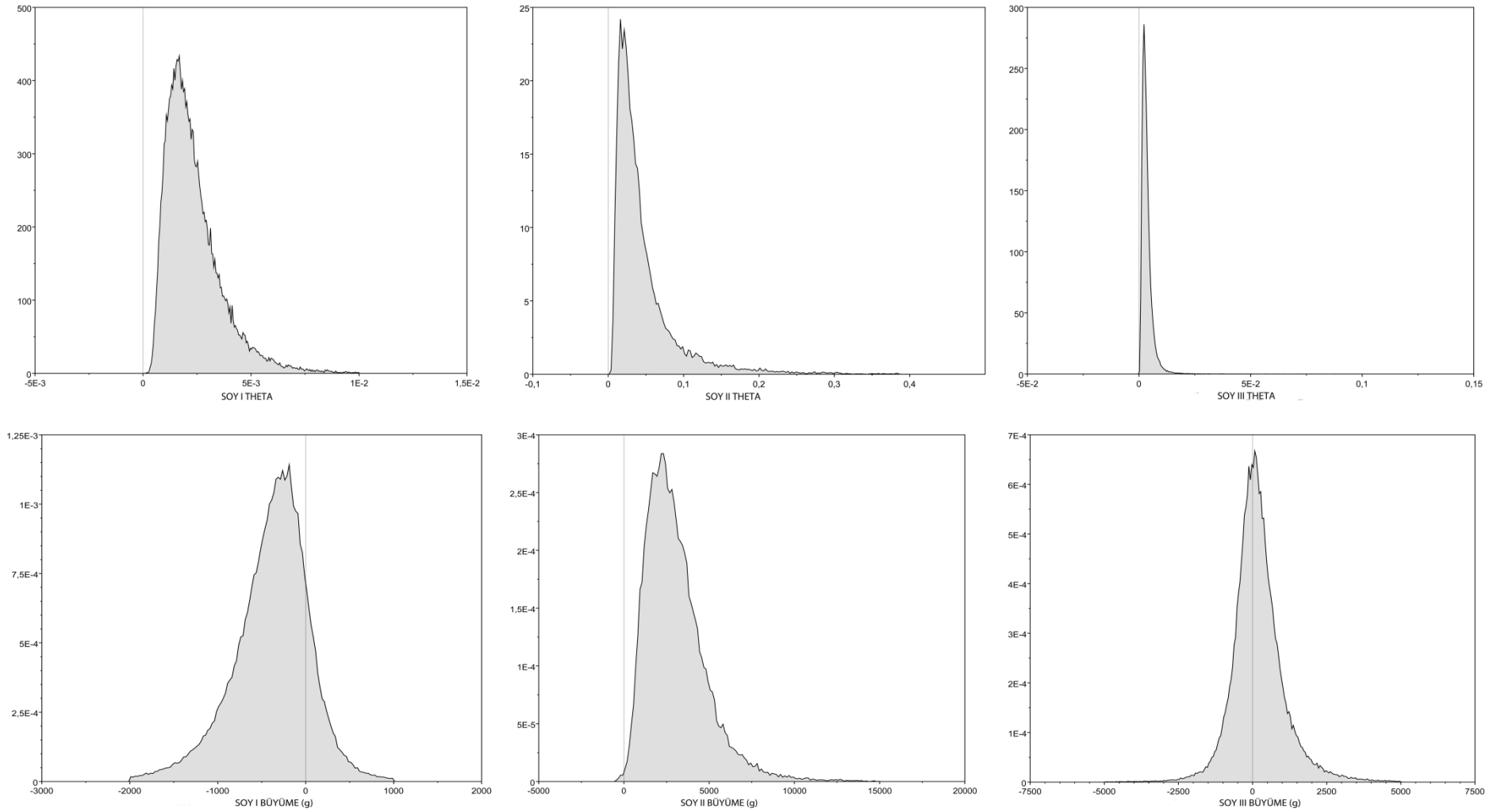
Populasyonlar arası genetik uzaklık matrisi ikili F_{st} değerleri, km cinsinden coğrafi uzaklık matrisi ise Geographic Distance Matrix Generator (Ersts, P.J. [Internet], version 1.2.2) programı yardımıyla doğrudan her bir populasyonun koordinat verileri kullanılarak hesaplanmıştır. Kategorik matrislerde ise “0” doğal dispersal bariyerleri ile birbirlerinden ayrılmayan populasyon çiftlerini, “1” ise Çoruh Vadisi/dağ adacıkları ile birbirinden ayrılan populasyon çiftlerini temsil etmektedir. Mantel sınamalarının istatistiksel önemi $n = 1,000$ 'li permütasyon sınaması ile ortaya konmuştur.

3.3.7. Tarihsel Demografi

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan soyların ve populasyonların tarihsel süreçte populasyon büyümesi geçirip geçirmediği haplotipler arasındaki ikili farklılıkların dağılımını ortaya koyan “Uyumsuzluk Dağılımı” (Mismatch Distribution) (Harpending, 1994) analizi ile sınanmıştır. Tarihsel süreçte demografik büyüme geçirmiş populasyonlarda haplotipler arasındaki ikili farklılıkların dağılımının tek tepeli olması beklenirken, demografik kararlılık halinde olan populasyonlarda bu değerlerin çok tepeli olması beklenir (Harpending, 1994). Uyumsuzluk Dağılım Analizi ani populasyon büyümesi modeli altında τ , θ_0 ve θ_1 parametrelerini hesaplar. Burada τ populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresi olup $\tau = 2ut$ formülü kullanılarak hesaplanır. Burada u , tüm gen bölgesinin mutasyon hızı, t ise populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak sayısıdır. $\theta_0 = 2uN_0$ ve $\theta_1 = 2uN_1$ ise sırasıyla büyüme öncesi (N_0) ve sonrası (N_1)

populasyon büyüklükleridir (Rogers and Harpending, 1992). Tahminlenen bu parametrelerin istatistiksel önemleri varyasyon karelerinin toplamı (SSD) (Excoffier and Lischer, 2010) ve Raggedness (rg) (Harpending, 1994) istatistiklerinin ve bunlara ilişkin P değerlerinin hesaplanması ile ortaya konmuştur. Ani populasyon büyüme modeli $P < 0.05$ olduğu zaman ret edilmektedir.

Demografik büyüme ile ilgili parametreler ikinci olarak Bayesian MCMC yöntemi altında Lamarc programı (Kuhner, 2006) kullanılarak da hesaplanmıştır. Lamarc programı uzun dönemli efektif populasyon büyüklükleri N_{ef} 'nin ve üssel büyüme parametresi g 'nin "En Olası Tahminlerini" (EOT) hesaplayarak, N_{ef} parametresinin zaman içerisindeki değişimini modeller (Kuhner, 2006). Mutasyon parametresi " θ " ($=2N_{ef}\mu$) ve üssel büyüme parametresi " g " 10 adet 5,000 zincirli kısa MCMC taramasından ve bunu takiben 2 adet 100,000 zincirli uzun MCMC taramasından, her 20 basamakta bir, ilgili parametrelere dair örneklerin çekilmesi ile elde edilmiştir. Zincirler arasında uygun karışımın sağlanması için parametre uzamı içerisinde zincirlerin farklı noktalara sıçramasını sağlayan "ısıtma yöntemi" (Geyer and Thompson, 1995) kullanılmıştır. Isıtma yönteminde otomatik ısıtmalı iki zincir kullanılmıştır. Otomatik ısıtma, zincirler arasındaki karışımın daima %30 civarında kalmasını sağlamıştır. Bu yöntemde, tarama işlemi, aynı anda ilgili parametreleri parametre uzamının farklı noktalarından örneklemeye başlayan iki zincir üzerinden yürür ve tarama işlemi bu iki zincir arasında %30 oranında geçiş sağlayarak MCMC taramasının parametre uzamının mümkün olduğunca farklı noktalarına ulaşmasını sağlar. Bayesian MCMC taramasında " θ " parametresinin ön olasılık dağılımı 0 ile 0.1 arasında değişen log-normal dağılımdan, üssel büyüme " g " parametresinin ön olasılık dağılımı ise -2000 ile 10,000 arasında dağılım gösteren lineer (tek düze) dağılımdan çekilmiştir. MCMC analizinin sabit olasılık dağılımına ulaşip ulaşmadığı, tahminlenen parametrelerin efektif populasyon büyüklüklerine, olasılık dağılım eğrilerinin tek tepeli ve olasılık dağılım uzamındaki taramanın eşit ve yönelimsiz olup olmadığına bakılarak ortaya konmuştur (Şekil 3.4).



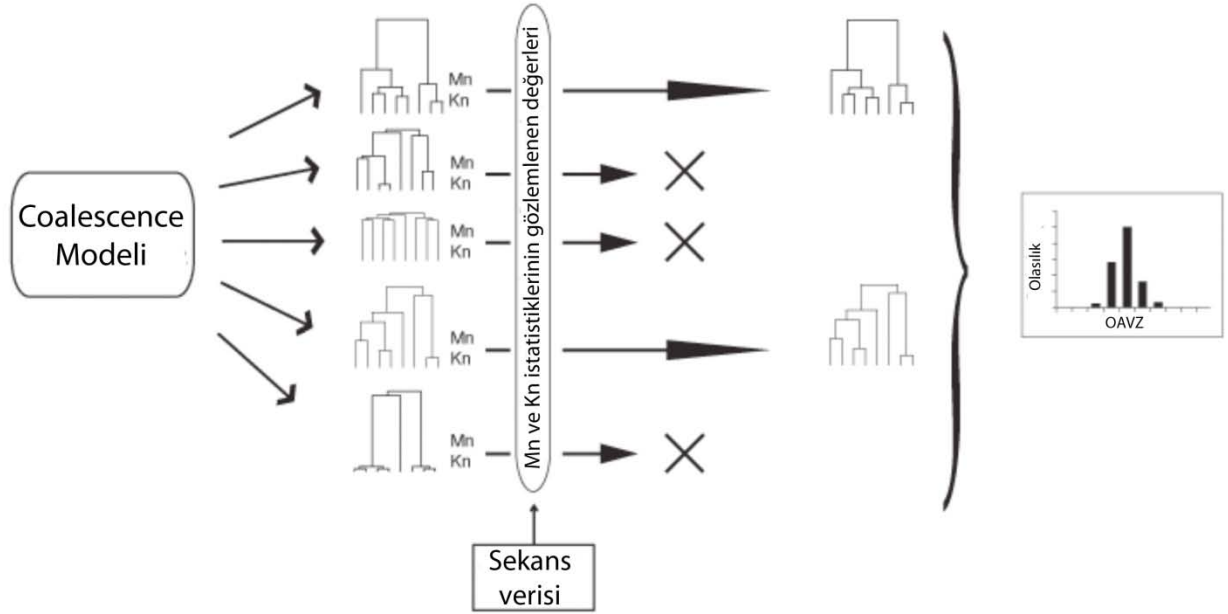
Şekil 3.4 Bayesian MCMC taraması sonucunda *Phonochorion* cinsi içerisindeki soyların theta ($\theta = 2N_e\mu$) ve üssel büyüme (g) parametrelerine ait ardıl olasılık dağılımları.

3.3.8. Tarihsel Demografi Altında Farklılaşma Zamanları

Phonochorion cinsi içerisindeki soyların demografik tarihçesinin ve özelliklerinin, moleküler veriden tahminlenen ortak ataya varma zamanları üzerindeki etkisini ortaya koyabilmek için, populasyon evrim modellemesi (Rosenborg and Nordborg, 2002; Wakeley, 2009) kullanılmıştır. Bu yaklaşımda ilk önce bir coalescence modeli oluşturulur ve gözlemlenen verinin bu model altında gerçekleşme olasılığını betimleyen bir olasılık dağılımı türetilir.

Bu çalışmada bir populasyon evrim modellemesi olan özet istatistiklerine dayalı Approximate Estimation (Beaumont et al., 2002; Rosenborg and Nordborg, 2002) yöntemi kullanılmıştır. Bu yöntemde belirlenen coalescent modeli altında birçok gen ağacı simüle edilir. Daha sonra bu simüle edilen gen ağaçları gözlemlenen veriden elde edilen özet istatistiklere olan uyumlarına göre kabul veya ret edilirler. Simüle edilen gen ağaçlarının ret veya kabul edilme olasılıkları, o gen ağacının gözlemlenen istatistikî değeri üretmiş olma olasılığı ile orantılıdır. Bu işlem sonucunda kabul edilen bütün gen ağaçları kullanılarak istenilen parametrenin (bu durumda ortak ataya varma zamanının) olasılık yoğunluk fonksiyonu üretilir (Tavaré et al., 1997).

Phonochorion cinsi ve içerisindeki soy hatlarının ortak ataya varma zamanlarının tahminlenmesinde kullanılan populasyon evrim modellemesi Trees Sifter version 1.0 (Mardulyn, 2007) programı altında gerçekleştirilmiştir. Uygun coalescent modellemesi altında simüle edilen gen ağaçlarının kabul veya ret edilmesi iki istatistik Mn (toplam mutasyon sayısı) ve Kn (toplam haplotip sayısı) üzerine kurulmuştur. Trees Sifter programı simüle edilen her bir gen ağacını gözlemlenen veriye ait Mn ve Kn değerleri ile karşılaştırarak, gözlemlenen sekans verisini üretmesi en olası olan gen ağaçlarını saklamaktadır. Her kabul edilen gen ağacı ile birlikte Trees Sifter programı Mn ve Kn istatistiklerinin simüle edilen değeri ile gözlemlenen değeri arasındaki farkın derecesini betimleyen bir "ağırlık" üretir. Bu ağırlıklar kullanılarak ortak ataya varma zamanlarına (veya tahminlenen herhangi başka bir parametreye) ilişkin ardıl olasılık dağılım eğrisi oluşturulur (Beaumont et al., 2002). Trees Sifter programının temel çalışma prensibi Şekil 3.5'te özetlenmiştir.



Şekil 3.5 Trees Sifter programının çalışma prensibi (Mardulyn 2007'den alınmıştır).

Phonochorion cinsi içerisindeki soylarının ortak ataya varma zamanları Çizelge 3.4'de verilen coalescent modellemesi altında 10,000 gen ağacının simüle edilmesi yoluyla ortaya konmuştur. Kullanılan coalescent modellemesi filogenetik ve populasyon genetik analizleri sonucunda *Phonochorion* cinsi içerisinde belirlenen 3 temel soy hattına ait efektif populasyon büyüklükleri ve soylar arası göç oranları kullanılarak oluşturulmuştur. Kabul/ret algoritmasının üzerinden yürüyeceği özet istatistikler *Phonochorion* cinsine ait ve hizalama işleminden sonra 514 bç uzunluğunda olan mtDNA Cytb sekans verisinden elde edilmiş olup, *Mn* ve *Kn* değerleri Çizelge 3.4'de verilmiştir. Kabul/ret eşik değeri "Delta" (Δ) 0.2 olarak alınmıştır (simüle edilen gen ağaçlarından herhangi birinin rastgele örneklenme olasılığı %20'dir). Mutasyon hızı " μ ", bir kuşakta bölge başına 1.15×10^{-8} olarak alınmıştır. Bu hıza, mtDNA'nın sekans çiftleri arasında farklılaşma hızının milyon yıl başına %2.3 olduğu varsayımından (Brower, 1994; Pfeiler et al., 2009; Carstens and Knowles, 2007a) ve kuşak süresinin bir yıl olarak alınmasından yola çıkarak ulaşılmıştır.

Toplam Simülasyon Sayısı: 10,000

Coalescent Modele İlişkin Parametreler:

Kuşak "0" İlgili sekansların örneklendiği zaman (kuşak olarak verilmiştir).

22	60	36	Her bir populasyondaki sekans sayısı.
9.2×10^4	1.06×10^6	1.3×10^5	Effektif populasyon büyüklükleri.
0	0	0	Populasyonların üssel büyüme oranları.

Populasyonlar arası göç matriksi

0.00	0.02	0.03
0.02	0.00	0.11
0.03	0.11	0.00

Kabul Ret Algoritması ile İlişkin Parametreler:

$Mn = 65$ Gözlemlenen toplam mutasyon sayısı.

$Kn = 18$ Özgül haplotip sayısı.

$\mu = 514 \times 1.15 \times 10^{-8} = 5.91 \times 10^{-6}$ Tüm sekans için mutasyon hızı.

$\Delta = 0.2$ Kabul eşik değeri.

Çizelge 3.4 Gen ağaçlarını simüle etmede kullanılan coalescent modellemesi.

3.4. Karakter Evrimi Ve Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Tahmini

3.4.1. Karakter Evrimi

Phonochorion cinsi içerisinde gerçekleşen karakter evrimi, taksonomik öneme sahip olduğu düşünülen 5 karakter üzerinden gerçekleştirilmiş olup karakter tarifleri ve kodlamaları Çizelge 3.5'te verilmiştir.

Çizelge 3.5 Karakter evriminde kullanılan taksonomik öneme sahip karakterlere ilişkin tanımlamalar ve karakter durum kodları.

KARAKTERLER	TANIMLAMALAR	KARAKTER DURUMU
Metanotal Bez 2	Bariz bir yükselti vardır, katlanma ters V şeklindedir	0
	Bariz bir yükselti vardır, katlanma kıvrık parantez şeklindedir	1
Subgenital Plaka Erkek 1	Renk açık sarı	0
	Renk kırmızı-pembemsi	1
Subgenital Plaka Erkek 2	Orta kısımda belirgin bir daralma yoktur	0
	Apekse doğru paralel uzanır, boyun kısmı uzamamıştır (1.70 - 3.00 mm)	1
	Apekse doğru daralarak uzanır, boyun kısmı uzamamıştır (2.00 - 3.00 mm)	2
Subgenital Plaka Dişi	Apeks'in orta kısmında belirgin çıkıntı var	0
	Apeks'in orta kısmındaki çıkıntı belli belirsiz, küt	1
Erkek Çağrı Sesi	Sadece major hecelerden oluşur	0
	Hem major hem de minor hecelerden oluşur	1

Karakter evrimi mtDNA Cytb bölgesinden elde edilen ve sadece türe özgü haplotiplerin oluşturduğu filogenetik ağaç üzerinden gerçekleştirilmiştir. *Phonochorion* cinsi içerisindeki özgül haplotipler arasındaki filogenetik ilişkileri betimleyen bu indirgenmiş ağaç, 50 milyon zincirli Bayesian tabanlı MCMC tarama yöntemi ile oluşturulmuştur. Ağaçlar her 5,000 zincirde bir örneklenerek toplamda 10,000 ağaç elde edilmiştir. Bayesian tabanlı MCMC tarama yöntemi HKY + G mutasyon modeli altında gerçekleştirilmiş olup, parametre değerleri ve ön olasılık dağılım aralıkları alt başlık 3.4.2'de verilmiştir. Karakter evriminde filogenetik kararsızlığın etkisini göz önüne alabilmek için analizler, Bayesian MCMC algoritması sonucunda ortaya çıkan 7,500 ağaçtan %95'lik olasılık dağılım aralığı içerisinde kalan ve rastgele seçilen 1,000 ağaç üzerinden gerçekleştirilmiştir (Ronquist, 2004).

Karakter evriminde kullanılan taksonomik öneme sahip karakterlerin atasal karakter durumları, BayesTraits programı (Pagel et al., 2004) altındaki Multistate seçeneği kullanılarak hesaplanmıştır. Bu yaklaşımda farklı karakter durumlarının atasal olma yüzdesini ve karakter durumları arasındaki çift yönlü geçiş hızlarını

betimleyen ardıl olasılık dağılım eğrileri Bayesian MCMC algoritması kullanılarak elde edilir. Farklı karakter durumlarının atasal olma olasılıkları ve karakter durumları arasındaki geçiş hızları bu dağılımdan elde edilen ortalama ve standart sapma değerleri kullanılarak özetlenir.

MCMC taramasının ön olasılık dağılımı ilk olarak 0 – 1,000 arasında değişen tek düze bir dağılımdan çekilmiştir. Fakat bu yöntem sonucunda karakter durumları arasındaki geçiş hızı parametresinin değerleri çok yüksek çıkmıştır. Hız parametresi değerlerini biyolojik olarak daha gerçekçi oranlara çekebilmek için MCMC taraması ikinci olarak ön olasılık dağılımı, 0 – 30 değerleri arasında değişen üssel dağılıma sahip reversible-jump hyperprior (RJHP) kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Tekdüze dağılımdan alınan tahminler uygunsuz olduğunda, reversible-jump hyperprior MCMC yöntemi (Green, 1995) hem ön dağılım seçimindeki belirsizliği gidermek için hem de uygun ardıl dağılım aralığının bulunması için oldukça kullanışlı bir yöntemdir (Pagel and Meade, 2006). RJHP MCMC yöntemi aynı zamanda veri üzerinde etki etmiş olabilecek farklı evrimsel modellerden hangisinin ardıl olasılığının daha yüksek olduğunu doğrudan belirleyebilir. Örneğin 0/1 şeklinde kodlanabilecek iki karakter durumuna sahip bir karakter için, bu karakter durumları arasındaki geçiş için iki farklı geçiş modeli tanımlanabilir. Birinci modelde karakter durumunun her iki yöne doğru değişim hızları aynı olabilir (yani $0 - 1 = 1 - 0$, tek parametrelili model) veya bu geçiş hızları bir birlerinden farklı olabilir (iki parametrelili model). RJHP MCMC yöntemi bu iki model arasındaki farkı otomatik hesaplayarak elde edilen veriye en uygun evrimsel modeli seçer. Her hangi bir hız modelinin, modellerin ardıl olasılık dağılım eğrisi içerisindeki frekansı o modele dair ardıl inancın göstergesidir (Pagel and Meade, 2006).

Yukarıda tanımlanan RJHP olasılık dağılımı altında 50 binlik bir ön-deneme aşamasından sonra 5 milyon zincirli bir MCMC taraması gerçekleştirilmiştir. Raterdev parametresi 50 olarak alınmıştır böylece MCMC zincirindeki kabul oranları önerilen %20 – 40 aralığında tutulmuştur. Karakter durumlarının her iki yöne doğru değişimini modelleyen hız parametre değerleri ve **AddMRCA** komutu kullanılarak filogenetik ağaçtaki her atasal noddaki karakter durumları, her 100 kuşakta bir, örneklenerek ilgili parametreler ait ardıl olasılık dağılımları elde edilmiştir. Bu yöntem i) ilgili atasal nodun var olma olasılığını ii) farklı karakter durumlarının ilgili atasal noddaki

olasılıklarını ve iii) karakter durumları arasındaki değişim hızlarının ve değişim modlerinin olasılıklarını hesaplar. Böylece hem filogenetik hem karakter durumlarındaki hem de evrimsel değişim modellerindeki kararsızlık parametre tahminlemelerinde göz önüne alınmış olmaktadır.

Analiz sonucunda her noddaki farklı karakter durumlarına ilişkin olasılık değerleri arasındaki farkın istatistiksel önemi Bayes Faktör (BF) sınaması (Pagel and Meade, BayesTraits Manual, www.evolution.rdg.ac.uk) sonucunda ortaya konmuştur. BF sınamasında ilgili nod, karakter durumlarından biri için **fossil** komutu kullanılarak sabitlenmiş ve MCMC taraması sonucunda elde edilen “Harmonic Mean” değeri not edilmiştir. Bu işlem daha sonradan ilgili nodu diğer karakter durumu için sabitleyerek tekrarlanmıştır. Ortaya çıkan iki Harmonic Mean değeri arasındaki farkın önemi Bayes Faktör denklemi $BF = 2(|\log[\text{harmonic ortalama (0)}] - \log[\text{harmonic ortalama(1)}]|)$ ile hesaplanmıştır. Bu sınama sonucunda ortaya çıkan fark olduğunda, iki olasılık arasında anlamlı fark var demektir. Bu farkın olması istatistiksel farkın kuvvetli, ≥ 10 olması ise istatistiksel farkın oldukça kuvvetli olduğu anlamına gelir sınaması (Pagel and Meade, BayesTraits Manual, www.evolution.rdg.ac.uk).

3.4.2. Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Belirlenmesi

Phonochorion cinsinin tarihsel biyocoğrafyası ve atasal populasyonların coğrafi konumları bir ampirik Bayesian yaklaşımı (Nylander et al., 2008; Antonellia et al., 2009) olan İstatistiksel Dispersal Vikaryans Analizi (S-DIVA) yöntemi ile ortaya konmuştur (Yu et al., 2010). Dispersal Vikaryans Analizinde (DIVA) dispersal ve yok olma olaylarının vilaryans olaylarından daha pahalıya mal olduğu üç boyutlu bir zarar matriksi optimize edilir ve böylece bir filogeni içerisindeki atasal dağılımlar ortaya konur (Ronquist, 1997; Lamm and Redelings, 2009). Bir başka deyişle optimal atasal dağılımlar, filogenetik ağaç üzerindeki terminal taksonların coğrafi dağılımlarını açıklamak için kullanılacak dispersal ve yok olma olaylarını minimize ederek ortaya konmaktadır (Ronquist, 2003). DIVA yönteminde vicarance varsayılan türleşme modeli iken dispersal ve yok olma ise gözlemlenen örüntüyü açıklamak için kullanılacak alternatif süreçlerdir (Ronquist, 1997). Bu tahminler üzerindeki

filogenetik kararsızlık bir noddaki olası farklı atasal coğrafi dağılımların bütün ağaçlardan elde edilen frekanslarına göre ağırlıklandırılması ile ortaya konmaktadır.

S-DIVA analizinde terminal takson olarak *Phonochorion* cinsi içerisinde örneklenen 18 özgül haplotip kullanılmıştır. Bu haplotiplerin analizde kullanılan biyocoğrafi konum kodları Çizelge 3.6'da verilmiştir. Biyocoğrafi bölgeler *Phonochorion* cinsine ait haplotiplerin Doğu Karadeniz Bölgesi içerisindeki dağılımına (Kısım 4.2.1, Şekil 4.8) dayanarak belirlenmiştir.

Çizelge 3.6 *Phonochorion* cinsinden örneklenen özgül haplotiplerin biyocoğrafi bölgelere dağılımı ve S-DIVA analizinde haplotiplere ilişkin kullanılan biyocoğrafi kodlar.

HAPLOTİPLER	TÜR	KOD	COĞRAFİ KONUM
Hap01	<i>Ph. uvarovi</i>	I	İkizdere
Hap02	<i>Ph. uvarovi, Ph. artvinensis</i>	F	Ardeşen
Hap03	<i>Ph. uvarovi</i>	F	Ardeşen
Hap04	<i>Ph. uvarovi, Ph. artvinensis</i>	F	Ardeşen
Hap05	<i>Ph. uvarovi</i>	F	Ardeşen
Hap06	<i>Ph. uvarovi</i>	F	Ardeşen
Hap07	<i>Ph. artvinensis</i>	B	Arhavi
Hap08	<i>Ph. artvinensis</i>	B	Arhavi
Hap09	<i>Ph. uvarovi, Ph. artvinensis</i>	FI	Ardeşen - İkizdere
Hap10	<i>Ph. artvinensis</i>	I	İkizdere
Hap11	<i>Ph. artvinensis</i>	I	İkizdere
Hap12	<i>Ph. uvarovi</i>	I	İkizdere
Hap13	<i>Ph. uvarovi</i>	F	Ardeşen
Hap14	<i>Ph. artvinensis</i>	I	İkizdere
Hap15	<i>Ph. artvinensis</i>	I	İkizdere
Hap16	<i>Ph. artvinensis</i>	A	Artvin
Hap17	<i>Ph. artvinensis</i>	G	Gomista (Gürcistan)
Hap18	<i>Ph. artvinensis</i>	A	Artvin

Analiz için gerekli filogenetik ağaçlar, *Phonochorion* cinsi içerisinde örneklenen 18 özgül haplotip üzerinden yürütülen 50 milyon zincirli Bayesian MCMC analizinden alınmıştır (analiz koşulları için bakınız başlık 3.4.2). Bayesian MCMC analizi

sonucunda örneklenen 10,000 ağacın 2,500 tanesi ön-deneme olarak elenmiş ve S-DIVA analizi geriye kalan 7,500 ağaç içerisinde rastgele seçilen 1,000 ağaç üzerinden gerçekleştirilmiştir. Filogenetik ağaç üzerindeki soyların, olası atasal coğrafi konumlarının frekansları bu 1,000 ağaç üzerinden hesaplanmıştır ve ilgili nodun bootsrap değeri (bir başka deyişle o nodun var olma olasılığı) oranında ağırlıklandırılmıştır. Böylece atasal popülasyonların coğrafi konumlarının belirlenmesinde filogenetik kararsızlık göz önüne alınmıştır.

Bu işlem sonucunda soylar için elde edilen atasal coğrafi konum frekansları MCMC analizinden elde edilen konsensus ağacı üzerine payda grafikleri olarak dağıtılmıştır. Eğer her hangi bir ağaçta bir soy için birden çok atasal coğrafi konum ortaya konmuş ise her coğrafi konumun görülme olasılığı yüzdesi ile orantılı bir şekilde verilmiştir. Dolayısıyla filogenetik ağaç üzerindeki her noda ilişkin alternatif atasal coğrafi konum tahminlerinin olasılık dağılımları, hem toplam ağaçtaki filogenetik kararsızlığın (nod ardıl olasılık değerinin) hem de o nodun ortaya çıkma olasılığı altında ilgili noddaki biyocoğrafi kararsızlığın bir ürünüdür.

3.5. Alternatif Tür Ağaçları Altında Cytb Gen

Ağacının Uyumu

Phonochorion cinsi ile ilgili alternatif farklılaşma modelleri (tür ağaçları) gen ağacı popülasyon ağacı yaklaşımı (Knowles and Maddison, 2002) ve coalescent simülasyonlar kullanılarak sınanmıştır. Bu yaklaşımda alternatif farklılaşma modelleri tür ağaçları şeklinde betimlenmiştir. Daha sonra gen ağacı tür ağacı içerisine yerleştirilmiş ve iki ağacın birbirlerine uyması için gerekli derin coalescence (DC) ve toplam gen duplikasyonu/kaybı (GDK) sayısı belirlenmiştir. Farklı bir açıdan bakılırsa bu iki istatistik bize aynı zamanda iki ağacın birbirleri ile uyum sağlaması için gerekli evrimsel basamakları da vermektedir. Daha sonra gözlemlenen gen ağacı ile tür ağacı arasındaki uyum derecesinin istatistiksel önemi, nötral coalescent yoluyla söz konusu tür ağacı altında simüle edilen gen ağaçları ile karşılaştırılarak ortaya konur.

Bu çalışmada gözlemlenen Cytb gen ağacının üç farklı tür ağacı altında evrimleşmiş olma olasılığı sınanmıştır. İlk sınanan tür ağacı morfolojiye bağlı kladistik analiz sonucunda ortaya çıkan ve gözlemlenen tür ağacıdır. Bir başka deyişle şu anki

taksonomik bilgilerimiz ışığında var olan tür ağacı ile gözlemlenen Cytb gen ağacı birbirleri ile karşılaştırılmıştır. Gözlemlenen Cytb gen ağacı ile gözlemlenen tür ağacı arasındaki uyum/uyumsuzluk, iki ağaç arasındaki DC ve toplam GDK sayılarının (istatistiklerinin) Genetree programı (Page, 1998) altında hesaplanması ile ortaya konmuştur. Gözlemlenen tür ağacı altında 10,000 adet gen ağacı nötral coalescence yoluyla ($N_e = 10,000$) simüle edilmiş ve bu gen ağaçlarının tür ağacı ile olan uyumunu ölçen derin DC ve GDK değerleri hesaplanmıştır. Simüle edilen 10,000 gen ağacından alınan bu değerler uyum istatistiklerinin beklenen dağılım eğrisini oluşturmak için kullanılmıştır. Daha sonra gözlemlenen Cytb gen ağacına ilişkin DC ve GDK değerlerinin bu dağılımın neresine düştüğüne bakılmıştır. Eğer gözlemlenen DC ve GDK değerleri, simüle edilen gen ağaçlarından elde edilen değerlerin beklenen dağılımından anlamlı derecede farklı ise (yani simüle edilen gen ağaçlarının %5'inden azı gözlemlenen DC ve GDK değeri ile aynı veya onlardan daha küçük değerlere sahip iseler) "gözlemlenen gen ağacı ilgili tür ağacı altında evrimleşmiştir" şeklinde kurulan hipotez ret edilmiştir.

Aynı yöntem kullanılarak gözlemlenen Cytb gen ağacının alternatif bir farklılaşma senaryosunu betimleyen tür ağacına olan uyumu kontrol edilmiştir. Alternatif senaryo *Phonochorion* cinsi içerisindeki farklılaşmanın iki farklı allopatrik sığınak içerisinde gerçekleştiğini betimlemektedir.

4. BULGULAR

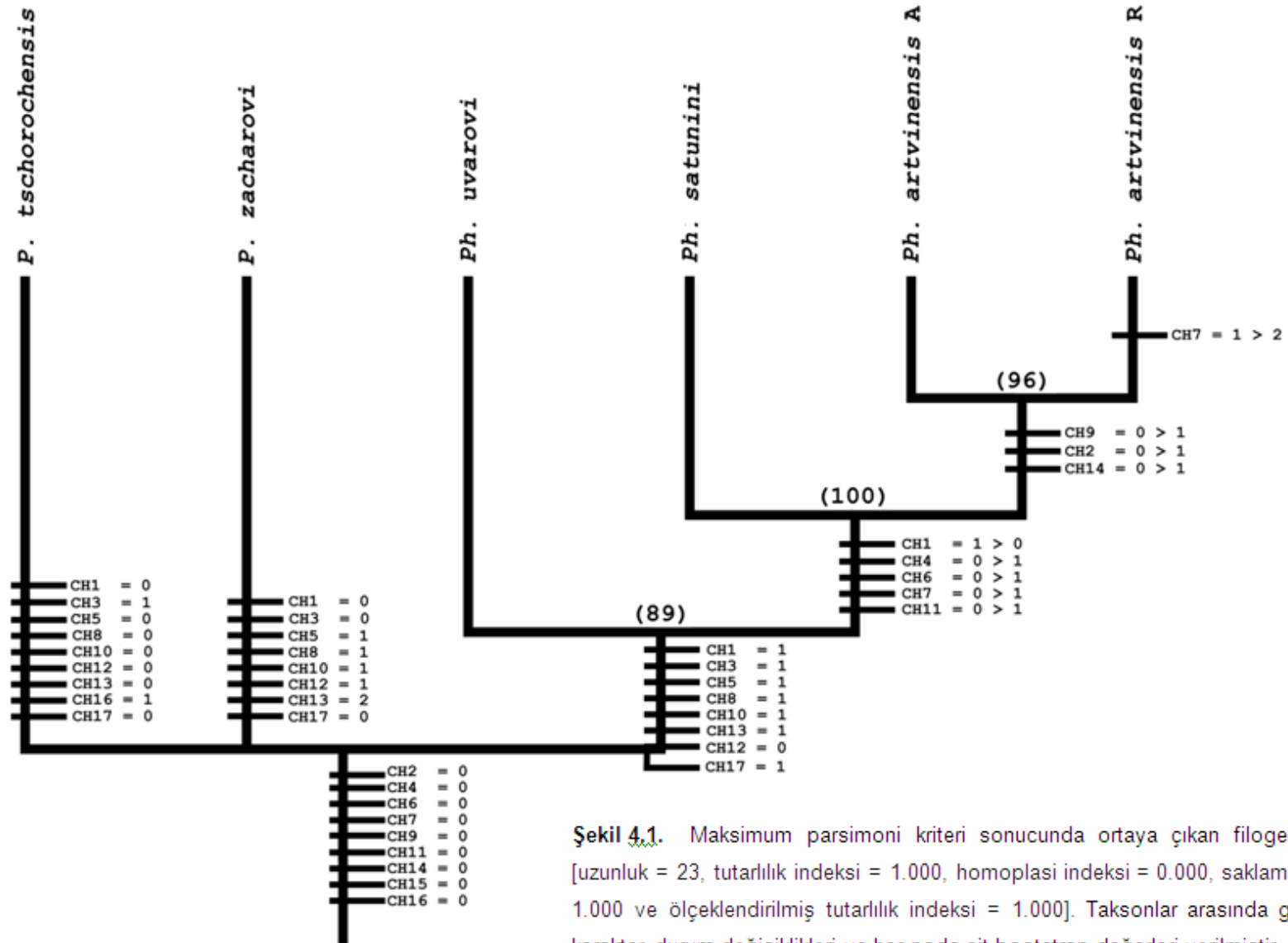
4.1. Morfolojik Çalışmalar

4.1.1. Kladistik Analiz

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan taksonlar ve *Phonochorion* cinsi ile yakın akraba olduğu varsayılan türler arasındaki, morfolojiye dayalı filogenetik ilişkiler, Maksimum Parsonomi algoritması kullanılarak oluşturulmuştur. Heuristik arama yöntemi, 151 deneme içerisinde 1 ağacı saklamıştır. Ağaçta yer alan taksonlar arası filogenetik ilişkiler, karakter durum değişimleri ve her nodun bootstrap destek değerleri Şekil 4.1'de verilmiştir.

Ortaya çıkan ağacın yapısına baktığımızda ağacın tabanında *Polysarcus zacharovi*, *Poecilimon tschorochensis* ve *Phonochorion* cinsinin bir politomi oluşturduğu görülmektedir (Şekil 4.1). Ağacın tabanındaki bu politomi, bu üç soyun, görece olarak yakın bir geçmişte, ortak bir atadan hızlı bir farklılaşma sonucunda ortaya çıktığını gösterebileceği gibi, kladistik analizde kullanılan karakterlerin bu üç soyu ayırt etmede yetersiz kaldığı ve başka karakterlere ihtiyaç olduğu anlamına da gelebilir.

Ağacın tabanından yukarıya doğru çıktığımızda *Phonochorion* cinsinin %98'lik bootstrap destek değeri ile monofiletik bir soy oluşturduğu görülmektedir (Şekil 4.1). Oluşturulan filogeniye göre *Ph. uvarovi* dış gruplarla en fazla sayıda benzer karakter durumuna sahip olduğundan veya dış gruplardan sadece tek kademeli farklılıklar ile ayrıldığından dolayı, *Phonochorion* cinsi içerisindeki atasal takson gibi görünmektedir. %90 bootstrap değerine sahip <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyu içerisinde *Ph. satunini*, *Ph. uvarovi*'den 6 karakter (KAR1, Pronotumunda tüberkül bulunması; KAR2, dişi pronotum yapısı; KAR4, metanotal bezin yapısı; KAR6 ve KAR7, erkek subgenital plakaların rengi ve şekli ve KAR11, erkek çağrı sesleri) bakımından farklılık göstermektedir. Dolayısıyla *Ph. satunini*, atasal taksondan (*Ph. uvarovi*'den) 8 karakter (KAR1, 2, 4, 6 ve 7'nin yanında KAR9, dişi subgenital plakasının şekli ve KAR14, fastigium'un yapısı) bakımından fark gösteren *Ph. artvinensis*'e oranla atasal



Şekil 4.1. Maksimum parsimoni kriteri sonucunda ortaya çıkan filogenetik ağaç [uzunluk = 23, tutarlılık indeksi = 1.000, homoplasi indeksi = 0.000, saklama indeksi = 1.000 ve ölçeklendirilmiş tutarlılık indeksi = 1.000]. Taksonlar arasında gerçekleşen karakter durum değişiklikleri ve her noda ait bootstrap değerleri verilmiştir.

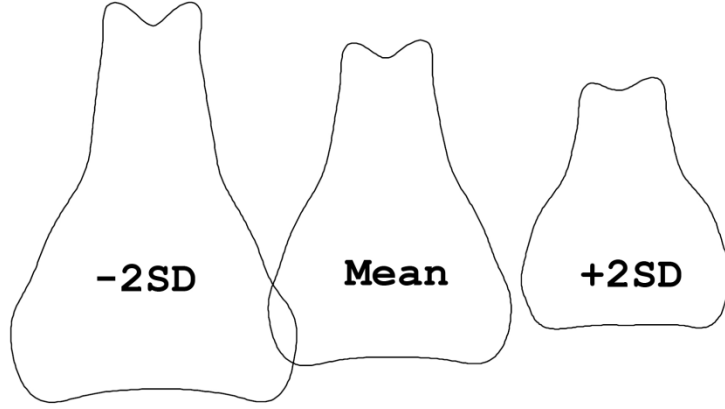
türe morfolojik olarak daha yakındır. Bunun yanında *Ph. artvinensis* soyu içerisinde Rize – Trabzon il sınırları içerisinde toplanan *Ph. artvinensis* örnekleri ile Artvin il sınırları içerisinde toplanan *Ph. artvinensis* örnekleri, birbirlerinden KAR7’de (erkek subgenital plakasının şekli) görülen özgün farklılık ile ayırt edilebilmektedir (Şekil 4.1).

4.1.2. Erkek Subgenital Plakalarında ve Dişi Ovipozitörlerinde Şekil Değişkenliği

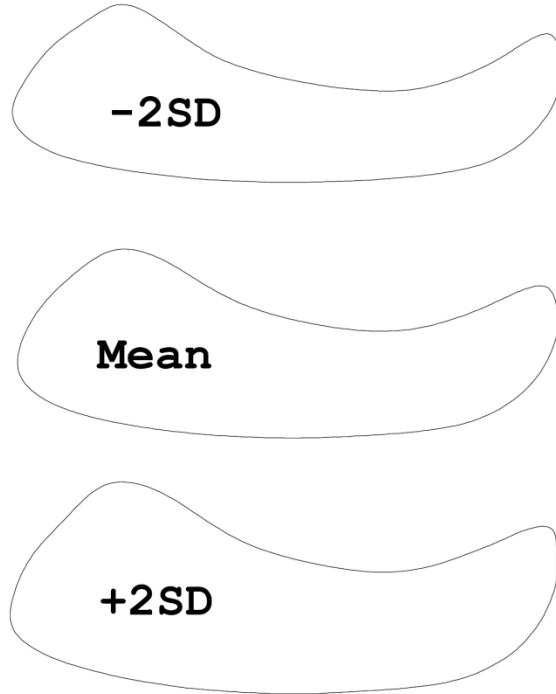
Şekil varyasyonunun istatistiksel olarak önemli bir kısmını açıklayan temel bileşen sayısı erkeklerde 6, dişilerde ise 9’dur. Subgenital plakayı betimleyen Elliptic Fourier Descriptor (EFD)’ların birinci temel bileşeni subgenital plakadaki varyasyonun %63’ünden fazlasını açıklamakta ve dolayısıyla subgenital plakadaki şekil değişkenliğini büyük oranda özetlemektedir. Bu nedenle erkek subgenital plakalarındaki şekil değişkenliği ile ilgili yapılan bütün analizler dolayısıyla birinci temel bileşen (TB1) üzerinden gerçekleştirilmiştir. Dişilerde ise ilk iki temel bileşen toplamda ovipozitör şekil değişkenliğinin %62’sini açıklamaktadır. Fakat her iki temel bileşen de özetle aynı varyasyonu (ovipozitörün kademeli olarak uzaması ve daralmasını) temsil etmektedir. Bundan dolayı ovipozitörlerdeki şekil değişkenliğinin %41’ini açıklayan birinci temel bileşen (TB1), istatistiksel analizlerde şekil indeksi olarak kullanılmıştır. Erkek subgenital plakalarında ve dişi ovipozitörlerinde her iki birinci temel bileşenin (TB1) betimlediği şekil değişkenliği görsel olarak Şekil 4.2 ve 4.3’de verilmiştir.

Nested ANOVA sonuçları dişilerde ovipozitör şeklinin, erkeklerde ise subgenital plaka şeklinin hem populasyonlar (erkekler: $F_{13,270} = 6.636$, $P < 0.001$; dişiler: $F_{13,135} = 3.045$, $P < 0.001$) hem de türler (erkekler: $F_{3,13} = 75.502$, $P < 0.001$; dişiler: $F_{3,13} = 8.782$, $P < 0.001$) arasında istatistiksel olarak anlamlı farklılıklar gösterdiğini ortaya koymuştur. Analiz edilen karakterler için ortalama değerler Şekil 4.4 ve 4.5’te sırasıyla erkekler ve dişiler için verilmiştir. Erkeklerde *Ph. satunini*’nin ve *Ph.artvinensis*’in Rize populasyonları diğer bütün taksonlardan istatistiksel olarak anlamlı bir fark göstermektedir (unequal N HSD, $P < 0.001$). Bunun aksine *Ph.artvinensis*’in Artvin populasyonları ile *Ph.uvarovi* populasyonları arasında

subgenital plakanın şekli bakımında istatistiksel olarak anlamlı bir fark bulunmamaktadır (Şekil 4.4).

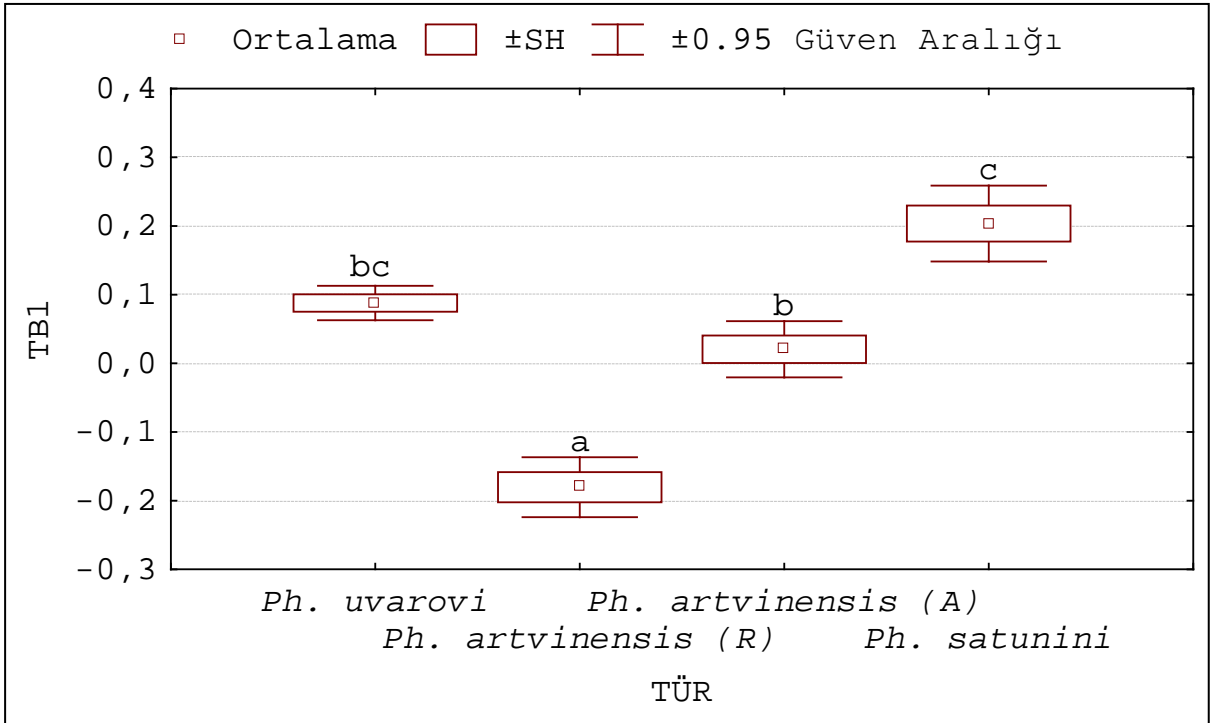


Şekil 4.2 Erkek Subgenital Plakalarında İlk Temel Bileşen (TB1) tarafından temsil edilen şekil değişkenliği. Ortalama şekil ve $\pm 2SH$ 'daki şekiller gösterilmektedir.

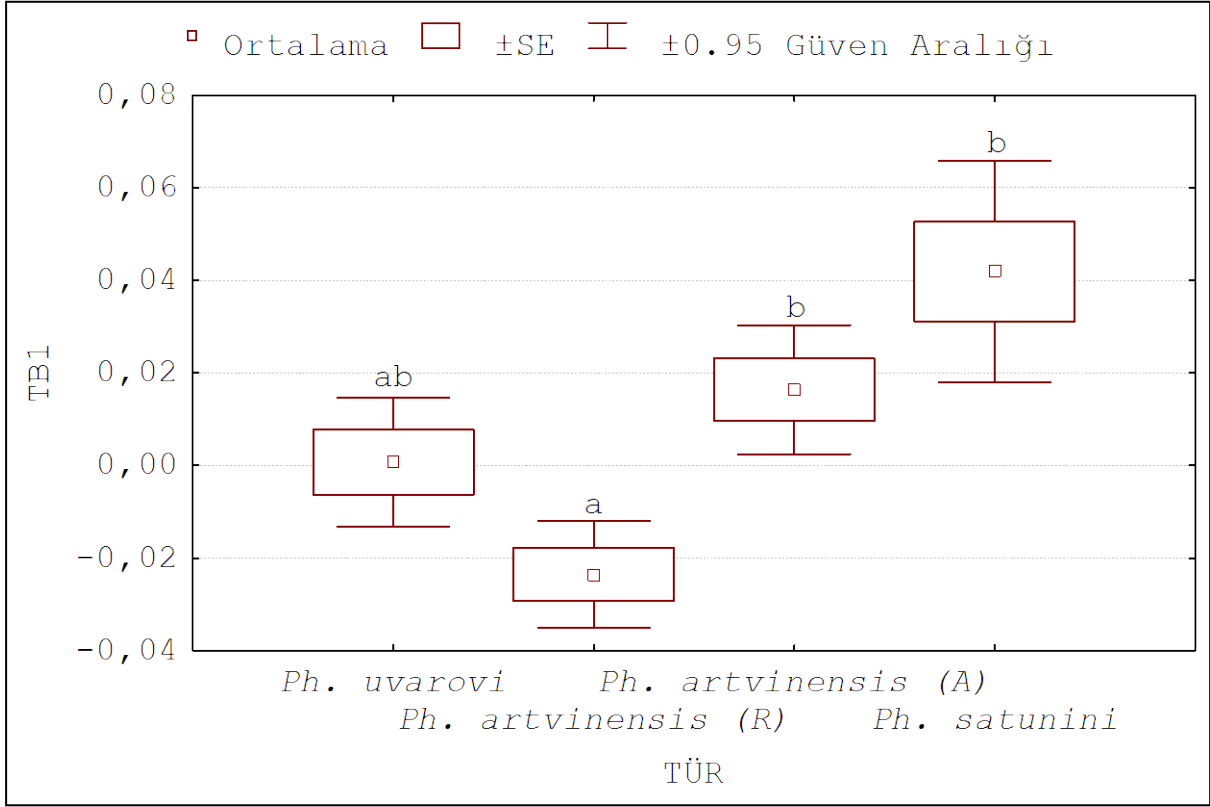


Şekil 4.3 Dişi Ovipozitörlerin de İlk Temel Bileşen (TB1) tarafından temsil edilen şekil değişkenliği. Ortalama şekil ve $\pm 2SH$ 'daki şekiller gösterilmektedir.

Ovipozitör şeklinde türler arası görülen farklılıkların örüntüsü erkek subgenital plakasındaki türler arası örüntüye benzerlik gösterse de farklılaşma oranı göreceli olarak daha azdır (Şekil 4.5). *Ph. artvinensis*'in Rize populasyonları ile *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonları *Ph. uvarovi*'den benzer derecede farklılık göstermiştir fakat farklılaşma yönleri birbirlerinin tersidir (Şekil 4.5). Rize bölgesinde yayılım gösteren *Ph. artvinensis* populasyonları ovipozitör şekli bakımında hem *Ph. satunini*'den (unequal N HSD, $P = 0.002$) hem de *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonlarından (unequal N HSD, $P = 0.004$) istatistiksel olarak anlamlı farklılıklar göstermiştir. Bunun yanında *Ph. artvinensis*'in Rize populasyonları ile *Ph. uvarovi* arasındaki fark ancak marjinal olarak anlamlı çıkmıştır (unequal N HSD, $P = 0.052$). Bütün diğer ikili karşılaştırmalar istatistiksel olarak anlamlı değildir.



Şekil 4.4 Erkek subgenital plakalarındaki şekil değişkenliğini açıklayan TB1'in taksonlara ait ortalamaları, standart hataları ve %95 güven aralıkları. Farklı harfler "unequal N HSD post hoc" testine göre istatistiksel olarak farklı ortalamaları betimlemektedir



Şekil 4.5 Dişi ovipozitöründeki şekil değişkenliğini açıklayan TB1'in taksonlara ait ortalamaları, standart hataları ve %95 güven aralıkları. Farklı harfler "unequal N HSD post hoc" testine göre istatistiksel olarak farklı ortalamaları betimlemektedir.

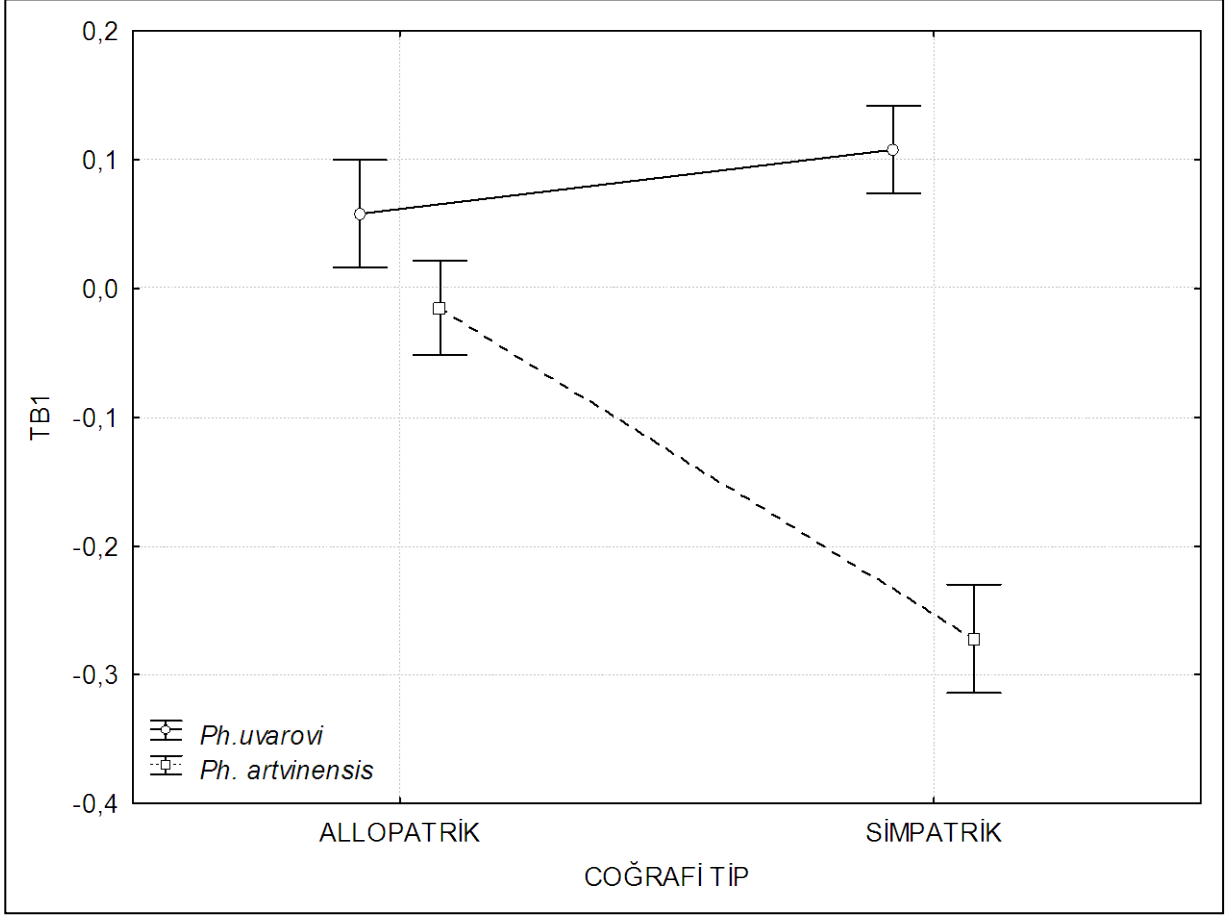
4.1.3. Üreme ve Ekolojiye Bağlı Karakter Farklılaşması

Ph. artvinensis'in Rize ve Artvin populasyonları arasında erkek sunenital plakası bakımından gösterdiği şekil değişkenliğinin örüntüsü, üreme baskısı sonucunda gerçekleşen hızlı karakter değişimine (eşeyssel sinyallerin veya morfolojik karakterlerin simpatri halinde allopartiye oranla daha yüksek oranda farklılaşmasına) oldukça benzemektedir. Fakat benzer bir örüntü ekolojik bir karakter olan ovipozitörlerde de görüldüğü için, söz konusu farklılaşma üremeye bağlı karakter farklılaşması kadar ekolojiye bağlı karakter farklılaşmasının bir sonucu da olabilir. Dolayısıyla *Phonochorion* cinsi içerisinde üremeye veya ekolojiye bağlı karakter farklılaşmasının olup olmadığını ortaya koyabilmek için bu iki hipotez faktoriyel ANOVA ve randomization sınamaları kullanılarak doğrudan sınanmıştır.

Yayılim alanlarında çakışma görülen *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis* populasyonlarında türün, dağılım tipinin (simpatrik/allopatrik) ve bu iki faktör arasındaki etkileşimin erkek subgenital plaka ve dişi ovipozitörü üzerindeki etkisini özetleyen faktöryel ANOVA sonuçları Çizelge 4.1 ve Şekil 4.6 ve 4.7'de verilmiştir. Sonuçlara baktığımızda erkek subgenital plakalarında her üç faktörün de istatistiksel olarak anlamlı olduğu ve iki tür arasındaki erkek subgenital plaka şekil farkının, simpatri halinde bulunan populasyonlarda allopatri halinde bulunan populasyonlara oranla çarpıcı derecede yüksek olduğu görülmüştür (Şekil 4.6). Dişi ovipozitörleri arasındaki farklılıklara baktığımızda ise sadece Tür x Dağılım Tipi etkileşimin istatistiksel olarak anlamlı olduğu, tür faktörünün marjinal düzeyde anlamlı olduğu, Dağılım Tipi faktörünün ise (simpatri/allopatri) istatistiksel olarak anlamlı olmadığı türler arası ovipozitör farklılıklarının simpatri halinde allopatriye oranla daha yüksek, fakat bunun erkek subgenital plakalarında olduğu kadar çarpıcı olmadığı anlaşılmaktadır (Şekil 4.7).

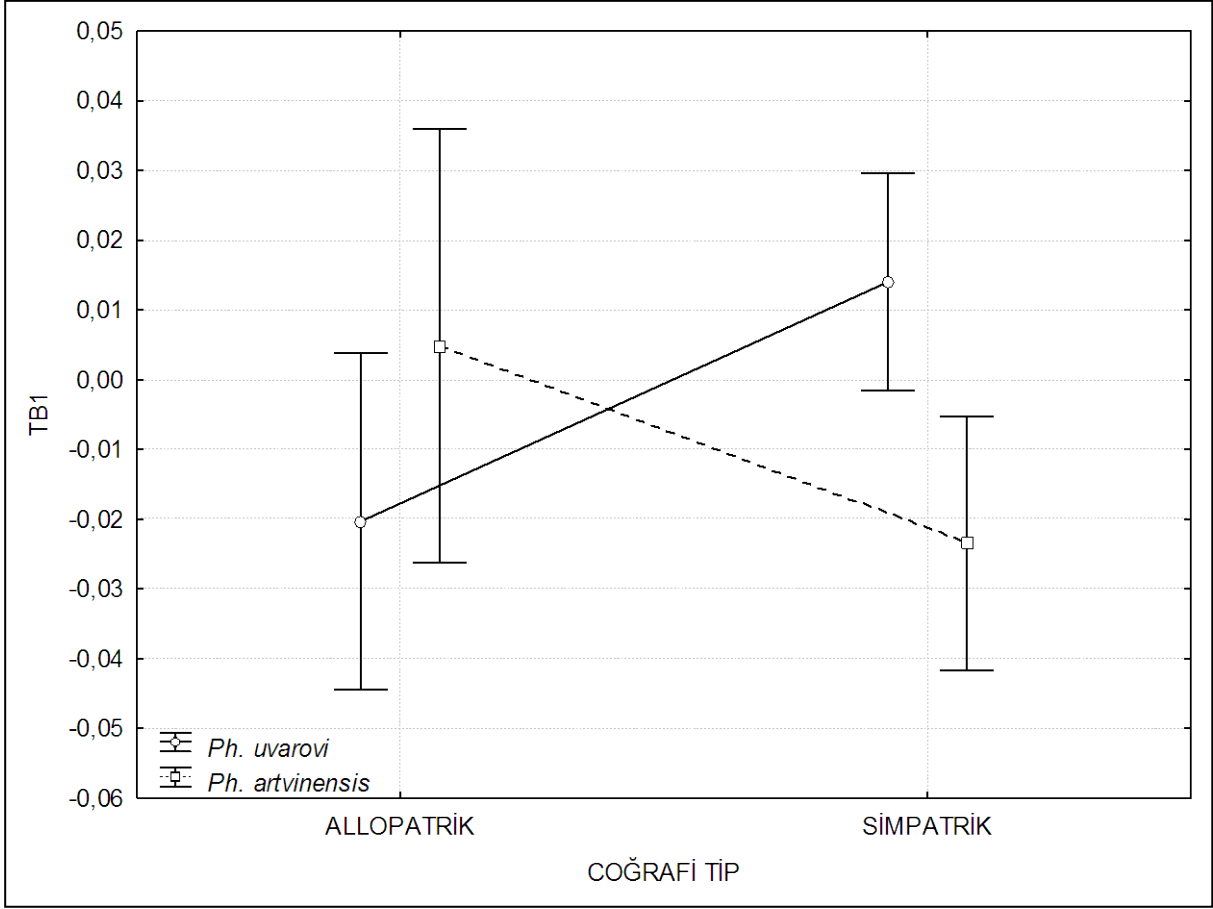
Çizelge 4.1 Türün, dağılım tipinin (simpatrik/allopatrik) ve bu iki faktör arasındaki etkileşimin erkek subgenital plaka ve dişi ovipozitörü üzerindeki etkisini özetleyen faktöryel ANOVA çizelgesi.

	KT	SD	OK	F	P
ERKEK					
Tür	3.330	1	3.330	132.455	< 0.001
Dağılım Tipi	0.698	1	0.698	27.760	< 0.002
Tür x Dağılım Tipi	1.531	1	1.531	60.857	< 0.003
Hata	6.663	265	0.025		
Dişi					
Tür	0.011	1	0.011	3.804	0.054
Dağılım Tipi	0.002	1	0.002	0.783	0.378
Tür x Dağılım Tipi	0.021	1	0.021	7.250	0.008
Hata	0.329	111	0.003		



Şekil 4.6 *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis*'deki subgenital plaka şekil değişkenliğini özetleyen TB1 değerlerinin türlere ve dağılım tiplerine göre ortalama değerleri. Hata çizgileri %95 güven aralığını temsil etmektedir.

Faktöryel ANOVA sonuçlarına göre hem erkek subgenital plakalarında hem de dişi ovipozitörlerin de üremeye/ekolojiye bağlı karakter farklılaşması sonucunda ortaya çıkması beklenen morfolojik örüntü için pozitif sonuçlar elde edilmiştir (yani simparti halinde morfolojik varyasyon allopatriye oranla daha yüksek çıkmıştır). Bu sonuçların doğruluğunu pekiştirmek için aynı örüntünün varlığı iki türe ait simpatrik ve allopatrik popülasyonların rastgele eşleştirilmesi yoluyla yapılan randomization sınamaları ile tekrar kontrol edilmiştir. Randomization sınamalarının erkek subgenital plakaları için olan sonuçlarına baktığımızda, farklı türlerin (*Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi*'nin) simpatri halinde bulunan popülasyonları arasında görülen farklılaşma derecesinin ($D_{simp} = 1.438$) allopatri halinde bulunan popülasyonları



Şekil 4.7 *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis*'deki ovipozitör şekil değişkenliğini özetleyen TB1 değerlerinin türlere ve dağılım tiplerine göre ortalama değerleri. Hata çizgileri %95 güven aralığını temsil etmektedir.

arasında görülen farklılaşma derecesinden ($D_{allo} = 0.595$) oldukça yüksek olduğu belirlenmiştir. Randomization sınavasının sonuçlarına göre bu farkın şans eseri yakalanma ihtimali oldukça düşük olup, bu iki değer arasındaki fark istatistiksel olarak anlamlıdır. ($D_{simp} - D_{allo} = 0.843$, $P_{rand} < 0.001$). Diğerlerde farklı türlerin simpatri halinde olan popülasyonlarının farklılaşma derecesi (ovipozitör şekli bakımından) ile allopatri halinde olan popülasyonlarının farklılaşma derecesi birbirlerine oldukça yakın çıkmıştır ($D_{allo} = 0.098$, $D_{simp} = 0.091$). Randomization sınavı bu iki değer arasındaki farkın istatistiksel olarak anlamlı olmadığını ortaya koymuştur ($D_{simp} - D_{allo} = 0.007$, $P_{rand} = 0.612$).

Dolayısıyla randomization sınamaları erkek subgenital plakaları için faktöryel ANOVA sonucunda belirlenen farklılaşma örüntüsünü doğrularken, dişi ovipozitörleri için çıkan örüntü istatistiksel olarak anlamlı çıkmamıştır.

4.2. Genetik Çalışmalar

4.2.1. Genetik Çeşitlilik

Sekanslaması yapılan toplam 132 bireyden analizlerde kullanmaya uygun 23 populusyona ait toplam 118 birey elde edilmiştir. mtDNA Cytb geni içerisinde sekanslanan bölgenin toplam uzunluğu hizalama ve budama işlemleri sonrasında 514 baz çifti (bç) olarak belirlenmiştir.

Örneklere ilişkin DNA dizileri A-T bakımından zengin olup %78.65 oranında A-T, %21.35 oranında ise G-C içerir. Sekanslar arasında 59'u parsimoni bilgilendirici olmak üzere toplam polimorfik bölge sayısı $S = 61$ olup 2 adet indel bölgesi içermektedir. Toplam 61 polimorfik bölge içerisinde 63 nükleotid substitüsyonu gözlemlenmiştir. Bu substitüsyonlardan 40'ı transisyon iken 23'ü transversiyondur. Sekanslar arasındaki nükleotid çeşitliliği $\theta_s = 11.041 \pm 2.926$ (baz başına 0.021 ± 0.006) ve $\theta_\pi = 16.876 \pm 8.373$ (baz başına 0.033 ± 0.016) olup, ikili farklılıkların ortalama sayısı $P_i = 16.876 \pm 7.562$ olarak belirlenmiştir. Sekanslar arasındaki farklılaşmada nötral süreçlerden bir uzaklaşma olup olmadığını belirleyebilmek için Tajima'nın D ve Fu'nun F_s değerleri hesaplanmıştır. Her iki değer açısından da nötralityden anlamlı derecede bir uzaklaşma tespit edilememiştir ($D = 1.494$ $P = 0.942$; $F_s = 11.639$ $P = 0.979$).

Analiz edilen 118 sekans içerisinde haplotip çeşitliliği yüksek olup ($H_c = 0.844 \pm 0.024$) 18 özgül haplotip elde edilmiştir. Bu haplotipler Çizelge 4.2'de verilmiş ve bu haplotiplerin populusyonlara dağılımı Çizelge 4.3'te ve Şekil 4.8'de gösterilmiştir. Haplotip 09 (Hap09) en yaygın haplotip olup, hem *Ph. uvarovi* hem de *Ph. artvinensis* türlerine ait 9 farklı populusyondan ve 40 bireyden elde edilmiştir. Hap09'dan sonra en yaygın haplotipler sırasıyla 16 ve 8 bireyden elde edilen haplotip 02 (Hap02) ve haplotip 04 (Hap04)'tür. Hap02 ve Hap04 hem *Ph. artvinensis* hem de *Ph. uvarovi* populusyonlarından elde edilmiş olmalarına rağmen, Hap09'un aksine bu iki

Çizelge 4.2 *Phonochorion* cinsi içerisinde mtDNA Cytb gen bölgesi sekanslanan 118 bireyden elde edilen özgün haplotipler.

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
Hap_1	TTTTATTGCGCTACGCTATTTTACGATCCATCCCTAATAAACTGGAGGAGTTATTGCCTTAATTCTATCTATTGCCATTTTATTAATTTTACCATTCCA										
Hap_2C.....G.....										
Hap_3C.....G.....										
Hap_4C.....G.....										
Hap_5C.....										
Hap_6C.....										
Hap_7C.....G.....										
Hap_8T.....C.....G.....										
Hap_9										
Hap_10										
Hap_11										
Hap_12G.....										
Hap_13										
Hap_14										
Hap_15G.....										
Hap_16C..C.....A..C.....C..G.C.....T..C.....TT										
Hap_17C..C.....A..C.....C..G.C.....T..C.....TT										
Hap_18C..C.....A.....A..C..G.C.....T..C.....TT										

	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	
Hap_1	CAATAAAAGAACTTCCGAAGAACAATTTTATCCTATCAATCAAATTCTATTCTGAACAATGATTAGAATTGTAATTTTACTAACTTGAATTGGTGCA										
Hap_2C...										
Hap_3C.....										
Hap_4C.....										
Hap_5										
Hap_6										
Hap_7A...										
Hap_8C.....										
Hap_9										
Hap_10										
Hap_11C.....										
Hap_12										
Hap_13										
Hap_14										
Hap_15C.....G.....										
Hap_16	T.....T.....A.....C.....A..CC.....T										
Hap_17	T.....A.....C.....CC.....C..T										
Hap_18	T.....A.....C.....A..CC.....T										

```

          210      220      230      240      250      260      270      280      290      300
    ....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|
Hap_1 CGGCCTGTTGAGGACCCTTATATCTTAATTGGTCAAATCCTCACTGTCTATACTTCCTATATTACTTAATTAATCCTATTATATTAATATATGAGATA
Hap_2  ..T.....A..A.....
Hap_3  ..T.....A..A.....
Hap_4  ..T.....A.....
Hap_5  ..T.....A.....
Hap_6  .....A.....
Hap_7  ..T.....A..A.....G.....
Hap_8  ..T.....A.....A..A.....G.....
Hap_9  .....A.....
Hap_10 .....A.....T.....
Hap_11 ..A.....A.....
Hap_12 .....A.....
Hap_13 ..A.....A.....
Hap_14 .....TA.....
Hap_15 .....A.....
Hap_16 ..T.....C..C.....A..T.....C..G.....C.....
Hap_17 ..T.....C..C.....A..T.....C..A.....C.....
Hap_18 ..T.....C..C.....A..T.....C..G.....C.....

```

```

          310      320      330      340      350      360      370      380      390      400
    ....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|
Hap_1 AATTAATTAAATAAGTTAATAAGCTT-ATAAAGCATATGTTTTGAAAACATAAGATAGAAGTTTAATTCTTCTATTAACCTAAAGTT-ACTAAATTTATT
Hap_2  .....-.....-.....
Hap_3  .....-.....-.....
Hap_4  .....-.....-.....
Hap_5  .....-.....-.....
Hap_6  .....-.....-.....
Hap_7  .....-.....-.....
Hap_8  .....-.....-.....
Hap_9  .....-.....-.....
Hap_10 .....-.....-.....
Hap_11 .....-.....-.....
Hap_12 .....-.....-.....
Hap_13 .....-.....-.....
Hap_14 .....-.....-.....
Hap_15 .....-.....-.....
Hap_16 .....T.....A.....A.....CT..T..T.....
Hap_17 .....T.....A.....A.....CT..T..T.....
Hap_18 .....T.....A.....A.....CT..T..T.....

```

```

          410      420      430      440      450      460      470      480      490      500
    ....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|....|

```

```

Hap_1 ACATTAAATAAAAATAGATAAAAAAAAAATCTTTAGACCCAAAAAGAAAAATAAAAAATTTAAAGACAAAGGCAAATAACTCTTTCAAGCTAAATACATC
Hap_2 .....T.....
Hap_3 .....T.....
Hap_4 .....T.....
Hap_5 .....
Hap_6 .....
Hap_7 .....T.....
Hap_8 .....T.....
Hap_9 .....
Hap_10 .....
Hap_11 .....
Hap_12 .....T.....
Hap_13 .....
Hap_14 .....
Hap_15 .....
Hap_16 .....T..CC...C...A.CC.....T...T.....C...G.....
Hap_17 .....T..CC...C...A.CC.....T...T.....C...G.....
Hap_18 .....T..CC...C...A.CT.....T...T.....C...G.....

```

510

```

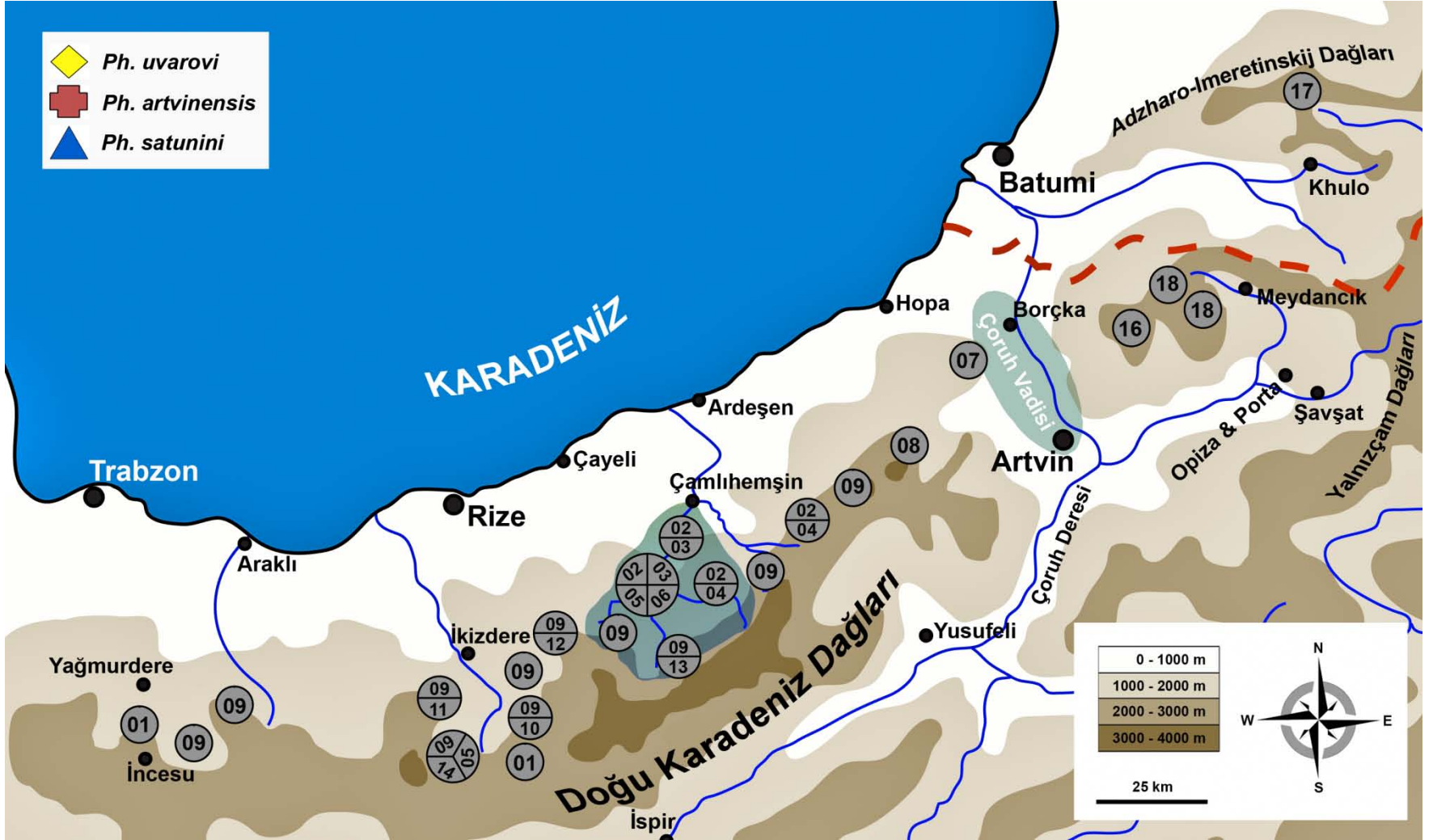
.....|.....|.....
Hap_1 AATTTATCATATCG
Hap_2 .....
Hap_3 .....
Hap_4 .....
Hap_5 .....
Hap_6 .....
Hap_7 .....
Hap_8 .....
Hap_9 .....
Hap_10 .....
Hap_11 .....
Hap_12 .....
Hap_13 .....
Hap_14 .....
Hap_15 .....
Hap_16 .....
Hap_17 ..C..G.....
Hap_18 .....

```

haplotipin dağılım aralığı kısıtlıdır (Çizelge 4.3 ve Şekil 4.8). Bu üç haplotip dışında Haplotip 1 (Hap01) hem Yağmurdere hem Ovit populasyonlarından elde edilmiş olup diğer paylaşılan haplotiplerin aksine sadece *Ph. uvarovi*'ye özgüdür. Bu dört haplotipin dışında kalan bütün haplotipler coğrafi alana ve türe özgüdürler (Çizelge 4.3 ve Şekil 4.8).

Çizelge 4.3 Özgül haplotiplerin populasyonlara dağılımları. Haplotiplerin populasyonlar içerisindeki sıklıkları parantez içerisinde verilmiştir.

POPULASYON	TÜR	N	HAPLOTİP
Yağmurdere Köyü (Gümüşhane)	<i>Ph. uvarovi</i>	6	Hap01 (6)
Boğalı Köyü (Araklı)	<i>Ph. uvarovi</i>	5	Hap09 (5)
Kama Köyü (İkizdere)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap09 (5), Hap11 (1)
Anzer Yaylası (İkizdere)	<i>Ph. uvarovi</i>	5	Hap09 (2), Hap14 (2), Hap15 (1),
Ovit Geçidi (İkizdere)	<i>Ph. uvarovi</i>	4	Hap01 (4)
Çağrankaya Yaylası (Çayeli)	<i>Ph. uvarovi</i>	6	Hap09 (4), Hap12 (2)
Demirkapi Köyü (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	5	Hap02 (3), Hap03 (2)
Çat Düzlüğü (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	4	Hap02 (1), Hap03 (1), Hap05 (1), Hap06 (1)
Verçenik Yaylası (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	5	Hap09 (5)
Çiçekli Yayla (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	6	Hap09 (5), Hap13 (1)
Amlakıt Yaylası (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	6	Hap02 (5), Hap04 (1)
Kavron Yaylası (Çamlıhemşin)	<i>Ph. uvarovi</i>	4	Hap04 (4)
Sırt Yaylası (Ardeşen)	<i>Ph. uvarovi</i>	4	Hap02 (4)
Erikli Köyü (Araklı)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap09 (6)
Cimil Yaylası (İkizdere)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap09 (6)
Çamlık Köyü (İkizdere)	<i>Ph. artvinensis</i>	5	Hap09 (4), Hap10 (1),
Çaymakçur Yaylası (Camlihemsin)	<i>Ph. artvinensis</i>	5	Hap02 (3), Hap04 (2)
Napopen Yaylası (Arhavi)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap8 (6)
İskebe Yaylası (Artvin)	<i>Ph. artvinensis</i>	4	Hap7 (4)
Beyazsu Yaylası (Borçka)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap16 (6)
Naselgeldi (Şavşat)	<i>Ph. artvinensis</i>	5	Hap18 (5)
Sakorya Yaylası (Şavşat)	<i>Ph. artvinensis</i>	6	Hap18 (6)
Djvari Mindori (Gomista/Gürcistan)	<i>Ph. satunini</i>	5	Hap17 (5)



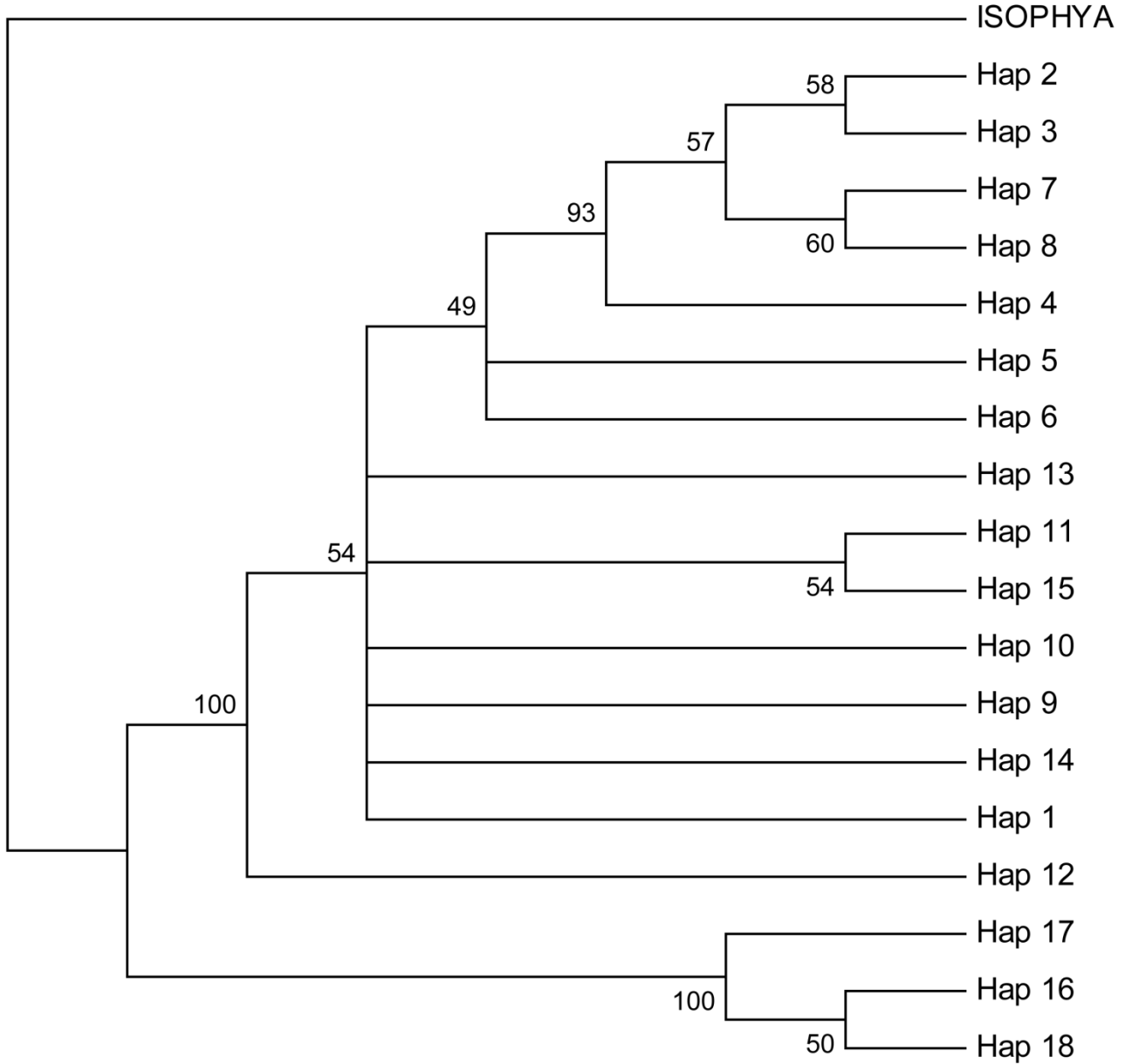
Şekil 4.8 Özgül haplotiplerin Doğu Karadeniz Bölgesi içerisindeki dağılımı.

4.2.2. Filogenetik Analizler

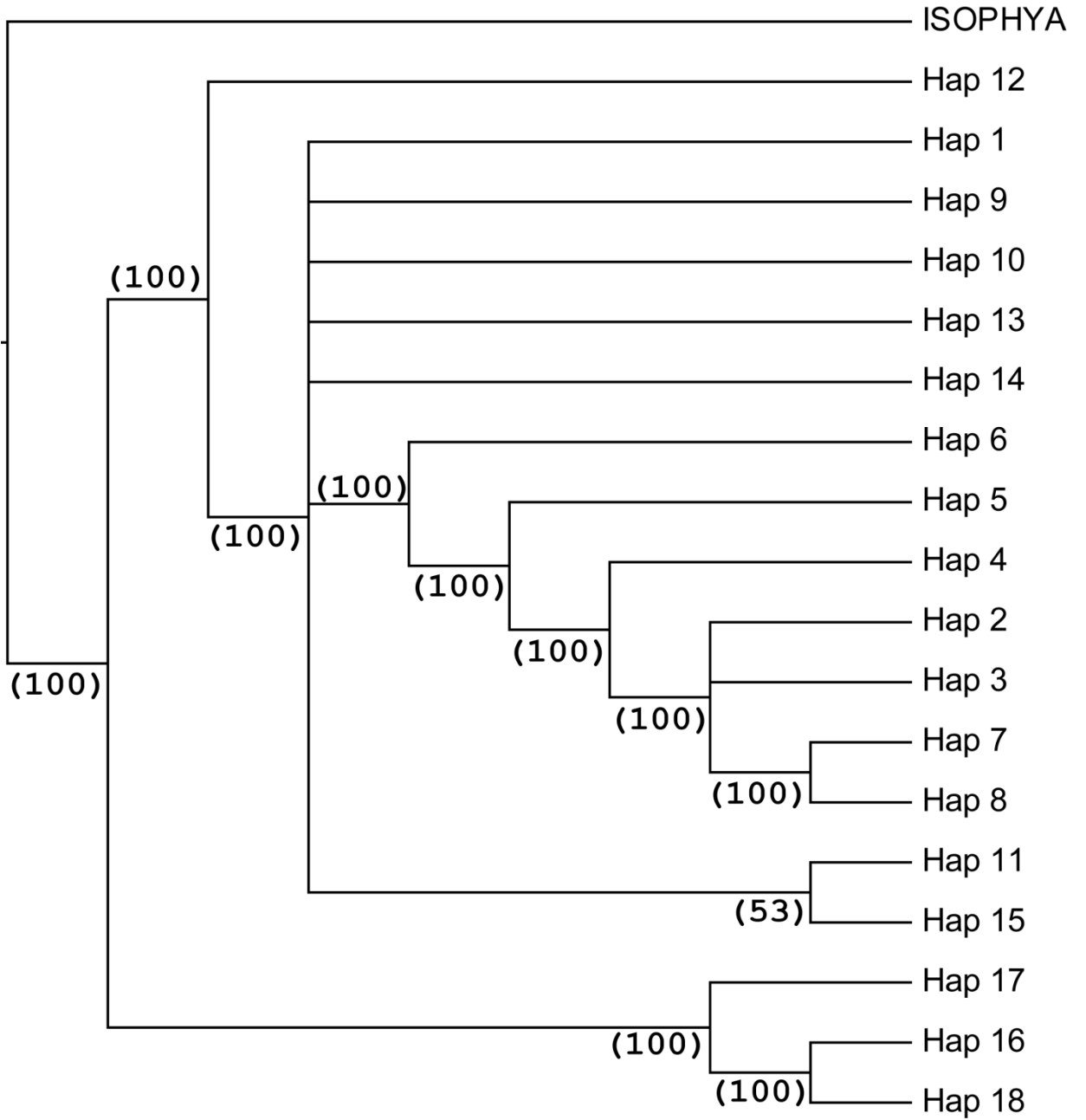
Özgül haplotipler arasındaki filogenetik ilişkiler Neighbourhood Joining (NJ), Maksimum Parsimoni (MP) ve Maksimum Likelihood (ML) analiz sistemleri kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Her üç yöntemle çizilen ağaçların genel örüntüsü bir birlerine çok yakın olup sırasıyla Şekil 4.9 – 4.11’de verilmiştir.

Ağaçlar incelendiğinde *Phonochorion* cinsinin Çoruh Vadisi’nin doğusunda ve batısında olmak üzere yüksek bootstrap değerleri ile desteklenen iki monofiletik soy hattından oluştuğu görülmektedir. Buna göre *Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis*’in Artvin bölgesinde yer alan popülasyonları bir soy hattı oluştururken, *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis*’in Rize ve Trabzon bölgelerindeki popülasyonları ikinci bir soy hattını oluşturmaktadır. Bunun yanında Trabzon ve Rize illeri boyunca yayılım gösteren *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi* farklı türler olmalarına rağmen farklı monofiletik taksonlar oluşturmamaktadır. Bu iki tür, Hap02, Hap04 ve Hap09 olmak üzere, 3 ortak haplotipe sahiptir ve geriye kalan özgül haplotipler ise türe özgü bir kümelenme oluşturmamakta ve filogenetik ağaç içerisinde iç içe geçmiş durumdadır.

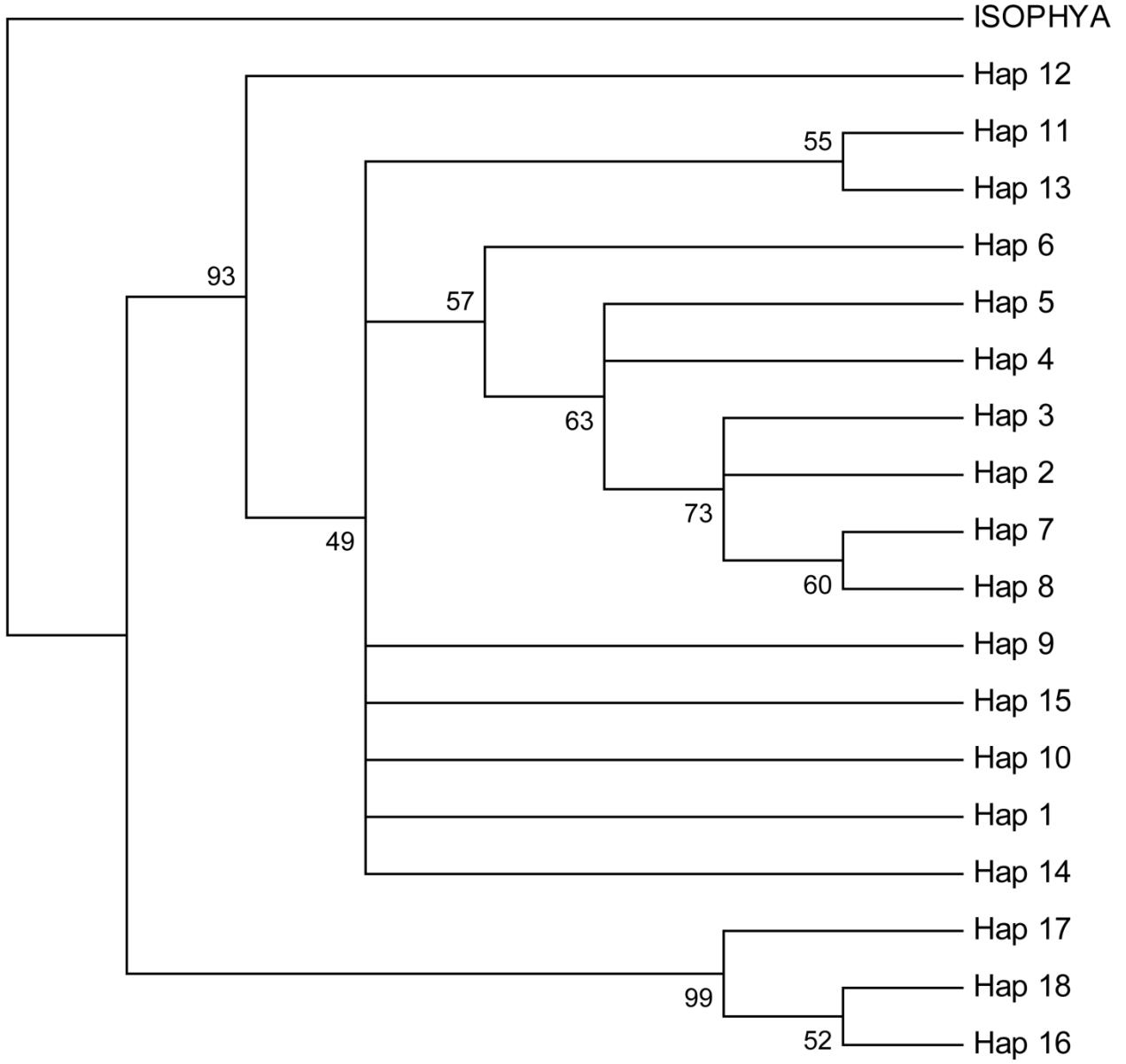
Phonochorion cinsi içerisinde yer alan haplotipler her ne kadar türlere özgü kümeler oluşturmaları da, önemli derecede coğrafi bir yapılanma gösterdikleri söylenebilir. Hap09 dışında coğrafi olarak yaygınlık gösteren bir başka haplotip yoktur ve popülasyonlara özgü haplotipler büyük oranda coğrafi olarak birbirlerine yakın olan haplotipler ile kümelenmişlerdir (Şekil 4.9 – 4.11). Örneğin Hap02 ve Hap04 gibi hem popülasyonlar hem de türler arasında paylaşılan haplotipler aynı coğrafi bölgelerde bulunan yakın popülasyonlardan örneklenmiş ve bu haplotipler büyük oranda bir arada kümelenmişlerdir. Coğrafi yapılanmaya tek istisna ML ağacında görülen Hap11 ile Hap13 arasındaki kümelenmedir (Şekil 4.11). Hap11 *Ph. artvinensis*’e ait bir örnek olup İkizdere ilçesinin Kama köyünden örneklenmiş iken Hap13 ise *Ph. uvarovi*’ye ait olup Fırtına Vadisinin yukarısındaki Çiçekli yayladan elde edilmiştir. Bu iki popülasyon arasında kuş uçuşu olarak 38 km bulunmaktadır. Fakat bu yapılanma NJ ve MP ağaçlarında görülmemektedir.



Şekil 4.9 *Phonochorion* cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Neighbor-Joining yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç. Evrimsel uzaklıklar Kimura 2-parametre yöntemi altında hesaplanmıştır. %50 bootstrap güven sınırının altında kalan dallar çöktürülmüştür.



Şekil 4.10 *Phonochorion* cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Maksimum-Parsinomi yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç. Heuristik arama yöntemi 250029 deneme içerisinde 38 ağacı saklamıştır [uzunluk = 254, tutarlılık indeksi = 0.8504, homoplasi indeksi = 0.1496, saklama indeksi = 0.8041 ve ölçeklendirilmiş tutarlılık indeksi = 0.6838]. Yukarıda saklanan 38 ağacın %50 majority kuralına göre oluşturulan konsensus ağacı görülmektedir.



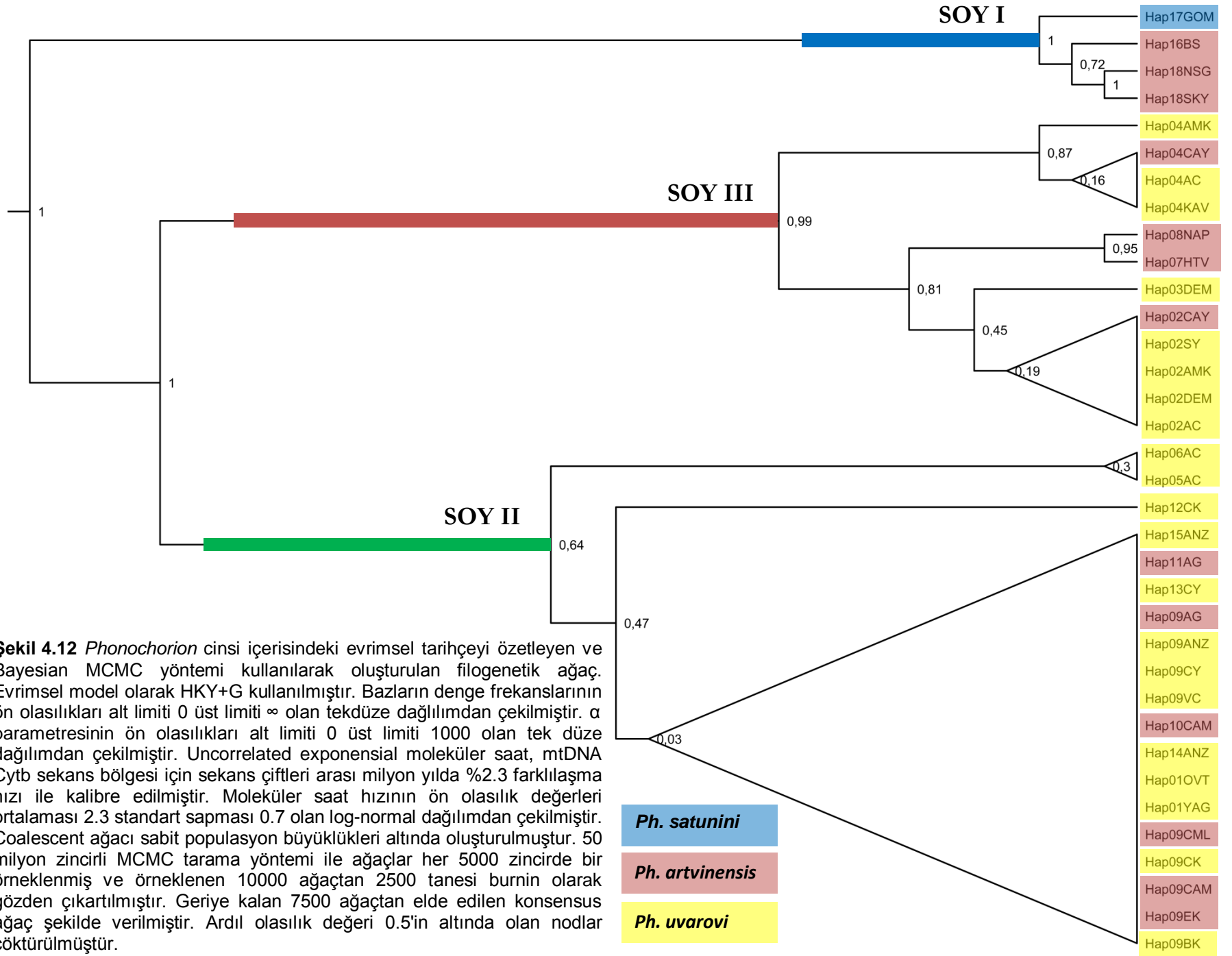
Şekil 4.11 *Phonochorion* cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Maksimum-Likelihood yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç. Evrimsel model olarak HKY+G kullanılmıştır (FrekA = 0.363, FrekC = 0.196, FrekG = 0.086, FrekT = 0.355; ti/tv = 2.719; α = 0.330). %50 bootstrap güven sınırının altında kalan dallar çöktürülmüştür.

4.2.3. Bayesian Tabanlı Filogenetik Analizler ve Farklılaşma Zamanları

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan haplotipler arasındaki filogenetik ilişkileri ve farklı soyların ortak ataya sahip olma zamanlarını aynı anda hesaplayabilen Bayesian tabanlı filogenetik analizin sonuçları Şekil 4.12'de verilmiştir. Bayesian analizi sonucunda ortaya çıkan filogenetik ağacın yapısı NJ, MP ve ML ağaçlarının sonuçları ile büyük oranda örtüşmektedir. Bununla birlikte Bayesian tabanlı filogenide diğer ağaçlara oranla Rize - Trabzon bölgesi içerisinde dağılım gösteren haplotipler arasındaki ilişkilerin çözünürlüğü daha yüksektir. Bayesian analiz sistemi *Phonochorion* cinsini yüksek ardıl olasılık nod değerleri altında (>%60) 3 temel soy hattına ayırt edebilmiştir. Bu soy hatları sırasıyla *Ph. artvinensis*'in Artvin popülasyonları ile *Ph. satunini*'nin Gürcistan popülasyonunu temsil eden Soy I, *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*'nin Ardeşen – Araklı arasındaki popülasyonlarını temsil eden Soy II, ve *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi*'nin Ardeşen ve Arhavi popülasyonlarını temsil eden Soy III olarak belirlenmiştir (Şekil 4.12).

mtDNA Cytb sekans bölgesinin, sekans çiftleri arasında milyon yıl başına %2.3 farklılaşma gösterdiği kabul edilerek kalibre edilmiş moleküler saat yöntemi sonucunda her bir soyun ortak ataya sahip olma zamanları hesaplanmış ve sonuçlar Çizelge 4.4 Şekil 4.13 ve 4.14'te verilmiştir. Sonuçlara baktığımızda Çoruh Vadisinin her iki yanına düşen iki temel soyun yaklaşık olarak 4 milyon yıl önce ortak bir ataya sahip oldukları ve ilkin farklılaşmanın (bölünmenin) Pliosen dönemine denk geldiği görülmektedir. Fakat bu tahmin etrafındaki güven aralığı oldukça yüksek olup (1 – 7 milyon yıl) *Phonochorion* cinsi içerisindeki ilkin farklılaşma Pliyosen dönemi ile Erken Pleyistosen dönemini içeren geniş bir zaman aralığında gerçekleşmiş olabilir.

Phonochorion cinsindeki ilkin farklılaşmanın (bölünmenin) aksine Soy I ve Soy II/III içerisindeki farklılaşma zamanları çok daha yüksek bir güvenilirlikle tahmin edilebilmiş ve farklılaşma zamanlarının Pleyistosen dönemi içerisindeki Günz-Mindel buzullar arası dönemi ile Riss-Würm buzullar arası dönemi arasında kaldığı belirlenmiştir (Çizelge 4.4). Soy I ve Soy II/III için tahminlenen ortalama farklılaşma zamanlarına baktığımızda, Soy I içerisindeki popülasyonların ortalama



Şekil 4.12 *Phonochorion* cinsi içerisindeki evrimsel tarihçeyi özetleyen ve Bayesian MCMC yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç. Evrimsel model olarak HKY+G kullanılmıştır. Bazların denge frekanslarının ön olasılıkları alt limiti 0 üst limiti ∞ olan tekdüze dağılımdan çekilmiştir. α parametresinin ön olasılıkları alt limiti 0 üst limiti 1000 olan tek düze dağılımdan çekilmiştir. Uncorrelated exponential moleküler saat, mtDNA Cytb sekans bölgesi için sekans çiftleri arası milyon yılda %2.3 farklılaşma hızı ile kalibre edilmiştir. Moleküler saat hızının ön olasılık değerleri ortalaması 2.3 standart sapması 0.7 olan log-normal dağılımdan çekilmiştir. Coalescent ağacı sabit popülasyon büyüklükleri altında oluşturulmuştur. 50 milyon zincirli MCMC tarama yöntemi ile ağaçlar her 5000 zincirde bir örneklenmiş ve örneklenen 10000 ağaçtan 2500 tanesi burnin olarak gözden çıkartılmıştır. Geriye kalan 7500 ağaçtan elde edilen konsensus ağaç şekilde verilmiştir. Ardıl olasılık değeri 0.5'in altında olan nodlar çöktürülmüştür.

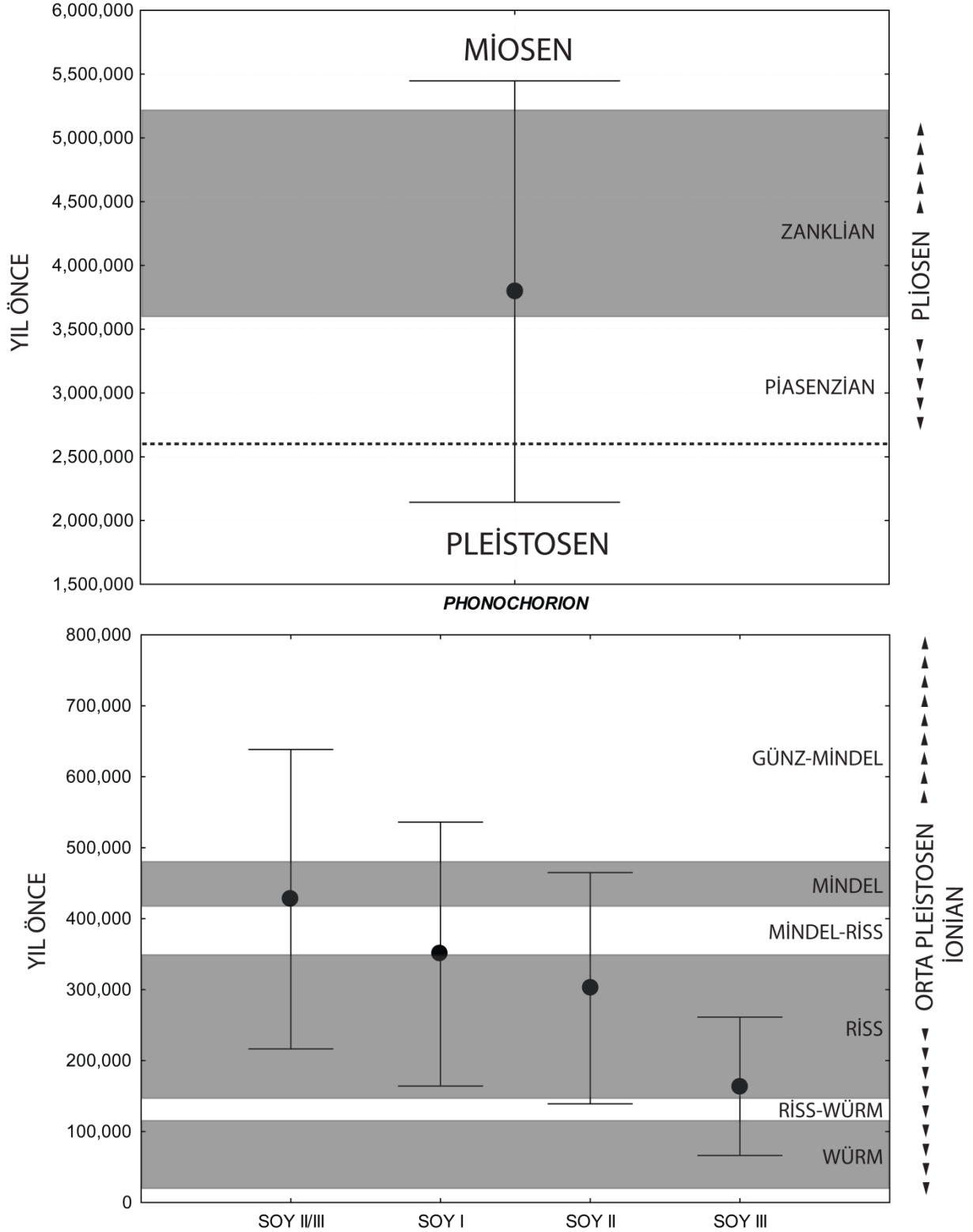
340 bin yıl önce (Riss buzul dönemi) Soy II ile III'ün ise ortalama 430 bin yıl önce (Mindel-Riss buzullar arası dönemi) ortak bir ataya sahip oldukları görülmektedir. Soy II ve III'ün kendi içerisindeki farklılaşmalara baktığımızda bunların da hemen hemen Soy II ve III'ün bölünmesi ile aynı zaman aralığına denk geldiği ve büyük oranda yine Mindell-Riss buzullar arası dönem ile Riss buzul dönemine denk geldiği görülmektedir. Soy II'yi oluşturan popülasyonların ortalama 300 bin yıl önce Soy III'ü oluşturan popülasyonların ise ortalama 164 bin yıl önce ortak bir ataya sahip oldukları tespit edilmiştir.

Çizelge 4.4 *Phonochorion* cinsinin ve cins içerisinde yer alan soyların sekans çiftleri arası milyon yılda %2.3 farklılaşma hızı ile kalibre edilmiş moleküler saat ve sabit popülasyon büyüklüğü altında hesaplanan ortak ataya varma zamanları. Zaman birimi milyon yıl olarak verilmiştir.

	Ortak Ataya Varma Zamanları (OAVZ)				
	Phonochorion	Soy II/III	Soy I	Soy II	Soy III
Ortalama	3.7946	0.4274	0.3503	0.3022	0.1636
Standart Hata	0.0313	0.0036	0.0029	0.0030	0.0017
Medyan	3.4339	0.3791	0.3066	0.2624	0.1406
Geometrik Ortalama	3.4481	0.3796	0.3058	0.2618	0.1394
Alt 95% HPD *	1.1782	0.1107	0.0685	0.0539	0.0271
Üst 95% HPD	7.2855	0.8624	0.7200	0.6360	0.3511
EÖB [§]	3127.8	3751.9	4470.5	3338.7	3422.5

*HPD = Highest Posterior Density Interval (En yüksek ardıl olasılık aralığı)

[§]EÖB = Effektiv Örneklem Büyüklüğü



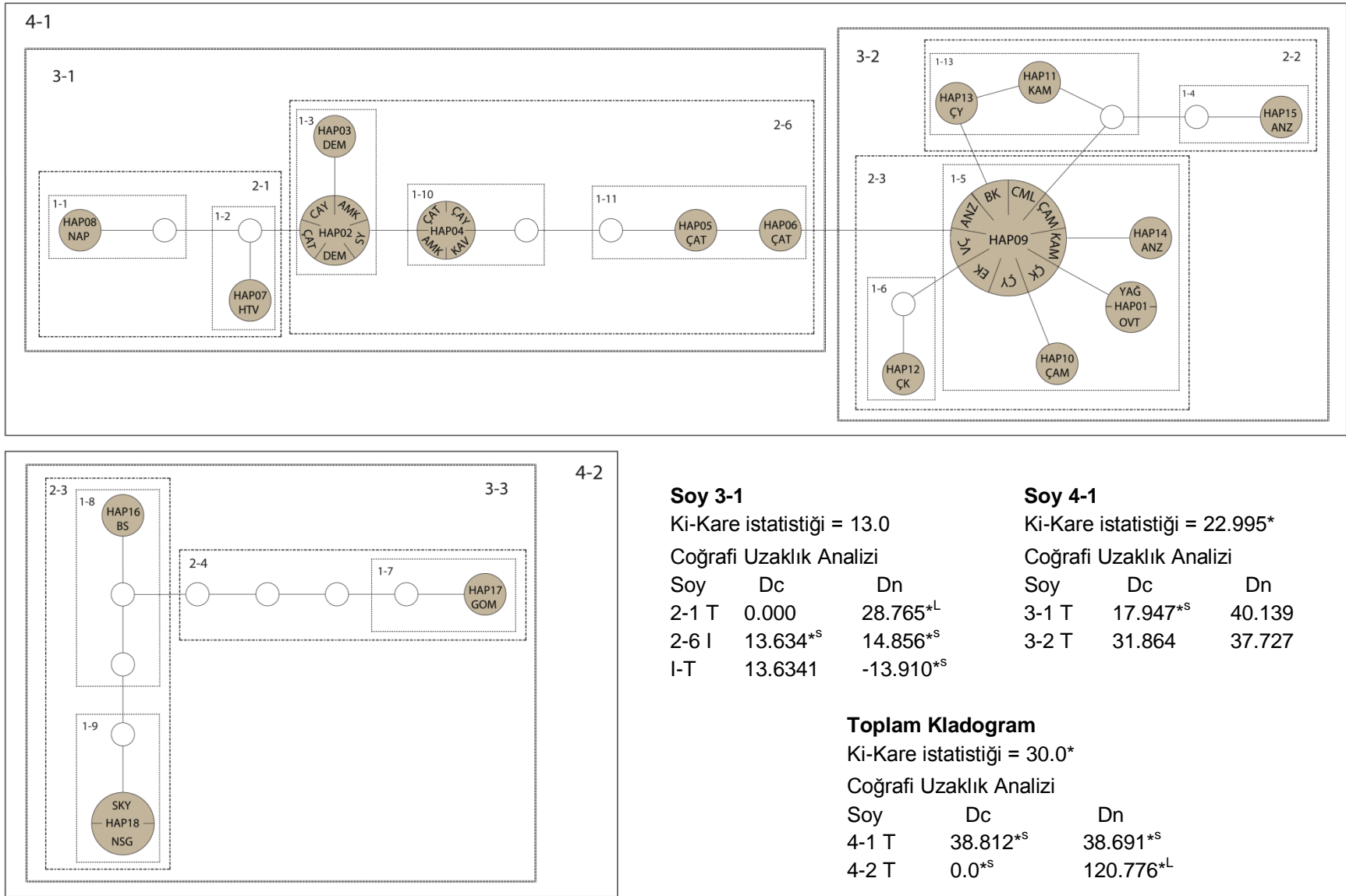
Şekil 4.13 *Phonochorion* cinsinin ve içerisinde yer alan soyların ortalama farklılaşma zamanları ve farklılaşma zamanlarının denk geldiği jeolojik dönemler. Kesikli çizgi Pleistosen döneminin üst sınırını betimlemektedir. Hata çizgileri standart sapmaları temsil etmektedir.

4.2.4. Haplotip Şebekeleri ve NCA

Phonochorion cinsine ait haplotipler arasındaki en parsinomik bağlantıların bulunması sonucunda oluşturulan haplotip şebekeleri ve haplotip dağılımları ile coğrafya arasındaki ilişkiyi sınavan test istatistikleri (ki-kare contingency test, Dc ve Dn) Şekil 4.14'te verilmiştir.

NCA analizi sonucunda birbirinden 41 mutasyon farkla ayrılan iki ayrı haplotip şebekesi (soy hattı) ortaya çıkmıştır. Şebeke 4-1 *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis*'in Rize ve Trabzon boyunca yayılım gösteren popülasyonlarından, Şebeke 4-2 ise *Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis*'in Artvin ile Gürcistan arasında yayılan popülasyonlarından oluşmaktadır. 41 mutasyonluk bir fark %95'lik parsinomi güven aralığının oldukça dışında olduğundan bu iki şebeke arasında güvenilir bir bağlantı kurmak mümkün olmamıştır. NCA analizlerine bakıldığında toplam kladogramın istatistiksel olarak anlamlı bir coğrafi örüntü gösterdiği belirlenmiştir ($X^2 = 30.0$ $p < 0.001$). Toplam kladogramın altında yer alan Şebeke 4-1 ve Şebeke 4-2 için hesaplanan coğrafi uzaklık istatistiklerine baktığımızda, hem Dc hem de Dn istatistiğinin her iki alt şebeke için de anlamlı olduğunu görmekteyiz (Şekil 4.14). Dolayısıyla bu iki soy hattının hem coğrafi dağılım alanlarını genişlettiği hem de yayılım aralıklarında bir değişim olduğu söylenebilir. Çıkarım anahtarının en son sürümüne (<http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>) göre Şebeke 4-1 ile Şebeke 4-2 arasındaki coğrafi örüntü allopatrik parçalanmanın bir sonucu olarak ortaya çıkmıştır (çıkarım zinciri = 1-19 NO = allopatrik parçalanma).

Şebeke 4-1'in, 9 adet bir basamaklı, 4 adet 2 basamaklı ve 2 adet de 3 basamaklı soydan oluştuğu görülmektedir. Ortaya çıkan haplotip şebekelerine baktığımızda Hap09'un hem toplam veri setindeki frekansına hem de coğrafi dağılım aralığının genişliğine dayanarak, en atasal haplotip olduğu söylenebilir. Şebeke 4-1 altındaki soylardan sadece soy 2-1 ile soy 2-6'nın filogeni ile coğrafik yapılanma arasında istatistiksel olarak anlamlı bir ilişki gösterdiği belirlenmiştir (Şekil 4.14). Dc ve Dn istatistikleri soy 2-6'nın her iki istatistik açısından da anlamlı olduğunu fakat soy 2-1'in sadece Dn istatistiği açısından anlamlı olduğunu belirlemiştir.



4.14 *Phonochorion* cinsi için yapılan NCA analizinin sonucunda ortaya çıkan en parsonomik haplotip şebekesi. Haplotiplerin büyüklükleri içerdikleri populasyon sayısına göre ölçeklendirilmiştir. Her çizgi bir mutasyon farkı betimlemektedir. Boş yuvarlaklar kayıp haplotipleri temsil etmektedir. Soylar ile ilgili yapılan coğrafi uzaklık sınamaları (ki-kare contingency sınaması, Dn ve Dc) sadece istatistiksel olarak coğrafya ile soy arasında anlamlı bir ilişki bulunan soylar için verilmiştir. * 0.05 seviyesinde istatistiksel anlamlılığı temsil eder. *L = anlamlı derece büyük; *S = anlamlı derecede küçük

Dolayısıyla soy 2-1 altında yer alan *Ph. artvinensis*'in Napopen ve Hatila Vadisi popülasyonlarının, köken aldıkları soya göre coğrafi konumlarını anlamlı derecede değiştirdikleri söylenebilir. Bunun yanında *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*'nin soy 2-6'yı oluşturan popülasyonlarının hem köken aldıkları soya göre coğrafi konumlarını anlamlı derecede değiştirdikleri hem de coğrafi dağılım aralıklarını gitgide arttırdıkları görülebilir. Bunun yanında soy 3-1 için $I-T_{Dn}$ istatistiğinde anlamlı olduğu ortaya konmuştur (Şekil 4.14) Bu durumda soy 3-1 içerisinde yer alan genç haplotiplerin (şebekenin uçlarında bulunan haplotiplerin) atasal haplotiplere (şebekenin bazalında yer alan haplotiplere) oranla dışarıya doğru disperse oldukları söylenebilir. Çıkarım anahtarının en son sürümüne (<http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>) göre Şebeke 3-1 allopatrik parçalanmadan beklenen bir coğrafi örüntü göstermektedir (çıkarım zinciri = 1-19 NO = allopatrik parçalanma).

Şebeke 4-1'i incelediğimizde bu şebekenin 3 adet bir basamaklı, 2 adet 2 basamaklı ve 1 adet de 3 basamaklı soylardan oluştuğunu görmekteyiz. NCA analizleri Şebeke 4-1 altında bulunan hiçbir soy hattı için filogenetik yapılanma ile coğrafya arasında istatistiksel olarak anlamlı bir ilişki bulmamıştır.

4.2.5. Popülasyon Genetik Yapısı

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan 3 soy hattına ve bunların alt popülasyonlarına ilişkin genetik çeşitlilik indeksleri Çizelge 4.5'te verilmiştir. Bütün soylarda nükleotid çeşitliliği düşük olmakla birlikte ($\theta\pi = 1.651 - 3.827$; $\theta s = 1.447 - 2.469$) haplotip çeşitliliği yüksek çıkmıştır (0.533 – 0.776). Tajima'nın D'si ve Fu'nun Fs'si sadece Soy II'de istatistiksel olarak anlamlı bulunmuş ve geri kalan iki soyda nötraliteden anlamlı bir uzaklaşma görülmemiştir. Soy II içerisindeki popülasyonlara bakıldığında hem *Ph. uvarovi* hem de *Ph. artvinensis* popülasyonları için Tajima'nın D değerinin istatistiksel olarak anlamlı olduğu fakat Fu'nun Fs istatistiğinin sadece *Ph. artvinensis* popülasyonlarında anlamlı olduğu tespit edilmiştir.

Phonochorion cinsi içerisinde görülen genetik varyasyonun soylar arası ve soy içi hiyerarşik yapılanmasını ortaya koyan AMOVA analizi Çizelge 4.6'da verilmiştir. Sonuçlar *Phonochorion* cinsinin yüksek oranda genetik yapılanma gösterdiği ($F_{st} = 0.947$; $P < 0.001$) ve bu genetik yapılanmanın büyük kısmının

Çizelge 4.5 *Phonochorion* cinsi içerisinde yer alan soyların ve soylar altındaki popülasyonlara ait genetik çeşitlilik indeks değerleri ve nötralite sınamaları (Tajima'nın D'si; Fu'nun Fs'si) sonuçları.

SOYLAR	N	SU	DB	HS	HÇ (SS)	θ_s (SS)	θ_{π} (SS)	D	Fs
SOY I	22	514	9	3	0.654 +/- 0.061	2.469 +/- 1.122	3.827 +/- 2.232	1,844	6,436
SOY II	60	512	11	10	0.533 +/- 0.071	2.144 +/- 0.865	0.871 +/- 0.689	-1,644*	-5,799*
<i>Ph. uvarovi</i>	39	512	10	8	0.653 +/- 0.066	2.142 +/- 0.923	1.118 +/- 0.828	-1,412*	-1,973
<i>Ph. artvinensis</i>	21	512	3	3	0.186 +/- 0.110	0.834 +/- 0.532	0.286 +/- 0.353	-1,727*	-1,198*
SOY III	32	512	7	5	0.766 +/- 0.041	1.447 +/- 0.706	1.651 +/- 1.106	0,385	0,977
<i>Phonochorion Ardeşen</i>	26	512	2	3	0.542 +/- 0.075	0.542 +/- 0.403	0.640 +/- 0.577	0,405	0,372
<i>Ph. artvinensis Arhavi</i>	10	512	4	2	0.533 +/- 0.095	0.600 +/- 0.657	1.060 +/- 0.704	1,831	3,338

N, toplam sekans sayısı; SU, sekans uzunluğu (bç); DB, değişken bölge sayısı; HS, Haplotip sayısı; HÇ, Haplotip çeşitliliği; θ_s ve θ_{π} , nükleotid çeşitliliği. * 0.05 seviyesinde anlamlı.

(%92.17) soylar arası farklılıklardan kaynaklandığını göstermiştir ($F_{ct} = 0.922$; $P = 0.067$). Soylar arası ikili F_{st} değerlerine bakıldığında fiksasyon indeksinin hemen hemen bütün soylar için 1 değerine ulaştığı ($F_{st} > 0.82$) ve soylar arasında kuşak başına göç eden birey sayısının yok denecek kadar az olduğu belirlenmiştir ($N_m < 0.03$).

Çizelge 4.6 *Phonochorion* cinsi içerisinde yer alan soylar ve bunların altındaki popülasyonların hiyerarşik moleküler varyans analizi (AMOVA).

Varyasyon Kaynağı	SD	KT	VB	% V
Soylar Arası	2	879.014	12.372 Va	92.17
Soy içindeki popülasyonlar arası	2	15.186	0.335 Vb	2.50
Popülasyon içi	109	77.967	0.715 Vc	5.33
Toplam	113	972.167	13.423	

Fiksasyon İndeksleri

$F_{sc} = 0.319$ ($P < 0.001$)

$F_{st} = 0.947$ ($P < 0.001$)

$F_{ct} = 0.922$ ($P = 0.067$)

KT, Kareler toplamı; VB, Varyans Birimleri; %V, yüzde varyans

Soylar içerisinde yer alan popülasyonlar *Phonochorion* cinsindeki genetik varyasyonun %2.5'lik gibi oldukça düşük bir kısmını açıklamasına rağmen bu değer ile ilişkili fiksasyon indeksi istatistiksel olarak anlamlıdır ($F_{sc} = 0.319$; $P < 0.001$). Soylar içerisinde yer alan popülasyonların ikili F_{st} karşılaştırmaları ve göç oranları Çizelge 4.7'de verilmiştir. Soy II içerisinde yer alan *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi* popülasyonlarına baktığımızda, bu iki popülasyon arasındaki genetik farklılaşma istatistiksel olarak anlamlı olmakla birlikte oldukça düşük ($F_{st} = 0.065$), kuşak başına görülen göç oranının ise oldukça yüksek olduğu belirlenmiştir ($N_m = 7.213$). Bu durumda bu iki popülasyon her ne kadar iki farklı türü temsil etseller de genetik olarak halen tek bir popülasyonu temsil ettikleri söylenebilir. Soy III'ün altında bulunan popülasyonlara baktığımızda *Ph. artvinensis*'in Arhavi popülasyonunun *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*den oluşan Ardeşen popülasyonundan önemli derecede

genetik farklılaşma gösterdiği ($F_{st} = 0.679$ $P < 0.001$) ve aralarında kuşak başına görülen göç oranınının 1'in altında olduğu belirlenmiştir ($N_m = 0.237$).

Çizelge 4.7 *Phonochorion* cinsi içerisindeki soylara ait populasyonlar arası ikili F_{st} değerleri (alt üçgen) ve kuşak başına göç eden birey sayısı (üst üçgen)

	SOY I	SOY II		SOY III	
		UVAROVI	ARTVINENSIS	ARDESEN	ARHAVI
SOY I	-	0.024	0.024	0.024	0.034
UVAROVI	0.954	-	7.213	0.088	0.083
ARTVINENSIS	0.954	0.065	-	0.044	0.047
ARDESEN	0.954	0.850	0.919	-	0.237
ARHAVI	0.937	0.858	0.914	0.679	-

Phonochorion cinsinin soylar arası ve soy içi populasyonlar arası genetik varyasyon örüntülerine baktığımızda, genetik yapılanmanın türler arası farklılıklardan çok populasyonların coğrafi alana dağılımları ile ilişkili olduğunu söyleyebiliriz. Populasyonlar arası genetik uzaklıkların coğrafi uzaklık ile olan ilişkisini ve Çoruh Vadisi ve dağ adacıkları gibi doğal dispersal bariyerlerinin bu örüntü üzerindeki etkisini ortaya koyabilmek için Mantel ve Kısmi Mantel sınamaları yapılmıştır. Bu sınamalarda kullanılan genetik uzaklık, coğrafi uzaklık ve kategorik veri matrisleri Çizelge 4.8 ve 4.9'da verilmiştir. Mantel ve kısmi mantel sınamalarının sonuçları ise Çizelge 4.10'da ve Şekil 4.15'de gösterilmiştir. Sonuçlara bakıldığında ikili genetik uzaklık değerlerinin anlamlı derecede her üç coğrafi faktörler de (uzaklık, Çoruh Vadisi, dağ adacıkları) ilişkili olduğunu görmekteyiz. Bunun yanında genetik farklılaşma ile en yüksek korelasyonu dağ adacıklarının varlığı göstermiştir ve bu faktörün etkisini sırasıyla coğrafi uzaklık ve Çoruh Vadisi'nin etkisi izlemiştir. Kısmi Mantel sınamaları dağ adacıkları ile coğrafi uzaklığın genetik farklılaşma üzerindeki etkilerini, diğer faktörlerin etkileri göz önüne alındığında bile, koruduğunu ortaya koyarken, Çoruh Vadisinin coğrafi uzaklık faktörü göz önüne alındığında istatistiksel önemini yitirdiği görülmüştür. Bu sonuçlara dayanarak *Phonochorion* populasyonları arasında genetik farklılaşmayı yöneten en önemli unsurun coğrafi uzaklık ile habitat sürekliliğini engelleyen etkenler olduğu ve Çoruh Vadisi gibi daha büyük ölçekli yalıtım bariyerlerinin ise ikincil etkilere sahip olduğu söylenebilir.

Çizelge 4.8 *Phonochorion* populasyonları arasındaki genetik uzaklık (alt üçgen, Fst), ve coğrafi uzaklık (üst üçgen, km) matrisleri

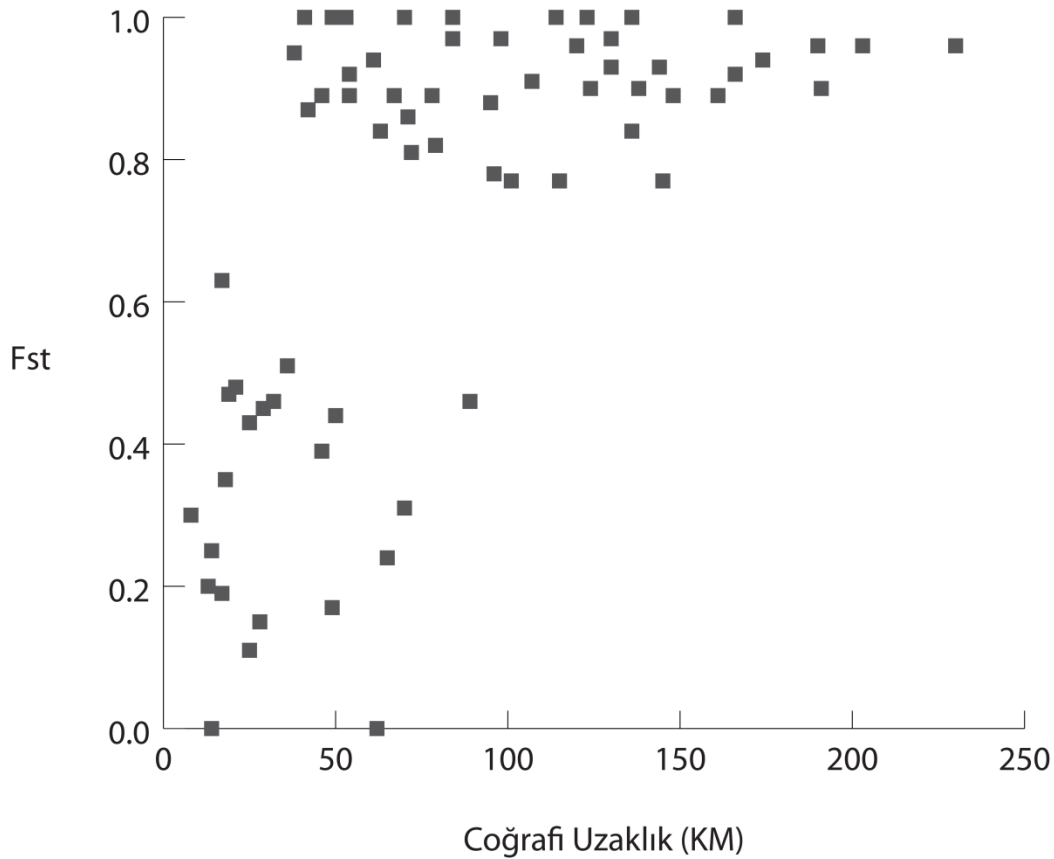
	Sirt Yaylası	Cimil Yaylası	Cagrankaya	Beyazsu Yaylası	Gomista	Erikli Köy	Çamlık	Anzer Yaylası	Kavron Yaylası	Çat Düzü	Napopen Yaylası	Sakorya Yaylası
Sirt Yaylası	-	53	54	70	114	120	61	78	17	32	19	84
Cimil Yaylası	1	-	13	123	166	70	8	25	38	21	71	136
Cagrankaya	0,92	0,2	-	124	166	65	14	28	42	25	72	138
Beyazsu Yaylası	1	1	0,9	-	49	190	130	148	84	101	54	14
Gomista	1	1	0,92	1	-	230	174	191	130	145	95	41
Erikli Köy	0,96	0,31	0,24	0,96	0,96	-	62	49	107	89	136	203
Çamlık	0,94	0,3	0,25	0,93	0,94	-0,06	-	17	46	29	79	144
Anzer Yaylası	0,89	0,11	0,15	0,89	0,9	0,17	0,19	-	63	46	96	161
Kavron Yaylası	0,63	0,95	0,87	0,97	0,97	0,91	0,89	0,84	-	18	36	98
Çat Düzü	0,46	0,48	0,43	0,77	0,77	0,46	0,45	0,39	0,35	-	50	115
Napopen Yaylası	0,47	0,86	0,81	0,89	0,88	0,84	0,82	0,78	0,51	0,44	-	67
Sakorya Yaylası	1	1	0,9	0	1	0,96	0,93	0,89	0,97	0,77	0,89	-

Çizelge 4.9 *Phonochorion* populasyonları arasında Çoruh vadisi (alt üçgen) ve dağ adacıkların (üst üçgen) etkisini özetleyen kategorik veri matriseleri.

	Sırt Yaylası	Cimil Yaylası	Cagrankaya	Beyazsu Yaylası	Gomista	Erikli Köy	Çamlık	Anzer Yaylası	Kavron Yaylası	Çat Düzü	Napopen Yaylası	Sakorya Yaylası
Sırt Yaylası	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cimil Yaylası	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Cagrankaya	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Beyazsu Yaylası	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Gomista	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Erikli Köy	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Çamlık	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Anzer Yaylası	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Kavron Yaylası	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1
Çat Düzü	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
Napopen Yaylası	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Sakorya Yaylası	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0

Çizelge 4.10 Populasyonlar arası genetik uzaklıkların, coğrafi uzaklık ve doğal dispersal bariyerleri ile olan ilişkisini ortaya koyan mantel ve kısmi mantel sınamaları.

Mantel Sınaması	Z	r	P <=
Standard Mantel Sınamaları			
Genetik uzaklık ile Coğrafi uzaklık	4626.175	0.610	0.001
Genetik uzaklık ile Çoruh Vadisi	24.430	0.519	0.002
Genetik uzaklık ile Dağ adaları	41.390	0.724	0.001
Kısmi Mantel Sınamaları			
Genetik uzaklık ile coğrafi uzaklık (Çoruh Vadisinin etkisi göz önüne alınarak)		0.402	0.004
Genetik uzaklık ile coğrafi uzaklık (Dağ adacıklarının etkisi göz önüne alınarak)		0.443	0.002
Genetik uzaklık ile Çoruh Vadisi (coğrafi uzaklıkların etkisi göz önüne alınarak)		0.154	0.159
Genetik uzaklık ile dağ adacıkları (coğrafi uzaklıkların etkisi göz önüne alınarak)		0.625	0.001



Şekil 4.15 Uzaklığa bağlı genetik izolasyon örüntüsünü özetleyen genetik uzaklık (ikili Fst) değerleri ile coğrafi uzaklık değerlerinin birlikte dağılımı.

4.2.6. Tarihsel Demografi

Soyların ve bu soylar içerisindeki alt popülasyonların tarihsel demografilerini bir başka deęişle gemiş bir zaman aralığında bu popülasyonlarda bir büyümenin olup olmadığını, ortaya koyabilmek için yapılan “Uyumsuzluk Dağılım” sınamalarının sonuçları Çizelge 4.11’de verilmiştir. Sonuçlara baktığımızda Soy II için elde edilen SSD ve rg istatistiklerinin her ikisinin de küçük olduğu ve 0.05 seviyesinde anlamlı olmadığı görülmektedir. Dolayısıyla Soy II için ani popülasyon büyüme modelini red edememiş olup popülasyonun bir büyüme geçirdiği söylenebilir. Soy II’ye ait gözlenen ikili farklılıklar ile ani popülasyon büyüme modeli altında beklenen değerlerin dağılımları Şekil 4.16’da verilmiştir. Şekilden de görüleceği gibi model altında beklenen değerler ile gözlenen değerler yüksek oranda uyuşmakta olup, ani popülasyon büyümesi altında gözlemlenmesi beklenen tek tepeli dağılım açık bir şekilde görülmektedir. Popülasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresi “ t ” analiz sonucunda ortaya konan **Tau** (τ = popülasyon büyümesinin zamanı) parametresi kullanılarak hesaplanmıştır. $\tau = 2ut$ formülünde u , tüm gen bölgesinin mutasyon hızı (yani μ x toplam baz çift sayısı, Soy II için 512) t ise popülasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresidir. Bir kuşak içinde bölge başına ortalama mutasyon oranı $\mu = 1.15 \times 10^{-8}$ kabul edilirse “ $\tau (0.78) = 2 \times u (512 \times 1.15 \times 10^{-8}) \times t$ ” bağıntısı kullanılarak hesaplanan t (popülasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak süresi) 6.66×10^4 kuşak olarak belirlenmiştir. Kuşak süresi 1 yıl olarak ele alınırsa bu durumda *Phonochorion*’un Ardeşen ile Araklı bölgesi arasında kalan popülasyonlarının (Soy II’nin) yaklaşık olarak 66,600 yıl önce ani bir popülasyon büyümesi geçirdiği söylenebilir.

Soy III’ün altında yer alan Ardeşen popülasyonları ile Arhavi popülasyonlarına baktığımızda Arhavi popülasyonu için hem SSD hem de rg istatistikleri 0.05 seviyesinde anlamlı olup bu popülasyonlar için ani büyüme modeli red edilmiştir. Soy III içerisindeki Ardeşen popülasyonuna baktığımızda ise SSD ve rg değerleri istatistiksel olarak anlamlı olmayıp ani büyüme modeli red edilememiştir. Fakat bu

Çizelge 4.11 *Phonochorion* cinsi içerisindeki soylara ve soy içerisindeki alt populasyonlara ait mismatch distribution analizlerinin sonuçları

	τ 95% (GA)	θ_0	θ_1	SSD	rg
SOY I	7.91 (0.00, 12.12)	0	5.85	0.162 (P = 0.06)	0.430 (P < 0.01)
SOY II	0.78 (0.42, 1.42)	0	26.67	0.005 (P = 0.27)	0.071 (P = 0.77)
SOY III					
ARDEŞEN	6.97 (0.55, 59.97)	0	3.74	0.066 (P = 0.12)	0.108 (P = 0.32)
ARHAVİ	4.02 (0.00, 5.43)	0	2.51	0.272 (P = 0.08)	0.787 (P = 0.05)

GA=%95 Güven Aralığı

$\tau=2ut$ (u, tüm gen bölgesinin mutasyon hızı; t, populasyon büyümesinden itibaren geçen kuşak sayısı)

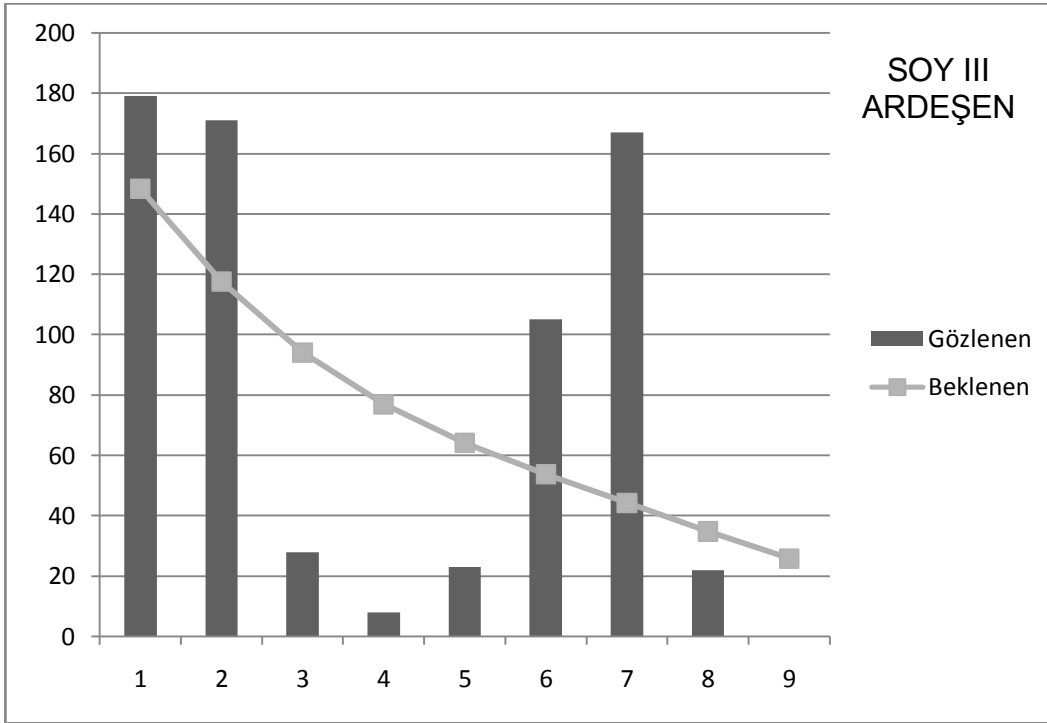
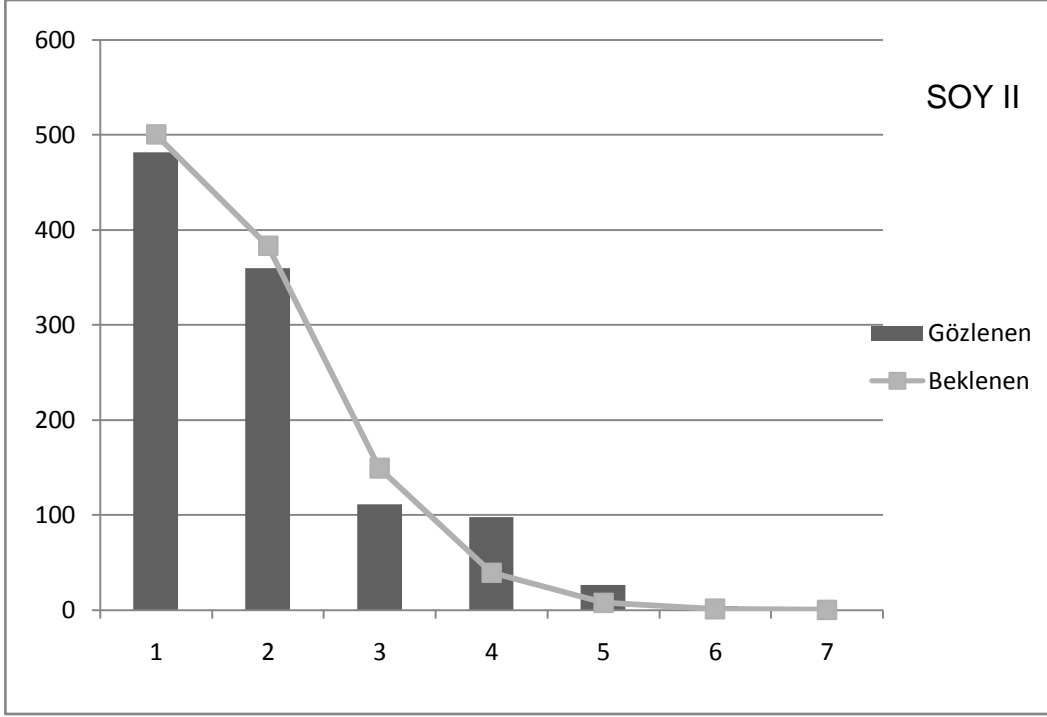
$\theta_0=2uN_0$; $\theta_1=2uN_1$ (N_0 ve N_1 , sırasıyla büyüme öncesi ve sonrası populasyon büyüklükleri)

SSD=sum of squared deviances (varyasyon karelerinin toplamı, Excoffier and Lischer 2009)

rg=raggedness istatistiği (Harpending, 1994)

populasyon için ani büyüme modeli altında ikili farklılıkların beklenen dağılımı ile gözlemlenen dağılımlarına baktığımızda, gözlenen dağılımın iki tepeli ve ani populasyon büyümesi altında beklenen dağılımdan oldukça uzak olduğu görülmektedir (Şekil 4.16). Dolayısıyla her ne kadar test istatistikleri ani büyüme modelini red edememiş olsalar da, bu populasyonun geçmişte bir büyüme geçirdiğini güvenle söylemek mümkün değildir. “Uyumsuzluk Dağılım” sınavasının test istatistiği olan τ değeri detaylı bir şekilde incelendiğinde bu test istatistiğinin güven aralığının çok yüksek olduğu ve modelin red edilemeyeşinin sebebinin istatistiksel yetersizlik olabileceği söylenebilir. Soy I için yapılan analize baktığımızda hem SSD hem de rg istatistiklerinin 0.05 seviyesinde anlamlı olduğu ve bu populasyon için ani büyüme modelinin red edildiği tespit edilmiştir.

Uyumsuzluk Dağılım analizi sonucunda populasyon büyümesi ile ilgili ortaya çıkan sonuçların doğruluğunu ortaya koyabilmek için populasyon büyümesi ile ilgili parametreler (tarihsel θ ; efektif populasyon büyüklüğü, N_f ; ve üssel büyüme parametresi g), bütün soylar için Lamarc programı vasıtasıyla Bayesian MCMC algoritması kullanılarak tekrar hesaplanmış ve ilgili sonuçlar Çizelge 4.12’de verilmiştir. Sonuçlara baktığımızda Soy II için hesaplanan üssel büyüme parametresi g ’nin pozitif oldukça yüksek ($g = 2034.475$) ve istatistiksel olarak anlamlı olduğunu görmekteyiz (g parametresinin %95 HPD aralığı 0 içermemektedir). Bu durumda



Şekil 4.16 *Phonochorion* cinsi içerisinde yer alan Soy II ve Soy III içerisinde yer alan Ardeşen popülasyonlarına ait Cytb haplotipleri arasındaki ikili farklılıkların dağılımı (mismatch distributions). Gri çizgiler ani popülasyon büyümesi modeli altında beklenen dağılımları ifade etmektedir. Büyüme geçirmiş popülasyonların ikili farklılıklarından beklenen tek tepeli dağılım Soy II'de açıkça görülmektedir.

aynen Uyumsuzluk Dağılım analizinde olduğu gibi *Phonochorion* cinsinin Ardeşen – Araklı arasında yayılım gösteren popülasyonlarının demografik olarak büyümekte olduğu doğrulanmış olmaktadır.

Bunun yanında Soy III için hesaplanan üssel büyüme parametresi pozitif olmakla birlikte Soy II'ye oranla oldukça düşük ($g = 21,99$) ve istatistiksel olarak anlamlı değildir (g parametresinin %95 HPD aralığı 0'ı da içermektedir). Dolayısıyla bu popülasyonda bir büyümenin olmadığı ve popülasyonun demografik olarak kararlı olduğu sonucuna varılabilir. Soy I ile ilgili tahminlere baktığımızda ise bu soy için üssel büyüme parametresi g 'nin negatif olduğu ($g = -272.857$) fakat bu değer istatistiksel olarak anlamlı olmadığı (g parametresinin %95 HPD aralığı 0'ı da içermektedir) için bu popülasyonları demografik olarak küçüldüğünü güvenle söylemek mümkün olmayıp popülasyonların demografik olarak kararlı (sabit) olduğunu söylemek daha doğrudur.

Çizelge 4.12 *Phonochorion* soylarına ilişkin Bayesian MCMC algoritması sonucu elde edilmiş efektif popülasyon büyüklüğü (N_{ef}) ve üssel büyüme (g) parametreleri.

Soylar		θ_{BY}	g (1/ μ kuşak)	N_{ef} *
SOY I	HPD 5%	0.000684	-1397.657	9.20 x 10 ⁴
	EOT [§]	0.002116	-272.857	
	HPD 95%	0.005681	394.191	
SOY II	HPD 5%	0.008451	552.966	1.06 x 10 ⁶
	EOT	0.024409	2034.475	
	HPD 95%	0.173708	7166.193	
SOY III	HPD 5%	0.000934	-1408.805	1.29x10 ⁵
	EOT	0.002980	21.990	
	HPD 95%	0.009468	2168.647	

* N_{ef} değeri " $\theta_{BY} = 2 \times N_{ef} \times u$ " bağıntısı kullanılarak elde edilmiştir. u (1 kuşakta bölge başına mutasyon oranı) = 1.15×10^{-8} olarak kabul edilmiştir.

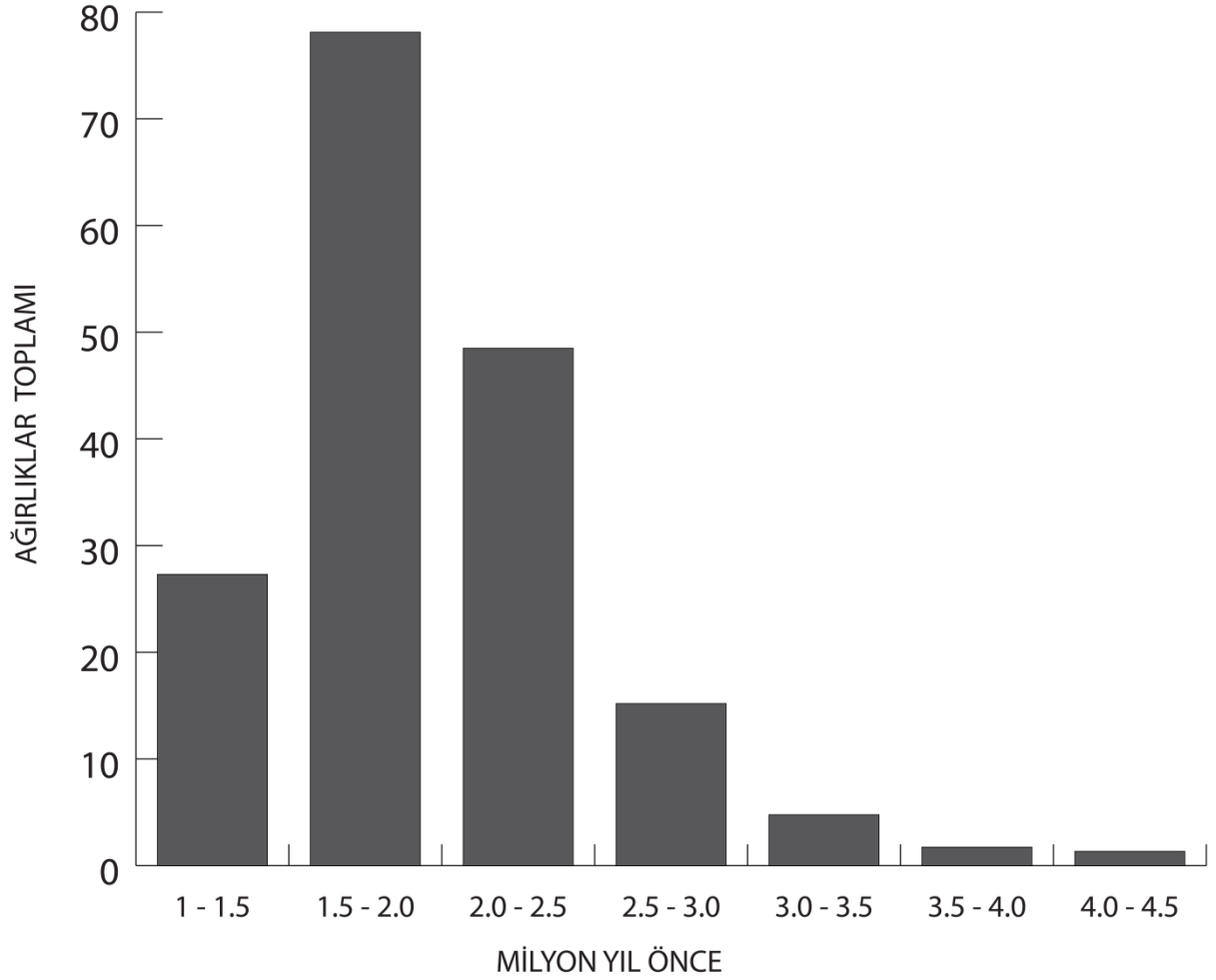
§ EOT = En Olası Tahmin

4.2.7. Tarihsel Demografi Altında Farklılaşma Zamanları

Phonochorion cinsini oluşturan üç temel soy hattının efektif popülasyon büyüklüklerini ve aralarındaki göç oranlarını göz önüne alarak ortak ataya varma zamanları, özet istatistiklerine dayalı Approximate Estimation yöntemi kullanılarak hesaplanmış ve sonuçlar Şekil 4.17 - 19'da verilmiştir.

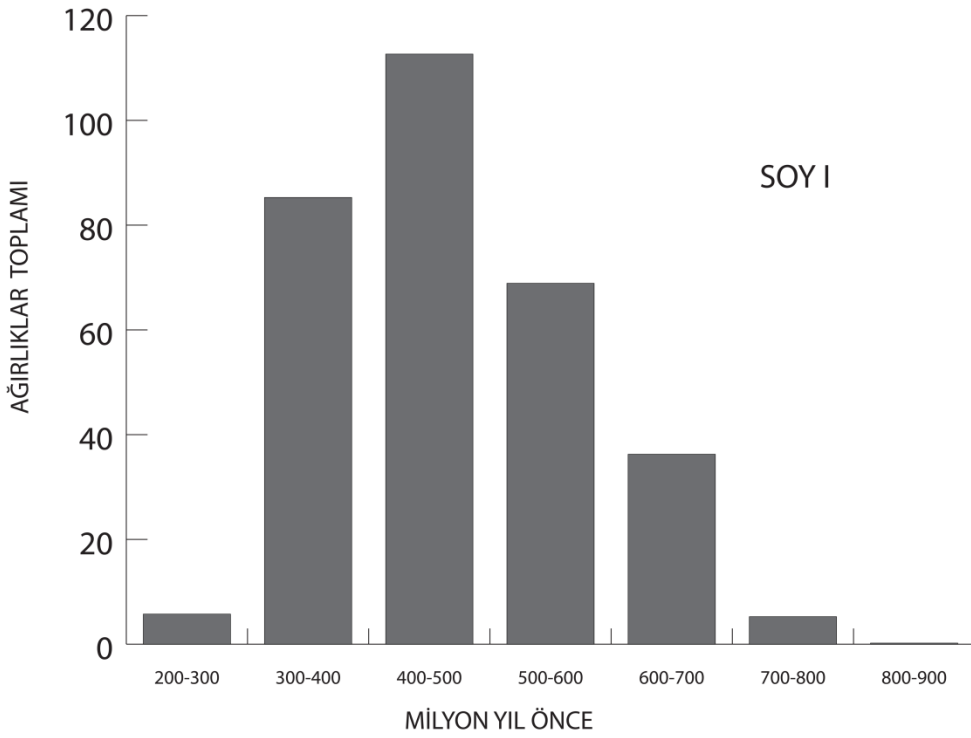
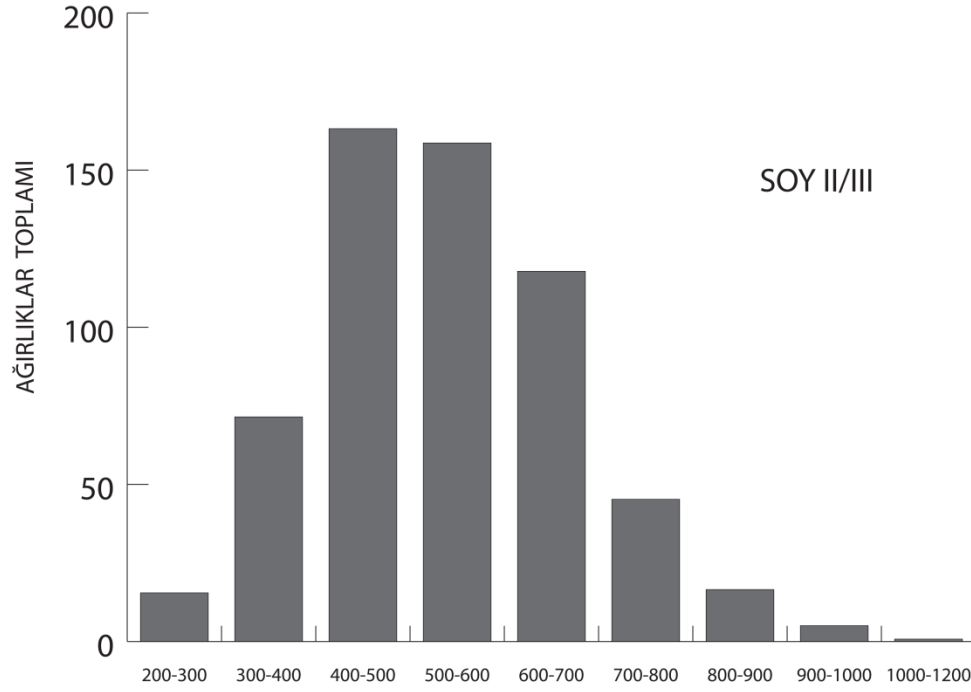
Phonochorion cinsinin ortak ataya varma zamanını hesaplayabilmek için simüle edilen 10,000 gen ağacı içerisinde gözlemlenen Mn ve Kn değerlerine göre 1,000 gen ağacı saklanmıştır. Bu ağaçlar kullanılarak tahminlenen ortak ataya varma zamanlarının ardıl olasılık dağılım eğrisi, her OAVZ değerinin göreceli ağırlıkları (gözlemlenen Mn ve Kn değerine olan uzaklıkları) kullanılarak oluşturulmuş ve Şekil 4.17'de verilmiştir. Saklanan gen ağaçlarının OAVZ değerlerinin ardıl olasılık dağılımına baktığımızda *Phonochorion* cinsinin ortak ataya varma zamanının günümüzden 1 milyon ile 4 milyon yıl öncesi arasında kalan bir zaman diliminde gerçekleşmiş olabileceği ve bu dağılımın 1.5 milyon ile 2 milyon yıl öncesine denk gelen zaman diliminde tepe noktasına ulaştığı görülmektedir. Dolayısıyla ABE analizleri *Phonochorion* cinsini oluşturan türlerin ve popülasyonların günümüzden ortalama 1 milyon 958 bin \pm 500 bin yıl önce ortak ataya sahip olduklarını belirtmektedir (Şekil 4.19). Dolayısıyla demografik tarihçeyi göz önüne alarak hesaplanan farklılaşma zamanları *Phonochorion* cinsi içerisindeki ilkin farklılaşmanın Alt Pleistosen (Galesian) dönemi içerisinde gerçekleştiğini göstererek moleküler saat yöntemi altında hesaplanan farklılaşma zamanlarından önemli derecede farklılık göstermiştir.

Phonochorion cinsi içerisinde yer alan Artvin/Gürcistan (Soy I) ve Rize-Trabzon (Soy II/III) popülasyonlarının ortak ataya varma zamanlarını hesaplayabilmek için simüle edilen 10,000 gen ağacı içerisinde gözlemlenen Mn ve Kn değerlerine göre sırasıyla Soy I için 3440, Soy II/III için ise 2,220 gen ağacı saklanmıştır. Soy I ve Soy II/III'ün tahminlenen OAVZ değerlerinin ardıl olasılık dağılımları ve ortalamaları sırasıyla Şekil 4.18 ve 4.19'da verilmiştir. Ardıl olasılık dağılımlarına baktığımızda Soy I'in ortak ataya varma zamanının günümüzden 200 ile 900 bin yıl öncesi arasında kaldığı ve en yüksek olasılığın 400 bin ile 600 bin yıl arasında olduğu

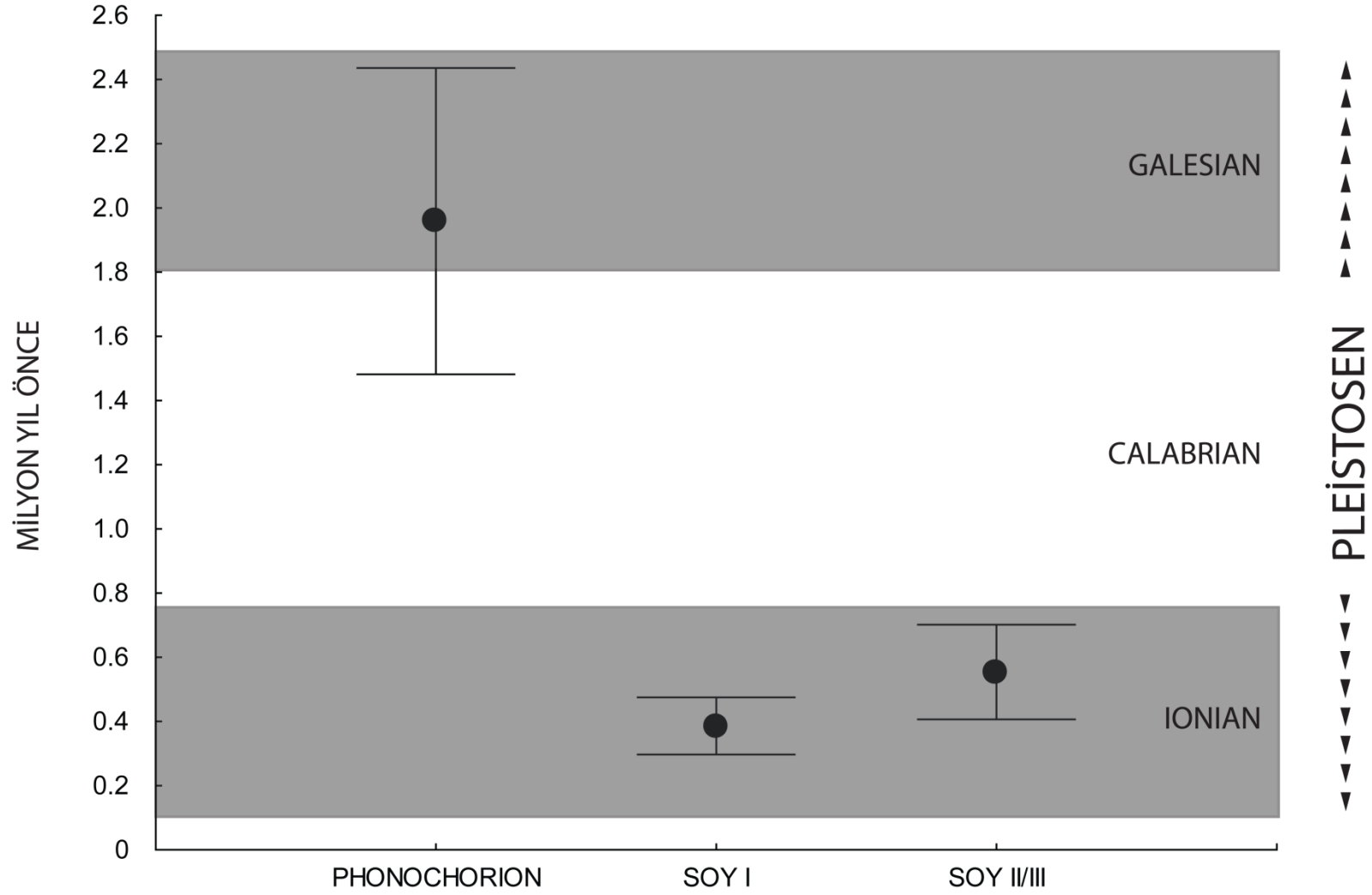


Şekil 4.17 *Phonochorion* cinsi için demografik model altında simüle edilen gen ağaçlarından elde edilen OAVZ'nin ardıl olasılık dağılım tahmini. Ardıl olasılık dağılım tahmini simüle edilen 10,000 gen ağacına dayanmakta olup (bunlar arasından 1000 tanesi kabul edilmiştir) y ekseni her zaman kategorisine düşen gen ağaçlarının ağırlıklarının toplamını ifade etmektedir.

görülmektedir (ort = 389 bin \pm 94 bin yıl öncesi. Şekil 4.19). Soy II/III için tahminlenen değerlerin Soy I'e oldukça yakın olduğu ortak ataya varma zamanının günümüzden 200 bin yıl ile 1.2 milyon yıl öncesi arasında kaldığı ve en yüksek olasılığın Soy I'de olduğu gibi 400 bin ile 600 bin yıl arasında olduğu görülmektedir (ort = 554 bin \pm 155 bin yıl öncesi. Şekil 4.19). Dolayısıyla Soy I ve Soy II/III'ün demografik özelliklerini hesaba katarak yapılan OAVZ tahminleri moleküler saat yönteminin sonuçları ile büyük oranda örtüşmüştür ve bu soylar içerisindeki farklılaşmaların Pleyistosen dönemi içerisindeki Günz-Mindel buzullar arası dönemi ile Riss-Würm buzullar arası dönemi arasında gerçekleştiği göstermiştir.



Şekil 4.18 *Phonochorion* cinsi içerisindeki soylar için demografik model altında simüle edilen gen ağaçlarından elde edilen OAVZ'lerin ardıl olasılık dağılım tahminleri. Ardıl olasılık dağılım tahmini simüle edilen 10,000 gen ağacına dayanmakta olup (bunlar arasından Soy I için 3440, Soy II/III için ise 2220 tanesi kabul edilmiştir) y eksenini her zaman kategorisine düşen gen ağaçlarının ağırlıklarının toplamını ifade etmektedir.



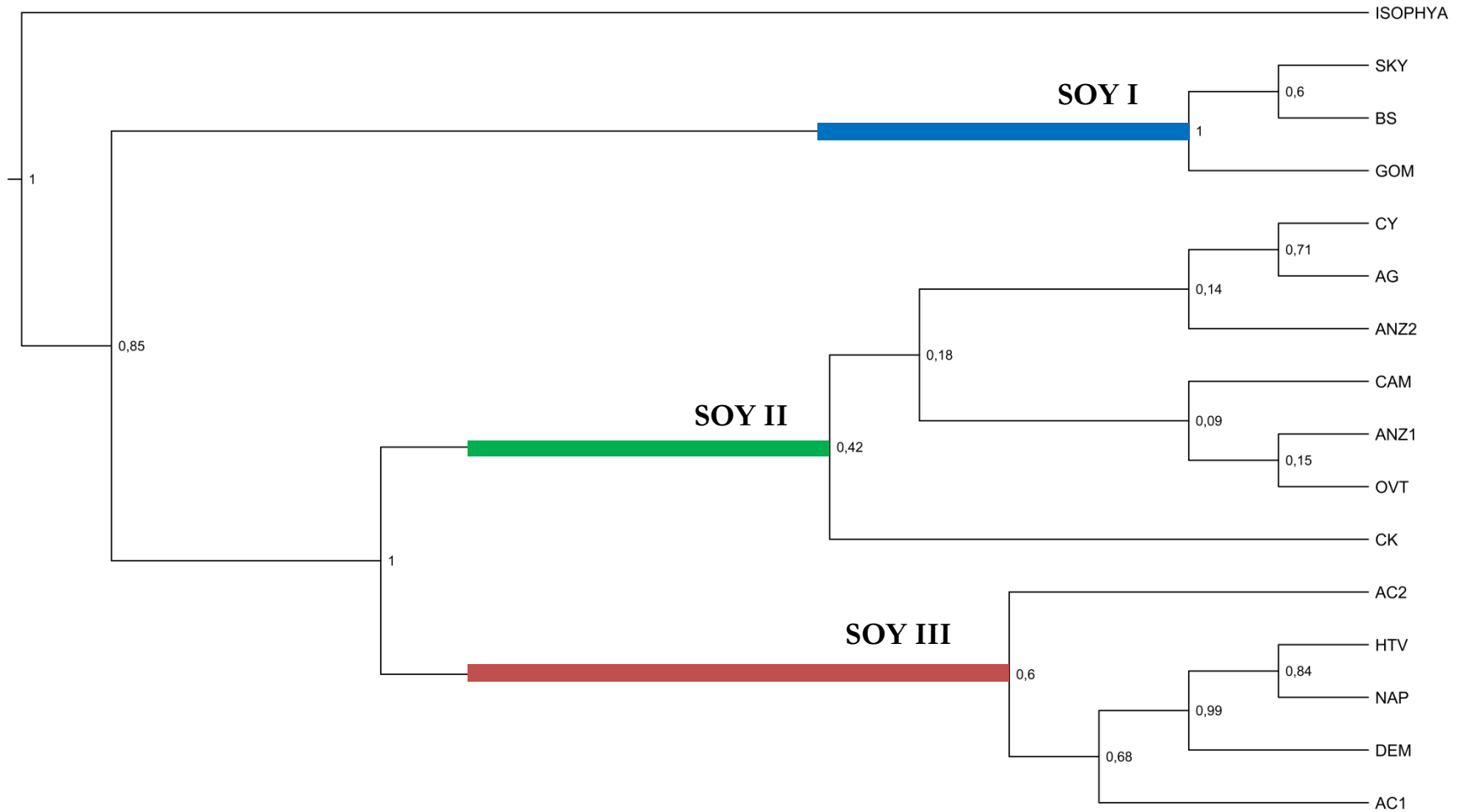
Şekil 4.19 *Phonochorion* cinsinin ve içerisinde yer alan soyların demografik tarihçelerini göz önüne alan özet istatistiklerine dayalı approximate estimation yöntemi altında ortalama farklılaşma zamanları ve farklılaşma zamanlarının denk geldiği jeolojik dönemler.

4.3. Karakter Evrimi Ve Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Tahmini

4.3.1. Karakter Evrimi

Phonochorion cinsinin karakter evrimini ortaya koymak için yapılan Bayesian MCMC tabanlı analizlerde sadece belirli bir türe özgü olan haplotipler kullanılmıştır. Bayesian MCMC analizi sonucunda örneklenen 10,000 ağaçtan %25'i ön-deneme olarak elenmiştir ve geriye kalan 7500 ağacın oluşturduğu consensus ağaç Şekil 4.20'de verilmiştir. Sadece belirli bir türe özgü haplotiplerin oluşturduğu indirgenmiş filogenetik ağaca baktığımızda, bu ağacın tüm veri seti kullanılarak oluşturulan ağaçlarla büyük oranda örtüştüğü görülmektedir. Şekil 4.20'ye baktığımızda *Phonochorion* cinsinin tekrar yüksek ardıl olasılık nod değerleri ile temsil edilen ve Şekil 4.12'teki soylar ile çakışan 3 temel soy hattına ayrıldığını görmekteyiz. İndirgenmiş filogenetik ağaç ile tüm veri setinin kullanılması ile oluşturulan filogenetik ağaç arasındaki tek önemli fark, Çat populasyonlarından elde edilen Hap05 ile Hap06'nın konumlarıdır. İndirgenmiş ağaçta bu haplotipler tüm veri seti kullanılarak oluşturulan ağacın aksine Soy III içerisinde yer almıştır ve *Ph. uvarovi*'nin Demirkapı ve *Ph. artvinensis*'in Napopen ve Hatila Vadisi populasyonlarından elde edilen haplotipler ile kümelenmiştir.

Karakter evriminde filogenetik kararsızlığın etkisini göz önüne alabilmek için analizler, Bayesian MCMC algoritması sonucunda ortaya çıkan 7,500 ağaçtan %95'lik olasılık dağılım aralığı içerisinde kalan ve rastgele seçilen 1,000 ağaç üzerinden gerçekleştirilmiştir. Ele alınan karakterlerin evrimsel tarihçeleri ve filogenetik ağacın nodları için hesaplanan karakter durum olasılıkları Çizelge 4.11 ve Şekil 4.21 – 4.24'de verilmiştir. Sonuçlara baktığımızda Soy I'in atasal nodu (Nod 3) dışında kalan nodlarda ele alınan bütün karakterler için günümüzde *Ph. uvarovi* ile temsil edilen karakter durumunun atasal olma ihtimalinin yüksek olduğunu görüyoruz. Özellikle Soy II ve III'ü bir araya toplayan atasal noda ve Soy II ve III'ün altında yer alan populasyonları bir araya toplayan nodlarda günümüzde *Ph. uvarovi* ile temsil edilen karakter durumunun neredeyse %100 ile temsil edilen olasılık değerlerine sahip



Şekil 4.20 *Phonochorion* cinsi içerisindeki türe özgül haplotipler arasındaki evrimsel ilişkileri özetleyen Bayesian MCMC yöntemi kullanılarak oluşturulan filogenetik ağaç. Evrimsel model olarak HKY+G kullanılmıştır. Coalescent ağacı sabit populasyon büyüklükleri altında oluşturulmuştur. 50 milyon zincirli MCMC tarama yöntemi ile ağaçlar her 5000 zincirde bir örneklenmiş ve örneklenen 10000 ağaçtan 2500 tanesi burnin olarak gözden çıkartılmıştır. Geriye kalan 7500 ağaçtan elde edilen konsensus ağaç şekilde verilmiştir.

olduđu ve bu farkların istatistiksel olarak anlamlı olduđu belirlenmiştir (Çizelge 4.11). Bunun yanında *Phonochorion* cinsinin ortak atasını temsil eden noda (nod 2) ve *Phonochorion* cinsi ile *Isophya* cinsini birleřtiren noda (nod 1) baktığımızda günümüzde *Ph. uvarovi* ile temsil edilen karakter durumlarının her 4 karakter için de en yüksek olasılık deđerlerine sahip olduđu görölmüřtür fakat görölen farklar istatistiksel olarak anlamlı deđildir (Çizelge 4.13).

Metanotal bez, erkek subgenital plaka rengi, erkek çağrı sesleri ve diři subgenital plakanın řekli için hesaplanan karakter durumları arasındaki geçiř hızlarının tahminlerine baktığımızda (řekil 4.21 – 4.23) tek bir hız parametresine sahip modellerin ($q_{10} = q_{01}$) yüzdesinin bu karakterler için daima %80'in üzerinde olduđunu görüyoruz. Dolayısıyla karakter durumları arasındaki geçiřler aynı hızda ilerlemekte olup 0. durumdan 1. duruma geçiř hızı ile 1. durumdan 0. duruma geçiř hızları arasında bir fark yoktur. Fakat bu karakter durumları arasındaki geçiř olasılıkların aynı olduđu anlamına gelmemektedir. Analiz sonuçlarına baktığımızda metanotal bez için q_{10} 'ın (yani 1. durumdan 0. duruma geçiřin) sıfır kategorisi içerisinde örnekleme yüzdesi 14.9, q_{01} için ise bu deđerin %0.17 olduđu görölmektedir (řekil 4.21). Dolayısıyla söz konusu karakter için 0-1 yönünde bir deđişim gerçekteşme olasılıđının 1-0 yönündeki deđişime oranla daha yüksek olduđunu söyleyebiliriz. Erkek subgenital plaka rengi, erkek çağrı sesleri ve diři subgenital plaka için q_{01} ve q_{10} için hesaplanan Z deđerlerine baktığımızda bu deđerlerin yüzdelerinin çok düşük ve büyük oranda birbirlerine yakın oldukları görölmüřtür. Dolayısıyla bu karakterlerde deđişim yönü açısından bir olasılık farkı yoktur (řekil 4.22 ve 4.23).

Üç karakter durumu ile temsil edilen erkek subgenital plakası řekli ile ilgili evrimsel tarihe baktığımızda 1 parametrelili model yüzdesi'nin %68.25, iki parametrelili model yüzdesinin ise %31.20 olduđunu görmekteyiz. Dolayısıyla her ne kadar karakter durumları arasındaki bütün geçiř hızlarının eřit olduđu modeller daha yüksek sıklıkta örneklenmiřse de sonuçlar erkek subgenital plakası için farklı durumlar arasındaki geçiř hızlarının farklı olabileceđini göstermektedir. Karakter durumları arasındaki geçiř hızlarına baktığımızda, özellikle q_{02} , q_{20} ve q_{21} arasındaki geçiř hızlarının q_{01} , q_{10} ve q_{12} arasındaki geçiř hızlarına oranla daha

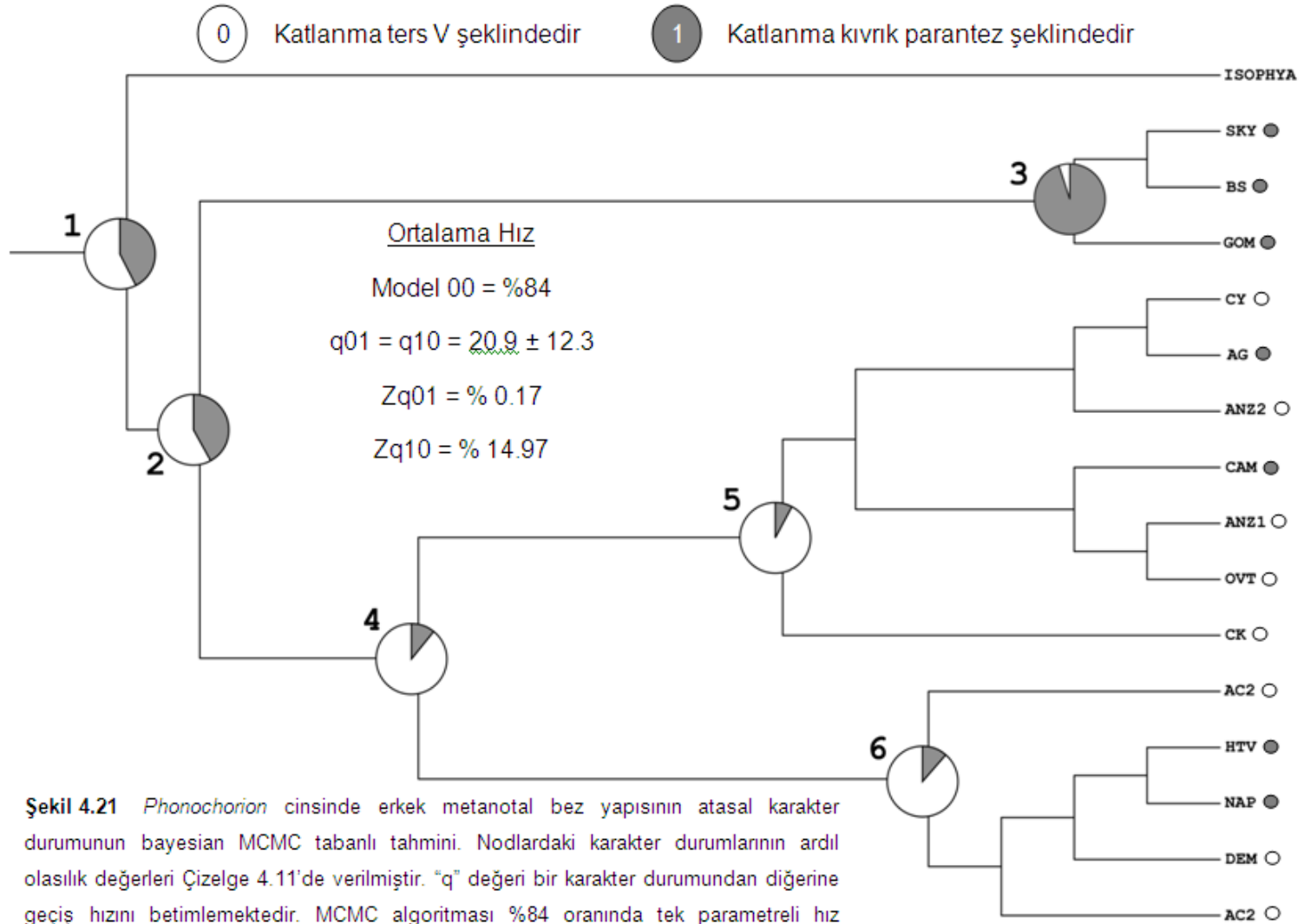
yüksek olduğu görülmektedir (Şekil 4.24). Bunun yanında karakter durumları arasındaki geçiş hızlarının sıfır kategorisi içerisinde yer alma yüzdeleri incelendiğinde q01, q10 ve q12'nin %40 ve üstü oranında bu kategoride yer aldığı görülmektedir. Buna karşılık q20 ve q21 için bu değer %25'in altında q02 için ise %1'in altında çıkmıştır. Dolayısıyla 0-2 karakter durumları arasındaki her iki yönlü değişimlerin diğer değişimlere oranla daha hızlı ve daha olası olduğunu söylemek mümkündür.

Çizelge 4.13 *Phonochorion* cinsi içerisinde ele alınan karakterlerin atasal karakter durumlarının bayesian MCMC tabanlı tahmini. Her bir noda ait karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri verilmiştir. Ardıl olasılık değerleri 5 milyon zincirli MCMC taraması sonucunda örneklenen 50 bin örnekleme ait ardıl dağılım eğrisinden hesaplanmıştır.

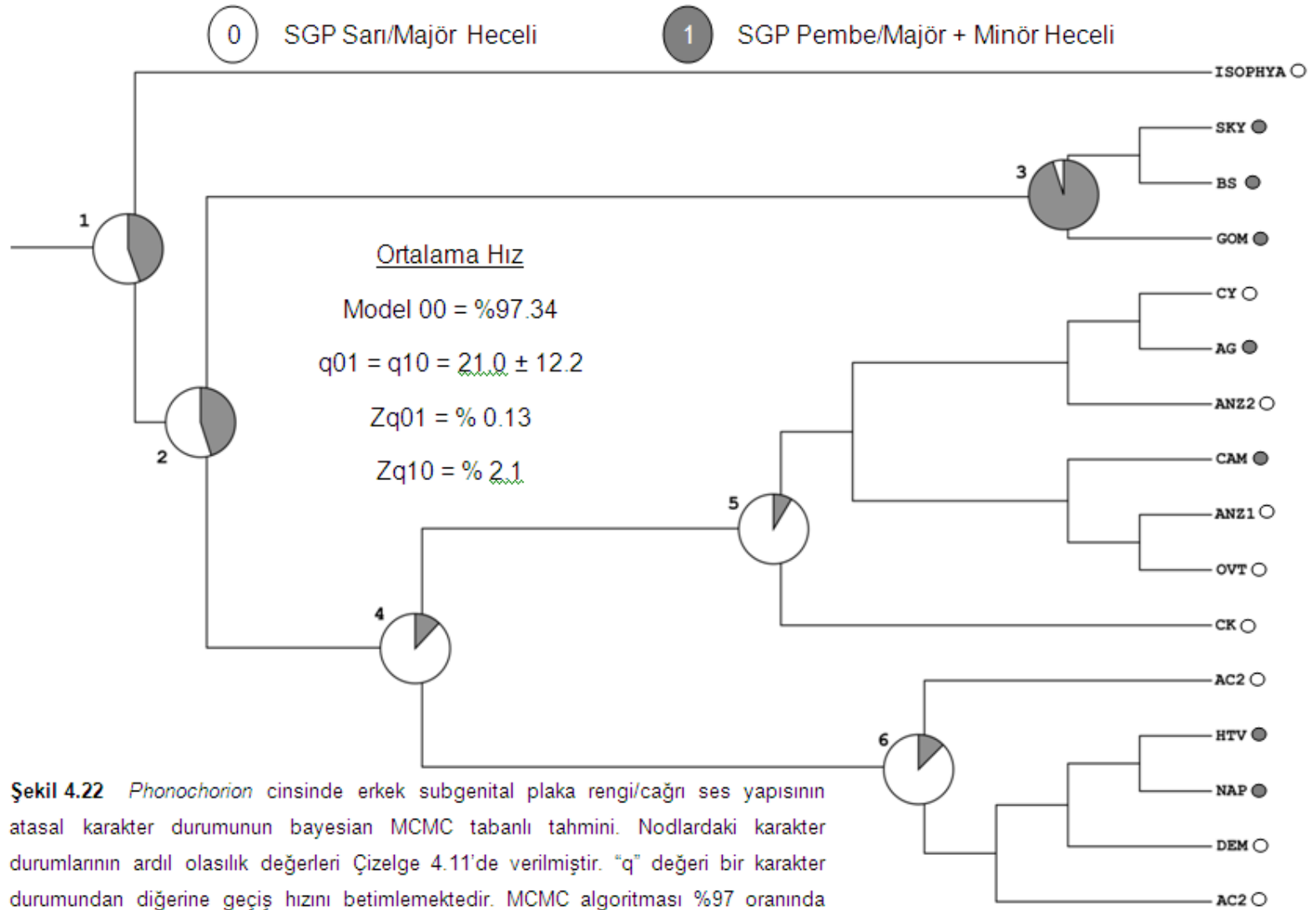
KARAKTER	Ort. HO	% PO NOD 1			% PO NOD 2			% PO NOD 3			% PO NOD 4			% PO NOD 5			% PO NOD 6		
		0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Metanotal Bez	-15,77	58	42		58	42		5	95**		89*	11		92*	8		89**	11	
Erkek SGP Rengi/Erkek Çağrı Sesi	-15,13	55*	45		55*	45		5	95**		88*	12		91**	9		87*	13	
Dişi SGP	-15,64	52	48		55	45		38	62*		84*	16		88*	12		84*	16	
Erkek SGP Şekil	-14,21	37	32	32	37	33	29	2	94*	4	84*	3	13	88*	2	10	84*	3	13

*Bayes Faktör Sınaması = $2(|\log[\text{harmonic ortalama (0)}] - \log[\text{harmonic ortalama(1)}]|) > 2$ (fark önemli)

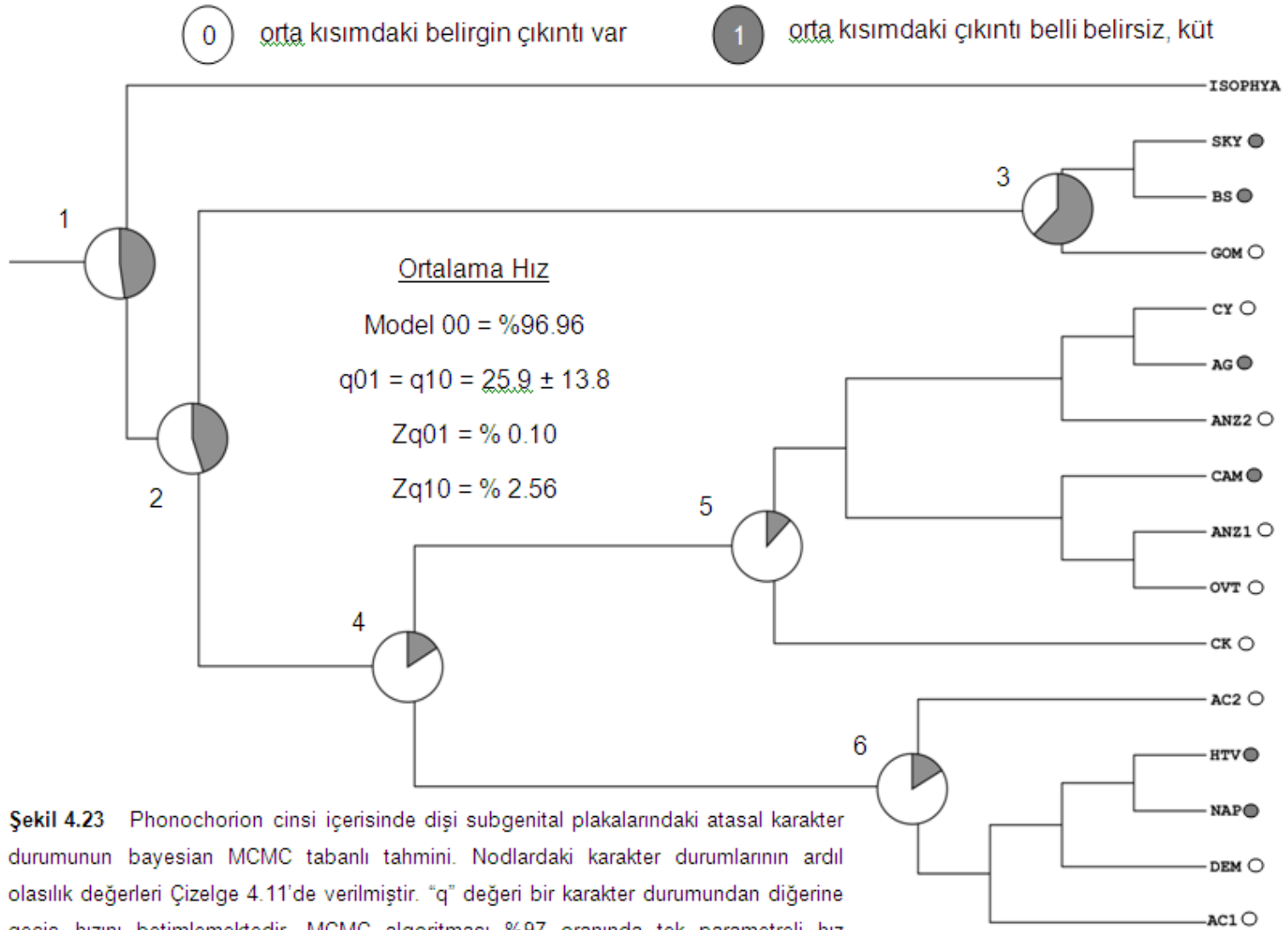
**Bayes Faktör Sınaması = $2(|\log[\text{harmonic ortalama (0)}] - \log[\text{harmonic ortalama(1)}]|) > 5$ (fark kuvvetlice önemli)



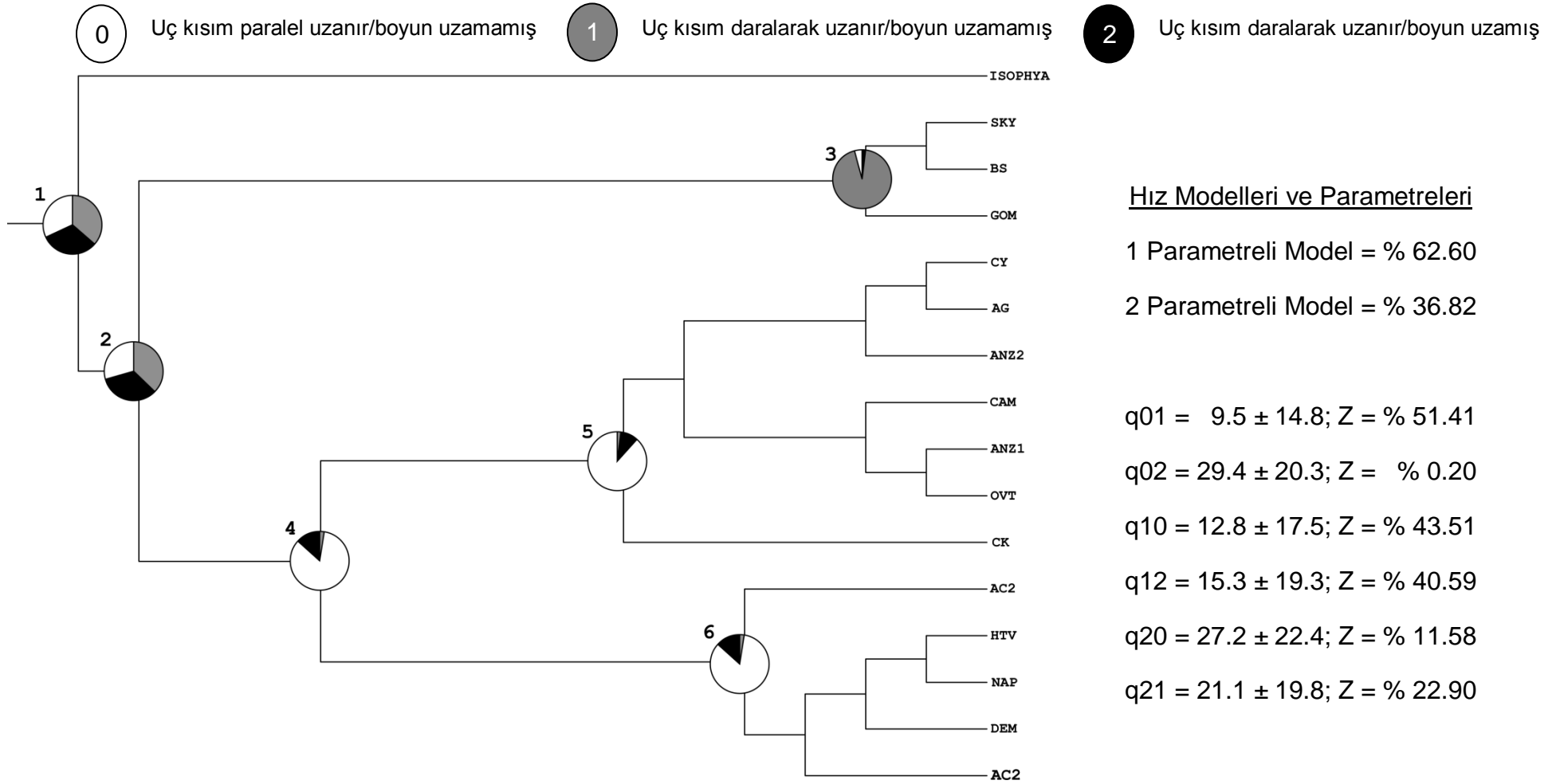
Şekil 4.21 *Phonochorion* cinsinde erkek metanotal bez yapısının atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini. Nodlardaki karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri Çizelge 4.11'de verilmiştir. "q" değeri bir karakter durumundan diğerine geçiş hızını betimlemektedir. MCMC algoritması %84 oranında tek parametrelili hız modelini (Model 00) örneklemiştir. Hız katsayılarının ortalama ve standart sapma değerleri 5 milyon zincirli MCMC taraması sonucunda örneklenen 50 bin örnekleme ait ardıl dağılım eğrisinden hesaplanmıştır. "Z" ilgili geçiş hızının, sıfır hız kategorisinden örnekleme yüzdesini göstermektedir.



Şekil 4.22 *Phanochorion* cinsinde erkek subgenital plaka rengi/cağrı ses yapısının atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini. Nodlardaki karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri Çizelge 4.11'de verilmiştir. "q" değeri bir karakter durumundan diğerine geçiş hızını betimlemektedir. MCMC algoritması %97 oranında tek parametrelili hız modelini (Model 00) örneklemiştir. Hız katsayılarının ortalama ve standart sapma değerleri 5 milyon zincirli MCMC taraması sonucunda örneklenen 50 bin örnekleme ait ardıl dağılım eğrisinden hesaplanmıştır. "Z" ilgili geçiş hızının, sıfır hız kategorisinden örnekleme yüzdesini göstermektedir.



Şekil 4.23 Phonochorion cinsi içerisinde dişi subgenital plakalarındaki atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini. Nodlardaki karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri Çizelge 4.11’de verilmiştir. “q” değeri bir karakter durumundan diğerine geçiş hızını betimlemektedir. MCMC algoritması %97 oranında tek parametrelili hız modelini (Model 00) örneklemiştir. Hız katsayılarının ortalama ve standart sapma değerleri 5 milyon zincirli MCMC taraması sonucunda örneklenen 50 bin örnekleme ait ardıl dağılım eğrisinden hesaplanmıştır. “Z” ilgili geçiş hızının, sıfır hız kategorisinden örnekleme yüzdesini göstermektedir.



Hız Modelleri ve Parametreleri

1 Parametrelili Model = % 62.60

2 Parametrelili Model = % 36.82

$q_{01} = 9.5 \pm 14.8$; $Z = \% 51.41$

$q_{02} = 29.4 \pm 20.3$; $Z = \% 0.20$

$q_{10} = 12.8 \pm 17.5$; $Z = \% 43.51$

$q_{12} = 15.3 \pm 19.3$; $Z = \% 40.59$

$q_{20} = 27.2 \pm 22.4$; $Z = \% 11.58$

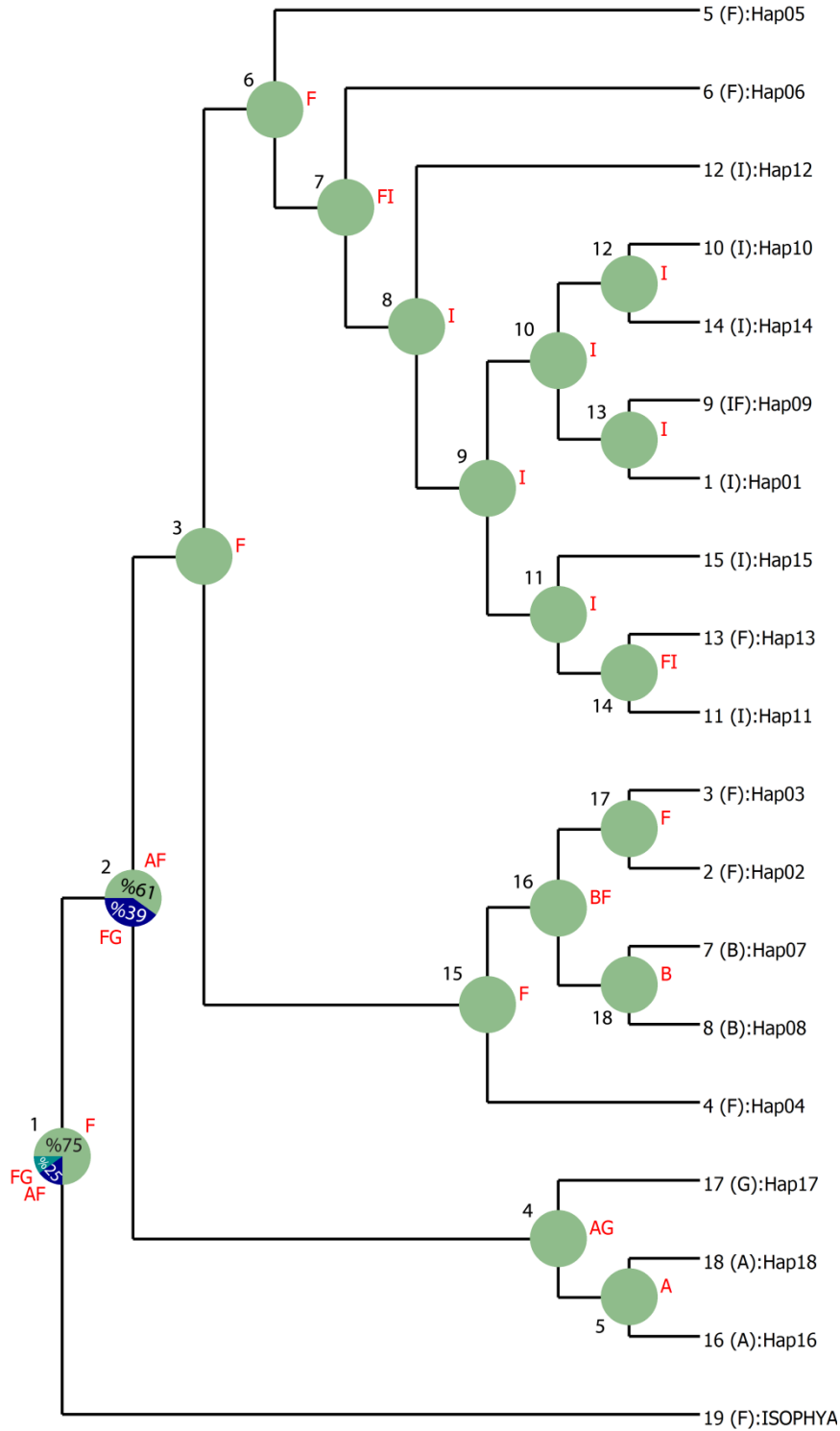
$q_{21} = 21.1 \pm 19.8$; $Z = \% 22.90$

Şekil 4.24 *Phonochorion* cinsi içerisinde erkek subgenital şeklinin atasal karakter durumunun bayesian MCMC tabanlı tahmini. Nodlardaki karakter durumlarının ardıl olasılık değerleri Çizelge 4.11’de verilmiştir. “q” değeri bir karakter durumundan diğerine geçiş hızını betimlemektedir. MCMC algoritması %62 oranında tek parametrelili %36 oranında ise iki parametrelili hız modellerini örneklemiştir. Hız katsayılarının ortalama ve standart sapma değerleri 5 milyon zincirli MCMC taraması sonucunda örneklenen 50 bin örnekleme ait ardıl dağılım eğrisinden hesaplanmıştır. “Z” ilgili geçiş hızının, sıfır hız kategorisinden örnekleme yüzdesini göstermektedir.

4.3.2. Atasal Populasyonların Coğrafi Konumlarının Belirlenmesi

Bayes-Diva (Dispersal-vicariance) analizinin sonuçları Şekil 4.25'te özetlenmiştir. Şekilde görülen ağaç *Phonochorion* cinsi içerisinde örneklenen 18 özgül haplotip üzerinden yürütülen 50 milyon zincirli Bayesian MCMC analizi sonucunda örneklenen 10,000 ağaçtan %25'ini burnin olarak eledikten sonra geriye kalan 7,500 ağaçtan %50 majority kuralına göre oluşturulmuş consensus ağaçtır. Atasal populasyonların coğrafi konumlarının tahminlenmesinde filogenetik kararsızlığın etkisini göz önüne alabilmek için analizler, Bayesian MCMC algoritması sonucunda ortaya çıkan 7,500 ağaçtan %95'lik olasılık dağılım aralığı içerisinde kalan ve rastgele seçilen 1,000 ağaç üzerinden gerçekleştirilmiştir. Nodlar üzerinde bulunan pasta grafikleri (Şekil 4.25) her alternatif atasal bölge için bütün ağaç topoğrafilerini göz önüne alarak MCMC yöntemi ile hesaplanmış kısmi olasılık değerleridir.

Sonuçlara baktığımızda %61'lik bir olasılıkla *Phonochorion* cinsinin Artvin – Ardeşen arasında geniş bir yayılıma sahip atasal bir populasyondan köken aldığını söyleyebiliriz. Daha sonra bu atasal populasyonun bir parçalanma sonucunda Çoruh vadisinin batısında ve doğusunda, bir tanesi Ardeşen bölgesi civarında (-A, Nod 3) diğeri ise Artvin bölgesinde olmak üzere (-F, Nod 4) ikiye ayrı populasyona bölündüğü görülmektedir. Analiz aynı zamanda Artvin populasyonlarının doğuya doğru disperse olarak yayılım alanları içerisine Gomista (Gürcistan) bölgesini de kattıklarını göstermektedir (+G, Nod 4). Çoruh vadisinin batısında kalan *Phonochorion* populasyonlarının bundan sonraki evrimine baktığımızda Ardeşen bölgesi civarında bulunan atasal populasyonların hem batıya (İkizdere bölgesine doğru, + I, Nod 7) hem de doğuya (Borçka bölgesine doğru, +B, Nod 16) doğru disperse olarak yayılım alanlarını arttırdıkları görülmektedir. Daha sonra hem İkizdere populasyonlarının hem de Borçka populasyonlarının tekrardan bir parçalanma sonrası birbirlerinden izole kaldıkları görülmektedir (-F, Nod 8; -B, Nod 17; -F, Nod 18). Bununla beraber Nod 14'te İkizdere populasyonlarından bir kolun tekrardan Ardeşen'e doğru disperse olduğu tespit edilmiştir (+F, Nod 14).

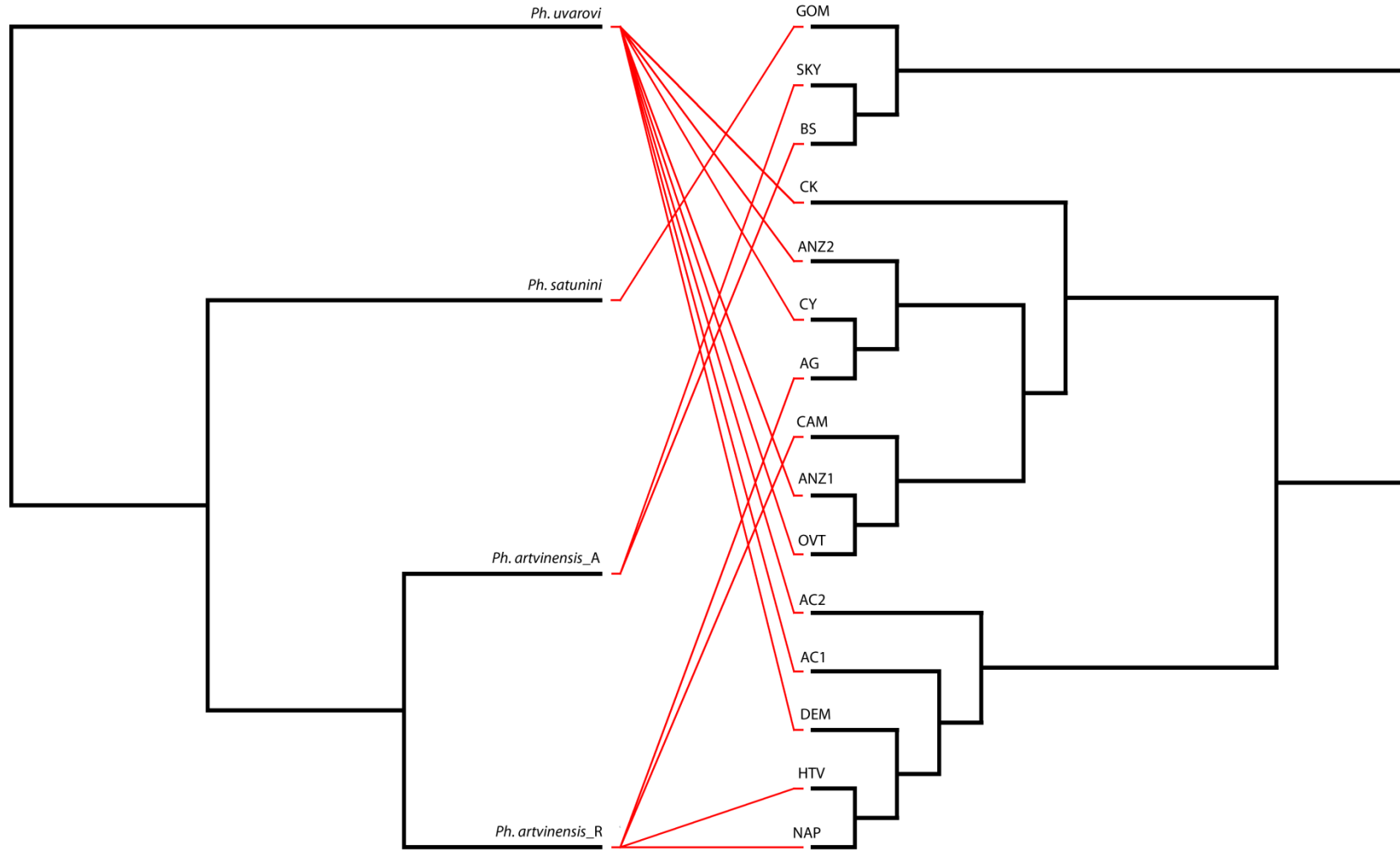


Şekil 4.25 *Phonochorion* cinsi için yapılan Bayesian dispersal-vicariance analizinin özeti. Her taksonun günümüzdeki coğrafi dağılımı takson isminin önünde yer alan harfler ile belirtilmiştir. Nodlar üzerinde bulunan pasta grafikleri her alternatif atasal bölge için MCMC yöntemi ile bütün ağaç topoğrafilerini göz önüne alarak hesaplanmış kısmi olasılık değerleridir. Biyocoğrafi Bölgeler, **A**: Artvin; **G**: Gomista (Gürcistan); **F**: Fırtına Vadisi Ardeşen; **B**: Borçka-Arhavi; **I**: İkizdere-Araklı.

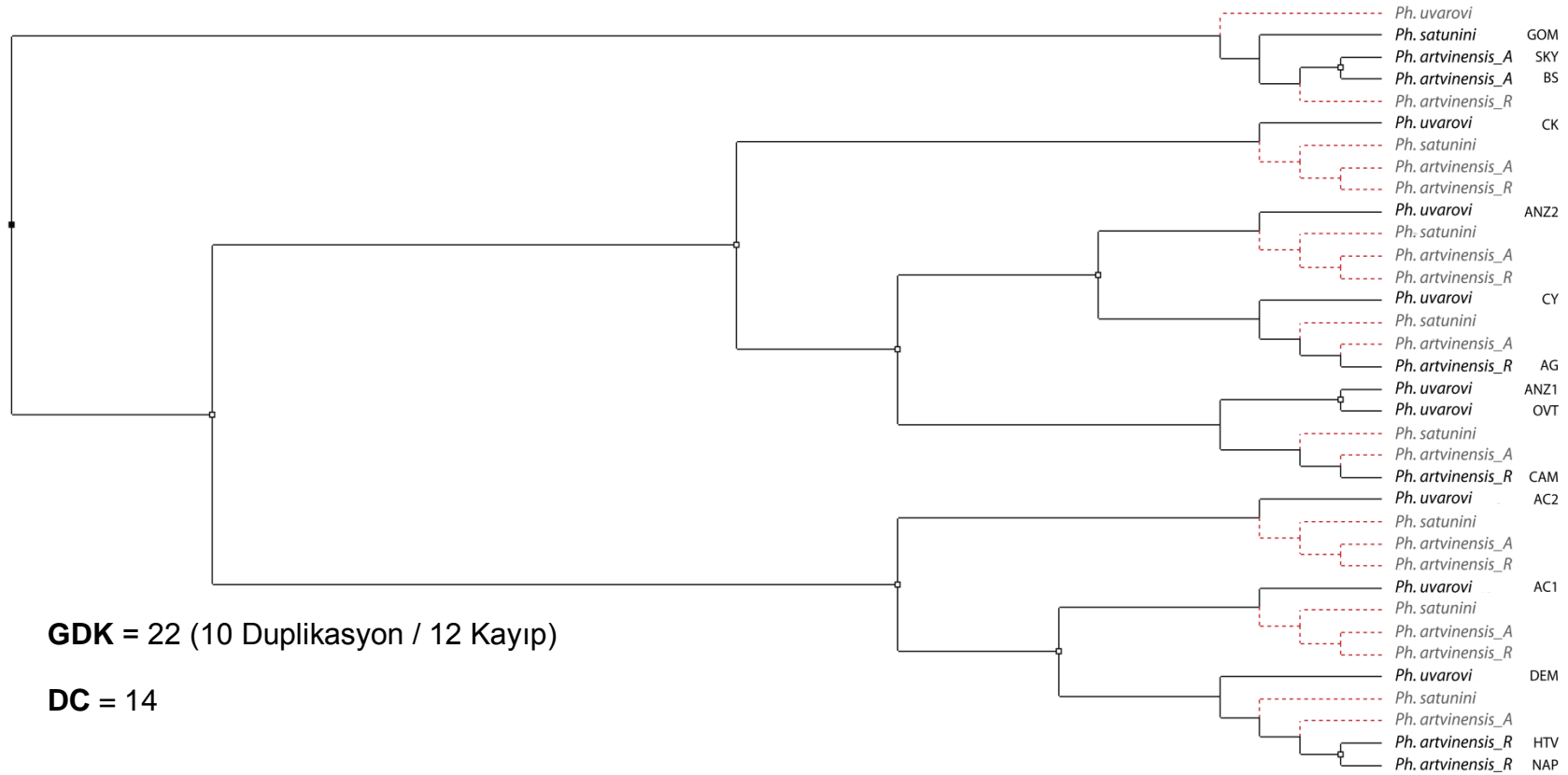
4.4. Alternatif Tür Ağaçları Altında Cytb Gen

Ağacının Uyumu

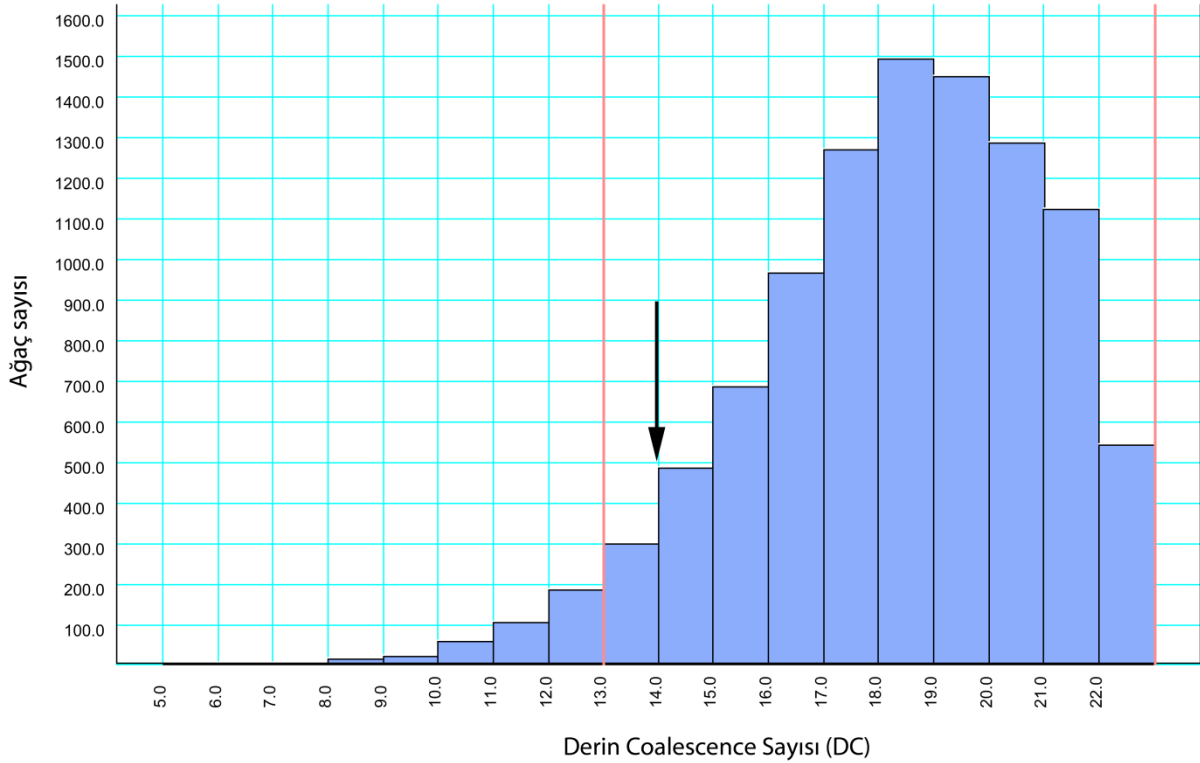
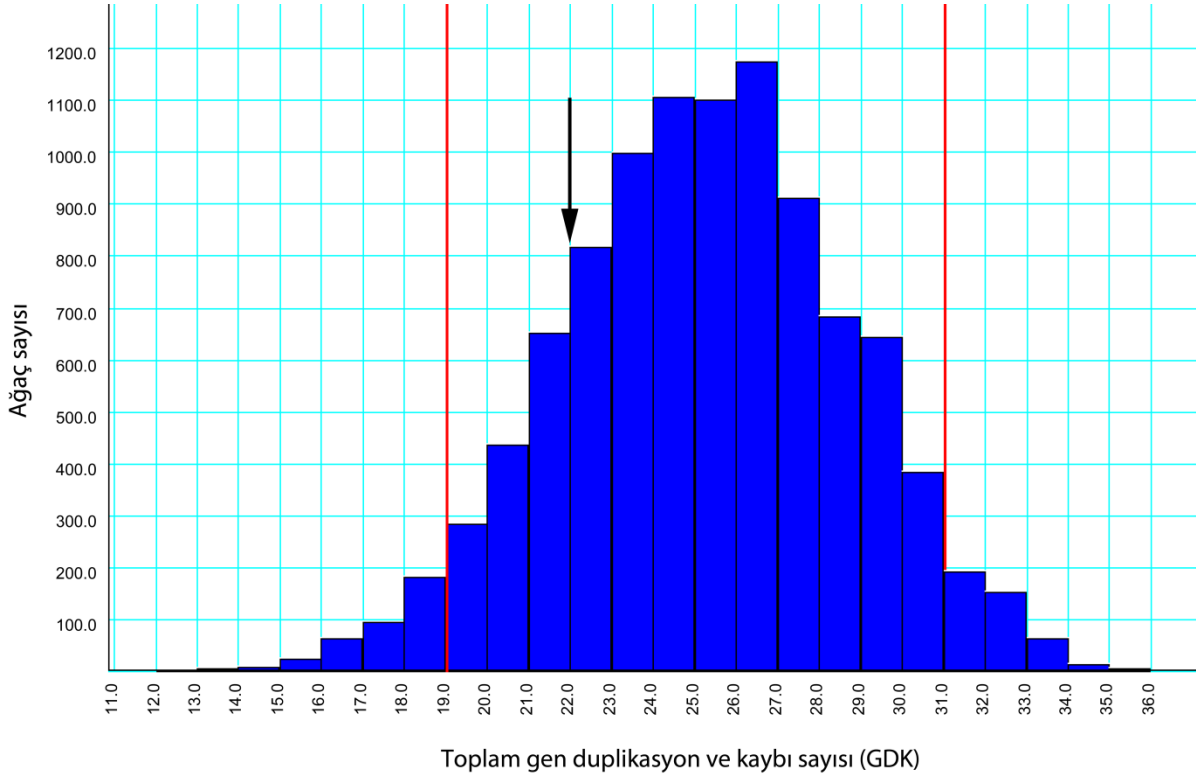
Morfolojik karakterler kullanılarak yapılan Kladistik Analizi sonucunda ortaya çıkan filogenetik ağaç (Şekil 4.1) ile cytb gen bölgesi kullanılarak çeşitli algoritmalar altında oluşturulan filogenetik ağaçlar (Şekil 4.9 – 4.11) arasında önemli derecede uyumsuzluk olduğu görülmektedir. Tür ağacı ile gen ağacı arasındaki uyumsuzluğu ortaya koyabilmek için Şekil 2.20’de görülen ve sadece türlere özgü haplotiplerden oluşmuş konsensus gen ağacı kullanılmıştır. Gözlenen konsensus gen ağacı (Şekil 4.20) ile gözlenen tür ağacı (Şekil 4.1) arasındaki ilişki Şekil 4.26’da resmedilmiştir. Gözlenen gen ağacının ilgili tür ağacı altında evrilmiş olabilmesi için gerekli evrimsel değişimler Şekil 4.26’da özetlenmiştir. Analiz sonuçlarına baktığımızda Cytb gen ağacı ile tür ağacının örtüşebilmesi için 14 adet derin coalescence (DC) ve tarihsel süreçte 22 gen duplikasyon/kaybı (GDK)’nın yaşanmış olması gerekmektedir (Şekil 4.27). Bu değerlerin gözlemlenme olasılıklarını hesaplayabilmek için $N_e = 10,000$ ’lik bir populasyon için, gözlenen tür ağacı altında nötral coalescence yoluyla 10 bin adet gen ağacı simüle edilmiş ve bunların her biri için tür ağacı ile olan derin coalescence (DC) sayısı ve gen duplikasyon/kaybı (GDK) sayısı hesaplanmıştır. Simüle edilen gen ağaçları için elde edilen DC ve GDK değerlerinin dağılımı ve bu dağılımların %95 güven aralıkları Şekil 4.28’de verilmiştir. Simüle edilen DC değerlerinin dağılımı ile gözlenen DC değerini (DC =14’ü) karşılaştırdığımızda, bu değeri ilgili tür ağacı altında gözleme olasılığımızın %95 güven aralık sınırları içerisinde kaldığı anlaşılmaktadır. Dolayısıyla bu değere bakarak, gözlemlenen Cytb gen ağacı ilgili tür ağacı altında evrimleşmiştir hipotezi reddedilemez. Benzer analizi GDL değeri için de yaptığımızda gözlemlenen değerin (GDK = 22’nin) DC’ye benzer bir şekilde simüle edilen GDL değerlerinin %95 güven aralığı sınırının içinde kaldığı görülmektedir. Dolayısıyla hem DC hem de GDL değerine göre gözlemlenen Cytb gen ağacı ilgili tür ağacı altında evrimleşmiştir hipotezi reddedilememektedir.



Şekil 4.26 *Phonochorion* cinsinde morfoloji tabanlı kladistik analiz sonucunda ortaya çıkan tür ağacına ait taksonlar ile *Cytb* gen bölgesinden elde edilen gen ağacına ait taksonlar arasındaki ilişki.



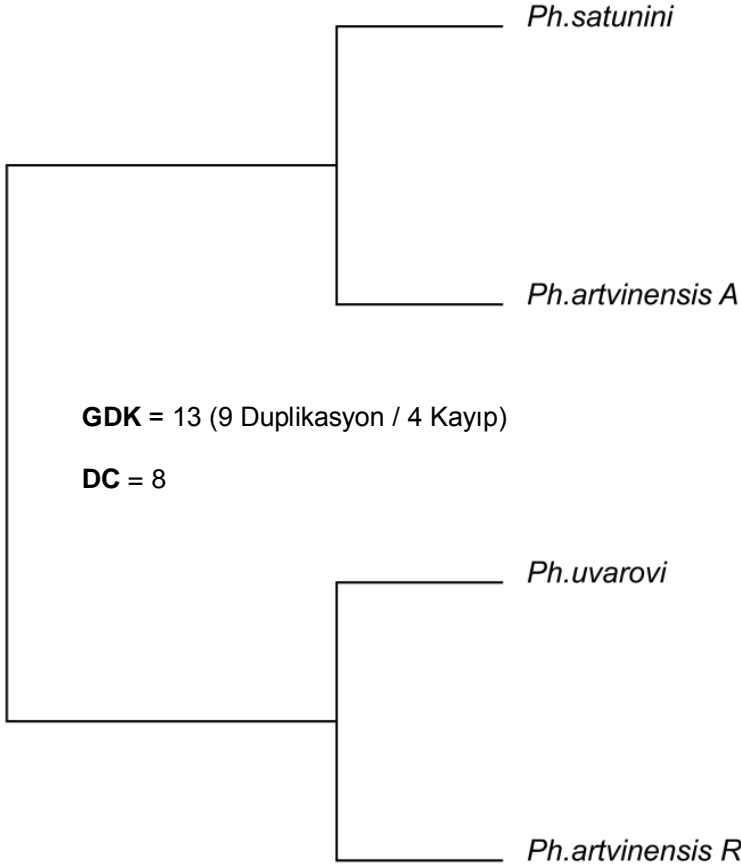
Şekil 4.27 *Phonochorion* cinsine ait *Cytb* gen ağacı ile Şekil 4.1'deki tür ağacı'nın bağdaştırılması sonucunda ortaya çıkan uzlaştırılmış ağaç. **GDK**: gen duplikasyonu ve kaybı sayısı; **DC**: derin coalescence sayısı. Kesikli kırmızı çizgiler yok olmuş popülasyonları temsil ederken, nodlarda yer alan içi boş yuvarlaklar gen duplikasyonlarını temsil etmektedir.



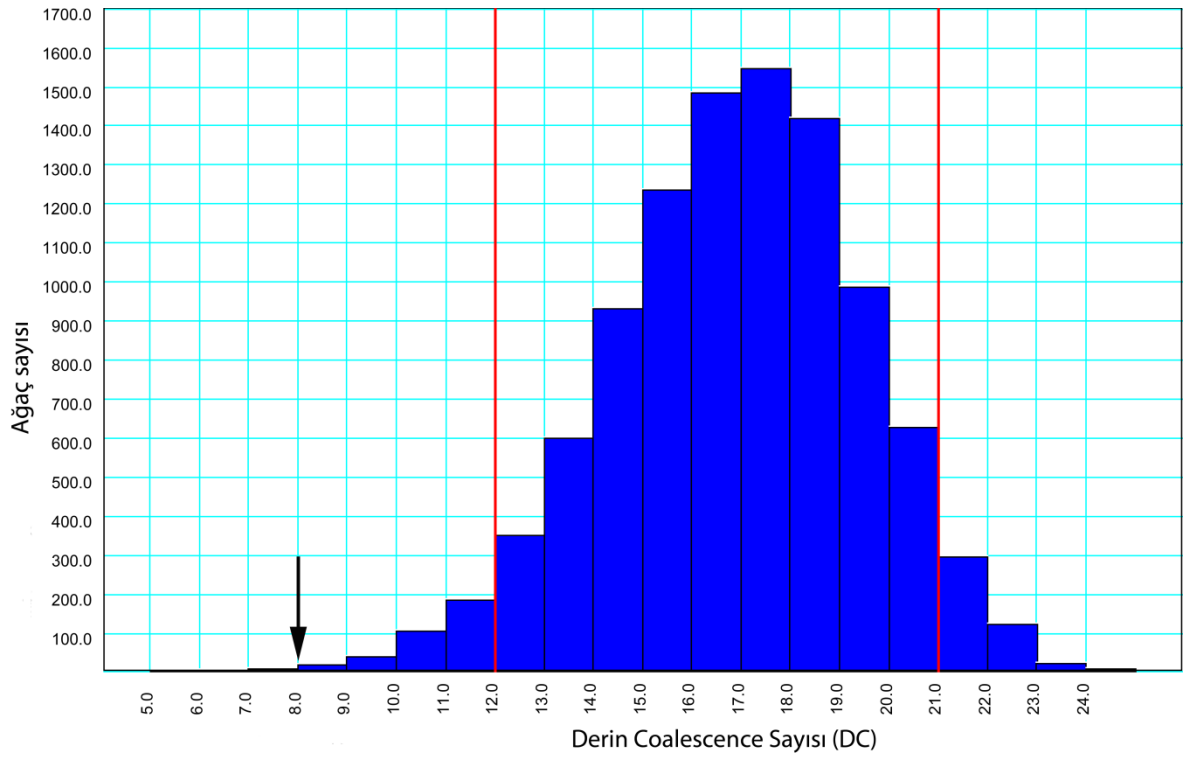
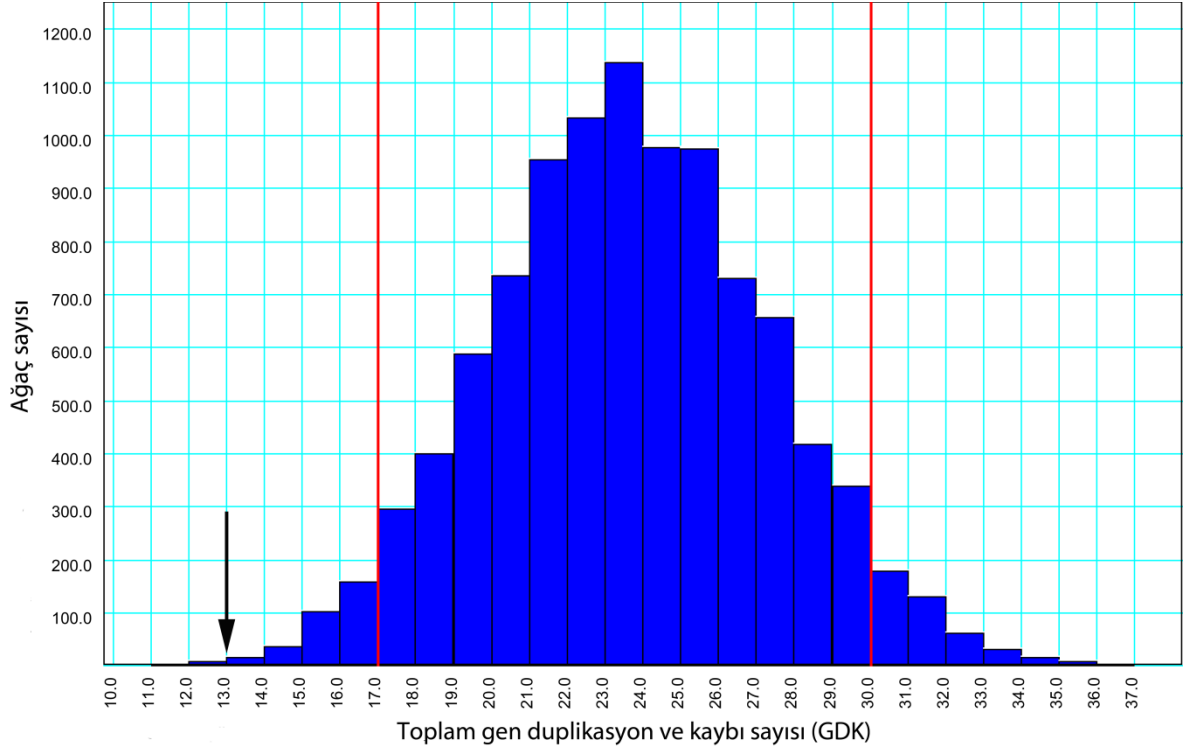
Şekil 4.28 Şekil 4.1'deki tür ağacı altında nötral coalescence'e göre simüle edilmiş 10,000 gen ağacına ait GDK ve DC değerlerinin dağılımları. Kırmızı çizgiler ilgili dağılımın %95 güven aralığını betimlemektedir. Siyah oklar gözlenen gen ağacına (Şekil 4.20'deki *Cytb* gen ağacına) ait değerleri göstermektedir.

Gözlemlenen Cytb gen ağacının (Şekil 4.20) “iki farklı allopatrik sığınakta farklılaşma” senaryosuna olan uyumu aynı yöntem kullanılarak sınanmıştır. İlgili senaryo ve Cytb gen ağacının bu senaryoya ilişkin DC ve GDK değerleri Şekil 4.29’da verilmiştir.

İki farklı allopatrik sığınak hipotezi altında gözlemlenen DC ve GDK değerlerinin istatistiksel önemini ortaya koyabilmek için söz konusu tür ağacı altında nötral coalescence ($N_e = 10,000$) yoluyla 10 bin gen ağacı simüle edilmiş ve bu gen ağaçlarına ilişkin DC ve GDK değerlerinin dağılımları ile gözlemlenen değerler karşılaştırılmıştır. Analiz sonuçlarına baktığımızda (Şekil 4.30) bu alternatif senaryonun her iki istatistik için ret edildiğini görmekteyiz. Dolayısıyla gözlemlenen Cytb gen ağacının allopatrik sığınak modeli altında evrimleşmiş olma olasılığı düşük görünmektedir.



Şekil 4.29 *Phonochorion* cinsine ait alternatif farklılaşma senaryosu. Senaryo *Phonochorion* cinsindeki farklılaşmanın iki farklı allopatrik sığınak içerisinde gerçekleştiğini betimlemektedir. İlgili senaryonun gözlemlenen Cytb gen ağacı ile olan uyumunu betimleyen GDK ve DC değerleri verilmiştir.



Şekil 4.30 İki farklı allopatrik sığınak hipotezini betimleyen tür ağacı altında nötral coalescence'e göre simüle edilmiş 10,000 gen ağacının GDK ve DC değerlerinin dağılımları. Kırmızı çizgiler ilgili dağılımın %95 güven aralığını betimlemektedir. Siyah oklar gözlenen gen ağacına (Şekil 4.20'deki Cytb gen ağacına) ait değerleri göstermektedir.

5. TARTIŞMA

Bu tezin amacı Doğu Karadeniz Bölgesi boyunca yayılış gösteren *Phonochorion* cinsini kullanarak, Anadolu coğrafyasının alpin/subalpin canlıların farklılaşması üzerindeki rolünü ve farklılaşmayı yönlendiren/biçimlendiren süreçleri ortaya koymak ve bu süreçler ile ilgili hipotezleri doğrudan sınamaktır.

Anadolu yarım adasının özellikle Phaneropterinae ve Pamphaginae gibi subalpin ve alpin kuşaklara özelleşmiş taksonlar açısından yüksek çeşitlilik ve endemizm gösterdiği bilinmektedir (Çıplak vd., 2002). Bu çeşitliliğin ortaya çıkışına dair yapılan çalışmalar özellikle buzul dönemleri boyunca Anadolu'nun Balkanlar ve Kafkasya üzerinden güneye doğru inen taksonlar için oynadığı sığınak rolüne işaret eder (Hewitt, 1996; Demirsoy, 2002; Çıplak, 2008). Buzul dönemleri boyunca Anadolu yarım adasına birçok farklı taksonun giriş yapması, Anadolu'daki endemizm ve çeşitlilik oranını arttırdığı bilinmektedir (Demirsoy, 2002). Bunun yanında Anadolu'nun özgün topoğrafyasının ve iklimsel yapısının, özellikle Kuaterner dönemdeki iklimsel ve vejetatif döngülerin de etkisiyle, birçok yerel taksonun çeşitlenmesinde önemli rol oynadığı ortaya konmuştur (Çıplak, 2008). Bu kapsamda özellikle 40. paralel etrafındaki dağ sıralarının canlı çeşitlenmesi ve alpin/subalpin endemiklerin buzul dönemler boyunca hayatta kalması açısından oynadığı rolün altı birçok kez çizilmiştir. Bu bölgelerde yaşayan alpin/subalpin endemikler iklimsel ve topografik döngüler doğrultusunda tercih ettikleri habitatların sürekliliğinin artmasına ve azalmasına (habitat parçalanmasına) cevap olarak, aşağı-yukarı (yayılma/geri-çekilme) hareket ederek buzul dönemlerini büyük oranda buldukları alanlarda geçirebilirler (Hewitt, 2004). Bu dağ sıralarının aynı zamanda alpin/subalpin endemiklerin (veya diğer taksonların) yayılımlarını engelleyen bariyerler olarak görev yapabildikleri ve dolayısıyla yerel flora ve fauna elementlerin doğmasına neden oldukları bilinmektedir (Hewitt, 2004).

Avrupa'da yer alan Alpler ve Pireneler ve Amerika'da yer alan Apalaş ve Rocky dağ sıralarının Kuaterner döneminde canlı çeşitliliğini nasıl etkilediğine dair çok sayıda çalışma mevcuttur (Knowles, 2000; Gómez and Lunt, 2004; DeChaine and Martin, 2005; Diegisser et al., 2006). Bu çalışmalar canlıların yayılım alanlarının buzul gelgitleri ve bunların yarattığı habitat parçalanmaları doğrultusunda sürekli olarak değiştiğine işaret etmektedir. Canlıların yayılım

alanlarındaki rakımsal ve enlemsel deęişikliklerin, bu canlıların demografik yapıları üzerinde önemli etkileri olmuş ve çok sayıda farklı adaptasyonun ve evrimsel farklılaşmanın ortaya çıkması için uygun ortamlar sunmuştur (Bennet, 2004). Bu dönemler boyunca yok oluşlar, darboğazlar, kurucu etkisi, allopatrik yalıtım, pekiştirme, ÜKF ve EKF gibi çok sayıda farklı evrimsel mekanizmanın canlıların genetik, fenotipik ve ekolojik özelliklerini etkilediği ve şekillendirdiği ortaya konmuştur (Cooley et al., 2001; Knowles, 2001; Diegisser et al., 2006; Mullen and Andres, 2007; Taylor and Stephen, 2007).

Anadolu içerisinde yer alan ve Alp, Pirene ve Apalaş Dağ Sıraları ile birçok ortak özelliğe sahip olan Toros ve Doğu Karadeniz Dağ Sıralarında özellikle alpin/subalpin canlı çeşitliğinin yüksek olduğu bilinmektedir (Demirsoy, 2002; Çıplak, 2004b). Fakat bu çeşitliliğin yukarıda sayılan evrimsel süreçlerin hangisi (veya hangileri) ile ilişkili olduğu halen tam olarak bilinmemektedir. Toroslar'da yayılan Tettigoniidae familyasına ait taksonlar ile yapılan çalışmalarda, bu çeşitliliğin buzul dönemleri ile ilişkili olduğu ileri sürülmektedir (Çıplak, 2003 ve 2004a). Bu çalışmalar, aynı zamanda, günümüzdeki taksonomik çeşitliliğin buzul dönemlerindeki habitat deęişimlerine paralel olarak taksonların dönem dönem yalıtılmış dönem dönem ise sürekli populasyonlar halinde bulunmalarından ileri gelen evrimsel dinamiklerin bir sonucu olduğuna işaret etmektedir. Benzer süreçlerin Doğu Karadeniz Sıra Dağları boyunca da görüldüğüne dair işaretler olsa da, bu alanla ilgili bilgilerimiz oldukça kısıtlıdır (Çıplak, 2008). Bunun yanında genel olarak Anadoludaki canlıların genetik yapılarının bu süreçlerden nasıl etkilendiği ve Anadolu'nun özgül topoğrafya ve iklimsel yapısının genetik çeşitliği korumada veya arttırmada ne gibi bir rol üstlendiği halen büyük oranda bilinmemektedir.

Bu tez çalışmasında, yukarıda özetlenen kapsam doğrultusunda Doğu Karadeniz Bölgesinde yayılan *Phonochorion* cinsinin genetik ve fenotipik yapısı ortaya konmuş ve görülen örüntüleri yönlendiren ekolojik, tarihsel ve evrimsel süreçler irdelenmiştir. Aşağıda ilk olarak *Phonochorion* cinsine ilişkin sistematik bir değerlendirme yapılacaktır. Daha sonra Anadolu'nun canlıların genetik ve fenotipik çeşitliliği üzerindeki olası etkilerini ortaya koyan üç biyocoğrafi hipotez çerçevesinde *Phonochorion* cinsinde gözlenen genetik ve fenotipik yapının hangi süreçler ile bağlantılı olduğu tartışılacaktır.

5.1. Sistematik Değerlendirme

5.1.1. Morfoloji Temelli Filogeni

Morfolojik karakter durumlarına bağlı olarak yapılan kladistik analizler *Phonochorion* cinsinin %90'lık bootstrap değeri altında monofiletik bir takson olduğunu göstermektedir (Şekil 4.1). Fakat morfolojik verilere dayanarak bu cins ile dış gruplar arasındaki sistematik ilişkiyi irdelemeye çalıştığımızda, ağacın kökünde üçlü bir politominin olduğu görülmektedir. Ağacın tabanındaki bu politomi, kullanılan karakterlerin bu üç soyu ayırt etmede yetersiz kaldığı ve başka karakterlere ihtiyaç olduğu anlamına gelebilir. Dolayısıyla görülen politomi evrimsel bir gerçekten çok, analiz bakımından bir yetersizliğe işaret ediyor olabilir. Fakat Barbitistini taksonları arasında benzer bir politomi Ullrich et al., (2009)'un yapmış olduğu çalışmada görülmektedir. Ullrich et al., (2009)'da iki nükleer ve bir mtdNA gen bölgesine dayanarak, 140 tür üzerinden, *Poecilimon* (Tettigoniidae: Phaneropterinae: Barbitistini) cinsinin moleküler filogenisi ortaya konmakta ve çalışmada Barbitistini tribüsü içerisindeki diğer taksonlar (*Parapoecilimon*, *Phonochorion*, *Poecilimonella* ve *Polysarcus*) dış grup olarak kullanılmaktadır. Sonuçlar her üç lokus için de Barbitistini tribüsünün monofiletik bir soy hattı oluşturduğunu ortaya koymuştur. Fakat *Poecilimon* cinsi hiçbir gen bölgesi için monofiletik bir soy hattı oluşturmamış ve *Parapoecilimon*, *Phonochorion*, *Poecilimonella* ve *Polysarcus* cinslerine ait örneklerin *Poecilimon* cinsi içerisine dağıldığı görülmüştür. Dolayısıyla hem Ullrich et al., (2009)'un moleküler verilere dayanarak yaptığı çalışma, hem de bu çalışmada morfolojik verilere dayanarak elde edilen kladistik sonuçlar, *Phonochorion*, *Poecilimon* ve *Polysarcus* cinsleri arasındaki sistematik ilişkileri çözümleyememiştir. Dolayısıyla bu üç soyun, görece yakın bir geçmişte, ortak bir atadan hızlı bir farklılaşma sonucunda ortaya çıktığını söylemek mümkündür. Bu nedenle görülen politomi analizlerdeki bir yetersizlikten çok evrimsel bir gerçeğe (süreçe) işaret etmektedir.

Bu üç cins arasındaki sistematik belirsizlik, taksonlar arası atasal ilişkileri belirlemede önemli olduğu bilinen karakterlerin, taksonlar arası durumlarına baktığımızda da görülmektedir. Örneğin Barbitistini tribüsü içerisinde erkek serkusların (KAR15) tek diş taşıması, çok dişli duruma göre daha atasaldır (Heller et al., 2006). Bu karakter açısından *Phonochorion* cinsi *Poecilimon tschorochensis* ve *Polysarcus zacharovi* ile karşılaştırıldığında, *Phonochorion* ve

Poecilimon tschorochensis'in tek dişe sahip oldukları için iki veya ikiden fazla diş içeren *Polysarcus zacharovi*'ye oranla atasal bir konumda oldukları söylenebilir. Fakat *Phonochorion* cinsinde ve *P. zacharovi*'de erkek çağrı seslerinin zamansal yapısının *P. tschorochensis*'e oranla daha karmaşık olduğu görülmektedir (*Phonochorion/P.zacharovi*, düzenli ve sürekli çağrı sesi; *P. tschorochensis*, düzensiz ve kesintili çağrı sesi, KAR10). Bu taksonların çağrı sesleri üzerinde yapılmış olan diğer çalışmalar da benzer örüntülerin varlığına işaret etmekte olup (Korsunovskaya, 2008; Heller et al., 2006; Sevgili et. al., 2010), erkek çağrı sesi bakımından karmaşık yapıya sahip *Phonochorion* cinsinin ve *P. zacharovi*'nin daha basit ses yapısına sahip *P. tschorochensis*'e oranla türemiş taksonlar olduklarına işaret etmektedir.

Farklı karakterlerin taksonlar arasında farklı sistematik ilişkiler ortaya koyması ve genel olarak Barbitistini tribüsünü oluşturan taksonlar arasındaki parafiletik veya politomik ilişkiler (bu çalışma, Şekil 4.1 ve Ullrich et al., 2009) bu tribüs içerisindeki farklılaşmanın görece olarak yakın bir tarihe denk geldiğine ve hızlı bir evrimsel açılım sonucunda gerçekleştiğine işaret etmektedir.

Phonochorion cinsini oluşturan türlerin kendi içerisindeki ilişkilerine baktığımızda, oldukça belirgin ve yüksek bootstrap değerleri ile temsil edilen bir ilişki görülmektedir (Şekil 4.1). Sevgili et al., (2010) *Ph. uvarovi*'nin, *Ph. artvinensis* ve *Ph. satunini*'ye oranla daha basit çağrı ses yapısına sahip olduğunu (*Ph. uvarovi*, majör hecelerden oluşan tek gruplu ses yapısı; *Ph. artvinensis/Ph. satunini*, majör + minör hecelerden oluşan iki gruplu ses yapısı) ve dolayısıyla *Phonochorion* cinsi içerisindeki atasal takson olduğunu ileri sürmektedir. Ses karakterlerine 15 morfolojik karakterin eklenmesi sonucunda oluşturulan kladistik ağaç, bu sonucu büyük oranda doğrulamaktadır. Oluşturulan filogeniye göre *Ph. uvarovi* dış gruplarla en fazla benzer karakter durumuna sahip olduğundan veya dış gruplardan sadece tek kademeli farklılıklar ile ayrıldığından dolayı *Phonochorion* cinsi içerisindeki atasal takson gibi görünmektedir. Şekil 4.1 aynı zamanda parsinomi kriteri açısından <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyunda bulunan karakter durumlarının *Ph. uvarovi* ve dış gruplarda bulunan karakter durumlarına kıyasla daha türemiş durumlar olduğunu göstermektedir.

Ph. artvinensis ve *Ph. satunini* türlerini kendi aralarında karşılaştırdığımızda, bu türlerin çağrı sesleri arasında her hangi bir farklılık bulunmadığı görülmektedir.

Çağrı seslerindeki özdeşliğe rağmen, bu iki tür erkek ve dişi subgenital plaka ve erkek sekusları gibi oldukça önemli taksonomik karakterler bakımından belirgin farklılıklar göstermektedir. *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis*'in belirgin morfolojik farklılıklar göstermelerine rağmen erkek çağrı sesleri bakımından hemen hemen aynı olmaları, iki tür arasındaki morfolojik farklılaşmanın <*Ph. artvinensis* + *Ph. satunini*> soyunun *Ph. uvarovi*'den ayrılmasından sonraya denk geldiğine işaret eder.

Ph. artvinensis ile *Ph. satunini* arasındaki morfolojik farklılıkların filogenetik ilişkisi detaylı bir şekilde incelendiğinde, *Ph. satunini* coğrafi olarak *Ph. uvarovi* populasyonlarına en uzak konumda olmasına rağmen, *Ph. artvinensis*'e oranla morfolojik açıdan *Ph. uvarovi*'ye daha yakındır. Dolayısıyla coğrafi olarak birbirlerine daha yakın ve yayılım alanlarında çakışma görülen türlerin (*Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*) daha yüksek oranda morfolojik farklılaşma gösterdiği tespit edilmiştir. Benzer bir örüntü erkek subgenital plakası açısından *Ph. artvinensis* türünün Artvin ve Rize-Trabzon populasyonları için de söylenebilir. Bu populasyonlara baktığımızda atasal tür ile yayılım alanlarında çakışma olan populasyonların, atasal türden allopatrik olarak yalıtılmış olan populasyonlara oranla daha türemiş karakter durumuna sahip olduğu belirlenmiştir. Dolayısıyla karakter farklılaşmasının hem türler arası hem de tür içi örüntüsünün ÜKF/EKF altında beklenen örüntüyle (karakter farklılaşmasının allopatrik populasyonlara oranla simpatrik populasyonlarda daha yüksek olmasıyla) uyumluluk içerisinde olduğu tespit edilmiştir. Bu konu kısım 5.5'te daha detaylı bir şekilde ele alınmıştır.

Morfolojik ve biyoakustik karakterlere dayalı yapılan kladistik analizin sonuçları incelendiğinde *Phonochorion* cinsi içerisindeki taksonların sistematik ilişkileri aşağıdaki gibi özetlenebilir: *Ph. uvarovi* bazal takson olup erkek çağrı sesleri ve morfolojik karakterlerdeki farklılaşma sonucunda <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyuna kök vermiştir. Daha sonra <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyu büyük oranda *Ph. artvinensis*'teki ek morfolojik farklılaşmanın bir ürünü olarak *Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis* olmak üzere ikiye ayrılmış ve günümüzdeki tür dağılımı ortaya çıkmıştır. Bu evrimsel tarihçe Sevgili et al., (2010)'da önerilen sistematik ilişkiler ile bire bir aynıdır.

5.1.2. Moleküler Filogeni

Farklı yöntemler altında mtDNA Cytb gen bölgesi kullanılarak oluşturulan filogenilere baktığımızda (Şekil 4.9–4.12), bunların morfolojik ve ses karakter durumlarına bağlı olarak oluşturulan filogeniden önemli derecede farklı olduğu görülmektedir. Morfolojiye bağlı kladistik analizlerde *Phonochorion* cinsi içerisindeki türler, oldukça belirgin bir hiyerarşik yapı göstermiştir. Bunun aksine moleküler filogeni sonucunda ortaya çıkan soy ilişkileri büyük oranda *Phonochorion* cinsi içerisindeki tür tanımlamalarından bağımsızdır.

NJ, MP ve ML yöntemleri altında oluşturulan filogeniler (Şekil 4.9–4.11), *Phonochorion* cinsinin iki temel soy hattından oluştuğunu göstermektedir. Cinsin Artvin ve Gürcistan populasyonları bir soy hattını oluştururken, Trabzon ve Rize populasyonları ise ikinci bir soy hattını oluşturmaktadır. Morfolojiye dayalı kladistik analizlerde *Phonochorion* cinsinin Artvin bölgesi içerisinde yer alan populasyonları açık bir şekilde Rize ve Trabzon illeri boyunca yayılan *Ph. artvinensis* populasyonları ile kümelenir. Moleküler analizler ise *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonlarının Trabzon ve Rize populasyonlarından uzun süre önce ayrılmış olan bağımsız bir soy hattı olduğunu ortaya koymaktadır. Benzer bir şekilde morfolojiye dayalı kladistik analizlerde *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*'nin Rize ve Trabzon'daki populasyonları bariz filogenetik soy hatları oluştururken, moleküler analizler bu iki türe ait haplotiplerin monofiletik taksonlar oluşturmadıklarını ve karışık bir şekilde kümelendiklerini göstermektedir.

Bayesian tabanlı filogenetik analizler (Şekil 4.12) büyük oranda NJ, MP ve ML yöntemleri altında oluşturulan filogenetik ağaçlar ile örtüşmüştür. Tek farklılık *Phonochorion* cinsinin Rize ve Trabzon populasyonlarına ait haplotiplerin kümelenmesinde görülmüştür. Bayesian tabanlı filogenetik ağaç, *Phonochorion*'un Rize ve Trabzon populasyonlarını %99'luk ve %64'lük ardıl olasılık nod değerleri altında iki farklı filogenetik soy hattına bölmüştür. Fakat NJ, MP ve ML ağaçlarına benzer bir şekilde bu soy hatları *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi*'yi özgül olarak temsil etmeyip her iki türe ait haplotipler bu soylar içerisinde karışık bir şekilde yer almıştır. Farklı yöntemler altında oluşturulan filogenetik ağaçlar bütünsel olarak değerlendirildiğinde *Phonochorion* cinsinin, *Ph. artvinensis*'in Artvin ve *Ph. satunini*'nin Gürcistan populasyonlarından oluşan Soy I, *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis*'in İkizdere-Araklı populasyonlarından oluşan Soy II ve *Ph. uvarovi* ve

Ph. artvinensis'in Ardeşen ve Arhavi populasyonlarından oluřan Soy III olmak üzere 3 temel soy hattından oluřtuđu söylenebilir (řekil 4.12).

Cytb gen ađađları *Phonochorion* cinsinin Artvin'de bulunan *Ph. artvinensis* populasyonlarının, Rize ve Trabzon populasyonlarından önemli derecede farklı olduđunu ve filogenetik olarak *Ph. satunini*'nin Gürcistan populasyonlarına daha yakın olduđunu göstermektedir. Soy I ile diđer soylar (Soy II ve III) arasındaki ortak ataya varma zamanlarına ve göç oranlarına baktığımızda bu soyların uzun zamandır birbirlerinden ayrı oldukları (demografiye göre düzeltilmiř OAVZ = 2 milyon \pm 500 bin yıl) ve aralarında göç oranlarının yok denecek kadar az olduđu tespit edilmiřtir (Nm < 0.03). Dolayısıyla her ne kadar *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonları morfolojik veya davranıř (erkek çağrı sesleri) açısından Rize ve Trabzon populasyonlarından önemli derecede farklı olmasa da bu populasyonların uzun zamandır Rize ve Trabzon da bulunan populasyonlardan yalıtılmıř oldukları ve farklı bir evrimsel soy hattı teřkil ettikleri söylenebilir.

Ph. artvinensis türünün Artvin ile Trabzon-Rize populasyonları arasındaki derin genetik farklılıklara bakarak bir bařka önemli çıkarım daha yapılabilir. *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonları her ne kadar Rize-Trabzon populasyonlarından uzun zamandan beri yalıtılmıř olsalar da, bu populasyonlar arasında erkek subgenital plakanın řekli dıřında her hangi bir bařka morfolojik fark bulunmadığı gibi, erkek çağrı sesleri de özdeřtir. Aynı durum *Ph. artvinensis*'e oranla *Ph. satunini*'nin birçok morfolojik karakter açısından *Ph. uvarovi*'ye daha yakın olması için de söylenebilir. Dolayısıyla bu cins içerisinde morfolojik ve davranıřsal farklılıkların allopatrik yalıtımdan çok simpatri altında görülen süreçler tarafından yönlendirildiđi belirgindir. *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi*'nin Rize ve Trabzon populasyonlarının genetik olarak birbirlerine oldukça yakın olmalarına rađmen, morfoloji ve davranıř açısından gösterdikleri çarpıcı farklılıklar bu tespitin altını çizmektedir.

Gürcistan içerisinden örneklenen tek haplotip, HAP17, tarafından temsil edilen *Ph. satunini*'nin, *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonları ile bir arada kümelenmesi bu iki takson arasındaki tür durumunun tekrardan deđerlendirilmesini gerektirmektedir. Bu populasyonların ortak ataya varma zamanlarına baktığımızda ayrılmanın görece olarak yakın bir tarihte (OAVZ = 389 bin \pm 94 bin yıl) olduđu tespit edilmiřtir. Fakat bu yakın farklılařma tarihine rađmen, Hap17 bütün

filogenetik ağaçlarda (NJ, MP, ML, BY) *Ph. artvinensis*'in Artvin popülasyonlarından örneklenen haplotiplerden (Hap16, Hap18) %100 bootstrap değeri ile ayrılmaktadır. Dolayısıyla her ne kadar bu popülasyonların farklılaşma zamanları görece olarak yakın bir tarihe denk geliyor olsa da, Gürcistan popülasyonunu temsil eden HapP17'nin bağımsız bir soy hattını temsil ettiği söylenebilir. Buradaki temel problem örneklem büyüklüğü ile ilgili olup, Gürcistan içerisinde daha fazla örneğin (haplotipin) toplanması ve bu haplotiplerin *Ph. artvinensis*'in Artvin popülasyonlarından ayrı kümelenip kümelenmediği belirlenmelidir. Şu anki genetik bilgilerimize dayanarak sağlıklı bir sonuca varmak olanaklı görülmemektedir.

Benzer bir sistematik problem *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis* morfolojik ve erkek çağrı ses özelliklerine göre karşılaştırıldıklarında da görülmektedir. Çağrı sesleri arasında her hangi bir fark olmadığı için bu iki türü tek bir tür altında birleştirebilmek mümkündür. Fakat *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis* arasında dişi ve erkek subgenital plakaları ve erkek serkusları gibi önemli taksonomik karakterler bakımından açık farklar bulunmaktadır. Bu durumda örneklem büyüklüğü ile ilgilidir. *Ph. satunini* ile ilgili çıkarımlar sadece tek bir popülasyona dayandığı için, *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis* arasındaki farkların türler arası farklılıkları mı yoksa tür içi fenotipik varyasyonu mu temsil ettiği bilinmemektedir.

Sonuç olarak *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis*'in ayrı türler olduklarını güvenilir bir şekilde ortaya koyabilmek için Gürcistan içerisinde *Ph. satunini*'ye dair daha çok örneklem yapılması ve bunların hem genetik hem de fenotipik olarak *Ph. artvinensis* örnekleri ile karşılaştırılması gerekmektedir. Daha detaylı karşılaştırmalar yapılana kadar *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis* arasındaki tür durumunun geçerliliğini koruması uygun görülmüştür.

5.1.3. Tamamlanmamış Soy Ayrışması

Moleküler filogeni sonucunda ortaya çıkan genel yapıya baktığımızda, bu yapının *Phonochorion* cinsinin sistematığı için bir takım problemler teşkil ettiği görülmektedir. Her şeyden önce taksonomik açıdan iki farklı tür olduğu kesin olan *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi*yi moleküler veri kullanarak ayırabilmek mümkün görülmemektedir. Bu durum her ne kadar sistematik açıdan bir problem gibi görülse de *Phonochorion* cinsinin geçirdiği evrimsel süreçleri gözler önüne sermek

için oldukça önemlidir. Yeni farklılaşmış türler için, tür ağacı ile gen ağacı arasında uyumsuzluk çıkması oldukça sık rastlanan bir durumdur (Maddison and Knowles, 2006). Farklı türler olduğu bilinen grupların monofiletik soylar oluşturmayarak ortak haplotiplere sahip olması “tamamlanmamış soy ayrışması” (incomplete lineage sorting) olarak bilinmekte ve hızlı türleşmenin veya görece yakın bir tarihte ortak bir ataya sahip olmanın en önemli belirteçlerindedir (Maddison and Knowles, 2006; Carstens and Knowles, 2007b). Tamamlanmamış soy ayrışmasına neden olan iki temel süreç bilinmektedir (Carstens and Knowles, 2007b). Birinci süreç nötral mutasyonun birikme hızı ile ilişkilidir: yeni türleşmiş veya farklılaşmış gruplar morfolojik/davranışsal/ekolojik olarak farklılaşmış olsalar bile, nötral mutasyonun birikmesi için yeterli miktarda süre geçmemiş olabileceğinden taksonlar halen ortak haplotiplere sahip olabilirler. İkinci süreç ise taksonlar arasında görülen gen akışı oranına bağlıdır: türler arasındaki morfolojik/davranışsal/ekolojik farklılaşma yüksek gen akışı altında gerçekleşmiş ise taksonlar bu gen akışını temsil eden çok sayıda ortak haplotipe sahip olacaktır.

Phonochorion cinsi içerisinde tamamlanmamış soy ayrışması gösteren soylara baktığımızda (Soy II ve III), bunların farklılaşma zamanlarının evrimsel olarak oldukça yakın bir tarihe denk geldiği görülmektedir. Soy II'yi oluşturan popülasyonların ortalama 300 bin yıl önce Soy III'ü oluşturan popülasyonların ise ortalama 164 bin yıl önce farklılaşmaya başladıkları (Çizelge 4.4), Soy II ile III'ün ayrımının ise 430 bin yıl öncesine denk geldiği görülmektedir (Çizelge 4.4, Şekil 4.13). Dolayısıyla *Phonochorion* cinsinin Trabzon – Rize boyunca yayılım gösteren popülasyonlarının görece olarak birbirlerine yakın dönemlerde gerçekleşen farklılaşmalar sonucunda oluştuğu görülmektedir. Bunun yanında her ne kadar Soy II ile III arasındaki gen akış oranı düşük olsa da ($N_m < 0.03$), soylar içerisinde bulunan *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi* popülasyonları arasındaki gen akış oranları oldukça yüksektir. Bu değer Soy II içerisindeki *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi* popülasyonları için $N_m = 7.213$ iken, Soy III'ün Ardeşen bölgesinde bulunan *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi* popülasyonları için ∞ 'dur (bir başka deyişle popülasyonlar arasında farklı haplotip bulunmamaktadır). Dolayısıyla *Phonochorion* cinsi içerisinde tamamlanmamış soy ayrışmasının her iki süreçle de (nötral mutasyonların birikme hızı/göç oranları) ilişkili olabileceği görülmektedir.

Fakat elimizde, bu iki süreçten hangisinin tamamlanmamış soy ayrışmasına daha çok katkı yaptığını ayırt edebilmek için yeterli veri bulunmamaktadır. Buradaki temel problem *Fst* değerlerine dayanarak ortaya konan gen akış oranlarının populasyonlar arasında geçmişteki (veya hali hazırdaki) gen alış verişinden mi yoksa tamamen izole olmuş populasyonlar arasında genetik farklılaşmanın tamamlanmamış olmasından mı kaynaklandığının ortaya konamamasıdır. Bu iki süreci birbirinden ayırt edebilmek populasyonlar arasındaki tarihsel göç oranlarını, populasyonların günümüzdeki genetik uzaklıklarından bağımsız olarak hesaplayan coalescent tabanlı analizler gerekmektedir. Ne yazık ki analizlerde kullanılan gen bölgesi söz konusu tarihsel göç oranlarının hesaplanması için yeterli olmamıştır. Bu sorunun giderilebilmesi için farklı lokuslardan *Phonochorion* cinsine dair genetik bilgi elde edilme ve ilgili analizler tekrarlanmalıdır.

Görüldüğü üzere moleküler verilerin değerlendirilmesi sonucunda elde edilen filogenetik ilişkiler, *Phonochorion* cinsi içerisinde, önceden belirlenmiş tür sınıflarını temsil eden düzenli monofiletik soy hatları ortaya koymak yerine, dinamik bir evrimsel tarihe ve farklılaşma süreçlerine işaret eden karmaşık bir yapı ortaya koymuştur. Yeni türleşmiş/farklılaşmış grupların veya farklılaşma süreçleri katı allopatri halinde gerçekleşmemiş olan grupların, karmaşık filogenilere sahip olmaları sıklıkla rastlanan bir durumdur (Knowles and Chan, 2008; Sanderson and Shafer, 2002; Felsenstein, 2004). Dolayısıyla bu gibi canlılarda sadece tek bir lokusa dayanarak yapılan filogenetik analizlerden “kesin” sistematik sonuçlara varılması tavsiye edilmemektedir (Peters et al., 2005). Farklı gen bölgelerinin evrimsel süreçlere farklı cevaplar verebileceği göz önüne alınmalı ve dolayısıyla farklı gen bölgelerinin (lokusların) aynı taksonlar için farklı filogenetik örüntüler doğurabileceği unutulmamalıdır (Felsenstein, 2006). Bu nedenle *Phonochorion* cinsini oluşturan taksonlar arasındaki sistematik ilişkileri daha sağlıklı bir şekilde ortaya koyabilmek için filogenetik analizlerin daha fazla sayıda lokusu ve daha geniş gen bölgelerini içerecek şekilde genişletilmesi gerekmektedir.

5.2. *Phonochorion* Cinsi'nin Kökeni ve Alternatif

Farklılaşma Modelleri

5.2.1. Köken ve Tarihsel Biyocoğrafya

Phonochorion cinsinin kökeni ve günümüzde görülen genetik yapının hangi süreçler sonucunda ortaya çıktığı, haplotip şebekeleri, genetik yapı, tarihsel demografi ve dispersal-vikaryans analizi gibi birçok farklı yaklaşımdan alınan bilgiler kullanılarak ortaya konmuştur. Dispersal-vikaryans analizinin sonuçlarına bakıldığında *Phonochorion* cinsinin %61 ardıl olasılıkla Artvin – Ardeşen arasında geniş bir yayılıma sahip atasal bir populasyondan (populasyonlardan) köken aldığı görülmektedir (Şekil 4.25). Daha sonra bu geniş yayımlı populasyonun Çoruh Vadisinin yaratmış olduğu dispersal bariyeri sonucunda biri Ardeşen bölgesi civarında diğeri ise Artvin bölgesi civarında iki populasyona bölündüğü görülmektedir (Şekil 4.25). Haplotip şebekeleri sonucunda ortaya çıkan haplotip örüntüsü bu sonucu desteklemekte olup NCA sonuçları da Artvin ve Gürcistan populasyonlarını temsil eden Şebeke 4-2 ile Rize ve Trabzon populasyonlarını temsil eden Şebeke 4-1 arasındaki ayrılmanın allopatrik yalıtımın bir sonucu olduğunu ortaya koymuştur (Şekil 4.14).

Dispersal-vikaryans analizi *Phonochorion* cinsinin günümüzdeki Artvin-Gürcistan ve Trabzon-Rize populasyonlarının, ilkin bölünmeden sonra Çoruh Vadisinin her iki yakasında kalan iki sığınak populasyondan köken aldığını göstermektedir. *Phonochorion* cinsinin Artvin bölgesinde kalan atasal populasyonlarının yayılım alanlarını arttırarak doğuya (Gürcistan'ın içerisine) doğru hareket ettikleri görülmekte iken Ardeşen bölgesinde yer alan populasyonların ise farklı yönlere doğru ilerleyen iki temel soy hattına ayrıldığı görülmektedir. Atasal Ardeşen populasyonlarından ayrılan bir kol doğuya doğru ilerleyerek günümüzde *Phonochorion* cinsinin Fırtına Vadisi, Ayder Yaylası, Napopen Yaylası ve İskebe yaylasında bulunan populasyonlarını (Soy III'ü) oluştururken diğeri bir kol ise batıya doğru ilerleyerek günümüzde, Çağrankaya yaylası, İkizdere ve Araklı ilçelerinde bulunan populasyonları (Soy II'yi) oluşturmuştur. Dispersal-vikaryans analizi aynı zamanda Soy III içerisinde bulunan Arhavi-Borçka (Napopen, İskebe Yaylaları) populasyonlarının Ardeşen populasyonlarından koparak allopatrik olarak yalıtılmış bir populasyon oluşturduklarını göstermektedir (Şekil 4.25).

Phonochorion cinsinin Rize-Trabzon populasyonlarının evrimsel tarihçesi haplotip şebekesi, Şebeke 4-1 (Şekil 4.14) incelenerek irdelendiğinde, dispersal-vikaryans analizi ile elde edilen sonuçlarla neredeyse birebir örtüşen bulgular elde edilmiştir. Şebeke 4-1, *Phonochorion* cinsinin Trabzon ve Rize illerinde dağılım gösteren haplotiplerinin bölgede hem en yüksek frekansa hem de en geniş dağılım aralığına sahip Hap09'dan köken aldığını göstermektedir. Bu örüntü, günümüzde Fırtına Vadisi ve Araklı bölgelerinde yayılış gösteren *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis* populasyonlarının (Şebeke 3-2'nin) büyük olasılıkla Fırtına Vadisi – İkizdere arasında yaşamış olan atasal bir populasyondan köken aldığını betimlemektedir. Benzer bir şekilde bu haplotip ağı Fırtına Vadisinin doğusunda kalan *Phonochorion* populasyonlarının (Şebeke 3-1'in) bu atasal populasyondan göçen bireylerin adım adım doğuya doğru kolonize olmaları sonucunda ortaya çıktığını göstermektedir. NCA analizleri aynı zamanda *Phonochorion* cinsinin Arhavi-Borçka (Napopen, İskebe Yaylaları) populasyonlarının (Şebeke 2.1'in) diğer populasyonlardan (Şebeke 2-6 ve 3-2'den) allopatrik yalıtım sonucunda ayrı kaldığını betimleyerek, dispersal-vikaryans analizi sonucunda yakalanan örüntüyü doğrulamıştır.

Phonochorion cinsine ait Rize-Trabzon populasyonlarının Ardeşen civarında yayılmış olan atasal populasyonlardan köken aldığına dair üçüncü bir kanıt ise demografik tarihçeden gelmektedir. *Phonochorion* cinsinin demografik tarihçesi ve tarihsel efektif populasyon büyüklüklerini ortaya koymak için yapılan Uyumsuzluk Dağılım analizleri ve Bayesian tabanlı parametre tahminlemeleri, istatistiksel olarak anlamlı bir populasyon büyümesinin sadece Ardeşen – Araklı arasında yayılış gösteren populasyonları temsil eden Soy II'de yaşandığını göstermektedir. Soy II'nin büyüme öncesi ve sonrası θ değerlerine baktığımızda bu değerlerin 0'dan 26.67'ye çıktığını ve bu soyun efektif populasyon büyüklüğünün diğer populasyonlardan yaklaşık 10 kat daha fazla olduğu görülmektedir (Çizelge 4.11 ve 4.12). Bunun yanında Soy II bütün soylar arasında üssel büyüme parametresinin kuvvetlice pozitif ve istatistiksel olarak anlamlı olduğu tek soydur (Çizelge 4.12). Bu sonuç Soy II'nin populasyon büyüklüğünün geçmişten günümüze sürekli olarak arttığını göstermektedir.

5.2.2. Atasal Populasyonların Fenotipik ve Davranışsal Özellikleri

Dispersal-vikaryans analizi, haplotip şebekeleri ve NCA analizleri ve demografik tarihçe bizlere *Phonochorion* cinsinin günümüzdeki genetik örüntüyü oluşturmada ne gibi tarihsel süreçlerden geçtiğini ve olası atasal populasyonların konumları hakkında bilgi verirken, Bayesian tabanlı karakter evrimi bizlere bu atasal populasyonların fenotipik ve davranışsal özellikleri hakkında bilgi vermektedir. *Phonochorion* cinsine köken veren atasal populasyonun (Nod 2, Şekil 4.25) erkek metanotal bezin yapısı, erkek subgenital plakasının rengi, dişi subgenital plaksasının şekli ve erkek çağrı seslerinin zamansal yapısı ile ilgili karakter durumları tahminlerine baktığımızda, bu atasal populasyonun (Nod 2'nin) günümüzde *Ph. uvarovi* ile temsil edilen karakter durumlarına sahip olma olasılıklarının daha yüksek olduğu görülmektedir (Çizelge 4.13, Şekil 4.21-4.24). Her ne kadar bu sonuçlar metanotal bezin yapısı ve dişi subgenital plakasının şekli için istatistiksel olarak anlamlı olmasa da, Barbitistini tribüsü içerisinde atasal konumları belirlemede en sıklıkla kullanılan ve en önemli kriterler arasında sayılan erkek çağrı sesleri için istatistiksel olarak anlamlıdır (Çizelge 4.13). Erkek çağrı seslerinin evrimine baktığımızda *Phonochorion* cinsinin atasal populasyonunun %55'lik bir ardıl olasılıkla sadece majör hecelerden oluşan bir erkek çağrı ses yapısına sahip ve minör + majör hecelerden oluşan ses yapısının türemiş bir durum olduğu görülmektedir. Bu sonuç Tettigoniidae içerisinde erkek çağrı seslerinin basitten karmaşığa doğru türediğini öne süren hipotezlere destek vermektedir (Korsunovskaya, 2008). *Phonochorion* cinsinin atasal populasyonun sahip olduğu karakter durumu ile ilgili en belirsiz sonuç erkek subgenital plakasının şekli için ortaya çıkmıştır. Karakter evriminin Bayesian tabanlı analizleri bu karakter için görülen farklı karakter durumları arasında bir ayrım yapamamıştır. Dolayısıyla *Phonochorion* cinsinin atasal populasyonunun (NOD2'nin) farklı karakter durumlarından her hangi birine sahip olma olasılığı hemen hemen eşittir (Çizelge 4.13, Şekil 4.24). Özetle erkek subgenital plakasının şekli için hangi karakter durumunun atasal olduğunu güvenle söylemek mümkün değildir.

Phonochorion cinsinin Artvin-Gürcistan ve Trabzon-Rize bölgelerini kolonize eden atasal populasyonlarının sahip olduğu karakter durumları ise oldukça belirgindir. *Phonochorion* cinsinin Artvin ve Gürcistan populasyonlarına kök veren

atasal populasyon (Nod3), sınanan bütün karakterler için günümüzde *Ph. artvinensis*'in Artvin populasyonları ile temsil edilen karakter durumlarına sahiptir ve farklı karakter durumlarının olasılık değerleri arasındaki fark bütün karakterler için istatistiksel olarak anlamlıdır (Çizelge 4.13, Şekil 4.21-4.24). Tam tersi şekilde *Phonochorion* cinsinin Trabzon ve Rize populasyonlarına kök veren atasal populasyonlara baktığımızda hem Soy II ve III'ün ortak atasının (Nod 4) hem de Soy II ve III bireysel atalarının (sırasıyla Nod 5 ve 6'nın) sınanan bütün karakterler için günümüzde *Ph. uvarovi* ile temsil edilen karakter durumlarına sahip olduğu görülmüştür (Çizelge 4.13, Şekil 4.21-4.24).

5.2.3. Alternatif Farklılaşma Modelleri

Phonochorion cinsinin evrimsel tarihçesi karakter evrimi ile beraber değerlendirildiğinde, Çoruh Vadisi'nin doğusunda yer alan Artvin ve Gürcistan populasyonlarının (Soy I) *Ph. artvinensis* benzeri bir atasal taksondan köken aldığı, Çoruh Vadisi'nin batısında yer alan Rize ve Trabzon populasyonlarının (Soy II ve III) ise *Ph. uvarovi* benzeri bir atasal taksondan köken aldığı söylenebilir. Fakat bu örüntü karakter evrimi açısından önemli bir problem ortaya koymaktadır. Eğer *Phonochorion* cinsinin Çoruh Vadisinin her iki yakasındaki evrimi farklı türler ile temsil edilen taksonlardan köken aldıysa (yani doğuda *Ph. artvinensis*; batıda ise *Ph. uvarovi*) ve bu iki temel soyun (Soy I ile Soy II/III'ün) uzun zamandır gen alış verişinde bulunmadığı göz önüne alınırsa, Çoruh vadisinin her iki yakasında yer alan *Ph. artvinensis* populasyonlarının hem morfolojik hem de erkek çağrı sesleri açısından gösterdikleri benzerlikleri açıklamak oldukça zorlaşır. Eğer *Ph. artvinensis*'in batıda yer alan populasyonları, *Ph. artvinensis*'in doğuda yer alan populasyonlarından bağımsız bir şekilde *Ph. uvarovi* benzeri bir atasal populasyondan türemiş ise, bu durumda benzer morfolojik ve davranışsal özelliklerin yalıtılmış iki populasyonda birbirlerinden tamamen bağımsız bir şekilde ortaya çıkmış olması gerekmektedir. Bu gibi evrimsel bir tarihçenin yaşanmış olma olasılığı özellikle bu populasyonların uzun zamandır gen alış verişinde bulunmadığı düşünülürse oldukça düşüktür. Daha olası bir evrimsel senaryo ise *Phonochorion* cinsi içerisindeki ilkin farklılaşmanın (Soy I'in Soy II/III'ten ayrışması) Çoruh Vadisinin yol açtığı bölünmeden önce gerçekleştiğidir. Bu durumda *Ph. uvarovi* benzeri bir atasal takson ikiye bölünerek bir kolu günümüzdeki *Ph. uvarovi* taksonunu oluştururken diğer bir kolu ise günümüzdeki

<*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> taksonunu oluşturmuştur. Bu senaryo hem *Phonochorion* cinsinin atasal populasyonlarının *Ph. uvarovi* benzeri karakterlere sahip olma olasılıklarının daha yüksek olduğunu gösteren karakter evrimi analizleri ile hem de morfolojiye bağlı sistematik analizlerin sonuçları ile de örtüşmektedir. Fakat bu senaryo altında *Ph. uvarovi*'ye ait örneklerin neden Artvin bölgesinde yer almadığı veya *Ph. satunini*'ye ait örneklerin neden Rize-Trabzon boyunca bulunmadığı sorusunu akla getirir. Bir başka önemli soru ise eğer *Ph. uvarovi* (veya bu taksonu oluşturan evrimsel soy) *Phonochorion* cinsi içerisindeki atasal takson ise bu türe ait haplotiplerin filogenetik ağacın kökeninde yer alması gerekmektedir. Bir başka deyişle filogenetik gen ağacının *Ph. uvarovi* kökenli bir evrimsel tarihçeyi betimleyen ve Şekli 4.1'de verilen tür ağacına benzemesi gerekmektedir.

Gözlemlenen Cytb gen ağacı ile öne sürülen evrimsel tarihçe (Şekil 4.1'deki tür ağacı) bir birleri ile karşılaştırıldığında iki ağaç arasında önemli derece uyumsuzlukların olduğu görülmektedir (Şekil 2.26 ve 2.27). Bu iki ağacın örtüşmesi için gerekli evrimsel süreçlere baktığımızda, gözlemlenen Cytb gen ağacının Şekil 2.1'deki tür ağacı artında evrimleşmiş olabilmesi için *Phonochorion* cinsi içerisinde sistematik yok olmaların gerçekleşmiş olması gerekmektedir (Şekil 2.27). Yok olmalar, neden *Ph. uvarovi* 'ye ait örnekler Artvin bölgesi boyunca, *Ph. satunini* ' ye ait örnekler ise Rize-Trabzon bölgesi boyunca rastlanılmadığını ve neden Cytb gen ağacının tabanında *Ph. uvarovi*'ye ait haplotiplerin bulunmadığını açıklayabilir.

Fakat *Phonochorion* cinsinde görülen evrimsel tarihçeyi yüksek miktarda yok oluşlar olmadan da açıklayabilmek mümkündür. Bu ikinci senaryoya göre *Phonochorion* cinsi, Soy I (*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*) benzeri atasal bir taksondan köken almış ve *Phonochorion* cinsi içerisindeki ilkin farklılaşma bu taksonun Çoruh Vadisi'nin doğusunda ve batısında olmak üzere iki temel soy hattına ayrılması ile gerçekleşmiştir. *Ph. uvarovi* ise daha sonradan bu atasal populasyonun batıda kalan kolundan farklılaşarak ortaya çıkmıştır. Bu senaryo her ne kadar genetik veriler ile daha uyumlu olsa da (Şekil 4.29), büyük oranda hem karakter evrimi ile ilgili sonuçlarla hem de *Phonochorion* cinsinin klasik taksonomisi ve morfolojiye bağlı kladistik analizleri ile büyük oranda çelişmektedir. Bunun dışında erkek çağrı seslerinde karmaşık bir yapıdan daha basit bir yapının

[majör + minör heceli bir ses yapısından (*Ph. satunini* ve *Ph. artvinensis*), sadece majör hecelerden oluşan bir ses yapısının (*Ph. uvarovi*)] evrildiğini öne sürerek Tettigoniidae içerisindeki erkek çağrı sesi evrimi ile ilgili genel evrimsel yönelimlere de terstir (Korsunovskaya, 2008).

Yukarıda verilen iki farklı evrimsel senaryodan hangisinin *Phonochorion* cinsinin evrimini daha iyi açıklayabildiğini ortaya koyabilmek için, bu farklı evrimsel senaryoların gözlemlenen gen ağacını oluşturmuş olma olasılıkları irdelenmiştir (Şekil 4.29 ve 4.30). Bu analizlerin sonuçları açık bir şekilde ikinci senaryoyu (yani farklı allopatrik sığınak modelini) reddederken, *Ph. uvarovi* kökenli ve klasik sistematik yöntemler sonucunda elde edilen tür ağacı ile uyumlu olan evrimsel senaryoyu kabul etmiştir. Dolayısıyla *Phonochorion* cinsinin evriminde populasyon yok oluşlarının önemli bir rol oynadığı ve bu yok oluşlar sonucunda birçok haplotipin örneklenemediği söylenebilir.

5.3. *Phonochorion* Cinsinin Evriminde Buzul

Dönemlerinin Etkisi

Phonochorion cinsinin evrimsel tarihçesine baktığımızda günümüzdeki genetik örüntünün farklı zamanlarda (filogenetik nodlarda) meydana gelen parçalanmalar ve dispersaller sonucunda oluştuğu görülmektedir (Şekil 4.25). Bunun yanında *Phonochorion* cinsinin evrimsel geçmişinde, birden çok populasyon yok oluşunun yaşandığına dair ciddi kanıtlar vardır (Şekil 4.27). Yukarıda sayılan dinamikler, alpin/sub-alpin habitatlara özelleşmiş taksonların buzul gelgitleri altındaki evriminden beklenen teorik örüntüler ile büyük oranda örtüşmektedir (Bennett, 2004; Knowles et al., 2007; Excoffier et al., 2009).

Alpin/subalpin habitatlara özelleşmiş taksonların yayılım alanlarının buzul gelgitleri tarafından etkilendiği birçok çalışma ile ortaya konmuştur. Buzul dönemlerinde iklimin önemli derecede soğuması ve kuraklaşması dağ eteklerinde bulunan ağaç katmanlarının ortadan kalkmasına ve boşalan bu alanların alpin/subalpin vejetasyon tarafından doldurulmasına neden olmuştur (Fontugne et al., 1999; Kuzucuoğlu and Roberts, 1998; Sarıkaya et al., 2008). Alpin/subalpin habitatların artması ve ağaç katmanının ortadan kalkması ile sonuçlanan iklimsel değişiklikler, özellikle dispersal yeteneği düşük olan ve ağaç katmanları tarafından engellenen alpin/subalpin endemiklerinin yayılım alanlarını arttırmaları için önemli

fırsatlar sunmuştur (Knowles, 2000). Fakat yayılım alanlarını buzul dönemlerinde artıran bu canlılar, buzullar arası döneme girilmesi ve ağaç katmanının tekrar ilerlemeye başlaması ile doldurmuş oldukları birçok habitatı boşaltmak ve yüksek dağlarda bulunan kısıtlı habitatlara geri çekilmek zorunda kalmışlardır (Knowles, 2000). Dolayısıyla buzul gelgitleri boyunca alpin/subalpin taksonlar; populasyon parçalanması, yok olması ve yalıtımı ile sonuçlanan süreçlere maruz kaldıkları gibi yalıtılmış populasyonların tekrardan bir araya geldiği süreçlerden de geçmişlerdir (Carstens and Knowles, 2007a). Bu dinamik tarihçenin alpin/subalpin endemikleri için önemli evrimsel sonuçları olduğu tartışmalıdır.

Phonochorion cinsini oluşturan populasyonlar arasındaki genetik farklılaşma, evrimsel dinamikleri buzul gelgitleri tarafından yönlendirilen alpin/subalpin bir taksonda görülmesi beklenen tipik örüntülerin hepsini taşımaktadır. *Phonochorion* cinsinde görülen genetik farklılaşmanın hem populasyonlar arası coğrafi uzaklıktan hem populasyonlar arasında ağaç katmanının bulunmasından (habitat sürekliliğinin kesilmesinden) hem de Çoruh Vadisi gibi önemli coğrafi bariyerlerden etkilendiği görülmüştür (Çizelge 4.10). Fakat bu unsurlar karşılaştırmalı olarak değerlendirildiğinde *Phonochorion* populasyonları arasında genetik farklılaşmayı yöneten en önemli unsurun habitat sürekliliği olduğu ve bunu coğrafi uzaklığın takip ettiği görülmüştür. Büyük ölçekli yalıtım bariyerlerinin ise daha çok ikincil bir etkiye sahip olduğu ortaya konmuştur (Çizelge 4.10). Dolayısıyla gerek Anadolu'da gerekse Doğu Karadeniz bölgesinde buzul gelgitleri boyunca, ağaç katmanlarında görülen ilerleme ve geri çekilmelerin (Fontugne et al., 1999; Kuzucuoğlu and Roberts, 1998) *Phonochorion* populasyonlarının genetik yapısında ve evriminde önemli rol oynadığı kesindir.

Phonochorion cinsi içerisindeki genetik örüntünün oluşmasında rol oynayan kilit tarihsel ve demografik süreçlerin tamamının buzul gelgitleri ile ilişkili olduğu görülmektedir. Cins içerisindeki ilkin farklılaşma hem gevşek moleküler saat altında hem de demografik tarihçeye göre düzeltilerek hesaplanmıştır. Farklılaşma zamanına dair bu iki tahminin sonuçlarına baktığımızda birbirlerinden oldukça farklı olduğunu görmekteyiz. Gevşek moleküler saat analizleri *Phonochorion* cinsi içerisindeki ilkin farklılaşmanın yaklaşık 4 milyon yıl önce (Zanclian, Alt Pliyosen döneminde) gerçekleştiğini göstermektedir. Bu tarih Doğu Anadolu Dağlarının yeni yükselmeye başlaması ve genel olarak orojenik aktivitenin oldukça fazla olduğu

bir jeolojik döneme denk gelmektedir (Atalay, 1987; Ardos, 1996). Dolayısıyla *Phonochorion* cinsinin evrimsel tarihçesinin bu kadar eski bir tarihe dayanması mümkün görülmemektedir. *Phonochorion* cinsinin kökeninin bu kadar eski olamayacağına dair ikinci bir gösterge ise Phaneropterinae alt familyasının genetik ve fosil bulgulara dayalı tarihçesidir. *Phaneropterinae* alt familyasına ait en eski fosil bulgu *Orphania (Polysarcus denticauda)* cinsine ait olup 1.8 – 2.5 milyon yıl olarak tarihlendirilmiştir. Buradan yola çıkarak Phaneropterinae alt familyasının Kuaterner dönemin başlarında Tettigoniidae'den ayrıldığı varsayılır (Nickle and Nasckrecki, 1997). Demografik tarihçeye göre düzeltilmiş farklılaşma zaman tahmini ise gerçeğe daha yakın sonuçlar vererek *Phonochorion* cinsinin kökenini 1.5 ile 2 milyon yıl arasında kalan bir tarihe (Pliosen sonu Pleistosen başına) denk geldiğine işaret etmektedir. Bu sonuç populasyonların geçirmiş olduğu evrimsel ve demografik süreçlerin farklılaşma zaman tahminleri üzerinde ne kadar önemli etkileri olabileceğinin altını çizmekte ve bu gibi süreçlerin göz önüne alınmasını vurgulayan diğer çalışmaları desteklemektedir (Arbogast et al., 2002; Hey and Nielsen, 2004; Nielsen and Beaumont, 2009; Wakeley, 2009).

Phonochorion cinsi içerisindeki ilkin parçalanmanın tarihi, dünyada buzul oluşumlarının başladığı, havaların sistematik olarak soğuduğu ve özellikle Kuzey Yarı Kürede oluşan buzulların yavaş yavaş alt enlemlere doğru ilerlediği bir döneme denk gelmektedir (Head et al., 2008). Bu dönem ayrıca Anadolu içerisindeki vadi oluşumlarının hızlandığı ve özellikle fluviyal faaliyetlerin ön plana geçmesi ile akarsular tarafından gerçekleştirilen aşındırma faaliyetlerinin artması ile karakterize edilmektedir (Atalay, 1987; Demir et al., 2004). Her ne kadar Çoruh Vadisi'nin jeolojik tarihçesi üzerine bilgilerimiz çok fazla olmasa da bu vadinin aşınmasının, soğuk dönemlerde (Pleistosende) dağ sıralarında oluşan buzullar sonucunda hızlandığı ve bu dönemlerde Çoruh Nehri'nin yarma hızının, sedimantasyon birikimine izin vermeyecek derecede kuvvetli olduğu bilinmektedir (Demir et al., 2004). Dolayısıyla buzul dönemlere girilmesi ile Çoruh Vadisi etrafında meydana gelen jeolojik değişimler, daha önceden sürekli olan *Phonochorion* populasyonların hızla derinleşen bu vadinin her iki yakasında yalıtılmış populasyonlar olarak kalmalarına neden olmuş olabilir.

Bu dönem her ne kadar *Phonochorion* cinsini Çoruh Vadisi'nin her iki yakasında kalan iki soya bölmüş olsa da, aynı zamanda *Phonochorion* cinsinin

dispersali bakımından da uygun şartların oluşması ile sonuçlanmıştır. Pleistosen dönemi ile birlikte buzullaşmanın artması ve iklimin önemli derecede soğuması ağaç örtüsünün gerilemesine neden olduğu gibi, *Phonochorion* cinsinin tercih ettiği alpin/subalpin habitatların da artmasına ve daha sürekli bir örtü teşkil etmesine neden olmuştur. *Phonochorion* cinsinin bu dönem içerisindeki dinamiklerine baktığımızda Artvin bölgesinde bulunan populasyonların yayılım alanlarını Gürcistan'a doğru ilerletmiş oldukları görülmektedir (Nod 2 Şekil 4.25).

Phonochorion cinsinin Artvin bölgesinde kalan populasyonlarının farklılaşmasının yaklaşık olarak 380 bin \pm 94 bin yıl önce gerçekleştiği görülmektedir. Bu tarih Günz-Mindel buzullar arası dönemine, yani ağaç örtüsünün ilerlediği ve *Phonochorion* cinsinin tercih ettiği alpin/subalpin habitatların dağların yüksek kesimlerine doğru çekildiği bir döneme, denk gelmektedir. Dolayısıyla *Phonochorion* populasyonları arasındaki yalıtımın bu tarih ile çakışması hem canlının dispersal özellikleri hem de paleo-iklimsel verilerle uyum içerisinde dir.

Phonochorion cinsinin Rize-Trabzon bölgesinde bulunan populasyonlarında görülen ayrışma ve dispersal süreçleri de, buzul ve buzlar arası dönemlerle senkronize bir şekilde gerçekleşmiştir. Soy II ve III'ün farklılaşma (ayrışma) zamanına baktığımızda bu sürecin günümüzden 554 \pm 155 bin yıl öncesine yani Günz-Mindel buzullar arası dönemine denk geldiği görülmektedir. Parçalanma olayların aksine her iki soyda da görülen dispersal hareketlerinin (Soy II'nin İkizdere'ye doğru ilerlemesi; Soy III'ün Arhavi-Borçkaya doğru ilerlemesi) sırasıyla 300 bin ile 163 bin yıl öncesine denk geldiği ve Riss buzul dönemi içerisinde yer aldığı tespit edilmiştir. Bunun yanında *Phonochorion* cinsi içerisinde demografik artış gösteren tek soy, Soy II olarak tespit edilmiştir. Bu soyda yaşanan demografik artış tarihlendirildiğinde, populasyon büyümesinin yaklaşık olarak günümüzden 67 bin yıl önce başladığı görülmektedir. Bu tarih üst Pleistosen (Tarantian) dönemine denk gelmekte olup, Holosen'den önceki son buzul dönemini ve günümüzden 25 yıl önce ulaşıldığı bilinen Son Buzul Maksimumunu içermektedir (Akçar et al., 2007 ve 2008; Sarıkaya et al., 2008 ve 2009). Dolayısıyla *Phonochorion* cinsi içerisinde yakalanan tek demografik büyümenin de buzul dönemleri ile ilişkili olduğu ortaya konmuştur.

5.4. *Phonochorion* Cinsindeki Farklılaşmada

ÜKF'nin etkisi

5.4.1. ÜKF Örüntüsüne İlişkin Kanıtlar

Phonochorion cinsi üzerinde yapılan genetik ve morfolojik çalışmalar beraber irdelendiğinde Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşma'sına (allopatrik popülasyonlara oranla simpatrik popülasyonların eşeysel sinyaller veya üreme ile ilgili karakterler açısından daha yüksek oranda farklılaşma göstermesine) ilişkin birçok kanıt ortaya konabilmektedir. İlk olarak erkek çağrı seslerine bakıldığında, *Ph. artvinensis*'in Rize ve Trabzon popülasyonlarının Artvin popülasyonları ile aynı ses yapısına sahip olduğu görülmektedir. Dolayısıyla her ne kadar bu iki popülasyon uzun zamandan beri yalıtılmış ve bağımsız evrimsel tarihçelere sahip olsalar da, aralarında erkek çağrı sesleri açısından bir fark oluşmamıştır. Benzer şekilde Artvin bölgesinde yayılım gösteren ve yayılım alanlarında çakışma görülmeyen *Ph. satunini* ile *Ph. artvinensis* türleri arasında da erkek çağrı sesleri açısından bir fark bulunmamaktadır. Dolayısıyla <*Ph. artvinensis* + *Ph. satunini*> soy hattının *Ph. uvarovi*'den ayrılmasına neden olan ilkin farklılaşmadan sonra, allopatrik olarak yalıtılmış bulunan taksonlar arasında her hangi bir ek farklılaşma (erkek çağrı sesleri açısından) yaşanmamıştır. Erkek çağrı seslerinin allopatrik olarak bulunan taksonlarda değişmemiş olması, Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşması (ÜKF) ile ilişkili örüntülerin inter-spesifik düzeyde de görüldüğüne dair bir işarettir. Fakat bu sonucun sağlamlaştırılabilmesi için daha detaylı analizlerin yapılması şarttır.

ÜKF'ye dair ikinci bir kanıt ise morfolojiye bağlı kladistik ağacın incelenmesi ile elde edilebilir. Kladistik analizler *Ph. satunini* ile *Ph. uvarovi* arasındaki morfolojik farkların, <*Ph. satunini* + *Ph. artvinensis*> soyunun *Ph. uvarovi* soyundan ayrılmasına neden olan ilkin farklılaşmadan ileri geldiğini göstermektedir. Dispersal-vikaryans ve bayesian tabanlı karakter evrim analizleri bu ilkin farklılaşmanın Çoruh Vadisinin yol açtığı allopatrik yalıtımdan önce, bir başka deyişle simpatri altında gerçekleştiğini öne sürmektedir. Bu ilkin farklılaşmadan sonra birbirlerinden allopatrik olarak yalıtılmış ve coğrafi olarak oldukça uzak olan *Ph. uvarovi* ile *Ph. satunini* arasında her hangi ek bir morfolojik farklılaşmanın olmadığı görülmektedir. Dolayısıyla bu iki tür arasındaki morfolojik farklılaşmanın, allopatrik yalıtımdan sonra durmuş olduğu görülmektedir. Bunun yanında *Ph.*

artvinensis ile *Ph. satunini* arasındaki morfolojik farklılıklara baktığımızda bu iki tür arasındaki farklılaşmanın daha çok *Ph. uvarovi* ile yayılım alanlarında çakışma görülen *Ph. artvinensis*'teki ek karakter farklılaşmasının (dişi subgenital plakası, dişi tegmina ve fastigium) bir ürünü olduğu görülmektedir.

Dolayısıyla <*Ph. artvinensis* + *Ph. satunini*> soyu ile *Ph. uvarovi* soyu arasındaki ilkin farklılaşmadan sonra, diğer iki türle yayılım alanlarında bir çakışma göstermeyen *Ph. satunini*, karakter evrimi bakımından büyük oranda sabit kalmıştır. Buna karşın yayılım alanında *Ph. uvarovi* ile önemli ölçüde çakışma gösteren *Ph. artvinensis* birçok karakter bakımından ek morfolojik farklılaşma göstermiştir.

ÜKF'ye dair üçüncü ve belki de en önemli kanıt, erkek subgenital plakaları ve dişi ovipozitörlerinde görülen şekil değişkenliği ve bu değişkenliğin türler arası ve tür içi örüntüsünün incelenmesinden gelmiştir. Bu analizler karakter farklılaşmasından beklenen fenotipik örüntüyü doğrudan sınamamıza olanak verdiği gibi, aynı zamanda üreme ile ilişkili bir karakterdeki değişim ile (subgenital plaka) ekolojik bir karakterdeki (ovipositor) değişimi karşılaştırarak, benzer fenotipik örüntülere neden olan ÜKF ile EKF (Pfennig and Phennig, 2009) arasında ayırım yapabilmemizi sağlamıştır.

Subgenital plaka şeklinin coğrafi örüntüsüne baktığımızda *Ph. artvinensis*'in *Ph. uvarovi*'den allopatrik olarak yalıtılmış Artvin popülasyonlarının şekil değişkenliği bakımından *Ph. uvarovi*'den anlamlı derece farklılık göstermediği, *Ph. uvarovi* ile ortak dağılıma sahip *Ph. artvinensis*'in Rize ve Trabzon popülasyonlarının ise hem *Ph. uvarovi*'den hem de *Ph. artvinensis*'in Artvin popülasyonlarından şekil değişkenliği bakımından anlamlı derece farklı olduğu belirlenmiştir (Şekil 4.4). *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis*'in Trazon-Rize boyunca yayılış gösteren popülasyonları üzerinde yapılan analizler sonucunda, bu türlerin simpatrik popülasyonlarının, allopatrik popülasyonlara oranla daha yüksek bir farklılaşma gösterdiği belirlenmiş ve ÜKF altında beklenen örüntü bire bir elde edilmiştir (Şekil 4.6). Fakat aynı coğrafi örüntü ovipozitör şekil değişkenliği için yapılan analizlerde elde edilememiştir (Şekil 4.5 ve 4.7). Dişi ovipozitörlerindeki şekil değişkenliği daha çok coğrafya ile ilişkili olup, büyük oranda popülasyonların simpatrik veya allopatrik olmasından bağımsızdır. Ovipozitör şekil değişkenliğinin coğrafi örüntüsüne baktığımızda Ardeşen ilçesinin doğusunda yer alan

populasyonlar/türler, Ardeşen ilçesinde ve Ardeşen ilçesinin batısında yer alan populasyon/türlere oranla daha kısa ve kalın ovipozitörlere sahiptir (Şekil 4.3 ve 4.5). Dolayısıyla erkek subgenital plakalarının şekil değişkenliğinin coğrafi örüntüsü ÜKF için pozitif sonuçlar ortaya koyarken, dişi ovipozitörlerinin gösterdiği şekil değişkenliği EKF için anlamlı bir sonuç ortaya koymamıştır.

Erkek subgenital plakalarından görülen ÜKF örüntüsü detaylı bir şekilde incelendiğinde farklılaşmanın daha çok *Ph. artvinensis*'in simpatrik populasyonlarından kaynaklandığı ve *Ph. uvarovi*'nin simpatrik ile allopatrik populasyonlarının görece olarak daha az şekil değişkenliği gösterdiği ortaya konmuştur (Şekil 4.6). Bu durumda *Phonochorion* içerisinde görülen ÜKF'nin asimetri gösterdiği söylenebilir. Asimetrik ÜKF, türlerin simpatrik/allopatrik populasyonlarında görülen farklılaşmanın eş yönlü olmadığı ve farklılaşmanın daha çok bir türdeki fenotipik değişimden ileri geldiği durumu betimler (Cooley, 2007; Yikweon, 2008). Asimetrik ÜKF türlerin ekolojik, demografik ve evrimsel tarihçeleri ile ilgili olup, demografik olarak daha baskın ve yoğun olan türün ortama yeni giren türü değişime zorlaması ile gerçekleşir (Jang and Gerhardt, 2006; Cooley, 2007). Bu hipotezden yola çıkarsak *Ph. uvarovi*'ye oranla *Ph. artvinensis*'in daha yüksek oranda farklılaşma göstermesi, *Ph. uvarovi*'nin atasal konumuna dair bir başka kanıt temsil etmektedir. Şayet *Ph. artvinensis* türü *Ph. uvarovi* veya *Ph. uvarovi*'ye benzer bir atasal taksondan türemiş ise bulunduğu ortama hâkim ve populasyon yoğunluğu daha yüksek olan atasal türle rekabetten kaçınmak için farklılaşma baskısını daha çok hissetmiş olabilir.

ÜKF'ye ilişkin bir başka kanıt da erkek subgenital plaka şeklinin Bayesian tabanlı karakter evrimi sonuçlarından elde edilebilir. Karakter evrimini ortaya koymak için incelenen fenotipik özelliklere baktığımızda, karakter durumları arasındaki geçiş hızlarının eşit olmadığı ve farklılık gösterdiği tek karakterin erkek subgenital plaka şekli olduğu görülmektedir (Şekil 4.21–4.24). Erkek subgenital plaka şeklinin farklı karakter durumları arasındaki geçiş hızlarına baktığımızda en hızlı geçişin 0. karakter durumu (*Ph. uvarovi*'nin sahip olduğu durum) ile 2. karakter durumu (*Ph. artvinensis*'in Rize populasyonlarının sahip olduğu durum) arasında olduğu görülmektedir (Şekil 4.24). Buna karşılık 0. durum ile 1. durum ve ya 1. durum ile 2. durum arasındaki geçiş hızlarının görece daha yavaş olduğu belirlenmiştir (Şekil 2.24). Dolayısıyla subgenital plaka şeklindeki karakter

farklılaşmasının, simpatri halindeki türlerde, allopatri halinde bulunan türlere oranla daha hızlı bir şekilde tamamlandığı ortaya konmuştur.

Erkek subgenital plakasının Bayesian tabanlı karakter evrimi asimetrik ÜKF'ye ilişkin kanıtlar da sunmaktadır. Farklı karakter durumları arasındaki geçiş hızlarının sıfıncı hız kategorisinde bulunma olasılığına baktığımızda, 0. karakter durumundan 2. karakter durumuna geçiş hızının sadece % 0.20 oranında sıfıncı hız kategorisinde bulunduğu, 2. karakter durumundan 0. karakter durumuna geçişin ise %11.58 oranında sıfıncı hız kategorisinde bulunduğu belirlenmiştir (Şekil 4.24). Dolayısıyla *Ph. uvarovi*'nin sahip olduğu karakter durumundan *Ph. artvinensis*'in Rize populasyonlarının sahip olduğu karakter durumuna geçiş, tersine oranla, çok daha olasıdır ve bu durum fenotipik analizlerde kendisini asimetri olarak göstermektedir.

5.4.2. ÜKF ve Pekiştirici Seçilim

Yukarıdaki özetten yola çıkarak *Phonochorion* cinsinin Trabzon-Rize illeri boyunca yayılan populasyonlarda Üremeye Bağlı Karakter Farklılaşmasının varlığına ilişkin birçok farklı kanıt sunulmuştur. Fakat her ne kadar ÜFK'ye ilişkin örüntülerin varlığı açıkça ortaya konulmuş olsa da bu görülen örüntünün pekiştirici seçilim gibi mikro-evrimsel bir süreç tarafından kaynaklandığını göstermemektedir. ÜFK örüntüsü, seçilim dışında, birçok başka süreç tarafından da oluşturulabilir (örn. Kurucu etkisi, Marko, 2005; Schluter, 2000a) dolayısıyla pekiştirici seçilim süreci, bu süreç sonucunda doğması gereken fenotipik örüntü ile karıştırılmamalıdır (Pfennig and Pfennig, 2009).

Bir canlı grubunda pekiştirici seçilimin işlediğini gösterebilmek için görülen örüntülerin 3 temel bileşen içermesi gerekmektedir: 1) farklılaşmanın tamamlanması yüksek gen akışı altında gerçekleşmelidir; 2) seçilim doğrudan üreme yalıtımına neden olan karakterler üzerinden işlemelidir ve 3) ilgili karakterdeki farklılaşma hızı simpatrik populasyonlarda allopatrik populasyonlara oranla daha hızlı olmalıdır (Servedio, 2004; Higgie and Blows, 2007; Ritchie, 2007; Kameda et al., 2009).

Phonochorion cinsinin Rize-Trabzon populasyonları pekiştirici seçilime işaret eden süreçlerden her üçüne de sahiptir. *Phonochorion* cinsinin simpatrik olarak sınıflandırılan *Ph. uvarovi* ve *Ph. artvinensis* populasyonlarına baktığımızda,

Phonochorion cinsi içerisindeki en yüksek gen akışının bu populasyonlar arasında olduğu (Soy II'ye ait *Ph. artvinensis* ve *Ph. uvarovi* populasyonları, $N_m = 7.213$) ve *Phonochorion* cinsine ait filogenideki “tamamlanmamış soy oluşum” örüntüsünün büyük oranda bu populasyonlardan kaynaklandığı görülmektedir (Şekil 4.12). Bunun yanında dispersal-vikaryans analizi de önceden parçalanmış olan populasyonlar arası göçlerin (dispersallerin) yaşandığını açıkça göstermektedir (Şekil 4.25, Nod14). Dolayısıyla pekiştirici seçilimin görülmesi için gerekli olan ilk koşula ilişkin yani belirli bir süre ayrı kalmış ve kısmen farklılaşmış olan populasyonların bir araya gelmesi ve farklılaşmanın gen akışı altında gerçekleşmesi, önemli kanıtlar vardır.

Pekiştirici seçilimin varlığını ortaya koymadaki en büyük engel hemen hemen aynı örüntünün ekolojik karakter farklılaşması sonucunda da görülüyor olmasıdır (Huber and Podos, 2006; Grant and Grant, 2008). Ekolojik karakter farklılaşmasındaki temel hedef türler arasındaki rekabeti azaltmak olduğundan, seçim, üreme karakterleri yerine doğrudan ekolojik karakterler üzerinden işleyecektir (Schluter, 2000a ve b). Fakat ekolojik karakterler üzerine gerçekleşen seçilimin yan etkisi olarak türler arasında üremeye ilişkin karakterlerin farklılaşması da oldukça sıklıkla görülen bir durumdur (Huber and Podos, 2006; Grant and Grant, 2008). Her ne kadar bazı araştırmacılar ÜKF ve EKF arasındaki ayrımı suni bulsalar da (Pfennig and Pfennig, 2009) üreme ile ilişki karakterlerde EKF sonucunda görülen farklılıklar doğrudan üreme yalıtımının kurulması için yapılan bir seçilimin sonucu değildir. Dolayısıyla her ne kadar ÜKF ile ilişkili örüntüler görülsede, pekiştirici seçilimin yaşandığı söylenemez (Servedio, 2004).

Phonochorion cinsinde görülen ÜKF örüntüsünün EKF'den bağımsız olduğunu gösterebilmek için EKF'ye ilişkin kanıtlar dışı ovipozitörlerdeki şekil değişkenliği kullanılarak irdelenmiştir. Fakat bu karakterde EKF'ye ilişkin bir örüntü ortaya konamamıştır. Eğer görülen ÜKF örüntüsü EKF'nin bir yan ürünü olsaydı *Phonochorion* populasyonları arasında güçlü bir EKF örüntüsünün görülmesi gerekmektedir. Bunun dışında yayılım alanları iç içe geçmiş olan *Ph. artvinensis* ile *Ph. uvarovi* populasyonlarının dağılımlarına ve habitat tercihlerine baktığımızda, yükseklik farkı dışında bu populasyonların hemen hemen aynı ekolojik koşullara sahip habitatlarda bulunduğu ve populasyonların ekolojik ihtiyaçlarında bir farklılık olmadığı görülmektedir. EKF örüntüsü görülmezsizin

ÜKF'ye ilişkin bulguların olması, gerçekleşen farklılaşmanın doğrudan üreme karakterleri üzerinden işleyen seçilimin bir ürünü olduğu savını kuvvetlendirmektedir. Fakat elimizdeki bulgular, seçim baskısının doğrudan üreme karakterlerine yönelik olduğuna dair sadece dolaylı kanıtlar sunmaktadır. Bu varsayımın doğrulanabilmesi için daha detaylı genetik ve davranışsal sınamaların yapılması şarttır.

Pekiştirici seçilimin üçüncü önemli belirteci, aynı karakterin simpatri altındaki farklılaşma hızının, allopatrik yalıtım altındaki farklılaşma hızına oranla daha yüksek olmasıdır. Karakter evriminin Bayesian tabanlı analizleri açık bir şekilde erkek subgenital plakasındaki şekil farklılaşmasının, simpatrik populasyonlar arasında, allopatrik populasyonlara oranla daha hızlı gerçekleştiğini göstermektedir (allopatrik, $q01 = 9.5 \pm 14.8$; simpatrik, $q02 = 29.4 \pm 20.3$, Şekil 2.24). Bu bulgu *Phonochorion* cinsinin Trabzon-Rize populasyonlarında, subgenital plaka şekil farklılaşmasının, görece olarak hızlı ilerlemesini sağlayan süreçlerin olduğuna dair, oldukça somut bir kanıttır.

Özetlemek gerekirse, ÜKF'ye yol açan en önemli evrimsel süreçlerden bir tanesi olan pekiştirme, kısmen yalıtılmış populasyonlar arasında uyumsuz hibritlere yol açan gen akışını kesmek üzere, üreme karakterlerindeki farklılaşmanın hızla tamamlanması yoluyla gerçekleşir (Horward, 1993; Hoskin et al., 2005). *Ph. uvarovi* ile *Ph. artvinensis*'in simpatrik populasyonları arasındaki gen akışının yüksek olması, aynı örüntülere yol açabilecek ekolojik karakter farklılaşmasına ilişkin bulguların bulunmaması ve erkek subgenital plakalarındaki en yüksek ve hızlı farklılaşmanın bu populasyonlar arasında görülmesi, ortaya konan örüntünün pekiştirme gibi mikro-evrimsel bir sürecin ürünü olduğu hipotezini kuvvetlendirmektedir.

5.5. Sonuç

Anadolu yarımadası dünyanın biyoçeşitlilik açısından en önemli bölgelerinden bir tanesidir. Avrupa, Asya ve Afrika kıtaları arasında kalan bu kara parçası, Avrupa-Sibirya, Akdeniz ve İran-Turan olmak üzere, kendine özgü flora ve fauna yapılarına sahip üç biyocoğrafik bölge içermektedir (Demirsoy, 2002). Bunun yanında, dünyanın en önemli ekolojik bölgeleri arasında sayılan Yaşlı Kolşik Ormanları (Kuzeydoğu Anadolu), Orta Anadolu'ya özgü Step tipi otlaklar ve

dünyada var olan en geniş yayımlı Selvi (*Cupressus sempervirens*) ormanları bu coğrafya içerisinde bulunmaktadır (Demirayak, 2002). Dolayısıyla Anadolu biyoçeşitlilik açısından küçük bir kıtanın sahip olabileceği bütün ekosistem dinamiklerine tek başına sahiptir.

Anadolu'da yaklaşık 1230 omurgalı, 1500'ün üzerinde omurgasız ve 9000'in üzerinde de bitki türünün bulunduğu bilinmektedir (Demirayak, 2002; CESA, 2009). Bu biyoçeşitlilik büyük oranda Anadolu'nun, son 20 milyon yıl içerisindeki dinamik jeolojik ve iklimsel tarihçesinin bir sonucu olarak ortaya çıkan, karmaşık topoğrafik, iklimsel ve jeolojik yapısının bir ürünüdür. Son 20 milyon yıl (Miyosenden günümüze) içerisinde yaşanan orojenezler, buzul ve buzullar arası dönemler çok sayıda farklı habitatın doğmasına neden olmuştur ve bu dönemler boyunca yaşanan iç-dış göçler sonucunda Anadolu'daki canlı çeşitliliğinin arttığı öne sürülmektedir (Demirsoy, 2002).

Son dönemlerde farklı gruplar üzerinde yapılan çalışmalar, Anadolu'daki taksonomik ve genetik çeşitliliğin şekillenmesinde buzul dönemlerinin etkisini açık şekilde göstermiştir (örn. Çıplak, 2004a; Gündüz et al., 2005; Bilgin et al., 2006). Fakat bu çalışmalar her ne kadar geçmiş dönemlerdeki jeolojik ve iklimsel olaylar ile günümüzdeki taksonomik ve genetik çeşitlik örüntüleri arasında bir ilişki kurmuş olsalar da, görülen örüntüye yön veren özgül evrimsel süreçleri irdelenebilmişlerdir.

Bu tezin diğer çalışmalardan en önemli farkı *Phonochorion* cinsinde görülen taksonomik, fenotipik ve genetik çeşitlilik örüntülerini ortaya koymasının yanı sıra, bu örüntülere yol açan evrimsel/ekolojik/tarihsel süreçlerin de doğrudan istatistiksel olarak sınanmış olmasıdır. *Phonochorion* cinsi ile yapılan bu istatistiksel filocoğrafya çalışması, alpin/subalpin habitatlara özelleşmiş canlıların dinamikleri ve evrimleri ile ilgili birçok hipoteze doğrudan cevap verebilmiştir. Anadolu'daki alpin/subalpin taksonların yüksek çeşitliliği ile ilgili en önemli sorulardan bir tanesi bu çeşitliliğin Anadolu'ya kuzeyden (örn., Avrupa ve Kafkasya'dan) giriş yapan taksonlar sonucunda mı, yoksa Anadolu içerisindeki yerel faunanın farklılaşmasından mı kaynaklandığıdır (Demirsoy, 2002; Çıplak, 2008). *Phonochorion* cinsinin evrimsel tarihçesi irdelendiğinde, bu cinsin Anadolu'ya buzul dönemleri içerisinde Kuzeyden giriş yapmadığı (yani Anadolu'yu sığınak olarak kullanmadığı), fakat Doğu Karadeniz bölgesi içerisinde geniş yayılışa sahip bir takson olduğu belirlenmiştir. Bunun yanında geniş yayılıma

sahip bu taksonun, Kuaterner dönem içerisinde, bu dönemde görülen iklimsel ve habitat değişikliklerine paralel olarak çeşitlendiği ve türleştiği belirlenmiştir. Dolayısıyla Anadolu'nun buzul dönemleri boyunca var olan genetik çeşitliliği korumaktan çok, iklimsel ve habitat dinamiklerinin sonucu olarak bir taksondaki genetik ve fenotipik çeşitliliği nasıl yönlendirdiği ortaya konulmuştur.

İstatistiksel filocoğrafya analizleri *Phonochorion* cinsi içerisindeki farklılaşma zamanlarını hesaplayarak, bu cins içerisindeki farklılaşmaları bire bir Kuaterner dönem içerisindeki buzul/buzlar-arası döngülere bağlayabilmiştir. Vikaryans, habitat parçalanması ve genetik farklılaşmanın büyük oranda buzullar arası dönemlere, demografik büyümenin, genetik karışımın ve yayılım alanlarındaki artışların (dispersallerin) ise buzul dönemlerine denk geldiği gösterilmiştir. Dolayısıyla bu çalışma, alpin/subalpin habitatlara özelleşmiş canlıların buzul dönemlerinde, habitatlarındaki sürekliliğin artışına paralel olarak, yayılım alanlarını genişlettikleri buna karşın, buzullar arası dönemlerde yalıtılmış populasyonlar halinde kaldıklarını ve bu ilerleme/geri-çekilme dinamiklerinin sürekli ve tekrarlı olduğunu ileri süren hipotezlerin geçerliliğini göstermektedir.

Bunlara ek olarak yapılan analizler *Phonochorion* cinsi içerisindeki farklılaşmanın tek bir evrimsel süreçten çok, birçok farklı evrimsel, tarihsel ve ekolojik sürecin ürünü olduğunu göstermiştir. Bu farklılaşmada allopatrik yalıtımın, yok olmaların ve populasyon genişlemesi/geri çekilmesi sonucunda kısmen farklılaşmış gen havuzlarının bir araya gelmesinden kaynaklanan mikroevrimsel süreçlerin (pekiştirici seçilimin) rol oynadığı gösterilmiştir. Dolayısıyla Anadolu'nun dinamik iklimsel ve jeolojik tarihçesinin birçok evrimsel sürecin bir arada yaşanmasına izin verdiği görülmektedir.

Pekiştirici seçilimin Anadolu'da, özellikle Tettigoniidae faunasının oluşumunda önemli rol oynayabileceği daha önceden de birçok çalışmada ileri sürülmüştür (örn. Çıplak 2003, 2004a ve 2008). Fakat ilk defa bu çalışmada pekiştirici seçilimin oluşması için gerekli süreçlerin varlığı ve pekiştirici seçim sonucunda ortaya çıkması beklenen örüntüler, istatistiksel olarak sınınanarak ortaya konulmuştur.

Sonuç olarak bu çalışma *Phonochorion* cinsinde görülen taksonomik, fenotipik ve genetik çeşitlilik örüntülerini tanımlamak yerine bu örüntülerin hangi evrimsel/tarihsel/ekolojik süreçler sonucunda ortaya çıktığını sınıyabilen

istatistiksel filocoğrafya yöntemlerinin kullanıldığı ilk çalışmadır. Bu çalışma Anadolu'nun özgün biyocoğrafi ve tarihsel dinamiklerinin canlı çeşitlenmesini hem genetik hem de fenotipik seviyede nasıl yönlendirdiğini ve farklı evrimsel süreçlerin günümüzdeki örüntüleri yaratmada nasıl etkileştiğini ortaya koymaktadır. Bu tezin belki de en çarpıcı sonucu oldukça kısıtlı bir yayılıma ve taksonomik çeşitliliğe sahip bir canlı grubunda bile, farklılaşmanın tek bir evrimsel süreç yerine birçok farklı sürecin bir arada etkileşmesi sonucunda gerçekleştiğini ortaya koymasıdır. Hem coğrafi hem de taksonomik olarak bu kadar kısıtlı bir canlı grubunda bu derecede farklı mekanizmaların veya süreçlerin görülmesinin, büyük oranda Anadolu'nun çok kısa coğrafi mesafeler altında gösterdiği olağanüstü topoğrafik ve iklimsel çeşitliliği ile ilgili olduğu kesindir. Dolayısıyla Anadolu coğrafyası farklı evrimsel süreçlerin ve mekanizmaların canlı çeşitlenmesindeki karşılaştırmalı rollerinin ve farklı süreçlerin tek tek veya birlikte nasıl işlediklerinin ortaya konması için eşsiz bir laboratuvar teşkil etmektedir.

KAYNAKLAR

- Akçar, N., and Schlüchter, C., 2005, Paleoglaciations in Anatolia: a schematic review and first results, *Eiszeitalter und Gegenwart*, 55, 102-121.
- Akçar, N., Yavuz, V., Ivy-Ochs, S., Kubik, P.W., Vardar, M., and Schlüchter, C., 2007, Paleoglacial records from Kavron Valley, NE Turkey: Field and cosmogenic exposure dating evidence, *Quaternary International*, 164, 170-183.
- Akçar, N., Yavuz, V., Ivy-Ochs, S., Kubik, P.W., Vardar, M., and Schlüchter, C., 2008, A case for a downwasting mountain glacier during Termination I, Verçenik valley, northeastern Turkey, *Journal of Quaternary Science*, 23, 273-285.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Perrson, C. and Sanmartín, I., 2009, Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution, *PNAS*, 106, 9749-9754.
- Arbogast, B. S., Edwards, S. V., Wakeley, J., Beerli, P. and Slowinski, J. B. , 2002, Estimating Divergence Times From Molecular Data On Phylogenetic and Population Genetic Timescales, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 707-740.
- Ardos, M., 1996, Türkiye’de Kuaterner Jeomorfolojisi, 2. Baskı, Çankaya Kitapevi, pp. 122.
- Atalay, İ., 1987, Türkiye Jeomorfolojisine Giriş, Ege Üniversitesi Yayınları, İzmir.
- Atalay, İ., 2006, The Effects of Mountainous Areas on Biodiversity: A Case Study from the Northern Anatolian Mountains and the Taurus Mountains, *Grazer Schriften der Geographie und Raumforschung*, 41, 17 - 26.
- Avise, J.C., 1994, *Molecular Markers, Natural History and Evolution*, Chapman and Hall, London.
- Avise, J., and Walker, D., 1998, Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265, 457-463.

- Babik, W., Branicki, W., Crnobrnja-Isailovic, J., Cogalniceanu, D., Sas, I., Olgun, K., Poyarkov, N., Garcia-Paris, M., and Arntzen, J., 2005, Phylogeography of two European newt species-discordance between mtDNA and morphology, *Molecular Ecology*, 14, 2475-2491.
- Beaumont, M., Zhang, W., and Balding, D., 2002, Approximate Bayesian computation in population genetics, *Genetics*, 162, 2025-2035.
- Bennett, K., 2004, Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 295-303.
- Bermingham, E., Rohwer, S., Freeman, S., and Wood, C., 1992, Vicariance biogeography in the Pleistocene and speciation in North American wood warblers: a test of Mengel's model, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 6624-6628.
- Bey-Bienko, G.Ya., 1954, *Orthoptera Vol. II No. 2 Tettigonioidea Phaneropterinae*, Fauna of the U.S.S.R. Zoological Institute Akademii Nauk SSSR, Jerusalem, 1965, (Israel Program for Scientific Translations) , pp. 381.
- Bilgin, R., Karatas, A., Çoraman, E., Pandurski, I., Papadatou, E. and Morales, J.C., 2006, Molecular taxonomy and phylogeography of *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera : Vespertilionidae), in the Eurasian transition, *Biological Journal of the Linnean Society*, 87, 577-582.
- Birman, J.H., 1968, Glacial Reconnaissance in Turkey, *Geological Society of America Bulletin*, 79, 1009-1026.
- Brito, P., 2005, The influence of Pleistocene glacial refugia on tawny owl genetic diversity and phylogeography in western Europe, *Molecular Ecology*, 14, 3077-3094.
- Broughton, R.E., and Harrison, R.G., 2003, Nuclear Gene Genealogies Reveal Historical, Demographic and Selective Factors Associated With Speciation in Field Crickets, *Genetics*, 163, 1389-1401.
- Brower, A., 1994, Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA

- evolution, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 6491-6495.
- Bush, M., 1994, Amazonian speciation: a necessarily complex model, *Journal of Biogeography*, 21, 5-17.
- Carstens, B.C., and Knowles, L.L., 2007a, Shifting distributions and speciation: species divergence during rapid climate change, *Molecular Ecology*, 16, 619-627.
- Carstens, B., and Knowles, L., 2007b, Estimating species phylogeny from gene-tree probabilities despite incomplete lineage sorting: an example from *Melanoplus* grasshoppers, *Systematic Biology*, 56, 400-411.
- CESA, 2009. Number of the pterygot species recorded in Turkey based upon Info-system of the Cesa, <http://www.cesa-tr.org/numbertr.htm>
- Clement, M., Posada, D., and Crandall, K., 2000, TCS: a computer program to estimate gene genealogies, *Molecular Ecology*, 9, 1657-1659.
- Cockerham, C., 1969, Variance of gene frequencies, *Evolution*, 23, 72-84.
- Cockerham, C., 1973, Analyses of gene frequencies, *Genetics*, 74, 679-700.
- Cooley, J., 2007, Decoding asymmetries in reproductive character displacement, *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 156, 89-96.
- Cooley, J., Simon, C., Marshall, D., Slon, K., and Ehrhardt, C., 2001, Allochronic speciation, secondary contact, and reproductive character displacement in periodical cicadas (Hemiptera: Magicicada spp.): genetic, morphological, and behavioural evidence, *Molecular Ecology*, 10, 661-671.
- Coope, G., 1979, Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography, and ecology, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 247-267.
- Coyne, J., and Orr, H., Sinauer Associates; Sunderland, MA: 2004, *Speciation*.
- Cracraft, J., and Prum, R., 1988, Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds, *Evolution*, 42, 603-620.
- Çıplak, B., 2000, Systematics and phylogeny of Parapholidoptera (Orthoptera: Tettigoniidae: Tettigoniinae), *Systematic Entomology*, 25, 411-436.

- Çıplak, B., 2003, Distribution of Tettigoniinae (Orthoptera, Tettigoniidae) bush-crickets in Turkey: the importance of the Anatolian Taurus Mountains in biodiversity and implications for conservation, *Biodiversity and Conservation*, 12, 47-64.
- Çıplak, B., 2004a, Systematics, phylogeny and biogeography of *Anterastes* (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae): evolution within a refugium, *Zoologica Scripta*, 33, 19-44.
- Çıplak, B., 2004b, Biogeography of Anatolia: the marker group Orthoptera, *Memorie della Societa Entomologica Italiana*, 82, 357-372.
- Çıplak, B., 2008, The analogy between interglacial and global warming for the glacial relicts in a refugium: A biogeographic perspective for conservation of Anatolian Orthoptera, in, *Insect Ecology and Conservation*, Fattorini, S., (ed), Research Signpost, T.C. 37/661(2), Fort P.O., Trivandrum-695 023, Kerala, India, pp. 135-163.
- Çıplak, B., Yalim, B., Demirsoy, A. ve Sevgili, H., 2002, Türkiye Orthoptera (Düzkanatlı = Çekirge) faunası, Genel ve Türkiye Zoocoğrafyası (3. baskı), Demirsoy, A. (editör), Meteksan, Ankara, pp. 681–707.
- Çiner, A., 2004, Turkish glaciers and glacial deposits, Quaternary glaciations: extent and chronology. Pt. I. Europe. Amsterdam, Elsevier, 419–429.
- DeChaine, E., and Martin, A., 2005, Historical biogeography of two alpine butterflies in the Rocky Mountains: broad-scale concordance and local-scale discordance, *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.), 32, 1943-1956.
- Deffontaine, V., Libois, R., Kotlik, P., Sommer, R., Nieberding, C., Paradis, E., Searle, J., and Michaux, J., 2005, Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*), *Molecular Ecology*, 14, 1727-1739.
- Demir, T., Yesilnacar, I., and Westaway, R., 2004, River terrace sequences in Turkey: sources of evidence for lateral variations in regional uplift, *Proceedings-Geologists Association*, 115, 289-312.

- Demirayak, F., 2002, Biyolojik Çeşitlilik-Doğa Koruma Ve Sürdürülebilir Kalkınma, Tübitak Vizyon 2023 Projesi Çevre ve Sürdürülebilir Kalkınma Paneli.
- Demirsoy, A., (editör), 2002, Genel ve Türkiye Zoocoğrafyası (3. baskı), Meteksan, Ankara, pp. 1007.
- Diegisser, T., Seitz, A., and Johannesen, J., 2006, Phylogeographic patterns of host-race evolution in *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae), *Molecular Ecology*, 15, 681-694.
- Drummond, A., and Rambaut, A., 2007, BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees, *BMC Evolutionary Biology*, 7, 214.
- Edwards, S., and Beerli, P., 2000, Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies, *Evolution*, 54, 1839-1854.
- Erinç, S., 1952, Glacial evidence of the climatic variations in Turkey, *Geogr. Ann*, 34, 89-98.
- Ersts,P.J.[Internet] Geographic Distance Matrix Generator(version 1.2.3). American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. Available from:
http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg.
- Excoffier, L. and El Lischer, H., 2010, Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows, *Molecular Ecology Resources*, 10, 564-567.
- Excoffier, L., Foll, M., and Petit, R., 2009, Genetic consequences of range expansions, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 481-501.
- Felsenstein, J., 2004, *Inferring phylogenies*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Felsenstein, J., 2006, Accuracy of coalescent likelihood estimates: do we need more sites, more sequences, or more loci? *Molecular Biology and Evolution*, 23, 691-700.

- Ferson, S., Rohlf, F.J., and Koehn, R.K., 1985, Measuring shape variation of two-dimensional outlines, *Systematic Zoology*, 34, 59 - 68.
- Fontugne, M., Kuzucuolu, C., Karabiyikolu, M., Hatte, C., and Pastre, J., 1999, From Pleniglacial to Holocene: a 14C chronostratigraphy of environmental changes in the Konya Plain, Turkey, *Quaternary Science Reviews*, 18, 573-591.
- Fu, Y-X., 1997, Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection, *Genetics*, 147, 915-925.
- Galbreath, K.E., Hafner, D.J., and Zamudio, K.R., 2009, When Cold is Better: Climate-Driven Elevation Shifts Yield Complex Patterns of Diversification and Demography in an Alpine Specialist (American Pika, *Ochotona princeps*), *Evolution*, 63, 2848-2863.
- Gerhardt, H. and Huber, F., 2002, Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions, The University of Chicago Press, 542.
- Geyer, C. and Thompson, E., 1995, Annealing Markov chain Monte Carlo with applications to ancestral inference, *Journal of the American Statistical Association*, 90, 909-920.
- Gómez, A. and Lunt, D., 2004, Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula, in, *Phylogeography in southern European refugia: Evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*, Weiss, S and Ferrand, N., (eds), Springer, pp. 155 – 188.
- Good-Avila, V., Souza, V., Gaut, B.S. and Eguiarte, L.E., 2006, Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae), *PNAS*, 103, 9124-9129.
- Granger, D., Spagnolo, M., Federici, P., Pappalardo, M., Ribolini, A., and Cyr, A., 2006, Last glacial maximum dated by means of 10Be in the Maritime Alps (Italy), In: *EOS Transactions: American Geophysical Union 87 Fall Meeting Supplement*, Abstract H53B-0634.
- Grant, P.R. and Grant, B.R., 2008, *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches*, Princeton, (NJ), Princeton University Press.

- Green, P., 1995, Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination, *Biometrika*, 82, 711-732.
- Guindon, S., and Gascuel, O., 2003, A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood, *Systematic Biology*, 52, 696-704.
- Gündüz, İ., Rambau, R.V., Tez, C. and Searle, J.B., 2005, Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey, *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 473-485.
- Gündüz, İ., Jaarola, M., Tez, C., Yenyurt, C., Polly, P.D., and Searle, J.B., 2007, Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, *Sciuridae*, *Rodentia*) in Turkey, with a description of a new species, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 916-935.
- Harpending, H., 1994, Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution, *Human biology; an international record of research*, 66, 591-600.
- Head, M., Gibbard, P., and Salvador, A., 2008, The Quaternary: its character and definition, *Episodes*, 31, 234-238.
- Heller, K-G., 1990, Evolution of song pattern in east Mediterranean Phaneropterinae: constraints by the communication system, in, *The Tettigoniidae: biology systematics, and evolution*, Bailey, W.J. and Rentz, D.C.F., (eds), Springer, Berlin, Germany, pp. 130–151.
- Heller, K-G., 2006, Song evolution and speciation in bushcrickets, in *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*, [Contemporary Topics In Entomology.], xvii, Drosopoulos, S. and Claridge, M.F., (eds), Taylor & Francis, Boca Raton, London & New York, pp 137-151.
- Heller, K.-G., Willemse, F., and Sevgili, H., 2004, *Poecilimon mytilenesis* Werner, a Polytypic Phaneropterid Bushcricket from the Aegean Island of Lesbos (*Orthoptera*, *Tettigonioidea*), Differing in Male Mating Structures, *Journal of Orthoptera Research*, 13, 221-230.

- Heller, K.-G., Korsunovskaya, O.S., Sevgili, H., and Zhantiev, R.D., 2006, Bioacoustics and systematics of the *Poecilimon heroicus*-group (Orthoptera: Phaneropteridae: Barbitistinae), *European Journal of Entomology*, 103, 853.
- Hewitt, G.M., 1996, Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation, *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247-276.
- Hewitt, G.M., 2000, The genetic legacy of the Quaternary ice ages, *Nature*, 405, 907-913.
- Hewitt, G.M., 2004, Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Science*, 359, 183–195.
- Hewitt, G.M., 2008, Post-glacial re-colonization of European biota, *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87-112.
- Hey, J., and Nielsen, R., 2004, Multilocus methods for estimating population sizes, migration rates and divergence time, with applications to the divergence of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*, *Genetics*, 167, 747-760.
- Higgie, M., and Blows, M.W., 2007, Are Traits That Experience Reinforcement Also Under Sexual Selection? *American Naturalist*, 170, 409-420
- Hoskin, C., Higgie, M., McDonald, K., and Moritz, C., 2005, Reinforcement drives rapid allopatric speciation, *Nature*, 437, 1353-1356.
- Howard, D., 1993, Reinforcement: origin, dynamics, and fate of an evolutionary hypothesis, *Hybrid zones and the evolutionary process*, 46 - 69.
http://www.eoearth.org/article/Biological_diversity_in_the_Caucasus.
- Huber, S.K. and Podos, J., 2006, Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*), *Biological Journal of The Linnean Society*, 88, 489-498.
- Hudson, R., 1983, Properties of a neutral allele model with intragenic recombination, *Theoretical Population Biology*, 23, 183-201.
- Hudson, R., 1990, Gene genealogies and the coalescent process, *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7, 1-44.

- Iwata, H., and Ukai, Y., 2002, SHAPE: A Computer Program Package for Quantitative Evaluation of Biological Shapes Based on Elliptic Fourier Descriptors, *J Hered*, 93, 384 - 385.
- Jang, Y., and Gerhardt, H., 2006, Divergence in female calling song discrimination between sympatric and allopatric populations of the southern wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae), *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 150-158.
- Jansson, R., and Dynesius, M., 2002, The Fate of Clades in a World of Recurrent Climate Change: Milankovitch Oscillations and Evolution, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 741-777.
- Kameda, Y., Kawakita, A. and Kato, M., 2009, Reproductive character displacement in genital morphology in *Satsuma* land snails, *The American Naturalist*, 173, 689-697.
- Karabağ, T., 1956, The genus *Phonochorion* Uvarov (Orthoptera: Tettigoniidae), *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)*, 25, 49-52.
- Karabağ, T., 1958, The Orthoptera fauna of Turkey, T.C. Ankara Universitesi Fen Fakültesi Yayınları, Istanbul, **81**, i–xiii, 1–198.
- Kikvidze, Z., and Ohsawa, M., 2001, Richness of Colchic vegetation: comparison between refugia of south-western and East Asia, *BMC Ecology*, 1, 6.
- Kimura, M., 1980, A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences, *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120.
- Klicka, J., and Zink, R., 1997, The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm, *Science*, 277, 1666-1669.
- Knowles, L.L., 2000, Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (genus *Melanoplus*) from the sky islands of western North America, *Evolution*, 54, 1337-1348.
- Knowles, L.L., 2001, Did the Pleistocene glaciations promote divergence? Tests of explicit refugial models in montane grasshoppers, *Molecular Ecology*, 10, 691-701.

- Knowles, L.L., 2004, The burgeoning field of statistical phylogeography, *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 1-10.
- Knowles, L.L., and Otte, D., 2000, Phylogenetic analysis of montane grasshoppers from western North America (Genus *Melanoplus*, Acrididae : Melanoplineae), *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 421-431.
- Knowles, L.L., and Maddison, W.P., 2002, Statistical phylogeography, *Molecular Ecology*, 11, 2623-2635.
- Knowles, L.L., and Richards, C.L., 2005, Importance of genetic drift during Pleistocene divergence as revealed by analyses of genomic variation, *Molecular Ecology*, 14, 4023-4032.
- Knowles, L.L., and Chan, Y.-H., 2008, Resolving Species Phylogenies of Recent Evolutionary Radiations¹, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95, 224-231.
- Knowles, L.L., Carstens, B., and Keat, M., 2007, Coupling genetic and ecological-niche models to examine how past population distributions contribute to divergence, *Current Biology*, 17, 940-946.
- Korsunovskaya, O., 2008, Acoustic signals in katydids (Orthoptera, Tettigonidae). Communication I, *Entomological Review*, 88, 1032-1050.
- Kuhl, F.P., and Giardina, C.R., 1982, Elliptic Fourier features of a closed contour, *Computer Graphics and Image Processing*, 18, 236 - 258.
- Kuhner, M., 2006, LAMARC 2.0: maximum likelihood and Bayesian estimation of population parameters, *Bioinformatics*, 22, 768-770.
- Kuhner, M., Yamato, J., and Felsenstein, J., 1998, Maximum likelihood estimation of population growth rates based on the coalescent, *Genetics*, 149, 429-434.
- Kuzucuoglu, C., and Roberts, N., 1998, Evolution de l'Environnement en Anatolie, de 2000 à 6000 BP, *Paleorient*, 23, 7-24.
- Lamm, K., And Redelings, B., 2009, Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects, *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 369-382.

- Lemmon, A., Smadja, C., and Kirkpatrick, M., 2004, Reproductive character displacement is not the only possible outcome of reinforcement, *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 177-183.
- Lestrel, P.E., 1997, *Fourier Descriptors and Their Applications in Biology*, Cambridge University Press, pp. 480.
- Maddison, W. and Knowles, L.L., 2006, Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting, *Systematic Biology*, 55, 21-30.
- Mardulyn, P., 2007, TREES SIFTER 1.0: an approximate method to estimate the time to the most recent common ancestor of a sample of DNA sequences, *Molecular Ecology Notes*, 7, 418-421.
- Marko, P.B., 2005, An intraspecific comparative analysis of character divergence between sympatric species, *Evolution*, 59, 554-564.
- Marshall, J., 2004, The *Allonemobius*-*Wolbachia* host-endosymbiont system: Evidence for rapid speciation and against reproductive isolation driven by cytoplasmic incompatibility, *Evolution*, 58, 2409-2425.
- Marshall, D., Slon, K., Cooley, J., Hill, K., and Simon, C., 2008, Steady Plio-Pleistocene diversification and a 2-Million-Year sympatry threshold in a New Zealand cicada radiation, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 1054-1066.
- McGinley, M., (Topic Editor), 2008, Biological diversity in the Caucasus, in, *Encyclopedia of Earth*, Cleveland, C.J., (Ed),
http://www.eoearth.org/article/Biological_diversity_in_the_Caucasus
- Mendelson, T., and Shaw, K., 2005, Rapid speciation in an arthropod, *Nature*, 433, 375-376.
- Mullen, S.P., and Andres, J.A., 2007, Rapid evolution of sexual signals in sympatric *Calopteryx* damselflies: reinforcement or 'noisy-neighbour' ecological character displacement? *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1637-1648.
- Nickle, D., and Nasckrecki, P., 1997, Recent developments in the systematics of Tettigoniidae and Gryllidae, in, *The bionomics of grasshoppers, katydids and*

- their kins, Gangwere, S., Muralirangan, M., and Muralirangan, M.,(eds), Wallingford, UK, CAB International, pp. 41-58.
- Nielsen, R., and Slatkin, M., 2000, Likelihood analysis of ongoing gene flow and historical association, *Evolution*, 44-50.
- Nielsen, R., and Beaumont, M.A., 2009, Statistical inferences in phylogeography, *Molecular Ecology*, 18, 1034-1047.
- Noor, M., 1999, Reinforcement and other consequences of sympatry², *Heredity*, 83, 503-508.
- Nylander, J.A.A., Olsson, U., Alström, P. and Sanmartín, I., 2008, Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to Dispersal–icariance Analysis of the thrushes (Aves: Turdus), *Systematic Biology*, 57, 257–268.
- Otte, D., 1992, Evolution of cricket songs, *Journal of Orthoptera Research*, 1, 25-49.
- Page, R., 1998, GeneTree: comparing gene and species phylogenies using reconciled trees, *Bioinformatics*, 14, 819-820.
- Pagel, M., and Meade, A., 2006, Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo, *The American Naturalist*, 167, 808-825.
- Pagel, M., and Meade, A., BayesTraits Manual, www.evolution.rdg.ac.uk.
- Pagel, M., Meade, A., and Barker, D., 2004, Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies, *Systematic Biology*, 53, 673-684.
- Palacios, D., Marcos, J., Andrés, N., and Vázquez, L., 2007, Last glacial maximum and deglaciation in central Spanish mountains *Geophysical Research Abstracts* 9, 05634.
- Pallas, R., Rodés, Á., Braucher, R., Carcaillet, J., Ortú o, M., Bordonau, J., Bourl s, D., Vilaplana, J., Masana, E., and Santanach, P., 2006, Late Pleistocene and Holocene glaciation in the Pyrenees: a critical review and new evidence from ¹⁰Be exposure ages, south-central Pyrenees, *Quaternary Science Reviews*, 25, 2937-2963.

- Panaram, K., 2007, Rate of Diversification In Crickets (Orthoptera: Ensifera) And A Possible Role Of F Supergroup Wolbachia In Bush Crickets, PhD Thesis, The University of Texas at Arlington, pp. 58.
- Panchal, M., 2007, The automation of Nested Clade Phylogeographic Analysis, *Bioinformatics*, 23, 509-510.
- Peters, J., McCracken, K., Zhuravlev, Y., Lu, Y., Wilson, R., Johnson, K., and Omland, K., 2005, Phylogenetics of wigeons and allies (Anatidae: Anas): the importance of sampling multiple loci and multiple individuals, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 209-224.
- Pfeiler, E., Bitler, B., Castrezana, S., Matzkin, L., and Markow, T., 2009, Genetic diversification and demographic history of the cactophilic pseudoscorpion *Dinocheirus arizonensis* from the Sonoran Desert, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52, 133-141.
- Pfennig, K.S., 2003, A Test of Alternative Hypotheses for the Evolution of Reproductive Isolation between Spadefoot Toads: Support for the Reinforcement Hypothesis, *Evolution*, 57, 2842-2851.
- Pfennig, K., and Pfennig, D., 2009, Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem, *The Quarterly Review of Biology*, 84, 253-276.
- Pielou, E., 1991, *After the ice age: the return of life to glaciated North America*, University of Chicago Press.
- Popov, S.V., Shcherba, I.G., Ilyina, L.B., Nevesskaya, L.A., Paramonova, N.P., Khondkarian, S.O., and Magyar, I., 2006, Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238, 91-106.
- Posada, D., 2008, jModelTest: phylogenetic model averaging, *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253-1256.
- Posada, D., Crandall, K.A., and Templeton, A.R., 2000, GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes, *Molecular Ecology*, 9, 487-488.

- Pritchard, J., Stephens, M., and Donnelly, P., 2000, Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics*, 155, 945.
- Ramos-Onsins, S., and Rozas, J., 2002, Statistical properties of new neutrality tests against population growth, *Molecular Biology and Evolution*, 19, 2092-2100.
- Riddle, B., 1996, The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biotas, *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 207-211.
- Ritchie, M.G., 2007, Sexual Selection and Speciation, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 79-102.
- Roff, D.A., 2006, **Introduction to Computer-Intensive Methods of Data Analysis in Biology**, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rogers, A., and Harpending, H., 1992, Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences, *Molecular Biology and Evolution*, 9, 552-569.
- Rohlf, F.J., 1990, Fitting curves to outlines, *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, 167 - 177.
- Ronquist, F., 1997, Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography, *Systematic Biology*, 46, 195-203.
- Ronquist, F., 2003, Parsimony analysis of coevolving species associations, *Tangled trees: phylogeny, cospeciation and coevolution*, 22–64.
- Ronquist, F., 2004, Bayesian inference of character evolution, *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 475-481.
- Rosenberg, N.A., and Nordborg, M., 2002, Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms, *Nature Reviews Genetics*, 3, 380-390.
- Salman, S., 1978, Ağrı, Kars ve Artvin illerinin Orthoptera (Insecta) faunası üzerine taksonomik araştırmalar, *Atatürk Üniversitesi Yayınları*, 490, Fen Fakültesi Yayınları, 82, Arastirma Serisi 54, 1 – 128.

- Sanderson, M., and Shaffer, H., 2002, Troubleshooting molecular phylogenetic analyses, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 49-72.
- Sarikaya, M., Zreda, M., Iner, A., and Zweck, C., 2008, Cold and wet Last Glacial Maximum on Mount Sandiras, SW Turkey, inferred from cosmogenic dating and glacier modeling, *Quaternary Science Reviews*, 27, 769-780.
- Sarikaya, M.A., Zreda, M., and Çiner, A., 2009, Glaciations and paleoclimate of Mount Erciyes, central Turkey, since the Last Glacial Maximum, inferred from ³⁶Cl cosmogenic dating and glacier modeling, *Quaternary Science Reviews*, 28, 2326-2341.
- Schluter, D., 2000a, *The ecology of adaptive radiation*, Oxford University Press, USA.
- Schluter, D., 2000b, Ecological character displacement in adaptive radiation, *American Naturalist*, 156, S4-S16.
- Seddon, J., Santucci, F., Reeve, N., and Hewitt, G., 2002, Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor*, *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 463-467.
- Servedio, M., 2004, The evolution of premating isolation: local adaptation and natural and sexual selection against hybrids, *Evolution*, 58, 913-924.
- Servedio, M., and Noor, M., 2003, The role of reinforcement in speciation: theory and data, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 339-364.
- Sevgili, H., 2004, *Isophya* Brunner von Wattenwyl (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae)'nin Türkiye Türlerinin Revizyonu, Doktora Tezi, Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara, 387s.
- Sevgili, H., Çağlar, S.S., and Sağlam, İ.K., 2010, Re-evaluation of the genus *Phonochorion* (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae), *European Journal of Entomology* (in Press).
- Sevgili, H., Çıplak, B., Heller, K.-G. and Demirsoy, A., 2006, Morphology, bioacoustics and phylogeography of the *Isophya major* group (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae), *European Journal of Entomology*, 103, 657-671.

- Slatkin, M., 1980, Ecological Character Displacement, *Ecology*, 61, 163-177.
- Slatkin, M., 1991, Inbreeding coefficients and coalescence times, *Genetics Research*, 58, 167-175.
- Stephens, M., 2001, Inference under the coalescent, in, *Handbook of statistical genetics*, Balding, D.J., Bishop, M. and Cannings, C. , (eds), Oxford University Press, Oxford, pp. 213–238.
- Stöcklin, J., Kuss, P., and Pluess, A., 2009, Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species, *Botanica Helvetica*, 119, 125-133.
- Subramanian, S., and Mohankumar, S., 2006, Genetic variability of the bollworm, *Helicoverpa armigera*, occurring on different host plants, *Journal of Insect Science*, 26, 1-8.
- Swofford, D.L., 2003, PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tajima, F., 1983, Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations, *Genetics*, 105, 437-460.
- Tajima, F., 1989, Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism, *Genetics*, 123, 585-595.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., and Kumar, S., 2007, MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0, *Molecular Biology and Evolution*, 24, 1596-1599.
- Tarkhishvili, D., Thorpe, R., and Arntzen, J., 2000, Pre-Pleistocene refugia and differentiation between populations of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica*), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14, 414-422.
- Tavaré, S., Balding, D., Griffiths, R., and Donnelly, P., 1997, Inferring coalescence times from DNA sequence data, *Genetics*, 145, 505-518.
- Taylor, D.R. and Stephen, R.K., 2007, Historical range expansion determines the phylogenetic diversity introduced during contemporary species invasion, *Evolution*, 61, 334-345.

- Templeton, A., and Sing, C., 1993, A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV, Nested analyses with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics* 134, 659-669.
- Templeton, A., Boerwinkle, E., and Sing, C., 1987, A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*, *Genetics*, 117, 343-351.
- Templeton, A., Crandall, K., and Sing, C., 1992, A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation, *Genetics*, 132, 619-633.
- Templeton, A.R., Routman, E. and Phillips, C.A., 1995, Separating population structure from population history: a cladistic analysis of geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*, *Genetics*, 140, 767–782.
- Thomé, M.T.C., Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera Jr, F.A., and Alexandrino, J., 2010, Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55, 1018-1031.
- Tuenter, E., 2004, Modeling orbital induced variations in circum-Mediterranean climate, PhD Thesis, University of Utrecht
- Turgeon, J., Stoks, R., Thum, R., Brown, J., and McPeck, M., 2005, Simultaneous Quaternary radiations of three damselfly clades across the Holarctic, *American Naturalist*, 165, E78-E107.
- Ullrich, B., Reinhold, K., Niehuis, O., and Misof, B., 2009, Secondary structure and phylogenetic analysis of the internal transcribed spacers 1 and 2 of bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae: Barbitistini), *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, (in print).
- Uvarov, B.P., 1916, New Caucasian Orthoptera from the collection of K. A. Satunin, *Izvestiya Kavkazskogo Muzeya*, 10, 45-53.

- Ünal, M., 2005, Phaneropterinae (Orthoptera: Tettigoniidae) from Turkey and the Middle East, *Transactions-American Entomological Society*, 131, 425.
- Vialatte, A., Guiller, A., Bellido, A., and Madec, L., 2008, Phylogeography and historical demography of the Lusitanian snail *Elona quimperiana* reveal survival in unexpected separate glacial refugia, *BMC Evolutionary Biology*, 8, 339.
- Wakeley, J., 2009, *Coalescent theory: an introduction*, Roberts & Company Publishers.
- Wakeley, J., and Hey, J., 1998, Testing speciation models with DNA sequence data, in, *Molecular Approaches to Ecology and Evolution*, DeSalle, R., Schierwater, B., (eds), Birkh.user-Verlag, Basel, pp. 157–175.
- Watterson, G., 1975, On the number of segregating sites in genetical models without recombination, *Theoretical Population Biology*, 7, 256-276.
- Webb III, T., and Bartlein, P., 1992, Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 141-173.
- Weir, B., and Cockerham, C., 1984, Estimating F-statistics for the analysis of population structure, *Evolution*, 38, 1358-1370.
- Winer, B.J., Brown, R., Michels, K.M. , 1991, *Statistical Principles in Experimental Design*, 3rd ed, New York, McGraw–Hill.
- Winkworth, R., Wagstaff, S., Glenny, D., and Lockhart, P., 2005, Evolution of the New Zealand mountain flora: Origins, diversification and dispersal, *Organisms Diversity & Evolution*, 5, 237-247.
- Wright, S., 1950, Genetical structure of populations, *Nature*, 166, 247-249.
- Wright, S., 1965, The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating, *Evolution*, 19, 395-420.
- Yikweon, J., 2008, Asymmetry in Reproductive Character Displacement, *Journal of Ecological Field Biology*, 31, 255-260.

- Yu, Y., Harris, A., and He, X., 2010, S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 848-850.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., and Billups, K., 2001, Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present, *Science*, 292, 686.
- Zengin, M., Kopar, I., and Karahan, F., 2010, Determination of bioclimatic comfort in Erzurum-Rize expressway corridor using GIS, *Building and Environment*, 45, 158-164.
- Zink, R., and Slowinski, J., 1995, Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene epoch, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 5832-5835.
- Zink, R., Klicka, J., and Barber, B., 2004, The tempo of avian diversification during the Quaternary, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 215-220.

ÖZGEÇMİŞ

Adı Soyadı : İsmail Kudret Sağlam

Doğum Yeri : Ankara

Doğum Yılı : 23 Ocak 1979

Medeni Hali : Bekâr

Eğitim ve Akademik Durumu:

Lise 1992-1996 TED Ankara Koleji

Lisans 1997-2001 Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü

Yüksek Lisans 2001-2004 Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü

Yabancı Dil: İngilizce

İş Tecrübesi:

2002-2010 Araştırma Görevlisi
Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü.