

**T.C.
AKDENİZ ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**ANADOLU YÜKSELTİ ZİNCİRLERİNİN SOĞUK SEVEN FORMLARIN YAYILIŞ
VE TÜRLEŞMESİNDEKİ ROLÜ: *Psorodonotus* BRUNNER VON WATTENWYL
1861 CİNSİNİN TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYASI**

Sarp KAYA

**DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

2015

**T.C.
AKDENİZ ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**ANADOLU YÜKSELTİ ZİNCİRLERİNİN SOĞUK SEVEN FORMLARIN YAYILIŞ
VE TÜRLEŞMESİNDEKİ ROLÜ: *Psorodonotus* BRUNNER VON WATTENWYL
1861 CİNSİNİN TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYASI**

Sarp KAYA

**DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

(Bu tez TÜBİTAK 111T910 nolu proje tarafından desteklenmiştir.)

2015

T.C.
AKDENİZ ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

ANADOLU YÜKSELTİ ZİNCİRLERİNİN SOĞUK SEVEN FORMLARIN YAYILIŞ
VE TÜRLEŞMESİNDEKİ ROLÜ: *Psorodonotus* BRUNNER VON WATTENWYL
1861 CİNSİNİN TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYASI

Sarp KAYA

DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

Bu tez 16.01/2015 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından Oybirliği/Oy çokluğu ile kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Battal ÇIPLAK

Doç. Dr. Nuray KAYA.....

Prof. Dr. M.Ziya FIRAT.....

Prof.Dr. H. Hüseyin BAŞIBÜYÜK.....

Prof.Dr. A. Murat AYTEKİN.....

ÖZET

ANADOLU YÜKSELTİ ZİNCİRLERİNİN SOĞUK SEVEN FORMLARIN YAYILIŞ VE TÜRLEŞMESİNDEKİ ROLÜ: *Psorodonotus* BRUNNER VON WATTENWYL 1861 CİNSİNİN TÜRLEŞME VE FİLOCOĞRAFYASI

Sarp KAYA

Doktora Tezi, Biyoloji Anabilim Dalı
Danışman: Prof. Dr. Battal ÇIPLAK
Ocak 2015, 191 sayfa

Koruma biyolojisi, genetikten evrime, taksonomiden ekolojiye, klimatolojiden biyocoğrafyaya birçok alanın verilerine ihtiyaç duyan disiplinler arası bir uğraştır. Ancak, bir canlının nerede olduğu ve nasıl orada olabildiği en temel sorulardır ve biyocoğrafya bunlara cevap bulur. Anadolu biyocoğrafik açıdan özgün bir yerdir. Ancak günümüzde küresel ısınmanın en fazla etkileyeceği varsayılan Akdeniz Havzasının içinde yer almaktadır. Küresel iklim değişimlerinin öncelikle ılıman kuşağın yükseltilerine lokalize dar yayılışlı türleri etkileyeceği varsayılmaktadır ki, bu da Anadolu'nun endemiklerine işaret etmektedir. Bu nedenle Anadolu'nun yükseltilerine lokalize (dağcıl) endemik formlar özel bir koruma perspektifi gerektirir. Dağcıl endemik formların evrimleşme süreci etkin bir koruma perspektifi açısından önemli referanslar içerebilir. Buzullar arası dönemlerde yaşandığı düşünülen dikey yayılış değişimlerini, soğuk seven populasyonların günümüz ısınması döneminde de yaşaması olası olduğundan bu nitelikte bir soyhattının filocoğrafyasını çalışmak koruma amaçlı kullanışlı bilgiler verecektir.

Psorodonotus Bruner Von Wattenwyl 1861 (Orthoptera, Tettigoniidae) cinsi Anadolu, Kafkasya ve Balkanlarda zirvelere dağılmış 13 tür içerir. Bin beş yüz metre ve üstündeki yüksek dağ çayırıklarında parçalı yayılış gösteren bu hayvanlar yukarıda değinilen hususları çalışmak için model bir grup niteliği taşır. Önerilen bu çalışma ile dağcıl formların geçmiş dönemde yaşadıkları yayılış/demografik değişimlerini tanımlamak ve aynı hususlar için gelecekteki olası durumlara ışık tutmak amaçlanmıştır. Fenotipik olarak nitel ve nicel morfoloji ve erkek çağrı sesi ve de bir genetik belirteç olarak mitokondriyal sitokrom c oksidaz alt ünite I dizilerini kullanarak cinse ilişkin şu sonuçlara ulaşmak hedeflenmektedir: (i) Nitel morfolojiye dayalı olarak tanımlanan türlerin davranışsal, geometrik morfometri ve genetik verilerle sınılanması, (ii) cinsin türleşme örüntüsünün belirlenmesi, (iii) günümüzdeki her bir türün lokal populasyonlarının birbirinden izole olup olmadıklarının (biret metapopulasyon olup olmadıkları) belirlenmesi, (iv) cins içi türleşmeler ve tür içi populasyonların farklılaşma zamanlarının ve nedenlerinin belirlenmesi, (v) *Psorodonotus* soyhattının atasal stoğunun ve yayılış rotalarının belirlenmesi, (vi) Toros Yolu koridorunun yayılış ve türleşmedeki rolünün saptanması, (vii) Buzullar arası dönemde yaşanmış, küresel ısınma dönemlerinde yaşanan yayılış değişimlerinin benzer şekilde gerçekleşip gerçekleşmediğinin değerlendirilmesi ve (viii) bu verilerin tümünden hareketle Anadolu'nun dağcıl tür/populasyonların korunmalarına ilişkin bir perspektif önerilmesi.

Psorodonotus cinsinin Anadolu taksonlarını temsilen 35 populyasyondan örnekleme yapılmıştır. Cinsin taksonomisinde yaygın olarak kullanılan her bir yapı için; erkek ve dişi pronotumu, erkek sersi ve dişi ovipozitoru için yeterli sayıda örnekten fotoğraflar kullanılarak geometrik ve lineer morfometrik, arka femur ve tegmina için metrik analizler gerçekleştirilmiştir. Populasyon başına yeterli sayıda örnekten COI geni dizisi edinilmiş ve edinilen bu DNA dizilerini kullanarak filogenetik, filocoğrafik ve populasyon genetiği analizleri gerçekleştirilmiştir.

Fenotipik ve genetik verilerin kombinasyonu ile verilen taksonomik kararlar ışığında Anadolu'da *Psorodonotus* cinsine ait 13 türün varlığı saptanmıştır. Bunlar; *P. specularis*, *P. davisii*, *P. soganli*, *P. giresun* sp. n., *P. caucasicus*, *P. salmani*, *P. ebneri*, *P. suphani*, *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari*dir. Bunlardan *P. salmani* ve *P. soganli* bu çalışma sürecinde *P. tendurek*, *P. hakkari* ve *P. giresun* sp. n. ise bu çalışmanın verileri ile tanımlanmıştır. COI dizileri kullanılarak yapılan filogenetik analizlere *P. anatolicus* ve *P. salmani* dahil edilememiş ve edinilen filogenetik ağaç diğer türlerin akrabalıklarını *P. specularis* + (*P. davisii* + ((*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. caucasicus* + *P. enberi*) + (*P. venosus* + *P. rugulosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*))) olarak önermiştir. COI dizi matrisi kullanılarak yapılan moleküler saat analizleri cinsin son ortak atayı 5 milyon yıl önce paylaştıkları, (*P. davisii* + ((*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. caucasicus* + *P. enberi*)) filogrubunun Geç Pliyosen ve Erken Pleistosen'de çeşitlendiği ve *P. venosus* + *P. rugulosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*) türlerini içeren diğer filogrubun ise Orta ve Geç Plietosen'de çeşitlendiğine işaret etmiştir. Aynı dizi matrisi kullanılarak hesaplanan genetik çeşitlilik indeksleri tekil populyasyonlarla temsil edilen *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinin oldukça homojenize oldukları diğer türlerin populyasyonlarının yüksek bir genetik çeşitlilik barındırdıklarını göstermiştir. Demografik analizler Ağrı, Taşlıçay (*P. venosus*) ve Ardahan, Hanak (*P. specularis*) populyasyonlarının bir darboğazı, Giresun, Avşar (*P. rugulosus*) ve Artvin, Şavşat (*P. specularis*) populyasyonlarının ise bir genişlemeyi yaklaşık 50-25 bin yıl önce yaşadıklarını göstermiştir. *P. giresun* + *P. fieberi* + *P. anatolicus* + *P. ebneri* + *P. caucasicus* türlerini içeren filogrup için yapılan Yaklaşık Bayesian Hesaplaması Doğu Karadeniz'de bulunan atasal stoğun Kardeniz yükselteleri ile batıya ulaştığı ve daha sonra Ege yükselteleri ile güneye inerek Toros Yolu ile tekrar Kafkasya'ya ulaştığına işaret etmiştir.

Edinilen veriler ışığında şu sonuçlara ulaşılmıştır: (i) Anadolu'nun zengin ve endemik bir biyoçeşitliliğe sahip olduğu, (ii) bu çeşitliliği objektif olarak saptamak için güncel yaklaşımların ve yeterli veri miktarının kullanılması gerektiği, (iii) *Psorodonotus* cinsinin Anadolu soğuk seven formlarının çeşitlenme ve biyoçeşitlilik dağılım örüntülerini saptamada model bir grup niteliği taşıdığı, (iv) *Psorodonotus* cinsinin Doğu Karadeniz-Kafkasya kökenli olduğu ve taksonomik çeşitlenmesinin Pliyosen ve sonrasında gerçekleştiği, (v) Kuvaterner buzul dönemlerinin günümüz yayılış örüntülerinin şekillenmesinde ana yönlendirici faktör olduğu, (vi) Anadolu yükseltelerinin cinsin üyelerinin yayılışında koridor rolü oynadığı ve filogrupların yayılışının yükselti birlikleri (ilişkili dağ sıraları) ile paralel olduğu, (vii) yayılış öykülerinin Doğu ve Batıda farklı olduğu ve bunun topoğrafik örüntüyle paralellik gösterdiği, (viii) Toros yolunun Pleistosen döneminde Anadolu'nun doğusu ve batısı ve de Kafkasya ile Balkanlar arasında önemli bir yayılış koridoru olduğu, (ix) Anadolu yükseltelerinin günümüzde soğuk seven formlar için bir tür "Nuhun Gemisi" işlevi

gördüğü ve (x) Kuzey Doğu Anadolu platosunun soğuk seven formların asıl yaşama alanı olduğu ve buraya alan koruma perspektifi yönünde bir koruma biyolojisi planı gerektirdiği.

ANAHTAR KELİMELER: *Psorodonotus*, filogeni, Anadolu, istatistiksel filocoğrafya, geometrik morfometri

JÜRİ: Prof. Dr. Battal ÇIPLAK (Danışman)
Prof. Dr. M.Ziya FIRAT
Doç. Dr. Nuray KAYA
Prof. Dr. H. Hüseyin BAŞIBÜYÜK
Prof. Dr. A. Murat AYTEKİN

ABSTRACT

ROLE OF THE ANATOLIAN ALTITUDINAL CHAINS ON DISTRIBUTION AND SPECIATION OF THE COLD ADAPTED LINEAGES: PHYLOGEOGRAPHY AND SPECIATION OF *Psorodonotus* BRUNNER VON WATTENWYL 1861

Sarp KAYA

**PhD Thesis in Biology
Supervisor: Prof. Dr. Battal CIPLAK
January 2015, 191 pages**

Conservation biology is an interdisciplinary field integrating data from population genetics to evolution, taxonomy to ecology and from climatology to biogeography. One of the main fields providing data for conservation programs and actions is biogeography since determining which organism is where and how it managed to be there are the fundamental issues and can be answered by phylogeographic studies. Anatolia, unique by its biodiversity patterns, is located in Mediterranean Basin where impact of global warming assumed to be severe. It is reported that the temperate species with restricted range will go extinct first and this is a characteristic of Anatolian endemics. That's why an area specific conservation perspective is necessary. Since most of the present day endemics are cold adapted mountainous species possibly evolved during climatic shifts in Quaternary establishing an analogy between interglacial warming and present day warming may provide effective tools in developing conservation plans.

Genus *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae) live in summits of Anatolia, Caucasus and Balkans by 13 species. They present patchy distribution in meadows at 1500 m or higher altitudes, so it is a candidate model lineage to examine the effects of past climatic changes and to estimate that of the future. Using qualitative and quantitative morphology, male calling and DNA sequences of cytochrome C oxidase subunit I, the following results were aimed: (i) to test the morpho-species by genetic and other phenotypical data, (ii) to determine genus level speciation pattern, (iii) to estimate the degree of divergence between the local populations belonging to the same species, (iv) to calculate the divergence time for the species and the populations belonging to the same species, (v) to estimate the place of ancestral stock (either for the genus or for the internal phylogroups) and the possible dispersal corridors, (vi) to test the "Taurus Way" assumption as a dispersal corridor, (vii) to test the analogy assumption between interglacial and present day warming, and (viii) from all these to suggest a conservation perspective for the cold adapted species/populations of Anatolia.

We sampled 35 populations representing Anatolian taxa of the genus *Psorodonotus*. For the structures commonly used in taxonomy of the genus such as male and female pronotum, male cerci and female ovipositor adequate number of photos were taken to be used in linear and geometric morphometric analyses. Additionally linear metric data of hind femur and tegmina were analysed. Phylogentic, phlogeographic and population genetic analyses were made using a data matrix of COI sequences obtained from members of *Psorodonotus*.

Combination of fenotypic and genetic data indicated that there are 13 species of *Psorodonotus*. These are; *P. specularis*, *P. davisii*, *P. soganli*, *P. giresun* sp. n., *P. caucasicus*, *P. salmani*, *P. ebneri*, *P. suphani*, *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* and *P. hakkari*. *P. salmani* and *P. soganli* were described during the study period and *P. tendurek*, *P. hakkari* and *P. giresun* using data of this study. There were no sequences of *P. anatolicus* and *P. salmani*, but the phylogenetic tree obtained using sequences of COI sugegsted intra-generic relationships as *P. specularis* + (*P. davisii* + ((*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. caucasicus* + *P. ebneri*) + (*P. venosus* + *P. rugulosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*))). Molecular clock time estimation suggested the time to most recent common ancestor of the genus as around 5 Myr ago, radiation of the phylogroup including (*P. davisii* + ((*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. caucasicus* + *P. enberi*)) in Late Pliocene and Early Pleistocene and that of the phylogroup comprising *P. venosus* + *P. rugulosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*) in Middle and Late Pleistocene. Genetic diversity indices calculated using the same data matrix indicated a poor diversity for *P. tendurek* and *P. hakkari* which are represented by a single population and a rich diversity for remaining populations. Demographic analyses suggested a bottleneck for Ağrı Taşlıçay (*P. venosus*) and Ardahan Hanak (*P. specularis*) populations, and an expansion for Giresun, Avşar (*P. rugulosus*) and Artvin, Şavşat (*P. specularis*) populations around 50-25 Kyr ago. The Approximate Bayesian Computation analysis applied to the phylogroup including *P. giresun* + *P. fieberi* + *P. anatolicus* + *P. ebneri* + *P. caucasicus* suggested that the ancestral stock in Northeast part of the Anatolian Black Sea region first extended to west Anatolia (possibly to Balkans also) and from here to Southwest Anatolia along Aegean altitudinal chains and to Caucasus using the Taurus Way corridor.

Using these results the following conclusions were arrived; (i) Anatolia contain a rich and unique biodiversity, (ii) this diversity can be documented by using contemporary approaches and inclusive data, (iii) *Psorodonotus* exhibits model characteristics to study the distribution and speciation pattern of the cold adapted lineages of Anatolia, (iv) *Psorodonotus* originated from an ancestral stock present in Northeast Anatolia + Caucasus and radiated across Pliocene and Pleistocene, (v) the climatic fluctuations of the Quaternary are the main evolutionary driver mediated speciation of the genus, (vi) Anatolian altitudinal chains played distribution corridor

role and the present range of present intra lineages correspond to geographic proximity, (vii) the historical and present range patterns differs in east and west half of Anatolia, (viii) The Taurus Way corridors seems as an important biogeographic entity providing faunal communications either between east and west of Anatolia and between Balkans and Caucasus, (ix) Anatolian highlands play a “Noah Arch” role for cold adapted Anatolian endemics, and (x) Northeast Anatolian Plateau is the main ecosystem for the cold adapted taxa and an area based conservation plan expected to be effective here.

KEYWORDS: *Psorodonotus*, Anatolia, phylogeny, Statistical phylogeography, geometric morphometry

COMMITTEE: Prof. Dr. Battal ÇIPLAK (Supervisor)
Prof. Dr. M.Ziya FIRAT
Assoc. Prof. Nuray KAYA
Prof. Dr. H. Hüseyin BAŞIBÜYÜK
Prof. Dr. A. Murat AYTEKİN

ÖNSÖZ

Anadolu üç kıta arasında bir kavşak, bir koluyla Kafkaslara, Hazar denizine uzanır Elbruz'u selamlar, bir koluyla da Orta Doğuya açılır Mezopotamya'yı besler. Asya ile Avrupa arasında paylaşılmayan Akdenizli küçük kardeştir "Asya minör" dür O. Eşi benzeri olmayan bir coğrafyadır, üç yanı dört denizle çevrili dağların, yüksek platoların diyarıdır Anadolu. Medeniyetler beşiğidir, halkların karıştığı, dinlerin, kadim kültürlerin doğduğu, yüzlerce dilin ana vatanıdır. Tufanların, sellerin yaşandığı, tanrıların canlılığı dünyaya yeniden yaydığı kutsal topraklardır Anadolu. Tarihler boyu kavimlerin ve farklı canlı soyhatlarının sığındığı, varlıklarını sürdürebildikleri, fırsatını bulduklarında yeniden yayıldıkları bir sığınaktır bu topraklar. Bu nedenledir ki barındırdığı kültürel zenginliği de canlı çeşitliliği de büyüleyicidir Anadolu'nun.

Dünya da tanımlanan 25 biyoçeşitlilik alanından ikisi Anadolu kara parçası üzerindedir. Yükseltilerinin çokluğu ile karakteristik olan bu coğrafya adeta canlı soyhatlarını işleyen onları çeşitlendiren bir laboratuvar gibidir. Anadolu'nun yükseltileri Akdeniz havzası içerisinde önemli biyoçeşitlilik alanlarıdır. Buralardaki canlıların büyük bir kısmı alan endemiği olup, otokton canlılarıdır. Soyhattı çeşitlenmesinin dinamosu olan bu yükseltiler kimi soyhatları için geçilemeyen bariyerler kimi soyhatları için ise yeni istilaların köprübaşlarıdır. Anadolu'yu boydan boya bir omurga gibi geçen bu dağ sıraları aynı zamanda yakın coğrafya yükseltileri ile de bir kenet halindedir. Düşük enlemlerin alpin yayılış koridorları olan bu dağ sıraları soğuk seven formların Anadolu içi ve yakın coğrafyalar arası hareketi için bir ray sistemi gibi işlev göreyerek yayılışları yönlendirmektedir.

Anadolu kara parçası Avrupa ve yakın coğrafya biyotalarının oluşumuna önemli katkılarda bulunmuş bir alandır. Avrupa ve Balkanlara ait çok sayıda soyhattının ana vatanı olan Anadolu, özellikle buzul dönemlerinin önemli bir sığınağıdır. Bu özelliği ile Anadolu adeta bir "Nuhun gemisi" dir. İklimsel dalgalanmalar sırasında Avrupa ve yakın coğrafyalardan süpürülen canlı biyotalarının birçoğu Anadolu'da varlıklarını sürdürebilmiş fırsatını bulunca da buradan tekrar alanlara yayılmışlardır. Sahip olduğu yayılış koridorları ve sığınaklar ile soyhatlarının hem devamlılığını hem de çeşitlenmesine imkan veren Anadolu, yinede çok sayıda soyhattının yok olduğu da bir alandır. Tez kapsamında çalışılan *Psorodonotus* cinsi geçmişte Anadolu'da yaşanmış çeşitlenme ve yokoluşları anlamada bizlere küçük bir pencere açmaktadır. Kafkaslar-Anadolu ve Balkanlarda yayılış gösteren *Psorodonotus* cinsi Anadolu'daki soğuk seven dağcıl formların evrimsel tarihini anlamak için iyi bir model organizma niteliğindedir. Geçmişte Anadolu içlerinde geniş alanlara yayılmış olan bu canlılar günümüzde oldukça sınırlı alanlarda parçalı popülasyonlar halinde varlıklarını sürdürmektedir. Cinsin soyhatlarında görülen dinamiklere paralel olarak popülasyonlarında genişlemelere ve çekilmelere neden olan evrimsel süreçlerin anlaşılması çalışmanın asıl amacını oluşturmaktadır. Elde edilen sonuçların Anadolu biyocoğrafyasına yönelik çalışmalara katkı sağlaması ümidiyle, tez çalışması süresince harcanan tüm emek ve çabalar Anadolu biyoçeşitliliğinin oluşumunun anlaşılmasına ve korunabilmesine yöneliktir.

Bu doktora çalışmasının asıl planlayıcısı ve fikir babası Türkiye Biyocoğrafyasının gelişimine yaptığı bilimsel çalışmalarla büyük katkılar sağlayan

değerli bilim insanı Prof. Dr. Battal ÇIPLAK'tır (Akdeniz Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü). Çalışmanın finansmanının bulunmasından, arazilerine kadar her aşamasında bana hep destek olan değerli hocam, danışmanım Prof. Dr. Battal ÇIPLAK'a çalışmanın tamamlanmasındaki yardımlarından dolayı sonsuz teşekkürlerimi sunarım. Bilimsel çalışmalar bir bakıma usta çırak ilişkisine benzeyen bir uğraştır. Deneyimler, bilimsel disiplin, ahlak ve etik yetismekte olan genç bilim insanlarına en iyi şekilde danışmanları ile birlikte yaptıkları bilimsel çalışmalar sırasında aktarılır. Bu nedenle de bilimsel çalışmalar sonunda ortaya çıkan ürün sadece bilimsel eserler değil aynı zamanda bir ekolle yetişen genç bilim insanlarıdır da. Danışman ve yetismekte olan genç araştırmacı ne kadar çok birlikte çalışmış ve üretmişlerse yetişen genç araştırmacı onu yetiştiren bilim insanının ekolünü o kadar kazanır ve sindirir. Doktora çalışmaları bu açıdan evrensel standartlarda bilim insanlarının yetişmesinde önemli süreçlerdir. Doktora eğitimim süresince evrensel standartlarda bir araştırmacı olmam için çabalayan ve bu amaçta bir ekolle beni yetiştiren danışmanım Prof. Dr. Battal ÇIPLAK'a üzerimdeki tüm emeğinden dolayı minnettarlığımı sunmayı burada vicdani bir borç bilirim.

Doktora çalışması süresince beni yönlendiren ve çalışmalara eleştirileri ile katkılar sunan komite ve tez savunma Jüri üyeleri değerli bilim insanları Doç. Dr. Nuray KAYA'ya (Akdeniz Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü) ve Prof. Dr. M. Ziya FIRAT'a (Akdeniz Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Zootečni Bölümü), Prof. Dr. A. Murat AYTEKİN, (Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü), Prof. Dr. H. Hüseyin BAŞIBÜYÜK (Cumhuriyet Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü) tezin şekillenmesindeki katkılarından dolayı teşekkür ederim. Arazi çalışmalarında bana katılan ve yardımcı olan Yrd. Doç. Dr. E. Mahir KORKMAZ'a (Cumhuriyet Üniversitesi, Fen Fakültesi, Moleküler biyoloji ve Genetik Bölümü), Dr. Dragan CHOBANOV'a (Institute of Zoology, Bulgarian Academy of Sciences), laboratuvar çalışmalarında bana yardımcı olan Uzman Biyolog Zehra BOZTEPE'ye, uzun süren Doğu Anadolu ve sonraki arazilerde bana yardım eden Rahim ÖLÇEK, Baycan GÜVENÇALAN ile Bülent ve Nilüfer BUĞDAYCIGİL ailesine ve burada değinemediğim fakat bu çalışmaya katkıda bulunan herkese sonsuz teşekkürlerimi ve minnettarlığımı sunarım.

Yoğun çalışma dönemimin en yoğun ve sıkıntılı zamanlarında maddi ve manevi her konuda yanımda olan arazi çalışmalarına katılarak bana yardımcı olan eşim Arş. Gör. Elif AKGÜN KAYA'ya, bu günlere gelmemde büyük emeği olan desteklerini hiçbir zaman benden esirgemeyen başta ANNEM ve BABAM olmak üzere aileme teşekkür ederim.

Bu tezin laboratuvar çalışmaları ve ses kayıtları Akdeniz Üniversitesi Biyoloji Bölümü laboratuvarlarında bölüm donanımları kullanılarak gerçekleştirilmiştir. Çalışma TÜBİTAK, Türkiye Bilimsel ve Teknolojik Araştırma Kurumu, Kimya-Biyoloji Araştırma Destek Grubunca desteklenen 111T910'nolu proje verilerinin bir kısmından oluşmaktadır.

Anadolu zengin ve özgün bir biyoçeşitliliğe sahiptir. Geçmişten günümüze çok sayıda insan bu biyoçeşitliliği keşfetmek ve korumak adına emek ve çaba harcamıştır. Bu tez çalışması Anadolu biyoçeşitliliğinin keşfine ve korunmasına çaba harcayan insanlara ithaf edilmiştir.

Sarp KAYA
Antalya 2015

İÇİNDEKİLER

ÖZET	i
ABSTRACT	iv
ÖNSÖZ	vii
İÇİNDEKİLER	x
SİMGELER ve KISALTMALAR DİZİNİ	xii
ŞEKİLLER DİZİNİ	xvi
ÇİZELGELER DİZİNİ	xxi
1. GİRİŞ	1
1.1. Biyoçeşitlilik Araştırmalarında Fenotip	4
1.1.1. Morfoloji ve taksonomi	4
1.1.2. Çağrı sesi ve taksonomi	9
1.2. Biyoçeşitlilik Araştırmalarında Moleküler Yaklaşımlar	10
1.2.1. Populasyon genetiği	15
1.2.2. Biyo-filocoğrafya	20
1.3. Çalışma Alanının Tarihsel ve Güncel Coğrafyası	25
1.3.1. Kafkasların neotektonik evrimi	25
1.3.2. Kafkasların güncel coğrafyası	26
1.3.3. Anadolu'nun neotektonik evrimi	28
1.3.4. Doğu Anadolu'nun neotektonik evrimi	31
1.3.5. Buzul sığınağı olarak Anadolu	33
1.3.6. Anadolu'nun güncel coğrafyası	35
2. MATERYAL ve METOT	36
2.1. Çalışma Alanı ve Örneklerin Toplanması	36
2.2. Fenotipik varyasyon analizleri	36
2.2.1. Doğrusal morfometrik analizler	36
2.2.2. Geometrik morfometrik analizler	37
2.2.2.1. Erkeklerde morfometrik analizler	37
2.2.2.2. Dişilerde morfometrik analizler	39
2.2.2.3. Veri dosyalarının analizler için hazırlanması	40
2.2.2.4. Görüntülerin hizalanması: üst üste yerleştirme	40
2.2.2.5. Geometrik verilerin istatistiksel analizleri	42
2.2.3. Çağrı seslerinin kayıt ve analizleri	43
2.3. Moleküler Laboratuvar Çalışmaları	44
2.3.1. DNA izolasyonu	44
2.3.2. PZR yoluyla ilgili gen bölgelerinin çoğaltılması	45
2.4. Moleküler Verilerin Analizleri	45
2.4.1. Dizilerin numt bölgeler bakımından kontrolü	45
2.4.2. Tanımlayıcı genetik analizler	46
2.4.3. Filogenetik analizler	46
2.4.4. Moleküler saat analizleri	48
2.4.5. Populasyon genetiği analizleri	48
2.4.6. Filocoğrafik analizler	49
3. BULGULAR	50
3.1. Cinsin Anadolu'daki Yayılışı	50
3.2. Fenotipik Bulgular	50
3.2.1. Doğrusal morfometrik analizler	50

3.2.1.1. Erkek yapılarına ait ölçümler ve analizler	50
3.2.1.2. Dişi yapılarına ait ölçümler ve analizler	54
3.2.2. Geometrik Morfometrik Analizler	55
3.2.2.1. Erkek pronotumu için morfometrik analizler	55
3.2.2.2. Dişi pronotumu için morfometrik analizler	60
3.2.2.3. Erkek sersisi için geometrik morfometrik analizler	64
3.2.2.4. Ovipozitör için geometrik morfometrik analizler	69
3.2.3. Çağrı sesinin örüntüsel ve temporal yapısı ve taksonlar arası farklılıklar	75
3.3. Moleküler Bulgular	75
3.3.1. Tanımlamalı genetik	75
3.3.2. Filogenetik analizler	79
3.3.3. Moleküler saat analizleri	88
3.3.4. Demografik popülasyon genetiği analizleri	91
3.3.5. Filocoğrafyası	94
3.3.5.1. <i>P. caucasicus</i> soyhatının filocoğrafik hipotezlerinin sınanması	96
3.4. <i>Psorodonotus</i> Cinsinin Taksonomisi	100
3.4.1. <i>Psorodonotus</i> cinsinin erkek ve dişi tür teşhis anahtarı	102
3.4.2. <i>P. soganli</i> tür grubu	104
3.4.3. <i>P. caucasicus</i> tür grubu	105
3.4.4. <i>P. venosus</i> tür grubu	108
4. TARTIŞMA	118
4.1. Feneotipik Veriler Işığında Cinsin Evrimi ve Taksonomisi	118
4.1.1. Morfolojik yapılarda biçimsel ve metrik farklılaşma	118
4.1.2. Erkek çağrı sesinin evrimi	123
4.2. <i>Psorodonotus</i> Türlerinin Genetik Yapısı, Filogenisi ve Filocoğrafyası	125
4.2.1. Genetik yapı	125
4.2.2. Filogeni	128
4.2.3. Filocoğrafya	132
4.2.3.1. <i>P. caucasicus</i> soyhatının istatistiksel filocoğrafyası	134
4.2.4. Popülasyonların tarihsel demografisi	136
5. SONUÇ	141
6. KAYNAKLAR	145
ÖZGEÇMİŞ	

SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ

Simgeler

α	anlam seviyesi
β	Regresyon Parametresi
Γ	Gamma
π	pi
θ	Teta
τ	Tau
$^{\circ}\text{C}$	Santigrat derece
A	Adenin
C	Sitozin
D	Tajima test istatistik değeri
db	Desibel
Hz	Hertz
G	Guanin
n	dizi sayısı veya örnek sayısı
N	Populasyon sayısı
m	Metre
mA	Miliamper
mg	Miligram
ml	Mililitre
mM	Milimolar
ms	Milisaniye
mv	Milivolt
μl	Mikrolitre
nM	Nanomol
ng	Nanogram
Pmol	Pikomol
pH	Potens Hidrojen
R	Adenin veya sitozin
r	Regresyon katsayısı
rpm	Revolutions per minute
T	Timin
W/V	Ağırlık/Hacim
W	Guanin veya sitozin
~	Yaklaşık

Kısaltmalar

ABC	Approximate Bayesian computation
ABD	Anabilim Dalı
Adj- r^2	Adjusted r square
AFA	Ayırma Fonksiyonu Analizi
AFMG	Arka femur genişliği
AFU	Arka femur uzunluğu
AIC	Akaike Information Criterion
ANOVA	Analysis of Variance
AMOVA	Analysis of Molecular Variance

AUZM	Akdeniz Üniversitesi Zooloji Müzesi
bç	Baz çifti
BEAST	Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees
BEAUti	Bayesian Evolutionary Analysis Utility
BF	Bayesian filogenetik analizi
BI	Bayesian Inference
BIC	Bayesian or also Schwarz information criterion
BMNH	British Museum of Natural History
Byö	Bin yıl önce
CI	Consistency index
COI	Stokrom oksidaz alt ünite I
CVA	Canonical Variance Analysis
Cp	Mallow's Cp
dNTP	Deoksiribonükleotit Trifosfat
dH ₂ O	Distile su
DAF	Doğu Anadolu Fayı
DFA	Discriminant Function Analysis
DNA	Deoksiribo Nükleik Asit
EDTA	Etilen Diamin Tetra Asetik asit
EtBr	Etidyum Bromid
F	F testi
F _{ST}	Fiksasyon indeksi
F81	Felsenstein 1981
<i>g</i>	growth parameter
GB	Güney batı
GCG	Gellasiyan-Calabriyan Geçişi
GPS	Global Positioning System
GMRF	Gaussian Markov Random Fields
GTR	General Time Reversible
<i>h</i>	Haplotip çeşitliliği
HCl	Hydrochloric acid
HIV	Human Immunodeficiency Virus
Hf	Haplotip frekansı
HKY	Hasegawa, Kishino and Yano
hLRT	Hierarchical Likelihood Ratio Test
HPD	High Posterior Density
Hri	Harpending'in 'raggedness' indeksi
HUBM	Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü Müzesi
H1N1	Influenza A
I	Proportion of Invariable Sites
JC69	Jukes & Counter 1969
K	Populasyon başına haplotip sayısı
KAF	Kuzey Anadolu Fayı
KD	Kuzey doğu
KVA	Kanonik Varyans Analizi
K80	Kimura 1980
LTT	Lineage through time plots
lnL	log-likelihood

MCMC	Markov Chain Monte Carlo
MCMCMC	Meproplis Coupled Markov Chain Monte Carlo
MO	Maksimum Olasılık
MP	Maksimum Parsimoni
min	Minimum
MgCl ₂	Magnezyum Klorür
MUD	Mahalanobis uzaklık değeri
Myö	Milyon yıl önce
NCPA	Nested Clade Phylogeographical Analysis
NaCl	Sodyum Klorür
N _{ef}	Efektif popülasyon büyüklüğü (dişi)
NJ	Neighbor Joining
NNI	Nearest Neighbor Interchange
ort	Ortalama
OSF	Orthoptera species file
Ovp	Ovipozitor
P	Olasılık Seviyesi
PAUP	Pylogenetic Analysis Using Parsimony Program
PCA	Principal Component Analysis
PLS	Partial least square
PZR	Polimeraz Zincir Reaksiyonu
rDNA	Ribozomal DNA
R	Ratio
RC	Rescaled Consistency index
RI	Retention index
RTFRA	Resistant-fit superimposition
S	Polimorfik baz sayısı
sd _h	Hatanın serbestlik derecesi
sd _M	Modelin serbestlik derecesi
sd _p	Popülasyonun serbestlik derecesi
SDS	Ses diş sayısı
SSD	Sum of Squared Deviations
ti	Transisyon
TBE	Trise-Borat EDTA
TBR	Tree Bisection-Reconnection
TPS	Thin plate spline
Tris	Tris(hydroxymethyl)aminomethane, Trometamol
TrN	Tamura Nei 1993
Tris-Base	Tris (hidroksimetil) Aminometan-Hidrojen Klorür
tv	Transversiyon
UPGMA	Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean
UV	Ultra Viole
YBH	Yaklaşık Bayesian Hesaplaması

Çalışılan popülasyonlar için kısaltmalar

AgrT	Ağrı Taşlıçay
Antleb	Antalya, İmecik
ArdCm	Ardahan, Çamgeçidi

ArdCs	Ardahan, ıldır, <i>P. specularis</i>
ArdCv	Ardahan, ıldır, <i>P. venosus</i>
ArdGs	Ardahan, Gle yolu, <i>P. specularis</i>
ArdGv	Ardahan, Gle, <i>P. venosus</i>
ArdH	Ardahan, Hanak
ArdP	Ardahan, Posof, Ilgar Geidi
ArdY	Ardahan, Yalnızçam
ArtS	Artvin, ŐavŐat
BitS	Bitlis, Sphan dađı, <i>P. suphani</i>
BybS	Bayburt, Sođanlı
ErmYc	Erzurum, Yayla geidi, <i>P. caucasicus</i>
ErmYr	Erzurum, Yayla geidi, <i>P. rugulosus</i>
ErzH	Erzurum, Hınıs
GrsAr	Giresun, AvŐar yaylası
GrsT	Giresun, Tamdere, <i>P. giresun</i>
GrTe	Giresun, Tamdere, <i>P. caucasicus</i>
HakY	Hakkari, Yksekova
KrsKc	Kars, Kađızman, <i>P. caucasicus</i>
KrsKv	Kars, Kađızman, <i>P. venosus</i>
MnsG	Manisa, Grdes, <i>P. anatolicus</i>
RzCsg	Rize, İkidere, Cimil, <i>P. soganli</i>
RzEd	Rize, amlıhemŐin, Elevit, <i>P. davisii</i>
RzEsg	Rize, amlıhemŐin, Elevit, <i>P. soganli</i>
RzOd	Rize, İkidere, Ovit Dađı, <i>P. davisii</i>
RzOsg	Rize, İkidere, Ovit Dađı, <i>P. soganli</i>
SivK	Sivas, Ksadađ
TrbZ	Trabzon, Zigana
VanT	Van, Tendrek geidi

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 1.1. <i>Psorodonotus</i> türlerine ait dişi ve erkek bireyler a) <i>P. hakkari</i> ve b) <i>P. tendurek</i>	3
Şekil 1.2. <i>Psorodonotus</i> türlerine ait dişi ve erkek bireyler a) <i>P. rugulosus</i> ve b) <i>P. venosus</i>	4
Şekil 1.3. Pozisyon, boyut ve yönelimden kaynaklı farklılıkların şekilden uzaklaştırılması. a) iki orijinal yapı, b) konumdan kaynaklanan farklılık kaldırıldıktan sonra, c) boyut kaynaklı farklılık kaldırıldıktan sonra, d) yönelimden kaynaklı farklılık kaldırıldıktan sonra yalnızca şekiller arası farklılık kalmaktadır (Zelditch vd 2004)	7
Şekil 1.4. Merkezi büyüklük değerinin hesaplanmasının gösterimi. Burada merkez büyüklüğü L1, L2 ve L3 segmentlerinin kareleri toplamının kareköküne eşittir (Zelditch vd 2004)	7
Şekil 1.5. Hipotetik genoloji ve buna bağlı olarak oluşturulan filogeniler; a) popülasyon büyüklüğü sabit, b) popülasyonda üssel bir büyüme görüldüğünde, c) popülasyonda üssel bir daralma görüldüğünde. Tüm durumlarda popülasyon büyüklüğü eşit (N=15) ve her bir popülasyondan 5 dizi (A-E, F-J ve K-O) örneklenmiştir. Ağaç topolojilerindeki farklılık sadece popülasyon dinamiklerinden kaynaklanmaktadır (Emerson vd 2001)	18
Şekil 1.6. Kafkaslar ve yakın coğrafyanın fiziki coğrafyası (Adamia vd 2010)	26
Şekil 1.7. Anadolu ve yakın coğrafyanın neotektonik evrimi a) 95-75 Myö, b) 75-65 Myö, c) 65-40Myö, d) 35 Myö, e) 13-6Myö ve f) <5Myö (Dilek vd 2013)	30
Şekil 1.8. Kafkaslar ve yakın coğrafyasındaki volkanik alanlar (Dilek vd 2010)	32
Şekil 2.1. <i>Psorodonotus</i> bireylerinin geometrik morfometri analizleri için seçilen yapıları ve nirengi noktaları a) erkek pronotumu, b) sersi, c) ovipozitor	38
Şekil 2.2. Seslerin incelenmesinde kullanılan terimlerin osilogramlar üzerinde gösterimi	44
Şekil 3.1. <i>Psorodonotus</i> cinsinin tez kapsamında örneklenen popülasyonları (içi beyaz noktalar örneklenemeyen lokaliteleri temsil etmektedir).....	52

Şekil 3.2. Türlerle ait erkek bireylerin AFU/AFMG oranlarına uygulanan Tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik (AFU: Arka femur uzunluğu, AFMG: Arka femur maksimum genişliği)	54
Şekil 3.3. Türlerle ait erkek bireylerden sayılan ses diş sayılarına uygulanan Tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik	55
Şekil 3.4. Türlerle ait diş bireylerin AFU/AFMG oranlarına uygulanan Tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik (AFU: Arka femur uzunluğu, AFMG: Arka femur maksimum genişliği)	57
Şekil 3.5. <i>Psorodonotus</i> cinsinin 12 türüne ait 38 popülasyondan elde edilen erkek pronotumuna ait 568 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu	58
Şekil 3.6. Erkek pronotum merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği	60
Şekil 3.7. <i>Psorodonotus</i> cinsinin 11 türüne ait 31 popülasyondan elde edilen diş pronotumuna ait 348 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu	61
Şekil 3.8. Diş pronotum merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği	63
Şekil 3.9. <i>Psorodonotus</i> cinsinin 12 türüne ait 35 popülasyondan elde edilen erkek sersisine ait 713 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu	66
Şekil 3.10. <i>P. ebneri</i> , <i>P. caucasicus</i> , <i>P. rugulosus</i> , <i>P. tendurek</i> ve <i>P. hakkari</i> türlerinin 16 popülasyonundan elde edilen 270 sersis fotoğrafı ile gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu	68
Şekil 3.11. Erkek sersilerin merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği	69
Şekil 3.12. <i>Psorodonotus</i> cinsinin 11 türüne ait 28 popülasyondan elde edilen erkek pronotumuna ait 300 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu	70
Şekil 3.13. Diş ovipozitörlerinin merkezi büyüklük değerleri bakımından türler arası farklılık grafiği	72
Şekil 3.14. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek çağrı seslerini temsil eden osilogramlar (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı); a) <i>P. rugulosus</i> , b) <i>P. tendurek</i> , c) <i>P. venosus</i>	73

Şekil 3.15. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek çağrı seslerini temsil eden osilogramlar (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı) a) <i>P. davisii</i> , b) <i>P. specularis</i> , c) <i>P. soganli</i>	74
Şekil 3.16. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek çağrı seslerini temsil eden osilogramlar (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı) a) <i>P. giresun</i> , b) <i>P. ebneri</i> , c) <i>P. caucasicus</i>	76
Şekil 3.17. Erkek çağrı seslerine ait hece süresi bakımından <i>Psorodonotus</i> cinsinin türleri arasındaki farklılık grafiği	77
Şekil 3.18. <i>Psorodonotus</i> cinsinin Anadolu’da yayılış gösteren taksonlarından elde edilen COI geni içerisindeki varyasyon durumu	79
Şekil 3.19. <i>Psorodonotus</i> cinsinin COI geni ile MP analizi sonucu oluşturulmuş 15407 eş derecede parsimonik katı uyum ağcı (Her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi (Bkz. Çizelge 3.1) işaret etmektedir)	85
Şekil 3.20. <i>Psorodonotus</i> cinsinin COI geni ile MP 100 tekrarlı seç-bağla analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (Her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi (Bkz. Çizelge 3.1) işaret etmektedir)	86
Şekil 3.21. <i>Psorodonotus</i> cinsinin COI geni ile MO 100 tekrarlı seç-bağla analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (Her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi (Bkz. Çizelge 3.1) işaret etmektedir)	87
Şekil 3.22. <i>Psorodonotus</i> cinsinin COI geni ile BF analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (Her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi (Bkz. Çizelge 3.1) işaret etmektedir)	89
Şekil 3.23. <i>Psorodonotus</i> cinsinin COI geni ile oluşturulan haplotip ağı analizi. İki ana soyhattının ayrılma noktasındaki çizgi Çoruh nehrinin bariyer etkisine işaret etmektedir (Her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi (Bkz. Çizelge 3.1) işaret etmektedir).....	90
Şekil 3.24. <i>Psorodonotus</i> cinsi haplotiplerinin BEAST kronogramı ve jeolojik devirler cetveli	92
Şekil 3.25. Populasyonların zaman içerisindeki demografik değişimlerini gösteren GMRF Skyride grafikleri; a) <i>P. rugulosus</i> , Giresun-Avşar populasyonu, b) <i>P. specularis</i> , Artvin-Şavşat, c) <i>P. specularis</i> , Ardahan-Hanak populasyonu, d) <i>P. venosus</i> Ağrı-Taşlıçay populasyonu	95

Şekil 3.26. <i>P. caucasicus</i> tür grubunun yayılışı için YBH analizi ile sınanmak üzere önerilen 4 ayrı hipotez. Oklar yayılış yönüne, numaralar ise yayılış sırasına işaret etmektedir	98
Şekil 3.27. <i>P. caucasicus</i> tür grubunun yayılışı için önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan Temel bileşenler (principal component) analizi. (büyük sarı dairenin (priorları temsilen) bulunduğu dağılım bölge en fazla destek hipotez simülasyonlarıdır)	99
Şekil 3.28. <i>P. caucasicus</i> tür grubunun yayılışı için I. denemde önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan direkt tahmin ve lojistik regresyon sonuçları. Her iki analizde 1. (kırmızı) ve 2. (yeşil) hipotezleri eşit olasılıkla desteklemiştir	99
Şekil 3.29. <i>P. caucasicus</i> tür grubunun yayılışı için II. denemede önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan direkt tahmin ve lojistik regresyon sonuçları. Her iki analizde 1. (kırmızı) ve 2. (yeşil) hipotezleri eşit olasılıkla desteklemiştir	99
Şekil 3.30. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4 mm); a) <i>P. specularis</i> , b) <i>P. davisii</i> , c) <i>P. giresun</i> , d) <i>P. soganli</i> , e) <i>P. venosus</i> , f) <i>P. rugulosus</i>	111
Şekil 3.31. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4mm); a) <i>P. tendurek</i> , b) <i>P. hakkari</i> , c) <i>P. anatolicus</i> , d) <i>P. ebneri</i> , e) <i>P. salmani</i> , f) <i>P. caucasicus</i>	112
Şekil 3.32. <i>Psorodonotus</i> türlerinde dişi pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4 mm); a) <i>P. specularis</i> , b) <i>P. davisii</i> , c) <i>P. giresun</i> , d) <i>P. soganli</i> , e) <i>P. venosus</i> , f) <i>P. rugulosus</i>	113
Şekil 3.33. <i>Psorodonotus</i> türlerinde dişi pronotumu (a, üstten; b, lateral, ölçek: 4 mm); a) <i>P. tendurek</i> , b) <i>P. hakkari</i> , c) <i>P. ebneri</i> , d) <i>P. salmani</i> , e) <i>P. caucasicus</i>	114
Şekil 3.34. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek tegminası (ölçek: 3 mm); a) <i>P. specularis</i> , b) <i>P. davisii</i> , c) <i>P. giresun</i> , d) <i>P. soganli</i> , e) <i>P. venosus</i> , f) <i>P. rugulosus</i> , g) <i>P. tendurek</i> , h) <i>P. hakkari</i> , ı) <i>P. ebneri</i> , i) <i>P. caucasicus</i>	115
Şekil 3.35. <i>Psorodonotus</i> türlerinde erkek anal tergiti (ölçek: 2 mm); a) <i>P. specularis</i> , b) <i>P. davisii</i> , c) <i>P. giresun</i> , d) <i>P. soganli</i> , e) <i>P. venosus</i> , f) <i>P. rugulosus</i> , g) <i>P. tendurek</i> , h) <i>P. hakkari</i> , ı) <i>P. ebneri</i> , i) <i>P. caucasicus</i>	115

- Şekil 3.36. *Psorodonotus* türlerinde erkek sersisi (ölçek 2 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. anaticus* i) *P. ebneri*, j) *P. salmani*, k) *P. caucasicus* 116
- Şekil 3.37. *Psorodonotus* türlerinde erkek subgenital plakası (ölçek 2.5 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. caucasicus* 116
- Şekil 3.38. *Psorodonotus* türlerinde dişi subgenital plakası (ölçek 2 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. caucasicus* 117
- Şekil 3.39. *Psorodonotus* türlerinde dişi ovipozitörü (ölçek 12.5 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. salmani*, j) *P. caucasicus* 117
- Şekil 3.40. *P. rize* erkek bireyine ait yapılar: a) Pronotum üstten, b) pronotum lateral (ölçek 5 mm), c) tegmina (ölçek 5 mm), d) anal tergit (ölçek 2.5 mm), e) sersisi (ölçek 2.5 mm), f) subgenital plaka (ölçek 2.5 mm) 118
- Şekil 3.41. *P. rize* dişi bireyine ait yapılar: a) Pronotum üstten, b) pronotum lateral (ölçek 5 mm), c) ovipozitor (ölçek 10 mm), d) subgenital plaka (ölçek 2.5 mm) 118
- Şekil 4.1. *P. venosus* tür grubunda gerçekleştiği düşünülen tomurcuklanma ile türleşme modelinin gösterimi 132

ÇİZELGELER DİZİNİ

Çizelge 2.1. Erkek pronotumuna ait nirengi noktaları ve kategorileri	38
Çizelge 2.2. Erkek sersisine ait nirengi noktaları ve kategorileri	39
Çizelge 2.3. Dişi ovipozitörüne ait nirengi noktaları ve kategorileri	40
Çizelge 3.1. <i>Psorodonotus</i> cinsinin tez kapsamında örneklenen populasyonlarına ait lokalite bilgileri	51
Çizelge 3.2. Cinsin erkek ve dişi bireylerden alınan morfolometrik ölçüm değerleri, sayımlar ve Tukey testi sonucu gruplanmalar (üstsimge) (N: Populasyon sayısı, AFU: Arka femur uzunluğu, AFMG: Arka femur maksimum genişliği, SDS: Ses diş sayısı, kutu içi soldan sağa sırasıyla üstte: Ortalama±standart sapma, üst karakter: Tukey teksi sonucu gruplama, altta: Maksimum-minimum değerler ve örneklem sayısı)	53
Çizelge 3.3. Geometrik morfolometrik analizler için çalışılan populasyon ve örnek sayıları (Pro: Pronotum, Ovp: ovipozitör)	56
Çizelge 3.4. Erkek pronotumuna göre <i>Psorodonotus</i> cinsi taksonları arasındaki Mahalanobis uzaklık değerleri (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)	59
Çizelge 3.5. Dişi pronotumuna göre <i>Psorodonotus</i> cinsi taksonları arasındaki Mahalanobis uzaklık değerleri (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı	62
Çizelge 3.6. <i>Psorodonotus</i> cinsinde pronotum şekli ve büyüklüğü bakımından erkek ve dişi bireyler arasında farklılığı gösteren analiz sonuçları (*MUD: Mahalanobis uzaklık değeri, N: örnek sayısı, sd: serbestlik derecesi, T-kare: şekil bakımından ikili karşılaştırma değeri, t-değeri: büyüklük bakımından ikili karşılaştırma değeri)	64
Çizelge 3.7. Erkek sersisine göre <i>Psorodonotus</i> cinsi taksonları arasındaki MUD (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)	67
Çizelge 3.8. Dişi ovipozitörüne göre <i>Psorodonotus</i> cinsi taksonları arasındaki MUD (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)	71
Çizelge 3.9. COI geni bakımından <i>Psorodonotus</i> cinsi populasyonlarına ait genetik çeşitlilik parametreleri	78

Çizelge 3.10. <i>Psorodonotus</i> cinsi populasyonların ait COI geni haplotipleri, frekansları ve populasyonlar arası paylaşım durumları (Hf: haplotip frekansı)	80
Çizelge 3.11. <i>P. caucasicus</i> populasyonları arası ikili- F_{ST} değerleri [Model: TrN+I (0,7640) *P<0,001].....	83
Çizelge 3.12. <i>P. venosus</i> populasyonları arası ikili- F_{ST} değerleri [Model: TvM + I (0,4440) + G (0,3060)]	83
Çizelge 3.13. <i>Psorodonotus</i> cinsinin 17 populasyonuna ait demografik parametreler (Pop: populasyon, n: dizi sayısı, g: growth parameretsi, SSD: The sum of squared differences, Hri: Harpendin's Raggedness index) (*P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001)	93

1. GİRİŞ

Pratik ve dolaysız kullanılabilirliği nedeniyle morfoloji Aristo'dan beri canlıların sınıflandırılmasında tüm taksonomistler tarafından yaygın olarak kullanılmıştır. Bu nedendir ki tipolojik tür kavramı geçmişten günümüze yaygın olarak referans alınmıştır. Günümüzde bile hemen tüm canlı gruplarının sınıflandırılması esas olarak morfolojiye dayalıdır. Ancak morfolojik karakterlerin değerlendirilmesinin subjektif oluşu çoğu zaman taksonomik kararları da subjektif kılabilmektedir. Nümerik - fenetik yaklaşım taksonomik subjektifliğe bir çözüm olarak kantitatif morfoloji kullanımını önermiştir. Nümerik - fenetiğin öncüleri, taksonların belirli kantitatif fenotipik benzerlikler temelinde, tanımlamanın olası olduğunu, bunun da en küçük homojen küme ya da birbirlerine en çok benzeyen organizma setleri yoluyla yapılabileceğini önermişlerdir (Sneath ve Sokal 1973). Bu yaklaşım bir dönem sistematik alanında yaygın ilgi görmüş ve morfolojik karakterlerin ölçüm ve sayımına dayalı olarak istatistiksel yöntemlerle taksonların sınırları belirlenmeye çalışılmıştır.

Tipolojik tür tanımı türlerin doğada birbirlerinden bağımsız olarak oluştukları ve zaman içerisinde statik bir yapı sergilediklerini savunur (Başibüyük ve Çıplak 1997, de Queiroz 1998). Ancak, 18. yüzyılda Buffon ve 19. yüzyılda Lamarck, Darwin ve Wallace'ın katkıları ile evrim kuramının gelişimi türlerin sabit olmadıkları ve zaman içerisinde biriktirdikleri farklılıklar yoluyla birbirlerinden türedikleri fikrini doğurmuştur (Darwin 1859). Darwin'in sınıflandırma hiyerarşisinin filogenetik ilişkiler temelinde oluşturulması gerektiği görüşü 20. yüzyılın başından itibaren çağdaş sistematikçiler tarafından kabul göremeye başlamıştır (Darwin 1859, Mayr 1996, de Queiroz 1998, 2005). Alman entomolog W. Hennig (1966) ilk defa canlıları doğal olana en yakın şekilde sınıflandırmak için metodolojik bir yaklaşım geliştirmiştir. Hennig, gerçek bir sınıflandırmanın ortak atadan kalıtılan ve paylaşılan apomorfik homologiler yoluyla mümkün olacağını savunmuştur.

Kendi benzerlerini oluşturma canlıların temel bir özelliğidir ve bu yolla genetik materyalin çoğaltılması ve sonraki nesillere aktarılması sağlanır. Başka bir deyişle bir soyhatının herhangi bir zaman diliminden alınan bir kesitindeki birey, kendinden önceki nesillerin birikimli genetik mirasına sahip olarak, onları da temsil edebilmektedir (Hennig 1966, Fitzhugh 2005, Avise 2009). Bu durum aynı zamanda bireyi uzamsal - zamansal süreçte türe, türü de diğer soyhatlarına bağlayan tek yoldur. Hennig bireyleri türlere, türleri de birbirine bağlamada kullanılabilecek araçların nesiller boyu kalıtılan bu miras olduğuna işaret etmiştir. Bu nedenle kladistikçiler nümerik - fenetiğin aksine türleri belirlemede karakter seçiminin önemli olduğuna ve ancak son ortak atadan alınan mirasın bu ilişkileri belirlemeyi olası kıldığına vurgu yaparlar.

Morfoloji her zaman takson çeşitliliğini saptamada kullanışlı bilgiler sağlayamayabilir. Morfolojik fenotipin kalıtsal varyasyon + çevresel varyasyonun sonucu olması, doğası gereği sayısallaştırılmaya her zaman uygun olmaması, her bir karakterin oluşumundaki kalıtsal süreçlerin bilinmemesi, birçok takson için oldukça kullanışsız olması ve her bir takson için varyasyon sınırlarının saptanmasının zor olması morfoloji temelli taksonomik kararlarda subjektifliğe ve hatalara yol açabilmektedir. Moleküler biyoloji alanında meydana gelen gelişmeler biyolojinin tüm alanlarında olduğu gibi sistematik ve taksonomi çalışmalarını da etkilemiştir. Filogenetik bu açıdan son 20 - 30 yılda dikkat çekici bir ivme kazanmıştır. Evrimsel süreçte DNA dizilerine

işlenmiş secere (genolojik) ilişkinin istatistiksel analizler yoluyla çözümlenip bireylerin, populasyonların, türlerin ve de daha üst taksonların birbirleriyle olan akrabalık ilişkilerinin belirlenmesi filogenetik yaklaşımlarla olası olmaya başlamıştır (Cruickshank 2002, Zhang vd 2003). Özünde bu çaba aynı zamanda canlılığın çeşitlenme mekanizması olan türleşme süreçlerini de anlamaya olanak sağlamaktadır. Filogenetik yaklaşım, filogenetik özgünlüğü olan monofiletik soyhatlarının tür olarak tanımlanması gerektiğini, böylesi soyhatların bağımsız evrimsel birimler olduklarına vurgu yapar (Avice 2000, Nei ve Kumar 2000, De Queiroz 2007). Kladistiğin aksine parafiletikliği ve polifiletikliği doğanın bir çeşitliliği olarak gören filogenetik konsept, doğada yaygın olarak rastlanılan hibritleşme veya gen katma (introgression) sonucu oluşan retikülatlık durumlarını anlamada ve yorumlamada oldukça kullanışlı bir yaklaşımdır (Avice ve Wollenberg 1997, Mallet 2007, Avice 2009).

Biyoeçitlilik araştırmalarında tür temel birimdir ve tür olarak adlandırılan canlı birliklerinin sınırlarının nasıl çizileceği halen sıcak bir tartışma konusudur (de Queiroz 1998, 2005, 2007, Templeton 1998a). Güncel literatürde 20'den fazla tür kavramı ile karşılaşılır (de Queiroz 2007). Bu tür tanımlarının her biri tür taksonunun belirli bir özelliğini öne çıkaran kriterler temelinde tanımlar. Yaygın olarak vurgu yapılan özellikler: i) Türü oluşturan bireylerin bir üreme birliği olması, ii) üreme bakımından diğer benzer birimlerden izole olması veya bir üreme sistemine sahip olması, iii) minimal bir ekolojik zonu paylaşması, iv) bağımsız bir evrimsel birim olması, v) apomorfik karakterlerle ya da kapsamlı gen ağaçları ile tanımlanabilen özgün bir filogenetik soy hattı olması, vi) gen ağaçlarında kaynaşan genetik küme ya da yeterli fenotipik benzerlikle tanımlanabilen ve ayırt edilebilen bir fenetik küme oluşturmaları olarak sayılabilir. Tür taksonuna atfedilen bu özelliklerin hangisinin öncelikli olduğu veya hangisinin referans alınacağı tartışmaları sürse de, günümüzde kabul görmeye başlayan yaklaşım bunların tümünün bir kombinasyonudur. De Queiroz (2007) tarafından önerilen *birleşik tür kavramı (unified species concept)* türlerin tanımlanmasında çok sayıda farklı kaynaktan elde edilen bilgileri kullanarak tür sınırlarının çizilmesi gerektiğinin altını çizer. Türü filogenetik özgünlüğü olan bir soyhattı olarak kabul eden bu yaklaşım için, tür için monofiletiklik bir sıfır hipotezdir (de Queiroz 1998, 2007). Birleşik tür konsepti tür sınırlarının objektif ve doğru bir şekilde çizilebilmesi için aday tür/türlerin birincil tür hipotezi olan filogenetik özgünlüğü (monofiletiklik) karşıladıktan sonra, ikincil tür hipotezleri (morfolojik, ekolojik, etolojik vb. veriler) ile sınanması gerektiğini söyler (de Queiroz 2007).

Tez çalışması kapsamında *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae, Platycleidini) cinsinin çalışılması planlanmıştır (Şekil 1.1, 1.2). *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae) cinsi Brunner von Wattenwyl (Brunner, 1861) tarafından tanımlanmıştır. Farklı cinsler olarak tanımlanan ilk iki tür *Peltastes venosus* (Fischer de Waldheim 1839) ve *Pterolepis fieberi* (Fridvaldsky 1853) Carolus Brunner tarafından tanımlanan *Psorodonotus pancici* Brunner, 1861 ile bu cins içerisine yerleştirilerek sinonim yapılmıştır (Fieber 1853). Daha sonrasında tanımlanan *Peltastes specularis*, *Peltastes hastatus* (Fischer de Waldheim, 1839) ve *Pterolepis caucasica* (Fischer de Waldheim, 1846) gibi türler cins içerisine aktarılmıştır (Caudell 1908, Ebner 1923). Sonrasında Stshelkanovtzev 1914 *P. venosus brunneri* alt türünü yine *P. venosus* türü içinde tanımlamıştır. Cinsin ilk revizyonu Ebner (1923) tarafından yapılmıştır. Fakat cinse ait kapsamlı revizyon Ramme (1951) tarafından “superrevision” olarak

adlandırılan çalışması ile yapılmıştır. Ramme'nin (1951) çalışmasında cinse ait 9 tür yayılışlarına göre gruplandırılmıştır: *P. specularis* (Fischer de Waldheim, 1839), *P. specularis inermis* Ramme 1951, *P. inflatus* Uvarov 1912, *P. venosus* (Fischer de Waldheim, 1839), *P. brunneri* Stshelkanovtzev 1914, *P. caucasicus* (Fischer de Waldheim, 1846) Kafkasya türleri ve *P. fieberi* (Fieber 1853), *P. macedonicus* Ramme 1931 ve *P. illyricus* Ebner 1923 Balkan türleri olarak listelenmiştir. Karabağ (1952, 1956) Anadolu'dan cinse ait üç yeni tür tanımlanmıştır: *P. anatolicus*, *P. ebneri* ve *P. rugulosus*. Sovyet araştırmacı Stolyarov (1983) cinsin Kafkaslarda yayılış gösteren türlerine yönelik çalışmasında *P. venosus*'a ait iki yeni alt tür tanımlamıştır: *P. venosus cryptus* ve *P. venosus zangezuri*. Yakın zamanda Türkiye'den cinse ait yedi yeni tür tanımlamıştır: *P. soganli* Ünal 2013, *P. salmani* Ünal 2013, *P. tendurek* Kaya vd 2013b, *P. hakkari* Kaya vd 2013b ve *P. suphani* Taylan vd 2014, *P. giresun* ve *P. rize* Kaya vd 2014. Orthoptera species file (OSF, Eades vd 2014) *Psorodonotus* cinsinin mevcut haliyle 13 türünü listelemektedir. Bunlardan üçü (*P. venosus*, *P. specularis* ve *P. fieberi*) politipik türlerdir.

Bu çalışmada cinsin taksonomisinin bileşik tür konsepti temelinde farklı karakter kaynaklarını kullanarak sınılanması amaçlanmıştır. Çalışmada filogenetik olarak bağımsız evrimsel eğilimleri olan birimleri saptamak ve farklı populasyonlar arası gen alış - verisi olup olmadığını belirlemek için genetik veriler, tür olarak tanımlanmış birimlerin ayırt edilebilir fenotipik birimler oluşturup oluşturmadıklarını belirlemek için genetik verilere ek olarak morfolojik ve davranışsal veriler, tanımlanan her bir cins için taksonun üreme bakımından izole olup olmadıklarını belirlemek için eşey haberleşme sinyalleri ve hem tür bazında hem de tür grupları bazında ekolojik tercihlerini saptamak için yayılış örüntülerinden yararlanılması amaçlanmıştır. Kullanılan tüm bu karakter kaynakları nitel olarak değerlendirmek yerine uygun istatistiksel yaklaşımlar uygulanarak nicel saptamalar yapılması hedeflenmiştir.



Şekil 1.1. *Psorodonotus* türlerine ait erkek (sol) ve dişi (sağ) bireyler a) *P. hakkari* ve b) *P. tendurek*



Şekil 1.2. *Psorodonotus* türlerine ait erkek (sol) ve dişi (sağ) bireyler a) *P. rugulosus* ve b) *P. venosus*

1.1. Biyoçeşitlilik Çalışmalarında Fenotip

1.1.1. Morfoloji ve taksonomi

Tür seviyesindeki taksonomik çalışmalar sıklıkla taksonların morfolojik tanımlamalarını içermektedir. Geleneksel tür tanımları karakterlerin nicel doğasına bakmaksızın nitel karşılaştırmalar şeklindedir. Bu taksonomik yaklaşımlarda taksonlar çoğunlukla yapıların şekillerinin tanımlanması yoluyla oluşturulmaktadır. Taksonomik çalışmalarda nicel ve çok değişkenli istatistiksel yöntemler 1960'lerden itibaren kullanılmaya başlanmıştır (Sokal ve Rohlf 1973). Şekil varyasyonunu ortaya koymak için geleneksel olarak iki nokta arası uzaklık, genişlik, derinlik ölçüleri ve açı değerleri kullanılmıştır. Ancak bu nitelikte ölçümler yapının şeklini açıklamada yetersiz kalmaktadır (Monterio vd 2002). Yapının şekli doğrusal değil veya değişken ise geleneksel morfometrik analizler yetersiz kalmakta ya da uygulanamamaktadır. Bunun yanında allometri ve tekrarlı ölçümlerin yarattığı yanılsamalar özellikle doğrusal metrik yaklaşımlar için problemler yaratmış ve eleştirilere neden olmuştur (Zelditch vd 2004, Mutanen ve Pretorius 2007).

Geometrik morfometrinin ortaya çıkışı geometri, istatistik ve biyolojiyi birlikte ele almayı başaran D'Arcy Thompson'a (1917) kadar uzanmaktadır. Thompson'a göre biyolojik yapılarıdaki biçim değişimlerinin "Kartezyen transformasyonları" şeklinde matematiksel olarak modellenebilmesi ve tanımlanması mümkündür (Bookstein 1991). Kendall (1981) ve diğer istatistikçiler 1980'li yılların başında, çok değişkenli istatistiksel yöntemler yoluyla biyolojik biçimlerin görüntülerinin elde edilmesi ve analizine olanak sağlayan istatistiksel bir teori geliştirmiş ve bunu "geometrik morfometri" olarak adlandırmışlardır. Taksonlara ait karakterlerin analitik boyutta

kartezyen koordinatları (2 boyutlu x ve y, 3 boyutlu x, y ve z) alınarak şekilsel farklılıklarının analizini sağlayan geometrik morfometri, geleneksel yöntemlerin doğası gereği var olan dezavantajları ortadan kaldırmıştır (Rohlf 1996, Richtsmeier vd 2002, Adams vd 2004). Geometrik morfometri bir taksondaki herhangi bir karakter durumunu, boyuttan ayırarak incelemeye olanak verir. Geliştirilen bu yeni veri tipi klasik morfometrik çalışmalara göre istatistiksel analizlere daha yatkındır (Slice 2007, Slice vd 2011). Geleneksel morfometrik veriler bir şekle ait uzunluk, derinlik ve genişlikle ilgili bilgiler içerir, fakat şeklin kendisi hakkında bilgi sağlamaz. Oysa koordinat sistemine dayalı morfometrik analizler şeklin kendisi üzerinden oldukça karmaşık biyolojik analizlerin ve yorumların yapılmasına olanak sağlar.

Şekil analizi birçok biyolojik çalışmada işlevsel bir rol oynamaktadır. Biyolojik süreçlerin birçoğu (hastalıklar, deformasyonlar, ontogenetik gelişmeler, lokal coğrafik faktörlere bağlı adaptasyonlar veya yapı çeşitlenmeleri) bireyler veya onların yapılarında şekilsel farklılıklara yol açabilirler. Bir başka deyişle şekilsel farklılıklar coğrafik lokalitenin özelliğini, gelişimsel basamakları, genetik etkileri ve çevresel etkileri vb. yansıtabilir. Şekilsel farklılıklar aynı yapıların farklı fonksiyonel işlevleri sergilemesine de neden olabilir. Bunlar aynı/farklı seçim baskısının, farklı gelişim süreçlerinin veya morfogenezin sonucu oluşabilir. Şekil analizi bu bakımdan varyasyonun ve morfolojik değişimin farklı nedenlerinin anlaşılmasına da yardımcı olan bir yaklaşımdır (Zelditch vd 2004). Mutasyonlar genetik varyasyonun temel kaynağıdır ve bir kez bu varyasyonlar fenotipte ifade edilir olduğunda seçim, sürüklenme ve göç gibi evrimsel güçler popülasyonları şekillendirmek üzere devreye girer. Bu bakımdan doğal seçim morfolojik yapılar üzerinden işler ve popülasyonlardaki evrimsel değişimleri ve yönünü yalnızca alel frekanslarındaki değişimlerden saptamak yeterli değildir (Ohta 1992). Bu nedenle günümüzde taksonların filogenisini çözümlemeye, karakter evriminde, ekolojik faktörlerin etkisini ve eşeysel dimorfizime bağlı seçilimi belirlemede genetik belirteçlerin yanı sıra geometrik morfometriden yararlanılması yaygın bir yaklaşım haline gelmiştir (Giri ve de Paggi 2006, Monet vd 2006, Villemant vd 2007, Taylor vd 2009, Crews 2009, Stewart ve Albertson 2010).

Geometrik morfometride yapıların, analitik boyuttaki kartezyen koordinatlarını temsilen nirengi noktaları (landmarklar: Fotoğraf düzleminde yapılar üzerindeki noktaların x ve y koordinat düzlemine göre değerleri) kullanılır. Nirengi noktaları biyolojik yapıları biçim ve büyüklük açısından özetlemeye yarayan ve her yapıda aynı ismi alan tanımlayıcı veya homolog noktalar. Bookstein (1991) alan belirteçlerini Tip 1, Tip 2 ve Tip 3 olmak üzere üç kategoride sınıflandırmıştır. Tip 1 alan belirteçleri şekillerdeki homolog noktalar, Tip 2 problematik ve Tip 3 ise hiçbir zaman alan nirengisi olarak dikkate alınmaz. Bu sınıflandırma birbiriyle ilişkili iki durum temelinde ortaya çıkar. Birincisi nirengi noktaları lokal olarak tanımlanır ve tanımlandığı pozisyonlar onların sınıflanma derecesini belirtir. Diğer tipi ise epigenetiktir. Tip 1 nirengi noktaları özellikle belirli homolojik yapıları temsil ederken, Tip 2'ler daha çok yapıların uçlarını, sonlarını ya da kaynaşma yerlerini (sture), Tip 3'ler ise eğimleri, ekstremite çevresini vb. noktaları temsil eder. Tip 1 nirengi noktaları yapıdaki homolojik karakterler olarak kabul edilen güvenilir belirteçlerdir (Bookstein 1991, Rohlf, 1996).

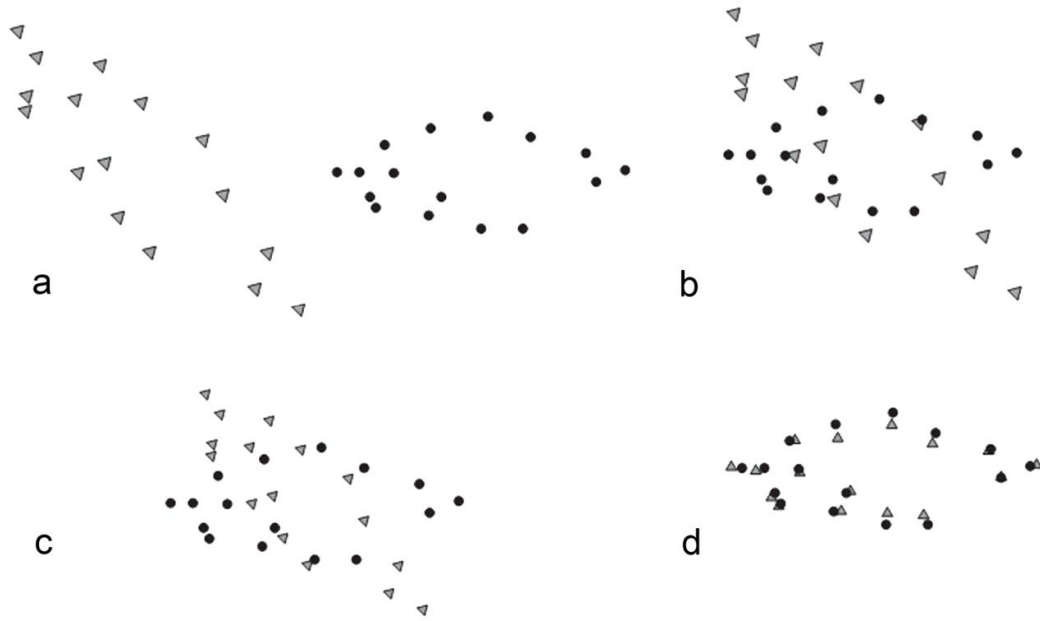
Nirengi noktaları temelli morfometride homoloji konsepti yukarıda da bahsedildiği gibi önemli bir rol oynamaktadır. Kategorik olarak tanımlanmış üç tip

nirengi noktası vardır ve gerçek nirengi noktaları orijinal homolojik noktalardır. Bu açıdan biyolojik çalışmalarda da kullanılması önerilen en iyi nirengi noktaları evrimsel olarak önemli homolojik noktaları temsil edenlerdir (Zelditch vd 2004). Her ne kadar geleneksel morfometrik çalışmalar da homolojilerle ilgili olsa da, seçilen ölçümler ya homolojilerle ilgili değildir ya da onları yeterince yansıtamamaktadır. Fakat hem matematiksel hem de biyolojik nedenlerden dolayı homoloji konsepti nirengi noktalarının seçiminde olağanüstü bir öneme sahiptir. Homoloji evrimsel anlamda biyologlar için geometrik anlamda ise matematikçiler için önemli bir kavramdır. Biyolog sıklıkla homolojiyi evrimsel akrabalığı yansıtan organizmal parça ya da bir karakter olarak tanımlarken, bir matematikçi için homoloji düzlem üzerindeki temsili bir noktadır (Zelditch vd 2004). Homolojilerin matematiksel ve biyolojik önemini anlayabilmek için hem matematiksel hem de biyolojik bir arka plana ihtiyaç vardır. Çünkü matematiksel argümanlar biyolojik olanları beslerler: Matematiksel olarak biyolojik bir değişimin bir deformasyon gibi açıklanabilmesi düzlemdeki bir noktalar setinin diğer bir noktalar setine olan konumu ile ilişkilendirilerek anlaşılabilir. Düzlemdeki değişimin doğru bir şekilde ortaya konulabilmesinde “temsilci noktaların” aynı ada sahip birden fazla nirengi noktası tarafından temsil edilebilmesi gerekir. Matematiksel çerçevede homoloji hakkında düşünüldüğünde homoloji: Örneklenmiş temsili noktalar ile örneklenmemiş noktalar arasında uzanan bir deformasyondur. Böylece matematiksel analizler nirengi noktaları arasındaki değişim bilgisini kullanarak şekilsel değişimini ortaya koyabilirler (Bookstein 1991).

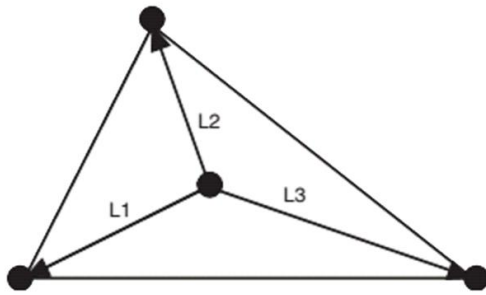
Hangi yapının çalışılacağına karar verdikten sonra en önemli husus yapıyı temsil edebilecek yeterli nirengi noktası bulmaktır. Nirengi noktalarının tutarlı bir şekilde belirlenmesi ve yerleştirilmesi analiz için oldukça önemlidir. Bu nedenle nirengi noktaları belirlenirken üzerinde iyi düşünmek ve hazırlıklar yapmak gerekir (Schutz 2007). Nirengi noktaları araştırmacının neyi görmek ve araştırmak istediğine göre değişirler. Ancak yeterli sayıda örneklem ve nirengi noktaları kullanılması halinde, oluşabilecek farklılıklar anlamlı hale gelmektedir. Şekillerin analizi eşleşen tüm alan belirteçleri arasındaki karşılaştırmalarla olasıdır. Analiz nirengi noktalarının tek tek ve ayrı ayrı kullanımı ile gerçekleştirilmez. Çünkü tek bir nirengi noktası şeklin tanımlanmasında yetersiz kalır ve bu nedenle analizler nirengi noktaları setleriyle gerçekleştirilmelidir (Zelditch vd 2004). Yani 16 nirengi noktalı bir veri setinde 32 koordinat noktası nedeniyle 32 değişken var denilemez. Çünkü tümü birlikte yalnızca bir biçimi yansıtır. Geometrik morfometride yapı, nirengi noktaları ile oluşturulan koordinatlar setidir. Analizin önemli bir teoremi olan Kendall prensipleri (Kendall's implications) eğer şekiller arasındaki konum, boyut ve yönelim farklılıkları kaldırılırsa geriye sadece şekiller arası farklılıklar kalır der (Şekil 1.3). Böylece alan belirteçleri her bir yapı üzerindeki noktalar kümesi olarak yapının populasyon içi veya populasyonlar arası karşılaştırılmasına olanak sağlar. Başka bir ifade ile nirengi noktaları neyi temsil ediyorsa bizim onları karşılaştırdığımızdır.

Yapının şekilsel farklılıklarının analizinde sadece hizalama sonrası (Bkz. Şekil 1.3d) en son konfigürasyonun koordinat sistemi kullanılır. Fakat şeklin geometrik boyutunu hesaplamadan önce biçimin merkezini belirlemeye ihtiyacımız vardır ve bu da her bir nirengi noktası ile merkez arasındaki uzaklıktan hesaplanır (Şekil 1.4). Her bir nirengi noktasının merkeze olan uzaklığının kareleri toplamından elde edilen toplamın karekökü, şekle ait merkez büyüklüğünü (centroid size) verir. Her bir şeklin merkezleri

hesaplandıktan sonra şekiller bu merkezlerinden üst üste yerleştirme (superimposition) ile hizalanır. Bu yolla nirengi noktalarından biçime ait bilgi elde edilir. Kendall (1977) şekli “bir objeden konum, ölçek ve yönelim farklılıkları uzaklaştırıldıktan sonra geriye kalan geometrik tüm bilgi” olarak tanımlamıştır. Bu tanımlama mantıksal olarak kabul edilebilir ve matematiksel olarak da kullanışlıdır. Bir objenin bir yerden başka bir yere taşınması translasyon olarak adlandırılır ve bu objenin şeklinde değişiklik yaratmaz.



Şekil 1.3. Pozisyon, boyut ve yönelimden kaynaklanan farklılıkların şekilden uzaklaştırılması. a) iki orijinal yapı, b) konumdan kaynaklanan farklılık kaldırıldıktan sonra, c) ölçekten kaynaklanan farklılık kaldırıldıktan sonra, d) yönelimden kaynaklanan farklılık kaldırıldıktan sonra yalnızca şekiller arası farklılık kalmaktadır (Zelditch vd 2004)



Şekil 1.4 Merkezi büyüklüğün hesaplanmasının geometrik gösterimi. Burada merkez büyüklüğü $L1$, $L2$ ve $L3$ segmentlerinin kareleri toplamının kareköküne eşittir (Zelditch vd 2004)

Üst üste yerleştirme (superimposition) metodu iki farklı biçimden elde edilen nirengi noktaları verilerinin özel kurallara göre aynı koordinat uzayında düzenlenmesi işidir. Bunlardan biri “referans biçim” ve diğeri ise “hedef biçim” dir. Hedef biçimin nirengi noktalarının koordinatları referans biçiminkine göre değiştirilir. Bütün üst üste yerleştirme teknikleri (Procrustes yaklaşımı, Bookstein’in kenar eşleşmesi ve röntgenografik sefalometri) üç basamaktan oluşur: i) Belirli bir yönelime sahip ortalama biçimlerden biri referans biçim belirlenir, ii) diğer biçimler seçilen bu referans biçime göre belirli kriterler bağlamında çevrilir ve döndürülür ve iii) her bir nirengi noktaları göre biçimler arasındaki farklılığın yönü ve büyüklüğü çalışılır. Genelleştirilmiş en küçük kareler Procrustes üst üste yerleştirme (Generalized Least Square (GLS) Procrusted Superimposition) metodu genellikle tercih edilen üst üste yerleştirme metodudur. Procrustes Yunan mitolojisinden gelen bir ad olup kurbanlarını demir yatağına uydurmak için onları uzatan ya da kesen bir devdir. Bu bakımdan Procrustes yatağı ile kurbanları arasındaki farklılıkları azaltan biridir. Benzer bir analogi kuracak olursak Procrustes üst üste yerleştirme metodu da nirengi noktalarının konfigürasyonları arasındaki farklılığı minimize eder.

Geleneksel ve geometrik morfometri yaklaşımları arasındaki en önemli farklılık geleneksel yaklaşım boyut bilgisini elde ederken şekil hakkında hemen hemen hiç bilgi sağlayamamasıdır. Geometrik morfometri ham nirengi nokta verilerini biçimsel olmayan tüm değişkenleri üst üste yerleştirme ile elemine ederek analizlerde sadece şekle ait bilgilerin kullanılmasına olanak sağlar (Bookstein 1991). Bunun yanında metot şekilsel değişimleri biçimlendirme ince tabaka analizi (Thin - plate splin) ve vektör grafiklerle görsel olarak ortaya koyabilmektedir (Lestrel 2000). İnce tabaka deformasyon ızgara metodu (Thin - plate spline deformation grid) hangi homolog nirengi noktalarının referans ve örneklemeler arasındaki şekilsel farklılıklardan sorumlu olduğunun gözlenmesini sağlar. Biçimlendirme metotları hedef biçimlerin şekil ve hacimlerini referans biçime göre şekillendiren analizlerdir. D’Arcy Thompson’un biçimler arasındaki farklılığı gösterme yönündeki çalışmaları biçimlendirme teknikleri alanında bilinen ilkin çalışmadır (Thomson 1992). D’Arcy Thompson’un yarattığı “transformation grids” dikey iki boyutlu ızgaralar ile biçimler arasındaki morfolojik farklılıkları grafiksel olarak gösterebilmektedir. İnce tabaka analizi bir biçimlendirme tekniğidir ve seçilen fonksiyonlara ve referans biçime göre hedef yapının biçimsel farklılığının grafiğini oluşturur (Bookstein 1989). Bu fonksiyon nirengi noktaları arasındaki alanda noktaların nasıl bir şekilde uzanacağı tahminini yapmada kullanılır. Bunun için iç büküm enerjisini en aza indirecek (minimum bending energy) konfigürasyon hesaplanır. Bu yöntemi kullanarak geometrik morfometrik yaklaşım biçimler arası farklılıkların da incelenmesine olanak tanır. Bu dönüştürmelerden hesaplanan değişkenler (partial warp scores) normal dağılım göstermekte olup geleneksel çok değişkenli istatistiklerde kullanılabilir (Rohlf ve Marcus 1993).

Günümüzde taksonların ve taksonomik karakterlerin modern istatistiksel yöntemlerle sınanması hem morfolojiye dayalı taksonomiye yeni bir ivme kazandırmakta hem de karakterlerin kullanışlılığındaki subjektifliği ortadan kaldırmaktadır. Tez çalışmasına konu olan *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae) cinsi içerisindeki tür ve alttürlerin tamamı nitel tanımlamalara dayalıdır ve ihmal edilebilir oranda ölçümsel verilere rastlanılır (Bei - Bienko 1954, Ramme 1951). Bu çalışmada geometrik morfometrinin sağladığı objektif analiz teknikleri kullanarak cins

ait taksonların ve populasyonların morfolojik farklılıklarının çalışılması amaçlanmıştır. Çalışmada taksonomik karakterlere kaynak oluşturan yapıların biçim ve boyuta bağlı farklılıkları da karşılaştırılarak biçimsel ve doğrusal ölçüme dayalı istatistiklerin kullanılabilirliği tartışılmıştır. Bunların yanı sıra karakterlerde i) eşeye bağlı dimorfizimin olup olmadığı, ii) yapıların şekillerinin gerçek anlamda bir homolojiye mi yoksa homoplasiye mi işaret ettikleri ve iii) ekolojik faktörlerin mi yoksa eşeyssel seçilimin mi bu yapıların şekillenmesi üzerinde etkili oldukları geometrik morfometrik yöntemlerle incelenmiştir. Çalışmada cins içerisindeki taksonları birbirinden ayırmada kullanılan erkek ve dişi pronotumu, erkek sersisi ve dişi ovipozitörü seçilmiş karakterlerdir. Pronotumun biçim ve yüzeyinin yapısı (pürtüklü ya da düz) cinsin bazı taksonlarını birbirinden ayırmada kullanılan karakterlerdendir (Harz 1969, Ramme 1951, Karabağ 1958). Bu amaçla pronotum üzerinde belirlenen nirengi noktaları ile aynı türün populasyonları arasındaki pronotum şekline ve büyüklüğüne bağlı farklılıkları da saptanmaya çalışılmıştır.

1.1.2. Çağrı sesi ve taksonomi

Canlılar yaşamları boyunca çevrelerindeki canlı ve cansız varlıklardan kaynaklı değişiklikleri algılamak zorundadırlar. Organizmanın (tek hücreliden çok hücreliye kadar) yaşamını sürdürebilmesi çevresiyle kurabildiği bilgi akışına ve bunun işlevliliğine bağlıdır. Öyle ki iletişim ağındaki gelişim organizmaya yaşadığı çevrede avantajlar sağlıyorsa seçilimin bu bireyin genleri lehinde işlemesi güçlü bir olasılıktır. Doğada bu açıdan canların birbirleriyle olan iletişimindeki çeşitlilik ve karmaşıklık oldukça dikkat çekicidir. İletişim ağının gelişimini yönlendiren seçimler canlıların evriminde tek hücreliden çok hücreliye ve bireylerden karmaşık toplumlara değin farklı ve karmaşık iletişim yollarının evrimleşmesine yol açmıştır.

Canlıların haberleşme biçimleri ve bunların çeşitliliği gen havuzlarının devamlılığı için oldukça önemlidir. Bu iletişim ağı bireyler arası iletişimden, besin bulma, predasyondan kaçma, eş bulma, avlanma, yavru bakımına kadar birçok yaşamsal faaliyeti içine alan geniş bir yelpazeyi kapsar. Bunlar arasında üreme sinyalleri en basitinden en karmaşığına kadar tüm organizmalarda görülmektedir. Birey doğada kendinden olanı bulmalı, onu tanımalı ve beraber gelecek nesilleri oluşturmalıdır. Bu soyun devamlılığı için gereklidir. Doğada iletişim sinyalleri üzerindeki seçimde bu yönde gerçekleşmektedir. Eşeyssel seçim, gen havuzlarının devamlılığı çoğu zamanda otonomluğu lehine bireylerin iletişim sinyalleri üzerinde bir seçim baskısı yaratır (Heller 1988, Ragge ve Reynolds 1998). Bu seçilimin çoğunlukla sağlıklı bireylerin ve genlerin eşleşmesi yönünde işlediği varsayılır (Anderson 1994, Jennions ve Petrie 2000). Öte yandan doğada iletişim sinyallerinin evrimi soyhatlarının evrimi ile paralellik göstermektedir ve özellikle eşeyli üreyen canlıların çeşitlenmesindeki etkisi dikkat çekicidir (Hendry ve Day 2005, Jang ve Gerhard 2006). İletişim sinyallerinde meydana gelen küçük farklılıkların bazı bireyler tarafından daha fazla tercih edilmesi süreç içerisinde bu farklılıkların artmasına ve gen havuzlarının ayrılmasına varan sonuçlara neden olmaktadır (Jang ve Gerhard 2006). Öyle ki başlangıçta birbirlerini aynı iletişim kodları ile tanıyan bireyler zaman içerisinde bu sinyallerdeki farklılaşmalar sonucu birbirlerine yabancılaşır ve sonunda birbirlerinin tanıyamazlar. Prezigtotik izolasyona neden olan bu süreç aynı zamanda “Tanımalı Tür Kavramı”nın da (Templeton 1989) kavramsal arka planını oluşturur.

Çağrı sesi birçok böcek takımında özellikle Orthoptera takımında oldukça özelleşmiş haberleşme sinyalleridir (Ragge ve Reynolds 1998). Orthopterlerde çeşitli yöntemlerle çağrı sesi üretilmektedir. Çalı çekirgelerinin çoğunda erkekler kanatlarını birbirine sürterek ses çıkarırken Acrididae'de de arka tibiadaki dikenler kanatlara (özellikle radyal damara) sürtülerek ses üretilir. Bazı orthopterlerde (wetalar) çağrı sesi abdomenlerin yüzeye vurulması ile üretilir. Çağrı seslerinin çoğu türe özgü olup türün bireylerinin birbirleri ile haberleşmesi, alan savunması, bireylerin kur yapması ve tehlikeleri haber vermesi amacıyla kullanılmaktadır. Orthopterlerde üreme birliklerinin (türlerin) tanımlanmasında çağrı sesleri oldukça kullanışlı araçlar olarak karşımıza çıkmaktadır (Heller 1988). Özellikle Amerika cırcır böcekleri üzerinde yapılan çalışmalar çağrı seslerindeki farklılaşmaların soyhatlarının farklılaşmasına neden olduğuna işaret etmektedir (Fitzpatrick ve Gray 2001, Jang ve Gerhard 2006).

Tettigoniidae türlerinde erkek bireyler sağ tegminanın ventralindeki ses dişlerini sol tegmina dorsalindeki kalınlaşmış kenara (scraper) sürterek ses çıkarırlar. Yine sol tegmina üzerinde bulunan ve ayna adı verilen yapı oluşan ses titreşimlerini güçlendirerek yansıtılmasını sağlar. Oluşturulan sesler içerdikleri element farklılıkları, element süreleri ve ses ritimleri açısından türe özgü örüntüler sergilerler. Tez kapsamında öncelikle *Psorodonotus* cinsine ait erkek bireylerin çağrı sesleri (dişiler ses üretmemektedir) incelenmiş taksonlara özgü tanımlayıcı seslerin olup olmadıkları ve bu seslere dayalı türler arası farklılıklar belirlenmeye çalışılmıştır. İkincil olarak çağrı seslerindeki örüntüsel veya zamansal farklılıklar moleküler filogeni ışığında sesin evrimi açıklanmak için değerlendirilmeye çalışılmıştır.

1.2. Biyoçeşitlilik Araştırmalarında Moleküler Yaklaşımlar

Geleneksel yöntemlerle fenotipe dayalı olarak çalışılan sistematik biyoloji özellikle 1980'lerden itibaren, moleküler tekniklerdeki gelişmelere paralel olarak bir dönüşüm yaşamaya başlamıştır. Kolay edinebilir olan DNA dizileri ve buna paralel olarak gelişen bioinformatik alanı araştırmacılara hacimli veri setleri edinme ve değerlendirme olanağı sağlamıştır. DNA dizileri taksonların benzerlik ve farklılıklarını saptamanın yanında canlı doğasını anlamada araştırmacılara farklı alanlarında kapsını açmıştır. Biyoçeşitlilik araştırmalarında i) DNA dizileri güvenilir şekilde filogenetik ilişkileri saptamaya ve taksonların sınırlarını daha objektif bir şekilde çizmeye olanak sağlamıştır. ii) Özellikle tür taksonu bağlamında konuşulduğunda üreme birliklerini tanımlamada daha etkindir. iii) bu veri çeşidi türleşme zamanlarının tahminine de olanak sağlar ve her bir tür veya soy hattının evrimsel geçmişlerindeki populasyon dinamikleri (tarihsel demografi) hakkında tahminde bulunmayı olası kılar. iv) Soyhatları çeşitlenmesindeki veya yok oluşundaki zamansallığın tahmin edilebilmesi ile bunların tarihsel çevresel (jeolojik/coğrafik) olaylarla ilişkilendirilmesine fırsat verir. Bunları birlikte ele alan bir biyoçeşitlilik araştırması biyoçeşitliliğin oluşum süreçlerini anlamada ve bunların sürdürülebilirliğini sağlamada rasyonel saptamaları yapabilir ve koruma için etkin yaklaşım ve yöntemler önerebilir.

Filogenetik metotlar yukarıda sayılan yaklaşımlar açısından araştırmacılara güçlü bilimsel araçlar sunmaktadır. Soyhatlarının evrimsel tarihi onların nesiller boyu aktarılan moleküllerinde izler bırakır (Avice 2009). DNA'daki nükleotid dizileri soyhatlarının parçalanmasından ve tarihsel demografilerinden etkilenir (Nei ve Kumar 2000). İki soyhattı ortak bir DNA dizisine sahipse, bu olasılıkla geçmişte ortak bir gen

havuzunu paylaşmış olmaları nedeniyledir (Avisé 2000). Mutasyon sayısı bu bakımdan genomların birbirlerine olan yakınlık veya uzaklıklarını ortaya koyabilmede kullanışlıdır (Nei ve Kumar 2000, Knowles ve Maddison 2002). Filogenetik bilimdalı canlıların DNA'larında biriktirilen bu baz farklılıklarını kullanarak çok sayıdaki DNA dizisi arasındaki geçmişe yönelik genolojik ilişkiyi çözümlenmeye çalışır. Filogenetik analiz yöntemleri DNA dizilerinin sahip olduđu genoloji bilgisini ortaya koyabilmek için çok sayıda matematiksel modellemeye ve metoda ihtiyaç duymaktadır. Filogenetik analizlerde kullanılan baz deđişim modelleri Kimura (1968) tarafından önerilen ve sonrasında çok sayıda araştırmacı tarafından geliştirilen Nötral teori prensipleri üzerinden işler. Kimura (1968) hemoglobin geni üzerine yaptıđı çalışma sonucu proteinlerde gözlenen amino asit dizi farklılık modellerini açıklamak için “Nötral Moleküler Evrim Teorisi”ni formüleştirmiştir. Kimura’dan sonra Jack L. King ve Thomas H. Jukes’in 1969’daki çalışmaları olan “non - Darwinian Evolution” ile nötral teoriyi formüle edilmiştir. Bu yaklaşım biyoloji alanında DNA seviyedeki evrimsel süreçlerin sayısallaştırılabilmesi için teorik ve matematiksel bir altyapı oluşturmuştur. Buna göre soyhatlarının DNA seviyesindeki evrimsel hızı mutasyonlar sonucu oluşan yeni alellerin populasyonda mevcut alellerle yer deđiştirme oranı olarak ele alınır. Genetik sürüklenme iş başında olan tek evrimsel mekanizma olduđu zaman, yer deđiştirme oranı basitçe mutasyon oranına eşittir (Kimura 1983, Fay vd 2002). Bu durum populasyon büyüklüğünden bağımsızdır. Çünkü büyük bir populasyonda daha fazla mutasyon meydana gelse de, her yeni mutasyonun fiksasyona sürüklenme (drift) olasılığı küçük populasyona göre daha düşüktür. Genetik sürüklenme altında, büyük populasyonlar küçük populasyonlara göre daha fazla genetik varyasyon üretir ve biriktirirler. Fakat farklı büyüklüklerdeki tüm populasyonlar aynı oranda nükleotid deđişim biriktirirler. Bir populasyonda bazı mutasyonlar zararlı iken diđerlerinin nötral olduđu varsayıldığında: Zararlı mutasyonlar doğal seçilim tarafından elenecek ve hiçbir zaman sabit hale gelmeyeceklerdir. Bu durumda, yer deđiştirme oranı nötral mutasyonların oranına eşit olacaktır.

Moleküler evrimin nötral teorisi, genomda görülen mutasyonların çoğunun nötral olduđunu ve bunların gelecek nesillere kalıtımının rastlantısal olduđunu ileri sürer (Nee ve Stone 2003). Moleküler evrimin nötral teorisine göre birbirine yakın akraba soyhatlarının ortholog genlerindeki tek nükleotidlik farklılıklar zamanla yaklaşık sabit bir oranda meydana gelmektedir (Kimura 1968, 1983). Bu mutasyonlar organizmaların uyum güçlerini etkilemezler. Nötralistler avantajlı mutasyonların çok nadir olduđunu ve çođu genlerin alellerinin seçilim yönünden nötral olduđunu, zararlı mutasyonların ise genetik yüklenmeye (genetic loading) neden olmaksızın “safılaştırıcı seçilim” (purification selection) tarafından ortadan kaldırıldığını kabul ederler (King ve Jukes 1969, Nee ve Stone 2003). Bu bakımdan nötral teori Darwinist doğal seçilimi red etmemekle birlikte genetik stokastisiteye (mutasyonlar ve genetik sürüklenme) oldukça büyük bir rol atfeder (Kimura 1983, Fay vd 2002). Nötral teorisinin iki önermesi vardır: İlki populasyonlarda sabit hale gelen nükleotid deđişimlerinin çoğunun uyum gücü açısından nötral olduđu, ikincisi ise DNA düzeyindeki evrimde genetik sürüklenmenin baskın olduđudur. Kimura moleküler seviyede nötral evrimin seçilimsel evrime göre, fenotipik düzeyde ise karakterlerin deđişiminde doğal seçilimin genetik sürüklenmeye göre etkin olduđunu ileri sürmüştür. Bu açıdan nötralistler seçilimcilerin aksine populasyonlardaki genetik çeşitliliğin mutasyonların ve genetik sürüklenmenin sonucu olduđunu ileri sürerler. Moleküler seviyedeki evrimde genetik sürüklenmeye atfedilen

önem oldukça büyüktür, öyle ki genetik sürüklenme gen havuzunda ortaya çıkan yeni alellerin ya yok olmasına ya da popülasyonda fiske olmasına neden olan tek güçtür. Nötralistlere göre bir popülasyonda bir genin çok sayıda farklı alternatif versiyonları varsa, bu varyantlar arasında işlerlik açısından hiçbir fark yoktur. Başka bir şekilde söylenecek olursa, eğer genin A ve B olarak iki formu varsa bu alellerin taşıdıkları bireylerin uyum gücüne hiçbir etkileri yoktur, nötraldirler. Bu formların popülasyonda frekanslarını değişimine neden olan olgu ise genetik sürüklenmedir.

Kimura (1968) türler arasında moleküler düzeyde gözlenen farklılıkları açıklamada, faydalı mutasyonlar lehine olan doğal seçilimin çok da önemli olmadığını vurgular ve moleküler evrim hızının mutasyon hızına eşit olduğunu kabul eder. Kimura'nın teorisi iki nedenden dolayı şaşırtıcıdır. Bunlardan ilki popülasyon büyüklüğünün hiçbir fonksiyonun olmaması, diğeri ise pozitif doğal seçilimi dışlaması. Teorinin temel savı baz değişimlerinin çoğunun nötral olduğudur. Bu öneri doğru ise evrimin toplam hızı sadece nötral mutasyon hızına eşit olacaktır. Nötral teori eğer bir popülasyonda küçük bir oranda nötral olmayan mutasyonlar ortaya çıkarsa bunların büyük olasılıkla zararlı olduğunu ve hızlı bir biçimde doğal seçim tarafından elemine edileceklerini savunur. Bu nedenle mutasyon oranı ölçülen en yüksek evrimsel değişim hızını ifade eder. Nötral teoriye moleküler düzeyde birçok kanıt sonraki çalışmalardan elde edilmiştir (Brower 1994, Fay vd 2002, Li vd 1981, Donoghue ve Benton 2007, Papadopoulou vd 2010). Bu desteklerin büyük bir kısmı moleküler evrimin nötral olduğunu göstermektedir. Nötral teori moleküler evrimin yorumlanması açısından biyolojiyi derinden etkilemiştir. Özellikle filogenetik ve popülasyon genetiği alanlarında DNA dizilerine dayalı verilerin analizleri nötral teorinin matematiksel modellemeleri temeline oturtulmuştur (Nee ve Stone 2003). Teorinin DNA dizi verilerinin evrimini matematiksel yaklaşımlarla açıklanabilmesine olanak sağlayan belli varsayımları vardır. Sonsuz pozisyon (infinite - sites), sonsuz alel (infinite - alleles) ve sonlu pozisyon (finite - site) modelleri moleküler seviyedeki polimorfizimlerin nötral teori temelinde değerlendirilmesine olanak sağlayan matematiksel modellemelerdir (King ve Jukes 1969, Kimura 1983, Nei ve Kumar 2000, Hein vd 2005). DNA dizilerinin analizleri her matematiksel teorem gibi belirli varsayımlara dayandırılır. Nötral teori altındaki sonsuz pozisyon modeli bir sıfır hipotez olarak şu önermeleri kabul eder: i) Gen bölgesi sınırsızdır, ii) gözlenen tek mutasyon tipi nükleotid değişimleridir, iii) genin her yerinde nükleotid değişimlerinin görülme olasılığı aynıdır, iv) her nükleotid değişim olgusu birbirinden bağımsızdır ve v) belli bir nükleotid değişimi sunucunda dört nükleotitten herhangi birinin o pozisyona gelme olasılığı aynıdır (Kimura 1968, Tajima 1989). Bu aksiyomlar altında oluşturulan matematiksel modellemeler DNA dizilerinin istatistiksel analizlerine olanak sağlar (King ve Jukes 1969, Kimura 1983, Hein vd 2005).

Filogenetik analizler ortolog genler arasındaki baz pozisyon farklılıklarından yararlanır. Her ne kadar mutasyonların oluşumunun genolojik ilişkiden bağımsız olduğu düşünülse de, genolojik ilişkinin oluşumu mutasyonların oluşumuna bağlıdır (Turelli 2001, Orr 2001, Kondrashov vd 2002, Hein vd 2005). Bu nedenle gen genolojilerinin saptanmasında mutasyon modelleri önemlidir. Filogenetik yaklaşımlarda nötral teori altında geliştirilen sonsuz pozisyon modeli yalnızca nükleotid değişim modellerini dikkate alır (Nei ve Kumar 2000, Posada ve Crandall 1998). Bu modeller DNA'nın evrimsel eğilimine göre karşılaştırılan dizilerin farklılıkları hakkında kantitatif bilgiler

sağlar. Fakat yalnızca ortolog genler arasındaki apomorfik nükleotid değişimleri soyhatları arasındaki gerçek evrimsel ilişkiyi ortaya koymada doğru bilgiyi ifade eder.

Filogenetik analizlerin çoğunda dizilerin nükleotid değişim modellerinin bilinmesi önemlidir (Posada ve Crandall 1998). Bu amaçla ilk olarak Kimura ve Crow (1964) tarafından “sonsuz alel (infinite alleles)” modeli bir nükleotid değişim modeli olarak geliştirilmiştir. Sonra Kimura (1968) “sonsuz pozisyon” ve yine aynı yıl Jukes ve Cantor (1969) (JC69) “sonlu pozisyon (finite site)” modelini önermişlerdir. Sonrasında JC69 modeli Kimura tarafından transisyonların ($A \leftrightarrow T$ ve $C \leftrightarrow G$) transversiyonlardan daha fazla oranda görüldüğü yönünde modifiye edilmiş ve bu Kimura 1980 (K80) modeli olarak anılmıştır. JC69 ve K80 DNA’da görülen tüm nükleotid frekansının eşit alarak (0,25) alınmasının gerçekçi olmayan bir yaklaşım olduğunu önermişlerdir. Bunun üzerine Felsenstein 1981 (F81), JC69 modelini eşit olmayan nükleotid frekansları yönünde değiştirmiş ve F81 olarak adlandırılan modeli önermiştir. Hasegawa ve meslektaşları (1985) F81 ve K80 modellerinin kombinasyonunu eşit olmayan nükleotid frekansı ve transversiyon/transisyonlar yönünde ele alarak Hasegawa Kishino Yano (HKY) modelini ortaya koymuştur. Daha sonrasında bu modelleri sırasıyla dizideki tüm parametrelerin değişkenliğini öneren General Time Reversible (GTR) modeli (Tavaré 1986) ve diziler arası transversiyon oranlarını eşit gören Tamura ve Nei (TrN) (Tamura ve Nei 1993) modelleri takip etmiştir. Günümüzde halen çok sayıda yeni mutasyon model önerilmektedir. Nükleotid pozisyonlarındaki değişimler mutasyon modellemelerine göre analiz edilir. Bahsedilen bu modellemelere ek olarak sekans içinde nükleotid pozisyonları arasındaki varyasyon oranı (gamma distribution) ve veri setindeki değişmeyen pozisyonların oranı (invariable sites) da dizilerin evrimsel analizinde yararlanılan tanımlayıcı istatistiksel değerlerdir (Posada ve Crandall 1998).

Genetik bilgi bir türün/populasyonun tarihi ve demografik yapısı hakkında önemli bilgiler sağlayabilmektedir. Bu bakımdan filogenetik ağaçlar organizmaların DNA sekans verileri üzerinden geçmişte yaşamış oldukları süreçlerin bir özetidir. Fakat geçmişte yaşanan olguları tam anlamıyla bilebilmemiz mümkün değildir. Bu nedenle filogenetik ağaçlar geçmişe yönelik birer hipotezi sınamaya yarayan bilimsel araçlardır. Filogenetik ağaçların oluşturulmasında iki temel yaklaşım vardır. Bunlar: i) Algoritmik ve ii) ağaç tarama (tree - searching) dır (Hall 2007). Algoritmik yöntem nükleotid değişimlerine dayalı uzaklık modelleri kullanarak filogenetik ağacı hesaplar. Ağaç - tarama yönteminde ise farklı kriterler temelinde birçok filogenetik ağaç oluşturur ve bunlar içerisinde en uygunu/uygunları belirli algoritmalar altında seçilir. Bunlardan uzaklık (distance) temelli komşu bağlama (Neighbor Joining, NJ) ve aritmetik ortalama ile ağırlıklandırılmamış ikili gruplar metodu (Anweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, UPGMA) ile maksimum olasılık (maximum likelihood) metotları algoritmik yaklaşımı kullanır. Parsimoni yöntemi ağaç - tarama yaklaşımlarını, Bayesian ise her iki yaklaşımı birlikte kullanır. Diğer üçünden farklı olarak parsimoni analizinde diziler arası transisyon transversiyon oranları ve evrimsel dizi modelleri kullanılmaz.

Uzaklık metodu, DNA dizileri arasındaki substitüsyon farklılığından hareketle sekansların birbirlerinden uzaklıklarını temel alan bir analiz yöntemidir. NJ ve UPGMA uzaklık metodu altında çalışan analiz yöntemleridir (Nei ve Kumar 2000). Filogenetik çalışmalarda yoğun olarak kullanılan NJ nükleotid değişim modelleri temelinde oluşturulan haplotip uzaklık matrisi yoluyla en az değişimi öneren evrimsel ağacı

hesaplamaya çalışır. Homoloji ve homoplasi mantığının kullanılmadığı bu yöntemde sekansların birbirlerine olan uzaklıkları ve yakınlıkları temel alındığından oluşturulan ağaçlara fenogram denir. Büyük veri setleri için pratik bir analiz yöntemi olmasından dolayı tercih edilir. Nükleotit değişim modelleri kullanan bu metotlar analiz sonucunda DNA dizilerinin birbirlerine olan uzaklıklarını da yansıtan yalnızca tek bir ağaç oluşturur.

Maksimum olasılık metodu (MO), filogenetik analizleri olasılık hesaplamaları üzerinde yürütür. En yüksek olasılık yaklaşımı altında nükleotid değişim modellerini de kullanan bu yaklaşım veri matrisinden en olası filogenetik ağacı hesaplar (Nei ve Kumar 2000). Nükleotid değişimleri için en uygun modelin seçilmesi bu analiz için en önemli basamaktır. Oldukça güçlü olasılık hesaplamaları kullanarak diziler arasındaki genolojik ilişkiyi ağaç topolojisine ve dal uzunluklarına yansıtır. Analizin gücünü de gösteren “log - likelihood” ($-\ln L_{tree}$) terimi, veri matrisinden elde edilen model temelinde oluşturulan ağacın topolojisine ve verdiği dal uzunluğuna olan güvenilirliği de yansıtır. MO analizi en yüksek “log - likelihood” değerine sahip ağacı arar. Analiz takson sayısı arttıkça büyük hacimlerde ağaç hesaplamaları yapar. Oldukça zaman alıcı bir analiz olmasına rağmen, DNA tabanlı filogenetik analizlerde yaygın olarak kullanılan bu analiz yöntemi, araştırmacıya en büyük $-\ln L$ değerine sahip tek filogenetik ağaç hesaplar.

Maksimumu parsimoni analizi (MP) filogenetik yöntemler içerisinde yararlanılan en eski metottur. Hennig (1966) tarafından önerilen kladistik anlayış temelinde işleyen bu analiz, baz değişim modeli kullanmaksızın apomorfik karakterler üzerinden diziler arasındaki filogenetik ilişkiyi çözümlemeye çalışır. Verisetinden en az değişimi öneren/parsimonik ağacı/ağaçları hesaplamaya çalışan bu yaklaşım çok sayıda ağaç hesaplayabilmesi bakımından filogenetik analizlerde tercih edilen bir yöntemdir. Ancak veriseti içerisinde sadece parsimonik olarak bilgi verici pozisyonları kullanması nedeniyle küçük bir veriyi analizlerde kullanması bu metot için bir dezavantaj olarak görülmektedir (de Laet 1991). Bunun yanında insersiyon ve delesyonlar içeren verisetlerinin değerlendirilmesinde de parsimoni analizi diğer yöntemlere göre daha kullanışlıdır. Fakat homoplasilerin (geriye dönüşler, paralelizim, konverjantlık vb) yüksek olduğu verilerde parsimoni güvenilir bir analiz değildir.

Filogenide Bayseian yaklaşımı veri matrisinden elde edilen priorlar ile en yüksek olasılığa sahip ağacı nicel son olasılık (posterior probability) değerleri temelinde hesaplayan bir analizdir. Analiz Bayesian’ın teoremlerini kullanılarak ilerler ve elde edilen ağaçların son olasılık dağılımları klasik analitik yöntemlerle değil, Metropolis coupled Markov Chain Monte Carlo (MCMCMC veya (MC)³) olarak adlandırılan stokastik süreçlerin hesaplanmasında kullanılan bir simülasyon tekniği ile hesaplanır (Hein vd 2005). MO analizine benzer şekilde hem substitüsyon modeli hem de olasılık hesapları kullanan Bayesin analizi MO’dan farklı olarak priorlara göre oluşturulan simülasyonlardan rastgele örneklemeler temelinde hesaplanan milyonlarca ağaçtan %50 çoğunluk kuralı (majority rule) ağacının topolojisini ve dallara ait son olasılık değerlerini hesaplar.

Karşılaştırmalı DNA dizi analizlerinin evrimsel çalışmalara sağladığı bir diğer yenilik ise moleküler saat yaklaşımıdır. Nötral teoremin matematiksel çıkarımına göre birbirinden farklı populasyonların ortolog genleri arasındaki tek nükleotitlik

farklılıklarının çoğu sabit bir oranda meydana gelmektedir (Kimura 1968, Brower 1994, Fay vd 2002). Bu varsayım altında nötral teori moleküler saat yaklaşımını ortaya atmıştır. Böylece evrimsel biyoloji çalışanlar populasyonların ve türlerin ne kadar zaman önce ortak atalarından ayrıldıklarını hesaplayabilmektedirler. Günümüzde biyoinformatik alanında bu amaçla geliştirilmiş çok sayıda DNA dizi analiz programı mevcuttur. BEAST (Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees) (Drummond vd 2007) moleküler saat analiz programları için araştırmacılar tarafından kullanılan yazılımların başında gelir. Analizler Bayesian yaklaşımı altında MCMC simülasyonları yoluyla ilerler. Program araştırmacıya gen bölgesinin saat benzeri bir nükleotit değişim modeline sahip olup olmamasına göre katı saat (strict clock), logaritmik normal esnek saat (Lognormal relaxed clock - uncorrelated), üstsel esnek saat (exponential relaxed clock - uncorrelated) ve rastgele lokal saat (random local clock) opsiyonlarını sunmaktadır. Nitekim populasyonların geçmişteki demografik yapıları ve populasyondaki demografik dalgalanmalar moleküler saat hesaplamalarını etkilemektedir. Evrimsel tarihleri boyunca populasyonların yaşadığı demografik daralma, genişleme ve durağanlık süreçleri populasyonun gen havuzundaki genlerin mutasyon biriktirme tempolarında değişikliklere neden olur (Tajima 1989, Fu ve Li 1993, Fu 1997). Bu nedenle moleküler saat analizlerinde birçok matematiksel yaklaşım ve model populasyonların büyüme örüntülerine uygun olarak verisetlerinin analizi için geliştirilmiştir (Kingman 1982, Griffiths ve Tavaré 1994, Gernhard 2008).

Moleküler saat hesaplamaları filogenetik çalışmalarda özellikle de biyocoğrafik hipotezlerin açıklanabilmesinde önemli bir araçtır. Soyhatlarının ayrılmasına ya da karışımına neden olan olayların zamanlarının bilinmesi doğru bir filocoğrafik çıkarım için gereklidir. Bu amaçla tez kapsamında *Psorodonotus* cinsinin soyhatları arasındaki ayrılma zamanlarının tahmini için gen bölgesine uygun moleküler saat analizi uygulanması amaçlanmıştır. Bu yolla cinsin tarihsel yaşı, soyhatlarının parçalanmasından sorumlu ana olayların tahmini ve jeolojik ve iklimsel olayların soyhattının çeşitlenmesindeki etkileri belirlenmeye çalışılmıştır.

1.2.1. Populasyon genetiği

Organizma çeşitliliğinin saptanması bu çeşitliliğe neden olan mekanizmaların ve çeşitlenme süreçlerinin ortaya konulması ile olasıdır. Soyhatlarının farklılaşması çoğunlukla uzun zaman dilimlerinde gerçekleşir. Makroevrimsel süreçlerde meydana gelen olayları anlamak mikroevrimsel düzeyde nesiller boyunca populasyonların gen havuzlarındaki değişimleri izlemeyi gerektirir. Eşeyli üreyen bir populasyon çalışıldığında bunun bir üreme birimi olduğu kabul edilir. Populasyonlar kendi içlerinde homojen birlikler değildirler (Roughgarden 1996). Bireyler genetik arkaplana bağlı olarak çevrenin ve fiziksel koşulların yarattığı etkiler sonucunda birbirlerinden farklılıklar taşırlar. Bireyler arasında var olan bu genetik ve fenotipik varyasyonlar populasyonların evrimsel tarihini ve demografik süreçlerini anlamada kullanışlı araçlardır. Populasyon genetiği bireylerdeki genetik çeşitliliği gen havuzlarının evrimini açıklamak için veri olarak kullanır. Bu veriler iyi matematiksel modellerle desteklendiği sürece anlamlıdır. Populasyon genetiği alanında genetik varyasyonları ve evrimsel değişimleri yaratan mekanizmaları anlamaya ve açıklamaya yönelik matematiksel çalışmalar 19. yüzyılın sonlarında başlamıştır (Hedrick 2005). İngiliz matematikçi Hardy ve Alman Weinberg'in 1908 yılında geliştirdiği formül ile evrimleşen gen havuzlarını anlayabilmek için değişmeyen hipotetik bir populasyonun

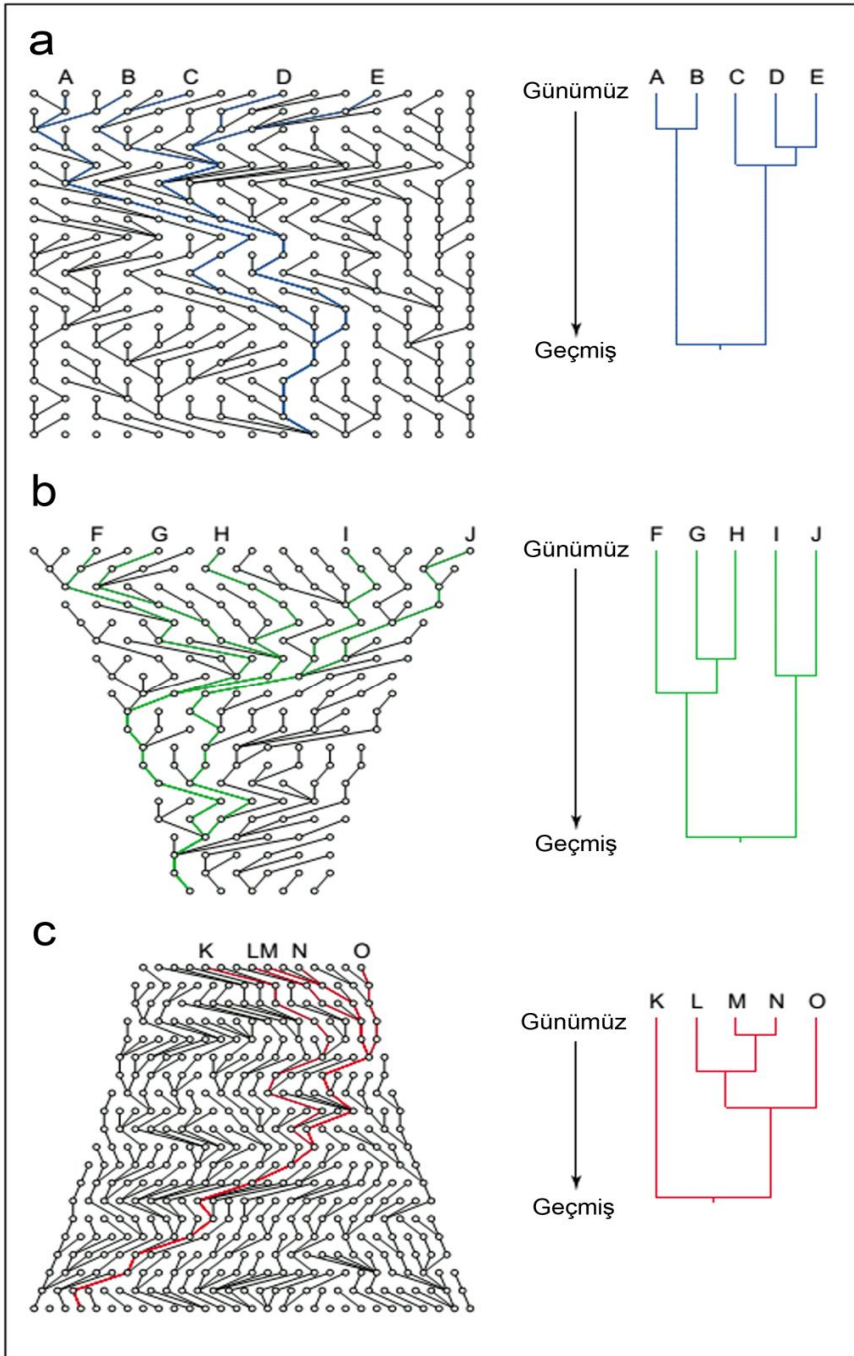
nasıl olması gerektiğini matematiksel olarak tanımlamıştır. Bir populasyonda alel frekanslarını değiştirebilecek temel faktörler genetik sürüklenme, doğal seçim, gen akışı ve mutasyondur. Mikroevrime neden olan bu dört temel neden Hardy - Weinberg dengesinden/kararlı populasyondan sapmaya neden olur. Oluşturulan matematiksel modeller genetik veriler ile populasyonlar üzerinde işleyen evrimsel güçlerin etkilerinin anlaşılmasına olanak sağlamıştır.

Doğal populasyonların yapısını anlamak onları, hem uzam - zamansal boyutta hem de genetik temelde incelenmeyi gerektirir (Ricklefs ve Miller 2000). Bu açıdan populasyon genetiği iki temel soruyu cevaplamak durumundadır: i) Gen havuzlarının yapısı zamanın belli bir anında nasıldır? ve ii) zaman içinde hangi güçler gen havuzlarını şekillendirir ve bunların populasyon demografisini nasıl etkilerler? Genetik çeşitliliği yaratan ve onu şekillendiren mekanizmalar gen düzeyinde olduğu kadar geçmiş tarihlerde yaşanan jeolojik ve iklimsel süreçlere de bağlıdır (Avice ve Wollenber 1997, Hewitt 1999, Dynesius ve Jasson 2000, Hampe ve Petit 2005). Mutasyonlar genetik varyasyonun temel kaynağıdır ve alellerin gen havuzundaki frekansları populasyon demografisinden etkilenir (Tajima 1989, Futuyma 2004, Lemey vd 2009). Genetik varyasyon fenotipte ifade edilmeye başladığında seçim, sürüklenme ve göç gibi evrimsel güçler gen havuzunda alelin kaderini belirlemeye başlar (Nei ve Kumar 2000, Hedrick 2005). Bu nedenle bir populasyonun sahip olduğu genetik çeşitlilik populasyonların tarihsel ve güncel demografik yapısı hakkında bilgiler sağlayabilir (Avice 2009). Soyhattı çeşitlenmeleri, yayılış değişimleri (daralma - genişleme) ve yok oluşlar demografik olaylardır. Bu olgular nesilden nesle geçişlerde yaşanır ve sonraki nesillerin genetik örüntüsü üzerinde ayak izlerini bırakır. Demografik değişimler (efektif populasyon büyüklüğünde artış, azalış ya da durağanlık) çoğunlukla genetik çeşitlilikte ani artma, azalma ya da durağanlık şeklinde kendini gösterir (Tajima 1989, Fu ve Li 1993, Lemey vd 2009). Bu bakımdan bireyler arasındaki nötral genetik varyasyon örüntüleri türün demografik geçmişinin işaretlerini taşımaktadır (Avice vd 1987, Knowles 2009a).

Populasyonların genetik yapısı üzerinde grup örüntüleri, cinsiyete bağlı yayılma, yayılma mesafesi, genetik sürüklenme, efektif populasyon büyüklüğü ve geçmiş demografik süreçler ile hem iç hem de dış faktörler etkilidir. Temelde populasyonlar üzerinde işleyen evrimsel süreçler iki kategoride toplanabilir: Deterministik ve stokastik (Allendorf ve Luikart 2007). Deterministik faktörler, habitatta gözlenen değişimler (habitat tahribatı, yokoluşları, kirlilik vb.), göçler, global iklimsel değişimler vb.. Stokastik süreçler ise genetik ve demografik yapıdaki ve çevresel faktörler sonucu rastlantısal olarak meydana gelen değişimlerdir. Genetik stokastisite genetik varyasyonun kaybına neden olabildiği gibi (yararlı alelleri de içerebilen) zararlı alellerin frekansının artmasına da neden olabilir. Genetik anlamda populasyon içerisinde mutasyonlar yoluyla oluşan her yeni alelin kaderini genetik stokastisite belirler (Kimura 1968, Fu 1997, Ohta 2002). Genetik stokastisite, rastgele genetik değişimler (mutasyonlar), genetik sürüklenme (genetic drift), kurucu etkisi (founder effect), genetik çekme (genetic draft, hitchhiking/pseudohitchhiking) ve soyiçi üreme (inbreeding) olarak sıralanabilir (Gillespie 2000, Allendorf ve Luikart 2007, Charlesworth 2007). Bütün doğal populasyonların büyüklüğü sınırlıdır ve bu nedenle de genetik stokastisite doğadaki tüm populasyonlarda, hatta en büyüğünde bile, gözlenebilir.

Deterministik olguların aksine şansa bağlı olarak işleyen stokastik süreçlerde olgular için spesifik bir değer tahmini mümkün değildir. Bu durumda hesaplanan olası birkaç değerden biri en olasıdır. Genel bir tanımlamayla stokastik teoride sistemin birçok değişken durum altında çalıştığı varsayılır ve tahminler her bir durum için belli bir fonksiyonel zamanı kapsayan olasılık hesaplamalarıyla tahmin edilir (Dynesius ve Jasson 2000). Genetik sürüklenme evrimsel sürecin stokastik bir değişkenidir ve sonuçları etkilerinin rastlantısal olması nedeniyle tahmin edilemez. Bu nedenledir ki genetik evrimin nötral doğası populasyon genetiği analizlerinde olasılık hesaplamaları önemli bir yer tutmaktadır. Özellikle son 15 yıldan uzun zamandır populasyon genetiği çalışmalarında stokastik bir hesaplama yöntemi olarak bilinen kaynaştırma (coalescent) yaklaşımı merkezi rol oynamaktadır (Wakeley 2009, Nordborg 2000). Kaynaştırma teorisinin matematiksel konsepti ilk olarak 1980'li yılların başlarında John Kingman tarafından ortaya atılmış daha sonraları Hudson ve Tajima tarafından bağımsız olarak keşfedilmiştir (Kingman 1982, Nordborg 2000). Kaynaştırma yaklaşımı DNA dizilerindeki polimorfizme bağlı olarak oluşturulan jenerasyon simülasyonları yoluyla populasyonlara ait parametrelerin hesaplanmasına olanak sağlar. Teori bir türde/populasyonda herhangi bir birey setinden (DNA sekansı/bir genin aleli) yola çıkarak geriye doğru izlenecek bir kaynaştırma olayı sonunda tek bir atasal kopyaya (most recent common ancestor: MRCA) ulaşılacağını söyler (Emerson vd 2001). Kaynaştırma teorisi akraba türler arasındaki veya içindeki gen genolojisine uygulanan matematiksel ve istatistiksel bir yöntemdir verilen addır (Avice 2000). Bu teori populasyon genetiğinin mikroevrimsel süreçleri ile filogeninin soyhatlarının çeşitlenmesi ve dallanmasını inceleyen makroevrimsel perspektifinin birleştirilmesiyle vücut bulmuştur. Analizler gen genolojisi taramasında geriye yönelik her nesil ilerleyişinde genetik sürüklenme modellerini dikkate alarak çalışır (Emerson vd 2001). Bu bakımdan filogenetik ağaç oluşturma yöntemine benzer. Aslında her bir gen ağacı geçmiş demografik olaylarla ilgili bilgi içerir. Fakat gen ağaçları türün tarihsel sinyallerine sahip oldukları gibi aynı zamanda stokastisiteye de sahiptirler. Genetik yapının bu rastgele doğası, aslında filogenetik yöntemler için bir sorundur. Kaynaştırma temelli yaklaşımlar DNA sekans verilerinden belirli varsayımlar altında (seçilim yok, rekombinasyon yok, populasyon içinde rastgele eşleşme söz konusu ve tesadüfi örnekleme) populasyonların tarihsel demografileri hakkında çıkarımlar yapmaya da izin verir. Bu bakımdan kaynaştırma yaklaşımı populasyon genetiği ile filogenetik yöntemler arasında bir köprü kurar.

Kaynaştırma teorisinin populasyon genetiğine getirmiş olduğu esas yenilik ortak ata paylaşım zamanı ve populasyon büyüklüğü arasındaki ilişkinin ortaya konulabilmesi olmuştur (Nordborg 2000, Wakeley 2009). Bir populasyondan alınan her hangi iki sekansın geçmişteki her hangi bir noktada ortak bir atada birleşme olasılıkları populasyon büyüklüğüne bağlı bir süreçtir. Örnek olarak küçük bir populasyondan seçeceğimiz iki sekansın geçmişte bir noktada kaynaşmaları büyük bir populasyondan alınacak iki sekansın kaynaşmasına göre daha yakın bir kaynaşma olgusudur (çok az sayıda nükleotid değişim farklılıkları göstermelerinin sonucu olarak). Böylece zaman sürecinde populasyon büyüklüğünde meydana gelecek değişimler ve dalgalanmalar populasyon içerisindeki bireyler arasındaki DNA nükleotid değişim örüntülerinde izler bırakacaktır. Bu izler populasyon büyüklüğünün değişimine göre sekansın yönelimine (genişleme, durağanlık ya da azalış) ve temposuna (atasal ya da yeni) etki edecektir (Şekil 1.5).



Şekil 1.5. Hipotetik genoloji ve buna bağlı olarak oluşan filogeniler: a) Populasyon büyüklüğü sabit, b) populasyonda üssel bir büyüme görüldüğünde, c) populasyonda üssel bir daralma görüldüğünde. Tüm durumlarda populasyon büyüklüğü eşit ($N=15$) ve her bir populasyondan 5 DNA dizisi (A - E, F - J ve K - O) örneklenmiştir. Ağaç topolojilerindeki farklılık sadece populasyon dinamiklerinden kaynaklanmaktadır. (Emerson vd'den (2001) değiştirilerek alınmıştır)

Populasyonların demografik deęişimlerinin doęru bir şekilde tahmin edilebilmesi hem halk saęlığı hem de koruma biyolojisi bakımından oldukça önemlidir. İlk populasyon genetięi alıřmaları populasyon byklęinde meydana gelen deęişimlerin populasyonda iki sekans arasındaki ayırt edici pozisyon ve ikili farklılıřmaların daęılımlarını nasıl etkileyeceęi zerineydi. Bunun iin ani bir populasyon geniřlemesi iin varsayılan teorik beklentiyi hesaplamada simulasyonlardan ve deneysel DNA sekans verilerinden yararlanılmaktadır (Beaumont vd 2002). Bu yaklařımlar temelinde ortaya konan iliřkilendirmeler DNA dizi verilerinden populasyonların geirdikleri darboęazların ve geniřlemelerin zamanlarının hesaplanmasına olanak vermektedir. Fakat geleneksel populasyon parametrelerine dayalı yntemler populasyonların genolojik yapısını ihmal etmelerinden dolayı, olguları aıklamada sınırlı kalmaktadır. Bir populasyonun genetik parametrelerinin tahmini tarihsel srelerinin yorumlanabilmesi ve doęruluęu iin önemlidir. Bu yorumlamanın gc efektif populasyon byklęnn, gen akıřı oranının, ayrılma zamanlarının veya populasyonun geniřleme veya darboęaz srelerinin tahminlerinin elde edilmesiyle glenmektedir.

Eřleşmeyenlerin daęılımı (mismatch distribution) analizi algoritmik bir yntem olarak beklenen ve gzlenen populasyon byklęlerinden gemiřte yařanmıř darboęazların veya geniřlemelerin hesaplanmasına olanak saęlamaktadır. Fakat algoritmik doęası arka arkaya yařanan darboęazları ve ssel geniřlemeleri saptamaya izin vermemektedir (Harpending 1994, Drummond vd 2005, Minin vd 2008). Byk veri setlerinin analizine imkan veren yazılımlar ile kaynařtırma temelli simlasyon yaklařımları populasyonların basamaklı, ssel veya lojistik byme rntlerine gre uzun sreli demografik dalgalanmalarının hesaplanmasına olanak saęlamaktadır (Beaumont ve Rannala 2004, Wegmann vd 2010). Bu simlasyon yntemleri eski algoritmik yntemlerden farklı olarak DNA dizilerinden oluřturulan genolojik aęa bilgilerinin kullanılmaktadır. Filogenetik aęalar zerindeki her bir dęm bir kaynařma olayını tanımladıęından bu yolla soyhatlarının ayrılma zamanları, populasyonların byklęlerinin kaynařma modelleri ve farklı byme rntleri hesaplanabilmektedir (Beaumont ve Rannala 2004, Drummond vd 2007). Gnmzde populasyonlardaki gemiř demografik dalgalanmaların anlaşılmasına ynelik kaynařma temelli analizler mevcuttur: Zaman iinde soy hattı grafięi (lineage through time plots: LTT), Skyline grafikleri, Gaussian Markov random fields skyride (GMRF Skyride) ve byme parametresi (g) bunlardan nde gelenlerdir (Minin vd 2008).

Gnmzde kaynařma teorisi efektif populasyon byklę, g oranı, ayrılma zamanı ve populasyon bymesi ve azalması gibi demografik parametrelerin tahmini ve hatta hipotezlerin test edilebilmesi iin istatistiksel bir ereve saęlamaktadır (Kuhner 2007, Knowles ve Maddison 2002). Bu yaklařımlar DNA dizilerine dayalı olarak populasyon genetięi alıřmalarından filocoęrafik alıřmalara ve saęlık alanlarında ok sayıda arařtırma iin kullanılmaktadır. zellikle HIV - 1, hepatit C, insan papiloma virs, influenza A (H1N1) gibi epidemik hastalık yapıcı etmenlerin evrimi, yayılıřı ve ilalar karřısında gstermiř oldukları demografik dalgalanmaları gzlemede (Jung vd 2007, Lewis vd 2008), doęal populasyonların demografilerine baęlı olarak trleşme srelerini ve yayılıř rotalarını saptamada kullanılmaktadır (Pybus vd 2007, Zhao vd 2008, Smith vd 2009).

Psorodonotus cinsine iliřkin literatrde mevcut veriler cinsin 1500 m ve st rakımlarda sulak daę ayırlarında yayılıř gsterdięine iřaret etmektedir. Cins yayılıřının

güneyinde belirgin olarak Anadolu'da parçalı bir yayılış göstermektedir (Çıplak 2008). Günümüz yayılışı itibarıyla soğuk iklim tercihi olan bu hayvanların türleşme ve yayılışlarının Pleistosen'de tekrarlı olarak yaşanan buzul devirlerinin etkisi ile şekillendiği savunulmuştur (Çıplak 2004a, 2008). Buzul devirlerinin populasyonlar üzerindeki olası etkilerinden biri yayılışlarında değişimlere neden olmalarıdır (Hewitt 1996, Taberlet vd 1998, Hampe ve Petit 2005, Çıplak 2004b, 2008, Çıplak vd 2010). Anadolu söz konusu olduğunda buzul devirlerinin etkisi ile iki temel yayılış değişim tipi beklenmektedir. Yatay yayılış değişimleri Anadolu ile kuzey veya güneyindeki alanlar arasında beklenir. Modeller baz alındığında iklimin soğumasına paralel olarak güneye doğru yayılışın genişlemesi ve kuzeyden bir daralması beklenirken ısınma dönemi için tersi bir olgu beklenir (Çıplak 2004b, Hampe ve Petit 2005). Dikey değişimler ise kuzey güney arası değil, düşük ve yüksek rakımlarda yer alan habitatlar arasında beklenir. Canlının ekolojik taleplerine göre, örneğin *Psorodonotus* gibi soğuk iklimi tercih eden bir canlı için, iklimde soğumaya paralel olarak populasyonun yüksek rakım tarafında erime ve düşük rakım tarafında ise genişleme olasıdır. İklim döngüsü tersine işlediğinde veya ısınma başladığında populasyonların düşük rakım tarafında erime ve yüksek rakım tarafında ise genişleme başlayacaktır. Isınma süreci ilerlediğinde yükseklerde yeterli habitatı bulan populasyonların yükseltilere lokalize olacak şekilde kalmaları söz konusu olacaktır (Çıplak 2004b). İklimsel döngüleme bağlı olarak yaşanması beklenen bu değişimler nedeniyle populasyonların parçalanması, daralması veya genişlemesi, genetik çeşitlilik kazanmaları veya yok olmaları söz konusudur. *Psorodonotus* bağlamında konuşulduğunda bu olasılıkların hangilerin yaşandığının saptanması cinsin populasyonlarının geleceği açısından ayrıca önemli olacaktır. Tez kapsamında elde edilmiş belirteç genin dizileri kullanılarak *Psorodonotus* populasyonlarının geçmişte demografik değişimler yaşayıp yaşamadığı, yaşayan populasyonlar varsa bu değişimlerin ne zaman yaşandığı ve iklimsel döngülerle bir korelasyon gösterip göstermediklerini belirlemek amaçlanmıştır. Bu bağlamda elde edilen veriler evrimsel populasyon genetiği, türleşme, biyocoğrafya ve koruma biyolojisi bakımından kullanılmıştır.

1.2.2. Biyo - filocoğrafya

Biyocoğrafya bilim dalı canlıların ve ekosistemlerin zaman içerisindeki coğrafik ve yayılış değişimlerini araştırır. Canlıların bugün yaşadıkları alanlarda neden bulduklarını anlamaya ve tanımlamaya çalışan biyocoğrafya (Crisci vd 2003) disiplinler arası bir yaklaşımla, genetik, jeoloji, coğrafya, paleontoloji, taksonomi ve ekoloji bilimlerinin verilerini kullanır (Çıplak 1999, Cox ve Moore 2005). Biyocoğrafya şu temel soruların peşindedir: Neden bu kadar çok ve çeşitte canlı vardır? Canlıların bu kadar çeşitlenmesini sağlayan nedenler nelerdir? Bugün canlılar buldukları yerlere nasıl ulaşmışlardır? Neden bazı canlılar yeryüzünün her yerinde bulunurken diğer bazıları oldukça lokal olarak bulunurlar? Canlılar her zaman şimdi işgal ettikleri alanlarda mı bulunuyorlardır? İnsan aktiviteleri canlıların dağılışlarını nasıl etkiler? Gelecekte canlı soyhatlarını neler beklemektedir?

Biyocoğrafik sorulara verilen cevapların çeşitliliği değişik ekollerin doğmasına neden olmuştur. Bunlardan ilki geleneksel yaklaşımlar üzerine oturtulan *dispersalist ekol* dür. Bu ekol temelde beş prensip ileri sürer: i) Türler bir orijin merkezine sahiptir ve bunu türleşme takip eder, ii) belirli kriterler kullanarak taksonların orijin merkezleri tahmin edilebilir, iii) fosil formların dağılışları önemlidir, iv) türün yayılış alanının

periferinde kalan populasyonlar yeni türleri oluşturur ve bunlarda gelişerek yeni alanlara dağılırlar ve v) organizmaların daha uzaklara dağılmalarını onların yetenekleri ve fizyolojik kapasiteleri belirler. İtalyan - Fransız botanikçi Léon Croizat'ın yarattığı metafor biyolojik çeşitliliğin tarihsel bir süreçte anlaşılması için araştırmacılara üç boyutlu bir bakış açısı sunmuştur: Çeşitlilik, zaman ve mekan (Crisci vd 2003). Croizat böylelikle dünya üzerindeki biyolojik çeşitliliğin zaman ve mekan içerisindeki değişimlerinin bir sonucu olduğuna işaret etmiş ve o ünlü sözünü söylemiştir: “Dünya ve yaşam beraber evrimleşir”. *Panbiyocoğrafya* Croizat'ın bu söyleviden yola çıkarak kurulmuştur. *Panbiyocoğrafya ekolü* i) coğrafik bariyerler organizmalar ile gelişirler ve ii) ayrılmış populasyonların akrabalıkları haritalar üzerindeki dağılımları ile bağlantılıdır (Craw vd 1999). Panbiyocoğrafya canlıların yayılışlarını haritalar üzerinde düğümlerle, çizgilerle ve yoğunlaşma alanlarıyla ilişkilendirir. Analiz metotları da öneren (en küçük uzaklık ağaçları: Minimum spanning trees) panbiyocoğrafya kantitatif biyocoğrafyaya yönelimi sağlayan bir yaklaşımdır (Craw 1989, Cavalcanti 2009). Panbiyocoğrafya'nın etkisi altında ortaya çıkan *vikaryans ekol* (Cracraft 1982) dispersalist ekolden farklı olarak ana jeolojik paradigma olarak plaka tektoniğine dikkatleri çekerek türleşmelerde vikaryans olayların önemine vurgu yapar (Nelson ve Platnick 1981). Bu ekolün savunucuları birkaç kriteri ön plana çıkarır: i) Plaka tektoniği biyotaların farklılaşmasındaki temel faktördür, ii) taksonların farklılaşmasında vikaryans olayları dispersal olaylarından daha yaygındır, iii) yüksek taksonomik düzeyler türler kadar gerçektir ve vikaryans olayların açıklanmasında türlerden daha kullanışlı araçlardır, iv) biyocoğrafik hipotezlerin sınanmasında filogenetik yaklaşımlar güçlü bir yöntemdir (Willey 1988). Bu iki yaklaşım biyocoğrafik çalışmalara evrimsel konseptin yerleşmesinde önemli etkiye sahiptir. *Kladistik biyocoğrafya* kavramsal köklerini Alman entomolog Willi Hennig'in (1966) kladistik yaklaşımından alır. Kladistik biyocoğrafya taksonların akrabalıklarıyla alanların akrabalıkları arasında paralellik olduğunu ve biyocoğrafya için asıl bilgi verici olanın da bu olduğunu söyler (Lomolino vd 2006). Taksonların evrimsel akrabalıklarından veya kladogramlardan yararlanarak alan kladogramlarını oluşturmaya çalışır. Oluşturulan kladogramlarla alan akrabalıkları, alanların yaşadıkları değişimler ve bunların taksonlar ve biyotalar üzerindeki etkileri yorumlanır. Kladistik biyocoğrafya alan analiz metotları açısından da kullanışlı argümanlar katmış bir yaklaşımdır. Ortak bir atadan köken alan soyhatlarının paylaştığı apomorfilerin parsimoni mantığı altında analizlerinin alan akrabalıklarını açıklamada kullanışlı olabileceğini dile getiren yine bu ekolün savunucularıdır. *Endemizmin parsimonik analizi*, her canlı grubunun yayılışının kullanışlı veriler sağlamayacağından yola çıkarak özellikle yayılışları sınırlı kalmış alan endemiklerinin en kullanışlı bilgiyi sağladığını ileri sürer (Cox ve Moore 2005). Bu ekol özellikle hangi tip canlı taksonların biyocoğrafik analizler için kullanışlı veriler sağlayabileceğini anlaşılır hale getirmiştir. Son olarak *filogenetik biyocoğrafya* modern adıyla *filocoğrafya* (Avice 2000) gelişen teknoloji ve genetik alanındaki yeniliklerin etkisiyle ortaya çıkmış bir akım olarak iki temel prensip üzerine oturmuştur: i) Birbirine yakın akraba türler zaman içerisinde birbirlerinin yerini alma eğilimindedirler ve ii) eğer farklı monofiletik gruplar aynı biyocoğrafik modeli gösteriyorlarsa büyük olasılıkla bu canlı grupları aynı biyocoğrafik tarihi paylaşmaktadırlar. Filocoğrafya soyhatlarının tarihsel coğrafyasının genetik veriler olmaksızın detaylı bir şekilde açıklanamayacağını savunur (Avice 2000, Knowles 2009b).

Filocoğrafya soyhatlarının coğrafik yayılışlarını belirleyen süreçleri ve bunların soyhatları üzerinde işleyişlerini inceleyen bir alanıdır (Avisé 2000). Kelime anlamıyla soyhatlarının zaman ve mekan içerisindeki evrimsel yönelimleriyle ilgilene filocoğrafya, doğrudan gözlenemeyen veya tekrarlanamayacak geçmiş tarihsel süreçlerle ilgilendir. Bu nedenle de diğer alanlardan farklı bir bilimsel stratejiye ihtiyaç duyar. DNA dizileri biriktirmiş olduğu varyasyonlarla türlerin tarihsel demografilerini ve biyocoğrafyalarını açıklayabilmeye imkan sağlamasından dolayı, bu veri sitili çağdaş biyocoğrafik çalışmaların merkezinde yer almaktadır (Avisé 2000, Knowles ve Maddison 2002, Richards vd 2007).

Yeni alanlara yayılma ve kolonizasyon popülasyonların devamlılığı için gereklidir. Soyhatlarının gerçekleştirdiği farklı kolonizasyon dalgaları çoğunlukla alanlarda gerçekleşen iklimsel ve jeolojik olaylarla ilişkilidir. İklimsel ve jeolojik değişimler ekolojik koşulların farklılaşmasına neden olmakta ve popülasyonları göç ve yayılış değişimlerine zorlamaktadır. Bir soy hattının yeni bir alana yayılabilmesinde çevresel ve biyolojik faktörler etkilidir. Bireylerin yeni alanlara ulaşabilmesinde coğrafik koşulların yayılışa izin vermesi, alanda güçlü bariyerlerin olmaması ya da yayılış koridorlarının varlığı önemlidir. Biyolojik olarak organizmaların fizyolojisi, yayılma dinamiği, genetik ve fenotipik plastisitesi (davranışsal esnekliğini de içeren), kısa yaşam döngüsü, erken eşeyssel erginliğe erişme, hızlı büyüme ve yüksek doğurganlık başarılı bir kolonizasyon için avantajdır (Van Wilgen ve Richardson 2012). Bunların yanı sıra yayılmacı soy hattının yeni alana öncü gönderen kaynak popülasyonun birey sayısı ve sahip olduğu genetik çeşitlilik miktarı yeni alana uyumda oldukça önemlidir (Lee 2002). Tüm bu etmenler popülasyonun yeni koşulların yarattığı seçilime başarılı bir kolonizasyon yönünde cevap vermesinde etkilidir. Genellikle bir türün yeni alanda başarılı olması sahip olduğu belli başlı ön - adaptasyonlara bağlıdır. Bu nedenle de benzer iklim koşullarını gösteren alanlara yayılma soyhatları için daha kolaydır. Yayılma ve göç kabiliyeti yakın akraba soyhatları arasında bile farklılık gösterebilmektedir. Bunun nedenleri arasında diğer türlere göre yüksek yayılma yeteneği, değişken koşullara olan ekolojik tolerans genişliği ve ön - adaptasyonlar önde gelir.

Genetik çeşitlilik popülasyonların yayılış alanları içerisinde stokostik süreçlerin ve evrimsel güçlerin etkisi altında şekillenir (Hewitt, 2000, Medail ve Diadema 2009). Yeni alanlara yerleşmeyi başaran popülasyonların gen havuzları göç süresince ve sonrasında yaşanan demografik dalgalanmalardan etkilenir. Özellikle yayılış değişimlerinin yol açtığı birleşme ve parçalanmalar büyük oranda soyhatlarının kaderini belirler (Avisé 2009, Csillery vd 2010). Tüm bu süreçler popülasyonların demografisinde ve genetik kompozisyonunda izler bırakır. Bu nedenle popülasyonların genetik kompozisyonu onların tarihsel demografisi, akrabalıkları ve yayılış rotaları hakkında bilgiler sağlar (Knowles 2002, Guillemaud vd 2010).

Soyhatlarının tarihsel biyocoğrafyaları hakkında ileri sürülen alternatif hipotezlerin istatistiksel olarak sınanabilmesi filocoğrafik çalışmaların temel amaçlarından birini oluşturur (Avisé 2000, Templeton 1998a, Knowles 2009b). Fakat soyhatlarının evrimsel tarihleri tüm biyolojik süreçler gibi karmaşıktır. Geçmişteki dağılım örüntülerinin bilinmemesi, demografik dalgalanmalar, eksik taksonlar, hibritleşmeler ve yok oluşlar biyocoğrafik hipotezlerin sınanmasında zorluklar yaratır. Ayrıca geçmişte yaşanmış süreçlere yönelik çıkarımlarda bulunabilmek soyhatlarının

tarihsel süreçlerine ilişkin bilgileri kayıt edebilen araçlara da ihtiyaç duyar. DNA soyhatları arasındaki filogenetik ilişkileri ve populasyonların demografik dalgalanmalarının sinyallerini kaydedebilen ve nesiler boyu aktarılan tek moleküler belirteçtir. İstatistiksel filocoğrafyanın gelişimindeki en büyük engellerden biri de alternatif hipotezlerin aynı anda test edilebileceği istatistiksel yaklaşımların ve bu büyük çaptaki hesaplamaları yapabilecek güçlü bilgisayarların olmamasıydı (Knowles ve Maddison 2002, Cornuet vd 2008). Günümüzde DNA dizilerinde biriktirilen bu bilgiler gelişen bilgisayar teknolojileri ve sofistike analiz yöntemleri ile soyhatlarının evrimsel tarihi hakkında çıkarsamalarda bulunmaya olanak sağlar (Hickerson vd 2010). İstatistiksel filocoğrafya populasyonların geçmiş demografik ve stokastik süreçlerinin genetik veriler üzerinde bıraktığı izlerden yararlanarak soyhatlarının yayılış rotalarını hesaplamayı amaçlar (Knowles ve Maddison 2002, Knowles 2009b). Fakat türleşmenin tarihsel ve filocoğrafik nedenlerini araştırırken şu üç husus oldukça önemlidir: i) Filocoğrafik senaryoların parametrelendirilmesi, ii) alternatif hipotezlerin analiz stratejisi ve iii) veri setinin hipotezleri açıklayıcılığındaki yeterliliğinin değerlendirilebilmesi (Knowles ve Maddison 2002, Estoup ve Clegg 2003). İstatistiksel filocoğrafya alanında ilk olarak önerilen yaklaşım kümelenen soyhatlarının filocoğrafik analizidir (Nested Clade Phylogeographical Analysis: NCPA) (Templeton vd 1995, Templeton 1998b, 2009). Ancak bu yöntem yayılışı gerçekleştiren birey sayısını, bu bireylerden bir populasyonun oluşma olasılığını ve olası bir populasyon oluşumundan sonra gerçekleşebilecek darboğazları ve genişlemeleri analizlere uygun değişkenler olarak adapte edememesi nedeniyle yetersizdir (Beaumont vd 2002, Cornuet vd 2008, Templeton 2010). Biyocoğrafik hipotezlerin sınanmasında populasyonların tarihsel demografik süreçlerindeki stokastisitenin analizlere yansıtılabilindiği ölçüde genetik verilerin analizlerinin güvenilirliği artmaktadır (Guillemaud vd 2010). Populasyonların gen havuzlarını şekillendiren süreçlerin büyük bir kısmı stokastiktir ve demografik stokastisite populasyonların büyüme oranındaki rastgele değişimleri açıklamaktadır. Moleküler evrimin stokastik doğasını hesaplamalara katmayan NCPA sonrası yaklaşımlar, kompleks demografik modelleri kullanarak olasılık temelli filogenetik yaklaşımlar geliştirmeye başlamış ve sonunda kaynaştırma (coalescent) teorisi geliştirilmiştir (Kingman 1982, Hudson 1990, Knowles 2009b). Kaynaştırma yaklaşımı populasyonlardan elde edilen genetik verilerin analizinde kullanılan bir stokastik modellemedir. Bu yaklaşım rastgele örneklenmiş ortolog DNA parçaları arasındaki genolojik ilişkilerin saptanmasında ve bu parçaların çok sayıda genetik ve demografik senaryo altında simüle edilmesine olanak sağlar.

Simülasyonların kullanımı populasyon genetiğinde uzun zamandan beri yapay evrimsel süreçlerin denendiği bir yorumlama aracıdır. Demografik stokastisitenin (genetik sürüklenme, göç, seçim, mutasyon, rekombinasyon vb.) açıklanabilmesinde simülasyonların bu nedenle önemli bir yeri vardır (Marjoram ve Tavaré 2006). Kaynaştırma modellerinde evrimsel süreç bir soyhattında geriye doğru işletilir ve parça çiftleri en olası atasal parça ile birleştirilerek geriye en atasal olana doğru ilerlenir (Hey ve Nelson 2007). Bu yaklaşımlar süreç içerisinde populasyon genetiğinde model temelli olasılık analizlerini ve hatta Yaklaşık Bayesian Hesaplamaları - YBH (ABC: Approximate Bayesian Computation) içeren Bayesian analizlerinin kapsamı açmıştır (Beaumont 2010). Model - temelli Bayesian metodu demografik ve genetik süreçlerin stokastik doğasını hesaba katarak olası yayılış senaryolarını sınanan bir analiz yöntemidir (Beaumont vd 2002, Bertorelle vd 2010). YBH olasılık hesaplamaları

kullanmaksızın kaynaştırma - temelli algoritması ile demografik ve/veya tarihsel olaylara göre oluşturulan her bir senaryoyu veri setine göre (gözlenen veri) simüle eder ve simülasyonlardan oluşturulan özet istatistikleri gözlenen verilerin (priorlar) özet istatistikleri ile karşılaştırır (Beaumont vd 2002, Cornuet vd 2008, Guillemaud vd 2010). Böylece simüle edilen çok sayıda evrimsel senaryodan hangisinin gözlenen verilerin priorları ile uyumlu olduğunu hesaplar. Bu yolla bugün gözlenen veya gözlenmemiş (bugün alanda var olmayan) populasyonlar daki ayrılma, karışma gibi farklı senaryolar oluşturulup sınanabilir. Bu açıdan kompleks modellerin açıklanmasında ve yorumlanmasında YBH oldukça kullanışlı bir araç olarak karşımıza çıkmaktadır (Cournet vd 2008, Csillery vd 2010, Bertorelle vd 2010). Son yıllarda YBH yaklaşımı populasyon genetiği (Bertorelle vd 2010, Peter vd 2010), filogenetik ve filocoğrafik (Beaumont 2010) çalışmalarda, hastalık etmenlerinin yayılışlarının belirlenmesinde, insanın evriminde demografik süreçleri ve ayrılma olaylarını belirlemede (Verdu vd 2009, Peter vd 2010) ve birçok böcek türünün/populasyonun yayılış rotalarının saptanmasında kullanılmaktadır (Voje vd 2009, Lombaert vd 2010, Allegrucci vd 2011).

Akdeniz havzası filocoğrafik yönelim çalışmaları için doğal bir laboratuvar gibidir. Havza ve çevresi Avrasya ve Afrika - Arap kıtalarının çarpışması ile oluşmuş karmaşık jeolojik ve iklimsel değişimlerin etkisinde kalmış önemli bir biyoçeşitlilik alanıdır. Bölgenin mevcut zengin biyoçeşitliliği geçmişin bu dinamiklerinin izlerini taşımaktadır. Anadolu Doğu Akdeniz de üç kıtanın birbirine dokunduğu bir kavşak olarak biyotaların karıştığı ve paylaşıldığı önemli bir kara köprüsüdür. Alp - Himalaya dağ kuşağı üzerinde bulunan Anadolu kara parçası sahip olduğu yükselti zincirleri ile de dikkat çekicidir. Anadolu'daki doğu - batı ve kuzey - güney yönelimli dağ zincirleri soğuk seven formlar için yatay göçlere bir yayılış koridoru olarak işlevi gördüğü öne sürülmektedir (Çıplak 2008, Bilgin 2011, Şekercioğlu vd 2011). KD - GB yönelimli Anadolu Diyagonalı Kafkasların ve Doğu Karadeniz'in Öksinik biyotası ile Akdeniz kıyı kuşağı formlarının değişiminde önemli bir rol oynamaktadır (Çıplak 2004a, Bilgin 2011, Kaya vd 2013a). Benzer şekilde batıda Toros Yoluyla bağlantılı, Sultan dağları, Bozdağ, Murat dağı, Eğrigöz dağı ve Bolu dağları da Batı Anadolu dağcıl formlarının kuzey - güney yönelimli yayılışına olanak sağlamaktadır (Çıplak 2008). Doğu Anadolu, bazı düşük rakım havzalar hariç ortalaması 1500 - 2000 m olan yekpare bir yükselti zonudur. Özellikle dağcıl formların yaygın olduğu Doğu Anadolu, mevcut yapısıyla bu canlıların çoğu için nispeten homojen bir yayılış alanıdır (Fritz vd 2007, Gvoždik vd 2010). Anadolu içerisindeki dağ zincirlerinin oluşturduğu Toros Yolu (Çıplak 2008) özellikle Kafkaslar ve Balkan - Avrupa biyotalarının paylaşımında ana yayılış koridoru olarak düşünülmektedir. Anadolu'nun soğuk seven formlarının günümüz yayılış örüntülerini kazanmasında öngörülen bu yayılış rotalarının geçerliliğinin istatistiksel filocoğrafya açısından sınanması Anadolu biyocoğrafyası için önemli bir katkı olacaktır.

P. caucasicus soyhattı *Psorodonotus* cinsi içerisinde geniş yayılış örüntüsüne sahip tek soy hattıdır. *P. caucasicus* soy hattının mevcut yayılış örüntüsü içerisinde atasal populasyonun yayılış alanı ve hangi yükselti zinciri üzerinden bugünkü yayılışını gerçekleştirdiği Batı Paleartik filocoğrafyası için cevaplanmayı bekleyen önemli sorulardır. Bu çalışmada Anadolu'daki yükselti zincirlerinden hangilerinin *P.*

caucasicus soyhattının yayılışında kullanıldığı olası yayılış senaryoları içerisinde YBH analizi kullanılarak saptanmaya çalışılmıştır.

1.3. Çalışma Alanının Tarihsel ve Güncel Coğrafyası

1.3.1. Kafkasların neotektonik evrimi

Kafkaslar Avrupa ve Asya'nın sınırını oluşturan %65'i dağlık Karadeniz ve Hazar denizleri arasındaki oldukça yüksek ve engebeli bir arazidir (Kreuer vd 2001). Kafkaslar üç ana yapısal bölüme ayrılır: i) Avrupa'nın en yüksek dağı olarak da bilinen Elbrus dağına da (5644 m) içeren Büyük Kafkas Dağ sırası, ii) Ağrı dağına da içine alan (5165 m) Küçük Kafkas Dağ sırası ve iii) Hazar denizinin güney kıyılarına kadar uzanan Aşağı Kafkaslar. Kafkasların kuzey kısmı Cis - Kafkasya/Büyük Kafkasya bu dağ sırasının karşısında yer alan bölgesi Trans - Kafkasya olarak adlandırılır. Bu dağ sıraları Alp - Himalaya orojenezi üzerinde bulunan ve yaklaşık olarak kuzeybatı - doğu güneydoğu doğrultulu dağ sıralarıdır (Şekil 1.6). Kafkas dağ sıralarının oluşumu Mezozoik'e kadar uzanır. Bu dönemin başlarında birkaç küçük kara parçası olarak beliren bölge, asıl olarak yükselişini Avrasya, Anadolu ve Arap plakalarının çarpıştığı ve bunun sonucunda Tetis denizinin kapandığı Miyosen boyunca (25 - 5 Myö) gerçekleştirmiştir. Bu nedenle Kafkaslar dünya daki en genç dağ oluşum alanları arasındadır (Khain ve Koronousky 1997).

Miyosen boyunca (23 – 5,3 Myö) sığ - deniz tabanı, lagün ve göller şeklinde olan alan, Miyosen'in sonunda (Tortonian 11 - 9 Myö) yükselip karalar şeklinde görülmeye başlamıştır. Bu dönemde denizel alanlar sadece Karadeniz, Azov ve Hazar havzaları ve çevresidir. Özellikle Van ve Urmiye (Van üçgeni ya da Van düğümü) meydana gelen volkanik aktiviteler ve kolları Doğu Anadolu, Ermenistan - Azerbaycan ve Güney Gürcistan'ın volkanik yükseltilerini oluşturmuştur. Çarpışmadan kaynaklı yoğun volkanik aktiviteler aşağı yukarı Kafkasların tüm tektonik birimleri içinde görülmektedir. Fakat volkanik aktivitelerin yoğun olarak gözlemlendiği yerler rijit platform birimlerinin bulunduğu Toros - Anadolu - İran platformunun aşağı Kafkaslar kısmında (Aras ön karası) ve Artvin - Bolnisi rijit birimlerinin olduğu Transkafkasya masifinde görülmektedir. Transkafkasların karasallaşması Geç Pliyosende başlamıştır (~5,5 Myö). Bölge batıda Rionio havzasının (Karadeniz) oluşması sonucu meydana gelen Dzirula masifi ve doğuda Kura havzası (Hazar Denizi) olmak üzere ikiye bölünmüştür. Erken Pliyosende Karadeniz ve çevresi denizel özellikler göstermekte olup bölgede saptanan endemik mollusklar Rioni Havzası ve çevresinde tuzluluğun azaldığını göstermektedir. Benzer şekilde Hazar denizi havzasında endemik acı - su faunasına işaret etmektedir (Adamia vd 2011).

Özet olarak bölge Paleozoik ve Mezozoik boyunca önce Proto - Tetis ve sonrasında Paleo - Tetis'in bulunduğu alanda derin okyanus tabanı idi. Sonraları Proto - Tetis'in bir kalıntısı olan Dizi havzasında birkaç ada yayı ile temsil edilen alan Mezozoik - Erken Sönozoik süresince daralmaya ve gelişmeye devam etmiştir. Oligosen - Erken Miyosen süresince gerçekleşmeye başlayan Afrika - Arap ve Avrasya litosfer plakalarının kıta - kıta çarpışmaları Neo - Tetisin kollarını kapatarak Kafkas zonunun yükselmesine neden olmuştur. Geç Miyosen'den Pleistosen'in sonuna kadar geçen zamanda Kafkasların merkezi kesimlerinde volkanik faaliyetler meydana gelmiş ve molas havzaları oluşmuştur.



Şekil 1.6. Kafkaslar ve yakın coğrafyanın fiziki haritası (Adamia vd 2010)

Kafkaslar dünya daki 25 önemli biyoçeşitlilik alanından biri olması ile Paleartktikte dikkat çekici bir alandır (Myers vd 2000). Ermenistan, Azerbaycan, Gürcistan, Güney batı Rusya, Türkiye'nin Kuzey Doğusu ve İran'ın kuzeyini kaplayan Kafkaslar 28 m'den 5500 m'ye varan yükseklikleri ile de oldukça heterojen bir coğrafyadır. Hazar Denizi ve Karadeniz arasında yer alan bölge aynı zamanda Avrupa ve Asya elementlerinin birleştiği kuzey yarım küredeki önemli bir Plesitosen sığınağıdır (Seddon vd 2002). Paleartktik içerisinde ılıman iklim kuşağı özelliği sergileyen bölge, sahip olduğu yüksek tür çeşitliliği nedeniyle de koruma biyolojisi çalışmalarının da ilgi odağı olmuştur (Mittermeier vd 1999).

1.3.2. Kafkasların Güncel Coğrafyası

Kafkas biyoçeşitliliğinin yaklaşık %25'i bölgeye endemiktir (Myers vd 2000). Kafkaslardaki bu biyoçeşitliliğin şekillenmesinde üç önemli etken dikkati çekmektedir: i) Kafkasların Avrasya, Ortadoğu ve diğer Gondvana kara parçalarıyla olan bağlantısı, ii) Kafkasların topografik yapısı ve iii) geçmişte alanda görülen iklimsel dalgalanmalar. Kafkasların biyocoğrafik yapısına bakıldığında doğuda dar bir kemer oluşturan Hazar Denizi'nin kıyıları hariç bölgenin büyük bir kısmının Avrupa - Sibirya fitocoğrafik bölgesinin Pontik kısmı içerisinde bulunduğu görülür. Hazar Denizi'nin batı kıyıları ise çoğunlukla İran - Turan olarak adlandırılan Medio - Asyatik bölge içerisinde kalmaktadır. Bölgenin önemli bir kısmını oluşturan Karadeniz ve Hazar Denizi'nin güney kıyısı sırasıyla Öksin - Hirkanyan alt bölgesi olarak adlandırılır (Zohary 1973, Browicz 1989). Kafkas bölgesinin dominant florası Avrupa - Sibirya olmasına rağmen, güney batı bölgesi Akdeniz florasından (funda ve çalılık) ve güneyi (Transkafkaslar) İran - Turan elementlerinden (step) güçlü biçimde etkilenmiştir (Atalay vd 1985, Atalay 1992).

Kafkaslar kuzey ve güneyde yüksek dağ sıraları ile doğu ve batıda denizlerle çevrili oldukça heterojen bir arazidir. Bölgenin kuzeyindeki Büyük Kafkaslar dağ sırası ılıman ve subtropikal zonun sınırını oluşturmaktadır. Bu dağ sırasının güneyinde kalan alanlar oldukça farklı vejetasyon tiplerine ev sahipliği yaparken kuzeyinde geniş Kafkas stepleri uzanmaktadır. Yüksekliğin deniz seviyesinden 5600 m'ye kadar çıkması ve Karadeniz ile Hazar Denizi'nin varlığı bölgede oldukça farklı vejetasyon tiplerinin görülmesine neden olmaktadır. Karadeniz özellikle kolçik özellik gösteren Doğu Karadeniz'in nemliliğinde önemli bir yere sahiptir. Dağ sıralarının yüksekliğinden dolayı iç kesimlere doğru karasal ve kurak bir iklim görülürken Hazar Denizi bölgesinin güneyinde Karadeniz'inkine benzer nemli ve ılıman bir iklim kuşağı yaratır (Krever vd 2001, Atalay 2002).

Kafkasların topoğrafik çeşitliliğinden dolayı vejetasyon zonlanması oldukça karmaşık bir yapı sergiler. Yaygın vejetasyon tipi ormanlardır. Bunlar kurakçıl, yoğun orman, alpin - subalpin çayırlıklar, bataklıklar, stepler, çöller ve yarı çöllerdir. Ormanlar bölgenin %20'sini kaplar ve alt sınırları deniz seviyesinden farklı yükselti seviyeleri göstermekle birlikte doğu ve güney doğu Kafkaslarda sıcaklığa ve nemliliğe bağlı olarak 2000 m ve üstüne kadar ulaşır (Krever vd 2001, Volodicheva 2002). Yoğun ormanlık alanların bulunduğu doğu Karadeniz kıyılarında baskın olan bir veya iki tür bulunurken çok sayıda farklı orman tipi güney Hazar denizi kıyılarında (Hyrcan) görülür. Kafkasların güneyinde (Transkafkaslar) ise Akdeniz çalı tipi vejetasyon ve İran - Turan step elementleri karışık bir şekilde görülmektedir.

Kolçik ve Hirkan düşük rakımlarda subtropikal ormanlar ve her dem yeşil bitki örtüsü baskın şekilde görülür. Yüksek rakımlarda özellikle kolçik bölgede bu vejetasyon doğuda baskın olarak yerini *Abies nordmanniana* ve *Picea orientalis* konifer ormanlarına bırakırken, batıda geniş yapraklılarla karışık orman tipleri görülür. Büyük Kafkasların batı kısmında görülen diğer bir konifer orman tipi ise *Betula* spp. ile karışık *Pinus* türleridir. Bunlar yanında *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus* spp. önemli Kafkas orman elementleridir (Volodicheva 2002). Yükseltiye ve enleme bağlı olarak bazı kserofit türler *Paliurus spinachristi*, *Rhamnus pallasii*, *Berberis* spp., *Cotoneaster* spp., *Lonicera* spp., *Jasminum fruticans* ve *Punica granatum* kurak çalılık alanlarda yaygın, bazen *Juniperus* veya *Quercus* elementleri karışık halde görülmektedir (Atalay vd 1985).

Kafkas biyoçeşitliliğinin şekillenmesinde önemli bir etken iklimsel dalgalanmalardır. Bölgede tersiyer başlarındaki (yaklaşık 66 Myö) ılıman iklim koşullarından dolayı tropikal bir vejetasyon tipi hakimdi. Oligosen boyunca (yaklaşık 36 Myö) değişen iklim koşullarından dolayı *Abies*, *Picea* ve *Betula* gibi odunsu bitkiler kademeli olarak alana yerleşmeye başlamıştır. Miyosende belirgin tektonik hareketlenmeler sonucu bölge kuraklaşır ve Gondvana kökenli kserofit türlerden oluşan kurakçıl iklime uyumlu komüniteler alanda yayılmaya başlar. Bu zaman boyunca tropikal ve subtropikal komüniteler daha nemli bölgelere çekilerek Tetis kalıntısı kolçik ve Hirkan (Tersiyer sığınakları) floraları oluştururlar. Pliosen boyunca orman örtüsü Kafkas sığınaklarından dışarı yayılmaya başlamış fakat Pliosen'deki soğuk periyotlarda parçalanmış ve bazı alanlarda yok olmuşlardır. Bu kalıntı ormanların bir kısmı sığınaklarda ve orta yüksekliklerde korunmuştur. Buzullaşmanın doruk noktasına ulaştığı dönemlerde Büyük Kafkaslardan Transkafkasların içlerine doğru konifer ormanları yayılmış ve alana hakim vejetasyon olmuştur. Buzullar arası dönemde bu

ormanlar tekrar geriye çekilmişlerdir (Volodicheva 2002). Geç Pleistosen boyunca Kafkasların sadece bazı yüksek noktalarında büyük buzullar (17 - 35 km uzunluğunda) ve buzul başlıkları oluşmuştur. Büyük Kafkaslarda dağ ve ova buzullaşmaları görülürken bu buzullar doğu Avrupa ova buzlarıyla birleşmemektedir (Gobejishvili 2004). Büyük Kafkaslarda 2000'den fazla noktada buzullaşma noktası gözlenmiş olmasına rağmen bu alanlar tüm Kafkasların yalnızca %0,3'ünü oluşturmaktadır. Son buzul dönemi sonrası buzulların alt limitleri yukarılara çekilmiş, 1880 - 1970 yılları arasında ise buzul alanların oranında %29 gerileme görülmüştür (Volodicheva 2002).

Pleistosen boyunca meydana gelen buzul dönemleri kuzey yarımküredeki biyotalar üzerinde etkili olmuştur. Bu dönemler boyunca komünitelerde güneye doğru yayılış değişimleri ve sığınak içlerinde toplanmalar belirgindir (Hewitt 1996, Taberlet vd 1998, Milne 2006). Benzer durum bugünkü Avrupa biyotası için de geçerlidir. Son buzul döneminde süpürülen Avrupa biyotası için üç ana yeniden kolonizasyon rotası önerilmiştir: i) Kuzeydeki kriptik sığınaklardan güneye yayılış (halen tartışmalı), ii) güneydeki Akdeniz sığınaklarından kuzeye doğru yayılış ve iii) Avrupa'nın doğusundan, Kafkaslar ve Batı Asya'daki sığınaklardan Batı Avrupa içlerine yayılış (Randi 2006, Hewitt 1999, 2004, Schmitt ve Varga 2012).

Kafkaslar batı Paleartikteki iki buzul sığınağına (Kolçik ve Hirkan) ev sahipliği yapmaktadır (Volodicheva 2002). Son yıllarda yapılan çalışmalar bu bölgelerin Avrupa biyotasına kaynaklık ettiği ve katkıda bulunduğunu göstermektedir (Randi 2006, Svenning vd 2008, Ghobad - Nejhad vd 2012). Örneğin Azerbaycan, Kuzey İran floraları dikkate alındığında buradaki bazı bitki soyhatları Anadolu üzerinden Avrupa'ya ulaşarak "Avrupa'nın Oryantal kaynaklı florasını" oluşturduğu dikkati çekmektedir (Gilliat - Smith ve Turrill 1930). Benzer şekilde gal arılarında yapılan moleküler çalışmalar Avrupa'daki biyoçeşitliliğin oluşumunda Pleistosen sığınakları olan İberiya, İtalya, Balkanlar yanı sıra Anadolu/İran'ın da katkılarının olduğunu göstermektedir (Challis vd 2007). Pleistosen sonrası Avrupa tatlı su faunasının oluşumunda Ponto - Kaspian bölgenin (Karadeniz ve Hazar denizi havzası) önemli bir kaynak görevi gördüğü (Kotlík vd 2008), polen ve bitki fosili analizleri üzerine yapılan analizler son buzul maksimumunda geniş yapraklı bitkilere küçük bir sığınak görevi gören Karadeniz'in doğu kıyılarının buzul sonrası dönemde Avrupa florasının oluşumuna kaynaklık ettiği görülmektedir (Tarasov vd 2000).

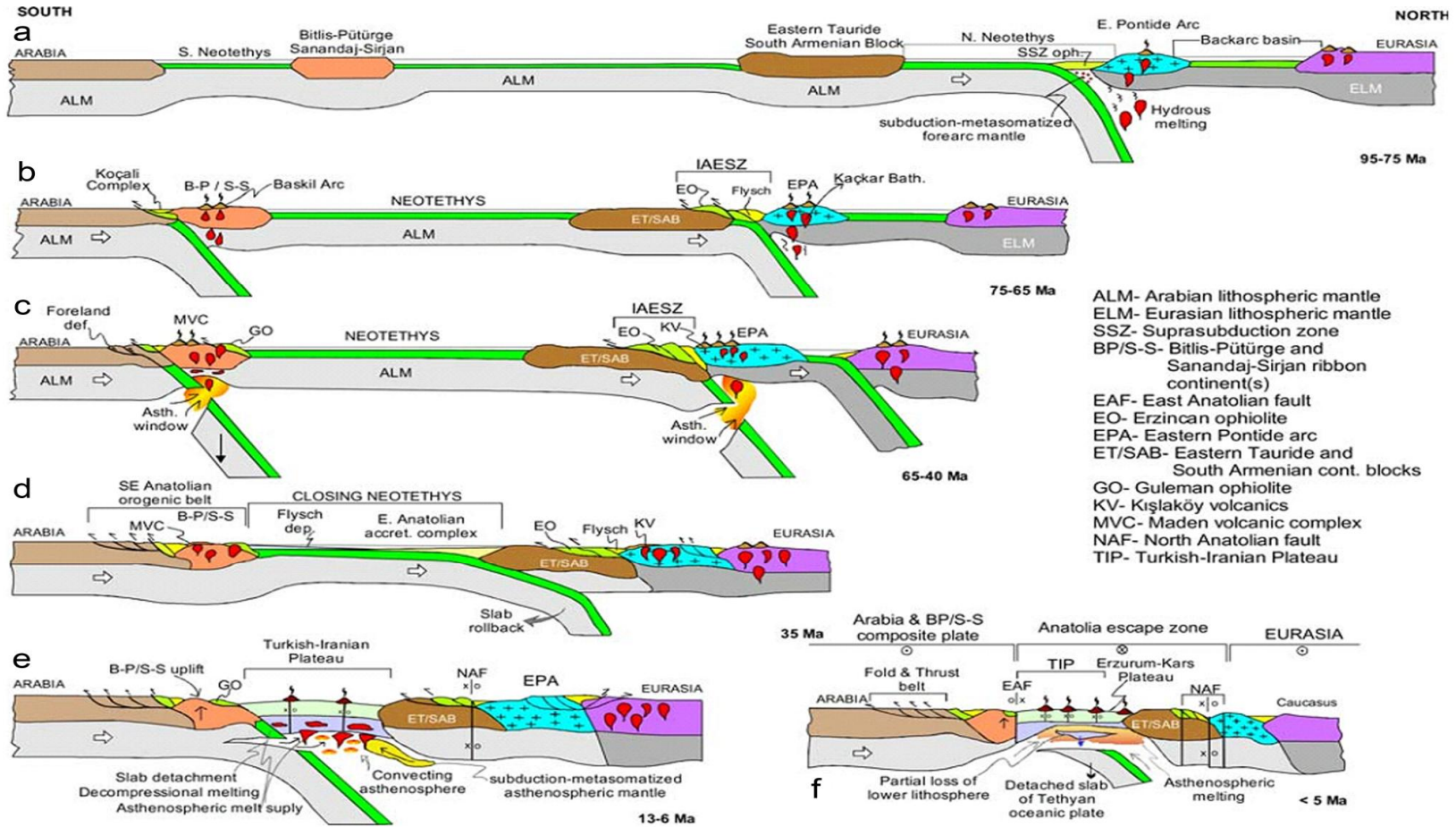
1.3.3. Anadolu'nun neotektonik evrimi

Anadolu'nun neo - tektonik evrimi Akdeniz Havzasındaki Afrika/Arap, Apulian, İberya ve Avrasya plakalarının hareketleriyle ilişkilidir (Meulenkamp ve Sissingh, 2003). Anadolu, Paleo - Tetis'in doğusunda bulunan birçok küçük plakadan köken almış bir kara kütesidir (Şengör ve Yılmaz 1981, Görür ve Tüysüz 2001). Anadolu'nun Kretase'deki paleocoğrafik evrimi hem Neo - Tetis'in çeşitli kollarının hem de Laurasia ve Gondwana marjinalerinin evrimini yansıtır. Neo - Tethys'in okyanus kolları Erken Triyas'da açılmış ve Geç Kretase'den Eosen'e kadar kapanmıştır (Şekil 1.7). Eosen sürecinde (56 - 33 Myö) hem Hindistan plakasının Laurasia'ya hem de Afrika plakasının kuzeye doğru kayması ile Paleo - Tetis ortadan kalkmış ve Neo - Tetis ya da İkinci Akdeniz şekillenmiştir.

Geç Eosen'de (40 - 33 Myö) Neo - Tetis'in kollarının birçoğu kapanmış ve henüz oluşmaya başlayan Anadolu kara kütesinin iç kesimlerinde deformasyonlar başlamıştır (Şekil 1.7c, d). Eosen sonlarında başlayan Alp - Himalaya zincirindeki yüksekli artışı kuzeybatıda kuzeyden güneye parçalı denizel bölgelerin oluşmasına neden olmuştur (Meulenkamp ve Sissingh, 2003). Geç Eosen süresince Anadolu kara kütesinde gözlenen kuzey - güney yönlü sıkışma uzun vadede yükselmelere, aşınmalara, magmatizmaya ve özellikle Kuzey ve Güney Toroslar'ın gelişimine sebep olmuştur (Şengör ve Yılmaz, 1981, Görür ve Tüysüz 2001). Geç Oligosen - Erken Miyosen döneminde (35 - 20 Myö) Afrika'nın Avrasya'ya doğru hareketi hızlanmış buna paralel olarak Afrika/Arap plakası saat yönünün tersine hareketlenerek Kızıldeniz/Süveyş körfezi oluşumunu başlatmıştır (Meulenkamp ve Sissingh 2003). Oligosen ve Erken Miyosen süresince (40 - 15 Myö) Tetis havzasının kapladığı bölge büyük oranda genişlemiştir. Bu dönemde Ege ve Yunanistan'ın büyük bir kısmıyla Anadolu'nun batı kısmı sularla kaplıydı (Meulenkamp ve Sissingh 2003).

Erken Miyosen'de (23 - 15 Myö) bir Ege denizi yoktu (Steininger ve Rögge 1984). Miyosen başında Anadolu ile Arap platformu arasında dar bir kanal şeklinde Bitlis okyanusu vardı. Fakat bu denizel biyocoğrafik birlik Burdigalen'in sonlarında (~17 Myö) Avrasya ve Arap plakası arasında oluşan Gomfoteryum kara köprüsüyle ortadan kalkmıştır. Bu durum Anadolu ile Afrika/Arap plakası arasında faunal değişimi sağlayan bir kara köprüsü oluşturur. Erken Miyosen'den Geç Pliyosene kadar (23 - 5,33 Myö) meydana gelen yükselmeler hemen hemen tüm Avrupa ve aynı zamanda Tetis/Paratetis geçiş zonunda suların çekilmesine neden olmuştur (Meulenkamp ve Sissingh 2003). Bu dönemde kuzeydoğu Para - Tetis bölgesinde meydana gelen tektonik hareketler sonucu Kafkaslarda büyük takımadalar ve ada yayları şeklinde ortaya çıkmaya başlamıştır (Meulenkamp ve Sissingh, 2003). Alp orojenezi Miyosen'in ortalarına doğru (15 - 10 Myö) en şiddetli aşamalarına ulaşmış bunu takiben konverjent plakalar yok olan bir okyanus kabuğu üzerinde yükselen bir platform olan Anadolu kara kütesinin ortaya çıkmasına neden olmuştur (Şengör ve Yılmaz 1983, Meulenkamp ve Sissingh, 2003). Orta Miyosen süresince (15 - 10 Myö) penne yapıdaki bölgede sığ denizler, ada yayları ve düşük yükseltiler hakimdir. Alanda zaman zaman yükselen zaman zaman da gerileyen periyodik su döngüleri etkindir (Meulenkamp ve Sissingh 2003).

Geç Miyosende (11 - 5,3 Myö) Kuzey Peri - Tetis'in merkezinde ve batısında yükselmeler hakimdir (Meulenkamp ve Sissingh, 2003). Anadolu coğrafyası büyük oranda karasal yapıdadır. Yüksekliklerin bulunduğu ve bunun sonucunda da morfolojik olarak pürüzlü bir yüzeye sahip olan Anadolu arazisi, yükselen dağ kuşakları nedeniyle artık karasal bir iklimin görüldüğü bir alandır. Bu dönemde Arap plakasının Anadolu plakasıyla çarpışması sonucu Bitlis okyanusu ortadan kalkmış (Görür ve Tüysüz 2001) ve Kızıl deniz havzasında ki aşırı buharlaşmanın da etkisiyle Akdeniz'in tropikal sularla ilişkisi hemen hemen tamamen kesilmiştir (Meulenkamp ve Sissingh 2003). Sıcak okyanuslarla olan bağlantının kesilmesi ile Orta Miyosen'de subtropik bir iklime sahip olan Anadolu kurak ve sıcak iklimin egemen olduğu bir yer haline gelmiştir. Bu değişim yeşil vejetasyondan dramatik bir şekilde step vejetasyonuna geçişe neden olur (Kayan 1999). Tortonyen'de (11 - 7 Myö) Para - Tetis giderek küçülür, tuzluluk oranı düşer ve bugünkü Akdeniz sınırlarına en yakın konumunu alarak büyük bir iç okyanus halini alır (Şengör ve Yılmaz 1981). Messiniyen başlarında (~7,2 Myö)



30

Şekil 1.7. Anadolu ve yakın coğrafyanın neotektonik evrimi a) 95 - 75 Myö, b) 75 - 65 Myö, c) 65 - 40Myö, d) 35 Myö, e) 13 - 6Myö ve <5Myö (Dilek vd 2010)

kısmen de olsa dar bir boğazla bağlantıda olan Akdeniz ile Atlas okyanusu bu dönemin sonlarında bağlantılarını kaybederler ve Akdeniz gittikçe kuruyan ve parçalanan iç göller şeklini alır. Akdeniz havzasının derin yerlerinde kısmi olarak tatlı - acı su içeren göller oluşur (Steininger ve Rögl 1984). Bu dönem Anadolu'nun Kıbrıs da dahil birçok adayla kara bağlantılarının olduğu bir periyottur.

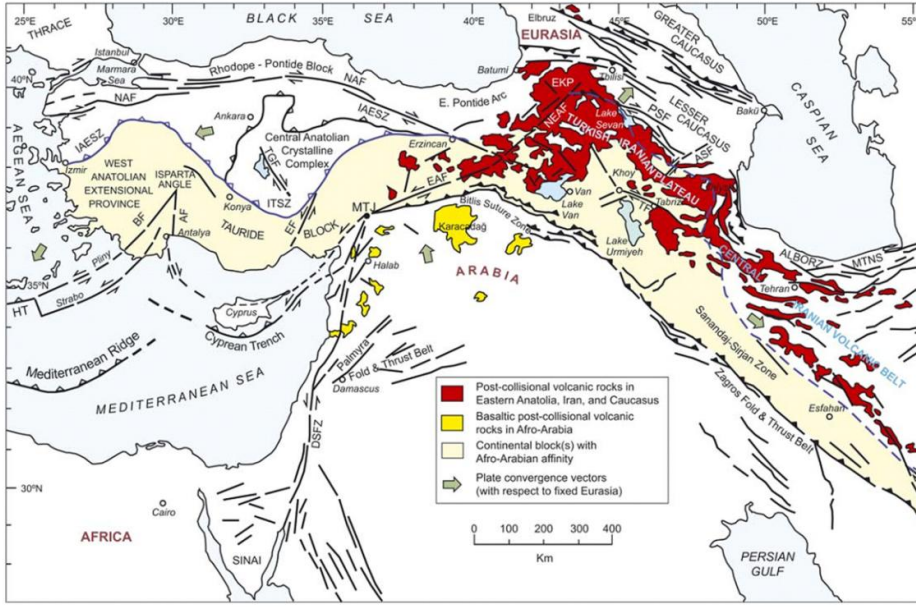
Messiniyen boyunca (5,33 – 7,25 Myö) Ege plakası kuzeyde Anadolu fayından başlayıp Rodos'un güneyinden bir kama gibi Akdeniz sırtında genişlemeye başlamıştır. Ege havzası tamamen kurumuş volkanların ve aktif fayların hakim olduğu bir kara halini almıştır. Erken Pliyosen'de (~5,3 Myö) Cebelitarık boğazının açılmasıyla Akdeniz yeniden dolmaya başlar (Meulenkamp ve Sissingh 2003). Pliyosen döneminde (5,3 – 2,58 Myö) aşağı yukarı günümüzdeki coğrafik yapısını kazanan Anadolu artık yükseltinin fazla olduğu bir arazidir. Arap plakasının sıkıştırmasıyla orojenik hareketlerin yeniden hızlandığı, yükselmelerin ve iç bölgelerdeki göllerde sedimantasyonun devam ettiği bu dönemde jeolojik konumda ani hiçbir değişiklik olmamıştır (Şengör ve Yılmaz 1983, Dilek vd 2010). Ancak, daha önce kıvrılıp setleşmiş ve az engebeli düzlükler haline gelmiş olan arazi artık bütünüyle yükselmiş ve yer yer de kubbeleşmiştir.

1.3.4. Doğu Anadolu'nun neotektonik evrimi

Doğu Anadolu, Kuzey Anadolu fayı (KAF) ile Doğu Anadolu fayının (DAF) Bingöl - Karlıova civarındaki birleşme noktasının doğusunda yer alan ve kuzeyde Pontidler'e, güneyde Bitlis kenet kuşağı ile çevrili doğuda ise Türk - İran ve Ermenistan sınırları boyunca uzanan alandır. Doğu Anadolu'nun neo - tektonik - magmatik gelişimi Orta Miyosen'de Bitlis kenet kuşağında Neo - Tetis'in kapanmasına bağlı olarak gelişen kıta çarpışmasının sonucu olarak başlamıştır (Şengör vd 2008). Daha ağır olan Arap plakasının Avrasya plakasına bindirmesi ve altına dalmasıyla Zagros çarpışmasının paralelinde alan yükselmeye başlamıştır (Mouthereau vd 2012).

Orta Miyosende bölge kuzey - güney yönlü bir tektonik sıkışmanın etkisiyle dalgalı bir topografya kazanmaya başlamıştır. Buna bağlı olarak Erken Miyosen'deki peneplen yapı yerini bölgesel bir yükselmeye bırakmıştır. Bu yükselme nedeniyle deniz bölgeden çekilmeye başlamıştır (Bkz. Şekil 1.7e). Geç Miyosende ise deniz bölgeden tamamen çekilmiştir. Bölgenin tamamen karasallaşmasından sonra gelişen kuzey - güney yönlü açılma çatlaklarından volkanlar çıkmaya başlamış ve bu çatlaklar göl veya akarsulara yataklık etmiştir.

Pliyosen ortalarında düz atımlı faylar bölgenin en önemli yapı öğeleri haline gelmiştir. Batıda Kuzey Anadolu Fayı ile Doğu Anadolu Fayı birleşmiş, buna bağlı olarak Karlıova ve daha güneyde Bingöl düzlükleri ortaya çıkmıştır. Kuzeyde ise düz atımlı fayların birbirlerine yakınlığı Kars yöresinde gelişen şiddetli volkanizma Kars platosunu oluşturmuştur. Bu dönemde yine Hamurpet ve Şerafettin dağları gibi yükseltiler belirerek aralarından yeni havzalar belirmeye başlamıştır. Muş - Van havzası Üst Pliyosen'de şekillenmiştir. Kuvaterner başlarına doğru Ağrı, Süphan, Nemrut, Tendürek gibi yanardağlar görülmeye başlamış ve bölgedeki havzaların günümüzdeki şekillerini almasına neden olmuştur. Doğu Anadolu Bölgesi, kıtasal bir çarpışma zonu içinde çarpışmayla ilişkili gelişmiş volkanizmanın dünya da en iyi görüldüğü alandır (Şekil 1.8). Doğu Anadolu'nun yarından fazlası 14 milyon yıl önceden



Şekil 1.8. Kafkaslar ve yakın coğrafyasındaki volkanik alanlar (Dilek vd 2010)

başlayıp 17. yüzyıla kadar devam eden çarpışmayla oluşan genç volkanik kayalarla kaplıdır (Şengör vd 2008). Geniş bir alanı kaplayan ve kalın olan bu volkanizma topografyanın şekillenmesinde tektonik kadar etkin olmuştur. Alanda 20'nin üzerinde büyük volkanik merkez (Bingöl dağları, Nemrut, Süphan, Ağrı, Tendürek vb.) ve çok sayıda küçük volkanik patlama alanı bulunmaktadır. Bölgenin kuzeyinde Erzurum - Kars Platosunu (EKP) oluşturan volkanik aktivite yaklaşık 11 Myö, bölgesel yükselmeden kısa bir süre sonra Horasan kuzeyinde başlamıştır. Potasyum/argon yaş verilerine göre, volkanik aktivite en şiddetli evresine 6 - 7 Myö ulaşmıştır (Keskin 1998). Volkanik aktivite özellikle EKP'nun batı kısmında yaygındır. Horasan kuzeyinde geniş alan kaplayan Horasan volkaniti 4.1 Myö, daha doğudaki Aladağ volkanı ise 3.5 Myö önce oluşmuşlardır. Platonun en doğusunda 2.7 - 3.5 Myö Kağızman kuzeyi ile Kars arasındaki alanlarda Kars Plato volkaniti olarak isimlendirilen bazalt ve bazaltik andezitlerin plato lav akıntıları şeklinde olduğu görülmektedir.

Kıta kabağının sıkışması ve kıvrılması sonucunda alanda antinklinal yükselteleri, senklinal havzaları ve sert plakaların hakim olduğu alanlarda çok sayıda doğrultu atımlı fayların gelişmesine neden olmaya başlamıştır. Buna bağlı olarak kuzeydoğuda, Tuzluca - Kağızman - Iğdır - Doğubayazıt - Gürbulak arasında yanıl atımlı faylarla kontrol edilen yeni bir havza açılmıştır. Bu havzada Tuzluca formasyonu çökelmiştir. Önceleri aynı havzanın birer kesimiymişken ilkin Göze dağı, sonra Zor dağı ve daha sonra Ağrı dağı tarafından bölünen Tuzluca - Kağızman - Iğdır - Doğubayazıt - Gürbulak havzası ise bir çek - ayır havza olarak değerlendirilir (Şaroğlu ve Güner 1981, Koçyiğit vd 2001). Yükseltinin 2000 m'den aniden 1000 m'ye düştüğü bu fay zonu aynı zamanda Aras nehrinin de yatağını oluşturmuştur.

Doğu Anadolu bölgesinin tektonik evrimini özetleyecek olursak: i) Paleotektonik dönemin en genç çökelleri bölgede Alt Miyosen yaşlıdır. Sığ denizel kireçtaşları ile temsil edilen bu çökeller tüm Doğu Anadolu'da yaygın olarak yer

almakta olup, o dönemde, bölgenin sığ bir denizle kaplı olduğunu göstermektedir. ii) Doğu Anadolu'da neo - tektonik dönem Orta Miyosende başlamıştır. Bu dönem çökelleri alt düzeylerde denizel, üste doğru karasal ortam ürünü bir istifte temsil edilir. Regresif özellikteki istif Orta Miyosende denizin bölgeden çekilmesinin, bölgenin sıkışmaya başlamasıyla gelişen bölgesel yükselmeyle yakından ilişkisini göstermektedir. iv) Bölgenin neo - tektonik dönemi boyunca görülen kıvrılmalar ve faylanmalar dağ arası havzaların ve kırıklara bağlı çöküntü alanlarının oluşmasına neden olmuştur, v) neo - tektonik dönemin çökelleri Üst Miyosende, günümüze kadar devam eden bir istif oluşturmuştur. Bunlar karasal fasiyeste ve etkin bir tektonik rejim içinde volkanizmayla da iç içe gelişmiştir. Tersiyer başlarından tarihi çağlara kadar belirli aralıklarla devam eden volkanizma sonucu milyonlarca metreküp volkanik malzeme yüzeye yayılmış bölgede yer yer 1000 m'den daha kalın volkanik bir kabuk oluşturmuştur (Şaroğlu ve Güner 1981).

1.3.5. Buzul sığnağı olarak Anadolu

Jeolojik - Coğrafik geçmiş bağlamında, günümüze en yakın dönem olduğundan biyoçeşitliliğin oluşumunda en belirleyici olması beklenen dönemler Pliyosen ve Pleistosen dir. Son 2,5 milyon yıllık dönemde yaşanan iklim döngülerinin Anadolu biyoçeşitliliğinin şekillenmesinde önemli etkileri olmuştur (Çıplak 2008, Kaya vd 2012, 2014, Sağlam vd 2014). Döngüsel soğuma ve ısınma dönemleri tüm dünya iklimini etkilemişse de, asıl olarak kuzey yarım kürenin kutup ve ılıman kuşağını üzerinde etkili olmuştur. İklimsel değişimler bölgesel özellikler gösterdiğinden buzul dönemlerinin sayısı ve niteliği bölgelere göre farklılık gösterir. Kutuplardaki buzullaşma ile yaklaşık eş zamanlı olarak ılıman kuşaktaki dağ veya dağ kuşakları da (Anadolu dağları dahil Akdeniz'in kuzey havzasındaki tüm yükselti zincirleri) buzul tabakalarına sahip olmuşlardır (Çiner 2003, Sarıkaya vd 2009). Alplerde yapılan çalışmalar buzul dönemlerinin son 2,5 milyon yıl içerisinde yaşandığına işaret etmektedir (Popescu vd 2010, Hughes vd 2006). Buzul dönemleri ılıman dönemlerle kesintiye uğramış ve iklimsel döngüler soğuma - ısınma şeklinde gerçekleşmiştir (Webb ve Bartlein 1992, Cox ve Moore 2005)

Anadolu buzul dönemleri boyunca tamamen buzul tabakasıyla örtülmemiş bir coğrafyadır. Ancak biyocoğrafik değerlendirmelerde Alp/Kuzey Avrupa verilerini Anadolu için referans almak mantıklıdır ve genelde de öyle yapılmaktadır. Bu verilere göre, günümüzden geriye doğru gidildiğinde, iklimsel parametrelerde sapmaların belirgin olduğu son dört buzul devri görülmektedir. Holosen buzullar arası dönemi 20 - 18 bin yıl önce son buzul dönemi olan Würm'ü takiben başlar. Würm'den geriye doğru gidildiğinde Riss, Mindel ve Günz buzul dönemleri ve aralarında buzullar arası dönemler olarak adlandırılan Würm/Riss, Riss/Mindel ve Mindel/Günz ılıman periyotları bulunur. İliman ve soğuk dönem süreleri ve de iklimsel parametrelerdeki sapma aralıkları farklılıklar gösterse de periyodik olarak son 2,5 milyon yıla varan sürede iklimsel döngüler aynı şekilde, soğuk ve sıcak dönemler şeklinden birbirini tekrarlanmıştır (Cox ve Moore 2005).

Her soğuk dönemde iklimin soğumasına paralel olarak Kuzey kutbundan gelişen buzul örtüleri daha düşük enlemlere doğru genişlemiş ve yer yer 55. enleme kadar varmışlardır. Buzul tabakası altındaki enlemlerde (50. - 52. Enlemlere kadar) sürekli donmuş toprak zonu oluşmuştur (Cox ve Moore 2005, Hewitt 2000). Buzul dönemleri,

süreleri soğuk dönemlere göre daha kısa olan ılıman dönemlerle kesintiye uğramıştır. Buzul maksimum ve sıcak maksimum dönemler arasındaki sıcaklıkta 10 - 14°C kadar bir sapma meydana geldiği, bölgesel yağış rejimlerinin değiştiği ve buharlaşan suyun büyük bir kısmının buzul tabakalarında tutulması nedeniyle soğuk dönemlerde özellikle ılıman kuşakta kuraklıklar yaşandığı sediman ve buzul tabakaları üzerinde yapılan araştırmalarla gösterilmiştir (Cox ve Moore 2005). Yine yağış rejimi ve buzul tabakalarında suyun tutulması nedeniyle ılıman kuşakta deniz/göl su seviyelerinde düşüş yaşanmıştır. Anadolu için konuşulduğunda, Çanakkale ve İstanbul boğazlarının oluşumu da buzul dönemlerinin yaşandığı Pleistosen'e denk gelmektedir. Diğer tektonik etkilerin yanında, deniz seviyesindeki değişimlere bağlı olarak son Çanakkale suyolunun yüz elli bin yıl ve İstanbul Boğazı'nın ise beşbin yıl kadar önce oluştuğu bildirilmektedir (Çağatay vd 2006).

Pleistosendeki iklim döngüleri sırasında yaşanan değişimlerin, kommunité veya populasyon bazında, biyolojik çeşitlilik üzerinde ciddi etkileri olmuştur. Filocoğrafya bazında konuşulduğunda en önemli etkileri yok oluşlar ve yayılış değişimleri şeklindedir. Bu durum çevresel koşulların değiştiği, populasyon üzerinde stres yarattığı alanlardan canlıların nesiler boyu süren uygun habitatlara göçü şeklindedir. Bu süreçte yayılış yeteneği yüksek olan populasyonlar güneyde buzullaşmamış sığınaklara çekilirken (Hewitt 1996, Taberlet vd 1998) yayılış yeteneği sınırlı olan populasyonlar ise yok olmuşlardır. Batı Paleartik için, İberya, İtalya, Balkanlar/Yunanistan ve Anadolu olmak üzere dört ana buzul sığınağı tanımlanır (Taberlet vd 1998). Buzul dönemini takip eden ılıman dönemlerde buzullarla örtülmüş/buzul toprak olan kuzey alanların biyoçeşitliliği sığınaklardan kuzeye doğru yayılan öncü populasyonlarca tekrar oluşturulmuştur. Her iklim döngüsü sırasında bu olaylar tekrarlanmış ve yüksek enlemlerin biyoçeşitliliği her seferinde süpürülürken düşük enlemlerdeki sığınakların çeşitliliği her seferinde tekrar harmanlanmıştır (Çıplak 2004b). Bu nedenle Batı Paleartik'in biyoçeşitliliği büyük oranda (az sayıda Asya veya Afrika kökenli form hariç tutulursa), soğuma/ısınma dönemlerinde buzul sığınaklarında barınabilmiş populasyonlardan köken almıştır (Hewitt 2000).

Sığınaklar ile buzul örtü/buzul topraklı alanlar arasındaki yayılış değişimleri yatay veya horizontal olarak tanımlanır. Ancak, Pleistosen iklim döngülerinin sığınak içi etkilerininin kuzey alanlara göre farklı olması beklenir. Sığınaklar buzullarla örtülmemiş veya buzul toprak haline dönmemiş olsa da, sığınaklar içerisinde yükseltiye bağlı bir buzullaşma söz konusudur. Yüksek enlemlerde buzul genişlemesine benzer şekilde, düşük enlemlerin yükseltilerindeki buzullar yükseltiye bağlı olarak genişlemiş veya geri çekilmişlerdir. Her soğuk dönemde genişleyen dağ buzulları sıcak dönemlerde tekrar daralmışlardır ve bu durum dağın yüksekliği ne kadar fazla ise o kadar belirgin olmuştur. Anadolu için konuşulduğunda, soğuk dönemlerde buzul tabakalarının 1800 - 2000 metreye kadar indiği (Çiner 2004, Sarıkaya vd 2011) ve bundan daha yüksek kısımlara sahip dağların her birinin birer kuzey kutbu niteliği arz ettiği düşünülmektedir. Isınma - soğuma dönemleri için populasyonlardan beklenen reaksiyonların sığınak içinde de gerçekleşmesi beklenir. Her soğuk dönemde düşük rakıma ya da düşük enlemlere çekilen populasyonlar, sıcak dönemlerde tersi yönde yayılış değişimi göstereceklerdir. Bu nedenle tekrarlı ısınma ve soğuma dönemlerinin Anadolu'nun biyoçeşitliliği üzerinde belirgin etkilerininin olduğu düşünülebilir.

1.3.6. Anadolu'nun güncel coğrafyası

Anadolu'da yer şekillerinin en belirgin özelliği yükseltinin fazla oluşudur. Türkiye'nin ortalama yükseltisi (1132 m) Avrupa ortalamasının üç katını aştığı gibi, Asya ortalamasından bile fazladır. Öyle ki yüksekliği 0 ile 250 m arasında olan yerler, Anadolu yüz ölçümünün onda birini ancak bulur. Buna karşılık Anadolu topraklarının yarısı 1000 m ve üzerindedir. Anadolu dağ sıraları kuzey ve güney kıyılar boyunca hemen hemen kesintisiz bir biçimde ve çoğu yerde birkaç sıra halinde uzanır. Bu dağ sıraları arasında İç Anadolu'nun geniş düzlükleri yer alır. Kıyıları izleyen dağ sıraları, doğuya gidildikçe birbirine yaklaşır ve sıklaşır. Bu nedenle Doğu Anadolu, Anadolu'nun en yüksek ve engebeli yeridir. Doğu Anadolu'daki birçok düzlük, İç ve Batı Anadolu'daki birçok dağın doruğundan daha yüksektir.

Anadolu dağlarının büyük bir bölümü, orojenik hareketler sonucu oluşmuş kıvrımlı ve kırık dağlardır. Kuzey Anadolu Dağları ile Toroslar, Alp - Himalaya orojenez sisteminin birer parçasıdır. Bunların dışında İç Batı, İç Anadolu ve Doğu Anadolu'da orojenik hareketlerle oluşmuş çeşitli dağ sıraları da bulunmaktadır. Ege kıyılarına dik bir şekilde uzanan bu dağların yükseltisi nispeten azdır. Bu dağ sıraları faylanma sonucu oluşan yükseltiler iken bunların arasında ovalar ise çöküntülerdir (Atalay 2002).

Anadolu'nun yükselti değişkenliği ve denize göre konumlanması iklimsel değişkenliğini de arttırır. Denizlerin önemli etkilerinden biri iklimi ılımanlaştırması ve ara mevsimlerin oluşmasını sağlamasıdır. Bu durum kıyılarda kış - yaz geçişlerini yumuşatır ve ara mevsimlerin kıyılarda daha uzun sürmesine yol açar. Öte yandan Türkiye'de çöl ikliminin görülmemesinin bir nedeni de denizlerdir. Oysa Türkiye ile aynı enlemler arasında yer alan Orta Asya'daki bazı yerlerde çöller oluşmuştur. Anadolu'da değişik iklim çeşitlerinin görülmesinde yer şekillerinin önemli etkisi vardır. Her 100 m yükseldikçe sıcaklığın 0,5 - 0,6°C düştüğü düşünülürse, iklimi etkileyen diğer faktörler olmasa bile, yükselti yöre ve bölgeler arasında büyük sıcaklık farkına neden olabilmektedir.

Dağların yerleşim yönü birkaç şekilde iklimi etkiler. Örneğin Toroslar, kışın tropikal havanın iç kısımlara, iç kısımlardaki kutupsal havanın da güney kıyılara geçmesini engeller. Bu nedenle kışın iç kısımlar biraz daha soğuk, buna karşılık güney kıyılar biraz daha sıcaktır. Kuzey Anadolu Dağları da kutupsal hava kütesinin iç kesimlere geçmesini engeller. Aynı şekilde paralel olarak yerleşmiş dağlar denizden gelen sıcak ve nemli hava kütlelerinin, yükseklerle taşıdığı nemi büyük çapta yağış olarak bırakır. Bu nedenle Kuzey Anadolu ve Yıldız dağları ile iç kısımlardaki dağların kuzeyi, Torosların güney yamaçları en fazla yağış alan yerlerdir. Buna karşılık dağların İç Anadolu'ya bakan yamaçları daha az yağış almaktadır. Bu açıdan deniz etkisinin iç kısımlara geçmesini engellemesi bakımından Toroslar ve Karadeniz dağ sıraları güçlü bariyerlerdir. İklimi belirleyen, habitat çeşitliliği yaratan, kimi canlılar için bariyer, kimileri için ise sığınak ve yayılış koridoru olan dağlar Anadolu'daki soyhatlarının şekillenmesinde önemli rol oynamaktadır (Çıplak 2008, Bilgin 2011, Şekercioğlu vd 2011). Anadolu'da topografyanın engebeli alanları ile bu alanların sahip olduğu biyolojik çeşitlilik arasında pozitif yönde bir korelasyon olduğu görülmektedir (Çıplak 2004a, 2003, Kaya vd 2012).

2. MATERYAL ve METOT

2.1. Çalışma Alanı ve Örneklerin Toplanması

Psorodonotus cinsinin yayılış gösterdiği Kafkaslar, Anadolu ve Balkanlarda tanımlanmış 13 türü bulunmaktadır (Eades vd 2014). Bu türlerden 9 tanesi (*P. specularis*, *P. soganli*, *P. caucasicus*, *P. suphani*, *P. salman*, *P. rugulosus*, *P. hakkari*, *P. tendurek* ve *P. venosus*) Anadolu içerisinde yayılış gösterir. Tez kapsamında türlerin yayılışları (Türkiye lokaliteleri yayınlanmış ve yayınlanmamış müze materyali) referans alınarak 2010-2013 yılları arasında arazi çalışmaları yapılmıştır. Araziler sırasında örnekleme lokalitelerinin coğrafik konumları, yükselteleri, Global Position System-GPS verileri ve vejetasyon bilgileri kayıt edilmiştir. Toplanan örneklerin bir kısmı morfolojik ve moleküler çalışmalar için alkolde saklanırken (%96'lık alkol, -20°C) erkek bireylerin bir kısmı diğer bireylerden izole edilerek çağrı seslerini kayıt etmek için canlı olarak kafeslerde tutulmuştur. Her bir populasyondan hem moleküler analizler hem de morfolojik analizler için erkek ve dişilerden yeterli sayıda (20-25) örnek toplanmaya çalışılmıştır. Arazi çalışmaları sırasında toplanan örnekler cinse ait literatürler ve Akdeniz Üniversitesi Zooloji Müzesinde (AUZM) bulunan müze materyalleri yardımı ile teşhis edilmiştir. Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Entomoloji grubu tarafından gerek proje sürecinde toplanan gerekse Londra Doğa Tarihi Müzesi (NHM) ve Berlin Doğa Tarihi Müzesi' deki (MNB) tip örnekleri (B. Çıplak tarafından) çalışılmış ve tez kapsamında sunulmuştur.

2.2. Fenotipik Varyasyon Analizleri

Tez çalışmasına konu olan *Psorodonotus* cinsi taksonları ve bunlara ait populasyonlar arasında fenotipe dayalı farklılıkları saptamak ve mevcut taksonomik karakterlerin güvenilirliklerini sınanmak amacıyla, geleneksel morfometrik ve geometrik morfometri analizleri gerçekleştirilmiştir. Bunlara ek olarak taksonlar arasında erkek çağrı seslerine dayalı farklılıklar olup olmadığını araştırmak amacıyla çağrı sesi karakterleri incelenmiştir.

2.2.1. Doğrusal morfometrik analizler

Geleneksel morfometrik yöntemler (uzunluk, yükseklik, genişlik, oran, açı vb.) orthopterlerde ekolojik faktörlerin etkisini belirlemede ve taksonlar arası farklılıkları saptamada yaygın olarak kullanılmaktadır. Çalışmada *Psorodonotus* cinsi taksonlarına ait bireylerden belirli morfolojik yapılar için metrik ölçümler ve sayımlar yapılmıştır. Morfolojik yapılar hem taksonomik hem de ekolojik farklılıkları ortaya koyabilecek nitelikte olmaları ön planda tutularak seçilmiştir. Gelişmiş arka femur ve tibia orthopterlerin tanımlayıcı sinapomorfileridir. Uzun antenli orthopterlerde yalnızca hareketten sorumlu olan arka femurun uzunluğu taksonlar arasında habitata, alanın vejetasyon tipine ve nişine göre farklılıklar gösterebilmektedir. Bu çalışmada *Psorodonotus* cinsinin erkek ve dişi bireylerinden arka femur ve tibia uzunluğu ile arka femur maksimum genişliği ölçülerek: i) Taksonlar arasında bu yapılar bakımından istatistiksel açıdan anlamlı farklılıklar olup olmadığına, ii) bireylerin femur ve tibia özellikleri ile yaşadıkları alanlar, vejetasyon tipi ve yükselti arasında bir korelasyon olup olmadığı istatistiksel analizlerle belirlenmeye çalışılmıştır.

Uzun antenli orthopterlerde (Ensifera alttakımı) kanatlar erkeklerde uçmanın yanı sıra bazı taksonlarda yalnızca çağrı sesi üretecek şekilde farklılaşmıştır. Erkek bireyler sağ tegminanın kubital damarının ventralinde bulunan ses dişlerini sol tegminanın dorsalında ses dişlerine karşıt konumlu olan kalınlaşmış sürtücü damara (scraper) sürterek çağrı sesi üretirler. Orthopterlerin çoğu tür grubunda ses diş sayısı diyagnostik karakter olarak kullanılmaktadır (Boztepe vd 2013, Kaya vd 2012). Tez çalışmasında *Psorodonotus* cinsi erkek bireylerde ses diş sayısı bakımından bir farklılık olup olmadığını belirlemek amacıyla erkek bireylere ait ses diş sayıları sayıldı ve istatistiksel analizlere tabi tutulmuştur.

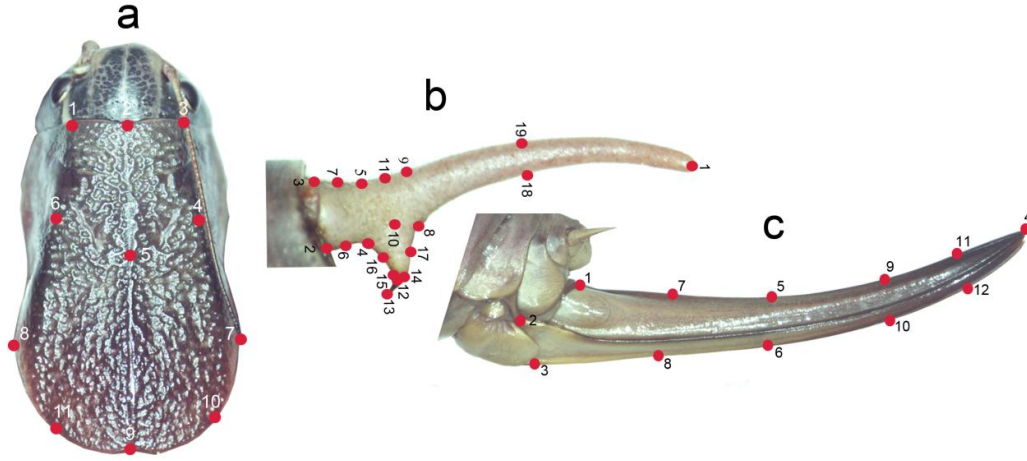
Femur ve tibia ölçümleri ile ses diş sayımları için Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Entomoloji Müzesinde bulunana Leica MZ-6/DC600 stereo mikroskop ve görüntüleme sistemi kullanılmıştır. Bireylere ait ölçüm ve sayım verileri parametrik testlerin gerektirdiği varsayımlar (normallik, varyansların homojenliği vb.) yönünden kontrol edilmiş ve bunlardan sapma gösteren veriler için gerekli transformasyonlar yapılmış sonrasında parametrik testler uygulanmıştır. Elde edilen veri setlerine varyans analizi (tekyönlü ANOVA) ve çoklu karşılaştırma testleri (Tukey) uygulanmıştır. İstatistiksel analizler SAS v.9.1.3 (SAS Institute Inc. North Carolina, USA) ve SPSS v.17.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) programları kullanılarak gerçekleştirilmiştir.

2.2.2. Geometrik morfometrik analizler

Geometrik morfometrik verilerin doğrusal ve açısal yöntemlere göre ileri istatistiksel metotlara daha uygun olması bu analiz metodunu fenotipe dayalı taksonomik çalışmaların merkezine oturtmuştur (Giri ve Paggi 2006, Crews 2009, Fonturua ve Morais 2011). Bir yapıyı aynı anda hem şekilsel hem de boyuta dayalı analiz etmeye olanak sağlayan bu yöntem şekilsel farklılıkları ince plaka ızgaraları şeklinde gösterebilmesi ile de oldukça kullanışlıdır. Taksonlar arasındaki şekilsel farklılıkları iyi bir şekilde sayısallaştırabilen bu yöntemin istatistiksel başarısı, öncelikle uygun şekillerin ve sonrasında şekle uygun nirengi noktalarının belirlenebilmesindedir. Bu çalışma için *Psorodonotus* cinsinin erkek bireylerine ait pronotum ve sersi ile dişlere ait pronotum ve ovipozitör yapıları geometrik morfometri analizleri için seçilmiştir.

2.2.2.1. Erkeklerde morfometrik analizler

Orthopterlerde erkek bireylere ait morfolojik karakterler tür teşhislerinde dişlere göre daha fazla kullanılmaktadır. Erkek pronotumu da bu yapılardan birisidir. Toraksı bir zırh gibi örten pronotum orthopterlerde dikkat çekici bir yapıdır. *Psorodonotus* cinsi erkek pronotumunun şekli ve diskinin (dorsal yüzeyinin) yapısı türlerin teşhisinde kullanılmaktadır (Ebner 1923, Ramme 1951). Erkek pronotum diskinin 11 nirengi noktası (22 alan koordinatı) hem taksonlar arası homolojik noktalar hem de yapının şeklini ve büyüklüğünü yansıtacak şekilde belirlenmiştir (Şekil 2.1a). Alan belirteçlerinin seçilmesindeki kriterler Çizelge 2.1'de verilmektedir.



Şekil 2.1. *Psorodonotus* bireylerinin geometrik morfometri analizleri için seçilen yapıları ve nirengi noktaları a) erkek pronotumu, b) erkek sersisi, c) dişi ovipozitörü

Çizelge 2.1. Erkek pronotumuna ait nirengi noktaları ve kategorileri

Alan belirteci	Açıklama	Bookstein kategorisi
1	Sol apikolateral kenar	Tip 2
2	Medyan karinanın proksimal ucu	Tip 2
3	Sağ apikolateral kenar	Tip 2
4	Sol lateral diskin başlangıç noktası	Tip 1
5	Medyan karina üzeri, sulkus	Tip 1
6	Sağ lateral karinanın başlangıç noktası	Tip 1
7	Sağ lateral karinanın posteriorda sonlandığı nokta	Tip 2
8	Sol lateral karinanın posteriorda sonlandığı nokta	Tip 2
9	Medyan karinanın posterior ucu	Tip 2
10	Sağ posterior yayın ortası	Tip 3
11	Sol posterior yayın ortası	Tip 3

Erkek sersisi orthoptera da fenotipe dayalı tür teşhisinde yaygın olarak kullanılan önemli bir taksonomik yapıdır (Bei-Bienko 1954, Ebner 1923, Ramme 1951, Karabağ 1958). Bazı cinslerde tür teşhisinde kullanışlı tek karakter olan sersiler bazı türlerde alttür seviyesinde ayrımların yapılabilmesine olanak sağlayabilmektedir (Boztepe vd 2013). Abdomenin 11. segmentinin üye kalıntısı olan sersiler çiftleşme sırasında erkeğin dişiyi kavramasını sağlar. Sersiler dişinin gonangulumundaki yuvalara yerleşerek erkeğin sperm kesesini dişiye aktarması süresince dişiyi tutmasını sağlar. Bu kavrama mekanizması bir türün erkeklerinin yalnızca kendi dişleriyle çiftleşmesine olanak sağlamasından dolayı aynı zamanda türler arasında bir prezigotik izolasyon (mekanik izolasyon) bariyeri de sağlamaktadır (Sota ve Kubota 1998, Masly 2012) Omurgasızlarda genital organlardaki karşılıklı etkileşimin (anahtar-kilit ilişkisi) bu

yapıların evriminde eşeye bağlı güçlü bir seçim baskısı oluşturduğu düşünülür (Holwell vd 2010, Masly 2012). Bu nedenle sersi morfolojisi yakın akraba taksonların birbirinden ayırt edilmesinin yanı sıra eşeyssel seçilimin yönü ve şiddeti hakkında da işaretler taşıyabilmektedir. Çalışmada erkek bireylere ait sersilerden 19 alan belirteci yukarıda sayılan kriterler göz önünde bulundurularak seçilmiştir (Şekil 2.1b, Çizelge 2.2).

Çizelge 2.2. Erkek sersisine ait nirengi noktaları ve kategorileri

Nirengi noktası	Açıklama	Bookstein kategorisi	Nirengi noktası	Açıklama	Bookstein kategorisi
1	apeks	Tip 2	11	10. alan berlitecinin karşısı	Tip 3
2	ventral bazal kaide ucu	Tip 3	12	dikenin proksimal başlangıcı	Tip 3
3	dorsal bazal kaide ucu	Tip 3	13	dikenin apeksi	Tip 2
4	ventral alt kıvrım başlangıcı	Tip 2	14	diken başlangıcının dorsali	Tip 3
5	dorsal alt kıvrım başlangıç karşısı	Tip 2	15	diken başlangıcının ventrali	Tip 3
6	2. ve 4. alan belirteçlerinin ortası	Tip 3	16	8. ve 12. alan belirteçlerinin ortası	Tip 3
7	3. ve 5. alan belirteçlerinin ortası	Tip 3	17	4. ve 15. alan belirteçlerinin ortası	Tip 3
8	ventralde distal uzantının başlangıcı	Tip 1	18	distal uzantının orta ventrali	Tip 3
9	dorsalde distal uzantının başlangıcı	Tip 1	19	distal uzantının orta dorsali	Tip 3
10	lateral dikenin köken aldığı yer	Tip 1			

2.2.2.2. Dişilerde morfometrik analizler

Psorodonotus cinsinde diş bireylerin pronotum şekli bakımından taksonlar arasında farklılıklar olup olmadığını saptamak amacıyla geometrik morfometri analizleri gerçekleştirilmiştir. Erkek pronotumunda olduğu gibi diş pronotum diski için 11 nirengi noktası (22 alan koordinatı) seçilmiştir. Bu nirengi noktalarının seçilmesinde erkek pronotumundaki yaklaşım dikkate alınmıştır (Şekil 2.1a).

Dişi ovipozitörü uzun antenli orthopter taksonlarının çoğunda (Tettigoniidae) dişiye dayalı teşhislerde bir karakter kaynağı olarak kullanılmaktadır (Ramme 1951, Karabağ 1958). Ovipozitör abdomenin genital segmentler olarak da adlandırılan 8. ve 9. segmentlerinin üye kalıntıları olan 4 valvden oluşur. Uzun antenli çekirgelerde oldukça gelişmiş olan ovipozitör kılıç şeklindeki yapısı ile dikkat çekicidir. Dölleniş yumurtaları uygun ortama (toprak içi, bitki kökü veya gövdesi, vb.) bırakmaya yarar. Türün embriyonel gelişimi için ihtiyaç duyulan sıcaklık, nem ve ışık miktarı gibi toprağın derinliğine ve yapısına bağlı faktörlerde ovipozitörün uzunluğu ve şeklinde önemli rol oynar. Taksonomik ve ekolojik açıdan bilgi verici bir yapı olması nedeniyle tez çalışmasında diş ovipozitörünün lateral şekli geometrik morfometrik analizler için kullanılmıştır. Her bir taksonun ovipozitör şekli dikkate alınarak analizler için 12

nirengi noktası belirlenmiştir (Şekil 2.1c). Çizelge 2.3’de nirengi noktalarının seçilmesindeki kriterler açıklanmaktadır.

Çizelge 2.3. Dişi ovipozitörüne ait nirengi noktaları ve kategorileri

Nirengi noktası	Açıklama	Bookstein kategorisi	Nigiren noktası	Açıklama	Bookstein kategorisi
1	bazal kısımda dorsal başlangıç	Tip 3	7	1. ve 5. nirengi noktaları ortası	Tip 3
2	gonagulum karşısı	Tip 1	8	7. nirengi noktasının karşısı	Tip 3
3	bazal kısımda venral başlangıç	Tip 3	9	4. ve 5. nirengi noktalarının ortası	Tip 3
4	apeks	Tip 2	10	9. nirengi noktasının karşısı	Tip 3
5	1. ve 4. Nirengi noktalarının ortası	Tip 3	11	4. ve 9. nirengi noktalarının ortası	Tip 3
6	5. nirengi noktasının karşısı	Tip 3	12	11. nirengi noktasının karşısı	Tip 3

Analizler için seçilen yapıların görüntülerini dijital ortama aktarmak için stereo mikroskop ve ona bağlı görüntüleme sistemi (Leica MZ6/DC600) kullanılmıştır. Görüntülerin tümünün aynı pozisyon, duruş, doğrultu ve büyütmede olması dijital görüntüleme tek bir kişi tarafından belli bir dönem içerisinde gerçekleştirilmiştir. Yapılara ait fotoğraflar Photoshop CS5 ve Microsoft Image Composite Editor programları kullanılarak analizler için düzeltilmiştir.

2.2.2.3. Veri dosyalarının analizler için hazırlanması

Çalışmada veri dosyalarını hazırlamak ve alan belirteçlerinin işaretlenmesi için TPS program serisi kullanılmıştır (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). TPS paket programının alt modülü olan TPSUTIL v. 1.54 (Rohlf 2005) programı yardımıyla her bir yapı için ikili koordinatların kayıt edileceği “.tps” uzantılı dosyalar oluşturulmuştur. Oluşturulan veri dosyalarındaki görüntüler üzerine önceden belirlenen referans noktaları için eşit sayıda nirengi noktası TPSDIG2 v.2.16 (Rohlf 2004) programı yardımıyla yerleştirilmiş ve kaydedilmiştir. Koordinatların girildiği her bir “.tps” veri dosyası daha sonra çok yönlü istatistiksel analizlerin yapılacağı MorphoJ (Klingenberg 2011) programlarına aktarılmıştır. İstatistiksel analizler öncesinde hatalı nirengi noktası yerleştirme olasılığı nedeniyle veri dosyaları kontrol edilmiş, bunun için MorphoJ programının “find outlier” opsiyonu kullanılmıştır. Veri dosyası yanlış, eksik ve fazla nirengi noktası yerleştirmeleri bakımından kontrol edilerek çoklu varyans analizlerine hazırlanmıştır.

2.2.2.4. Görüntülerin hizalanması: üst üste yerleştirme

Analizler için her bir yapının homolojik ve tanımlayıcı noktaları belirlendikten sonra şekiller arasındaki yön, pozisyon ve büyütme farklılıklarını ortadan kaldıracak normalleştirmelerin yapılp koordinat düzlemlerinin üst üste bindirilmesi gerekir. Koordinat düzlemlerinin eşleştirilmesi için tercih edilen her bir ölçüt farklı üst üste bindirmelere neden olur. Dört farklı üst üste bindirme metodu vardır. Bunlar: i)

Bookstein'in iki nokta referanslı hizalaması (Bookstein's two point registration), ii) Anahat kaydırma hizalaması (Sliding baseline registration), iii) Procrustes üst üste bindirme (Procrustes superimposition), iv) Dirençli-uyum üst üste bindirme (Resistant-fit superimposition). Bu yöntemler arasında en çok kullanılanı Procrustes üst üste bindirme metodudur. Bu metot iki veya üç boyutlu alan belirteç koordinatlarını kullanarak, şekille ilişkili olmayan çevirme, döndürme ve boyut bilgilerini veri setinden uzaklaştıran ve sadece biçime ilişkin bilgiyi ortaya çıkaran güvenilir bir yöntemdir. Şekil uzayında hedef yapı ile referans arasındaki en küçük uzaklığa Procrustes uzaklığı denir ve tüm geometrik morfometri analizlerinin temel verisidir (Mutanen ve Pretorius 2007). Procrustes analizinde tüm nirengi noktalarının ağırlık merkezine uzaklığının karesi olarak bilinen merkez büyüklük değeri temel alınarak, bu noktanın tanjant düzlemine olan mesafesi üzerinden nirengi noktalarının özetlediği yapılar üst üste bindirilir ve böylece şekiller arasındaki farklılıklar gözlemlenebilir (Dryden ve Mardia 1998). Procrustes üst üste bindirme metodu (Procrustes superimposition, Generalized Procrustes superimposition, veya Generalized Least square Procrustes superimposition: GLS) bunu yaparken en küçük kareler yöntemini kullanır ve formlar arasındaki döndürme, çevirme ve boyut farklılıklarını bu yolla uzaklaştırmış ya da elemine etmiş olur (Zelditch vd 2004). Siegel ve Benson (1982) genelleştirilmiş Procrustes üst üste bindirme yönteminin biçimler arasındaki farklılıkların yapının tüm alanlarında görülmesi durumunda kullanılmasının en uygun ve analizin gücünü artıran bir yaklaşım olacağını söylemiştir.

Dirençli uyum üst üste bindirme analizi (Resistant-fit superimposition: RTFRA) GLS'den farklı olarak varyansı yüksek birkaç nirengi noktasının varlığından etkilenmez. GLS'den farklı olarak oldukça değişken nirengi noktalarının varlığında Pinokyo etkisine (aşırı değişken birkaç nirengi noktası nedeniyle değişken olmayan diğer nirengi noktaları üzerinde varyans etkisi ortaya çıkması durumu) neden olmaz (Zelditch vd 2004). RTFRA güçlü bir yöntem olması, tekrarlı medyan (ortanca) metodunu kullanmasından ileri gelir bu yöntem nedeniyle dış hatlara (outliers) ve oldukça değişken bir veya birkaç nirengi noktasının varlığına duyarlı değildir. Böylece Pinokyo etkisine direnç gösterir. Dezavantajı ise Procrustes uzaklık ölçüsünden sapmasıdır. Pinokyo etkisinden kaçınmanın bir başka yolu ise aşırı değişken olan nirengi noktalarını analizden çıkarmak ve geriye kalanlarla üst üste bindirme yapmaktır. Biçimsel farklılıklar eğer az sayıda nirengi noktası ile sınırlıysa genelleştirilmiş dirençli-uyum metodu sıklıkla önerilen metottur. Fakat bu tip veriler daha ileri istatistiksel analizlere uygun değildir. Genelde GLS analizlerde önerilen yöntemdir. Çünkü kullandığı Procrustes metodu ve dış hat kullanmaması en önemli avantajlarıdır (Rohlf ve Slice 1990). Fakat güçlü Pinokyo etkisinin olduğu durumlarda dirençli-uyum metodu büyük avantajlar sağlar. Bir diğer dezavantajı ise örneklem sayısının yüksek tutulmasını gerektirmesidir (nirengi noktası sayısının 4 katı) (Zelditch vd 2004) .

Bu tez çalışmasında şekillere ait nirengi noktalarının koordinatlarını GLS metoduna göre üst üste bindiren MorphoJ programı kullanılmıştır. Bu programa aktarılan “.tps” dosyası ile analizlere başlamadan önce nirengi noktalarının yerleştirilmesinde hataların olup olmadığı incelenmiştir. Olası yanlış yerleştirmeler ve yanlış nirengi noktası konumlamaları giderildikten sonra istatistiksel analizler uygulanmıştır. Sayısallaştırılmış nirengi noktalarından şekilsel olmayan değişimler

(rotasyon, ölçek ve konum) genelleştirilmiş en küçük kareler üst üste bindirme analizi ile MorphoJ programında elimine edilerek şekillerin hizalaması gerçekleştirilmiştir.

2.2.2.5. Geometrik verilerin istatistiksel analizleri

Analizlerde beş farklı yol izlenmiştir: i) Şekil ve boyut arasında bir korelasyon olup olmadığının belirlenmesi, ii) türler arası şekil farklılıkları analizleri, iii) türler arasında yapıların boyutlarına bağlı farklılıklarının analizi iv) pronotumda eşeyssel dimorfizme bağlı şekilsel farklılığın olup olmadığının analizi ve v) çalışılan yapıların şekil ve boyutu ile yükselti arasındaki korelasyonların analizleri.

Hizalanmış nirengi noktalarının koordinatlarına ait Kısmi Sapma Skorları (Partial Warp Scors)\Ağırlık Matrisleri (Weight Matrix) çok değişkenli analizlerde kullanılmadan önce analizlerin güvenilirliği için allometrinin şekil üzerinde etkisi olup olmadığının hesaplanması gerekir. Bazı durumlarda şekille boyut arasında güçlü bir korelasyon vardır. Boyutun şekil üzerinde etkili olduğu bu allometrik durumlarda şekil analizlerinin güvenilir bir şekilde gerçekleştirilebilmesi için şekilden boyutun etkisini uzaklaştırmak gerekir. Simetrik komponentler ile merkezi büyüklük değerleri arasında bir korelasyon allometrik etkiyi belirlemeye izin verir. Bunun için verilere MorphoJ proramında “Partial least square (PLS)” analizi uygulanmıştır. Şekil ve boyut arasında bir korelasyon saptandığında “relative warp” skorları ile regresyon analizleri gerçekleştirilerek, elde edilen regresyon kalıntıları ile şekil analizleri gerçekleştirilmiştir.

Şekil ve boyut arasındaki allometrik ilişki kontrol edildikten sonra veri seti ile (kısmi sapma skorları ya da düzeltilmiş regresyon katsayıları) çoklu varyans analizleri (MANOVA) (Canonic Variate Analysis, Discriminant Function Analysis) gerçekleştirilmiştir. Kanonik varyans (KV) analizi oluşturulan gruplar baz alınarak bunlar arasındaki farklılığı ve uzaklığı hesaplayan bir analizdir. Çalışmada taksonlar arasındaki uzaklığı belirlemek amacıyla veri setine 10000 permutasyonlu KV analizi uygulanmıştır. İkili koordinat sistemine dayalı çoklu varyans analizleri ve regresyon analizlerinin tümü MorphoJ programında gerçekleştirilmiştir. Cinsin türleri arasında yapıların boyutlarından kaynaklanan bir farklılık olup olmadığını belirlemek amacıyla elde edilen merkezi boyut değerlerine SAS v.9.1.3 programında Tek yönlü varyans analizi ve Tukey çoklu karşılaştırma testi uygulanmıştır.

Eşeyssel dimorfizm çoğunlukla eşeyssel seçilime bağlı olarak erkek ve dişi bireylerdeki yapılarda gözlenen eşit olmayan farklılaşma hızından kaynaklanır. *Psorodonotus* cinsinde her iki eşeyde de aynı nirengi noktaları ile incelenen pronotum şeklinde eşeye bağlı bir farklılaşmanın olup olmadığını gözlemek amacıyla Ayırma Fonksiyonu Analizi: AFA (Discriminant Function Analysis-DFA) gerçekleştirilmiştir. Bunun yanı sıra büyüklüğün taksonlardaki eşeyler arasında farklılık gösterip göstermediğini belirlemek için her iki eşeye ait merkezi büyüklük değerlerine *t*-testi uygulanmıştır.

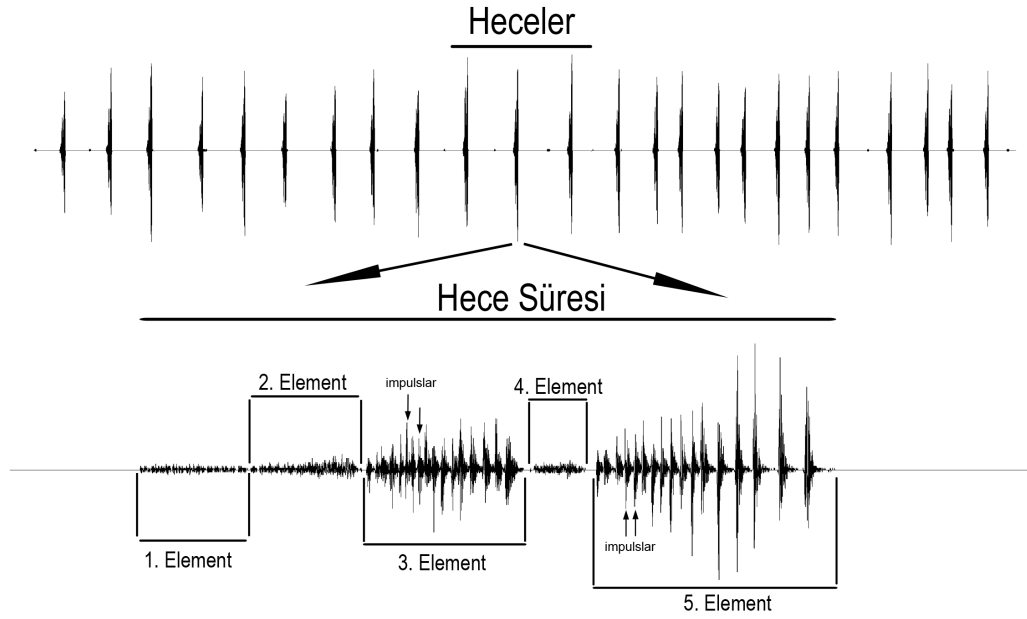
2.2.3. Çağrı seslerinin kayıt ve analizleri

Ses kayıtları arazi çalışmaları esnasında sessiz iç mekanlarda veya laboratuarda özel kafesler içerisinde getirilen erkek bireylerden (diğer bireylerden izole edilerek), cinsin ses frekans seviyesi de dikkate alınarak yapılmıştır.

Sıcaklık farklılıkları, poikilothermal (soğukkanlı) olan bu hayvanların ürettikleri seslerin zamansal parametreleri üzerinde ters orantılı etkilere neden olmaktadır. Bu nedenle çağrı sesi üretilirken ortam sıcaklığının ölçülerek analizlere dahil edilmesi sağlıklı istatistiksel sonuçlara ulaşabilmek için gereklidir. Araziler sırasında erkek çağrı sesleri kayıt edilirken her bir kaydın yapılmıştığı ortam sıcaklığı kayıt süresince not edilerek zamansal parametrelerin analizinde dikkate alındı. Kayıtlar önce GRAS 26AB ön kuvvetlendirici aparatına takılan ¼ inçlik kodansör mikrofonun (GRAS Type 40BF: Frekans aralığı 10 Hz – 40 kHz \pm 1.0 dB, 4 Hz – 100 kHz \pm 2.0 dB) GRAS type 12Ak amplifikatörüne bağlanması ile ses seviye güçlendirildi. Sonrasında bu sistem kayıt cihazı olan FOSTEX FR-2'ye bağlanarak ses kayıtları gerçekleştirilmiştir. Burada GRAS 12Ak amplifikatör ile mikrofondan gelen düşük ses sinyalleri güçlendirilerek dijital kayıt cihazına aktarımı sağlandı. Kayıt edilen sesler bilgisayar ortamına aktarılarak GoldWave ve Cool Edit Pro v.2.0 programları ile ses ölçümleri yapılmıştır. Turbolab v.4.0 (Stemmer AG) programı kullanılarak ses osilogramları elde edilmiştir.

Kayıt edilen erkek çağrı sesleri türler arasında gösterdikleri örüntü farklılıklarından dolayı istatistiksel analizler yalnızca hece süresi bakımından tüm türler dikkate alınarak gerçekleştirilmiştir. İstatistiksel analizlerde her bir karakter populasyon başına 2-7 birey ve her bireyden en az 10 hece ölçülerek gerçekleştirilmiştir. Ses için Ragge ve Reynolds (1998) ve Heller (1988, 2006) tarafından verilen terminoloji kullanıldı. *Çağrı sesi*: İzole edilmiş bir erkek birey tarafından üretilen ses, *Hece*: Üst kanatların bir kerelik açılıp kapanması ile üretilen ses, *Element*: Hece içerisinde diğer yapılardan bağımsız kendine özgü bir örüntüsü olan ses birimi, *Atım (puls)*: Tek parça kısa süreli ses dalgası, *s*: Saniye, *ms*: Milisaniye (Şekil 2.2).

Sesler kayıt edilirken, sıcaklık nedeniyle zamansal parametrelerdeki sapmaları elemine etmek amacıyla veri setine çoklu regresyon analizi uygulanmıştır. Çoklu regresyon analizleri, veri setinin serpilme diyagramları ve modellerin açıklayıcılık güçlerine bakılarak doğrusal, quadratik ve kübik modellemelerden uygun olana göre gerçekleştirilmiştir. Regresyon modelleri oluşturulurken her bir populasyon modele kukla (dummy) değişken olarak dahil edildi (Suits 1957). Bu yolla populasyonlardan kaynaklanan sapmalar da modele dahil edilmiş oldu. Veri seti içerisinde modelin açıklayıcılığını azaltan uç değerler (aşırı gözlemler) Cook's Distance, Leverage analizleriyle (HAT matrix) belirlenip ölçümler tekrar gözden geçirildi. Saptanan aşırı gözlemler modele olan etkisine göre modelden uzaklaştırılıp uzaklaştırılmayacağına karar verildi (Cook 1977). Model içerisinde olası multikolinerite varlığı varyans etkisi ve tolerans değerlerine göre belirlenip ilgili parametre ya modelden çıkarıldı ya da uygun transformasyonlarla neden olduğu multikolinerite elimine edildi. Modelin verilere uygunluğunu saptamak amacıyla hata varyanslarının grafikleri değerlendirilip hata varyanslarının homojenliği için gerekli transformasyonlar gerçekleştirilmiştir. Hata analizleri sonucunda veri setine uygun en iyi model Bayesian (Schwarz 1978), Mallows's CP (Mallows 1973) ve Akaike kriterlerine (Akaike 1973) göre belirlendi. Regresyon analizlerinde modellerin yeterlilikleri düzeltilmiş belirtme katsayısı ($adj-R^2$),



Şekil 2.2. Seslerin incelenmesinde kullanılan terimlerin ses osilogramı üzerinde gösterimi

F-testi sonucu ve model parametrelerinin P değerlerine göre $\alpha=0,05$ anlam seviyesinde yorumlandı. Regresyon analizi sonucunda elde edilen model ve parametreler, populasyonlardan ve sıcaklıktan kaynaklanan farklılıkları elemine etmek amacıyla ses ölçümlerinin kalibrasyonu için kullanıldı. Kalibrasyonu sağlanan her bir ses karakterinin populasyonlar arasındaki olası farklılıklarını saptamak amacıyla tekyönlü varyans analizi ve Tukey çoklu karşılaştırma testi yapılmıştır. Ölçülen ses verileri SAS v.9.1.3, ve SPSS v.17 istatistik programları kullanılarak analiz edildi.

2.3. Moleküler Laboratuvar Çalışmaları

2.3.1. DNA izolasyonu

Moleküler çalışmalar dizileme hariç Akdeniz üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Moleküler Entomoloji Laboratuvarında gerçekleştirilmiştir. Alkol içerisinde -20°C 'de saklanan örneklerden tuz-izopropanol yöntemi ile (Aljanabi ve Martinez 1997) hayvanların arka femurundan total DNA izolasyonu yapılmıştır. Tuz-ekstraksiyon yönteminde doku ilk olarak 559 μl ayrıştırma tamponu (10 mM, Tris-HCl, 2 mM, EDTA, %10'luk SDS 17 μl ve Proteinaz K 25-40 μl) içerisinde 2-3 saat 56°C 'deki sıcak su banyosunda bekletildi. Su banyosundan çıkarılan tüpe 180 μl doymuş NaCl eklenerek 120000 devirde 10°C 'de 15 dakika santrifüj edildi ve santrifüj sonunda süpernatant temiz bir mikrofüj tüpüne aktarılıp üzerine 1:1 oranında izopropanol ilave edildi ve -20°C 'de 20-30 dakika bekletildi. Sonrasında 13000 devirde $+4^{\circ}\text{C}$ 'de 20 dakika santrifüj edilerek süpernatant uzaklaştırıldı. Çöktürülen DNA 300 μl %70 etanol ile yıkanıp $+4^{\circ}\text{C}$ 'de 12000 devirde 15 dakika santrifüj edilip

çöktürüldü. Çöktürülen DNA kurumaya bırakıldı ve sonra 50 µl TE tamponunda veya dH₂O'de çözüldü. Bu yöntemle elde edilen DNA miktarına göre otoklavlanmış dH₂O ile 1:10-1:100 oranlarında seyreltildi.

Optimizasyonlar sırasında elde edilen DNA miktarı ve saflığı gerek kalitatif olarak UV altında gerekse kantitatif olarak Nanodrop 1000 spektrofotometre ile ölçüldü. Yeterli ve temiz DNA'dan uygun primerlerle hedeflenen gen bölgesi polimeraz zincir reaksiyonu-PZR ile çoğaltılıp dizileri çalışıldı.

2.3.2. PZR yoluyla ilgili gen bölgelerinin çoğaltılması

Moleküler çalışmalar kapsamında Sitokrom C oksidaz alt ünite I (COI) geninin 1200 bç'lik bir bölgesinin çalışılması amaçlandı. Protein kodlayan mitokondriyal bir gen olan COI global anlamda biyolojik çeşitlilik araştırmalarında ve DNA barkodlamasında kullanılan bir belirteçtir (Folmer vd 1994, Hebert vd 2003a, b). Hayvanlarda COI geni çekirdek genlerine göre oldukça varyasyonel olup protein kodlayan mitokondriyal genler içerisinde ise en korunumlu olanıdır (Wolstenholme 1992). Protein kodlaması nedeniyle hizalanmasının kolay oluşu (indel içermez), moleküler saat analizlerine uygunluğu (Brower 1994, Papadopoulou vd 2010) ve PZR için çok sayıda primer bölgesine sahip olması bu geni tür seviyesindeki filogenetik çalışmaların en çok tercih edilen moleküler belirtçi yapmıştır.

Çalışmada genin 5' kısmında bulunan korunmuş bölgeye bağlanan 1718 5'-GGRGGATTTGGAAATTGACTWGTTC-3' ve 3' kısımdaki korunmuş bölgeye bağlanan 3014 5'-TCCAATGCACTAATCTGCCATATTA -3' (Simon vd 1994) primerleri seçildi. Her bir PZR 0.2 ml'lik mikrofüj tüplerinde son hacim 50 µl olacak şekilde reaksiyonlar için kullanılan kitleri üreten firmaların belirttiği protokollere uyularak gerçekleştirilmiştir. Elde edilen PZR ürünleri jel elektroforezi sonucu UV altında gözlenerek hem istenilen gen bölgesinin çoğaltılıp çoğaltılmadığı hem de dizleme için yeterli amplifikasyonun gerçekleşip gerçekleşmediği kontrol edildi.

2.4. Moleküler Verilerin Analizleri

2.4.1. Dizilerin numt bölgeler bakımından kontrolü

Filogenetik çalışmalarda doğru filogeniye ulaşmak için PZR yoluyla ortolog genlerin çoğaltılması gerekir. Çok sayıda çalışma, birey içi gen kopyalarının çokluğu bu amacı büyük oranda zaafa uğrattığını göstermektedir (Bensasson vd 2001a, b). Mitokondriyal genlerdeki birey içi çeşitlilik heteroplazmi ve/veya nükleer kopyalardan kaynaklanır (Sword vd 2007). PZR tabanlı mitokondriyal dizi çalışmalarında total DNA'nın kullanılması, kısa bölgelerin çalışılması ve özgül olmayan primerler nedeniyle, kazara çekirdek genomundaki çok sayıda mitokondri kökenli dizi (nuclear mitochondrial DNA: numt) kolayca çoğaltılabilmektedir (Lopez vd 1994, Arctander 1995, Zhang ve Hewitt 1996a, b, Williams ve Knowlton 2001). Seçilen primerlerin, hedef bölge yerine paralog kopyalara bağlanması mitokondriyal dizinin çekirdekteki kopya dizilerinin çoğaltılmasına neden olur (Zhang ve Hewitt 1996a, Sword 2007). Fakat ne mitokondriyal DNA izolasyonu ne de taksona özgü primer kullanılmı PZR'de numtların çoğaltılmayacağını garantilemez (Bensasson vd 2000, Williams ve Knowlton 2001). Bu nedenle çalışmaların güvenilirliği açısından PZR ile çoğaltılan

mitokondriyal dizilerin numt yönünden titiz bir şekilde kontrol edilmesi gerekir. Bu nedenle çalışmada *Psorodonotus* populasyonlarından elde edilen COI dizilerin in her biri numtlar bakımından tarandı. Dizilerde numt taraması yaparken şu sıra izlendi: i) Blast taraması yapılmıştır, ii) dizilerin okuma çerçevesi kontrol edildi, iii) dizilerin amino asit içerikleri tarandı ve iv) filogenetik analizlerle dizilerin dal uzunlukları ve dal pozisyonları karşılaştırıldı. Bu işlemler sonrası numt olduğuna karar verilen diziler verimatriksinden uzaklaştırıldı.

2.4.2. Tanımlayıcı genetik analizler

Hizmet alım yoluyla çift yönlü olarak diziletilen COI bölgesinin hizalanması SEQUENCHER v.4.1 programı kullanılarak gerçekleştirilmiştir. İkili hizalamalar sırasında bozuk, temiz olmayan diziler veri matrisine dahil edilmedi. İkili hizalamaları yapılan diziler daha sonra SEQUENCHER v.4.1 ve MEGA v.5 (Tamura vd 2007) programı kullanılarak her bir populasyon içi tüm dizilerin varyasyonel baz pozisyonları tekrar kromotogramları yoluyla kontrol edilmiştir. Çoklu hizalama ile kontrol edilen dizilerin her biri daha sonra nükleotid BLAST yapılarak istenilen gen bölgesine ait olup olmadığı kontrol edildi.

Tür ve onların populasyonlarına ait genetik çeşitlilik parametreleri (haplotip sayısı, haplotip çeşitliliği, nükleotid çeşitliliği ve haplotipler arası uzaklık) örnek sayısı 10 ve üzeri olan populasyonlar için hesaplandı. Çok sayıda populasyonu elde edilen türlerin populasyonları arasındaki genetik farklılaşma ve gen akışı olup olmadığını belirlemek amacıyla populasyonlar arası ikili F_{ST} (fiksasyon indeksi) değerleri hesaplandı. Populasyonlara ait tanımlayıcı istatistiklerin tümü ve ikili F_{ST} analizi ARLEQUIN v.3.01 (Excoffier vd 2005) programı ile gerçekleştirilmiştir. Populasyonlar arası genetik uzaklık analizi her bir veri matrisi için hesaplanan baz değişim modelleri ile $\alpha=0,05$ anlam seviyesinde 1000 tekrarlı permutasyon ve 10000 Markov zincir basamaklı “Fisher’s Exact” testleri ile gerçekleştirilmiştir.

2.4.3. Filogenetik analizler

Taksonlar arası evrimsel ilişkileri ortaya koymada filogenetik analizlerin doğruluğu seçilen belirteç genlerin yanı sıra uygun dış grupların seçilmesine de bağlıdır. *Psorodonotus* cinsi diğer Tettigoniidae cinslerinden kolayca ayırt edilebilecek cinse özgü apomorfilere sahiptir. Tettigoniidae içerisinde cinslerin filogenisini tanımlayan bir çalışma bulunmadığından cinsin başka cinslerle paylaştığı karakterlerin hangilerinin homoloji olduğunu belirlemek güçtür ve bu durum cinsin yakın akraba taksonlarını belirlenmeyi ve uygun dış grup seçmeyi güçleştirmektedir. Ancak, cins *Platycleidini tribusu* içerisinde verilir (Rentz ve Colless 1990) ve bu tribusta yer alan *Pholidoptera*, *Parapholidoptera*, *Eupholidoptera*, *Apholidoptera* ve *Uvarovistia* cinslerine belirli özellikleri ile benzerdir. Bu özelliklerin başında dişi ovipozitör yapısı gelir. Ayrıca, *Pholidoptera* cinsi ile erkek anal tergit ve tegmina yapısı bakımından da benzerlik gösterir. Bu cinslerden elde edilen COI dizilerinden uygun olanlar analizlerde dış grup olarak kullanıldı. Uygun dış gruplar, dizilerin substitüsyon modellerine göre elde edilen haplotipler arası uzaklık matrisleri (pairwise distance matrix) ve doygunluk durumları hesaplanarak belirlendi.

DNA veri setlerinden filogenilerin üretilmesinde algoritmaları farklı birçok analiz yöntemi kullanılmaktadır. Ancak yaygın olarak uygulanan yöntemler maksimum parsimoni (MP), maksimum olasılık (MO) ve Bayesian filogeni (BF) yaklaşımlarıdır. Her bir filogenetik hesaplama yaklaşımının avantaj ve dezavantajları olduğundan, tez kapsamında bu üç filogenetik yaklaşımlardan yararlanıldı.

Filogenetik analizler için veri matrisi MEGA v.5 (Tamura vd 2011) programının Clastal W opsiyonu kullanılarak tüm diziler hizalanarak oluşturuldu. Bu matriksten DnaSP v.5 (Librado ve Rozas 2009) programı ile özgün haplotipler ve frekansları hesaplandı. Oluşturulan haplotip matrisi nexus, phylip ve fasta uzantılı dosyalara dönüştürülerek filogenetik analizler için kullanıldı. Filogenetik analizler yapılmadan önce hem çalışılan gen olan COI bölgesinin filogenetik analizler için yeterliliği hem de seçilen dış grupların uygunluğu test edildi. Protein kodlayan dizilerde kodun dejenere doğasından dolayı (Wooble hipotezi) üçüncü pozisyonda aşırı mutasyon birikmesine bağlı doygunluk (saturation) meydana gelebilir. Bu durum filogenetik analizlerde problemler yaratabilmektedir (Lemey vd 2009). Doygunluk veri setine uygun olmayan dış gruplar seçildiğinde de gözlenen bir durumdur. Bunun için ilk olarak verisetinde üçüncü pozisyondaki mutasyon doygunluğu kontrol edildi. Çalışılan gen bölgesinde gerek dış guruba bağlı olarak gerekse iç grup içerisinde kodun üçüncü pozisyonunda doygunluk olup olmadığı F84 (Felsenstein 1984) modeli altında DAMBE v.5.2.9 (Xia ve Xie 2001) programı kullanılarak hesaplandı. Haplotip matrisinin filogenetik analizler için kullanılacak substitüsyon (nükleotit baz değişim) modelleri MODELTEST v. 3.07 (Posada ve Crandall 1998) programı kullanılarak hesaplandı. Dışgrup dizisinin uygulduğu MEGA v.5 programı ile substitüsyon modeli altında 10000 tekrarlı seç-bağla (bootstrap) güven analizi ile haplotiplerin ikili uzaklık değerleri karşılaştırılarak belirlendi. Kullanılan gen bölgesinin filogenetik analizler için uygunluğu TREE-PUZZLE v.5.2 (Schmidt vd 2002) programı kullanılarak olasılık haritalama (likelihood mapping) istatistiği ile hesaplandı. Bu analiz doğrultusunda verilere uygulanacak filogenetik yaklaşımlar belirlendi.

Haplotipler arasındaki filogenetik ilişkiyi saptamak amacıyla PAUP v.4.0b10 (Swofford 2002) programı kullanılarak Maksimum Parsimoni (MP) ve Maksimum Olasılık (MO) analizleri gerçekleştirilmiştir. MP analizi bulgusal (heuristic search) ağaç arama opsiyonu, TBR (tree bisection-reconnection) dal eleme metodu ve “stepwise addition” dal ekleme yöntemiyle 10 tekrarlı olarak (10 random addition) gerçekleştirilmiştir. Parsimoni analizi sonucu elde edilen eşit parsimonik ağaçların katı uyum (strict consensus) ağacı yine aynı program ile hesaplandı. Parsimoni ağacının topolojik güvenilirliğini hesaplamak amacıyla 100 tekrarlı non-parametrik-bootstrap (Felsenstein 1985) analizi gerçekleştirilmiştir. MO analizi, hesaplanan baz-değişim modeli doğrultusunda bulgusal arama, NNI (nearest neighbor interchange) dal eleme metodu, “stepwise addition” dal ekleme yöntemiyle “as-is” opsiyonu kullanılarak 100 tekrarlı non-parametric bootstrap testi ile gerçekleştirilmiştir. MRBAYES v.3.1.2 (Ronquist ve Huelsenbeck 2003) programı kullanılarak, hesaplanan baz değişim modeli doğrultusunda veri setine Bayesian filogenetik analizi (BF) uygulanmıştır. Simüle edilen 10 milyon jenerasyonun her 100’üncü jenerasyonundan örnekleme yapılmıştır. Analizdeki parametrelerin yeterli efektif örneklem büyüklüğüne (effective sample size) ulaşım ulaşmadığı TRACER v.1.5 (Rambout ve Drummond, 2003) programı ile takip edildi. Bayesian son olasılık değerlerini (posterior probability)

hesaplamak amacıyla oluşturulan ağaçların büyük sapmalar gösteren ilk %20'lik kısmı yakılarak geri kalan ağaçlardan, %50 çoğunluk uyum (majority rule) ağacı son olasılık değerleri ile birlikte hesaplandı.

Filogenetik analizler dışında, dallanma örüntülerini ve haplotipler arası mutasyonel uzaklıkları hesaplamak için uzaklık algoritması ile çalışan SplitsTree v.4.11.3 (Hudson ve Bryant 2006) programı ile haplotip ağı analizi gerçekleştirilmiştir. Analiz MODELTEST ile hesaplanan baz değişim modeli kullanılarak yalnızca iç grup haplotiplere Neighbor Net haplotip ağı opsiyonu ile gerçekleştirilmiştir.

2.4.4. Moleküler saat analizleri

Haplotiplerin ayrılma zamanları Bayesian teoremi altında çalışan ve Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simülasyon metodunu kullanan BEAST v.1.7.2 (Drummond ve Rambaut 2007) programı ile hesaplandı. Moleküler saat analizi için kalibrasyon zamanı Orthoptera COI geni için önerilen 0.016 baz/milyon yıl oranı kullanıldı (Brower 1994, Papadopoulou vd 2010, Allegruci vd 2011). *Psorodonotus* soyhattında COI geninin moleküler saat benzeri bir evrimleşme gösterip göstermediği MEGA v. 5 kullanılarak Maksimum Olasılık analizi ile test edildi. Elde edilen sonuçlar doğrultusunda moleküler saat analizi “strict, relaxed veya local clock” saat modellerinden birisi seçilerek ve veri matrisi için hesaplanan baz değişim modeli altında populasyonların demografik yapısı dikkate alınarak (constant, exponential, expansion veya Yule proses) gerçekleştirilmiştir.

BEAST ağacı filogenetik ağaçların tümünün desteklediği topolojiye göre düzenlenerek (tüm ağaçların uyduğu ve 70 üzerinde destek aldığı düğümler analizde sabitlenerek) 30 milyon jenerasyonda her 1000'inci jenerasyonda örneklenecek şekilde gerçekleştirilmiştir. Simülasyonların yeterli efektif örneklem büyüklüğüne erişip erişmediği TRACER v.1.5 (Rambaut ve Drummond, 2003) ile izlendi. TREEANNOTATOR programı kullanılarak, üretilen simülasyonların yoğun sapma gösteren ilk %20'lik kısım yakılarak çoğunluk uyum kronogramı (time consensus) elde edilmiştir. Kronogram FigTree v.1.2 (Rambaut 2007) programı yardımıyla görüntülendi.

2.4.5. Populasyon genetiği analizleri

Tez kapsamında çalışılan her bir populasyonun geçmişteki olası darboğazlar, durağanlıklar ve genişlemelerini tahmin edebilmek için COI veri setine nötralite testleri, mismatch ve Skyride Plot analizleri uygulanmıştır. Populasyonların tarihsel demografik süreçlerini hesaplamak adına nötralite testlerinden Tajima D (Tajima 1989), F_u 's F_S (Fu 1997) ve Fu and Li's D^* (Fu ve Li 1993), mismatch analizi ile Tau (τ), Teta başlangıç (θ_0), Teta son (θ_1), farkların kareleri toplamı (the sum of squared differences = SSD) (Durka vd 2005) ve Harpending'in “raggedness” indeksi (Hri) (Harpending 1994) parametreleri ARLEQUIN v.3.01 programında hesaplandı. Nötraliteden sapmada eski algoritmik yöntemlere oranla daha güçlü bir yaklaşım olan kaynaşma (coalescent) metodu kullanılarak hesaplanan R_2 (Ramos-Onsins ve Rozas 2002) parametresi de DnaSp v.5 programı ile hesaplandı.

Populasyonlarda gözlenen genişleme ve daralmaları hassas bir şekilde hesaplayan g (growth rate) parameteresi kaynaşma (coalescent) teoremi altında Bayesian ve Markov Chain Monte Carlo (MCMC) yaklaşımı ile çalışan LAMARCK v.2.1.3. (Kuhner 2009) programı ile hesaplandı. Populasyonların efektif örneklem büyüklüklerini (N_{ef}) elde etmek için θ parametresi yine aynı program ile hesaplandı. Analizler her bir populasyon için uygun baz değişim modelleri ayrı ayrı hesaplanarak gerçekleştirilmiştir. Simülasyonlar için yeterli jenerasyon sayısına ulaşıp ulaşılmadığı TRACER programı ile belirlendi. Ayrıca BEAST v.1.7.2 programı kullanılarak her bir populasyon için (populasyon veya takson) tarihsel demografik değişimlerin (daralma, durağanlık ve genişleme) zamanları Gaussian Markov random field Skyride (GMRF) metodu ile hesaplandı.

2.4.6. Filocoğrafik analizler

YBH analizi DIYABC v. 1.0.1.40 (Cornuet vd 2008) programı ile iki basamaklı olarak gerçekleştirilmiştir. İlk aşamada DIYABC'ye entegre GenPop programı ile analiz için uygun veri dosyası hazırlandı. Dosyanın hazırlanması için bazı ön veriler (priorlar) gereklidir. Bunlar: Soyhatlarının filogenisi, populasyonların efektif örneklem büyüklüğü, ayrılma zamanları (jenerasyon olarak) ve karışım oranları gibi özet istatistiklerdir. Bu basamak araştırmacıya elindeki veri doğrultusunda elde edemediği soyhatları içinde veri simüle etme imkanı sunar. İkinci olarak alternatif filocoğrafik hipotezler programın yazılım diline göre kurgulanır. Analiz üç basamakta gerçekleştirilir: 1) Filocoğrafik hipotezlerin ve gerçek veriden hesaplanan önverilerin (priorların) girilmesi. Filocoğrafik senaryolar programın yazılım diline uygun olarak filogenetik ağaç mantığı ile ardışık olarak zamanda geriye doğru gidilerek yazılır. 2) Bu parametreler altında genetik verinin simülasyonu ve 3) bu veriler üzerinden özet istatistiklerin hesaplanmasıdır. Program, populasyonların birbirlerinden bağımsız olarak evrimleştiklerini (göç yok) ve jenerasyonların çakışmadığını varsayarak analizleri gerçekleştirir. Analiz için farklı senaryoların tümü filogenetik analizleri sonucu soyhatlarının ilişkisi ortaya konulduktan sonra bu soyhatlarının günümüz yayılışları ile filogenileri ilişkilendirilerek oluşturuldu. Analiz için gerekli olan priorlar ve demografik önveriler filogenetik, moleküler saat ve populasyon genetiği analizlerinden elde edilerek girilmiştir.

P. caucasicus soyhatının Anadolu ve Balkanlardaki günümüz yayılışına ilişkin filocoğrafik hipotezden hangisinin geçmişte gerçekleşmiş en olası yayılış rotası olduğunu hesaplamak için farklı analizlerle değerlendirme aşamaları gerçekleştirilmiştir. Hipotezlerin karşılaştırılmasında üç farklı değerlendirme metodu kullanıldı. Bunun için kullanılan analiz yöntemleri: i) Direk tahmin (her bir hipotezin son olasılık değerlerini hesaplar), ii) lojistik regresyon ve iii) gözlenen veri etrafında dağılım gösteren 1000 simülasyon dikkate alınarak hesaplanan temel bileşen analizidir. Bu hesaplamalar ile elde edilen sonuçlar doğrultusunda ileri sürülen alternatif filocoğrafik hipotezlerin karşılaştırılması ve seçilmesi objektif olarak gerçekleştirilmiştir.

3. BULGULAR

3.1 Cinsin Anadolu'daki Yayılışı

Psorodonotus cinsinin Türkiye'deki yayılış sınırlarını belirlemek, taksonomik sorunlarını çözmek, evrimsel tarihini anlamak ve gelecekteki durumuna yönelik çıkarsalamalarda bulunabilmek amacıyla 2010-2013 yılları arasında tüm Türkiye'yi kapsayan arazi çalışmaları yapılmıştır. Arazi çalışmaları sırasında populasyonlardan örneklemeler istatistiksel hatalara yol açmaması için rastgele örnekleme yöntemi ile alanın farklı noktalarından kimi zamanda farklı yıllarda gerçekleştirildi. Tez kapsamında yapılan arazilerde cinse ait toplam 29 populasyondan örnekleme yapılmıştır (Çizelge 3.1, Şekil 3.1). Cinsin populasyonlarına yoğun olarak Kuzeydoğu Anadolu ve Doğu Karadeniz'de rastlanmıştır. Marmara çevresi, İç Anadolu, Batı Karadeniz'de ve Batı Anadolu'da cinsin herhangi bir populasyonuna rastlanmamıştır. Güneyde Antalya, İmecik *P. ebneri* ve Hakkari, Yüksekova *P. hakkari* türlerine ait tekil populasyonlar dışında herhangi bir populasyona rastlanmamıştır.

Cinsin *P. davisii*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. giresun* türleri yalnızca Doğu Karadeniz ve bu iklimin etkisini gösterdiği Kuzeydoğu Anadolu Bölgesin'den saptanmıştır. *P. venosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerine yalnızca Doğu Anadolu'nun alpin çayırılıklarında rastlanırken *P. rugulosus* daha batıda Doğu Karadeniz'in Batı sınırı olan Giresun dağlarından saptanabilmiştir. *P. ebneri* türü cinsin Anadolu içerisinde en güney batıda yayılış gösteren türüdür. *P. caucasicus* türü cins içerisinde geniş alanlara yayılabilmiş tek türüdür. Bu türün populasyonlarına Doğu Karadeniz, ve özellikle Doğu Anadolu'da yoğun olarak rastlanmıştır. *P. anatolicus* literatürlerde *P. caucasicus* türünün bir alt türü olarak Batı Anadolu'da Ege Bölgesinde Manisa Gördese Kalemolu köyü (MnsG) civarından tanımlanmıştır. Tez süresince İzmir ve Manisa çevresindeki yükseltilere yapılan art arda arazi çalışmalarına rağmen türün hiçbir örneğine rastlanılamamıştır. Benzer şekilde literatürlerde belirtilmesine rağmen araziler sırasında Niğde'nin ve Bitlis'in güneyindeki Doğu Torslar'da da *P. caucasicus* populasyonlarına rastlanmamıştır. Adana, Saimbeyli'den (AdnS) verilen *P. salmani*, türü de birbirini takip eden yıllarda Bozoğlan dağı ve çevre yükseltilerine yapılan üç farklı arazi çalışmasına rağmen örnek bulunamamıştır. *P. suphani* türü tez çalışmasının son yılında tanımlanmış olup (Taylan vd 2014), 2012 yılında Bitlis Süphan dağına (BitS) yapılan arazi çalışmasında hayvınların alanda bulunma zamanına geçkalınmış olması nedeniyle örnek elde edilememiştir.

3.2. Fenotipik Bulgular

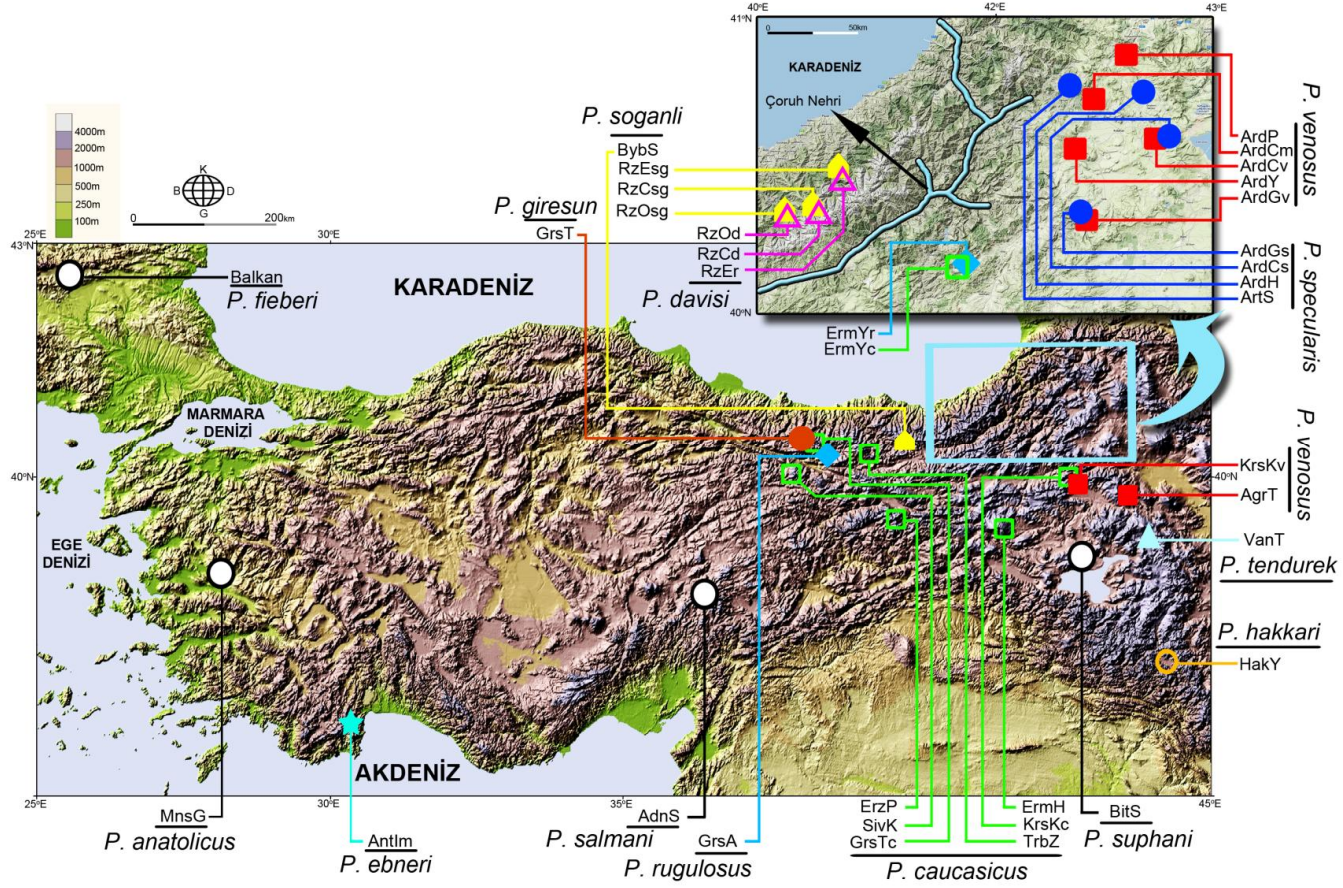
3.2.1. Doğrusal morfometrik analizler

3.2.1.1. Erkek yapılarına ait ölçümler ve analizler

Psorodonotus cinsinin 10 taksonuna ait 24 populasyondan erkek bireylerin arka femur uzunluğu (AFU) ve arka femur maksimum genişliği (AFMG) ölçüldü ve bu ölçümlere F-testi uygulanmıştır. Toplamda 503 bireyden ölçülen AFU değerlerine uygulanan F-testi taksonlar arasında ortalamalar bakımından önemli farklılıklar olduğunu göstermiştir (F = 237.23; P<0,0001; sd = 9). Tukey testi cins içerisinde erkek AFU bakımından beş farklı grup ayırt etmiştir (Çizelge 3.2). Cins içerisinde en uzun

Çizelge 3.1. *Psorodonotus* cinsinin tez kapsamında örneklenen populasyonlarına ait lokalite bilgileri

Tür	Populasyon	Kısaltma	Koordinatlar	Yükselti (m)	Tarih	
<i>davisi</i>	Rize, Ovit Dağı	1	RzOd	40°40,181N, 040°42.340E	1990-2271	13.07.2011
	Rize, Elevit	2	RzEd	40°51.461N, 041°00,405E	1825	02.08.2012
<i>specularis</i>	Artvin, Şavşat	3	ArtSs	41°13.579N, 042°24.458E	1640	15.07.2011
	Ardahan, Hanak	4	ArdH	41°15.739 N, 042°51.190E	2029	04.08.2012
	Ardahan, Çıldır	5	ArdCs	41°07.476N, 042°54.382E	1940	04.08.2012
	Ardahan, Göle yolu	6	ArdGs	40°45.700N, 042°34.253E	2106	03.08.2012
<i>soganli</i>	Rize, Ovit Dağı	7	RzOsg	40°41.865N, 040°41.013E	1608-1914	01.08.2012
	Bayburt, Soğanlı geçidi	8	BybS	40°32.699 N, 040°14.183E	2177	31.07.2012
	Rize, Cimil yaylası	9	RzC	40°44.344N, 40°43.735E	1820	01.08.2012
	Rize, Elevit	10	RzEsg	40°51.548 N, 040°59.276E	1670	02.08.2012
<i>giresun</i>	Giresun, Tamdere	11	GrsT	40°28.274N, 038°23.117E	1650-1952	12.07.2011
<i>ebneri</i>	Antalya, İmecik yaylası	12	AntI	36°48.832N, 030°22.982E	1926	08.07.2012
<i>caucasicus</i>	Trabzon, Zigana geçidi	13	TrbZ	40°38.560N, 039°24.335E	1938-2122	12.07.2011
	Sivas, Köseadağ	14	SivK	39°37.269N, 037°56.221E	1667	11.07.2011
	Giresun, Tamdere	15	GrTc	40°28.274N, 038°23.117E	1650-1952	12.07.2011
	Kars, Kağızman	16	KrsKc	40°03.040N, 43°19.677E	2338	05.08.2012
	Erzurum, Yayla geçidi	17	ErmYc	40°26.656N, 041°37.480E	2284	03.08.2012
	Erzurum, Hınıs	18	ErzH	39°22.748N, 041°34.368E	2079	06.08.2012
<i>venosus</i>	Ardahan, Posof	19	ArdP	41°25.068N, 42°44.564E	2540	04.08.2012
	Ardahan, Çıldır	20	ArdCv	41°07.476N, 042°54.38.2E	1940	04.08.2012
	Ardahan, Yalnızçam	21	ArdY	41°03.882N, 42°28.139E	1840-1930	28.07.2010
	Ardahan, Çam geçidi	22	ArdCm	41°12.154N, 042°30,390E	2640	15.07.2011
	Ağrı, Taşlıçay	23	AgrT	39°43.525N, 43°28.893E	2302- 2365	31.07.2010
	Kars, Kağızman	24	KrsKv	40°03.040N, 43°19.677E	2338	05.08.2012
	Ardahan, Göle	25	ArdGv	40°45.700N, 042°34.253E	2106	03.08.2012
<i>tendurek</i>	Van, Tendürek geçidi	26	VanT	39°23.20,9N, 043°59.066E	2412	17.07.2011
<i>hakkari</i>	Hakkari, Yüksekova	27	HakY	37°51.699 N, 44°38.215E	1902	11.07.2009
<i>rugulosus</i>	Giresun, Avşar yaylası	28	GrsAr	40°27.961N, 038°42.487E	2260	30,07.2012
	Erzurum, Yayla geçidi	29	ErmYr	40°26.656 N, 041°37.480 E	2284	03.08.2012

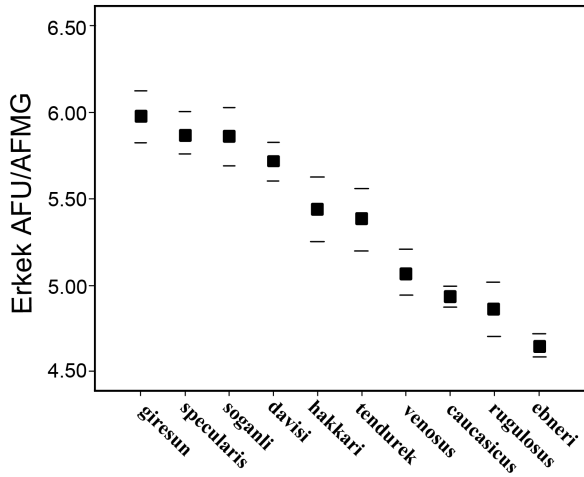


Şekil 3.1. *Psorodonotus* cinsinin tez kapsamından örneklenen populasyonları. (içi beyaz noktalar örneklenemeyen lokaliteleri temsil etmektedir)

Çizelge 3.2. Cinsin erkek ve dişi bireylerden alınan morfometrik ölçüm değerleri, sayımlar ve Tukey testi sonucu gruplanmalar (üstsimge) (N: Populasyon sayısı, AFU: Arka femur uzunluğu, AFMG: Arka femur maksimum genişliği, SDS: Ses diş sayısı, kutu içi soldan sağa sırasıyla üstte: Ortalama±standart sapma, üst karakter: Tukey teksi sonucu gruplama, altta: Maksimum-minimum değerler ve örneklem sayısı)

Tür	N	Erkek		Dişi		
		AFU	AFMG	AFU	AFMG	
<i>specularis</i>	3	24,961 ^A ±1,177 22-28 77	27,596 ^A ±1,256 25,3-30,5 77	103,04 ^A ±9,43 85-129 80	27,596 ^A ±1,256 25,3-30,5 77	4,701 ^A ±0,266 4-5 77
<i>davisi</i>	2	24,398 ^A ±1,187 19.6-27 53	26,637 ^A ±1,537 20-29 41	115,26 ^A ±10,83 85-138 53	26,637 ^A ±1,537 20-29 41	4,595 ^A ±0,268 4-5 41
<i>soganli</i>	3	25,205 ^A ±1,939 21-28.4 42	27,311 ^A ±1,956 25,1-31,7 18	124,02 ^A ±10,58 103-165 42	27,311 ^A ±1,956 25,1-31,7 18	4,778 ^A ±0,186 4,5-5,1 18
<i>giresun</i>	1	26,073 ^A ±1,027 24-28 26	28,333 ^A ±1,510 26-30,4 6	99,26 ^A ±9,88 84-116 27	28,333 ^A ±1,510 26-30,4 6	4,517 ^A ±0,343 4-4,9 6
<i>ebneri</i>	1	22,747 ^B ±0,677 22-24 17	25,975 ^B ±0,826 25-26,5 4	111,50 ^A ±10,10 91-133 18	25,975 ^A ±0,826 25-26,5 4	5,220 ^B ±0,192 5-5,5 4
<i>caucasicus</i>	6	21,263 ^C ±1,434 18-25 124	24,788 ^A ±1,816 21,5-29,1 64	102,48 ^A ±9,97 87-140 132	24,788 ^A ±1,816 21,5-29,1 64	4,778 ^A ±0,371 4-5,8 64
<i>rugulosus</i>	1	16,800 ^D ±0,633 15-18 32	17,678 ^D ±0,427 17-18,1 9	152,66 ^B ±10,87 130-182 32	17,678 ^C ±0,427 17-18,1 9	3,589 ^C ±0,154 3,3-3,8 9
<i>tendurek</i>	1	20,891 ^C ±0,549 20-21.8 11	22,843 ^C ±0,848 21,5-24 7	163,30 ^B ±9,30 148-178 10	22,843 ^B ±0,848 21,5-24 7	4,186 ^A ±0,318 4-4,7 7
<i>hakkari</i>	1	22,888 ^B ±0,664 21.7-23.8 8	25,950 ^A ±0,740 25-26,5 6	144,75 ^B ±8,45 134-161 8	25,950 ^A ±0,740 25-26,5 6	4,783 ^A ±0,204 4,5-5 6
<i>venosus</i>	5	19,510 ^D ±1,231 16.3-25 113	22,168 ^C ±1,454 19,5-26 66	147,80 ^B ±20,49 106-203 112	22,168 ^B ±1,454 19,5-26 66	4,198 ^A ±0,277 3,6-4,7 66

femura sahip *P. soganli*, *P. specularis*, *P. davisii* ve *P. giresun* bir grup oluştururken *P. ebneri* ve *P. hakkari* en uzun femura sahip ikinci grubu oluştururlar. *P. caucasicus* ve *P. tendurek* diğer bir grubu oluştururken *P. venosus* ve *P. rugulosus* farklı birer grubu temsil ederler. Toplamda 505 bireyden ölçülen AFMG değerlerine uygulanan F-testi taksonlar arasındaki varyasyonun önemli olduğunu ($F = 54,46$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) ve dört farklı grubun varlığını göstermiştir (Çizelge 3.2). Cins içerisinde *P. ebneri* en geniş arka femur ile *P. rugulosus* ise en dar arka femur ile tek başlarına birer grup oluştururlar. Diğer iki gruptan biri *P. caucasicus*, *P. soganli*, *P. specularis*, *P. davisii*, *P. hakkari* ve *P. giresun* türlerini kalanı ise *P. tendurek* ve *P. venosus* türlerini içermektedir. Analizlerin daha anlamlı olması bakımından arka femur uzunluğu maksimum genişliğine oranlanarak verilere F-testi uygulanmıştır. Toplamda 501 bireyden elde edilen oranlar ile yapılan F-testi taksonlar arasındaki varyasyonun önemli olduğunu ($F = 55,06$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) fakat Tukey çoklu karşılaştırma testi ortalamalar bakımından belirgin bir gruplanmanın olmadığını göstermiştir (Şekil 3.2). Buna göre en büyük ortalamalara sırasıyla *P. giresun*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. davisii* türlerinin sahiptir. Bu türleri sırasıyla *P. hakkari* ve *P. tendurek* türleri izlemektedir. *P. ebneri* en küçük ortalama ile cins içerisinde dikkati çekmektedir.

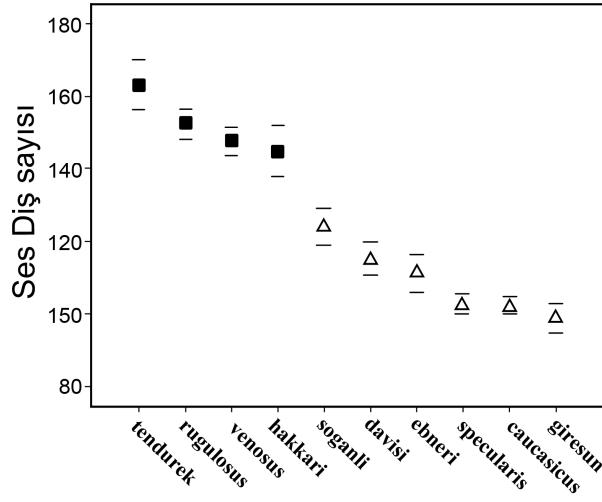


Şekil 3.2. Türler için erkek bireylerin AFU/AFMG oranlarına uygulanan tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik (AFU: arka femur uzunluğu, AFMG: arka femur maksimum genişliği)

Toplamda 514 erkek bireye ait ses diş sayıları ile yapılan F-testi cins içerisinde ortalamalar bakımından farklılıkların önemli olduğunu göstermiştir ($F = 143,96$; $P < 0,0001$; $sd = 9$). Tukey çoklu karşılaştırma testi taksonları iki küme olarak gruplamıştır (Şekil 3.3). En fazla ses diş sayısına sahip olan *P. tendurek*, *P. rugulosus*, *P. venosus* ve *P. hakkari* birlikte grup oluştururlarken *P. soganli*, *P. davisii*, *P. ebneri*, *P. specularis*, *P. caucasicus* ve en az ses dişine sahip olan *P. giresun* diğer grubu oluşturmaktadır.

3.2.1.2. Dişi yapılarına ait ölçümler ve analizler

Cinsin 10 taksonunu temsilen 21 populasyondan arka femur uzunluğu (AFU) ve maksimum genişliği (AFMG) ölçüldü ve bunlara istatistiksel analizler uygulanmıştır. Toplamda 298 dişi bireyin AFU'na uygulanan F-testi taksonlar arasında ortalamalar



Şekil 3.3. Türlerle ait erkek bireylerden sayılan ses diş sayılarına uygulanan tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik

bakımından farklılıkların önemli olduğunu göstermiştir ($F = 90,94$; $P < 0,0001$; $sd = 9$). Ortalamalara uygulanan Tukey testi cins içerisinde AFU bakımından üç farklı kümenin olduğunu göstermiştir (Çizelge 3.2). *P. rugulosus* en kısa femur uzunluğu ile tek başına bir kümeyi, *P. tendurek* ve *P. venosus* kümeyi *P. giresun*, *P. specularis*, *P. soganli*, *P. davisii*, *P. ebneri*, *P. hakkari* ve *P. caucasicus* üçüncüsünü oluşturur. Toplamda 299 bireyden ölçülen AFMG verilerine uygulanan F-testi ise taksonlar arasındaki farklılığın önemli olduğunu ($F = 34,53$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) ve üç farklı kümenin varlığını ortaya koymuştur (Bkz. Çizelge 3.2) *P. ebneri* en geniş ve *P. rugulosus* en dar femur ile birer küme oluştururken diğer türler de üçüncü kümeyi oluştururlar.

Toplamda 21 populasyon ve 298 bireyden elde edilen AFU/AFMG verileri ile yapılan F-testi taksonlar arasındaki varyasyonun önemli olduğuna ($F = 25,90$; $P < 0,000$; $sd = 9$) işaret etmiştir. Tukey testi belirgin bir kümeleme önermemiştir (Şekil 3.4). Sonuçlar erkek bireylerinkilerle uyumlu olarak, en büyük ortalamalara sırasıyla *P. giresun*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. davisii* türlerinin sahip olduğunu göstermektedir. Bunları sırasıyla *P. hakkari* ve *P. tendurek* türleri izlemektedir. Dişilerde en küçük oran ortalamasına *P. rugulosus* sahiptir.

3.2.2. Geometrik morfometrik analizler

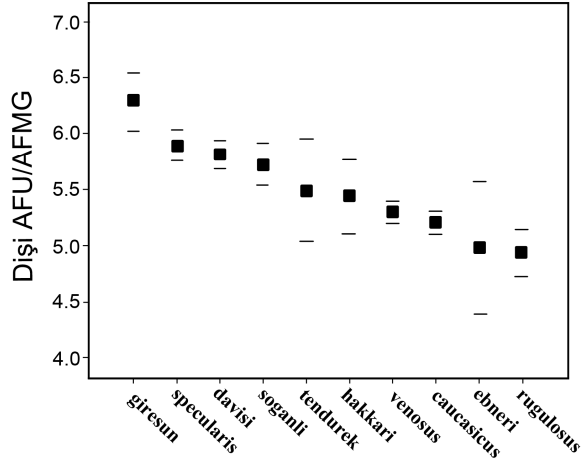
3.2.2.1. Erkek pronotumu için morfometrik analizler

Psorodonotus türlerinin pronotum şekil varyasyonlarının araştırılması için 10 taksona ait 37 farklı populasyonu temsilen 568 bireyden alınan görüntülerle geometrik morfometrik analizler gerçekleştirildi (Çizelge 3.3). Analizler için 11 nirengi noktası kullanıldı. Bu nirengi noktaları referans alınarak Procrustes üst üste bindirme yöntemi ile hizalamalar yapılarak kısmi sapma skorlarını elde edildi ve bu skorlar sonraki istatistiksel analizlerde kullanıldı. Verilere önce şekil ve boyut arasındaki korelasyonu saptamak amacıyla 10000 permutasyonlu nispi en küçük kareler (PLS: Partial Least Square) analizi uygulanmıştır. Biçime ait simetrik komponentler ile merkezi büyüklük

değerleri arasındaki korelasyonu saptamak için uygulanan analiz iki değişken arasındaki korelasyonun düşük olduğunu göstermiştir (RV = 0,0955; r: 0,34414; P<0,0001). Büyüklüğün biçim üzerinde etkisinin sınırlı olmasından dolayı türler arası Kanonik Varyans Analizi (KVA) simetrik komponentler üzerinden gerçekleştirildi.

Çizelge 3.3. Geometrik morfometrik analizler için çalışılan populasyonlar ve örnek sayıları (Pro: pronotum, Ovp: ovipozitör; NHM: Natural History Museum)

Tür	Populasyon		Erkek		Dişi	
			Pro	Sersi	Pro	Ovp
<i>davisi</i>	1	Rize, Ovit dağı	41	41	22	18
	2	Rize, Cimil yaylası	5	10	1	-
	3	Rize, Elevit	11	24	24	21
<i>specularis</i>	4	Ardahan, Hanak	23	33	18	-
	5	Ardahan, Çıldır	24	29	26	24
	6	Artvin, Şavşat	33	26	43	36
	7	Ardahan, Göle	1	2	2	2
<i>soganli</i>	8	Bayburt, Soğanlı geçidi	20	27	17	15
	9	Rize, Cimil yaylası	13	16	-	-
	10	Rize, Elevit	2	3	2	1
	11	Riz, Ovit dağı	12	21	3	3
<i>giresun</i>	12	Giresun, Tamdere	28	31	7	7
<i>anatolicus</i>	13	Manisa, Gördes, NHM	1	2	-	-
<i>ebneri</i>	14	Antalya, İmecik yaylası	20	18	5	5
<i>salmani</i>	15	Adana, Bozoğlan dağı, NHM	1	2	1	1
<i>caucasicus</i>	16	Niğde, NHM	1	1	-	-
	17	Ardahan, Damal	1	-	-	-
	18	Kars, Kağızman	16	29	11	11
	19	Erzincan, Pöske dağı	34	36	7	7
	20	Erzurum, Yayla geçidi	15	26	11	10
	21	Sivas, Kösedag	28	30	21	20
	22	Giresun, Tamdere	5	12	8	5
	23	Trabzon, Zigana geçidi	38	35	11	10
	24	Erzurum, Hınıs	1	2	1	1
	25	Bitlis, NHM	1	2	1	1
<i>rugulosus</i>	26	Erzurum, Yayla geçidi	4	2	-	-
	27	Giresun, Avşar	31	31	15	16
<i>hakkari</i>	28	Hakkari, Yüksekova	8	15	6	6
	29	Hakkari, NHM	1	2	1	-
<i>tendurek</i>	30	Ağrı, Tendürek Geçidi	12	29	6	7
<i>venosus</i>	31	Ardahan, Çam Geçidi	24	24	19	20
	32	Ardahan, Çıldır	25	31	14	7
	33	Kars, Kağızman	20	27	10	10
	34	Ardahan, Posof	21	25	1	1
	35	Artvin, Şavşat	1	-	-	-
	36	Ağrı, Taşlıçay	31	50	29	33
	37	Ardahan, Yalnızçam	15	19	-	-
	38	Ardahan, Göle	-	-	2	2
Toplam			568	713	348	300

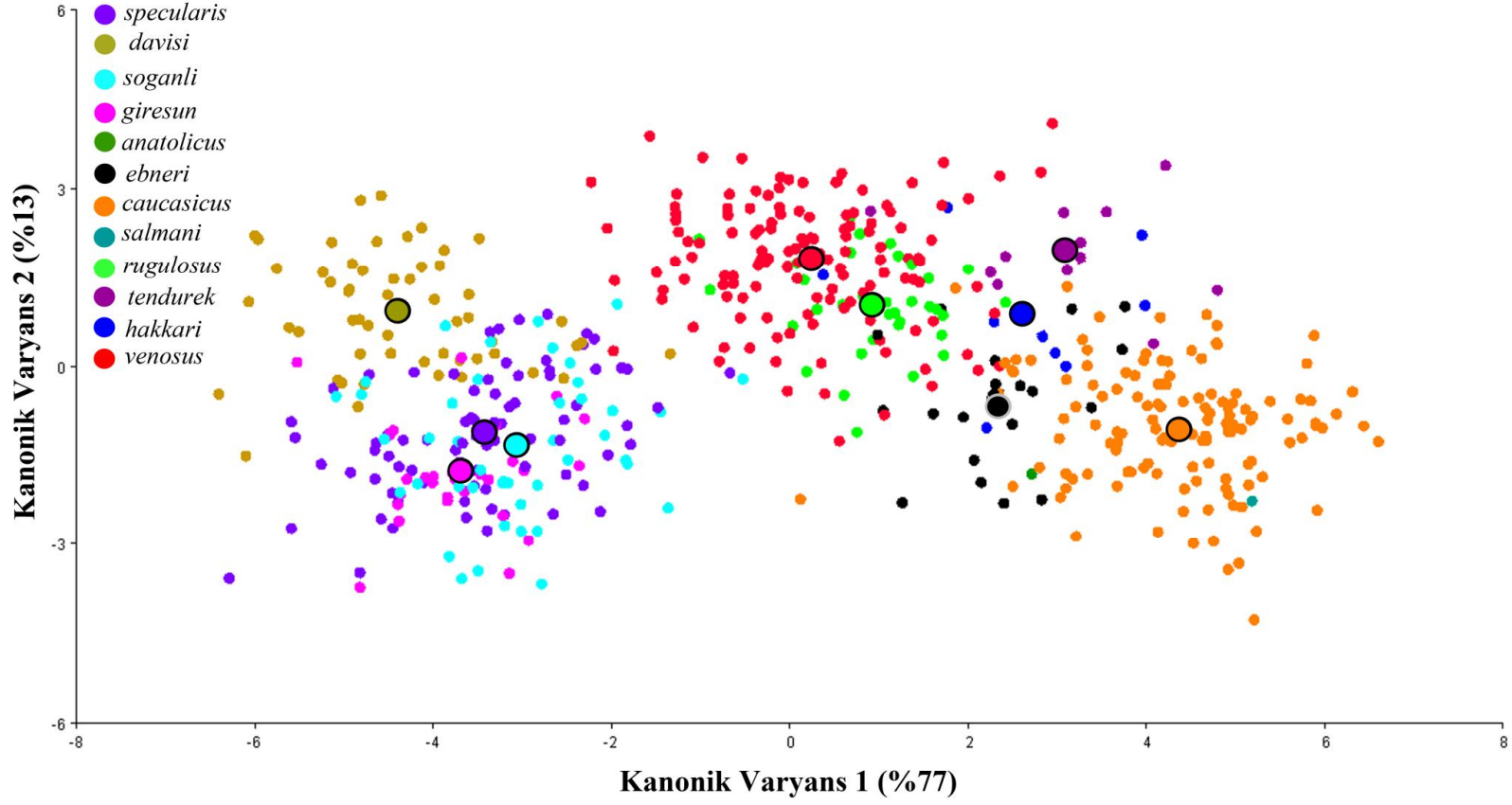


Şekil 3.4. Türlerle ait dişi bireylerin AFU/AFMG oranlarına uygulanan tek-yönlü ANOVA analizi sonucu oluşturulan grafik (AFU: arka femur uzunluğu, AFMG: arka femur maksimum genişliği)

KV analizi 9 kanonik değişken hesapladı. KV1 (Eigenvalues = 10,555) toplam varyansın %77,155'ini ve KV2 (Eigenvalues = 1,802) ise %13,175'ini ve ilk iki temel öge toplam olarak varyansın %90,330'unu açıklamaktadır. Pronotumun şekline dayalı olarak gerçekleştirilen KV analizi belirgin iki tür kümesi önermiştir (Şekil 3.5): birinci küme *P. davisii*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. giresun* ikinci küme *P. caucasicus*, *P. anatolicus*, *P. ebneri*, *P. salmani*, *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* dir. Tam bir ayrışma olmasa da KV1, ikinci kümeyi örtüşen iki alt kümeye ayırır. Bunlardan ilki *P. caucasicus* tür grubunu (*P. caucasicus*, *P. anatolicus*, *P. ebneri* ve *P. salmani*) ve ikincisi *P. venosus* tür grubunu (*P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari*) temsil eder. *P. davisii* KV2 ile *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. giresun* türlerinden kısmen ayrılır.

Örnek sayıları 1 ile sınırlı olan *P. anatolicus* ve *P. salmani* türleri verisetinden uzaklaştırılarak taksonlar arası uzaklık değerleri hesaplandı. Mahalanobis uzaklık değerlerine göre pronotum şekli bakımından birbirine en yakın taksonlar 1,6331 ($P < 0,0001$) uzaklık değeri ile *P. rugulosus* ve *P. venosus* türleridir. Bu iki türü 1,6592 ($P < 0,0001$) uzaklık değeri ile *P. specularis* ve *P. soganli* tür çifti takip etmektedir (Çizelge 3.4). *P. davisii* ile *P. caucasicus* 9,0840 ($P < 0,0001$) ve *P. davisii* ile *P. tendurek* popülasyonu 7,8581 ($P < 0,0001$) MUD ile pronotum şekli bakımından birbirine en uzak takson çiftleridir.

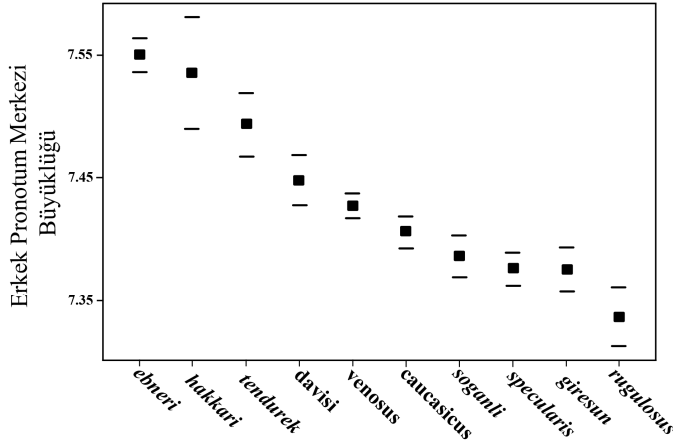
Psorodonotus cinsinin taksonları arasında pronotum büyüklüğü bakımından farklılık olup olmadığını belirlemek amacıyla merkezi büyüklük değerlerine tek yönlü ANOVA istatistiği uygulanmıştır. F-testi gerçekleştirilmeden önce verisine log-transformasyonu uygulanmıştır. F-testi taksonlar arasında belirgin bir farklılığa işaret etmişse ($F = 17,14$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) Tukey çoklu karşılaştırma testi ($P = 0,05$) ortalamalar bakımından cins içerisinde bir kümeleme önermemiştir. Merkezi büyüklük ölçüleri bakımından *P. ebneri* ve *P. hakkari* cins içerisinde en büyük pronotuma sahip türler iken *P. rugulosus* en küçük pronotuma sahip türdür (Şekil 3.6).



Şekil 3.5. *Psorodonotus* cinsinin 12 türüne ait 38 populyasyondan elde edilen erkek pronotumuna ait 568 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu

Çizelge 3.4. Erkek pronotumuna göre *Psorodonotus* cinsi taksonları arasındaki Mahalanobis uzaklık değerleri (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)

	<i>davisi</i>	<i>specularis</i>	<i>soganli</i>	<i>giresun</i>	<i>ebneri</i>	<i>caucasicus</i>	<i>rugulosus</i>	<i>venosus</i>	<i>tendurek</i>	<i>hakkari</i>
<i>davisi</i>		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001		
<i>specularis</i>	3,2568		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>soganli</i>	4,2622	1,6592		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>giresun</i>	4,2132	2,7538	3,2219		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>ebneri</i>	7,0711	5,9874	5,8800	6,8087		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>caucasicus</i>	9,0840	7,7957	7,6693	8,4236	2,3365		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>rugulosus</i>	5,7515	5,0642	5,0360	5,7176	2,5577	4,1300		<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>venosus</i>	5,4171	4,7362	4,7275	5,7694	3,6370	5,0822	1,6331		<0,0001	<0,0001
<i>tendurek</i>	7,8581	7,3659	7,2181	8,2026	3,3505	3,5294	2,8523	3,3582		0,0430
<i>hakkari</i>	7,3623	6,5563	6,6018	7,3111	2,8278	3,1025	2,3549	3,2440	1,9023	



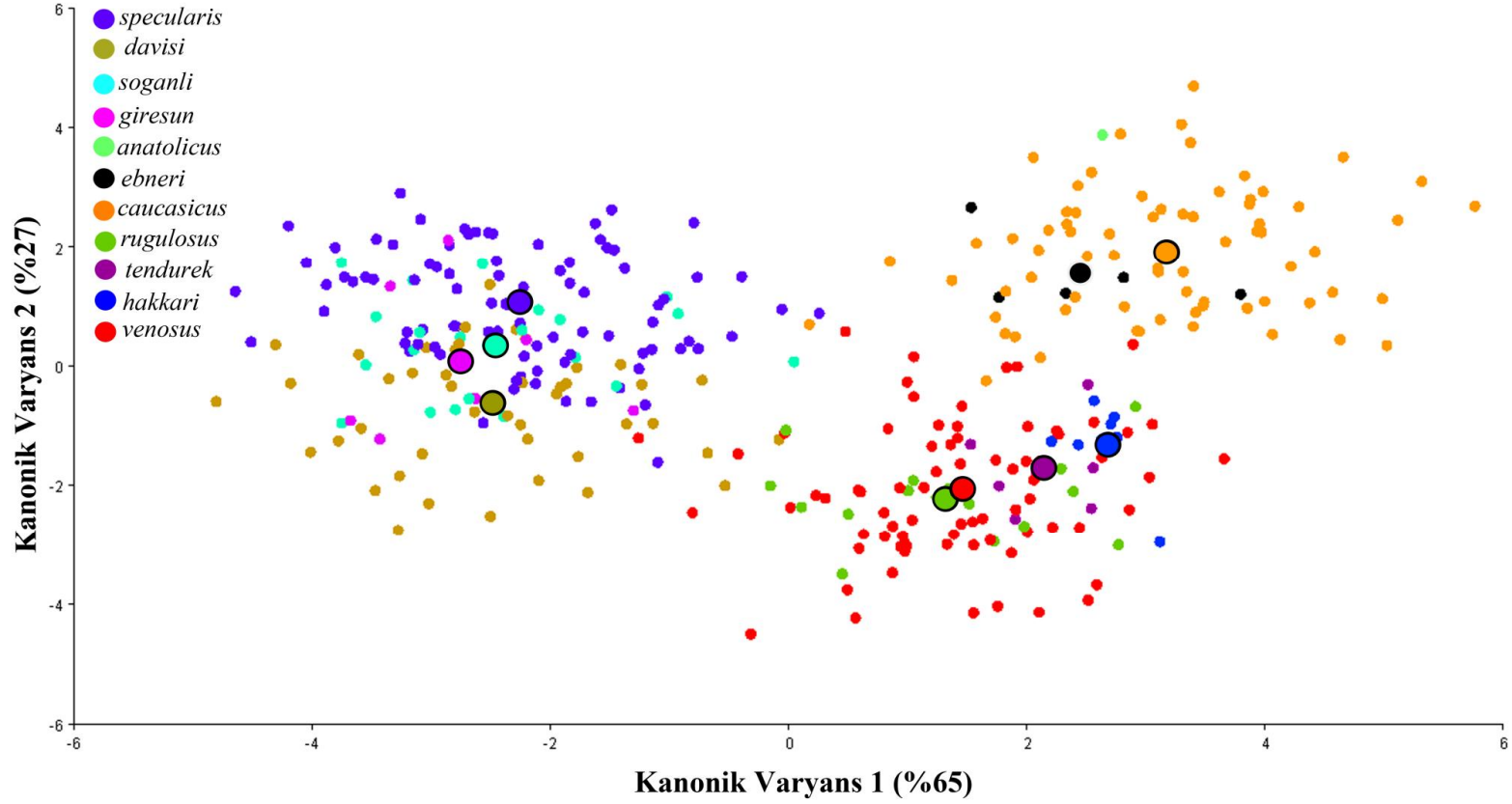
Şekil 3.6. Erkek pronotum merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği

Populasyonun bulunduğu yüksekliğin/rakımın erkek pronotum şekli ve uzunluğu üzerinde etkisinin olup olmadığını saptamak amacıyla her populasyonun bulunduğu yükselti ile simetrik komponentler ve merkezi büyüklük değerleri ile PLS analizleri yapılmıştır. PLS analizi yükselti ile pronotum şekli arasında oldukça düşük bir korelasyona işaret etmektedir ($RV = 0,0553$; $r = 0,2785$; $P < 0,0001$). Yükseltinin pronotum büyüklüğü üzerinde etkisi olup olmadığını saptamak için yapılan PLS analizi de benzer şekilde bu iki değişken arasında istatistiksel açıdan anlamlı fakat oldukça düşük bir korelasyona işaret etmektedir ($RV = 0,0153$; $r = 0,12381$; $P < 0,0038$).

3.2.2.2. Dişi pronotumu için morfometrik analizler

Psorodonotus cinsinde dişi pronotumunun şekil varyasyonlarını incelemek amacıyla 31 populasyona ait 348 bireyden analizler için görüntü alındı (Bkz. Çizelge 3.3). Analizler pronotum diskine yerleştirilen 11 nirengi noktası ile gerçekleştirildi. Pronotum diskine ait simetrik komponentler ile merkezi büyüklük değerleri arasındaki korelasyonu saptamak için yapılan PLS analizi bu iki değişken arasında oldukça düşük seviyede bir korelasyon olduğunu göstermiştir ($RV = 0,0376$; $r = 0,27826$; $P < 0,0001$). Büyüklüğün şekil üzerinde etkisinin sınırlı olmasından dolayı türler arası KV analizi simetrik komponentler üzerinden gerçekleştirildi.

Cins içerisindeki taksonlar baz alınarak, kısmi sapma skorlarına uygulanan KV analizi 9 kanonik değişken hesapladı. KV1 (Eigenvalues = 5,785) varyansın %64,498'ini, KV2 (Eigenvalues = 2,440) ise %27,202'ini açıklamaktadır. İlk iki temel öge toplam varyansın %91,70'ini açıklamaktadır. KV analizi kısmen örtüşen üç tür kümesi önermiştir: (i) *P. specularis*, *P. davisii*, *P. soganli* ve *P. giresun*, (ii) *P. caucasicus*, *P. ebneri* ve *P. salmani*, (iii) *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* (Şekil 3.7). Örnek sayısı 1 ile sınırlı olan *P. salmani* türü verisetinden uzaklaştırılarak hesaplanan taksonlar arası Mahalanobis uzaklık değerlerine göre birbirine en yakın türler 1.2268 ($P = 0,2498$) uzaklık değeri ile *P. soganli* ve *P. giresun* türleri ile 1,5458 ($P = 0,3319$) uzaklık değeri ile *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türleridir (Çizelge 3.5). *P. giresun* ve *P. caucasicus* tür çifti 6,4709 ($P < 0,0001$) ile cins içerisinde dişi pronotum şekli bakımından birbirine en uzak taksonlardır.

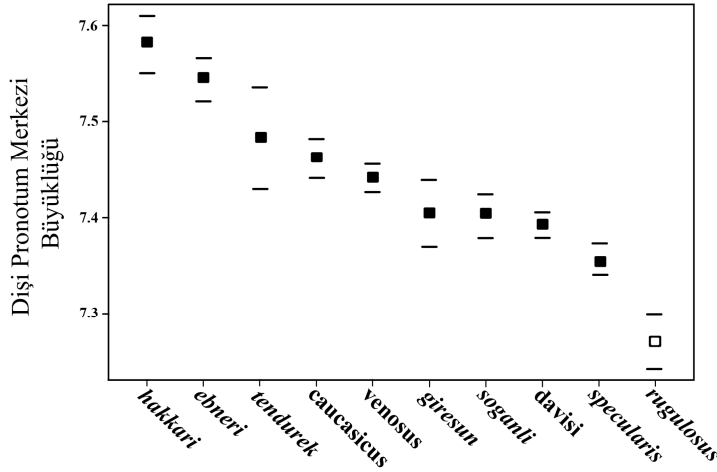


Şekil 3.7. *Psorodonotus* cinsinin 11 türüne ait 31 populyasyondan elde edilen dişi pronotumuna ait 348 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu

Çizelge 3.5. Dişi pronotumuna göre *Psorodonotus* cinsi taksonları arasındaki Mahalanobis uzaklık değerleri (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)

	<i>davisi</i>	<i>specularis</i>	<i>soganli</i>	<i>giresun</i>	<i>ebneri</i>	<i>caucasicus</i>	<i>rugulosus</i>	<i>venosus</i>	<i>tendurek</i>	<i>hakkari</i>
<i>davisi</i>		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>specularis</i>	2,2872		<0,0001	0,0009	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>soganli</i>	2,1780	1,9944		0,2498	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>giresun</i>	2,6731	2,2706	1,2268		0,0007	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0004	0,0002
<i>ebneri</i>	5,5971	5,0410	5,4523	6,0135		0,3319	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0001
<i>caucasicus</i>	6,2748	5,5688	5,9995	6,4709	1,5458		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>rugulosus</i>	4,6206	4,9798	5,1376	5,3358	4,2981	4,7528		0,001	<0,0001	<0,0001
<i>venosus</i>	4,3624	4,8503	4,7890	4,9813	4,0969	4,3950	1,5932		0,0045	0,0011
<i>tendurek</i>	4,9150	5,7189	5,4663	5,9298	3,5977	4,1370	2,9714	2,2614		<0,0001
<i>hakkari</i>	5,6644	5,6615	5,9061	6,1548	4,1350	3,7116	2,6760	2,2186	3,3795	

Psorodonotus cinsinin türlerinin dişileri arasında pronotum büyüklüğü bakımından bir farklılık olup olmadığını belirlemek amacıyla merkezi büyüklük değerlerine F-istatistiği uygulanmıştır. F-testi merkezi büyüklük değerleri bakımından taksonlar arasında farklılığa işaret etmiş ($F = 35,43$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) ve Tukey çoklu karşılaştırma testi cins içerisinde iki küme önermiştir. *P. hakkari* ve *P. ebneri* cins içerisinde en büyük pronotum boyutuna sahip iki taksondur. *P. rugulosus* ise en küçük pronotum boyutu ile tek başına bir grup oluşturmaktadır (Şekil 3.8).



Şekil 3.8. Dişi pronotum merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği

Yükseltinin dişi pronotumun şekli ve uzunluğu üzerinde etkisinin olup olmadığını saptamak amacıyla her populasyonun yükseltisi ile simetrik komponentler ve merkezi büyüklük değeri ile PLS analizi yapılmıştır. PLS analizi yükseklik ile pronotum şekli arasında zayıf bir korelasyon ($RV = 0,0597$; $r = 0,34708$; $P < 0,0001$) göstermiştir. Yüksekliğin pronotum uzunluğu üzerinde etkisi olup olmadığını gözlemlmek için yapılan PLS analizi ise bu iki değişken arasında istatistiksel açıdan anlamlı bir ilişki önermemiştir ($RV = 0,0092$; $r = 0,09600$; $P > 0,05$).

Erkek ve dişi bireyler arasında eşeyssel dimorfizme bağlı olarak pronotum şeklinde bir farklılaşmanın olup olmadığını saptamak amacıyla toplamda 914 bireyle (dişi: 347, erkek: 537) ayırma fonksiyonu analizi gerçekleştirildi. Analiz dişi ve erkek bireyler arasında pronotum şekli bakımından önemli bir farklılık olduğunu ortaya koymaktadır ($T\text{-kare} = 453,4183$; P (parametrik) $< 0,0001$; $MUD = 2,5984$). İki değişken arasında çapraz doğrulama analizi (cross-validation) erkek bireylere ait 567 örneklemden 40 tanesinin dişi bireylerin dağılışıyla kesiştiğini, dişi bireylere ait 347 örneklemden ise 52'sinin erkek bireylerin dağılışıyla çakıştığını göstermektedir.

Dişi ve erkek bireyler arasında taksonlara göre yapılan karşılaştırmada pronotum şekli bakımından *P. ebneri*'nin dişi ve erkek bireyleri birbirine en az benzerken *P. caucasicus* türüne ait dişi ve erkek bireyler ise en fazla benzerlik göstermektedir (Çizelge 3.6). Merkezi büyüklük değerleri bakımından karşılaştırıldığında erkek ve dişi bireyleri birbirine en uzak olan türler *P. ebneri* ve *P. tendurek* dir. Pronotum büyüklüğü bakımından erkek ve dişi bireyleri birbirine en benzer olan tür ise *P. caucasicus* türüdür.

T-testi sonuçlarına göre *P. specularis*, *P. giresun*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinde erkek ve dişi bireyler pronotum büyüklüğü bakımından farklılık göstermezken *P. davisii*, *P. soganli*, *P. caucasicus*, *P. rugulosus* ve *P. venosus* türleri erkek ve dişileri farklılık göstermektedir.

Çizelge 3.6. *Psorodonotus* cinsinde pronotum şekli ve büyüklüğü bakımından erkek ve dişi bireyler arasında farklılığı gösteren analiz sonuçları (*MUD: Mahalanobis uzaklık değeri, N: örnek sayısı, sd = serbestlik derecesi, T-kare: şekil bakımından ikili karşılaştırma değeri, *t*-değeri: büyüklük bakımından ikili karşılaştırma değeri)

Tür	Şekil analizleri					Büyüklük analizleri		
	Dişi N	Erkek N	MUD*	T-kare	P	<i>t</i> -değeri	sd	P
<i>davisii</i>	47	57	5,3727	743,5851	<0,0001	2,43	102	0,017
<i>specularis</i>	89	82	5,5916	1334,388	<0,0001	0,47	169	0,641
<i>soganli</i>	22	45	4,8727	350,8328	<0,0001	3,35	65	0,001
<i>giresun</i>	7	28	6,8650	263,9188	<0,0001	1,55	33	0,013
<i>ebneri</i>	5	20	15,3525	942,7987	<0,0001	-0,75	23	0,461
<i>caucasicus</i>	71	139	3,6962	642,0322	<0,0001	4,32	208	0,0001
<i>rugulosus</i>	15	34	5,6514	332,4142	<0,0001	-3,73	47	0,001
<i>venosus</i>	75	138	4,5843	1021,207	<0,0001	-3,66	211	0,0001
<i>tendurek</i>	6	12	7,3032	213,3491	0,001	-0,44	16	0,666
<i>hakkari</i>	7	9	7,033	194,7584	0,0068	1,59	14	0,135

3.2.2.3. Erkek sersisi için geometrik morfometrik analizler

Erkek sersisinin şekil varyasyonlarının araştırılması için toplam 35 populasyondan 713 sersi görüntüsü alındı (Bkz. Çizelge 3.3). Sersi üzerinde belirlenen 19 nirengi noktası ile geometrik morfometri analizleri gerçekleştirildi. Erkek sersi şekline ait simetrik komponentler ile merkezi büyüklük değerleri arasındaki korelasyonu saptamak için yapılan analiz bu iki değişken arasında orta seviyede bir korelasyon olduğunu göstermiştir (RV = 0,1599; *r* = 0,53826; *P*<0,0001). Sersi şekli üzerinde büyüklüğün etkisi olduğundan türler arası KVA simetrik komponentler yerine düzeltilmiş regresyon parametreleri ile gerçekleştirildi.

KV analizi türler arasında belirgin farklılıklara işaret etmiştir. Cins içerisindeki taksonlar temelinde uygulanan KV analizi 10 kanonik değişken hesaplanmıştır. KV1 (Eigenvalues = 35,573) varyansın %54,785'ini, KV2 (Eigenvalues = 14,303) ise %22,028'ini ve ilk iki temel öge toplam varyansın %76,813'ünü açıklamaktadır. Sersiler ile gerçekleştirilen KV analizi cins içerisinde ayırt edilebilir tür kümeleri önermiştir (Şekil 3.9). KV1 üç küme ayırt etmiştir: (i) *P. davisii*, (ii) *P. specularis* + *P. soganli* + *P. giresun* ve (iii) kalan 6 tür. KV2 ikinci küme içerisindeki *P. specularis* türünü *P. giresun* türünden ayırır. KV2 ise üçüncü kümede *P. venosus*'u kalan 5 türden ayırır. Kalan türlerden *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari*, *P. caucasicus*, *P. ebneri* ve az sayıda örnekle temsil edilen *P. anatolicus* ile *P. salmani* grafikte örtüşen bir dağılım göstermiştir.

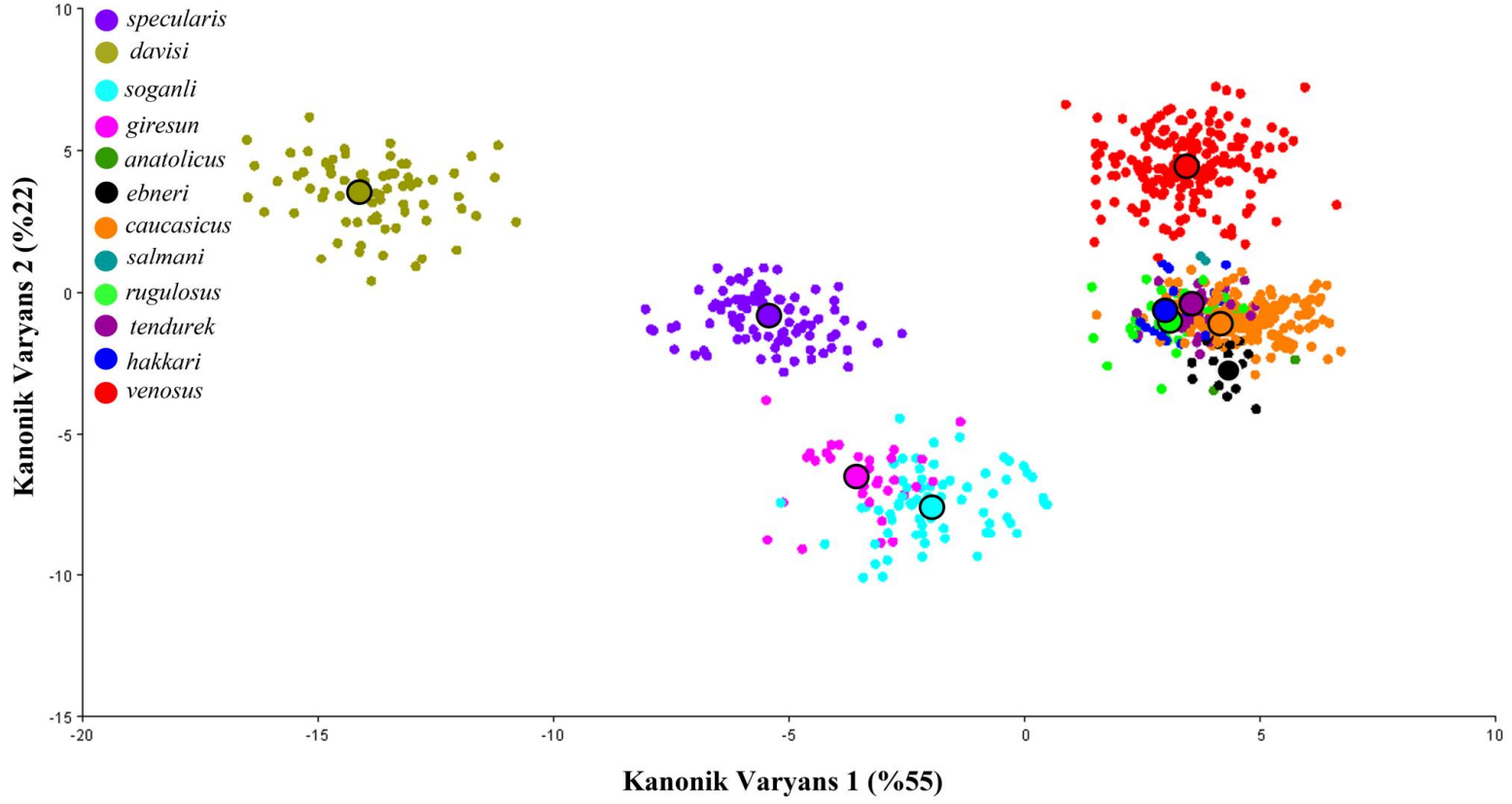
Örnek sayıları 2 ile sınırlı olan *P. anatolicus* ve *P. salmani* türleri verisetinden uzaklaştırılarak taksonlar arası Mahalanobis uzaklık değerleri hesaplandığında birbirine en yakın taksonlar 3,0161 ($P < 0,0001$) uzaklık değeri ile *P. rugulosus* ve *P. hakkari*; ve 3,6097 ($P < 0,0001$) uzaklık değeri ile *P. tendurek*, *P. hakkari* tür çiftleridir (Çizelge 3.7.). *P. davisii* ile *P. ebneri* ve *P. davisii* ve *P. caucasicus* tür çiftleri sırasıyla 19.8402 ($P < 0,0001$) ve 19.4455 ($P < 0,0001$) MUD ile birbirine en uzak türlerdir. Genel olarak *P. davisii*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. giresun* türleri cins içerisinde en yüksek Mahalanobis uzaklık değerlerine sahiptir.

KV analizinde KV1 veya KV2 ile ayrılmayan ve küme oluşturan türlerin bir birlerinden farklılıklarını daha ayrıntılı analiz etmek için kümeler bazında, diğer türler dışarıda bırakılarak, KV analizleri tekrarlandı. Cins içerisinde sersi şekli bakımından belirgin bir kümelenme *P. anatolicus*, *P. caucasicus*, *P. ebneri*, *P. salmani*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türleri arasında görülmektedir. Az sayıda örneklem yapılan *P. anatolicus* ve *P. salmani* verisetinden uzaklaştırılarak kalan taksonlarla yeniden KV analizi gerçekleştirildi.

Toplam 270 örneğe sahip *P. caucasicus* (173), *P. ebneri* (18), *P. rugulosus* (33), *P. tendurek* (29), *P. hakkari* (17) türlerinden oluşan kümeye uygulanan KV analizi 4 kanonik değişken vermiştir. Bunlardan KV1 (Eigenvalues = 7,2808) varyansın %68,624'ünü, KV2 (Eigenvalues = 1.9088) ise %17.991'ini iki temel öge toplam varyansın %86,615'ini açıklamaktadır (Şekil 3.10). Analiz sonucunda KV1'e göre *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türlerinin diğerlerinden ayrıldığı görülmektedir. Özellikle *P. tendurek* türünün *P. caucasicus* ve *P. ebneri*'ye en uzak takson olduğu görülmektedir. KV2 ise özellikle *P. ebneri* türünü diğerlerinden belirgin bir şekilde ayırmaktadır.

Psorodonotus cinsinin taksonları arasında sersi büyüklüğü bakımından farklılık olup olmadığını belirlemek amacıyla merkezi büyüklük değerine tek yönlü ANOVA istatistiği uygulanmıştır. F-testi taksonlar arasında belirgin bir farklılığa işaret etmiş ($F = 708,96$; $sd = 9$; $P < 0,0001$) ve Tukey çoklu karşılaştırma testi ($\alpha = 0,05$) ortalamalar bakımından 7 farklı grup önermiştir (Şekil 3.11). *P. ebneri* ve *P. caucasicus* sersi uzunluğu bakımından en büyük taksonlar olarak her biri ayrı küme oluşturmaktadırlar. *P. tendurek* ve *P. hakkari* bu iki taksonu izleyen üçüncü kümeyi temsil eder. Diğer gruplar sırasıyla; (i) *P. giresun* + *P. rugulosus*, (ii) *P. specularis*, (iii) *P. soganli* + *P. venosus* ve (iv) *P. davisii* dir. *P. davisii* cins içerisinde en küçük sersilere sahip türdür.

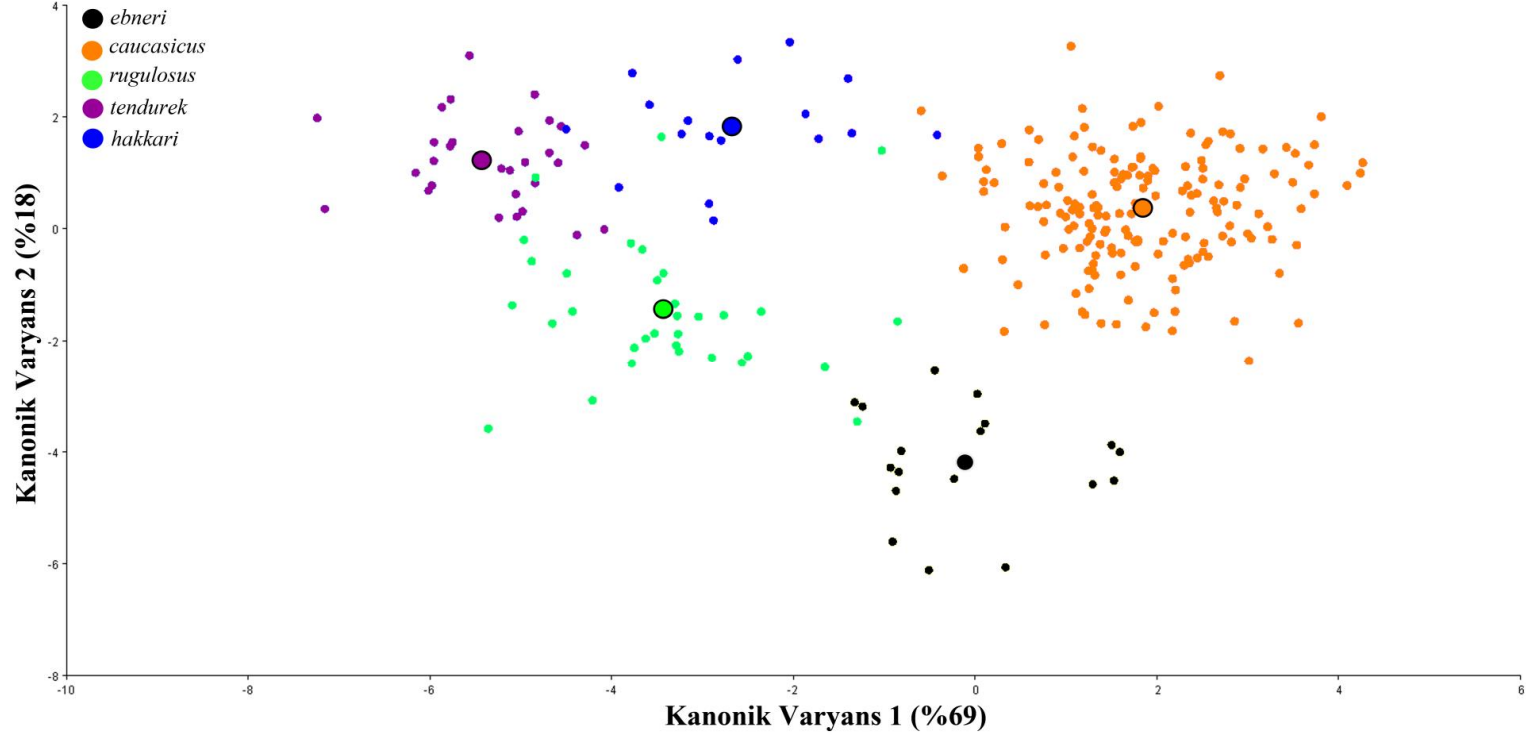
Yükseltinin sersi şekli ve boyu üzerinde etkisi olup olmadığını saptamak amacıyla her populasyonun bulunduğu yükseklik ile sersiyeye ait simetrik komponentler ve merkezi büyüklük değerleri ile PLS analizi yapılmıştır. PLS analizleri yükselti ile hem sersi şekli ($RV = 0,0083$; $P = 0,0317$; $r = 0,17127$; $P = 0,0010$) hem de sersi büyüklüğü arasında ($RV = 0,0001$, $P = 0,9714$ $r = 0,00144$, $P = 0,9714$) herhangi bir korelasyon olmadığına işaret etmektedir.



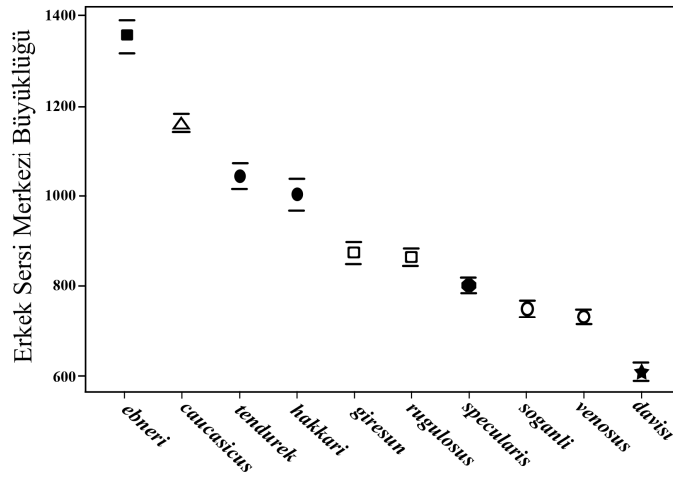
Şekil 3.9. *Psorodonotus* cinsinin 12 türüne ait 35 populasyondan elde edilen erkek sersisine ait 713 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu

Çizelge 3.7. Erkek sersisine göre *Psorodonotus* cinsi taksonları arasındaki MUD (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)

	<i>davisi</i>	<i>specularis</i>	<i>soganli</i>	<i>giresun</i>	<i>ebneri</i>	<i>caucasicus</i>	<i>rugulosus</i>	<i>venosus</i>	<i>tendurek</i>	<i>hakkari</i>
<i>davisi</i>		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>specularis</i>	12,7472		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>soganli</i>	17,0314	13,3717		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>giresun</i>	15,1029	11,4838	4,4992		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>ebneri</i>	19,8402	11,3730	11,6792	11,8320		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>caucasicus</i>	19,4455	11,5275	12,2516	11,9108	4,2607		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>rugulosus</i>	17,8844	11,0326	10,1700	10,0993	5,3148	4,1399		<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>venosus</i>	17,7145	13,3772	13,4184	13,3814	9,5005	7,9400	6,7467		<0,0001	<0,0001
<i>tendurek</i>	184986	12,2532	10,3260	10,5641	6,8673	5,5979	3,6097	4,1603		<0,0001
<i>hakkari</i>	17,9872	11,4536	10,7240	10,4849	6,5419	4,4537	3,0161	6,8796	6,7202	



Şekil 3.10. *P. ebneri*, *P. caucasicus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinin 16 popülasyonundan el edilen 270 sersi fotoğrafı ile gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu



Şekil 3.11. Erkek sersilerinin merkezi büyüklük değeri bakımından türler arası farklılık grafiği

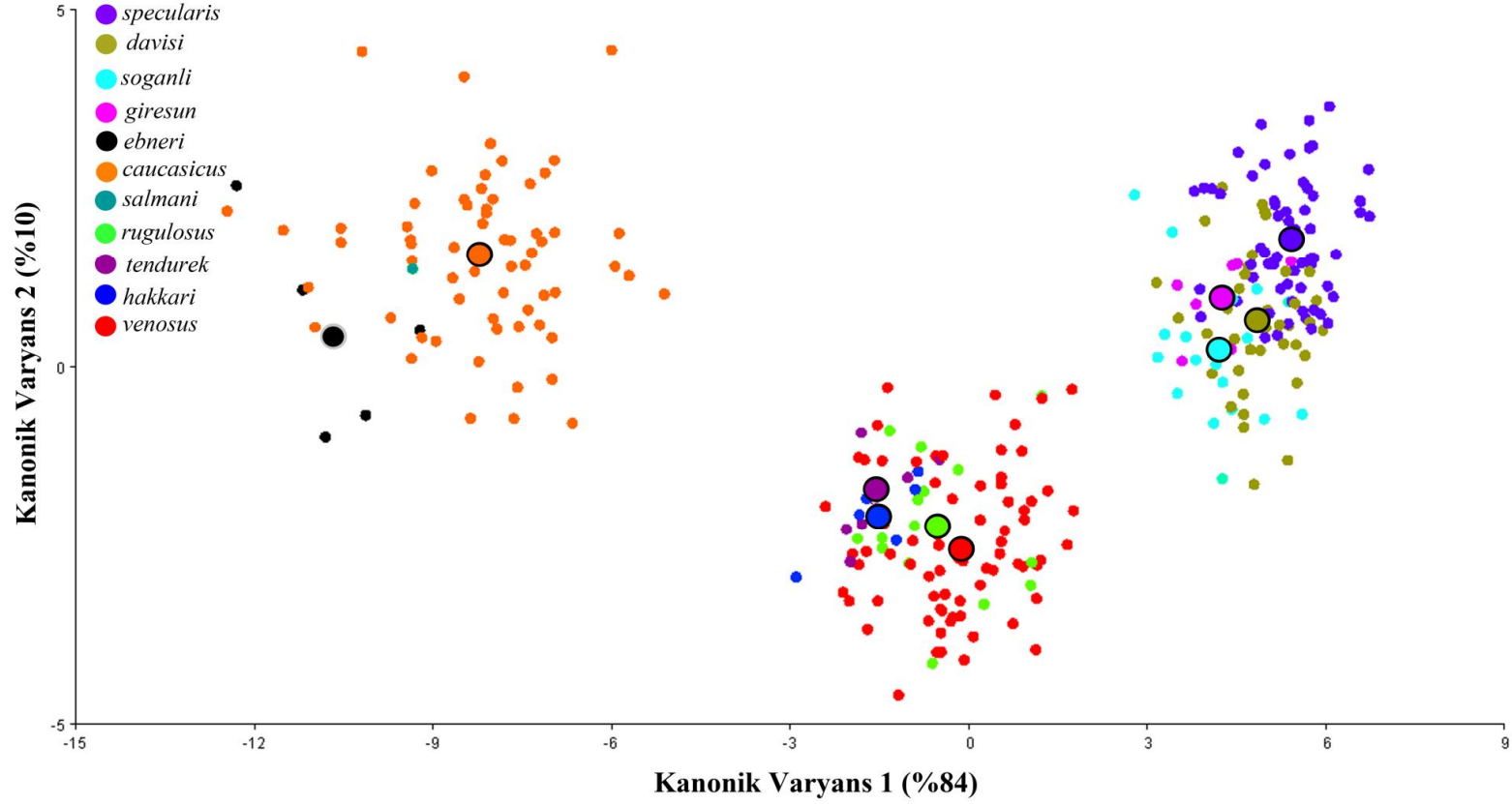
3.2.2.4. Ovipozitör için geometrik morfometrik analizler

Psorodonotus türlerinde şekil varyasyonlarının araştırılması için toplam 28 populasyondan 300 bireyden analizler için görüntü alındı (Bkz. Çizelge 3.3) ve yerleştirilen 19 nirengi noktası ile geometrik morfometri analizleri gerçekleştirildi (Bkz. Şekil 3.1). Dişi ovipozitör şekline ait simetrik komponentler ile merkezi büyüklük değerleri arasındaki korelasyonu saptamak için yapılan analiz bu iki değişken arasında orta seviyede bir korelasyon olduğuna işaret etmiştir ($RV = 0,0674$; $r = 0,45753$; $P < 0,0001$). Bu nedenle türler arası KV analizi simetrik komponentler yerine düzeltilmiş regresyon parametreleri ile gerçekleştirildi.

Ovipozitör şekline dayalı olarak gerçekleştirilen KV analizinde 9 kanonik değişken hesaplanmıştır (Şekil 3.12). Bunlardan KV1 varyansın %84,03'ünü, KV2 ise %9,69'unu ve ilk iki temel bileşen toplam varyansın %93,73'ünü açıklamaktadır. KV1 ve KV2 ile hazırlanan grafik cins içerisinde üç tür grubu ayırt etmiştir: (i) *P. davisii*, *P. specularis*, *P. soganli*, *P. giresun*, (ii) *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari*, (iii) *P. caucasicus*, *P. ebneri* ve *P. salmani*.

Örnek sayısı bir ile sınırlı olan *P. salmani* türü verisetinden uzaklaştırılarak gruplar arası MUD hesaplanmıştır (Çizelge 3.8). *P. specularis* ve *P. soganli* 2,960 ($P < 0,0001$) MUD ile en yakın tür çiftleri iken *P. specularis* ve *P. ebneri* 16,491 ($P < 0,0001$) ile birbirine en uzak türlerdir. *P. davisii*, *P. specularis* ve *P. soganli* türleri diğer türlere en uzak taksonlardır. Benzer durum *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türlerinde de görülmektedir.

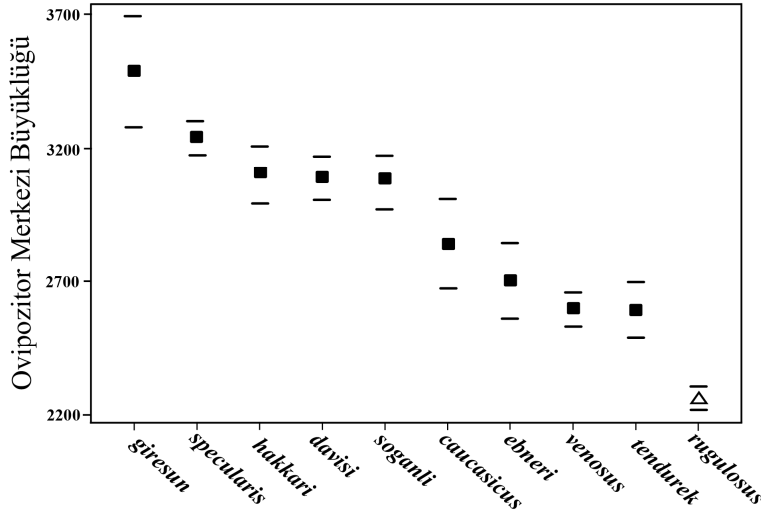
Cinsin taksonları arasında ovipozitör büyüklüğü bakımından farklılık olup olmadığını belirlemek için merkezi büyüklük değerlerine tek yönlü ANOVA istatistiği uygulanmıştır. F-testi taksonlar arasında belirgin bir farklılığa işaret etmiş ($F = 21,76$; $P < 0,0001$; $sd = 9$) ve Tukey çoklu karşılaştırma testi ($\alpha = 0,05$) ortalamalar bakımından iki grup önermiştir (Şekil 3.13). *P. rugulosus* türü en kısa ovipozitör ile bir grup oluştururken geriye kalan türlerde bir grup oluşturmaktadır. En büyük ovipozitör sırasıyla *P. giresun*, *P. specularis* ve *P. hakkari* taksonlarına aittir.



Şekil 3.12. *Psorodonotus* cinsinin 11 türüne ait 28 populasyondan elde edilen erkek pronotumuna ait 300 fotoğrafla gerçekleştirilen kanonik varyans analizi sonucu

Çizelge 3.8. Dişi ovipozitörüne göre *Psorodonotus* cinsi taksonları arasındaki MUD (diagonal altı) ve 10000 tekrarlı permutasyon testine göre P değerleri (diagonal üstü)

	<i>davisi</i>	<i>specularis</i>	<i>soganli</i>	<i>giresun</i>	<i>ebneri</i>	<i>caucasicus</i>	<i>rugulosus</i>	<i>venosus</i>	<i>tendurek</i>	<i>hakkari</i>
<i>davisi</i>		<0,0001	0,0058	0,0113	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>specularis</i>	2,905		<0,0001	0,0025	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>soganli</i>	1,702	2,960		0,6183	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>giresun</i>	2,339	2,454	1,812		0,0009	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0008	0,0001
<i>ebneri</i>	16,112	16,491	15,362	15,481		<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0005	0,0017
<i>caucasicus</i>	13,149	13,635	12,455	12,551	4,798		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>rugulosus</i>	6,774	7,332	4,080	6,183	11,212	8,855		<0,0001	0,0002	<0,0001
<i>venosus</i>	6,151	7,107	5,326	5,829	11,521	8,973	2,281		<0,0001	0,0028
<i>tendurek</i>	7,607	8,106	6,689	7,236	10,358	7,855	5,845	3,070		0,0091
<i>hakkari</i>	7,569	8,422	6,853	7,415	10,485	8,034	3,064	3,060	3,095	



Şekil 3.13. Dişi ovipozitörlerinin merkezi büyüklük değerleri bakımından türler arası farklılık grafiği

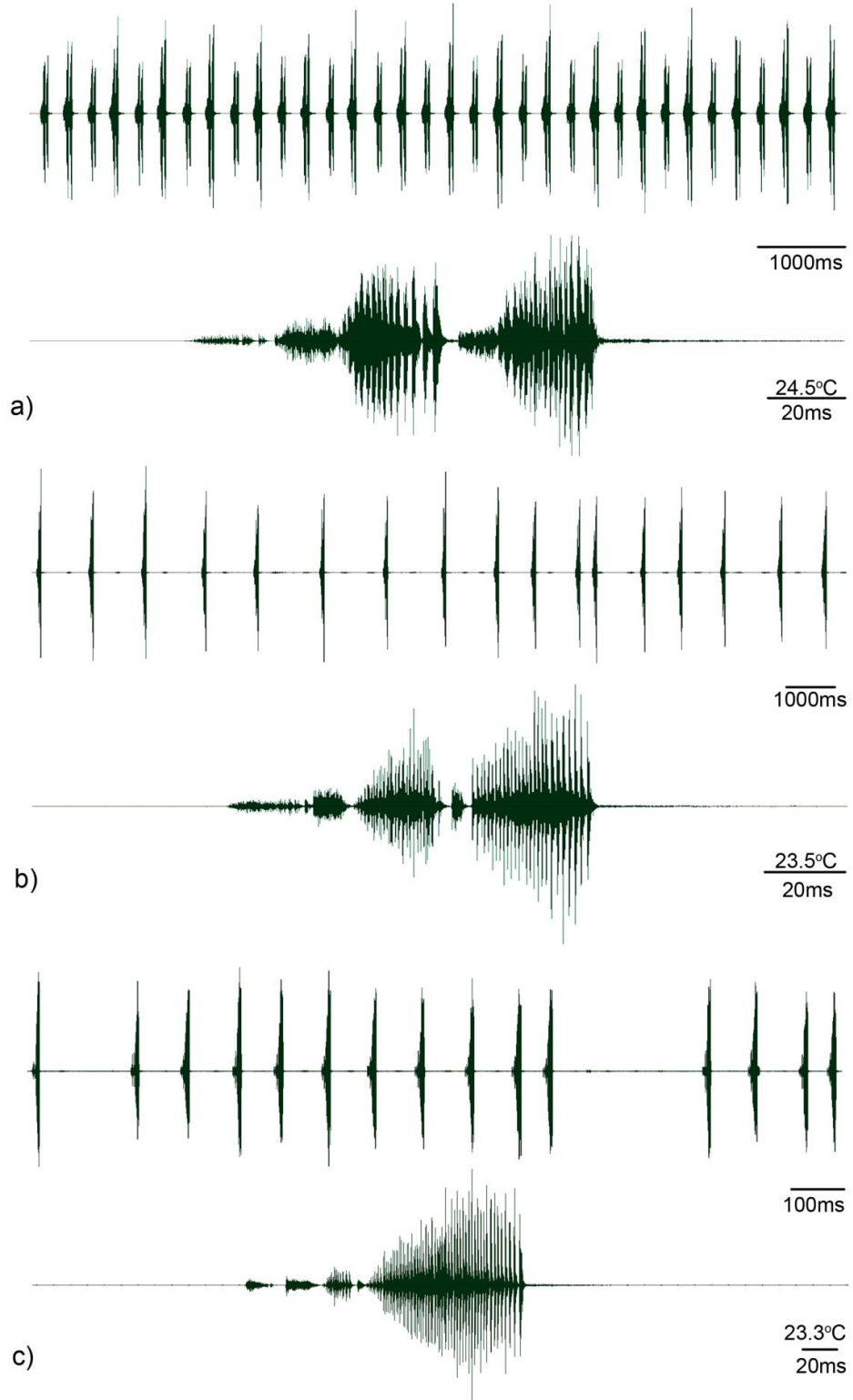
Yükseltinin ovipozitör şekli ve boyu üzerinde etkisi olup olmadığını saptamak amacıyla her populasyonun bulunduğu yükseklik ile ovipozitöre ait simetrik komponentler ve merkezi büyüklük değerleri ile PLS analizleri yapılmıştır. PLS analizi yükselti ile ovipozitör şekli arasında ($RV = 0,0458$; $r = 0,29151$; $P < 0,0001$) ve yükselti ile ovipozitör büyüklüğü arasında ($RV = 0,0388$; $r = 0,19690$; $P < 0,0002$) oldukça zayıfta bir korelasyon olduğuna işaret etmektedir.

3.2.3. Çağrı sesinin örüntüsel ve temporal yapısı ve taksonlar arası farklılıklar

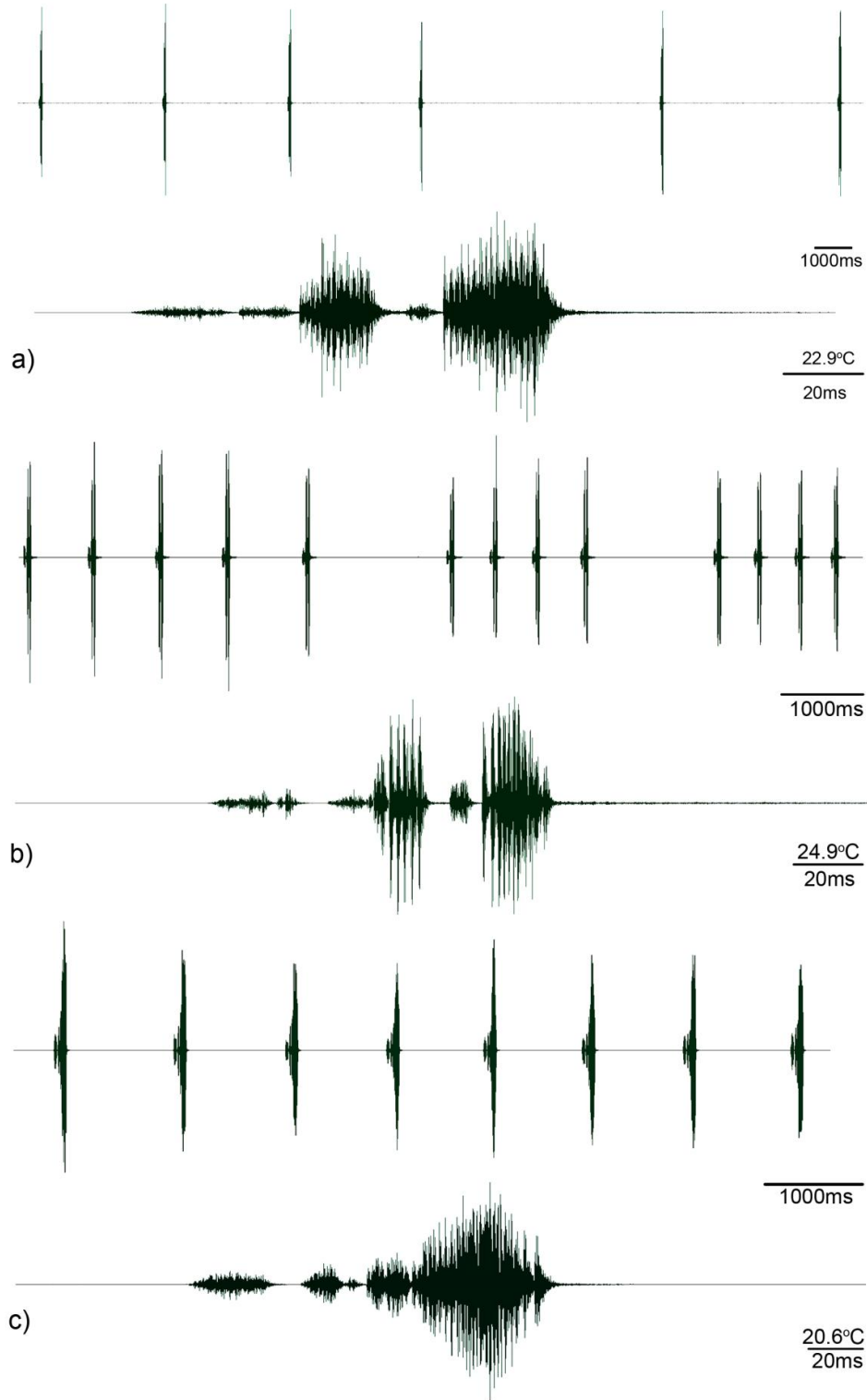
Tez süresince arazi çalışmaları sırasında bulunamayan *P. anatolicus*, *P. salmani* ve erkek bireylerinden ses kayıt edilemeyen *P. hakkari* türleri dışında cinsin Türkiye’de yayılış gösteren diğer türlerine ait çağrı sesleri elde edildi. Erkek çağrı sesleri incelendiğinde cins içerisinde seslerin örüntü farklılığı, hecenin içerdiği element sayısı ve elementlerin süresi bakımından 2 farklı grup oluşmaktadır. *P. davisii*, *P. specularis*, *P. soganli*, *P. venosus*, *P. rugulosus* ve *P. tendurek* türlerinde görülen birinci tip ses 4 veya nadiren 6 elementten oluşur (Şekil 3.14). Bu grup kendi içinde iki alt grup oluşturur. *P. soganli* ve *P. venosus* türlerinde sadece 4. element belirgin iken öndeki elementler oldukça zayıf atımlı ve düşük amplitüdü sesler şeklindedir. Bu ses tipinde 4. element oldukça uzun olup hece süresinin yaklaşık $\frac{1}{2}$ 'sini oluşturmaktadır. Kalan *P. davisii*, *P. specularis*, *P. rugulosus* ve *P. tendurek* türlerinde ise tipik olarak kısık bir elementi yüksek sesli bir element izler ve iki tekrarlı bir örüntü sergiler.

Seste ikinci ve dördüncü element hem zamansal olarak uzun olup hem de amplitüdü yüksek atımlardan oluşur. Sesteki birinci ve üçüncü elementler oldukça kısa ve düşük amplitüdü yapı gösterirler. Süre bakımından birinci element üçüncü elementten daha uzundur. *P. tendurek* grup içinde en fazla sapmayı gösteren hece yapısına sahiptir.

P. giresun, *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türlerinde görülen ikinci ana ses tipinde, bir hece yaygın olarak iki ve bazen üç element içerir (Şekil 3.16). *P. giresun* türü hecenin başında zayıf gelişmiş ama daimi bir üçüncü elementin varlığı ile diğer iki türden ayırt edilebilir. *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türlerinde birinci element zayıf olup bazı heceler



Şekil 3.14. *Psorodonotus* türlerinde erkek çağrı sesi (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı): a) *P. rugulosus*, b) *P. tendurek*, c) *P. venosus*



Şekil 3.15. *Psorodonotus* türlerinde erkek çağrı sesi (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı): a) *P. davisi*, b) *P. specularis*, c) *P. soganli*

tek elementli gibidir. Bu element özellikle *P. ebneri* türünde belirgin iken *P. caucasicus* türünde giderek zayıflamış ve en kuzey-doğu ucunda yer alan Kars-Kağızman populasyonunda hece tek elementlidir. Ayrıca *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türlerinde hece sonrasında bir “tik”in bulunması bu taksonlara özgüdür. *P. soganli* hece yapısı itibariyle net olarak yukarıdaki iki gruptan birine yerleştirilememektedir. Hecede üç elementin varlığı en yaygın görülen durumdur ve üç elementli yapı ile *P. giresun* türüne benzerdir. Ancak bazen dört elementli hecelerin görülmesi ile birinci hece tipine benzemektedir. *P. soganli*, *P. giresun*’dan hecedeki ilk iki elementin yüksek amplitüdü olması ile ayrılır. *P. giresun* ise ilk iki elementin belirgin olarak indirgenmesi ile farklıdır.

Taksonların çağrı sesleri arasındaki örüntü farklılıklardan dolayı zamansal parametreler yalnızca hece süresi bakımından istatistiksel analizlere tabi tutuldu. Hece süresi ile sıcaklık arasındaki korelasyon türlere bağlı olarak -0,491 ile -0,916 arasında değişmektedir. Cinsin 9 taksonundan toplamda 2676 hece süresi ölçüldü. Sıcaklığın süre üzerindeki etkisini ortadan kaldırmak amacıyla uygulanan çoklu regresyon analizi sonucu verisetine uygun en iyi model (3.1)

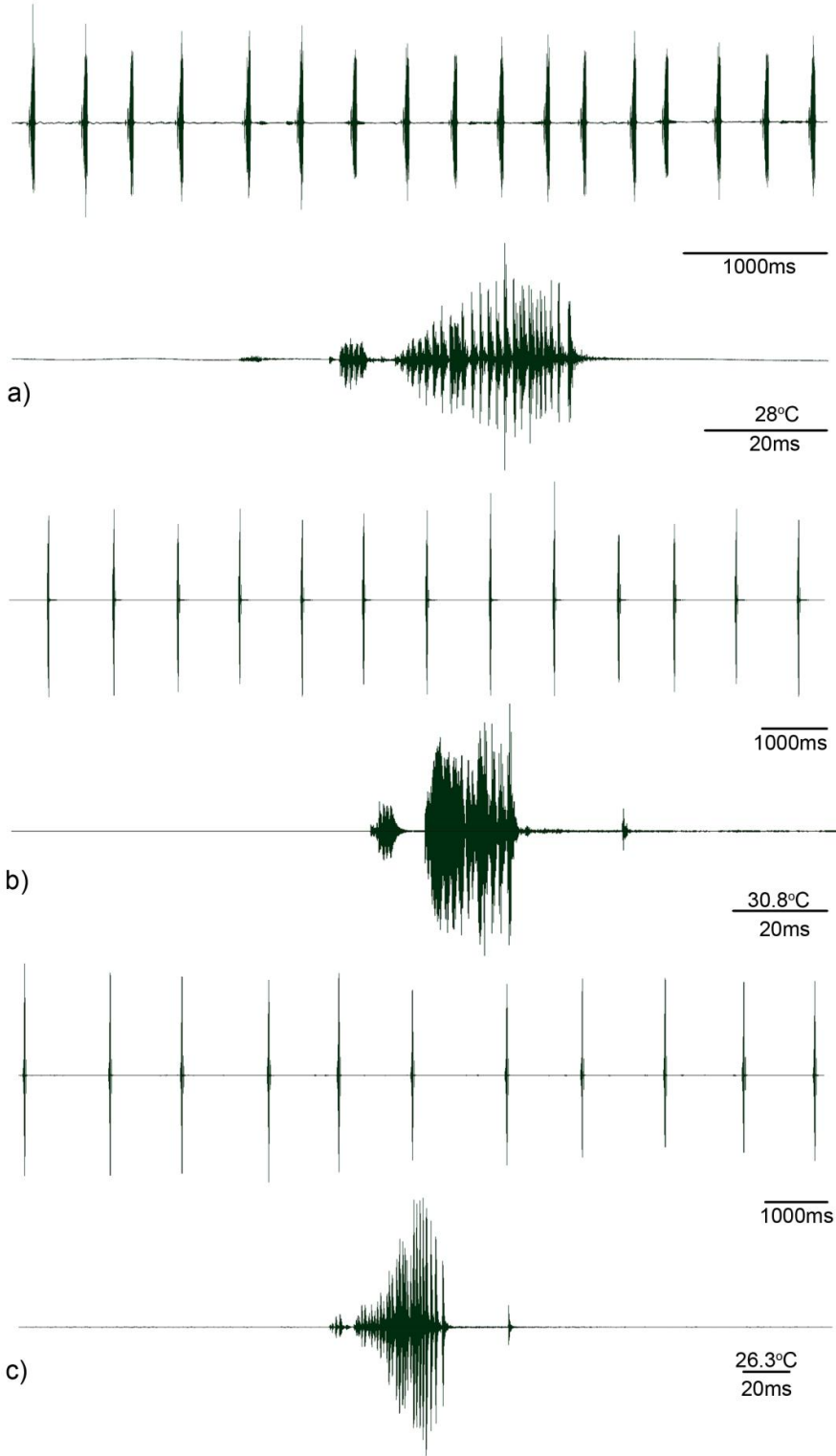
$$y = \beta + \beta_1x_1 \times \beta_2x_2 \times \beta_3x_3 \times \beta_4x_4 \times \beta_5x_5 \times \beta_6x_6 \times \beta_7x_7 \times \beta_8x_8 \quad (3.1)$$

şeklinde (Adj-r² = 0,8112; F = 1277,92; sd_m = 9; P<0,0001). Bu yolla hece süreleri 25°C’ye kalibre edildi. Kalibre edilmiş verilere uygulanan F-testi hece süresi bakımından taksonların ortalamaları arasında farklılık olduğunu göstermiştir (F = 912,67; P<0,0001; sd = 8). F-testi sonuçlarına göre uygulanan Tukey testi ($\alpha = 0,05$) ortalamalar bakımından 6 farklı grup önermiştir (Şekil 3.17). *P. venosus* türü en uzun hece süresi ile (n = 638; ortalama = 140,658; standart sapma = 24,821) tek başına bir küme oluşturmaktadır. *P. tendurek* (n = 122; ort = 107,871; ss = 14,927), *P. specularis* (n = 182; ort = 106,026; ss = 9,490) ve *P. davisii* (n = 100; ort = 104,693; ss = 6,131) türleri en uzun hece süresine sahip ikinci grubu oluşturmaktadır. *P. soganli* (n = 122; ort = 85,836; ss = 10,815), *P. caucasicus* (n = 878; ort = 79,923; ss = 18,263) ve *P. ebneri* (n = 368; ort = 72,412; ss = 8,810), türleri sırasıyla üçüncü, dördüncü ve beşinci grupları oluşturmaktadırlar. Cins içerisinde en kısa hece sürelerine sahip olan *P. rugulosus* (n = 159; ort = 59,311; ss = 3,578) ve *P. giresun* (n = 107; ort = 57,908; ss = 2,784) altıncı kümeyi oluşturmaktadır.

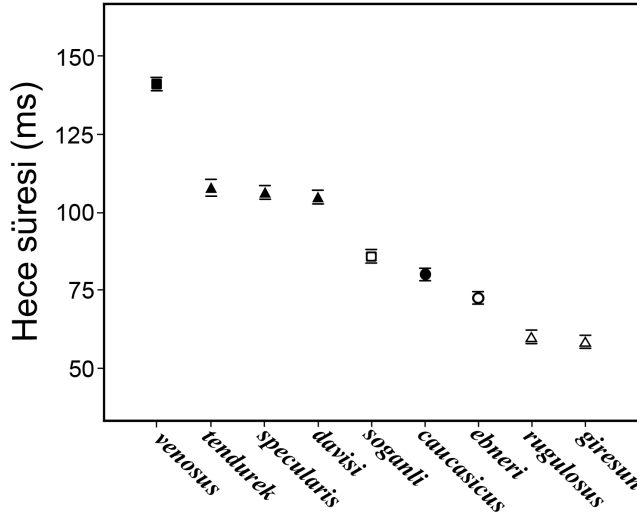
3.3. Moleküler Bulgular

3.3.1. Tanımlamalı genetik

Tez kapsamında *Psorodonotus* cinsine ait 26 populasyona ait COI dizileri elde edilmiştir (Çizelge 3.9). COI genine ait dizilerin ikili hizalanmaları sonrası uzunlukları 1110-1240 baz çifti arasında değişmektedir. Hizalanan ve yönleri kontrol edilen dizilerin COI gen bölgesine ait olup olmadığı nükleotid blast yapılarak kontrol edildi ve numt kontrol testlerine tabi tutuldu. Okuma çerçevesi kontrolü, protein BLAST, dal uzunluk kontrolleri sonrasında dizilerde numt varlığına rastlanmamıştır. İki dış grup dizisi dahil tüm populasyonlardan toplamda 458 COI dizisi elde edildi (Çizelge 3.9). COI dizileri en kısa olana göre kesildikten sonra 1110 baz çifti uzunluğunda veriseti elde edildi. Bu diziler daha sonra SEQUENCHER, MEGA ve DnaSP programları kullanılarak



Şekil 3.16. *Psorodonotus* türlerinde erkek çağrı sesi (üst- bir hece dizisi, alt- bir hecenin yapısı); a) *P. giresun*, b) *P. ebneri*, c) *P. caucasicus*.



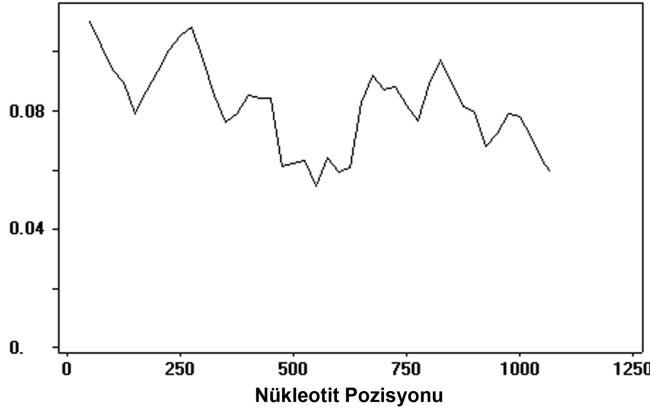
Şekil 3.17. Erkek çağrı seslerine ait hece süresi bakımından *Psorodonotus* cinsinin türleri arasındaki farklılık grafiği.

analizlerde kullanılacak dosya formatları haline dönüştürüldü. Toplamda 1110 bç uzunluğunda iç gruba ait 139 farklı haplotipte, nükleotitlerin 802'si korunmuş (conservative), 308'i varyasyonel (variable) ve 280'i parsimonik bilgi vericidir. Bu verisetine göre COI geni içerisinde en varyasyonel bölge 3'üncüye yakın olan 250, baz ve civarı, en korunumlu bölge ise genin orta kısımlarına yakın 550, baz civarındadır (Şekil 3.18). *Psorodonotus* cinsinin hem iç hem de dış grup dizilerle ayrı ayrı yapılan baz pozisyon doygunluk analizlerinde 3. pozisyonda bir doygunluğa rastlanmadı. Haplotiplerin popülasyonlardaki dağılımına bakıldığında, en fazla haplotip 20 ile *P. venosus* Ardahan-Posof popülasyonunda gözlemlendi. Bunu sırasıyla 13 haplotiple *P. soğanli* Bayburt-Soğanlı geçidi, 11 haplotip ile *P. davisii* Rize-Ovit dağı ile *P. venosus* Ardahan-Çıldır ve 10 haplotip ile *P. venosus* Ardahan-Yalnızçam popülasyonu izledi. *P. tendurek* ve *P. hakkari* türleri sahip oldukları tek haplotipler ile en az sayıda haplotip bulunduran popülasyonlardır.

Cins içerisinde hem aynı türün popülasyonları arasında hem de türler arası haplotip paylaşımları saptanmıştır (Çizelge 3.10). Aynı türün popülasyonları arasındaki haplotip paylaşımları *P. venosus*, *P. specularis* ve *P. caucasicus* popülasyonlarında saptandı. *P. venosus* türünde Ardahan Çıldır-Çam geçidi, Yalnızçam ve Ilgar popülasyonları arasında haplotip paylaşımları görülmektedir. Aynı türün Aras Güneyi Dağlarında yayılış gösteren Ağrı-Taşlıçay ve Kars-Kağızman popülasyonları arasında da haplotip paylaşımı saptandı. *P. specularis* türünün Artvin ve Ardahan popülasyonları ortak haplotiplere sahiptirler. *P. caucasicus* türünün ise sadece Erzurum (Yayla geçidi) ve Kars (Kağızman) popülasyonları arasında haplotip paylaşımaktadır. *P. tendurek*, *P. hakkari*, *P. soğanli*, *P. giresun*, *P. ebneri* ve *P. davisii* türü popülasyonlarının tüm haplotipleri popülasyonlara özgün olup paylaşılmamaktadır. Farklı türler arasında haplotip paylaşımı sadece *P. rugulosus* Erzurum-Yayla ile *P. venosus* Ardahan-Posof popülasyonları arasında saptandı. *Psorodonotus* popülasyonlarında COI geni için genetik çeşitlilik parametreleri Çizelge 3.9'da verilmektedir. Popülasyonlar bazında en yüksek haplotip çeşitliliği sırasıyla *P. venosus* Ardahan-Posof (0,9735),

Çizelge 3.9. COI geni bakımından *Psorodonotus* cinsi popülasyonlarına ait genetik çeşitlilik parametreleri

Tür	popülasyon	Kısaltma	Örnek sayısı	Haplotip sayısı	Polimorfik baz sayısı	Haplotip çeşitliliği	Nükleotit çeşitliliği	Haplotipler arası ortalama uzaklık
<i>davisi</i>	Rize, Ovit dağı	RzOd	26	11	27	0,8677 +/- 0,0462	0,005763 +/- 0,003142	6.396923 +/- 3.130979
	Artvin, Şavşat	ArtS	21	5	11	0,3524 +/- 0,1314	0,000944 +/- 0,000729	1.047619 +/- 0,724559
<i>specularis</i>	Ardahan, Hanak	ArdH	21	3	12	0,4000 +/- 0,1144	0,003089 +/- 0,001835	3.428571 +/- 1.824826
	Ardahan, Çıldır	ArdC	26	4	8	0,6369 +/- 0,0709	0,000884 +/- 0,000689	0,981538 +/- 0,686904
	Ardahan, Göle	ArdG	2	2	1	uygulanmadı	uygulanmadı	uygulanmadı
<i>soganli</i>	Rize, Ovit dağı	RzOsg	8	5	8	0,8571 +/- 0,1083	0,002124 +/- 0,001470	2.357143 +/- 1.432776
	Bayburt, Soğanlı geçidi	BybS	24	13	19	0,8841 +/- 0,0558	0,004462 +/- 0,002508	4.952899 +/- 2.497159
<i>giresun</i>	Giresun, Tamdere	GrsT	22	8	15	0,7576 +/- 0,0781	0,002785 +/- 0,001678	3.090909 +/- 1.668978
<i>ebneri</i>	Antalya, İmecik yaylası	AntI	21	6	5	0,7857 +/- 0,0721	0,001347 +/- 0,000944	1.495238 +/- 0,938856
	Trabzon, Zigana	TrbZ	14	5	5	0,7582 +/- 0,0841	0,001475 +/- 0,001038	1.637363 +/- 1.026213
	Sivas, Köseadağ	SivK	23	5	8	0,6047 +/- 0,1009	0,002051 +/- 0,001303	2.276680 +/- 1.296699
	Giresun, Tamdere	GrTc	19	6	12	0,7018 +/- 0,0805	0,002234 +/- 0,001410	2.479532 +/- 1.400172
	Kars, Kağızman	KrsKc	26	6	6	0,7815 +/- 0,0501	0,001455 +/- 0,000991	1.615385 +/- 0,987620
	Erzurum, Yayla geçidi	ErmYc	23	8	28	0,8656 +/- 0,0359	0,008311 +/- 0,004423	9.225296 +/- 4.401802
	Erzurum, Hınıs	ErzH	2	2	3	uygulanmadı	uygulanmadı	uygulanmadı
	Ardahan, Posof	ArdP	28	20	81	0,9735 +/- 0,0162	0,020518 +/- 0,010367	22.775132 +/- 10,33567
<i>venosus</i>	Ardahan, Çıldır	ArdCv	25	11	45	0,8533 +/- 0,0581	0,011333 +/- 0,005895	12.580000 +/- 5.871853
	Ardahan, Yalnızçam	ArdY	10	6	59	0,8444 +/- 0,1029	0,016897 +/- 0,009266	18.755556 +/- 9.094609
	Ardahan, Çam geçidi	ArdCm	18	10	45	0,9150 +/- 0,0405	0,014679 +/- 0,007676	16.294118 +/- 7.618814
	Ağrı, Taşlıçay	AgrT	21	6	41	0,7810 +/- 0,0562	0,009644 +/- 0,005106	10,704762 +/- 5.077056
	Kars, Kağızman	KrsKv	4	3	3	uygulanmadı	uygulanmadı	uygulanmadı
	Ardahan, Göle	ArdGv	2	2	44	uygulanmadı	uygulanmadı	uygulanmadı
<i>tendurek</i>	Van, Tendürek geçidi	VanT	21	1	0	0,0000 +/- 0,0000	0,0000 +/- 0,0000	0,0000 +/- 0,0000
<i>hakkari</i>	Hakkari, Yüksekova	HakY	13	1	0	0,0000 +/- 0,0000	0,0000 +/- 0,0000	0,0000 +/- 0,0000
<i>rugulosus</i>	Giresun, Avşar yaylası	GrsAr	33	7	6	0,3352 +/- 0,1061	0,000328 +/- 0,000360	0,363636 +/- 0,359788
	Erzurum, Yayla geçidi	ErmYr	3	2	1	uygulanmadı	uygulanmadı	uygulanmadı



Şekil 3.18. *Psorodonotus* cinsinin Anadolu’da yayılış gösteren taksonlarından elde edilen COI geni içerisindeki varyasyon durumu

Ardahan-Çam geçidi (0,9150), *P. soganli* Bayburt-Soğanlı geçidi (0,8841) ve *P. davisi* Rize-Ovit dağı (0,8677) populasyonlarında gözlemlendi. En yüksek nükleotid çeşitliliği ve en yüksek haplotipler arası uzaklık *P. venosus* türünün Ardahan-Posof (0,0205; 22,7751), Ardahan-Yalnızçam (0,0169; 18,7556) ve Ardahan-Çam geçidi (0,0147; 16,2941) populasyonlarında hesaplandı. En fazla polimorfik baz sayısı *P. venosus* türünün Ardahan-Posof (81), Ardahan-Yalnızçam (59) ve Ardahan-Çıldır ile Çam geçidi (45) populasyonlarında saptandı. *P. hakkari* ve *P. tendurek* türlerinde tüm bu genetik çeşitlilik parametreleri sıfırdır.

P. caucasicus populasyonlarına uygulanan ikili F_{ST} testi tür içerisinde genetik olarak birbirine en uzak populasyonların Kars-Trabzon (0,92), en yakın populasyonların ise Giresun-Erzurum (0,67) ve Kars-Erzurum (0,68) olduğunu göstermektedir (Çizelge 3.11). Tür içerisinde Trabzon’dan sonra genetik olarak diğer populasyonlara en uzak olan populasyon Sivas’dır. *P. venosus* populasyonları arasında F_{ST} değerli açısından Ağrı-Taşlıçay diğer populasyonlardan oldukça farklı görünmektedir (Çizelge 3.12). Tür içerisinde Ağrı-Taşlıçay ve Ardahan-Çıldır populasyonları 0,66 F_{ST} değeri ile birbirine en uzak populasyonlarken -0,03 F_{ST} değeri ile Ardahan-Yalnızçam ve Çam geçidi birbirine en yakın populasyonlardır. *P. caucasicus* ve *P. venosus* populasyonlarının F_{ST} değeri karşılaştırıldığında *P. caucasicus* populasyonlarının kendi içlerinde *P. venosus* türününkilerden daha fazla farklılaştıkları görülmektedir.

3.3.2. Filogenetik analizler

Filogenetik analizlerde *Pholidoptera* sp. (Bolu) ve *Bolua turkiyae* (Balıkesir) türleri hem uzaklık matrisinde iç gruba yeterli uzaklıkta olmaları hem de 3. pozisyonda doyumluk yaratmamaları nedeniyle uygun dışgruplar olarak seçildiler. Seçilen iki dış grupla birlikte 458 COI dizisinden *Psorodonotus* cinsinde ait 139 özgün haplotip saptandı. Tüm haplotiplerle filogenetik analizleri gerçekleştirmek bilgisayar donanımlarının ve analiz programlarının yetersizliği nedeniyle, verisette haplotip kısaltmasına gidildi. Aynı populasyona ait ve birbirinden tek baz farklılığı gösteren haplotiplerden birisi elenecek şekilde veriseti 72 haplotipe düşürüldü. Bu matrisin dış

Çizelge 3.10. *Psorodonotus* cinsi populasyonlarına ait COI geni haplotipleri, frekansları ve populasyonlar arası paylaşım durumları (HF = haplotip frekansı, *paylaşılan haplotip)

No	Türler	<i>ebneri</i>	<i>caucasicus</i>						Hf
			AntI	TrbZ	SivK	GrsT	KrsK	ErzY	
1	AntImEbn1	3							3
2	AntImEbn2	3							3
3	AntImEbn3	2							2
4	AntImEbn4	9							9
5	AntImEbn5	2							2
6	AntImEbn6	2							2
7	TrbZCau1		2						2
8	TrbZCau2		6						6
9	TrbZCau3		4						4
10	TrbZCau4		1						1
11	TrbZCau5		1						1
12	SivKCau1			14					14
13	SivKCau2			3					3
14	SivKCau3			1					1
15	SivKCau4			4					4
16	SivKCau5			1					1
17	GrsTCau1				9				9
18	GrsTCau2				6				6
19	GrsTCau3				1				1
20	GrsTCau4				1				1
21	GrsTCau5				1				1
22	GrsTCau6				1				1
23	KrsKCau1					4			4
24	KrsKCau2					5			5
25	KrsKCau3					10			10
26	KrsKCau4					1			1
27	KrsKCau5*					5	3		8
28	KrsKCau6					1			1
29	ErmYCau1						5		5
30	ErmYCau2						5		5
31	ErmYCau3						2		2
32	ErmYCau4						1		1
33	ErmYCau5						5		5
34	ErmYCau6						1		1
35	ErmYCau7						1		1
36	ErmHCau1							1	1
37	ErmHCau2							1	1
	Toplam	21	14	23	19	26	23	2	128

Çizelge 3.10'un Devamı

No	Türler	<i>davisi</i>	<i>specularis</i>				<i>soganli</i>		<i>giresun</i>	Hf
			RzO	ArtS	ArdH	ArdC	ArdG	RzO	BybS	
38	RzeODav1	3								3
39	RzeODav2	2								2
40	RzeODav3	5								5
41	RzeODav4	1								1
42	RzeODav5	8								8
43	RzeODav6	1								1
44	RzeODav7	1								1
45	RzeODav8	1								1
46	RzeODav9	2								2
47	RzeODav10	1								1
48	RzeODav11	1								1
49	ArtSSpe1*		17	1	1	1				20
50	ArtSSpe2		1							1
51	ArtSSpe3		1							1
52	ArtSSpe4		1							1
53	ArdHSpe2*			16	7					23
54	ArdHSpe1			4						4
55	ArdCSpe1*		1		4					5
56	ArdCSpe2				14					14
57	ArdGSpe1					1				1
58	RzeOSpe1						1			1
59	RzeOSpe2						2			2
60	RzeOSpe3						1			1
61	RzeOSpe4						3			3
62	RzeOSpe5						1			1
63	BybSog1							8		8
64	BybSog2							1		1
65	BybSog3							1		1
66	BybSog4							1		1
67	BybSog5							1		1
68	BybSog6							1		1
69	BybSog7							2		2
70	BybSog8							2		2
71	BybSog9							2		2
72	BybSog10							1		1
73	BybSog11							1		1
74	BybSog12							2		2
75	BybSog13							1		1
76	GrsTam1								10	10
77	GrsTam3								1	1
78	GrsTam4								5	5
79	GrsTam5								2	2
80	GrsTam6								1	1
81	GrsTam7								1	1
82	GrsTam8								1	1
83	GrsTam9								1	1
	Toplam	26	21	21	26	2	8	24	22	150

(Devamı Arkada)

Çizelge 3.10'un Devamı

No	Türler	<i>venosus</i>							<i>rugulosus</i>	Hf
		ArdP	ArdC	ArdY	ArdCm	AgrT	KrsK	ArdG	ErmY	
84	ArdPVen1*	1							1	2
85	ArdPVen2	1								1
86	ArdPVen3	1								1
87	ArdPVen4	3								3
88	ArdPVen5*	1	3		3					7
89	ArdPVen6*	2	9							11
90	ArdPVen7*	2	2							4
91	ArdPVen8*	3		1				1		5
92	ArdPVen9	1								1
93	ArdPVen10*	1	3							4
94	ArdPVen11	1								1
95	ArdPVen12	1								1
96	ArdPVen13	1								1
97	ArdPVen14	1								1
98	ArdPVen15*	2			1					3
99	ArdPVen16	1								1
100	ArdPVen17	1								1
101	ArdPVen18*	1		2	2					5
102	ArdPVen19	2								2
103	ArdPVen20*	1			4					5
104	ArdCVen1		1							1
105	ArdCVen2		1							1
106	ArdCVen3		1							1
107	ArdCVen4		2							2
108	ArdCVen5		1							1
109	ArdCVen6		1							1
110	ArdCVen7		1							1
111	ArdYVen1			1						1
112	ArdYVen2			1						1
113	ArdYVen3			1						1
114	ArdYVen4			4						4
115	ArdCmVen1				1					1
116	ArdCmVen2				1					1
117	ArdCmVen3				1					1
118	ArdCmVen4				3					3
119	ArdCmVen5				1					1
120	ArdCmVen6				1					1
121	AgrTVen1					3				3
122	AgrTVen2					2				2
123	AgrTVen3					1				1
124	AgrTVen4					1				1
125	AgrTVen5					7				7
126	AgrTVen6*					7	1			8
127	KrsKVen1						1			1
128	KrsKVen2						2			2
129	ArdGVen1							1		1
130	ErzYRug1								2	2
	Toplam	28	25	10	18	21	4	2	3	111

Çizelge 3.10'un Devamı

No	Türler	<i>rugulosus</i>	<i>tendurek</i>	<i>hakkari</i>	Haplotip frekansı
	Haplotipler	GrsA	VanT	HakY	
131	GrsARug1	1			1
132	GrsARug2	27			27
133	GrsARug3	1			1
134	GrsARug4	1			1
135	GrsARug5	1			1
136	GrsARug6	1			1
137	GrsARug7	1			1
138	VanTen		21		21
139	HakYhak			13	13
	Toplam	33	21	13	67

Çizelge 3.11. *P. caucasicus* populasyonları arası ikili- F_{ST} değerleri [Model: TrN+I (0,7640) *P<0,001]

	TrbZ	SivK	GrsTc	KrsKc
SivK	0,90509*			
GrsTc	0,89933*	0,70506*		
KrsKc	0,92291*	0,86943*	0,8431*	
ErmYc	0,70686*	0,72327*	0,6742*	0,68226*

Çizelge 3.12. *P. venosus* populasyonları arası ikili F_{ST} değerleri [Model: TvM + I (0,4440) + G (0,3060)]

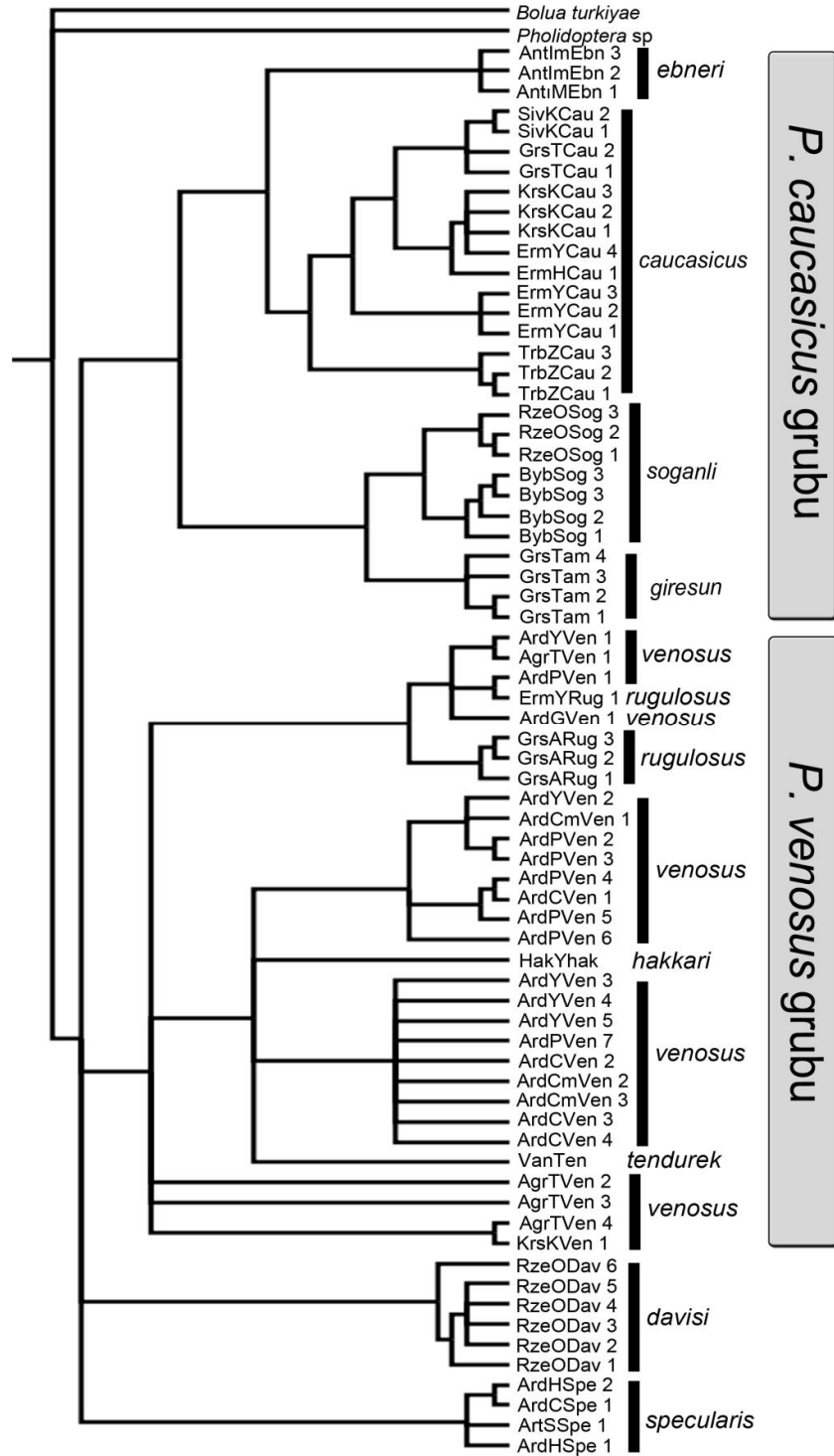
	ArdP	ArdY	ArdCm	ArdCv	AgrT
ArdP		0,1875	0,12598	0,0166	<0,001
ArdY	0,03704		0,53516	0,16406	<0,001
ArdCm	0,03428	-0,0333		0,16992	<0,001
ArdCv	0,1163	0,04748	0,03547		<0,001
AgrT	0,5108	0,58885	0,62008	0,6639	

gruplar dahil son uzunluğu 1110 bç'dir ve bunların 757'si korunmuş, 353'ü varyasyonel ve 297'si parsimonik olarak bilgi vericidir. TREE-PUZZLE v.3.2 programı ile yapılan olasılık haritalama analizi COI geninden oluşturulan verisetinin yüksek derecede dikotomik dallanma gösteren ağaç üretme potansiyeline sahip olduğunu göstermektedir (%93,9 ağaç benzeri filogeni, %3,1 haplotip ağı veya kısmen ağaçlarda çözümlenme, %3,0 yıldız benzeri filogeni).

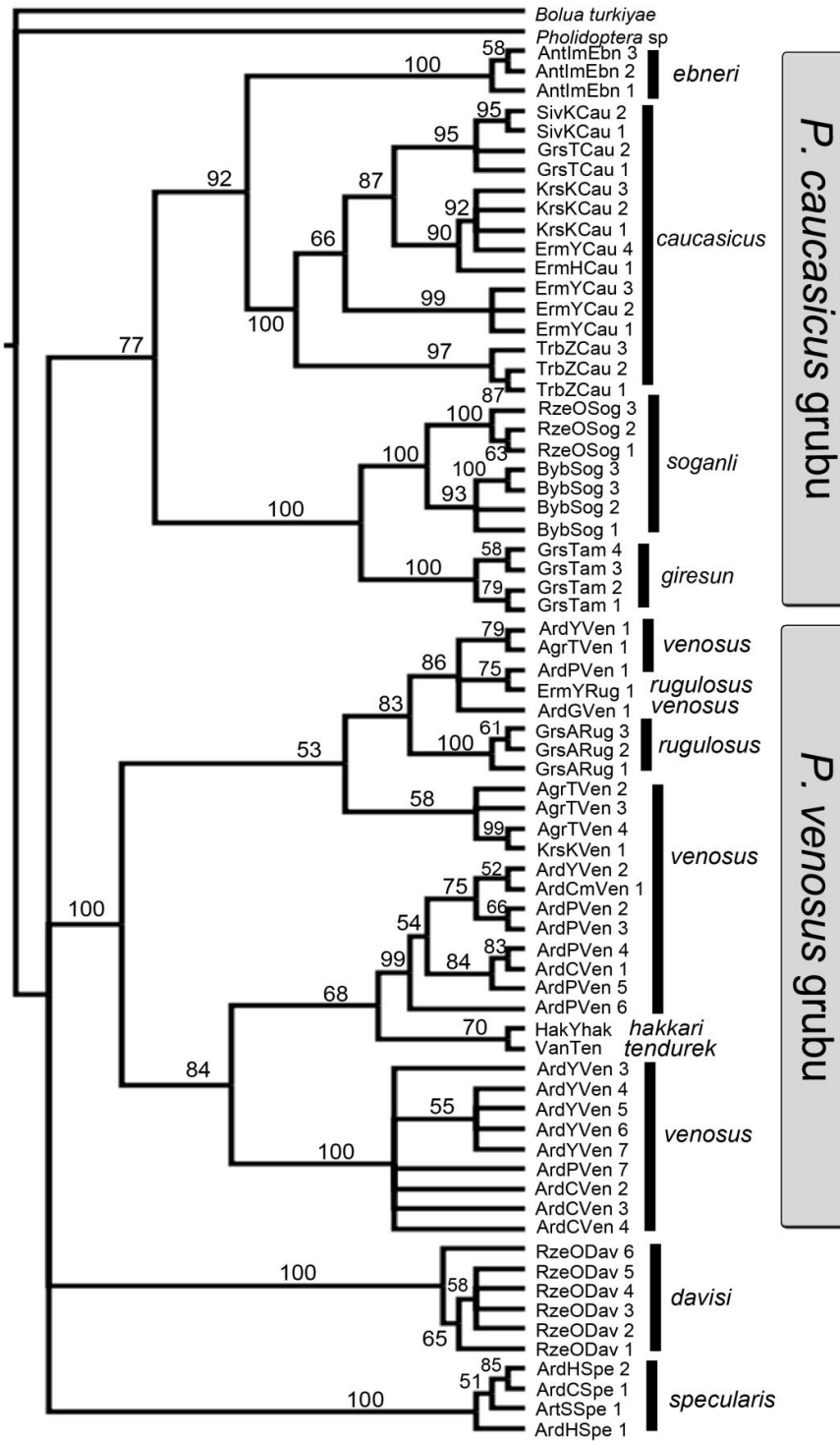
İkisi dış grup olmak üzere 72 haplotipten oluşan matris uygulanan MP analizi 15407 eş derecede parsimonik ağaç ile sonuçlanmıştır (ağaç uzunluğu = 895; CI = 0,523; RI = 0,900; RC = 0,471) (Şekil 3.19). MP yaklaşımı ile uygulanan 100 tekrarlı seç-bağla analizinden edinilen ağaç her bir düğümde alınan seç-bağla destek değerleri ile Şekil 3.20'de verilmiştir. MP seç bağla ağacı cins içerisinde dört filogrup önermiştir: (1) *P. davisii*, (2) *P. specularis*, (3) *P. venosus* filogrubu ve (4) *P. caucasicus* filogrubu

dur. Her bir filogrup yüksek seç-bağla değerleri ile desteklenmektedir. *P. venosus* filogrubu *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerini içermekte, MP seç-bağla testinde mofofilisi yüksek bir değerle desteklenmiş. MP seç-bağla ağacı *P. venosus* türüne ait Ağrı-Taşlıçay üç haplotip), Kars-Kağızman (bir haplotip), Ardahan-Yalnızçam (dört haplotip) ve *P. rugulosus* türünün Giresun–Avşar (üç haplotip) ile Erzurum–Yayla (iki haplotip-biri *P. venosus* ile paylaşıyor) populasyonlarına ait haplotipleri, düşük bir seç-bağla değeri ile bir altfilogrup olarak önermektedir. *P. rugulosus* türünün Giresun populasyonuna ait haplotipler kendi içinde monifiletik olmasına rağmen Erzurum (Yayla geçidi) populasyonuna ait haplotipler *P. venosus* türünün Ardahan (Posof ve Yalnızçam) ve Ağrı (Taşlıçay) populasyonlarına ait haplotiplerle monifiletik bir grup oluşturmaktadır. *P. venosus* türünün Ardahan (Çıldır, Çam Geçidi ve Ilgar Geçidi; 17 haplotip) populasyonları ile *P. hakkari* ve *P. tendurek* populasyonlarına ait haplotipleri içerir. Cins içerisindeki ikinci büyük filogrup olan *P. caucasicus* filogrubu *P. soganli*, *P. giresun*, *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türlerinden oluşur. Filogenetik ağaçta *P. giresun* ve *P. soganli* bazal kladlar iken *P. ebneri* ve *P. caucasicus* genç soyhatlarını temsil ederler. Filogrup içerisinde *P. giresun* ve *P. ebneri* tek populasyon ile temsiledilip haplotipleri monifiletik bir grup oluşturur. *P. soganli* türünün haplotipleri Rize-Ovit (üç haplotip) ve Bayburt-Soğanlı geçidi (dört haplotip) olmak üzere iki ayrı alt klad oluşturmaktadır. *P. caucasicus* türü beş farklı populasyon ile temsil edilip her bir populasyonun haplotipleri birer monifiletik grup oluşturmaktadır. MP ağacı *P. caucasicus* türü populasyonları arasında akrabalık ilişkisini Trabzon-Zigana + (Erzurum-Hınıs + ((Erzurum-Yayla Geçidi + Kars-Kağızman) + (Giresun-Tamdere + Sivas-Suşehri))) şeklinde önermiştir.

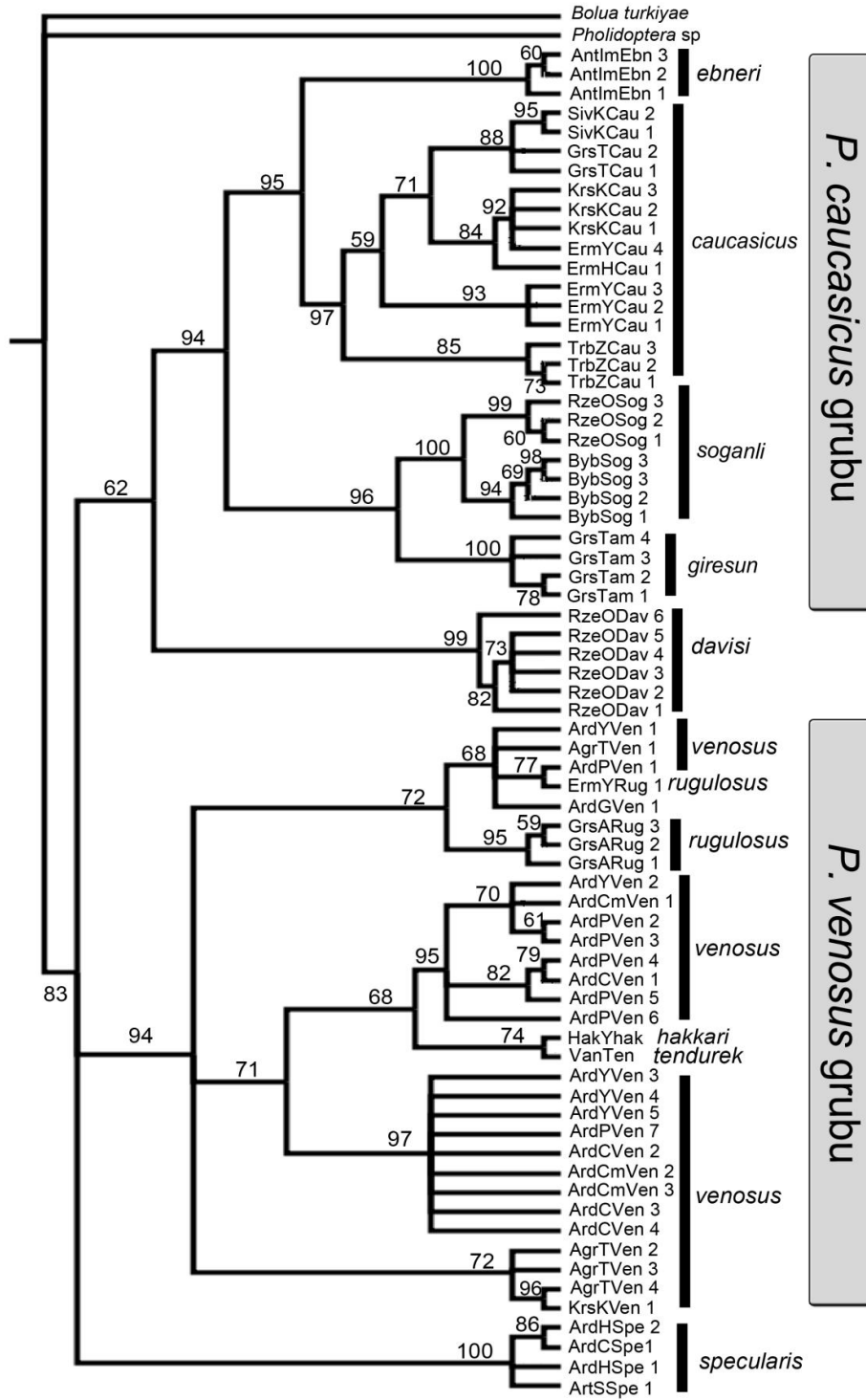
MODELTEST veriseti Akaike bilgi kriterine (AIC: Akaike Information Criterion) göre GTR + I (0,6300) + Γ (2,2900) modelini (-lnL = 5939,7474) en uygun nükelotit değişim modeli olarak hesapladı. Bu modele göre $t_i/t_v = 5.99$, baz frekansları adenin (A) = 0,3080, sitozin (C) = 0,1877, guanin (G) = 0,1419, timin (T) = 0,3623 olarak hesaplandı. PAUP v.4.0b10 kullanılarak gerçekleştirilen MO 100 tekrarlı seç-bağla analizi sonucu elde edilen filogenetik ağaç ve dal destek değerleri Şekil 3.21’de verilmiştir. MO ağacı %83 seç-bağla değeri ile *Psorodonotus* cinsi halotiplerinin monofilisini desteklemektedir. MO ağacı içgrup düğümünde (1) *P. specularis*, (2) *P. venosus* filogrubu ve (3) *P. davisii* + *P. caucasicus* filogrubu olmak üzere trikotomik bir topoloji önermektedir. MO ağacında *P. venosus* filogrubunun monofilisi %94 seç-bağla desteği almıştır. *P. venosus* filogrubu üç altfilogruptan oluşur: (1) *P. venosus* Ağrı - Taşlıçay ve Kars-Kağızman populasyonlarına ait dört haplotip, (2) *P. venosus* (Ardahan- Yalnızçam üç haplotip ve Ağrı –Taşlıçay populasyonuna ait bir haplotip) + *P. rugulosus* (Erzurum ve Giresun populasyonlarına ait dört haplotip) ve (3) *P. venosus* (Ardahan populasyonuna ait 17 haplotip) + birer haplotipe sahip *P. tendurek* ve *P. hakkari* dir. Ağaçta ikinci büyük kladı oluşturan *P. davisii* + *P. caucasicus* filogrubu düşük seç-bağla desteği (%62) almıştır. *P. caucasicus* filogrubu MO ağacında da yüksek dal desteği aldığı görülmektedir (%94). Sonraki basamaklarda sırası ile *P. soganli*+*P. giresun* %96, *P. enberi* + *P. caucasicus* %95 seç-bağla desteği almıştır. *P. caucasicus* haplotiplerinin monofilisi %97 seç-bağla değeri ile desteklenmiştir.



Şekil 3.19. *Psorodonotus* cinsinin COI geni ile MP analizi sonucu oluşturulmuş 15407 eş derecede parsimonik katı uyum ağcı (her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi işaret etmektedir (Bkz. Çizelge 3.1))



Şekil 3.20. *Psorodonotus* cinsinin COI geni ile MP 100 tekrarlı seç-bağla analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi işaret etmektedir (Bkz. Çizelge 3.1))



Şekil 3.21. *Psorodonotus* cinsinin COI geni ile MO 100 tekrarlı seç-bağla analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi işaret etmektedir (Bkz. Çizelge 3.1)

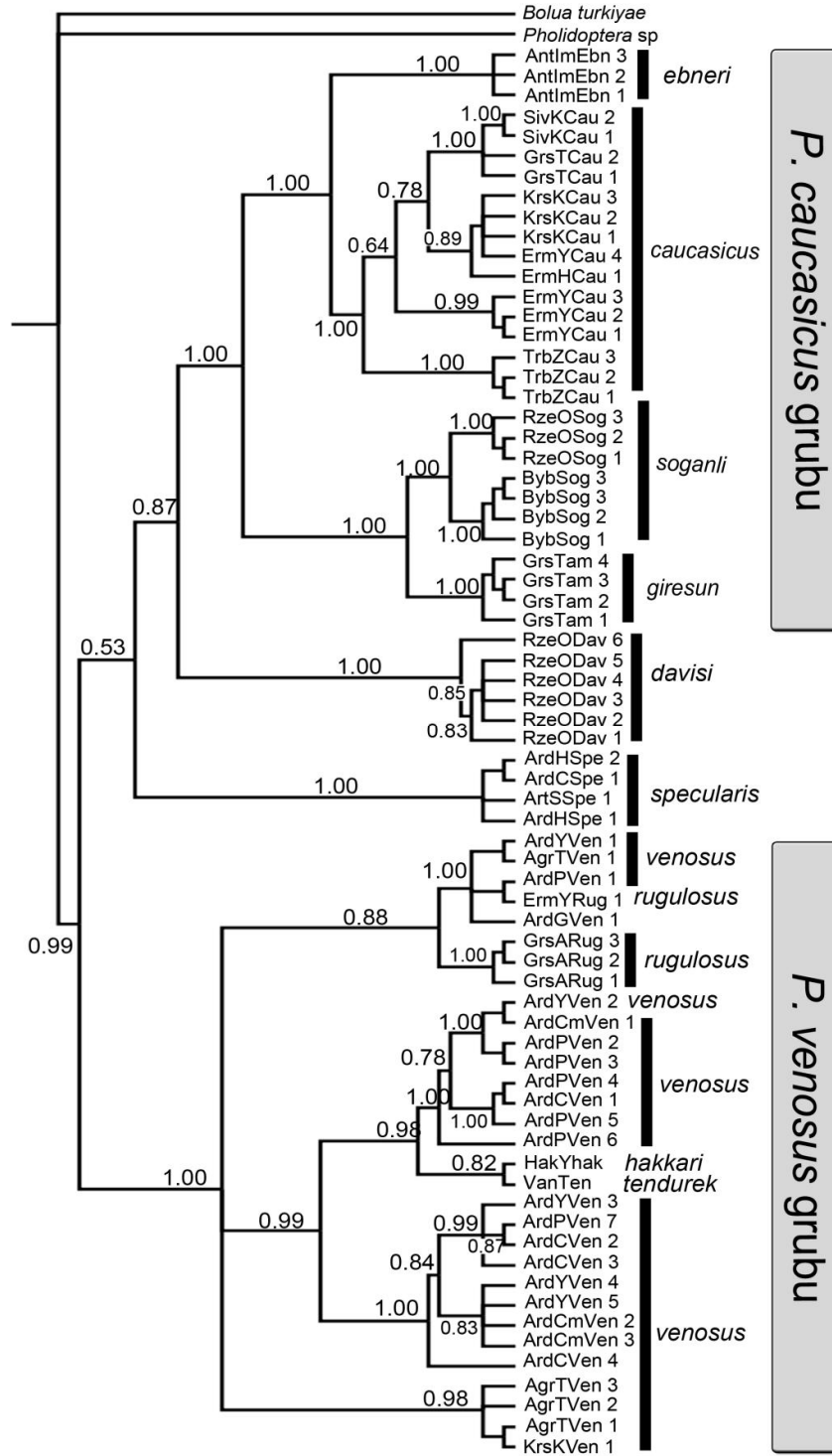
MrBayes v.3.1.2 programı yardımıyla 72 haplotipe uygulanan Bayesiyen analizinden elde edilen %50 çoğunluk uyum ağacı posterior olasılık değerleriyle birlikte Şekil 3.22’de verilmiştir. BF ağacı diğer filogenetik analizler gibi cinsin monofilisine yüksek son olasılık değeri ile destek vermektedir. MO ağacına benzer şekilde, BF ağacı cins içerisinde iki ana filogrup önermiştir. Bunlardan yüksek posterior olasılık değeri ile desteklenen *P. venosus* filogrubu MO ağacındaki ile aynı topolojiye sahiptir. MO analizinden farklı olarak BF analizi düğümlere daha yüksek son olasılık değerleri önermiştir. *P. specularis* + *P. davisii* + *P. caucasicus* filogrubundan oluşan klad ağacın bazalında düşük son olasılık değeri ile (0,53) desteklenmektedir. *P. specularis* hariç MO ağacı ile aynı topolojiye sahip olan bu klad için BF analizi *P. davisii* + *P. caucasicus* filogruba yüksek son olasılık değeri ile destek vermiştir.

COI geni kullanılarak farklı algoritmalarla yapılan filogenetik analizler olasılık haritalama analizlerinin sonuçları ile uyumlu olarak büyük oranda filogenetik çözünürlüğü yüksek ağaçlar hesaplamıştır. Fakat farklı topolojilere sahip bu ağaçlar cins içerisindeki bazal politomiye çözememiştir. Ağaçların bazalında görülen bu belirsizliği çözmek amacıyla verisetine uzaklık temelli çalışan haplotip ağı analizi uygulanmıştır (Şekil 3.23). Haplotip ağı filogenetik ağaçlarda görülen bazal politomi ile uyumlu olarak cinsin kökeninde iki ana soyhattı önermektedir. Kümelerden biri 5 tür ve iki ana soyhattı içermektedir. Bunlardan birisi atasal bir soyhattı olan *P. specularis*, diğeri ise içerisinde *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerini içeren *P. venosusu* filogrubudur. İkinci ana küme yine 5 tür içerir ve bunlar iki alt grup oluştururlar. Altgruplardan biri diğerlerinden oldukça farklı olan *P. davisii* türünü içerirken kalan *P. soganli*, *P. giresun*, *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türleri ise *P. caucasicus* filogrubu içerisinde yer almaktadırlar.

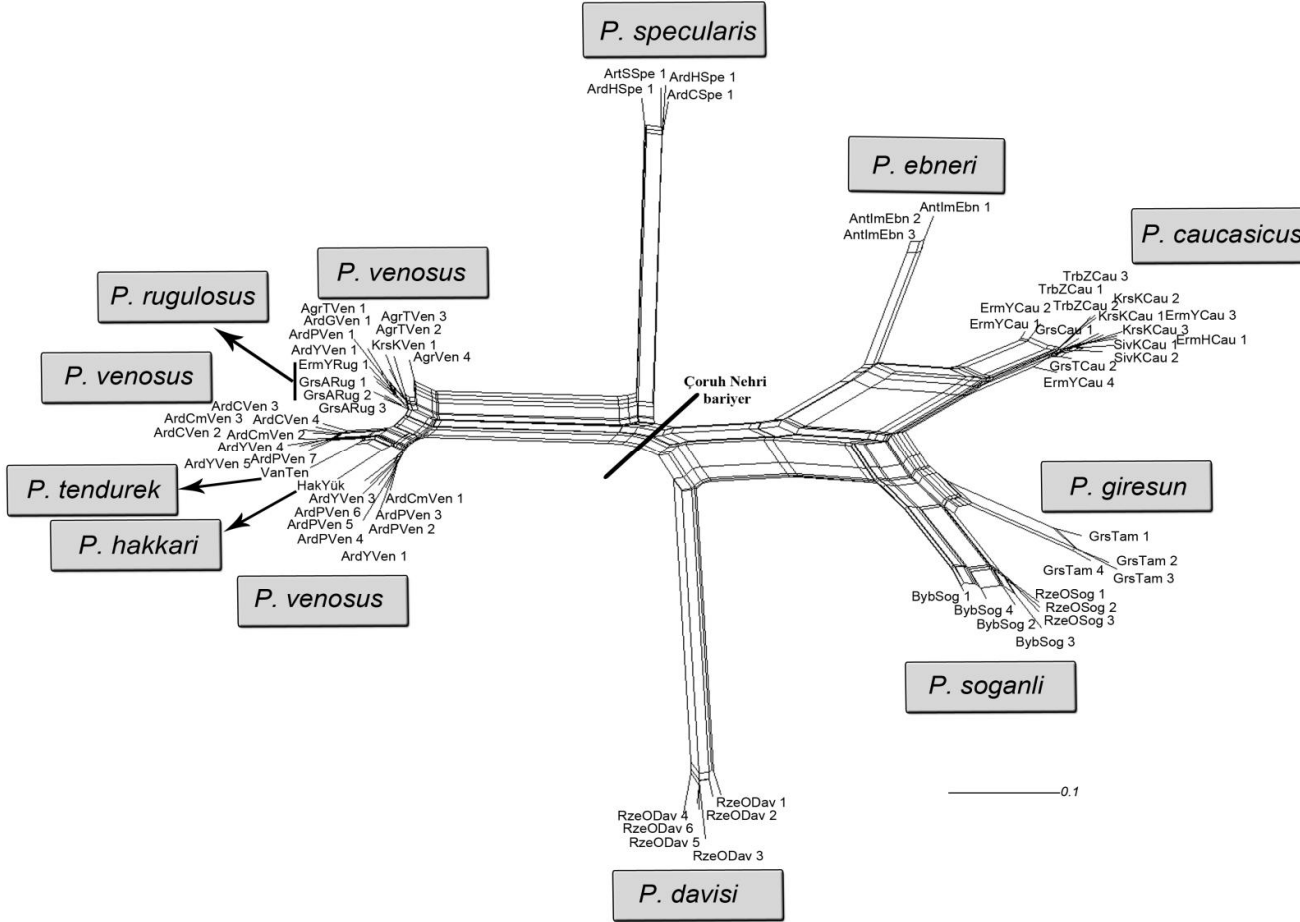
3.3.3. Moleküler saat analizleri

Psorodonotus cinsinde COI geninin tüm soyhatlarında saat benzeri bir mutasyon gösterip göstermediği hesaplamak için yapılan maksimum olasılık analizi genin tüm ağaçta eşit evrimsel oranda mutasyon geçirdiği hipotezini reddetmiştir (–ln: 5961,973; $P < 0,042$; $\alpha = 0,05$). Bu nedenle moleküler saat analizinde veri katı saat opsiyonu ile analiz edilmedi. Veriseti ile moleküler saat analizi Bayesian MC^2 temelli çalışan BEAST v. 1.7.4 paket programı ile gerçekleştirildi. Analiz MODELTEST’in önerdiği GTR+I+ Γ nükleotid değişim modeli girilerek “uncorrelated lognormal relaxed clock” saat modeli ile COI geni için önerilen 0,016 baz/milyon yıl oranı girilerek gerçekleştirildi. Veriseti “Yule process” ağaç tarama opsiyonu ile 30 milyon jenerasyon ve her 1000’inci simülasyonda örnekleme alınacak şekilde analiz edildi. Analiz süresince simülasyonlardaki yeterlilik Tracer v.1.3.1 programı ile kontrol edildi. BEAST analizi sonrası TREEANNOTATOR programı ile elde edilen ağaçların ilk %20’lik kısmı yakılarak kronogram elde edildi.

BEAST kronogramı (Şekil 3.24) *Psorodonotus* türlerinin 3,926 (HPD: 2,627-5,330) Myö son ortak atayı paylaştıklarını göstermektedir. Kronogram *P. specularis* + *P. venosus* filogrubu ile *P. davisii* + *P. caucasicus* filogrubu olmak üzere iki ana soyhattı önermiştir. Bunlardan *P. specularis* tür ve *P. venosus* filogrubu son ortak atayı 3.294 (HPD: 2,720-4,637) Myö paylaşmıştır. *P. venosus* tür grubunun üyeleri son ortak atayı 1.832 (HPD: 1,162-2,592) Myö paylaşmışlardır. *P. venosus* filogrubunun kendi içerisinde iki altfilogrup oluşturduğu görülmektedir. İlk altgrubu oluşturan



Şekil 3.22. *Psorodonotus* cinsinin COI geni ile BF analizi sonucu oluşturulan filogenetik ağaç (her bir haplotip kısaltmasının ilk dört harfi lokaliteyi işaret etmektedir (Bkz. Çizelge 3.1)



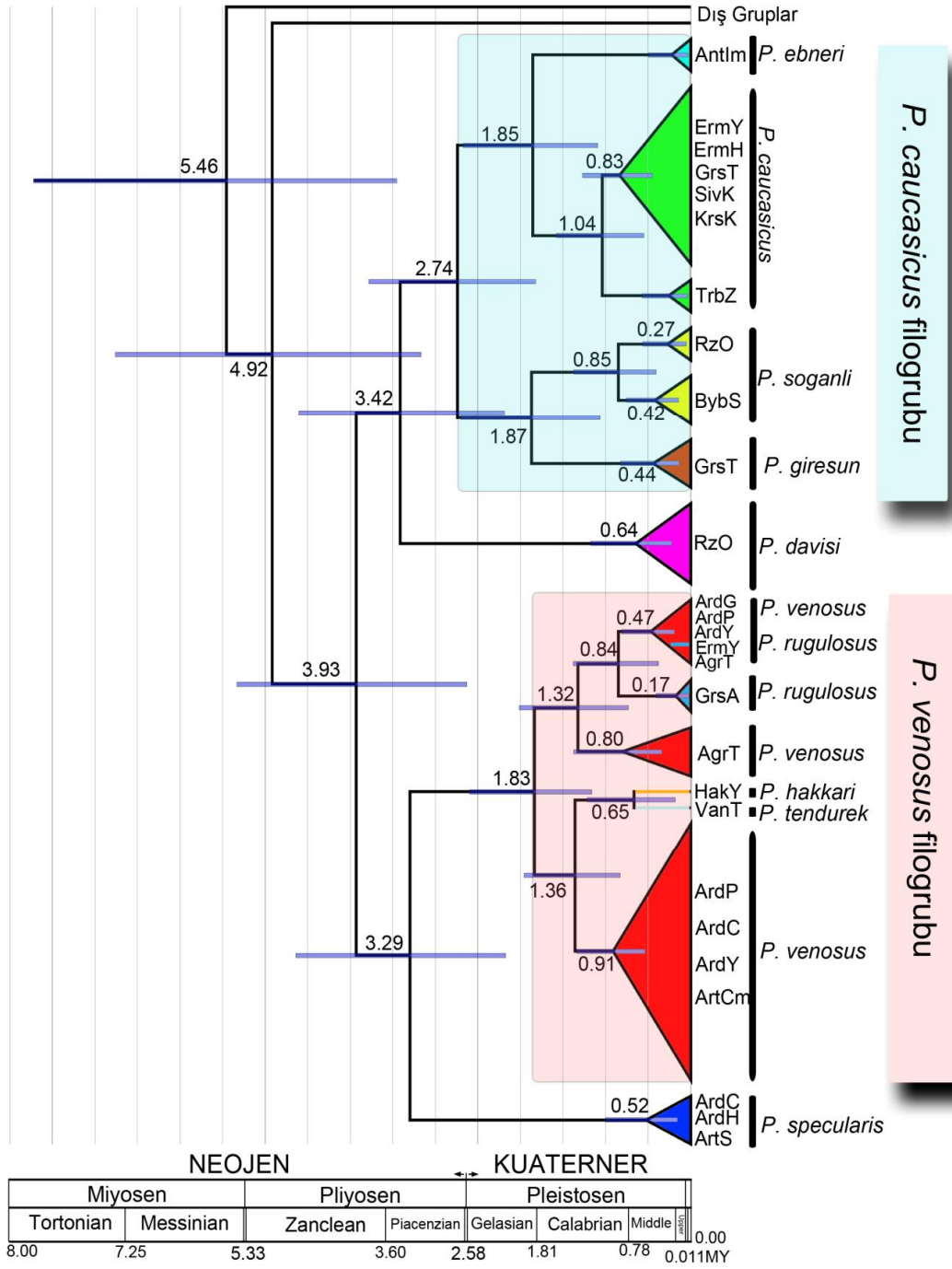
Şekil 3.23. *Psorodonotus* cinsinin COI geni ile oluşturulan haplotip ağı analizi. İki ana soyhattının ayrılma noktasındaki çizgi Çoruh nehrinin bariyer etkisine işaret etmektedir

P. venosus (Ağrı, Kars) ile *P. rugulosus* (Giresun) + (*P. venosus*(Ardahan, Ağrı) + *P. rugulosus* (Erzurum)) popülasyonlarına ait haplotipler 1.322 (HPD: 0,729-2,010) Myö son ortak atayı paylaşmışlardır. *P. venosus* (Ardahan) + (*P. hakkari* + *P. tendurek*) tür/popülasyonlarına ait haplotiplerden oluşan diğer kladın haplotipleri ise son ortak atayı yaklaşık 1,360 (HPD: 0,826-1,954) Myö paylaşır. Kronogramdaki ikinci ana filogrubu oluşturan *P. davisii*+*P. caucasicus* filogrubundan oluşan klad son ortak atayı yaklaşık 3,412 (HPD: 2,186-4,601) Myö paylaşır. *P. caucasicus* filogrubu içerisinde yer alan *P. soganli* + *P. giresun* kladı ile *P. ebneri* + *P. caucasicus* kladı son ortak atayı 2,40 (HPD: 1.821-3.779) Myö paylaşırken iki alt filogrubu oluşturan *P. ebneri* + *P. caucasicus* 1,854 (HPD: 1,089-2,668) Myö ve *P. soganli* + *P. giresun* 1,867 (HPD: 1.062-2,694) Myö son ortak atayı paylaşır. İki alt filogrubun kendi içinde çeşitlenmesi ise eş zamanlı görülmektedir.

3.3.4. Demografik popülasyon genetiği analizleri

Popülasyonların gen havuzlarında demografik değişiklikler (seçilim, kurucu etkisi ve darboğaz) nedeniyle yaşanan olası bir nötraliteden sapmayı test etmek için örnek sayısı 10 ve üzerinde, haplotip sayısı ise ikiden fazla olan toplam 17 popülasyona Tajima's *D*, Fu's *F_s* ve Fu and Li's *F** nötralite testleri uygulanmıştır. Bu üç farklı nötralite testinden Fu's *F_s* testi özellikle yakın zamanda yaşanan genişleme ve daralmaları belirlemek için oldukça hassas iken, Tajima's *D* testi ile Fu and Li's *F** testi eski demografik değişimler için duyarlıdır. Çizelge 3.13 popülasyonlara uygulanan demografik analizleri ve sonuçlarını göstermektedir. Cinsin popülasyonlarına uygulanan demografik parametrelerin tümü *P. rugulosus* türünün Giresun popülasyonunun yakın zamanda bir genişleme yaşadığına işaret etmektedir. Giresun popülasyonunda genişlemeden kaynaklanan birbirine yakın yeni haplotiplerin varlığı, düşük nükleotid çeşitliliği (0,000328+/-0,000360; cins içerisindeki en küçük değer) ve haplotipler arası uzaklık değerleri (0,364+/-0,360; cins içerisindeki en küçük değer) ile de bu durumu desteklenmektedir (Bkz. Çizelge 3.9). Bu popülasyondaki genişlemeyi R_2 (0,0618; $P<0,05$) ve g (15754,49) değeri de desteklemektedir (Bkz. Çizelge 3.13). Popülasyondaki olası genişlemenin zamanı $\tau = 2\mu t$, ($\mu = 0,016$ %My 1166 bç için) formülasyonu ile hesaplandığında yaklaşık 0,0793 (0,013-0,129) Myö işaret etmektedir. Bu zaman aralığı GMRF Skyride grafiği analizinin verdiği daralma-genişleme zamanı ile de uyumaktadır (Şekil 3.25a). GMRF Skyride grafiği Giresun popülasyonunu iki darboğaz geçirdiğini, ilkinde düşük seviyede durağana yakın bir genişlemenin ikincide ise nispeten daha belirgin bir genişlemenin olduğuna işaret etmektedir. Bu durum yakın zaman demografik değişimlerine hassas olan Fu's *F_s* değerinin güçlü negatiflik (-6,869; $P<0,001$) eski demografik değişimlere hassas olan Tajima's *D* (-2,1026; $P<0,01$) ve Fu and Li's *F** (-3,874; $P<0,01$) değerlerinin düşük negatiflik göstermesiyle de uyumludur.

P. specularis türüne ait Artvin-Şavşat popülasyonunda Tajima's *D* (-2.3018, $P<0,01$) ve Fu and Li's *F** (-3.6475, $P<0,01$) testleri genişleme yönünde nötraliteden saptmaya işaret ederken bunu Fu's *F_s*, R_2 ve g parametreleri desteklemektedir (Çizelge 3.13). Hatta g parametresi negatif değeri (-158.500) ile Artvin popülasyonu için düşük seviyede bir daralmaya işaret etmektedir. Artvin popülasyonunda nükleotid çeşitliliğinin (0,000944 +/- 0,000729) ve haplotipler arası uzaklığın düşük olması (1.047 +/- 0,725 cins içerisinde ikinci en düşük değer) olası bir genişlemeye işaret etmektedir (Bkz. Çizelge 3.9). Artvin popülasyonu için hesaplanan olası genişleme zamanı 0,082 (0,011-0,089) Myö işaret etmektedir. Bu zaman GMRF Skyride grafiği analizinin



Şekil 3.24. *Psorodonotus* cinsi haplotiplerinin BEAST kronogramı ve jeolojik devirler cetveli

Çizelge 3.13. *Psorodonotus* cinsinin 17 populasyonuna ait demografik parametreler (Pop: populasyon, n: dizi sayısı, g: growth parametresi, SSD = The sum of squared differences, Hri: Harpendin's Raggedness index) (*P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001)

Tür	pop	n	Tajima's D	Fu's Fs	Fu and Li's F*	R ₂ statistics	g	SSD	Hri	Tau	Θ ₀	Θ ₁
<i>davisi</i>	RzOd	26	-0,35315	0,1797	0,65090	0,1148	105,62	0,032	0,050	10,93	0,000	8,449
	ArtSs	21	-2,30181**	-0,9321	-3,64748**	0,1552	-158,50	0,011	0,227	3	0,000	0,501
<i>specularis</i>	ArdH	21	0,09899	5,6789	0,20593	0,1414	-428,56	0,157	0,543	3	0,000	0,410
	ArdCs	26	-1,67206*	0,2190	2,56647	0,1558	-426,61	0,017	0,176	0,587	0,000	9999
<i>soganli</i>	Bybsg	24	-0,09631	-2,7218	0,28429	0,1231	326,62	0,014	0,023	11,105	0,000	6,723
<i>giresun</i>	GrsT	22	-0,89720	-0,5193	0,06887	0,7576	217,35	0,027	0,085	7,544	0,000	3,786
<i>ebneri</i>	Antleb	21	0,22876	-1,0008	1,05428	0,1495	2265,81	0,004	0,060	1,158	0,411	9999
	TrbZc	14	0,14336	-0,4162	0,46774	0,1581	2023,59	0,111*	0,416*	2,085	0,000	9,766
	SivKc	23	0,16334	1,3024	0,37329	0,1448	-114,45	0,084	0,155	5,720	0,003	2,496
<i>caucasicus</i>	GrTc	19	-1,01090	0,2390	-1,12626	0,0943	194,20	0,041*	0,093	8,080	0,001	2,130
	KrsKc	26	0,08102	-0,4477	-0,19706	0,7815	1235,24	0,071	0,060	0,810	0,000	9999
	ErmYc	23	0,81768	3,8524	0,82952	0,1593	-111,20	0,048	0,060	21,402	0,000	11,700
	ArdP	28	0,36179	-0,6324	-0,57566	0,1337	32,776	0,025*	0,010	37,083	0,001	58,378
<i>venosus</i>	ArdCv	25	0,21296	2,7948	0,61546	0,1334	-60,178	0,385**	0,050	0,308	0,000	9999
	ArdCm	18	1,0652	2,7199	1,23352	0,1737	-43,829	0,040	0,031	34,851	0,001	11,928
	AgT	21	-0,23946	7,1227	-1,32696	0,1328	-144,04	0,115*	0,104*	17,113	0,000	18,457
<i>rugulosus</i>	GrsAr	33	-2,10255**	-6,8699***	-3,87400**	0,0618*	15754,49	0,220	0,206	2,960	0,000	3,6

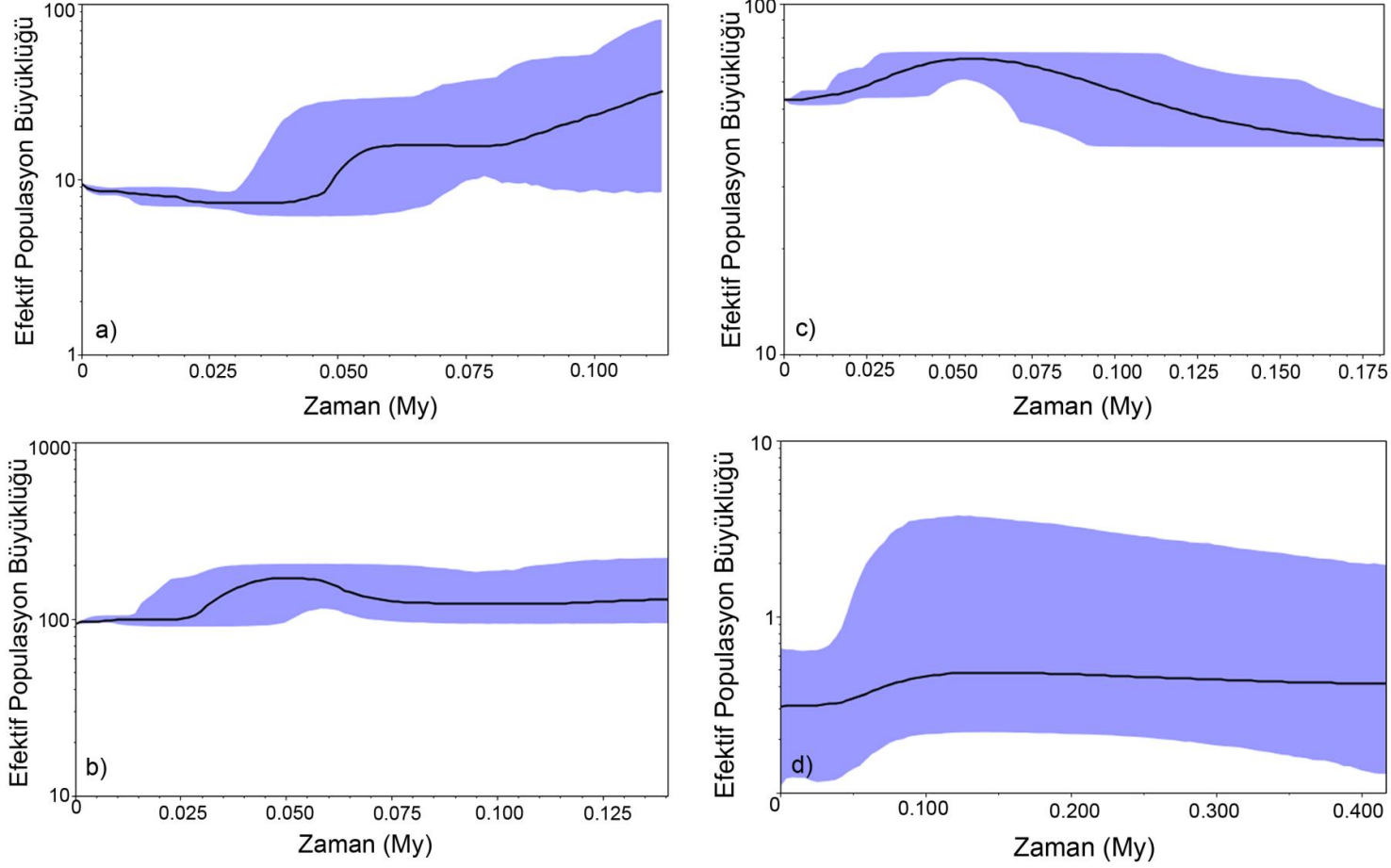
verdiği genişleme-daralma zamanı ile de uyuşmaktadır (Şekil 3.25b). GMRF Skyride grafiği Artvin-Şavşat populasyonu için demografik analizlerin önerdiği durumla uyumlu bir senaryo ortaya koymuştur; uzun süre stabil bir popülasyonda ani bir genişleme ve sonrasında daralma ve tekrar stabilite. Nötrallite analizlerinden Tajima's D ve Fu and Li's F^* testlerinin genişlemeye işaret etmesi eski bir genişlemenin yaşandığını desteklemektedir. Fu's F_s 'in ve R_2 'nin önemsiz çıkması son dönemdeki stabilite ile uyumludur (Bkz. Çizelge 3.13). Diğer taraftan g parametresinin düşük negatif değeri Artvin-Şavşat popülasyonunun efektif popülasyon büyüklüğünün nispeten stabil olmasından kaynaklıdır.

Cinsin popülasyonları içerisinde güçlü bir daralma *P. venosus* Ağrı-Taşlıçay ve *P. specularis* Ardahan-Hanak popülasyonlarında görülmektedir (Bkz. Çizelge 3.13). Ardahan-Hanak popülasyonundaki daralmayı yüksek pozitif değeri ile Fu's F_s (5,67899) ve yüksek negatif değeri ile g parametresi (-428,5639) desteklemektedir. GMRF Skyride grafiği Hanak popülasyonundaki daralmanın son 50 bin yıl içerisinde gerçekleştiğini göstermektedir (Şekil 3.25c). Cins içerisinde diğer bir daralma yüksek pozitif Fu's F_s (7,12268) değerine sahip Ağrı-Taşlıçay popülasyonunda görülmektedir. Negatif g değeri (-144,044) ve GMRF Skyride grafiği sonuçları da popülasyondaki bu daralma ile uyumludur. GMRF Skyride grafiği daralmanın başlangıcı olarak 10 bin yıl öncesini vermiştir (Şekil 3.25d). Bu durum yakın zaman değişimlerine hassas olan Fu's F_s testi ile de uyumludur. Tendürek ve Hakkari popülasyonlarının sahip oldukları düşük genetik çeşitlilik (tek haplotipe sahip olmaları) günümüzde cinsin darboğaz yaşayan popülasyonları olduğuna işaret etmektedir. Demografik analizler cinsin geriye kalan popülasyonları için stabil bir demografik yapı önermektedir.

3.3.5. Filocoğrafyası

COI gen bölgesi ile oluşturulan filogenetik ağaçların tümü *P. davisii* ve *P. specularis* türlerini cinsin atasal soyları olarak göstermektedir. Her ne kadar filogenetik ağaçların bazalında stabil olmayan dal pozisyonları gösterebilirler de, bu iki taksonun atasallığı haplotip ağı analizi ile de belirgin bir şekilde desteklenmektedir (Bkz. Şekil 3.23). Takson çeşitliliğinin özellikle Kafkaslar ve Aşağı Kafkaslarda yoğunlaşması ve BEAST kronogramında da cinsin en eski soylarını Doğu Karadeniz'de yayılış göstermesi, cinsin atasal stoğunun Kafkaslar-Doğu Karadeniz kökenli olduğuna işaret etmektedir. Cins içerisinde iki büyük kladı oluşturan *P. caucasicus* ve *P. venosus* soylarının atasal taksonlarının Kafkaslar-Doğu Karadeniz kökenli olması da bu durumu desteklemektedir. Filogenetik analizlerin çoğunda iki büyük soyların kökeninde yer alan *P. davisii* ve *P. specularis*'in Çoruh nehrinin her iki yanında allopatrik yayılış göstermesi cinsin ilkin çeşitlenmesinde alanda gerçekleşen jeolojik ve iklimsel değişimlerin etkili olduğunu göstermektedir. Özellikle Çoruh nehrinin oluşumunun bu çeşitlenmede etkili olması muhtemeldir.

P. venosus soylarının yayılış sınırları Kafkaslar ve Aşağı Kafkaslardan Kuzey Zagroslara kadar uzanmaktadır. Doğu-Anadolu'nun tümünde parçalı yayılış gösteren *P. venosus* tür grubunda en geniş yayılışı *P. venosus* türü göstermektedir. Arazi çalışmalarında *P. venosus* türüne yoğun olarak Ardahan-Kars platosunda rastlanırken türün yayılış sınırını güneyde Aras güneyi dağları çizmektedir. *P. venosus* tür grubunun Anadolu'daki yayılışının kuzey sınırını çizen *P. venosus* türü aynı zamanda tür grubunun en fazla popülasyonla temsil edilen türüdür. *P. rugulosus*, *P. venosus* soylarının içerisinde batıya doğru Doğu Anadolu sınırlarını aşabilmiş tek türdür. Doğuda Erzurum-



Şekil 3.25. Populasyonların zaman içerisindeki demografik değişimlerini gösteren GMRFSkyride grafikleri; a) *P. rugulosus*, Giresun-Avşar popülasyonu, b) *P. specularis*, Artvin-Şavşat, c) *P. specularis*, Ardahan-Hanak popülasyonu, d) *P. venosus* Ağrı-Taşlıçay popülasyonu

Oltu'ya, batıda ise Giresun-Şebinkarahisar'a kadar yayılış gösteren bu tür Doğu Anadolu-Doğu Karadeniz sınırındaki dağ zincirlerinde parçalı yayılış gösterir. *P. tendurek* ve *P. hakkari* türleri *P. venosus* soyhatının güneyde lokal alanlara sıkışmış temsilcileridir. *P. hakkari* türü hem *P. venosus* soyhatının hem de *Psorodonotus* cinsinin Anadolu'daki yayılışının güney-doğu sınırını çizer.

3.3.5.1. *P. caucasicus* soyhatının filocoğrafik hipotezlerinin sınanması

Bu çalışmada Anadolu'nun doğusunda, kuzey-doğusunda, güney-batısı ve batısında temsilcileri olan ve ayrıca Balkan türleri ile akraba olan *P. caucasicus* soyhatının olası yayılış senaryoları YBH yaklaşımı ile sınanıldı. Alternatif hipotezler oluşturulurken gruba ait türlerin yayılışları ve filogenetik ilişkileri dikkate alındı. Kafkaslar/Aşağı Kafkaslar hem tür çeşitliliği hem de tercih edilen habitatların geniş olması nedeniyle köken yeri olarak düşünülmüştür (Çıplak 2008). Yayılış en güneyde Antalya, doğuda Erzincan, Sivas, Erzurum, Kars ve Kuzeyde Giresun şeklindedir. Bu çalışma kapsamında arazi yapılmıştırgı halde örneklenemeyen Manisa, Gördes'den bilinen *P. anatolicus* ve Adana, Saimbeyli'den bilinen *P. salmani* türleri de morfolojileri itibari ile bu soyhattı içerisinde oldukları düşünülmektedir. Bunlara ek olarak, cinsin Balkan temsilcisi olan *P. fieberi* türü bu tez çalışmasının da bir parçası olduğu TÜBİTAK projesinden (111T910) elde edilen COI dizileriyle yapılan analizlerde *P. caucasicus* soy hattı içerisinde yer almaktadır. Bunun yanı sıra hem erkek ve dişi morfolojileri hem de erkek çağrı sesi bakımından da *P. fieberi* bu soyhattına benzemektedir. *P. caucasicus* filogrubuna ait türlerin yayılışları dikkate alındığında dağ sıralarıyla ilişkili oldukları görülmektedir. Soyhatının Balkanlar ve Anadolu'nun farklı yükseltilerde temsilcilerinin bulunması yayılış yolları bakımından farklı senaryolara işaret etmektedir. Çıplak (2008) bu yayılış örüntüsüne dayalı olarak türlerin Kafkasya-Balkanlar arası yayılışının "Toros Yolu" olarak adlandırdığı Anadolu Diyagonali + Güney Toroslar + Ege yükseltileri yoluyla gerçekleştiğini savunmuştur. Hipotezlerin tasarlanmasında ikinci olarak türlerin akrabalık ilişkisi dikkate alındı. Filogenetik olarak *P. caucasicus* tür grubu cins içerisindeki iki taç gruptan birini oluşturur ve Balkan türü *P. fieberi* dahil edildiğinde bu grup tüm filogenetik analizlerde *P. davisii* + ((*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. fieberi* + (*P. ebneri* + *P. caucasicus*))) filogensini gösterir. Analizler için örneklenemeyen Batı Anadolu'da yayılış gösteren *P. anatolicus* soyhatlarına ait diziler eldeki mevcut dizilerin istatistikleri baz alınarak simüle edildi. Elde edilen veriseti ile filocoğrafik analizler gerçekleştirildi.

Beş farklı soyhattını (1-Giresun: *P. giresun*, 2-Balkanlar: *P. fieberi*, 3- Manisa: *P. anatolicus*, 4-Antalya: *P. ebneri* ve 5- Trabzon: *P. caucasicus*) içeren bu veriseti ile 4 farklı coğrafik yayılış hipotezi sınanıldı. Filocoğrafik hipotezleri sınamak için her bir senaryoya 2,5 milyon simülasyon olacak şekilde toplamda 10 milyon simülasyonla analizler gerçekleştirildi.

Hipotez 1 (Şekil 3.26): Bu senaryo atasal stoğun (*P. giresun* türünü temsilen Giresun olarak kodlanmış) Karadeniz yükseltileri boyunca yayılışını batıya doğru genişlettiğini, sonra İstanbul yarım adası ya da Kuzey Marmara Karaköprüsü yoluyla (Kocaeli-İstanbul yarımadası) Balkanlara yayıldığını ve *P. fieberi* (ve olasılıkla diğer Balkan taksonları olan *P. f. macedonicus* ve *P. f. illyricus*) soyhatının (Balkanlar olarak kodlanmış) farklılaşmasını varsayar. Sonraki bir zamanda Balkan stoğunun yayılışı genişleterek Güney Marmara karaköprüsü (Çanakkale boğazı ve civarı) yoluyla

Anadolu'ya tekrar girerek yayıldığını öngörür. Güney Marmara kara köprüsü yoluyla Batı Anadolu'ya yayılan stok Ege ve Akdeniz yükseltilerinin oluşturduğu Toros Yolu koridorunu izleyerek sırasıyla Ege'de *P. anatolicus*'u (İzmir olarak kodlanmış), Batı Akdeniz'de *P. ebneri* (Antalya olarak kodlanmış) ve Doğu Akdeniz'de *P. salmani* + *P. caucasicus* türlerine farklılaşır. *P. salmani* soyhattının Anadolu Diyagonali yoluyla Doğu Anadolu ve Kafkaslara ulaşarak *P. caucasicus* türünü (Trabzon olarak kodlanmış) oluşturduğunu varsayar.

Hipotez 2 (Şekil 3.26): Bu varsayım hipotez 1'den farklı olarak, kuzeyde Karadeniz yükseltileri ile batıya yayılan atasal stoğun Marmara bölgesinin kuzeydoğusunda iki kola ayrıldığı, bunlardan birinin Balkanlara Kuzey Marmara Karaköprüsü yoluyla yayılarak Balkan taksonlarını oluşturduğu, diğer soyhattının Anadolu'nun kuzeybatısından Toros Yolu ile yayılarak Batı Anadolu'da *P. anatolicus*'u, güneyde *P. ebneri* ve *P. salmani*'yi ve Doğu Anadolu'da *P. caucasicus*'u oluşturduğunu varsayar.

Hipotez 3 (Şekil 3.26): Bu hipotez ana hatları ile hipotez 2'nin varsayımlarına sahiptir. İkincisinden farkı Balkanlara geçişin Kuzey Marmara Karaköprüsü yoluyla değil Güney Marmara Karaköprüsü yoluyla gerçekleştiğini varsayar.

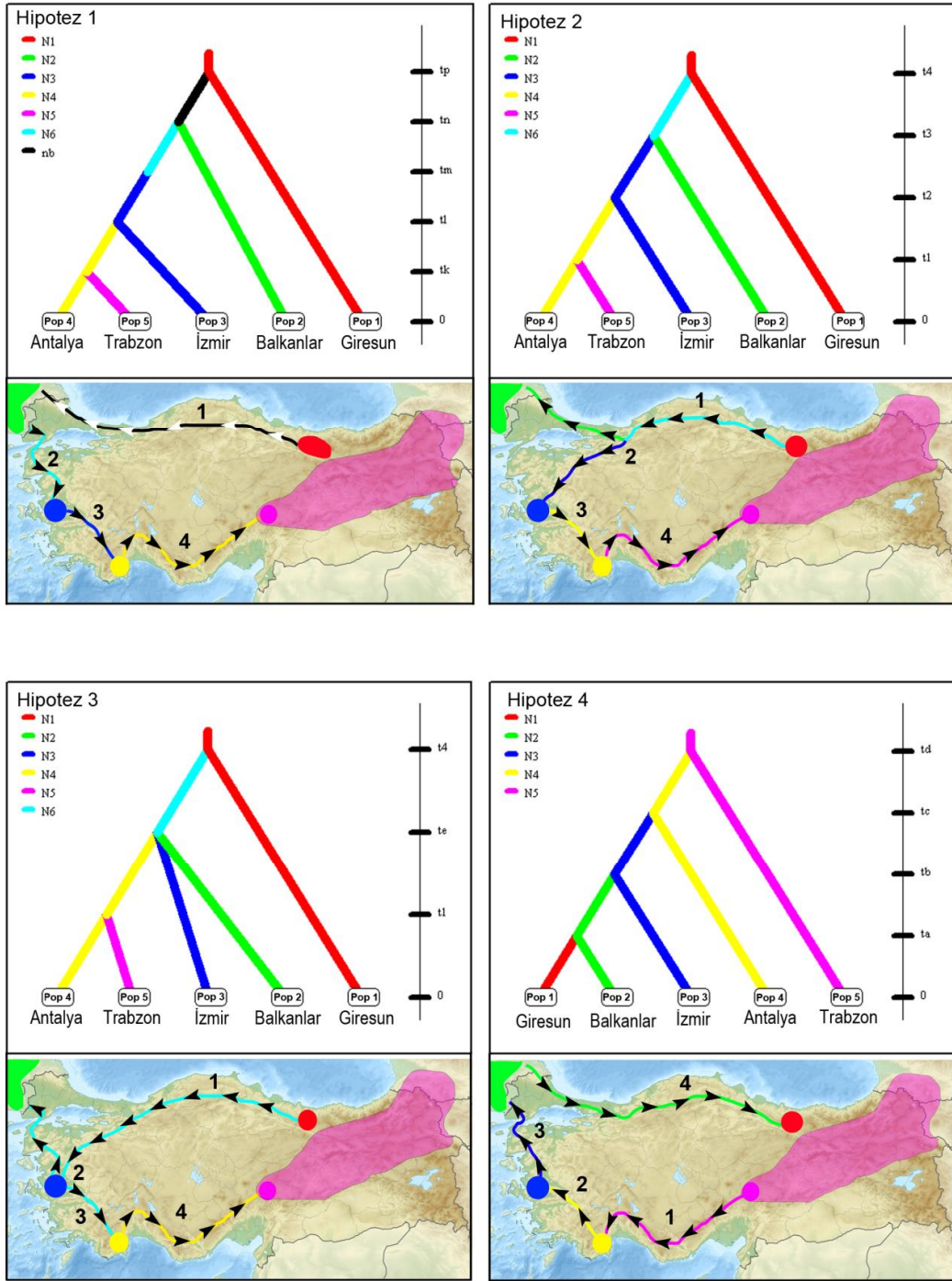
Hipotez 4 (Şekil 3.26): Dördüncü hipotez diğer üçünden farklı olarak Atasal stoğun Kafkaslar-Doğu Anadolu'dan köken aldığını yayılışında doğudan Toros Yolu ile Batı Anadolu'ya ve sonrasında Güney Marmara Karaköprüsü yoluyla da Balkanlara geçiş şeklinde olduğunu varsayar. Bu varsayım Çıplak (2008)'de önerilen yayılış rotasıyla aynıdır.

Tüm bu hipotezler için öngörülen önveriler (priors) efektif populasyon büyüklüğü (N) minimum: 100 maksimum: 1.000.000 ayrılma zamanları (t) minimum: 500,000 maksimum: 4.000.000 dır.

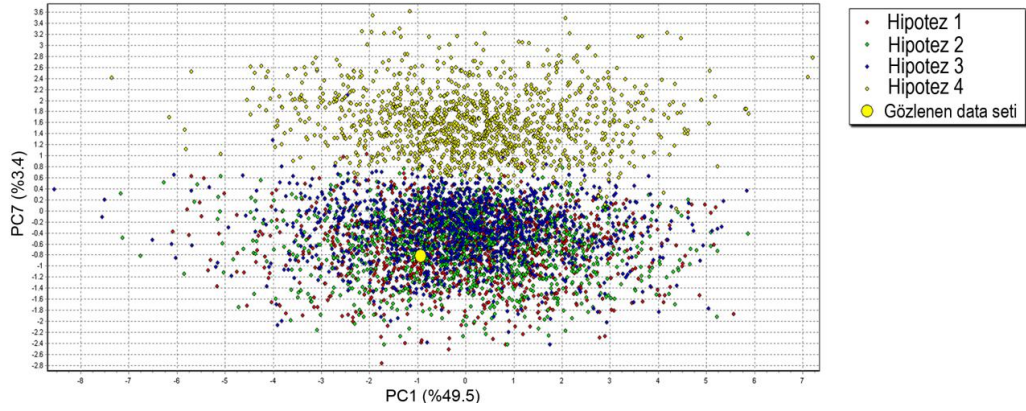
Dört farklı yayılış hipotezi, 5 soyhattına ait tek lokus (COI) ve 1110 bç'lik 90 dizi ile toplam 10.140400 simülasyon yapılarak test edildi. Bu simülasyonlar sırasında her bir hipotez için 17 parametre ve 35 özet istatistiği hesaplandı.

Şekil 3.27'de Simulasyonlarla gerçekleştirilen temel bileşenler analizi sonucu 4 hipoteze ait simülasyonların (4 farklı renkte) ve gözlenen verilerin (önveriler: büyük sarı yuvarlak) PC1 ve PC7 ye göre durumu görülmektedir. Analizde iki bileşen olan PC1 (%49,5) ve PC7 (%3,4)'nin açıklayıcılığı %52,9 seviyesindedir. Bu analize göre Hipotez 4 (sarı renkli daireler) tüm senaryolar içerisinde verisetine en uzak olan senaryodur.

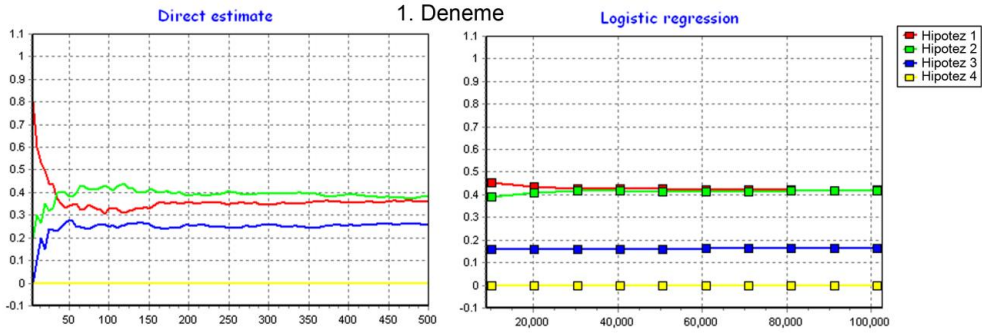
Olası hipotezin seçiminde lojistik regresyon analizi (sırasıyla ilk en yakın 20280, 405606.....202808'inci veri setleri ile) dört senaryo için toplamda 10,140400 simülasyonun %2'lik kısmı kullanılarak (202808 simülasyon) gerçekleştirildi. Şekil 3.28'de görüldüğü gibi hem direk tahmin hem de lojistik regresyon analizleri hipotez 1 ve 2'yi eşit son olasılık (posterior probability) değeri (0,40) ile en olası iki yayılış hipotezi olarak desteklemiştir. Bu sonuçlar doğrultusunda hiç destek almayan 4. hipotez dikkate alınmadan ilk üç hipotez ile tekrar YBH analizi gerçekleştirildi. Toplamda 3.692850 simülasyon ile değerlendirilen üç hipotezde 2. hipotez *P. caucasicus* soyhattının yayılış rotasını tanımlayan en olası hipotez olarak hesaplandı (Şekil 3.29).



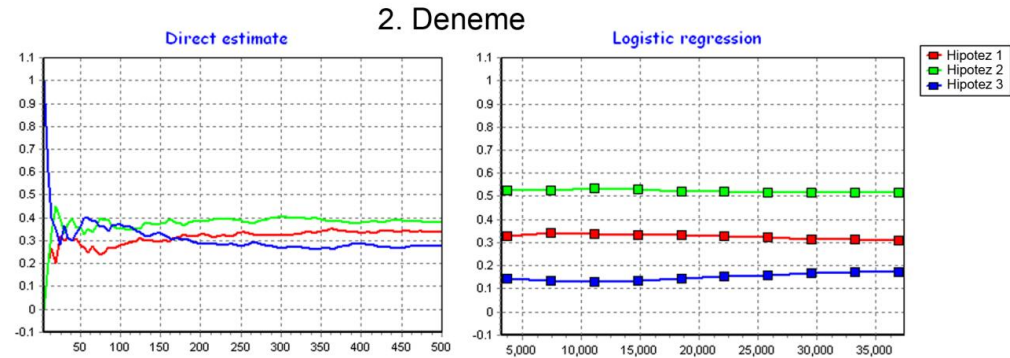
Şekil 3.26. *P. caucasicus* tür grubunun yayılışı için YBH analizi ile sınanmak üzere önerilen dört ayrı hipotez. Oklar yayılış yönüne, numaralar ise yayılış sırasına işaret etmektedir



Şekil 3.27. *P. caucasicus* tür grubunun yayılışı için önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan temel bileşenler (principal component) analizi. (büyük sarı dairenin bulunduğu dağılım bölge en fazla destek hipotez simülasyonlarıdır)



Şekil 3.28. *P. caucasicus* tür grubunun yayılışı için I. denemede önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan direk tahmin ve lojistik regresyon sonuçları. Her iki analizde 1. (kırmızı) ve 2. (yeşil) hipotezleri eşit olasılıkla desteklemiştir



Şekil 3.29. *P. caucasicus* tür grubunun yayılışı için II. denemede önerilen hipotezlerin YBH analizi ile sınanması sonucu oluşturulan direk tahmin ve lojistik regresyon sonuçları. Her iki analizde 1. (kırmızı) ve 2. (yeşil) hipotezleri eşit olasılıkla desteklemiştir

3.4. *Psorodonotus* Cinsinin Taksonomisi

Cins: *Psorodonotus* Brunner von Wattenwyl 1861.

Psorodonotus Brunner von Wattenwyl 1861.

Tip tür: *Psorodonotus fieberi* (Brunner von Wattenwyl 1861).

Fastigium skapusun yaklaşık üç katı genişliktedir. Pronotum uzun, dorsalden bakıldığında kabaca yamuk prizma şeklinde, sulkustan sonra ani bir çöküntü bulundurur; dorsal yüzey çoğunlukla pürtüklü, paranotal loblar kısmen düz; arka kenarı kuvvetlice konveks; median karina çok kez yalnız metazonada belirgin, lateral karinalar çok kez yuvarlak kenarlar şeklindedir. Pronotumun ön tibiaların 1,5 katı uzunlukta olması ve diskin metazonada zayıf veya belirgin pürtüklere sahip olması, Tettigoniinae altfamilya içinde cinsin tanımlayıcı apomorfileridir. Erkeklerde kanatlar en fazla abdomenin ortasına varır, kısmen pronotum tarafından örtülmüş durumda, damarları oldukça genişlemiş; dişide kanatlar kısa ve dorsalde birbirini örtmemiştir. Ön tibia dorsal ön kenarda dikensiz, arka kenarda 4, ventral ön ve arka kenarlarda 6'şar diken taşır. Orta tibia dorsal ön kenarda 3 (4), arka kenarda (3) 5 (6), ventral ön ve arka kenarlarda 6'şar diken taşır. Bazı türlerde ön ve orta femurların ventral yüzey ön kenarında ve arka femurun ventral yüzey iç kenarında küçük siyah dikenler taşır. Erkek anal tergiti arka kenarda genelde yuvarlak, nadiren zayıfça girintilidir; serkus erkeklerde bazal yarıda (çoğunlukla bazal çeyrekte) kuvvetli bir diş taşır, dişide konik yapıdadır. Titillatörlerin bazal kolları dikensiz, apikal kolları iri dikenler taşır. Dişi subgenital plakası arka kenarda dar oyuk taşır, ovipozitör uzun, düz veya zayıfça yukarı doğru dönmüştür. Cins Anadolu, Kafkasya ve Balkanlar'da yayılış gösterir.

Görüşler: Cinsin yayılış ve çeşitlenme örüntüsü ve türlerin lokalite kayıtları ve orijinal tanımlarındaki verilerle karşılaştırıldığında, *P. salmani* (Ünal 2013) ve *P. suphani* (Taylan vd. 2014) türlerinin taksonomik durumları tartışmalı hale gelmektedir. *P. salmani* türünün Saimbeyli-Bozoğlan Dağı'dan tip materyali ve Van ve Bitlis'den toplanan ve *P. caucasicus* olarak teşhis edilen (ancak *P. suphani* yayılış alanından) az sayıda örnek hem kalitatif olarak incelenmiş hem de farklı yapıları ile geometrik morfometri analizlerine dahil edilmiştir. Bunlara ait örnekler *P. caucasicus* içinde kümelenmiş ve bir farklılık saptanmamıştır. Her iki türün orijinal yayınlarında verilen deskripsiyonlarında var olan bilgiler ve sunulan görseller dikkate alındığında bu iki türün *P. caucasicus* türünün birer popülasyonu oldukları kanısına varılmıştır. *P. suphani* tip lokalitesi de geniş yayılışlı *P. caucasicus* yayılış alanı içinde kalmaktadır ki, bu durum biyolojik olarak beklenmez. Bu nedenle *P. caucasicus* türüne sinonim olduğu kanısına varılmıştır. Ancak, *P. salmani* türünün tip lokalitesi olan Adana, *P. caucasicus* türünün yayılış alanından uzak izoledir. Bu nedenle Pleistosen'de doğuya doğru yayılırken kalıntı olarak izole olmuş genetik olarak farklı bir popülasyon olması olasıdır. Bu nedenle ayrı bir üreme birimi veya tür olması olasıdır.

Tip lokalitesi Manisa, Gördes, Kalemoglu Köyü olan popülasyon ilk tanımda Karabağ (1952) tarafından *Psorodonotus anatolicus* ismi ile verilmişti. Daha sonra Stolyarov (1983) alttür düzeyine indirgeyerek *P. caucasicus anatolicus* şeklinde yeni taksonomik statü vermişti. TÜBİTAK-KBAG desteği ile devam eden projemiz kapsamında çalışılan Balkan taksonları (tür/alltür) Batı Anadolu'daki *P. ebneri* ve

Balkan taksonlarının daha yakın akraba olduklarını göstermiştir. DNA çalışmaları için kullanılacak taze örnek olmamasına karşın Londra Doğa Tarihi Müzesi'ndeki az sayıda örnek morfometrik analizlere dahil edilebilmiştir. Analizler Manisa örneklerinin farklılıklara sahip olduğu ve Antalya türü *P. ebneri*'ye (*P. caucasicus*'a değil) daha yakın olduğunu göstermiştir. Bu veriler Stolyarov (1983)'un nomenklatürel değişikliğini onaylamamaktadır. Bu nedenle bu metinde Karabağ (1952)'deki statü kabul edilmiştir.

Ayrıca, tez çalışması kapsamında analizler devam ettiği sırada, *P. davisii* populasyonu olarak düşünülen ve analizlere bu teşhisle dahil edilen Rize-Elevit populasyonuna ilişkin genetik çalışmalar tamamlanınca (KBAG tarafından desteklenen 111T910 nolu proje kapsamında cinse ait başka genler de çalışılmıştır) ayrı bir tür olduğu fark edilmiştir. İsim önceliği nedeniyle veri hemen yayına gönderilmiş ve yakın zamanda yayına kabul edilmiştir (Kaya vd 2014). Yayında bu yeni tür tip lokalitesi esas alınarak *P. rize* olarak adlandırılmıştır.

Bu tez çalışması verileri de referans alınarak cinsin Türkiye için taksonomik durumu şu şekilde düzenlenmiştir. *Psorodonotus* cinsine ait 13 türün varlığı saptanmıştır. Bunlar;

- 1- *P. specularis* (Fischer von Waldheim, 1839)
- 2- *P. davisii* Karabağ 1957
- 3- *P. rize* Kaya & Çıplak 2014 (Bu çalışmanın verileri ile tanımlanmıştır)
- 4- *P. soganli* Ünal 2013
- 5- *P. giresun* Kaya ve Çıplak, 2014 (Bu çalışmanın verileri ile tanımlanmıştır)
- 6- *P. caucasicus* (Fischer von Waldheim, 1846)
- 7- *P. anatolicus* Karabağ 1952
- 8- *P. ebneri* Karabağ 1952
- 9- *P. salmani* Ünal 2013
- 10- *P. venosus* (Fischer von Waldheim, 1839)
- 11- *P. rugulosus* Karabağ 1952
- 12- *P. tendurek* Kaya ve Çıplak 2013 (Bu çalışmanın verileri ile tanımlanmıştır)
- 13- *P. hakkari* Kaya ve Çıplak 2013 (Bu çalışmanın verileri ile tanımlanmıştır)

3.4.1. *Psorodonotus* cinsinin erkek ve dişi tür teşhis anahtarı

Erkek

- 1- Arka femur abdomenden çok ileriye uzanır 2
--- Arka femur zar zor abdomenin sonuna ulaşır 6
- 2- Stiluslar yaklaşık subgenital plakanın ½'si uzunluğunda ve subgenital plaka ikinci yarıda dar (Şekil 3.37) 3
--- Stiluslar subgenital plakanın yaklaşık ¼'ü uzunluğunda ve subgenital plaka ikinci yaklaşık ilk yarının genişliğinde 4
- 3- Sersinin diken öncesi uzunluğu diken sonrası uzunluğun yaklaşık 1.5 katı *rize*
--- Sersinin diken öncesi ve sonrası uzunlukları yaklaşık eşit (Şekil 3.36b) *davisi*
- 4- Çağrı sesi heceleri dört veya beş element içerir, sersi dikenini apikale doğru eğimsiz (Şekil 3.15b, c) 5
--- Çağrı sesi heceleri 2-3 element içerir, sersi dikenini apikale doğru belirgin eğimli (Şekil 3.16a, 3.36c) *giresun*
- 5- Çağrı sesi hecesi en az iki adet yüksek amplitüdü beş element içerir, sersi dikenini sersinin ortasına yakın konumludur (Şekil 3.15b, 3.36a) *specularis*
--- Çağrı sesi hecesi biri yüksek amplitüdü dört elementten oluşur sersi dikenini sersinin proximal kısmına yakın konumludur (Şekil 3.15c, 3.36d) *soganli*
- 6- Prontum diski kaba pürüklü (Şekil 3.30e, f, 3.31a-f) 7
--- Prontum diski zayıf pürüklü (Şekil 3.31c-f) 10
- 7- Sersi apikal kolu sersinin yaklaşık ¾'ü kadardır 8
--- Sersi apikal kolu sersinin yaklaşık ¼'ü veya daha kısadır 9
- 8- Sersi diş öncesi kısım dişten kısa; apikal parça konkav (Şekil 3.36g) *tendurek*
--- Sersi diş öncesi kısım diş ile aynı boyda ya da daha uzun; apikal parça hemen hemen düz veya çok zayıf içe bükülmüş (Şekil 3.36h) *hakkari*
- 9- Çağrı sesi hecesi 2 yüksek amplitüdü element içerir; hece süresi 49-65 (ortalama 59.3 ms), stiluslar birbirine paralel konumlu (Şekil 3.14a, Şekil 3.17) *rugulosus*
--- Hece tek yüksek amplitüdü element içerir; hece süresi 86.4-208.5 (ortalama 140.5), stiluslar dışa bakışlı (Şekil 3.14c, Şekil 3.17) *venosus*
- 10- Yayılış Antalya Beydağları ile sınırlı (Şekil 3.1) *ebneri*
--- Yayılış İç Anadolu, Doğu Anadolu ve Doğu Karadeniz'in geniş bir kısmında yayılış gösterir (Şekil 3.1) *caucasicus*

Dişi

- 1- Pronotum dorsal yüzeyi tamamen veya prozonada düz veya renkli desenli 2
--- Pronotum dorsal yüzeyi pürüklü 6
- 2- Dişi anal tegitinde erkekte olduğu gibi arka kenar belirgin çıkıntılı 3
--- Dişi anal tegiti düz 4
- 3- Yayılış Fırtına vadisi doğusunda Rize Elevit yaylası ile sınırlı (Şekil 3.1) *rize*
--- Yayılış Fırtına vadisinin batısından Bayburt'a kadar uzanır (Şekil 3.1) *davisi*
- 4- Subgenital plakanın girintisi sığ (Şekil 3.38a, c) 5
--- Subgenital plaka girintisi derin (Şekil 3.38d) *soganli*
- 5- Yayılış Çoruh nehrinin batısında (Şekil 3.1) *giresun*
--- Yayılış Çoruh nehrinin doğusunda (Şekil 3.1) *specularis*

6- Ovipozitör kalın ve güçlü yapıda, maksimum genişliğinin 4-5 katı uzunlukta	7
---Ovipozitör ince yapıda, maksimum genişliğinin 7-8 katı veya daha fazla uzunlukta	8
7- Yayılış Antalya Beydağları ile sınırlı (Şekil 3.1).....	<i>ebneri</i>
--- Yayılış İç Anadolu, Doğu Anadolu ve Doğu Karadeniz'in geniş bir kısmında yayılış gösterir (Şekil 3.1)	<i>caucasicus</i>
8- Arka femur 17-18 cm uzunlukta (ortalama 17.7) (Çizelge 3.2).....	<i>rugulosus</i>
--- Arka femur 19.5 cm'den daha uzun	9
9- Yayılış Hakkari ile sınırlı (Şekil 3.1).....	<i>hakkari</i>
--- Yayılış Tendürek Dağları ve daha kuzeyde (Şekil 3.1)	10
10- Yayılış Tendürek dağ sırası ile sınırlı (Şekil 3.1).....	<i>tendurek</i>
--- Yayılış Aras Güneyi Dağları ve kuzeyinde (Şekil 3.1).....	<i>venosus</i>

Psorodonotus specularis (Fischer von Waldheim 1839)

(Şekil 3.15b, 30a, 32a, 34a, 35a, 36a, 37a, 38a, 39a; Bkz. Şekil 3.1-36; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Peltastes specularis Fischer von Waldheim 1839.

Pterolepis specularis (Fischer von Waldheim) Fischer von Waldheim 1846.

Psorodonotus specularis (Fischer von Waldheim) Brunner von Wattenwyl 1882.

Semenovites specularis (Fischer von Waldheim) Tarbinsky 1932.

Psorodonotus specularis specularis (Fischer von Waldheim) Ramme 1951.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Gürcistan, Gudaur Dağı.

Yayılış: Kafkasya, Kuzeydoğu Anadolu.

Türkiye kayıtları: ARDAHAN: Ölçek Köyü, 1950 m, 4.viii.1973, 3♂, 2♀; Ardahan, Yanlızçam, Bağdeşen Yolu, 1900 m, 3.viii.1973, 1♂, 1♀; ARTVİN: Ardanuç, Karanlık Meşe, 1400 m, 2.viii.1973, 6♂, 7♀; Şavşat, Aşağıkocabey Yaylası, 1650 m, 21.viii.1974, 18♂, 14♀; KARS: Posof-Damal Karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 10♂, 7♀ (S. Salman) (Salman, 1978).

Çalışılan örnekler: ARTVİN: Şavşat, Kocabey Yaylası, 1600 m, 29.vii.1974, 1♀ (S. Salman) (AUZM); ARTVİN: Ardanuç, Karanlık Meşe, 1400 m, 2.viii.1973, 1♂; Şavşat, Aşağıkocabey Yaylası, 1650 m, 21.viii.1974, 1♂, 1♀; 1600 m, 29.vii.1974, 1♀; KARS (ARDAHAN): Posof Damal Karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 1♂ (S. Salman); ARTVİN: Şavşat, Aşağıkocabey Yaylası, 1650 m, 16.vii.1986, 1♂, 1♀; Şavşat, Kocabey geçidinin altı, Caset Köprüsü, 16.vii.1986, 1♂, 1♀; ERZURUM: Aşkale, 22.vii.1973, 1♀. ARTVİN: Şavşat, 41°13.579 N, 042° 24.458 E, 1640 m, 15.vii.2011, 33♂, 43 ♀ (S. Kaya ve B. Çıplak, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM); ARDAHAN: Hanak, 41°15.739 N, 042°51.190 E, 2029 m, 04.viii.2012, 23 ♂, 18♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); ARDAHAN: Çıldır, 41°07.476 N, 042°54.382 E, 1940 m, 04.viii.2012, 24♂, 26♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); ARDAHAN: Göle, 40° 45.700 N, 042° 34.253 E, 2106 m, 03.viii.2012, 2♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

Psorodonotus davisii Karabağ 1957

(Şekil 3.15a, 30b, 32b, 34b, 35b, 36b, 37b, 38b, 39b; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus davisii Karabağ 1957.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Türkiye, Rize (NHM) (çalışıldı).

Yayılış: Anadolu (Doğu Karadeniz-endemik).

Türkiye kayıtları: RİZE: Tatos Dağları, Cimil, 2500 m, 27.viii.1952, 1♂ (P.H. Davis); Tatos Dağları, Cimil, 2000 m, 29.viii.1956, 14♂, 17♀; GİRESUN: Balaban Dağları, Tamdere, 2000-2400 m, 5.viii.1952, 2♀ (T. Karabağ) (Karabağ, 1956, 1958);

Çalışılan örnekler: GİRESUN: Balaban Dağları, Tamdere, Avşar Yaylası, 1500-2300 m, 7.viii.1952, 1♀ (R. Çelik); RİZE: İkizdere, Cimil, Başköy, 1800-2000 m, 29-30.viii.1956, 1♂ (T. Karabağ) (HUBM); Cimil Başköy yolu, 40°44.344 N, 040°43.735 E, 1820m, 01.vii.2012, 5♂, 1♀ (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM); İkizdere Ovit Dağı, 40°40.181 N, 040°42.340 E, 1990-2271 m, 13.07.2011, 41♂, 22♀ (B. Çıplak, S. Kaya, E.M. Korkmaz ve D.Chobanov) (AUZM); Çamlıhemşin Elevit, 40°51.461 N, 041°00.405 E, 1825 m, 02.vii.2012, 11♂, 24♀ (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

3.4.2. *P. soganli* tür grubu

Psorodonotus rize Kaya ve Çıplak 2014

(Şekil 3.40-41)

Psorodonotus rize Kaya vd 2014.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Türkiye, Rize (AUZM)

Yayılış: Anadolu (Doğu Karadeniz-endemik).

Çalışılan örnekler: RİZE: Çamlıhemşin Elevit, 40°51.461 N, 041°00.405 E, 1825 m, 02.vii.2012, 11♂, 24♀ (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

3.4.1. *P. soganli* tür grubu

Psorodonotus soganli Ünal, 2013

(Şekil 3.15c, 30d, 32d, 34d, 35d, 36d, 37d, 38d, 39d; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus soganli Ünal 2013.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Türkiye, Bayburt Soğanlı geçidi, (BMNH).

Yayılış: Anadolu (Doğu Karadeniz Çoruh nehrinin Batısı-Endemik)

Türkiye kayıtları: GÜMÜŞHANE: Soğanlı Geçidi, 7-7500ft, 25.vii.1960, 6 ♂, 3 ♀ (K.M. Guichard ve D.J. Harvey) (NHM); **RİZE:** Rize'nin 85 km güneyi, Sivrikaya, 19-20.viii.1959, 6 ♂ (K.M.Guichard) (NHM).

Çalışılan örnekler: Rize: Çat Elevit yolu, Çamlıhemşin, 9.vii.1990, 2 ♂, 1 ♀ (S. Çağlar); RİZE: Çamlıhemşin, 20.vii.1989, 2 ♂; Çamlıhemşin, Çat-Elevik Yolu, 9.vii.1990, 4 ♂, 1 ♀ (A. Demirsoy); RİZE: İkizdere, Çimil, Demirdağ, 2500 m, 31.viii.1956, 1 ♂ (T. Karabağ); RİZE: Çamlıhemşin, Çat-Elevit Yolu, 9.vii.1990, 13 ♂, 6 ♀; Çamlıhemşin, Hemşin-Ortaköy, 9.vii.1990, 2 ♂, 5 ♀ (S. Çağlar) (HUBM); İkizdere, Ovit, 40°41.865N, 040°41.013E, 1608-1914 m, 01.viii.2012, 12 ♂, 3 ♀ (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM); Cimil Başköy yolu, 40°44. 344 N, 040°43.735 E, 1820 m, 01.vii.2012, 13 ♂ (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM); Çamlıhemşin Elevit, 40°51.548 N, 040°59.276 E, 1670 m, 13 ♂ 02.viii.2012, (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM); BAYBURT: Soğanlı geçidi, 40°32.699 N, 040°14.183 E, 2177 m, 20 ♂, 17 ♀ 31.07.2012, (B. Çıplak, S. Kaya ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

Psorodonotus giresun Kaya ve Çıplak 2014

(Şekil 3.16a, 30c, 32c, 34c, 35c, 36c, 37c, 38c, 39c; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus giresun Kaya vd 2014.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Türkiye, Giresun, (AUZM)

Yayılış: Anadolu (Giresun-endemik)

Çalışılan örnekler: Giresun: Şebinkarahisar, Tamdere, 40°28.274 N, 038° 23.117 E, 1650-1952 m, 13 ♂, 7 ♀ 12.vii.2011 (B. Çıplak, S. Kaya, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

3.4.3. *P. caucasicus* tür grubu

Psorodonotus caucasicus (Fischer von Waldheim, 1846)

(Şekil 3.16c, 31f, 33e, 34i, 35i, 36k, 37i, 38i, 39j; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Pterolepis caucasica Fischer von Waldheim 1846.

Pholidoptera caucasica (Fischer de Waldheim) Kirby 1906.

Psorodonotus caucasicus Ebner 1923.

Psorodonotus suphani Taylan, Mol ve Şirin 2014 **syn. n.**

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): bilinmiyor, Kafkasya.

Yayılış: Kafkasya, Doğu Anadolu.

Türkiye kayıtları: GİRESUN: Şebinkarahisar (S. Özek) (Uvarov 1934). AĞRI: Taşlıçay, Balık Gölü, 2100 m, 13.vii.1971, 10♂, 12♀; KARS (ARDAHAN): Posof-Damal karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 18♂, 17♀; ARDAHAN: Ölçek Köyü, 1950 m, 4.viii.1973, 10♂, 7♀; Göle, Dereyolu Köyü, 2000 m, 18.viii.1973, 2♂, 1♀ (S. Salman) (Salman, 1978).

Çalışılan örnekler: KARS (ARDAHAN): Posof Damal Karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 1♀ (S. Salman); GİRESUN: Balaban Dağları, Şebinkarahisar, Tamdere-Avşar Yaylası, 1500-2300 m, 7.viii.1952, 1♀ (R. Çetik) (AUZM); TRABZON: Zigana geçidi, 40°38.560 N, 039°24.335 E, 1938-2122 m, 12.vii.2011 38♂, 11♀ (S. Kaya, B. Çıplak, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM); SİVAS: Köseadağ, 39°37.269 N, 037°56.221 E, 1667 m, 11.vii.2011, 28♂, 21♀ (S. Kaya, B. Çıplak, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM); GİRESUN: Tamdere, 40°28.274 N, 038°23.117 E, 1650-1952 m, 12.vii.2011, 5♂, 8♀ (S. Kaya, B. Çıplak, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM); KARS: Kağızman, 40°03.040 N, 43°19.677 E, 2338 m, 05.viii.2012, 16♂, 11♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); ERZURUM: Oltu, Yayla geçidi, 40°26.656 N, 041°37.480 E, 2284 m, 03.viii.2012, 15♂, 11♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); Hınıs, 39°22.748 N, 041°34.368 E, 2079 m, 06.08.2012, 1♂, 1♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); ERZİNCAN: Kelkit, Pöske Dağı, 1850 m, 29.vii.1993, 34♂, 7♀ (B. Çıplak) (AUZM); BİTLİS: 1♂, 1♀ (NHM).

Psorodonotus anatolicus Karabağ 1952

(Şekil 3.31c, 36i,; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1)

Psorodonotus anatolicus Karabağ 1952.

Psorodonotus caucasicus anatolicus (Karabağ) Stolyarov 1984.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): holotip, erkek, Türkiye, Manisa, Gördes (NHM) (çalışıldı).

Yayılış: Türkiye (Manisa-endemik).

Türkiye kayıtları: MANİSA: Gördes, Kalemoglu Köyü, 9.vi.1950, 2♂, 2♀ (Karabağ, 1952). İzmir: Kemalpaşa, Beşpınar'dan 1990-1991, 1♂, 1♀ (Tazegül ve Önder 2012).

Çalışılan örnekler: MANİSA: Gördes, Kalemoglu Köyü, 9.vi.1950, (1♂, HUBM); (1♂, 2♀, NHM, Londra).

Psorodonotus ebneri Karabağ 1952

(Şekil 3.16b, 31d, 33c, 34i, 35i, 36i, 37i, 38i, 39i; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus ebneri Karabağ 1952.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): erkek, Türkiye, Antalya, Tahtalıdağ (NHM) (çalışıldı).

Yayılış: Anadolu (Antalya-endemik).

Türkiye kayıtları: ANTALYA: Tahtalıdağ, 1500 m, 11.vii.1949, 1♂ (K. Bilger); Çalbalı Dağ, 1800 m, 14.vii.1949, 1♂ (P.H. Davis) (Karabağ, 1952).

Çalışılan örnekler: ANTALYA: Tahtalıdağ, 1500 m, 11.vii.1949, 1♂ (K. Bilger) (BMNH); Çalbalı Dağ, 1800 m, 14.vii.1949, 1♂ (P.H. Davis) (HUBM); İmecik Yaylası, 36°48.832 N, 030°22.982 E, 1926 m, 20♂, 5♀ 08.vii.2012 (S. Kaya ve B. Çıplak) (AUZM).

Psorodonotus salmani Ünal 2013

(Şekil 3.31e, 33d, 36j, 39i; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1)

Psorodonotus salmani Ünal 2013.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Türkiye, Adana, Bozoğlan dağı (NHM) (Çalışıldı)

3.4.4. *P. venosus* tür grubu

Psorodonotus venosus (Fischer von Waldheim 1839)

(Şekil 3.14c, 30e, 32e, 34e, 35e, 36e, 37e, 38e, 39e; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Peltastes venosus Fischer von Waldheim 1839.

Pterolepis venosa (Fischer von Waldheim) Fischer von Waldheim. 1846.

Psorodonotus venosus (Fischer von Waldheim) Ebner 1923.

Psorodonotus venosus venosus (Fischer von Waldheim) Ramme 1951.

Uvarovina venosa (Fischer von Waldheim, 1839) Storozhenko 2008.

Psorodonotus venosus (Fischer von Waldheim) Kaya vd 2013.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): kayıp, Kafkasya.

Yayılış: Kafkasya, Kuzeydoğu Anadolu.

Türkiye kayıtları: AĞRI: Balık Gölü, 9.viii.1972, 1X (S. Salman); Kars, Büyük Zarat, 2300 m, 26.vii.1953, 1Y (S. Salman) (AUZM); ARDAHAN: Pasof, Ilgaz Geçidi, 15.vii.1986, 1Y (A. Demirsoy); GİRESUN: Eğribel, 2000 m, 6.viii.1961, 4Y (?); Balaban Dağları, Tandere Aşar Yaylası, 1500-2300 m, 7.viii.1995, 1Y (Ö.K. Gülen); ARDAHAN: Dereyolu Köyü, 2000 m, 18.viii.1973, 1X; Pasof-Damal Karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 1Y, 1X (S. Salman) (HUBM).

Çalışılan örnekler: AĞRI: Balık Gölü, 9.viii.1972, 1♀ (S. Salman); Kars, Büyük Zarat, 2300 m, 26.vii.1953, 1♂ (S. Salman) (AUZM); ARDAHAN: Posof, Ilgaz Geçidi, 15.vii.1986, 1♂ (A. Demirsoy); ARDAHAN: Dereyolu Köyü, 2000 m, 18.viii.1973, 1♀; Posof-Damal Karayolu, 2450 m, 19.viii.1973, 1♂, 1♀ (S. Salman) (HUBM); ARDAHAN: Posof, Ilgar Geçidi, 41°25.068 N, 42°44.564 E, 2540 m, 04.viii.2012, 21♂, 1♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); Çıldır, 41°07.476 N, 042°54.38.2 E, 1940 m, 04.viii.2012, 25♂, 14♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz), (AUZM); Yalnızçam, 41°03.882 N, 42° 28.139 E, 1840-1930 m, 28.vii.2010, 15♂ (S. Kaya); Çamgeçidi, 41°12.154 N, 042° 30,390 E, 2640 m, 15.vii.2011, 24♂, 19♀ (S. Kaya, B. Çıplak, D. Chobanov ve E.M. Korkmaz) (AUZM); Göle, 40° 45.700 N, 042° 34.253 E, 2106 m, 03.viii.2012, 2♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); AĞRI: Taşlıçay, 39°43.525 N, 43°28.893 E, 2302- 2365 m, 31.vii.2010, 31♂, 29♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM); KARS: Kağızman, 40°03.040 N, 43°19.677 E, 2338 m 05.viii.2012, 20♂, 10♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz) (AUZM).

Psorodonotus rugulosus Karabağ 1952

(Şekil 3.14a, 30f, 32f, 34f, 35f, 36f, 37f, 38f, 39f; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus rugulosus Karabağ 1952, 1958.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): holotip, erkek, Türkiye, Erzurum (NHM) (çalışıldı).

Genel renk erkekte ve dişi açık kahverengimsi.

Yayılış: Anadolu (Kuzeydoğu Anadolu-endemik)

Türkiye kayıtları: ERZURUM: Büyükgüney Dağı, 26.viii.1948, 3♂, 1♀ (F. Akşiray) (Karabağ, 1952).

Çalışılan örnekler: ERZURUM: Büyükgüney Dağı, 3000 m, 26.viii.1948, 1♂, 1♀ (F. Akşiray) (HUBM); Oltu, Yayla geçidi, 40°26.656 N, 041°37.480 E, 2284 m, 03.vii.2012, 3♂ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz); GİRESUN: Balaban Dağları, Tamdere, 2000-2400 m, 5.viii.1952, 6♂, 5♀ (P.H. Davis); Balaban Dağları, 5200 feet, 9.vii.1960, 12♂, 6♀ (Guichard & Harvey) (NHM); Avşar yaylası, 40° 27.961 N, 038°42.487 E, 2260 m, 30.vii.2012, 31♂, 15♀ (S. Kaya, B. Çıplak ve E.M. Korkmaz), (AUZM).

Psorodonotus tendurek Kaya, Korkmaz ve Çıplak 2013

(Şekil 3.14b, 31a, 33a, 34g, 35g, 36g, 37g, 38g, 39g; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

Psorodonotus tendurek Kaya vd 2013b.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): holotip, erkek, Van Tendürek Dağı, (AUZM)

Yayılış: Doğu Anadolu (Tendürek dağı-endemik).

Türkiye kayıtları: VAN: Tendürek Dağı, 39°23'20,9" N, 043°59'0,66" E, 2412 m, 17.vii.2011, 11♂, 7♀ (B. Çıplak, S. Kaya, E.M. Korkmaz ve D.Chobanov).

Çalışılan örnekler: VAN: Tendürek Dağı, 39°23'20,9" N, 043°59'0,66" E, 2412 m, 17.vii.2011, 11♂, 7♀ (B. Çıplak, S. Kaya, E.M. Korkmaz ve D.Chobanov).

Psorodonotus hakkari Kaya, Korkmaz ve Çıplak 2013

(Şekil 3.31b, 33b, 34h, 35h, 36h, 37h, 38h, 39h; Bkz. Şekil 3.1-29; Bkz. Çizelge 3.1-3.13)

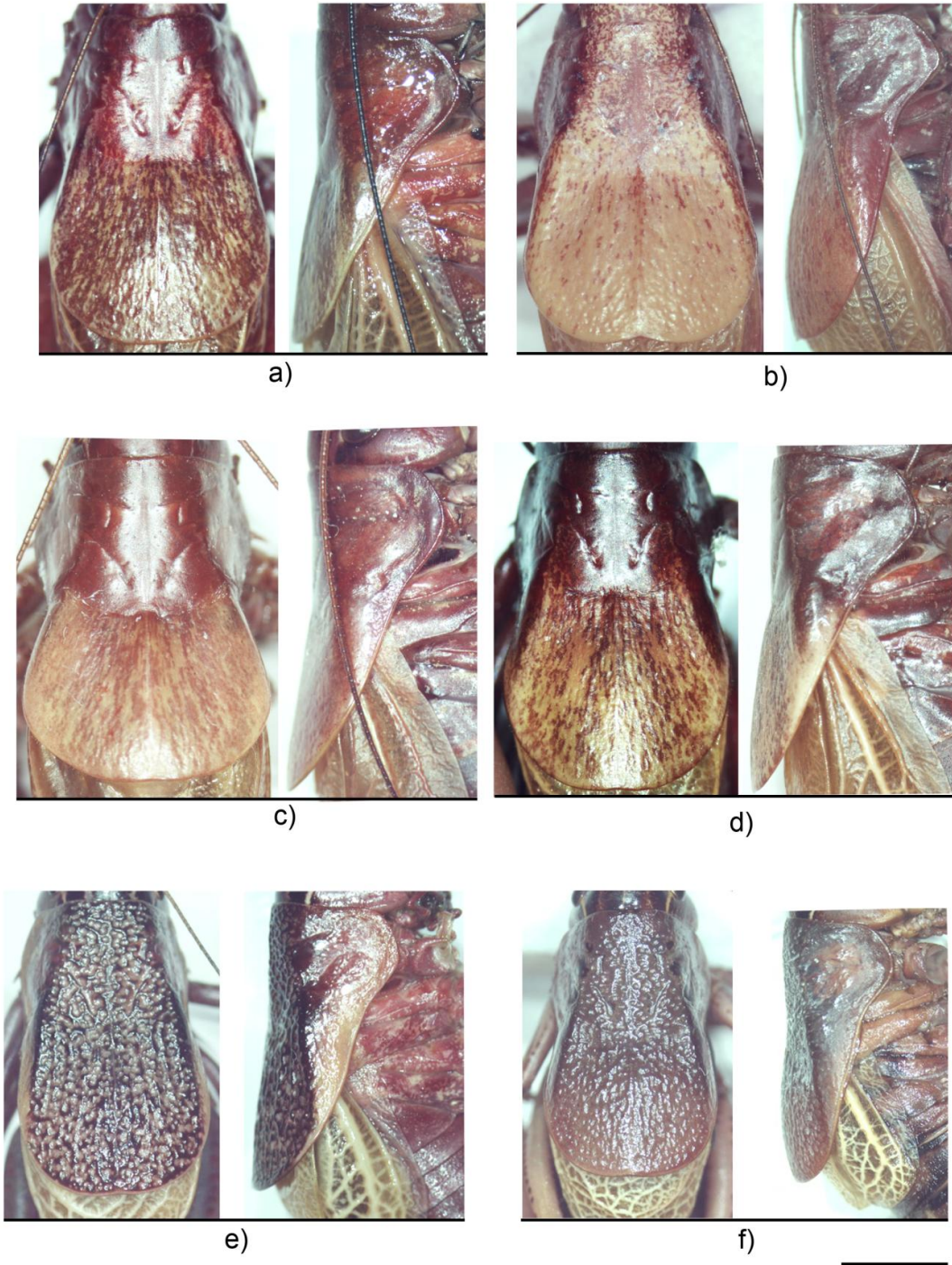
Psorodonotus hakkari Kaya vd 2013b.

Tip örnek eşeyi, yeri (saklandığı müze): Holotip, erkek, Hakkari, Yüksekova, (AUZM);

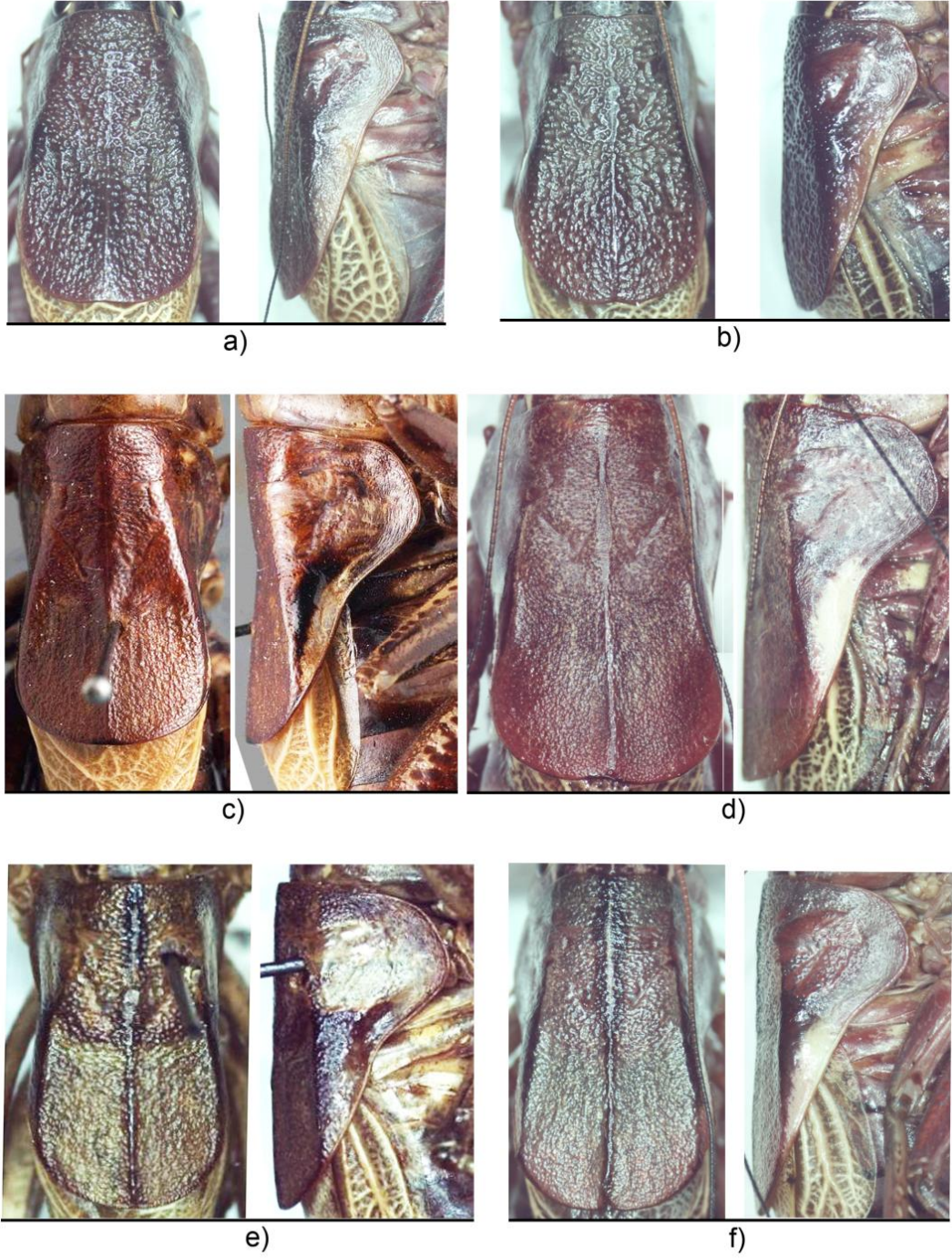
Yayıls: Anadolu (Doğu Anadolu-endemik).

Türkiye kayıtları: HAKKARİ: Yüksekova, 37°51'59.9" N, 44°38'21.5" E, 1902 m, 11.vii.2009, , 7♂, 6♀ (E.M. Korkmaz, M. Budak & M. Yıldırım) (AUZM).

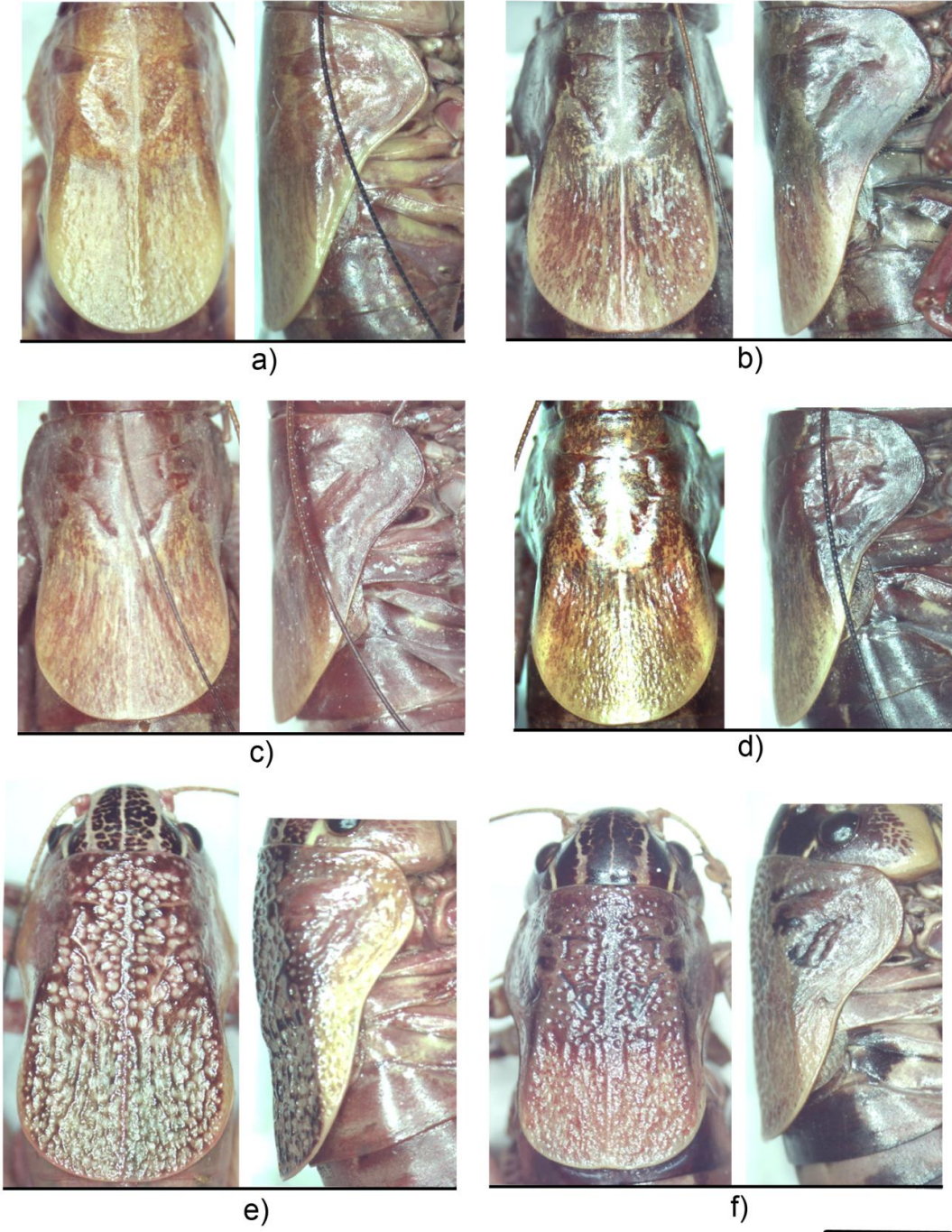
Çalışılan örnekler: HAKKARİ: Yüksekova, 37°51'59.9" N, 44°38'21.5" E, 1902 m, 11.vii.2009, 7♂, 6♀. (E.M. Korkmaz, M. Budak & M. Yıldırım) (AUZM).



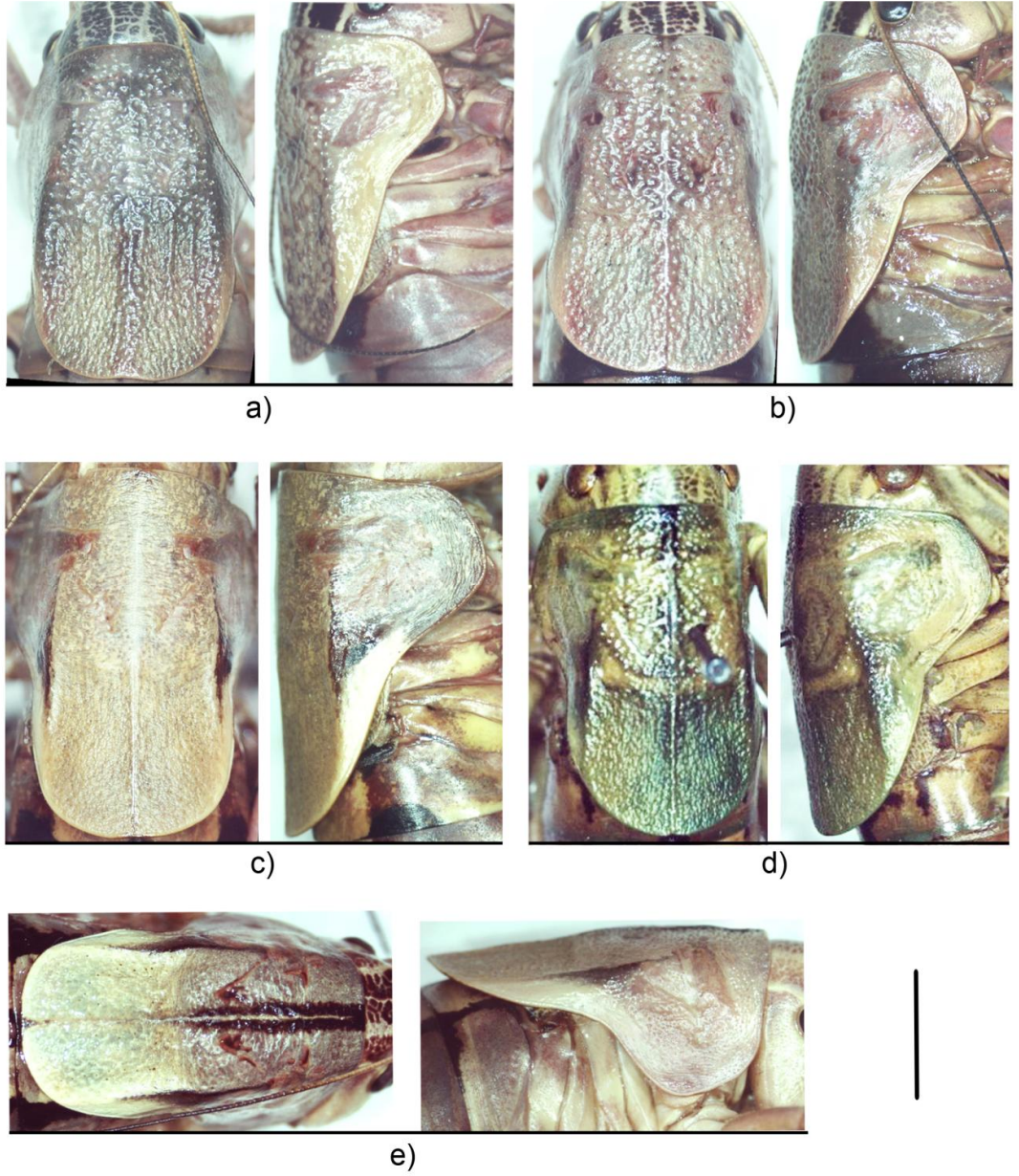
Şekil 3.30. *Psorodonotus* türlerinde erkek pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*



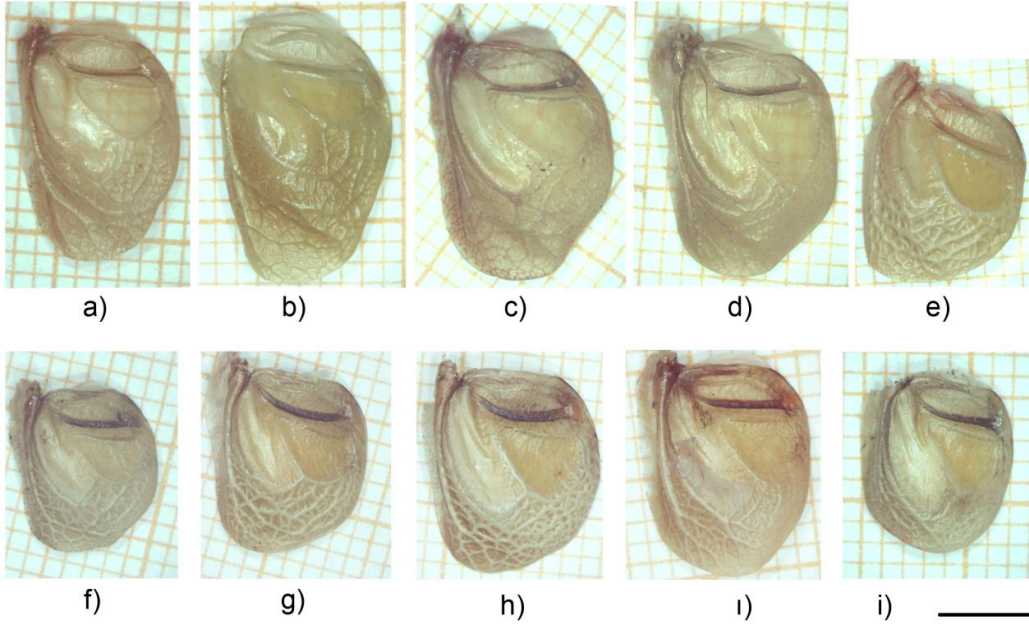
Şekil 3.31. *Psorodonotus* türlerinde erkek pronotumu (a, üstten; b, lateral, ölçek: 4 mm);
a) *P. tendurek*, b) *P. hakkari*, c) *P. anatolicus*, d) *P. ebneri*, e) *P. salmani*, f)
P. caucasicus



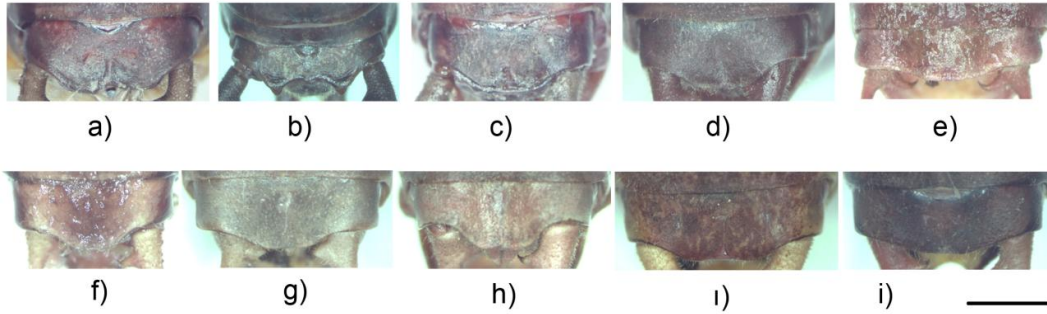
Şekil 3.32. *Psorodonotus* türlerinde dişi pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*



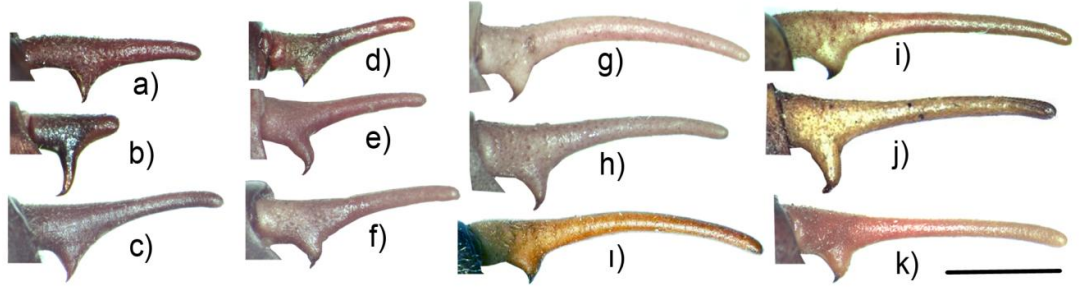
Şekil 3.33. *Psorodonotus* türlerinde dişi pronotumu (sol, üstten; sağ, lateral, ölçek: 4 mm); a) *P. tendurek*, b) *P. hakkari*, c) *P. ebneri*, d) *P. salmani*, e) *P. caucasicus*



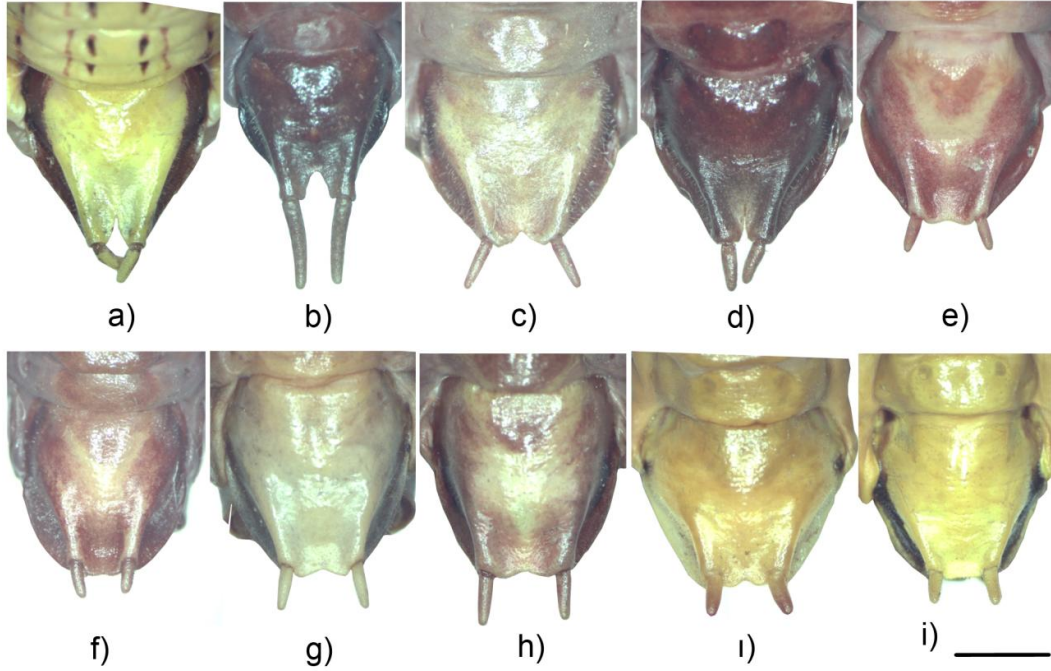
Şekil 3.34. *Psorodonotus* türlerinde erkek tegminası (ölçek: 3 mm); a) *P. specularis*, b) *P.davisi*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. caucasicus*



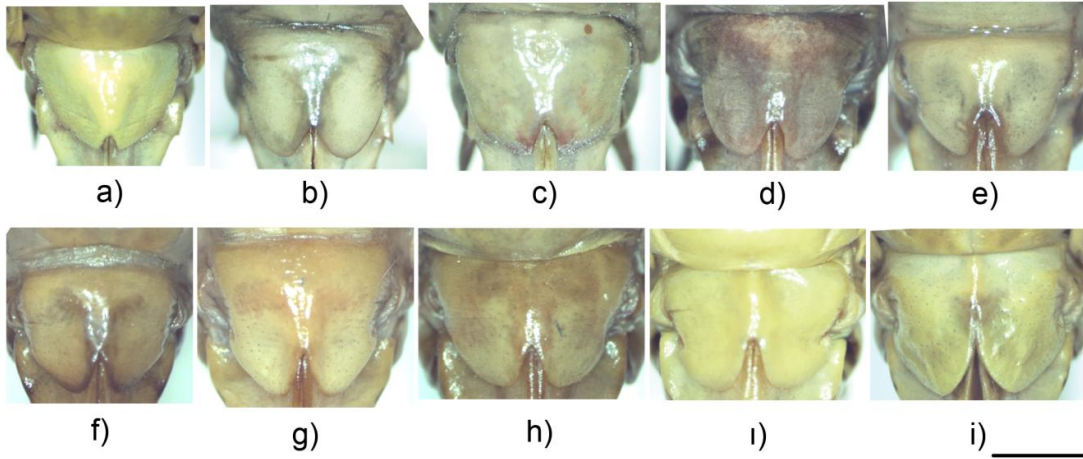
Şekil 3.35. *Psorodonotus* türlerinde erkek anal tergiti (ölçek: 2 mm); a) *P. specularis*, b) *P.davisi*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. caucasicus*



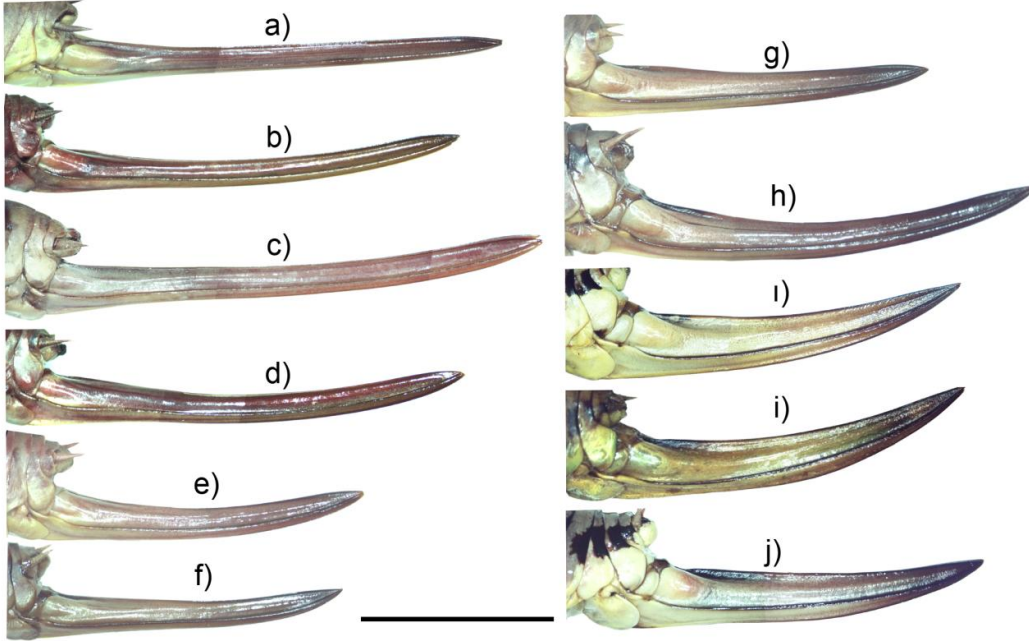
Şekil 3.36. *Psorodonotus* türlerinde erkek sersisi (ölçek 2 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, l) *P. anatolicus*, i) *P. ebneri*, j) *P. salmani*, k) *P. caucasicus*



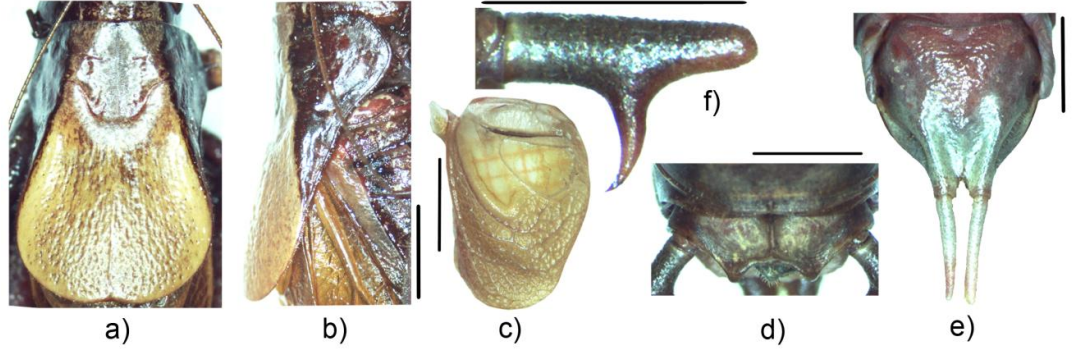
Şekil 3.37. *Psorodonotus* türlerinde erkek subgenital plakası (ölçek 2.5 mm); a) *P. specularis*, b) *P. davisii*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, i) *P. ebneri*, j) *P. caucasicus*



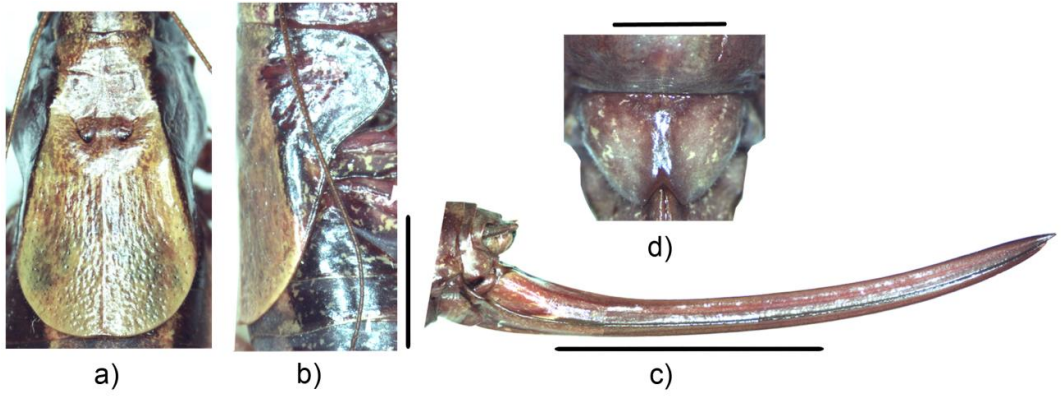
Şekil 3.38. *Psorodonotus* türlerinde dişi subgenital plakası (ölçek 2 mm); a) *P. specularis*, b) *P.davisi*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. causicus*



Şekil 3.39. *Psorodonotus* türlerinde dişi ovipozitörü (ölçek 12.5 mm); a) *P. specularis*, b) *P.davisi*, c) *P. giresun*, d) *P. soganli*, e) *P. venosus*, f) *P. rugulosus*, g) *P. tendurek*, h) *P. hakkari*, ı) *P. ebneri*, i) *P. salmani*, j) *P. causicus*



Şekil 3.40. *P. rize* erkek bireyine ait yapılar: a) Pronotum üstten, b) pronotum lateral (ölçek 5 mm), c) tegmina (ölçek 5 mm), d) anal tergit (ölçek 2.5 mm), e) sersi (ölçek 2.5 mm), f) subgenital plaka (ölçek 2.5 mm)



Şekil 3.41. *P. rize* dişi bireyine ait yapılar: a) Pronotum üstten, b) pronotum lateral (ölçek 5 mm), c) ovipozitor (ölçek 10 mm), d) subgenital plaka (ölçek 2.5 mm)

4. TARTIŞMA

4.1. Feneotipik Veriler Işığında Cinsin Evrimi ve Taksonomisi

4.1.1. Morfolojik yapılar da biçimsel ve metrik farklılaşma

Morfolojik farklılıklar canlıların yaşam tarihinin bir özeti dir (Hewitt 1996, Roff 1992). Populasyonlar üzerinde işleyen seçim dinamiklerinin anlaşılması modern evrimsel ve ekolojik biyolojinin temel amaçlarından birini oluşturmaktadır (Siepielski vd 2009). Farklı seçim baskıları ve bunların zamansal yoğunluk farklılıkları organizmaların fenotipleri üzerinde farklı hızlarda işleyerek varyasyonlara neden olur (Grant ve Grant 2002, Schwarz vd 2005). Seçim, üzerinde işlediği populasyonların çevreye adaptasyonu yönünde sonuçlar üretirken populasyonlar arasında farklılaşmaya ve türleşmeye de neden olur (Schluter 2000, Mathys ve Lockwood 2009). Benzer durumlar *Psorodonotus* cinsinde de görülmektedir. Cinsin bireylerinden alınan ölçümler morfolojik farklılıkların ekolojik koşullarla ilişkili olduğuna işaret etmektedir. Özellikle populasyonların yayılış gösterdiği vejetasyon, enlem ve yükselti burada önemli faktörler olarak dikkati çekmektedir.

Orthopterlerde pronotum, protoraks integümetinin kalınlaşıp sertleşmesi ile oluşmuş koruyucu bir zırh halindeki özelleşmiş yapıdır. Dış ortamla doğrudan temas halinde olması nedeniyle pronotumun çevresel değişkenlerden doğrudan etkilenmesi beklenir. Dolayısıyla ekolojik faktörlerin yarattığı seçilimin doğrudan pronotum üzerinde boyut, şekil, sertlik ve renklenme şeklinde işlemesi beklenir (Ramme 1951). Ayrıca, özellikle erkeklerde pronotum ses üretme organı olan tegminayı örtme ve sese türe özgü akustiği kazandırma işlevi de görür. *Psorodonotus* cinsinde kanatlar sadece ses çıkarma işlevi gören uçuş işlevi olmayan yapılardır. Bu nedenle pronotum ve kanat yapısı arasında bir ilişki beklenir. Dişi ve erkek pronotumuna uygulanan geometrik morfometri analizleri cins içerisinde üç farklı morfolojik küme önermiştir. Bunlardan biri *P. specularis* morfo kümesi (*P. specularis*, *P. davisii*, *P. soganli* ve *P. giresun*) dir. Anterior kısımda dar posteriora doğru belirgin lateral genişleme gösteren bu pronotum yapısı sadece Doğu Karadeniz’de yayılış gösteren bu türlere özgüdür. İkinci grubu temsil eden *P. caucasicus* morfo kümesinde (*P. caucasicus*, *P. anaticus*, *P. ebneri* ve *P. salmani*) pronotum anteriordan posteriora doğru aşırı bir genişleme göstermez bu yapı daha çok diktörgene yakın bir şekil gösterir. Uzamış ve posteriorda *P. specularis* grubuna göre az ancak *P. caucasicus* grubuna göre daha fazla lateral genişleme gösteren bir pronotuma sahip olan *P. venosus* morfo kümesi ise (*P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari*) iki grubun arasında yer almaktadır. Her iki eşeyde de diğer iki gruptan belirgin olarak farklı olan *P. specularis* morfo kümesi, Doğu Karadeniz’de dağların kuzeye bakan yamaçlarında ve Aşağı Kafkaslarda Karadeniz ikliminin etkisinin görüldüğü alanlarda yayılış göstermektedir. Bu taksonlarda pronotumun posterior kenarları apikalin yaklaşık 2 katı genişliğindedir. Yine bu türlerde tegmina abdomenin ortasına hatta *P. davisii*’de sonuna varacak şekilde uzundur. Bu pronotum yapısının yalnızca Doğu Karadeniz ikliminin hakim olduğu yerlerde görülmesi ekolojik koşulların neden olduğu bir seçim baskısına işaret ediyor olabilir. Yüksek vejetasyon ve çok sayıda coşkun akan derenin bulunması ortamda sesin yayılmasını güçleştirebilir. Bu zorluklar daha güçlü ses çıkaracak ve yayacak şekilde pronotum ve kanatların gelişimine yönelik bir yönlendirici seçim yaratmış olabilir.

P. caucasicus morfo kümesi karakteristik pronotum şekli ile kendi içerisinde bir küme oluşturmaktadır. Filogenetik olarak bu tür grubu içerisinde yer alan taksonlar Kafkaslar, Anadolu ve Balkanlarda yayılış göstermektedir. Tümünün pronotum şekli oldukça benzer olup iki türden (*P. anatolicus* ve *P. salmani*) yetersiz örnekleme rağmen analizlerde bu iki türün de bu grup içerisinde yer aldığı görülmektedir. Tür grubu içerisinde pronotum şekli bakımından taksonlar arasında belirgin farklılıkların olmaması benzer habitatları tercih etmelerinden ve yakın zamanda hızlı bir çeşitlenmeden kaynaklanıyor olabilir.

P. venosus tür grubu (*P. rugulosus*, *P. tendurek*, *P. hakkari* ve *P. venosus*) cins içerisinde pronotum şekli bakımından en fazla varyasyon gösteren gruptur. Grup içerisinde erkekler pronotum şekli bakımından dişilere göre daha fazla varyasyon sergilemektedir. Bu farklılık populasyon başına dişilerden yeterli örneklemin yapılamamasından da kaynaklanıyor olabilir. *P. venosus* tür grubu *P. caucasicus* tür grubundan sonra cins içerisinde geniş alanda yayılmayı başarabilmiş tür grubudur. Grubun Doğu Karadeniz’de dahil Doğu Anadolu’nun kuzey (Ardahan - Posof) ve güney (Hakkari - Yüksekova) yönünde her iki uç sınırında 1850 m ve üstü rakımda temsilcileri bulunmaktadır. Pronotum şekli bakımından diğer taksonlara nazaran daha fazla varyasyon göstermesi kuzey - güney yönlü geniş ve parçalı yayılışa sahip olmasından kaynaklanıyor olabilir. Nitekim güneyde yayılış gösteren (*P. hakkari* ve *P. tendurek*) taksonların kuzeyde yayılış gösterenlere göre (*P. rugulosus* ve *P. venosus*) pronotum şekli bakımında uzak olmaları enleme bağlı büyüklük varyasyonu ve buna bağlı pronotum farklılığının bir sonucu olması olasıdır.

Cinsin yayılışının en güney ucunda yer alan *P. ebneri* ve *P. hakkari* türlerinin en büyük pronotumlara sahip olması dikkat çekicidir. Bu sonuçlar hem dişi hem de erkek bireylerin arka femur maksimum genişliği ile de uyumludur. Ektoterm canlılarda vücut büyüklüğü artan enlem ve yükselti ile klinal bir yapı sergileyerek Ters - Bergmann özelliği sergilerler (Kivelä vd 2011, Çıplak vd 2008). Fenotipik plastisiteden dolayı ektoterm canlılarda vücut büyüklüğü sıcaklıkla doğru orantılı artış göstermektedir (Atkinson ve Sibly 1997). *Psorodonotus* cinsinde sıcaklık ile vücut büyüklüğü arasında Ters - Bergmann etkisi görülmektedir. Birbirinden oldukça farklı taksonlar olmalarına rağmen yayılışın en güney ucunda birbirine yakın enlemlerde bulunan *P. ebneri* ve *P. hakkari* türlerinin pronotum büyüklükleri bu durumu destekler niteliktedir. Kuzeyde ve 2000 m üstünde yayılış gösteren *P. rugulosus* türünün cins içerisinde en küçük pronotuma sahip olması da Ters - Bergman etkisine işaret etmektedir. Benzer durum başka orthopterler için de geçerlidir (Çıplak vd 2008). *Psorodonotus* cinsinde eşeyssel dimorfizm olmasına rağmen cinsin her iki eşeyinden de alınan ölçümlerin birbiriyle uyumlu olması ekolojik koşulların morfolojik yapı üzerindeki etkisine işaret etmektedir.

Arka femur çekirgelerde hareketin önemli bir bileşenidir. Gelişmiş arka femur Orthoptera takımında bir otoapomorfidir. *Psorodonotus* cinsinin farklı vejetasyon ve yükseltilerde yayılış gösteren bireylerinden alınan arka femur uzunluk ölçümleri arasındaki varyasyonlar populasyonların yayılış gösterdiği vejetasyon tiplerindeki farklılıkları yansıtır niteliktedir. Arka femur ve tibia uzunluğunda en yüksek ortalamalar Doğu Karadeniz’de yayılış gösteren *P. giresun*, *P. soganlı*, *P. specularis* ve *P. davisii* türlerinde görülmektedir. Bu taksonlara ait bireyler 1500 - 2000 m rakımda orman açıklıklarında yayılış gösterirler. Doğu Karadeniz’de otsu vejetasyonun yoğun ve yüksek olması burada yayılış gösteren hayvanlarda uzun arka femur ve tibialar yönünde

bir seçim baskısı yaratmış olması olasıdır. Böylesi femur ve tibialar hayvanın hareketinde kolaylık sağlayacaktır. *P. ebneri* ve *P. hakkari* bu taksonlardan sonra en uzun femur ve tibialara sahip taksonlardır. Bu durum taksonların bulunduğu vejetasyon tipleri ile de (yüksek rakım uzun çayırlıklar) uyumludur. *P. venosus* ve *P. rugulosus* türleri cins içerisinde en kısa arka femurlara sahiptirler. Bu türler cinsin alpin vejetasyonda yayılış gösteren popülasyonlarıdır. Kısa otlarla kaplı yüksek rakım alpin çayırlıklarda yayılış gösteren bu türlerin femur ve tibia uzunluğundaki kısalık vejetasyon tipinin femur ve tibia uzunluğuna etkisini destekler niteliktedir. Ancak, arka femur ve tibia uzunluğu olasılıkla hem filogenetik geçmişi hem de çeşitlenme sürecinde seçim baskılarının neden olduğu farklılıkları da yansıtmaktadır (Young vd 1989, Roof ve Mousseau 2005). Filogenetik ağaçta her iki filogrubun kök dallarını oluşturan ve tipik öksinik vejetasyonda kalmış olan *P. davisii*, *P. giresun*, *P. soganli* ve *P. specularis* türlerinde arka femur ve tibia uzundur ve abdomeni geçer. Cins içerisinde *P. caucasicus* türüne ait popülasyonlar oldukça farklı vejetasyonlarda hatta cinsin diğer taksonları ile simpatrik yayılış gösterirler (KrsK - *P. venosus*, GrsT - *P. soganli*, ErmY - *P. rugulosus*). Fakat arka femur ve tibia uzunluğu Doğu Karadeniz türleri ile çok farklılık göstermemektedir. Bu durum olasılıkla kalıtımın bir sonucudur (bir aşamada kazanılmış atasal durumun sürdürülmesi). Öte yandan femur ve tibia uzunluğundaki benzerlik *P. caucasicus* için bazı habitatlara yakın zamanda hızlı bir yayılmanın sonucu ulaşıldığına da işaret etmektedir.

Erkek sersisi orthopterlerde özellikle Ensifera alt takımında farklı görevler üstlenmiş üyelerdir. Birçok familyada sahip oldukları farklı mekano - reseptörler yerçekimi, hava basıncı, dokunma vb. görevleri üstlenmiştir (Desutter - Grandcolas 1998, Desutter - Grandcolas vd 2010). Tettigonidlerin çoğunda sersiler üremede yardımcı sekonder eşey organları olarak işlev görürler. Erkek sersileri çiftleşme sırasında erkeğin sperm kesesini dışı subgenital plakanın altına bırakana kadar dışının sıkıca kavranmasını ve ayrılmamasını sağlar. Bu bakımdan güçlü, kavrayıcı ve dışı üreme yapılarıyla uyumlu sersiler başarılı bir çiftleşme için önemlidir. Üremeden sorumlu ikincil eşey organları olmalarından dolayı sersilerin farklılaşma hızları genellikle diğer morfolojik ve etolojik özelliklere göre daha hızlıdır (Sirot 2003, Kaya vd 2012, Boztepe vd 2013). *Psorodonotus* cinsinde de benzer örüntüler sersi için geçerli gözükmemektedir. Geometrik morfometri analizleri erkek sersisinin cins içerisinde en hızlı farklılaşan morfolojik yapı olduğunu göstermektedir (Bkz. Şekil 3.10). Bu durum erkek sersinin türleşmede etkili ya da bundan yoğun olarak etkilenen yapılar olduğunu göstermektedir.

Cins içerisinde Doğu Karadeniz'de yayılış gösteren taksonların karakteristik bir serkal yapısı vardır. Bu taksonlar dışındakilerin tümü aşağı yukarı şekil bakımından birbirlerine oldukça benzer morfolojiye sahiptir (Bkz. Şekil 3.36). Doğu Karadeniz'de yayılış gösteren türler (*P. specularis*, *P. davisii*, *P. soganli* ve *P. giresun*) cins içerisindeki atasal taksonlar olmaları nedeniyle mevcut serkal farklılaşmanın alanda *in situ* gerçekleşmiş olması beklenendir. Günümüzde *P. davisii* ve *P. soganli* türleri alanda genellikle parapatric yer yerde simpatrik yayılış göstermektedirler (simpatrik Rize - Ovit, Rize-Cimil, parapatric Rize - Elevit). Bu durum muhtemelen geçmişte de bu şekildedir. *P. specularis* ise Çoruh nehrinin doğusunda diğer üç türden ayrı allopatric bir yayılış sergiler. *P. giresun* ile *P. caucasicus* ise alanda simpatrik bir yayılış göstermektedir. Fakat *P. caucasicus* türünün alana çok sonraları ulaşmış olması

muhtemeldir. Sersi şekil analizlerinden de anlaşılacağı gibi *P. soganli* ve *P. davisii* türlerinin sersileri Doğu Karadeniz’de yayılış gösteren taksonlar arasında birbirine en uzak iki sersi şeklidir. Buna rağmen *P. soganli* türünün sersisi allopatrik yayılış gösterdiği *P. specularis* ve *P. giresun* türleri ile oldukça benzerlik göstermektedir. Bu durum simpatrik türleşmelerde prezigotik izolasyon bariyerlerinin allopatrik türleşmeye göre daha hızlı farklılaştığı varsayımı ile de uyumludur. *P. davisii* türünde diğer üç türden farklı olarak sersinin apikal kolunda belirgin bir kısalma lateral kolda ve dikende ise belirgin bir uzama ve eğim görülmektedir. Bu durum *P. davisii* türünün erkek sersileri üzerindeki eşeyssel seçilimin farklılığını ve şiddetini iyi bir şekilde ortaya koymaktadır. Öte yandan bunun tam tersi de söz konusudur. *P. davisii* türünde görülen sersi lateral kolundaki eğim *P. inflatus* (Kafkaslar, Gürcistan) ve *P. fieberi ilyricus* (Balkanlar, Hırvatistan) türlerinde de görülmektedir. *P. davisii* aynı zamanda cins içerisinde en eski soyhatlarından biridir. Dolayısıyla *P. davisii*’deki serkal morfolojinin atasal *P. specularis*, *P. giresun* + *P. soganli* türlerindeki sersi şeklinin ise hızlı bir eşeyssel seçim sonucu türemiş olması da olasıdır.

P. caucasicus morfogrubuna dahil taksonlar sersilerinin yapısı itibarıyla birbirlerine oldukça benzerdirler ve diş sonrası apikal kolun uzunluğu ile de diğer taksonlardan belirgin bir şekilde ayrılırlar. Sersilerin apikal kısmındaki bu uzama diş vücut büyüklüğü ile ilişkili gibi görülmektedir. Cins içerisinde en büyük ve en iri dişilere bu morfogrubun üyelerinde rastlanır. (Bkz. Şekil 3.4, 3.8 ve 3.11). Sersilerdeki apikal uzama olasılıkla çiftleşmede erkeğe avantaj sağlıyor olmalıdır. *Psorodonotus* cinsinde çiftleşme dişinin erkeğe arkadan yaklaşıp abdomenin dorsalinden erkeğin üstüne tırmanması ile başlar. Bu esnada erkek eğer sersileri ile dişiyi ovipozitörün proksimal kısmında yer alan gonagulumlarından kavrayıp sıkı bir şekilde tutabilirse sperm kesesini dişiyeye iletene kadar dişinin ondan ayrılmamasını sağlar. Erkek bakımından çiftleşmedeki bu karmaşıklık ve zorluk sersilere büyük bir önem yükler olmalı. Sersilerdeki apikal uzama için iki aday hipotez ileri sürülebilir: i) Erkeğin dişiyeye sperm kesesini iletmesinde dişinin uygun konumu alıp almadığını anlaması ve kendi pozisyonunu ona göre ayarlaması için bir duyu organı görevi görmesi ve bu nedenle uzama yönünde bir seçilime uğraması, ii) erkeğin spermatoforu dişiyeye bırakacağı süre boyunca hem dişinin ayrılmasını engellemesi hem de dişiyi istediği konumda tutması için bir yönlendirici ve kavrayıcı görevi görmesi nedeniyle uzamış olması. Her iki açıklama açısından da diş büyüklüğünün erkek sersisinde bu yönde bir seçilimi yönlendirmiş olması olasıdır.

P. venosus filogrubunun serkal morfoloji bakımından belirgin şekilde heterojen bir yapı sergilediği görülmektedir (Şekil 3.9). Grup sersi şekli açısından birincisini yalnız başına *P. venosus*’un, ikincisini ise *P. caucasicus* grubu türleri ile çakışan *P. rugulosus* + *P. tendurek* + *P. hakkari* türlerinin yer aldığı iki ayrı grup oluşturmaktadır. *P. venosus* türü sersinin bazal kısmın genişliği, lateral kolun çıkış şekli ve kolun eğimli yapısı ile diğer taksonlardan belirgin şekilde ayrılmaktadır. Filogenetik açıdan *P. rugulosus*, *P. hakkari* ve *P. tendurek* türlerinin serkal morfolojisinin *P. caucasicus* tür grubuna benzemesi olası bir konvergent evrime işaret etmektedir. Bunun da diş büyüklüğü ile ilişkili olması muhtemeldir. Öte yandan grup içerisinde üç farklı türde benzer sersi şekline rağmen *P. venosus* türündeki serkal morfolojinin farklılığı, bu türün sersi şekli için olası bir şiddetli eşeyssel seçilime ya da atasal karakterin korunmasına işaret etmektedir. Geçmişte olası bir simpatrik yayılış sersi üzerinde şiddetli bir seçim

baskısı yaratmış, bu da *P. venosus* sersisinde farklılaşmaya neden olmuş olabilir. *P. venosus* türünün lateral kolundaki kıvrım atasal bir tür olan *P. davisii* (Doğu Karadeniz), yine bir başka tür olan *P. inflatus* (Kafkaslar, Gürcistan) ve yine *P. fieberi ilyricus* (Balkanlar, Hırvatistan) türlerinde de görülmektedir. Bu durum *P. venosus* sersi şeklinin atasal bir sersi şekli olmasına da işaret etmektedir. Nitekim filogenetik ağaçlarda *P. venosus* türünün parafiletik soyhatlarında da benzer sersi yapıları görülmektedir.

Erkek sersisinin merkezi büyüklük ölçüleri ile yapılan analizler cins içerisinde 7 farklı grubun varlığına işaret etmiştir. Analizlerde *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türleri sersilerinin büyüklüğü ile dikkati çeker (Bkz. Şekil 3.11). Bu taksonlarda özellikle sersinin apikal kolunda bir uzama söz konusudur. Sersilerdeki uzamanın dişi bireylerin boyutlarıyla ilgili olması olasıdır. Orthopterlerde pronotum boyutu bireyin vücut büyüklüğünü saptama açısından kullanışlı bir yapıdır. Cins içerisinde erkek sersi büyüklüğü ile dişi pronotum büyüklüğü karşılaştırıldığında düşük seviyede bir korelasyon görülmektedir ($r = 0,37$; $P < 0,0001$). Cins içerisinde bu karakterler bakımından ilk 4 taksonun (*P. ebneri*, *P. caucasicus*, *P. hakkari* ve *P. tendurek*) aynı olduğu görülmektedir. Bu durum dişilerin vücut büyüklüğündeki artışın kısmen de olsa erkek sersisinde de büyüme yönünde bir seçim yarattığını destekler görülmektedir. Erkek pronotum büyüklüğü ile sersi büyüklüğü arasındaki uyumsuzluk ($r = 0,104$; $P < 0,01$) dişi boyutunun sersi üzerindeki etkisine işaret eder niteliktedir. Şekil 3.6 ve 3.11'de görüldüğü gibi *P. rugulosus*, *P. venosus*, *P. giresun* ve *P. davisii* türlerinin pronotum boyutu ile sersi büyüklüğündeki farklılık erkek vücut büyüklüğünün sersi boyu üzerinde etkisinin hemen hemen hiç olmadığını göstermektedir. Morfolojik, filogenetik ve ekolojik veriler birlikte değerlendirildiğinde şu saptamayı yapmak mümkündür. Aynı filogruba ait olan *P. ebneri* ve *P. caucasicus* türlerinin uzun bir sersiyeye sahip olması muhtemelen filogenetik nedenledir. Ancak *P. hakkari* ve *P. tendurek* türlerinin uzun sersilere sahip olması olasılıkla bir konvergent evrime işaret etmektedir. *P. venosus* grubunun yayılışının güneyinde yer alan *P. hakkari* ve *P. tendurek* türlerinin grup içinde en büyük sersiyeye sahip olmaları bu farklılaşmanın eşysel seçim yanında kısmen enlemsel farklılıktan (ters Bergman kuralı) kaynaklandığına da işaret etmektedir.

Orthoptera'nın Ensifera alt takımında ovipozitör ilk olarak Paleozoikte ortaya çıkmış ve günümüze kadar korunarak gelmiş sekonder bir üreme organıdır (Alexander 1968). Böceklerde ovipozitör çiftleşme sonrası döllenmiş yumurtların toprağa, bitki gövdelerine ya da köklerine veya canlı konağa bırakılmasını sağlar. Birçok böcek, yumurtalarını toprak içerisine bırakarak onları dış ortamın olumsuz şartlarından (sıcak, kuruma, predasyon vb.) korumuş olur. Yumurtalarını toprağa bırakan böceklerde ovipozitör şekli ve uzunluğu toprağın özelliklerine, embriyoların gelişimi için gerekli sıcaklık ve nem ihtiyaçlarına göre değişir (Masaki 1979, 1986). Çünkü ovipozitörün şekli toprağın yapısına göre onu kazmaya, uzunluğu ise embriyonun toprak içinde gelişimini sağlayacağı derinliğe uygun olmalıdır. Aksi takdirde türün devamlılığı söz konusu olmayacaktır. Öte yandan ovipozitör büyüklüğü canlıda bir uzlaşma veya fayda zarar ikilemi yaratır (Masaki 1986); uzun ovipozitör yumurtaların toprakta daha derine konularak kuraklıktan ve yırtıcılardan korunmasını sağlarken, dişinin hareketini sınırladığı için bir enerji bedeli de ödetir. Bu durum ovipozitör evriminin optimum bir boyutla sonuçlanmasına yol açıyor olmalı. Bazı orthopterlerde büyük vücut olmasına rağmen, küçük ovipozitör görülürken bazılarının da ise ovipozitör vücudun iki katından

fazla olabilmektedir. Bu durum ovipozitör boyutunun vücut büyüklüğünden bağımsız farklı bir seçim baskısı altında olduğuna işaret etmektedir. Cins içerisinde vücut büyüklüğü ile ovipozitör büyüklüğüne baktığımızda bir uyum görülmezken arka femur uzunluğu ile bir korelasyon görülmektedir (Bkz. Şekil 3.8, 3.4 ve 3.13). Bu durum vücuda büyük ovipozitör ile ödetilen harekette zorluk bedelinin uzun femurlarla telafi edilmesine yönelik bir uzlaşısı olabilir.

Cins içerisinde en büyük ovipozitörler (*P. hakkari* ve *P. rugulosus* hariç) Doğu Karadeniz’de yayılış gösteren taksonlarda görülmektedir (Bkz. Şekil 3.13). Tür grubunun erkek sersilerindeki farklılığa rağmen ovipozitörlerindeki benzerlik ekolojik koşulların ovipozitör morfolojisi üzerinde etkili olduğuna yorulabilir. *P. specularis* tür kümesi ovipozitörlerinin uzun ve ince yapısı ile diğer tür gruplardan belirgin bir şekilde ayrılmaktadır. Bu grubun ovipozitörlerinin Doğu Karadeniz’in nemli ve yumuşak toprağına göre bir adaptasyon sergilediği görülmektedir. *P. caucasicus* morfogrubu cins içerisinde oldukça farklı ovipozitör şekli ile dikkati çekmektedir. Enine oldukça geniş olan ovipozitör kalın ve oldukça kitinleşmiş valvler ile güçlü bir yapı sergiler. *P. caucasicus* tür grubu Anadolu’da en geniş yayılışa sahip tür grubu olmasına rağmen grup içerisinde ovipozitör şekli bakımından belirgin farklılıklar bulunmamaktadır (Bkz. Şekil 3.39). Bu durumu açıklayabilecek muhtemel iki durum söz konusudur: i) Bu ovipozitör şeklinin oldukça avantajlı olup farklı toprak yapılarına ve iklimsel koşullara uygun olması, ii) bu grubun taksonlarının yakın zamanda hızlı bir yayılmaya paralel olarak bu yapıda belirgin bir değişim gözlenmemesi. Güçlü ovipozitörün kurak ve sert topraklarda hayvanın toprak içine yumurta bırakmasında avantaj sağlaması beklenir. Güneyde yayılış gösteren *P. ebneri* ve *P. salmani* türlerinde gözlenen durum buna iyi bir örnektir. Kuzeyde de bu grubun taksonlarının bulunması birinci önermeyi desteklemektedir. Bu durum aynı zamanda tür grubunun yayılış başarısında ovipozitörün yapısındaki adaptasyonel başarıya da işaret etmektedir. *P. caucasicus* grubunda sersi, pronotum ve ovipozitör de dahil morfolojik yapıların farklı alanlara rağmen oldukça benzer olması grubun taksonlarının geçmişte hızlı bir yayılış gösterdiğine de işaret ediyor olabilir.

P. venosus grubu ovipozitör şekli bakımından belirgin iki gruba işaret etmektedir. *P. venosus* ve *P. rugulosus* ovipozitörleri ince ve kıvrımlı yapıları ile *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinden ayrılmaktadır (Bkz. Şekil 3.12). *P. venosus* ve *P. rugulosus* türleri cinsin Anadolu içerisinde enlemsel olarak en kuzeyde ve en yüksek rakımlarında yayılış gösteren taksonlarıdır. Dolayısıyla benzer habitatları kullanan bu taksonların ovipozitör şekillerindeki benzerlik ekolojik koşullara işaret etmektedir. *P. tendurek* ve *P. hakkari* popülasyonları ise hem yayılış hem de ovipozitör şekillerindeki farklılıklarla grubun diğer taksonlarından belirgin şekilde ayrılmaktadır. Bu iki popülasyonun ovipozitör şekillerindeki farklılaşmanın kuzey - güney yönünde enlemsel farklılık ile ilişkili olması olasıdır. Öte yandan ana yayılışın periferinde buluna bu türlerin ovipozitör şeklindeki farklılık kurucu etkisinden ve popülasyonların küçülmesinden kaynaklı belli bir fenotipin popülasyonda fiske olmasından kaynaklanıyor olabilir.

4.1.2. Erkek çağrı sesinin evrimi

Orthopterlerde çağrı sesleri bir dizi içsel (katlım, kas yapısı, kas sinir bağlantıları, kas liflerinin hareket düzeni, ses çıkarma organının anatomisi) ve çevresel (eşeyssel seçim, ortam sıcaklığı, vejetasyon yapısı, alandaki diğer sesler, gece/gündüz)

faktörün etkisi altında şekillenir. Taksonomik çalışmalarda haberleşme sinyalleri yoğun olarak kullanılan etolojik karakterlerdir (Desutter - Grandcolas 2003, Josta ve Shaw 2006). Tez kapsamında *Psorodonotus* cinsinde erkek çağrı seslerinin taksonomik bilgi vericiliği incelenmiştir. Çalışmada sesi üreten organ olan stridulasyon organının bulundurduğu ses dişleri sayısı, sesin örüntüsü ve tipik ses birimi olan bir hecenin zamansal yapısı çalışılmıştır.

Cins içerisinde ses diş sayısının iki büyük grup önerdiği görülmektedir (Bkz. Şekil 3.3). Ortalama olarak en fazla ses diş sayısı sırasıyla *P. tendurek*, *P. rugulosus*, *P. venosus* ve *P. hakkari* türlerinde görülmektedir. Ses diş sayısı bakımından elde edilen bu sonuç aynı zamanda filogenetik *P. venosus* grubu ile de uyumludur. Ses diş sayısı bakımından cins içerisinde ikinci grubun hem yayılış hem de takson çeşitliliği bakımından oldukça heterojen olduğu görülmektedir. Bu grup içerisinde en yüksek ses diş sayısı ortalamasına *P. soganli* türü sahiptir. Bunu sırasıyla *P. davisii*, *P. ebneri*, *P. specularis*, *P. caucasicus* ve *P. giresun* türleri izlemektedir. İkinci grubun filogenetik örüntüyle uyumluluk göstermediği görülmektedir. Doğu Karadeniz’de yayılış gösteren *P. soganli* ve *P. davisii* türleri benzer ses diş sayılarına sahipken, bunlara yakın yayılış gösteren *P. giresun* en az ses diş sayısı ile farklıdır. Filogenetik ağaçta bir taç grup oluşturan *P. venosus* filogrubunda ses diş sayısının kök dalları işgal eden *P. davisii* ve *P. specularis* türlerinden fazla olması nedeniyle, *P. venosus* grubunda ses diş sayısının artışı yönünde bir evrimleşmenin olduğu düşünülebilir. Ağaçta diğer filogrubun taç kısmını oluşturan *P. caucasicus* + *P. ebneri* türlerinde ses diş sayısının kök dalları işgal eden atasal türlere göre az olması ise *P. caucasicus* filogrubunda ses diş sayısının azalması yönünde bir evrimleşmenin olduğunu göstermektedir. *P. soganli*’nin *P. davisii* ve *P. specularis* türlerinininkine yakın bir ses diş sayısına sahip olması bu türde atasal durumun korunduğuna işaret etmektedir. *P. giresun*’de ise hem kardeş tür *P. soganli*’ye göre hem de cinsin diğer tüm türlerine göre düşük ses diş sayısının olması bu tür için bir otoapomorfi dir.

Hecedeki element sayısı ve yapısı incelendiğinde birinci tip hece yapısı içerisinde yer alan *P. davisii* ve *P. specularis* türlerinin element örüntüleri birbirlerine oldukça benzerdir. *P. specularis*’in hece yapısı *P. davisii*’ninkinden birinci elementin iki parçalı olması ve büyük elementlerin sürelerindeki artışla farklılık gösterir (Bkz. Şekil 3.15a, b). Bu iki taksonun filogenetik olarak atasal soyhatlarını temsil etmeleri çok elementli hece yapısının cinsin atasal hece tipi olduğunu göstermektedir. Birinci tip hece yapısına sahip *P. venosus*, *P. tendurek* ve *P. rugulosus* türlerinde de çok elementli hece yapısı görülür (Bkz. Şekil 3.14). Bu durum atasal hece örüntüsünün bu taksonlarda da korunduğuna işaret etmektedir.

Üç veya dört elementli bir hece yapısı sergileyen *P. soganli* türü birinci ve ikinci tip hece yapıları arasında bir geçiş özelliği gösterir. *P. soganli* türünde görülen 3 - 4 elementli hece yapısı, *P. giresun* türünde belirgin üçlü *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türlerinde ise ikili hatta tekli bir yapıya indirgenmiş görünmektedir (Bkz. Şekil 3.15c, 3.16). *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türlerinde görülen hece tipi cinsin Anadolu’da yayılış gösteren temsilcileri içerisindeki en basit hece tipidir. Birbirini takip eden bu iki elementli yapıda ilk elementin *P. ebneri*’de oldukça belirginken, *P. caucasicus*’da ise zayıfladığı görülmektedir. Hecedeki 3 - 4’lü element yapısından tek elementli yapıya doğru gerçekleşen kademeli indirgeniş 4 takson arasındaki filogenetik ilişki ile de uyumludur. Bu durum *P. caucasicus* filogrubunda görülen hece tipinin çok elementli

hece yapısından iki elementli yapıda evrimleştiğini göstermektedir (Bkz. Şekil 3.15, 3.16, 3.19 - 23). Ayrıca, *P. ebneri* + *P. caucasicus* hece tipinde cins içerisindeki hecelerde görülmeyen yeni bir yapının ortaya çıktığı görülmektedir. İkinci elementin sonunda onu takiben görülen bu yapı bazı bireylerde görülürken bazılarında yoktur. Cins içerisinde ilk kez görülmeye başlayan bu yeni “tik” tettigonitlerin bazı gruplarında dişilerin erkekleri seçmelerinde önemli bir element olarak görülmektedir (Heller 2006, Robinson ve Hall 2002, Iorgu 2012). Bu yapının seste olup olmaması bireyin yaşıyla da ilgili olabilir.

Cins içerisindeki taksonların hece süresi bakımından birbirinden oldukça farklı oldukları görülmektedir (Bkz. Şekil 3.17). Bu durum *Psorodonotus* cinsinde hece süresinin tür sınırlarını belirlemede kullanışlı bir karakter olduğunu desteklemektedir. Hece süresi bakımından en belirgin sapmayı *P. venosus* türü göstermektedir. Filogenetik olarak köken soy hatları olan *P. specularis* ve *P. davisii* taksonlarının hece süresi bakımından benzer grup içerisinde bulunması cinsin atasal hece süresinin 105 - 110 ms civarında olduğunu düşündürmektedir. *P. soganli*, *P. caucasicus* ve *P. ebneri* türleri sırasıyla hece süreleri bakımından birbirine yakın, fakat farklı grupları temsil etmektedirler. Bu durum filogenetik açıdan da uyumludur. Ancak, *P. caucasicus* filogrubu içerisinde yer alan *P. giresun* en kısa hece süresi ile sapma göstermektedir. *P. caucasicus* filogrubu içerisinde yer alan *P. soganli* ve *P. giresun* türleri hem filogenetik hem de coğrafik olarak birbirlerine çok yakın olmalarına rağmen grup içerisindeki iki uç hece süresine sahiptirler. *P. venosus* tür grubu hece süresi bakımından cins içerisinde en fazla çeşitlilik gösteren filogruptur. Cins içerisindeki minimum ve maksimum hece süreleri bu grup içerisinde *P. venosus* ve *P. rugulosus* türlerinde görülmektedir.

Hece süresi ve yapısı bakımından dikkat çekici bir sonuç simpatrik yayılış gösteren ve aynı filogrup içerisindeki yer alan yakın akraba türlerin hece süre ve yapılarındaki farklılıklardır. *P. soganli* ile *P. davisii*, *P. venosus* ile *P. specularis* bu duruma iyi birer örnektir. Birbirine yakın yayılış gösteren ve aynı filogrup içerisinde yer alan taksonlarda da benzer bir örüntü geçerlidir. Bu durum günümüzde allopatrik olan taksonların geçmişteki olası simpatriyelerinin bir sonucu olabilir. *P. soganli* ile *P. giresun*, *P. venosus* ile *P. rugulosus*, *P. rugulosus* ile *P. tendurek* hece süreleri arasındaki farklılıklar belki de geçmişteki yayılış çakışmalarının bir sonucudur. Özellikle *P. rugulosus* ve *P. tendurek* taksonları benzer hece yapılarına ve yakın yayılış alanlarına rağmen farklı hece sürelerine sahiptirler. Tanımaya dayalı türleşme çalışmalarında simpatrik yayılış gösteren yakın akraba taksonların tanımaya dayalı sinyallerinde allopatrik yayılış gösterenlere göre daha hızlı bir farklılaşmanın gerçekleştiği görülmektedir (Higgie vd 2000, Jang ve Gerhard 2006, Mullen ve Anres 2007, Çıplak vd 2009). Bu duruma cins içerisinde iyi bir örnek ise *P. davisii* ve *P. specularis*'dir. Bu iki tür allopatrik yayılış gösterip filogenetik olarak oldukça farklı olmalarına rağmen çağrı seslerindeki farklılıklar oldukça azdır (Bkz. Şekil 3.15a, b, 3.17, 3.19 - 23).

4.2. *Psorodonotus* Türlerinin Genetik Yapısı, Filogenisi ve Filocoğrafyası

4.2.1. Genetik yapı

Çalışılan COI geni bakımından cinsin tür ve populasyonları yüksek genetik çeşitlilik göstermektedir. Cins içerisinde 29 populasyondan genetik çeşitlilik bakımından homojenize olmuş iki populasyon (*P. tendurek* ve *P. hakkari*) saptandı.

Özellikle filogenetik ağacın bazal dallarını işgal eden *P. davisii*, *P. specularis* ve *P. venosus* türlerinin populasyonlarında genetik çeşitlilik parametreleri oldukça yüksektir (Bkz. Çizelge 3.9). Cins içerisinde haplotiplerin tamamına yakını türlere ve lokal populasyonlara özgü olup haplotip paylaşımı parçalı yayılım gösteren türlerin populasyonlarında da oldukça azdır.

Cinsin yayılım alanı içerisinde birçok yerde *P. venosus* - *P. specularis* (Ardahan), *P. davisii* - *P. soganli* (Rize), *P. giresun* - *P. caucasicus* (Giresun), *P. venosus* - *P. caucasicus* (Kars), *P. caucasicus* - *P. rugulosus* (Erzurum) türleri simpatrik yayılım göstermelerine rağmen türler arası haplotip paylaşımına yalnızca *P. venosus* ve *P. rugulosus* türlerinde saptanmıştır (Bkz. Çizelge 3.10). Ardahan - Posof *P. venosus* ve Erzurum - Yayla geçidi *P. rugulosus* populasyonları arasında görülen bu haplotip paylaşımı üç olası senaryoyu düşündürmektedir; i) günümüzde de devam etmekte olan türler arası bir gen akışı, ii) geçmişte yaşanmış bir ikincil temas sonucu karışım ve iii) atasal bir polimorfizm kalıntısı.

P. rugulosus Erzurum - Yayla geçidi populasyonu bu türün doğudaki en uç populasyonudur. *P. venosus* Ardahan - Göle populasyonu ise *P. venosus*'un en batı ucundaki populasyonudur. Ardahan - Göle, Ardahan - Yalnızçam ve Ardahan - Posof populasyonları kuzeydoğu dağ silsileleri ile birbirlerine bağlı populasyonlardır. Nitekim haplotip paylaşımlarında bunu desteklemektedir. İki türün populasyonlarının birbiri ile en yakın olduğu bu noktalarda haplotip paylaşımının bulunması bu iki ütr arasında günümüzde de devam eden bir gen akışının varlığına işaret olabilir. Nitekim doğal populasyonların yayılım alanlarının periferinde bulunan bireylerde populasyondaki birey yoğunluğunun azlığından dolayı eş bulmadaki zorluk bireylerin diğer taksonların bireyleriyle çiftleşmeye zorlamaktadır. Bu nedenle *P. rugulosus* ve *P. venosus* populasyonlarının birbirine temas ettiği ya da yaklaştığı zonlarda haplotip paylaşımının gözlenmesi güncel bir gen akışına işaret ediyor olabilir. *P. rugulosus* Erzurum - Yayla geçidi populasyonuna daha yakın olan *P. venosus* Ardahan - Göle ya da Ardahan - Yalnızçam populasyonlarında paylaşılan haplotip saptanamaması ise bu durumda örnekleme hatasından kaynaklanıyor olabilir. Arazi çalışmaları sırasında *P. rugulosus* Erzurum - Yaylageçidinden sadece üç, *P. venosus* Ardahan - Yalnızçam'dan iki birey ve Ardahan - Göle populasyonundan ise on birey örnek elde edilmiştir. Ardahan - Posof populasyonundan ise yeterli (28) örnek sayısı edinilmiştir. Örneklemedeki bu orantısızlık aslında örnekleme hatasından (Posof'tan çok diğerlerinden oldukça az örnekleme yapılmasından) kaynaklanan bir paylaşılan haplotip saptayamamaya neden olmuş olabilir.

Öte yandan bu iki tür aynı filogrup içerisinde yer almalarına rağmen hem erkek çağrı sesleri hem de morfolojileri birbirlerinden oldukça farklıdır. Bu nedenle mevcut haplotip paylaşımı bugün için güçlü görülen prezigotik izolasyon bariyerleri nedeniyle olasılıkla güncel değil geçmişte yaşanmış bir gen katma (introgression) ya da bu iki tür arasında paylaşılan atasal polimorfizmin bir kalıntısına işaret etmektedir. Filogenetik analizlerde *P. rugulosus* türünün periferal bir türleşme (Coyne ve Orr 2004) ile *P. venosus* soy hattından ayrılan bir dal olarak tormucuklanmayla (budding) gerçekleşmiş bir türleşme örneği sergilediği görülmektedir. *P. rugulosus* türünün *P. venosus* filogrubunun içerisinde genç bir alt soyhattı olması atasal polimorfizmin halen *P. rugulosus* ve *P. venosus* populasyonlarında paylaşılabilmesine işaret etmektedir. Bu durum paylaşılan haplotiplerin aynı soyhattı içerisinde yer alması nedeniyle parafiliden

monofiliye geçişte atasal polimorfizmin yavaş yavaş kaybedilmesine de iyi bir örnek gibi görünmektedir. *P. venosus*'un Ardahan - Posof ve *P. rugulosus*'un Erzurum - Yayla geçidi popülasyonlarının birbirinin devamı olan Mescit ve Yalnızçam dağ zincirlerinin birbirine en uzak noktalarında bulunması da gen akışından ziyade bir atasal polimorfizm paylaşılmasına işaret etmektedir. Yinede bu iki tür arasında halen var olan asimetric bir gen akışının gerçekleştiği hibrit bir zonun varlığından söz edebilmek ve mevcut durumu açıklığa kavuşturabilmek için alandan yeterli sayıda örnekleme yapılmasına ve farklı tipte belirteç genlerin taranmasına ihtiyaç vardır.

Cins içerisinde en fazla haplotip paylaşımı *P. venosus* türünün Kuzey Doğu Anadolu'da yayılış gösteren popülasyonları arasında görülmektedir. Bu durum *P. venosus* türünün bu alanda yayılış gösteren popülasyonları arasında günümüzde de devam eden bir gen akışı olduğuna ya da yakın zaman popülasyon karışımlarının gerçekleştiğine işaret etmektedir. Her iki durumu da destekleyen gözlem ve veriler mevcuttur. Ardahan platosu *P. venosus* türü için elverişli alpin çayırliklarla kaplı geniş ve yüksek bir platodur. Arazi çalışmaları sırasında özellikle Yalnızçam ve Allahuekber Dağ Sırası boyunca bu türün bireylerine yoğun olarak rastlanmıştır. Bu durum alanda devamlılık arz eden bir yayılışa işaret etmektedir. Öte yandan Ardahan platosunda yayılış gösteren *P. venosus* popülasyonlarında nükleotid çeşitliliğinin ve haplotipler arası uzaklığın oldukça yüksek olduğu görülmektedir. Bu durum geçmişte farklı alanlarda izole kalmış popülasyonların defalarca bu alanda karışmış olabileceğine işaret etmektedir. Ardahan platosunda birçok alanda *P. venosus* ile simpatrik yayılış gösteren *P. specularis* popülasyonları içinde aynı sonuçlar geçerli olabilir. *P. venosus* türünün güneydeki temsilcisi olan ve Aras Güneyi dağlarında yayılış gösteren Kars - Kağızman ve Ağrı - Taşlıçay popülasyonları arasında da haplotip paylaşımı görülmektedir. Kars - Kağızman popülasyonunun lokal bir alanda bulunması aynı dağ silsilesi üzerinde bulunan bu iki popülasyonun yakın zamanda parçalanmış bir popülasyonun kalıntıları olma olasılığını kuvvetlendirmektedir.

Popülasyonları arasında haplotip paylaşımı görülen bir diğer tür ise *P. caucasicus*'tur (Bkz. Çizelge 3.10). Bu türün popülasyonları Doğu Anadolu ve Doğu Karadeniz yükseltilerinde parçalı yayılışlar göstermektedir. Bu türe ait popülasyonlar arasında haplotip paylaşımı sadece Kars ve Erzurum popülasyonlarında görülmektedir. Kars - Kağızman popülasyonu arazi çalışmaları sırasında *P. caucasicus* türünün doğuda saptanmış en uç popülasyonudur. Bu durum bu iki popülasyon arasındaki haplotip paylaşımının yakın zaman yayılış genişlemesinin bir sonucu atasal polimorfizmin sürdürülmesi olarak düşünülebilir. Nitekim filogenetik analizlerde Erzurum ve Kars haplotiplerinin filogenetik ağaçlarda monofiletik olarak genç dalları temsil etmeleri bu görüşü desteklemektedir.

Cins içerisinde genetik çeşitliliği en az olan taksonlar her biri küçük birer popülasyonla temsil edilen *P. tendurek* ve *P. hakkari*'dir. Bu iki tür diğer türlerden farklı olarak belirgin şekilde genetik çeşitlilik kaybına uğramıştır. Bu durum muhtemelen küçük popülasyonlarda belirgin olarak gözlenen güçlü darboğazın/ların sonucudur. Bu iki türün genetik çeşitliliğindeki kayıp popülasyonların oluşumu sırasında kurucu etkisinden ya da hızlı bir habitat kaybından kaynaklanan bir genetik erozyonun sonucu olabilir. Bu iki tür cinsin doğudaki yayılışının güney sınırlarını çizmektedirler. *P. venosus* filogrubu içerisinde yer alan ve grubun yayılışının güney periferinde yer alan bu türler kuzeye doğru çekilen atasal bir popülasyonun küçük

kalıntı popülasyonları özelliği göstermektedirler. Çekilme sürecinde yükseklerde kalıntı halde kalan bu izole popülasyonlarda gözlenen durum küçük popülasyonlarda gerçekleşen genetik sürüklenme sonucu rastgele alel fiksasyonu ve genetik çeşitlilik kaybı ile benzerdir (Hampe ve Petit 2005, Avise 2009).

Psorodonotus cinsinin türleri yüksek rakım alpin yayılış gösteren türlerdir. Bu nedenle çeşitlenme ve yokoluşlarının iklimsel döngülerle ve yükseltilere bağlı olarak şekillenmesi beklenir (Çıplak 2008). Cins içerisinde özellikle *P. venosus* filogrubunun Anadolu içerisindeki yayılış ve çeşitlenmesinin *arka kenar modeli* (rear edge modeling) ile uyumlu olduğu görülmektedir. Arka kenar modeline göre, geniş alanlarda yayılış gösteren popülasyonlarda ısınma dönemlerinde yayılışın güney ucu (arka kenar) parçalanarak yükseltilerde küçük izole popülasyonlar oluşturur. Bunun tersine kuzeydeki uç genişleyerek genetik çeşitlilik biriktirir (Hewitt 1996, Hampe ve Petit 2005). Günümüz buzullar arası ısınma döneminde filogrubun yayılışının güneyinde yer alan *P. tendurek* ve *P. hakkari* bu modele uygun olarak ciddi genetik çeşitlik kaybına uğrayan popülasyonlar olarak görülmektedir. Bu iki türün aksine kuzeyde yayılış gösteren *P. venosus* türü popülasyonlarında oldukça yüksek genetik çeşitlilik görülmektedir.

P. venosus filogrubunun aksine *P. caucasicus* filogrubunda yer alan ve Anadolu'nun güney batısında bulunan *P. ebneri* genetik çeşitlilik kaybı yaşamamış görülmektedir. Batı Anadolu'da cinsin saptanan tek temsilcisi olan *P. ebneri*'nin genetik çeşitlilik kaybı yaşamaksızın varlığını günümüzde de sürdürebilmesi Güney Batı Torosların biyoçeşitlilik için iyi bir sığınak olduğu görüşüyle de uyumaktadır (Çıplak 2004, Akın vd 2010, Bilgin 2011). Beydağlarında yeterli genişlikte uygun habitatların bulunması türün genetik çeşitliliğini korumasına olanak sağlamış olmalı. Bu durum her yükseltinin sığınak olamayacağı, iyi bir sığınağın bir komüniteyi barındıracak yeterli büyüklükte olması gerektiği görüşüyle de uyumaktadır (Keppel vd 2012). Daha düşük rakımlardan saptanmış olan *P. salmani* ve *P. anatolicus* türlerinin sadece 1950'lere ait müze materyallerinden bilinmesi ve günümüzde rastlanılmaması olasılıkla bunların yokoluşuna işaret etmektedir (Çıplak 2008). Son yüzyılda yaşanan hızlı iklimsel değişim ve antopojenik etki bu türlerin habitat tahribi sonucu yokolmasına sebep olmuş olabilir. Özellikle Manisa - Gördes'ten bilinen *P. anatolicus* tip lokalitesinin yükseltisi 1600 m civarındadır ve çekilebileceği daha yüksek rakımlı bir alan söz konusu değildir. Keza *P. salmani* türünün tip lokalitesi olan Adana - Saimbeyli Bozoğlan dağının 1800 m ve üstü rakımları sarptır ve sulak çayırliklar barındırmamaktadır. Dolayısıyla, Beydağlarının aksine bu iki güney lokalitesi bu türlere yükseklerde uygun habitatlar sunamamıştır. Ayrıca bu alanlarda gözlenen otlatma baskısı, tarım arazi yapma ve su kaynaklarının yok edilmesi sonucu habitat tahribatı bu türlerin yok olduklarını düşündürmektedir.

4.2.2. Filogeni

Filogenetik analizlerin tümü *Psorodonotus* cinsinin monofilisini yüksek seç - bağla ve son olasılık değerleri ile desteklemiştirler (Bkz. Şekil 3.25 - 3.28). Ancak, farklı algoritmalarla (MP, MO ve BF) üretilen ağaçların her biri cinsin kökünde farklı dallanmalara işaret etmiştir. *P. specularis* ve *P. davisii* MP ağacında bağımsız birer dal iken, BF ağacında *P. caucasicus* filogrubunun kökünde yer alırlar. Ancak, MO ağacında *P. specularis* bağımsız bir dal olarak yer alırken *P. davisii* ise *P. caucasicus* filogrubuna

atasal bir konumda yer alır. Filogenetik ağacın genç dalları eski olanların aksine oldukça kararlı bir durum sergilemektedirler. Filogenetik ağaçlarda politomik durumlar: i) Uygun dış grupların seçilememesinden, ii) analizlere dahil edilememiş eksik ya da yok olmuş taksonların olmasından, iii) kullanılan belirtecin yeterli polimorfizm içermemesinden ve iv) ani ve hızlı soyhattı çeşitlenmesinden kaynaklanabilir (Simon vd 1994, Avise 2000, Muraji vd 2000, Nei ve Kumar 2000, Maddison ve Knowles 2006, Knowles 2009a). Ağaçlardaki bazal belirsizliği çözebilmek için yapılan haplotip ağı analizi *Psorodonotus* cinsi içinde hızlı soyhattı çeşitlenmesinden kaynaklanan bir durumun geçmişte yaşanmış olabileceğine işaret etmektedir. Dört ana filogrup öneren (*P. davisii*, *P. specularis*, *P. venosus* kladı ve *P. caucasicus* kladı) haplotip ağı çeşitlenmenin kökte eş zamanlı olduğuna işaret etmektedir (Bkz. Şekil 3.29). BEAST kronogramının da kökteki soyhattı çeşitlenmesinin eş zamanlı olduğuna işaret etmesi bu görüşü desteklemektedir (Bkz. Şekil 3.24).

Her ne kadar *P. davisii* ve *P. specularis* türlerinin dallanma hiyerarşileri ağaçlarda kararlı olmasa da tüm filogenetik analizler Kafkaslar - Doğu Karadeniz kökenli bu iki türün atasal taksonlar olduklarını desteklemektedir. Neredeyse tüm analizler *P. davisii* + *P. caucasicus* soyhattı ilişkisini desteklemesi *P. davisii* soyhattının cinsin batıya yayılış gösteren türlerinin kökenini oluşturan atasal stoğu oluşturduğuna işaret etmektedir. Haplotip ağı analizi BEAST kronogramı ile uyumlu olarak *P. specularis* + *P. venosus* soyhattı ilişkisini desteklemektedir. Tüm filogenetik ağaçlar *P. specularis* türünün dal pozisyonu konusunda çözümsüzdür. Bu durum eksik örneklerden kaynaklanıyor olabilir. *P. inflatus* Kafkas Dağlarında (Güney Osetya) yayılış gösteren ve *P. davisii*'ye hem genel morfolojisi hem de erkek sersi, erkek ve dişi subgenital plaka yapısı ile oldukça benzeyen bir türdür (Çıplak, B. Yayınlanmamış veri - Museum für Naturkunde zu Berlin incelemesi). Anadolu'da temsilcisi olmayan bu türün morfolojik olarak *P. davisii*'ye benzemesi cinsin Çoruh'un doğusundaki sohyatlarının atasal soyhattının *P. inflatus* olabileceğini düşündürmektedir. Bu durumda olası bir filogenetik ilişkinin *P. inflatus* + (*P. specularis* + *P. venosus* filogrubu) şeklinde olması beklenebilir. *P. inflatus* türüne ait dizilerin veri setine dahil edilmesi durumunda, *P. specularis* türünün dallanma hiyerarşisinin kararlı bir yapı kazanması olasıdır. Bunun yanı sıra COI geni mtgenomu içerisinde en yavaş evrimleşen genidir (Simon vd 1994). Dolayısıyla cins içerisindeki bazal politominin bir nedeni de seçilen belirteç genin meydana gelen ani çeşitlenmeyi yansıtmak hızda filogenetik sinyal biriktirememesinden kaynaklanıyor olabilir.

Filogenetik ağaçlarda *P. caucasicus* ve *P. venosus* sohyatlarının her birinin monofilisi tüm filogenetik analizler tarafından desteklenmektedir (Bkz. Şekil 3.19 - 3.24). *P. venosus* soyhattı içerisindeki parafiletik durum geçmişte yaşanmış tekrarlı karışımlara ya da atasal polimorfizme işaret etmektedir. Populasyonlar arası göçler ve karışımlar gen akışı nedeniyle populasyonların kendi genetik otonomilerini kazanmalarına engel olur. Uzun süre birbirinden izole kalmış yakın akraba populasyonlar ikincil kontak sonucu gen akışı yoluyla kendilerine özgü genetik çeşitliliği paylaşabilirler (Noor 1999). Zaman içerisinde tekrarlı karışımlar ve izolasyonlar genetik çeşitliliğin yakın akraba populasyonlarda rastgele bir şekilde dağılmasına neden olur. Doğada böylesi tekrarlı karışımlar ve izolasyonlar zaman içerisinde populasyonların monofiliye ulaşmasına engel olur (Maddison ve Knowles 2006). Böylesi durumlar farklı sohyatlarına ait haplotiplerin aynı populasyonlarda

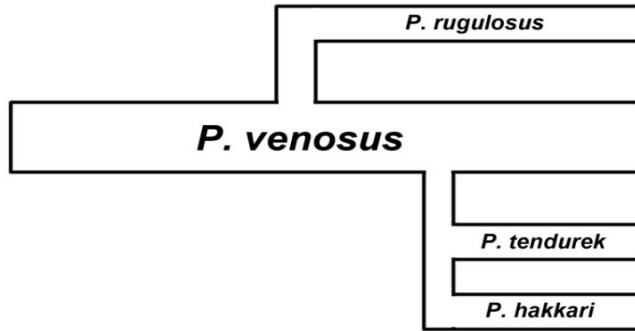
gözlenmesine neden olur. *P. venosus* soyhattı içerisindeki kimi populasyonlarda gözlenen durum (Ağrı, Ardahan ve Artvin) böylesi bir karışıma işaret etmektedir. Öte yandan atasal polimorfizm kalıntısı haplotiplerin varlığı da soyhatlarında gen akışıyla karıştırılabilir bir durumdur. Geniş alanlara yayılmış büyük populasyonlarda genetik örüntü gen akışına ve bunun hızına bağlı olarak homojen ya da klinal bir yapı sergileyebilir. Büyük populasyonların parçalanması sonucu oluşan küçük populasyonlar, başlangıçta atasal populasyondan aldıkları genetik mirastan dolayı mozaik bir örüntü sergilerler (Simon vd 1994, Maddison ve Knowles 2006, Avise 2009). Parçalı yayılış gösteren bu izole populasyonlar başlangıçta polifiletiktir. Zamanla genetik sürüklenme ve kendileşme sonucu populasyonlar parafiletik ve sonunda monofiletik bir durum kazanırlar. Monofiletiklik izole populasyonların ulaşabilecekleri en son aşamadır (Knowles ve Carstens 2007). Otonom bir yapı gösteren böylesi populasyonlar bağımsız birer evrimsel birim olmaları nedeniyle de koruma genetiği açısından önemlidirler. *P. venosus* soyhattında görülen retikulat durum parçalanmış büyük bir atasal populasyonun birbirinden izole kalıntı populasyonlarında görülen parafilin izlerini taşıyor gibidir. Benzer durumlara Kafkaslar ve Doğu Anadolu'da yayılış gösteren birçok canlı grubunda da rastlanmaktadır (Seddon vd 2002, Fritz vd 2007, Gvozdík vd 2010, Akın vd 2010). Filogenetik ağaçlarda da Ağrı populasyonunun monofilisine seç - bağla ve son olasılık analizlerinin düşük destekler verdiği görülmektedir. *P. venosus* türü içerisinde en fazla sapma gösteren bu populasyonun durumu yukarıdaki tartışmaları destekler niteliktedir. Bu populasyon büyük bir populasyondan ilkin izole kalmış bir kalıntı populasyonu niteliği taşımaktadır. Böylesi durumlar geçmişte yaşanmış populasyon dinamikleri hakkında bilgiler sağlaması açısından önemli olsa da taksonomik açıdan durumu zorlaştırabilmektedir.

P. venosus soyhattı içerisinde yukarıda değinilen gen akışı/atasal polimorfizm tartışmasına bir diğer örnek de *P. venosus* ve *P. rugulosus* türleri arasındaki durumdur. Cins içerisinde türler arası haplotip paylaşımı yalnızca *P. rugulosus* ve *P. venosus* türleri arasında görülmektedir (Bkz. Çizelge 3.10). *P. rugulosus* türünün Giresun populasyonu ağaçlarda türün taksonomik statüsünü destekler niteliktedir. Hem genç bir soyhattı hem de monofiletik bir takson olarak Giresun - Avşar *P. rugulosus* türü temsil etse de, Erzurum - Yaylageçidi populasyonu farklı bir takson özelliğini zaafa uğratmaktadır. *P. rugulosus* türünün Erzurum populasyonundan elde edilen bireyler hem *P. venosus* türüyle haplotip paylaşmakta hem de *P. rugulosus* Giresun - Avşar soyhattı içerisinde yer almamaktadır. *P. rugulosus* Giresun - Avşar populasyonunun bir tür olarak monofiletik bir soyhattı olmasında geçmişteki demografik süreçlerin önemli bir etkisi olduğu görülmektedir (Bkz. Çizelge 3.13, Şekil 3.25a). Bu durum küçük populasyonlarda genetik sürüklenmenin bir sonucu olarak atasal polimorfizimin hızlı bir şekilde kaybedilmesi sonucu monofiliye hızlı ulaşmayla uyumludur.

P. venosus soyhattı içerisinde iki ana klad görülmektedir. Birinci büyük kladı oluşturan *P. venosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*) oldukça yüksek destek alan kararlı bir yapı sergiler. *P. venosus* (Ardahan, Kars ve Ağrı) + *P. rugulosus* türlerini içeren ikinci büyük soyhattı ise oldukça retikulattır ve taksonomik açıdan problemli görülmektedir. Bu kladlar içerisinde en büyük parçalanmayı *P. venosus* türünün kendisi göstermektedir. Her iki ana kladda da temsilci haplotipleri olan bu tür mevcut taksonomik statüsü ile parafiletik bir yapı sergiler. Filogenetik açıdan ise *P. venosus* türü cins içerisindeki bu büyük kladın atasal soyhattını oluşturmaktadır. Evrimsel süreç

boyunca bu soyhattı varlığını sürdürürken bundan köken alan yeni soyhatlarının farklılaştığı ve yeni türleri meydana getirdiği görülmektedir (Şekil 4.1). Kabaca *P. venosus* soyhattı içerisindeki bu girift yapı tekrarlı karışımların, yokoluşların ve periferde izole kalmış populasyonların farklılaştığı bir tomurcuklanma ile türleşmeye işaret etmektedir. Bu nedenle *P. venosus* türünün halen varlığını sürdüren atasal tür olduğu, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinin ise bu atasal stoğun periferinde izole olmuş populasyonlarca oluşturulmuş türler olduğu söylenebilir. Bu süreçler boyunca Doğu Anadolu'nun yekpare bir yükselti bloğu olmasından dolayı kuzey güney yönlü yayılış genişlemelerinin çoğu zamanda rahatça gerçekleştirilebilmesinin de etkisi yadsınamaz. Taksonomik açıdan diğer olası bir açıklama ise *P. venosus* içinde halen tanımlanmamış kriptik türlerin olabileceğidir. Ancak, fenotipik farklılıkların belirgin olmaması yanında haplotiplerin filogenetik kararsızlığı bu olasılığı zayıflatmaktadır.

P. caucasicus soyhattı cins içerisinde yüksek dal destek değerleri ile hem monofilisi desteklenen hem de klad içi dallanma hiyerarşisi iyi çözümlenmiş bir tür grubudur. Filogenetik analizlerin tümü *P. soganli* + *P. giresun* soyhattının bu tür grubunun atasal stoğunu oluşturduğunu desteklemektedir. *P. soganli* ve *P. giresun* türleri ortak bir atadan ayrılan ve karşılıklı monofili (reciprocal monophyly) gösteren kardeş türlerdir. Genetik uzaklıklarına rağmen bu iki türün morfolojik benzerliği fenotipte benzer ekolojik taleplerin yarattığı bir durağanlığa işaret ediyor gibi görünmektedir. Bu durum moleküler verilerin özellikle kriptik türlerin saptanması ve filogenetik ilişkilerinin ortaya konulabilmesine de iyi bir örnektir. *P. soganli* ve *P. giresun* türleri bu soyhattı içerisinde diğer türlerden oldukça farklı bir morfoloji sergilemektedirler. Soyhattı Doğu Karadeniz'de yayılış gösteren bu iki tür dışında birbirine oldukça benzeyen *P. anatolicus*, *P. ebneri*, *P. salmani*, ve *P. caucasicus* türlerini içermektedir. Balkan türlerinin dizileri ile yapılan ve burada yer verilmeyen filogenetik analizler Balkan türlerinin de *P. caucasicus* soyhattı içerisinde olduğunu göstermiştir. Tür grubu içerisinde *P. soganli* + *P. giresun* soyhattından sonraki türlerin hem genetik yakınlıkları hem de fenotipik benzerlikleri dikkat çekicidir. Soyhattı içerisinde çalışılan taksonların tümünün tür statüleri desteklenmiştir. Fakat tez kapsamında olmasına rağmen örneklenmeyen *P. anatolicus*, *P. suphani* ve *P. salmani* türlerinin filogenetik ilişkileri halen net değildir.



Şekil 4.1. *P. venosus* tür grubunda gerçekleştiği düşünülen tomurcuklanma ile türleşme modellerinin gösterimi

P. caucasicus türü soyhattı içerisinde en fazla popülasyonla temsil edilen taksondur. Türün popülasyonları arasında Trabzon popülasyonu ağaçlarda bazal dal olarak yer alan en eski soyhattı olarak görülmektedir. Diğer popülasyonların tümü Trabzon soyhattına kardeş bir klad oluşturur ve birbirlerine oldukça yakın genç dallar olarak görülmektedirler. Trabzon popülasyonunun türün en eski kladı olması ve kendi içerisinde monofiletik bir yapı sergilemesi bu popülasyonun yaşadığı alanda otokton bir kalıntı popülasyon olduğunu göstermektedir. Yayılış değişimleri ve yeni alanları istila sırasında her bir izole yükseltiye ulaşan bireylerin kurduğu popülasyonlar hızla genetik sürüklenme ve kendileşmeye uğrar. *P. caucasicus* türünde her bir izole yükseltiye özgü popülasyonun otonom bir gen havuzuna sahip olma eğiliminin sebebi de bu süreçler gibi görülmektedir. Trabzon popülasyonu tür içerisinde bu duruma iyi bir örnektir. Bunun yanı sıra bu soyhattının eski olması geçmişte olası yokoluşlar sonucu kuzeyden Doğu Anadolu'ya bir yayılışın gerçekleşmiş olabileceğine de işaret ediyor olabilir. Türün ağaçlarda genç soyhattlarını temsil eden popülasyonları arasında (Erzurum - Kars, Giresun ve Sivas) haplotip paylaşımının yüksek olması yakın zamanda gerçekleşmiş yayılış genişlemeleri sonucu popülasyonlar arası genetik karışımlara ya da hızlı genişleme sonucu haplotip taşınımını temsil ediyor olabilir.

4.2.3. Filocoğrafya

Psorodonotus türleri yaklaşık 4 Myö Erken Pliosen'de en son ortak atayı paylaşmışlardır (Bkz. Şekil 3.24). Yaklaşık 3,3 – 3,5 Myö cins içerisindeki iki ana filogrubun son ortak atayı paylaştığı görülmektedir. *P. specularis* + *P. venosus* soyhattını içeren filogrup 3,3 Myö, *P. davisii*, *P. soganli* + *P. giresun* ve *P. caucasicus* tür grubunu içeren ikinci ana filogrup ise 3,4 Myö son ortak atayı paylaşmaktadır. Bu durum her iki ana filogrubunda eş zamanlı ve hızlı bir çeşitlenme yaşadığını göstermektedir. Cinsin filogenisinde kökte görülen kararsızlık ve politominin olası nedeni de bu eş zamanlı ayrılma olması olasıdır. Her iki ana filogrubun kök dallarını işgal eden türlerin yayılışları Kafkaslar - Doğu Karadeniz ile sınırlanmıştır. Eski birer soyhattı olan bu türlerin günümüzde de aynı alanlarda bulunmaları çeşitlenmelerin özellikle bu alanlarda yaşanan iklimsel ve coğrafik süreçlerle ilişkili olduğunu düşündürmektedir. Cinsin iki büyük soyhattına farklılaştığı dönem (4 Myö) Orta Pliosen'in ortalarına denk gelmektedir. Pliosen Kafkaslar ve Doğu Anadolu'da tektonik hareketlerin ve volkanizmanın yoğun olarak yaşandığı bir dönemdir (Şaroğlu ve Yılmaz 1986, Şengör vd 2008). Bu dönemin tektonik hareketleri çoğunlukla Doğu Anadolu'da oluşan faylanmalarla karakterizedir (Koçyiğit vd 2001). Cinsin ana soyhattlarının bu dönemde farklılaşması ilkin çeşitlenmede iklimsel değişimlerden çok tektonik hareketlerin tetikleyici olabileceğini düşündürmektedir. Cinsin atasal stoğa en yakın türleri olan *P. davisii* ve *P. specularis*'in Doğu Karadeniz'deki yayılışları bu varsayımı destekler niteliktedir. Bu iki türün birbirleriyle olan yayılış sınırlarını Çoruh nehri belirler. *P. davisii* türü Çoruh nehrinin batısında *P. specularis* (ve Kafkas türü *P. inflatus*) nehrin doğusunda yayılış göstermektedir. Bu durum ilkin soyhattı çeşitlenmesinin Çoruh nehrinin oluşumu ile ilişkili olabileceğine işaret etmektedir. Çoruh nehri Doğu Karadeniz Dağlarını hem kuzeyde Anadolu içlerindeki yükseltilerden hem de kuzey - güney yönlü derin vadileri ile doğu - batı yönünde birbirinden ayırır. Nehir gerek yarattığı derin kanyonlar ile gerekse de oluşturduğu mikroklima ile (Akdeniz iklimine sahip) birçok canlı türü için bir bariyer niteliği taşır (Atalay vd 1985, Sağlam vd 2014). Nehir Bayburt dolaylarında doğar ve Kelkit - Çoruh

fayının oluşturduğu yatakta akarak Yusufeli civarlarında kuzeye dönerek Batum'dan Karadeniz'e dökülür. Nehrin aktığı yatak olan Kelkit - Çoruh fayının oluşumu Kuzey Anadolu Fayı ve çevresindeki fayların oluşumuna paralel olarak Pliyosen'e 5 - 6 Myö tarihlendirilmektedir (Ketin 1969, Tokay 1973). Bu tarihlendirmenin cins içerisindeki ilkin çeşitlenme ile çakışması, cins içerisinde Çoruh nehrinin oluşumunun tetiklediği bir farklılaşma dalgası önermesini destekler niteliktedir.

İki ana filogrubun farklılaşması ve ilkin çeşitlenmeleri Geç Brunsummian (3,37 – 3,94 Myö) ve Reuverian (2,62 – 3,37 Myö) dönemlerine denk gelmektedir. Bu dönem Geç Pliyosen'de iklimsel dalgalanmaların belirginleştiği Kuzey Yarım kürede buzul ve buzullar arası dönemlerin yoğun olarak yaşandığı devirlerdir (Braccinii vd 1993, Ehlers ve Gibbard 2008, Popescu vd 2010). Bu durum klad içi çeşitlenmelerde iklimsel değişimlerin etkili olabileceğine işaret etmektedir. Bu farklılaşmaların ilki *P. davisii* + *P. caucasicus* soyhattında görülmektedir. *P. davisii* ve *P. caucasicus* soyhattının en son ortak atayı 3,42 Myö paylaşmış olmaları bu çeşitlenmenin Geç Brunsummian ısınma dönemini takiben gerçekleşmiş olabileceğine işaret etmektedir. *P. davisii* köken soyhattı olarak filogrubun yayılışının en doğusunda yer almaktadır. Soğuk seven formlar olan bu canlılar için buzul dönemleri yayılışlarını genişletebilecekleri uygun habitat ve koridorların olduğu dönemlerdir. Bu açıdan *P. davisii* soyhattının Doğu Karadeniz'den batıya doğru genişlemesi olası bir buzul devrinde oluşacak uygun habitat şartları ile mümkündür. Buzullar arası dönemler ise yükseltilere çekilerek izole olmalarına ve farklılaşmalarına neden olmaktadır. Anadolu'daki dağcıl orthopterlerin çoğunda görülen soyhattı çeşitlenmeleri bu örüntüyü sergilemektedir (Çıplak 2004, Çıplak vd 2009, Kaya vd 2012, 2013a, 2014, Boztepe vd 2013). Benzer bir senaryo *P. specularis* + *P. venosus* soyhattı için de geçerli görülmektedir. Bu filogrub içerisinde paylaşılan en son ortak ata 3.3 Myö önce olup Geç Brunsummian - Erken Reuverian sınırına denk gelir. Reuverian buzul devrinin başlarına denk gelen bu dönem nemli - öksinik iklimde yayılış gösteren *P. specularis* ile alpin çayırıklarda - karasal iklimde yayılış gösteren *P. venosus* soyhattının farklılaşmasına neden olmuş gibi görülmektedir. Bu buzul dönemlerinde olasılıkla *P. specularis* soyhattı Karadeniz kıyılarına inerken *P. venosus* soyhattı ise yayılışını aşağı Kafkaslara güneye doğru genişletmiş olmalıdır. Benzer yayılış örüntüleri Kafkaslar ve Anadolu'da yayılış gösteren başka dağcıl formlarda da görülmektedir (Fritz vd 2007, Akın vd 2010, Gvoždik vd 2010).

P. caucasicus soyhattı içerisinde *P. davisii*'den sonraki çeşitlenme (*P. soganli* + *P. giresun*) + (*P. ebneri* + *P. caucasicus*) soyhattları arasında görülmektedir. Bu iki soyhattı en son ortak atayı yaklaşık 2,74 Myö paylaşmaktadır. Bu dönem aynı zamanda *P. caucasicus* soyhattının Doğu Karadeniz'den batıya yayılışını genişlettiği dönem olarak da kabul edilebilir. Soyhattının atasal stoğunun Reuverian (2,62 – 3,37 Myö) boyunca Doğu Karadeniz'den batıya doğru yayılışını genişletmiş olması olasıdır. Bu iki soyhattının farklılaşmasının Reuverian sonu Praetiglian döneminin başına denk gelmesi iklimsel değişimlerle ilişkili bir parçalanmaya işaret etmektedir (Rousseau vd 1992, Popescu 2010). Bu dönemde *P. venosus* soyhattında herhangi bir çeşitlenmenin olmaması dikkat çekicidir. Bu durum soyhattının yayılış gösterdiği Aşağı Kafkaslar ve Doğu Anadolu'nun kuzey - güney yönlü yayılış değişimlerine izin vermesinin ve bariyer yaratacak heterojen bir yükselti olmamasının bir sonucu olabilir. Bu durum aynı zamanda Anadolu'nun doğusu ve batısı arasındaki topoğrafik yapının canlı çeşitlenmesinde yarattığı farklılığa da iyi bir örnek teşkil etmektedir. Cins içerisinde

görülen bu ilkin çeşitlenmeler Geç Pliyosen'deki iklimsel dalgalanmalarla ve Kafkaslar - Anadolu kara parçasının topoğrafik yapısı ile ilişkili görülmektedir.

Pleistosen yeryüzünde iklimsel dalgalanmaların yoğun olarak yaşandığı bir dönemdir (Cox ve Moore 2005, Ehlers ve Gibbard 2008, Preusser vd 2011). Sadece 2,5 – 2,0 Myö zaman aralığında 14 - 17 buzul devri saptanmıştır (Husen 2000, Ehlers ve Gibbard 2008). Bu iklimsel dalgalanmalara paralel olarak cins içerisinde en fazla çeşitlenmede bu jeolojik devirde görülmektedir. Özellikle Gellasian - Calabrian Geçişi (GCG: ~1,70 – 2,00 Myö) iki ana soyhattında da eş zamanlı çeşitlenmelerin görüldüğü bir dönem olarak dikkati çekmektedir (Bkz. Şekil 3.24). GCG döneminde sırasıyla *P. caucasicus* soyhattında *P. soganli* + *P. giresun* (1,87 Myö) ve *P. ebneri* + *P. caucasicus* (1,85) türleri, *P. venosus* soyhattında (*P. venosus* + (*P. tendurek* + *P. hakkari*)) + (*P. venosus* + *P. rugulosus*) (1,83 Myö) eş zamanlı olarak son bir ortak atayı paylaşmış ve farklılaşmaları yaklaşık 1,8 Myö başlamıştır. GCG dönemi içerisinde bir buzul-buzullararası geçiş dönemi (~41 bin yıl süren) görülmektedir (Leroy 2007, Ehlers ve Gibbard 2008). Bu periyot buzul devirlerinin arkasından hızlı ısınma dönemlerinin başladığı dönemdir. Kurakçıl bitkilerin Avrupa'da yayılmaya başladığı bu ısınma döneminde özellikle orta yükseklikteki dağların soğuk seven formlar için sığınak olarak kullanıldığı bildirilmiştir (Leroy 2007). Böylesi bir ısınma dönemi ile cins içerisinde yeni soyhatları oluşumunun çakışması önceki buzul döneminde geniş alanlarda yayılmış soğuk seven formların ısınma dönemiyle yükseltilere çekilerek izole kalmaları ile uyumludur. Öte yandan cinsin iki ana soyhattında da eş zamanlı çeşitlenme görülmesi GCG'deki iklimsel değişimin tüm Anadolu'yu etkilediğine işaret etmektedir.

Cins içerisinde ana filogruların Geç Pliyosen'de oluştuğu ve filogrular içi tür çeşitlenmesinin Pleistosen içerisinde gerçekleştiği görülmektedir. Özellikle ağaçlardaki genç dalların oluşumu Pleistosen'de son 1,5 milyon yıl içerisinde görülen ısınma ve soğuma dönemleri ile ilişkilidir. İklimsel dalgalanmalar popülasyonlarda yatay ve dikey yayılış değişimlerine neden olarak soyhattı çeşitlenmeleri için adeta hareketi sağlayan bir motor işlevi görür (Hewitt 1999, 2000, Çıplak 2004b). Popülasyonlarda yayılış değişimlerine, parçalanmalara, karışımlara ve hatta yok oluşlara neden olan bu dönemler evrimsel güçlerin gen havuzlarını yoğun olarak şekillendirdiği dönemlerdir (Hewitt 2003, Avise 2009). Filogrular üzerinde Pleistosen'de görülen 5 büyük buzul devrinin Donua (~800 Byö – 1 Myö), Günz (~600 – 700 Byö), Mindel (~300 – 400 Byö), Riss (~128 – 347 Byö) ve Würm (~127 – 10 Byö) etkileri dikkat çekicidir (Husen 2000). Özellikle *P. venosus* soyhattı içerisinde *P. venosus* + *P. rugulosus* ile *P. tendurek* + *P. hakkari* soyhatlarının en son ortak atayı sırasıyla Donua ve Günz buzul devirlerinde paylaştıkları görülmektedir. *P. tendurek* + *P. hakkari* türleri cins içerisinde en yakın zamanda oluşmuş türleşme örnekleridir. Riss ve Würm buzul ve buzullar arası ısınma dönemlerinin ise yakın zaman popülasyon içi genetik çeşitliliği tetiklediği görülmektedir.

4.2.3.1. *P. caucasicus* soyhattının istatistiksel filocoğrafyası

P. caucasicus tür grubu cinsin geniş alanlara yayılmayı başarabilmiş monofiletik tek soyhattıdır. Kafkaslar - Anadolu ve Balkanlara kadar yayılan bu soyhattı aynı zamanda cinsin batıdaki yayılış sınırlarını belirler. Soyhattı içerisindeki en eski kladların Doğu Karadeniz kökenli olması (*P. soganli* ve *P. giresun*) Balkanlara ve Anadolu içerlerine yayılışın Karadeniz Dağları boyunca doğu - batı doğrultusunda

gerçekleştiğini desteklemektedir. *P. caucasicus* soyhattının Balkanlara geçişi ve Anadolu içerlerine yayılışında iki “köprübaşı” nokta/populasyon dikkat çekicidir. Bunlardan ilki Balkanlara geçiş noktası, diğeri ise Doğuya yayılışı başlatan noktadır. YBH analizi Balkanlara geçişte köprübaşı etkisini Batı Karadeniz - Marmara civarında var olmuş bir populasyonun gerçekleştiğine işaret etmektedir Bu atasal stoğun bir kolunun Kuzey Marmara kara köprüsü (İstanbul yarım adası) üzerinden Balkanlara diğerkolunun ise Batı Anadolu’ya yayıldığı en olası senaryodur (Bkz. Şekil 3.26 - 29). Jeolojik veriler İstanbul boğazının son 7 - 5 Byö açıldığını, Çanakkale boğazının ise daha eski olduğunu göstermektedir (Çağatay vd 2006, Meriç vd 2000). Bu durum İstanbul boğazı yoluyla Balkanlara yayılışı destekler niteliktedir. Benzer ekolojik talepleri gösteren başka bazı orthopterler ile yapılan çalışmalarda İstanbul boğazının güçlü bir bariyer olmadığını desteklemektedir (Korkmaz 2011, Çıplak vd 2010). Fakat boğazların bariyer etkisini ve geçirgenliğini saptamak için Avrupa - Balkanlar - Trakya ve Anadolu hattında yayılış gösteren pek çok canlıdan verilere ihtiyaç vardır.

Yapılan arazi çalışmalarında saptanamamış olsa da, *P. caucasicus* soyhattının Anadolu’nun batısında yayılış gösterdiğinin kanıtı *P. anatolicus* türüdür. Bu türe ilişkin en son kayıt 1990 - 1993 yılları için verilmiştir (Tazegül ve Önder 2012). Bu türle benzer ekolojik talepleri olan ve Batı Anadolu’da benzer alanlarda yayılış gösteren küçük boyutlu orthopter populasyonlarında görülen düşük genetik çeşitlilik dikkat çekicidir (Çıplak vd 2009). Bu durum *P. anatolicus* populasyonunun yok olmuş olma ihtimalini güçlendirmektedir. *P. ebneri* bu soyhatının Anadolu içlerinde saptanmış en güney batıdaki temsilcisidir. *P. ebneri* populasyonunun soyhattının doğuya ulaşmasında köprübaşı görevi gören populasyon olması muhtemeldir. Bu açıdan *P. ebneri* populasyonunun gelecekte de varlığını sürdürmesi *P. caucasicus* soyhatının batı Anadolu’da varlığını sürdürebilmesi için önemlidir. Batı Torosların güney ucundan Toros dağ zinciri ve Anadolu Diagonali yoluyla (Toros yolu: Çıplak 2008) Doğu Anadolu’ya ve Tekrar Doğu Karadeniz’e ulaşan bu soyhattı 2 milyon yıllık yayılışı sürecinde neredeyse Anadolu’nun tüm yükseltilerini kullanmış ve köken aldığı alanlara tekrar geri dönmüş gibi görünmektedir. Yayılış hattı üzerinde olması gereken soyhatlarına günümüzde rastlanmaması cins içerisinde en fazla yokoluşların *P. caucasicus* soyhattında gerçekleştiğine işaret etmektedir. Yayılışlar sırasında her bir izole yükseltiye ulaşan bireylerin kurduğu populasyonların genetik çeşitliliğini genetik stokastisite hızla çalmaktadır (Allendorf ve Luikart 2007). Yaşanan böylesi evrimsel süreçler ve ısınmaya paralel olarak güneydeki populasyonların habitatlarının değişimi *P. caucasicus* soyhattında yokoluşları tetiklemiş gibi görülmektedir. Bu çalışma ile saptanamayan bir diğertür olan *P. salmani* bu duruma iyi bir örnek niteliğindedir. Öte yandan genetik sürüklenme ve kendileşme her bir yükseltide izole *P. caucasicus* soyhatının hızla monofiletik bir yapı kazanmasına neden olmuş gibi görünmektedir. Bu durum yokoluşların yanı sıra *P. caucasicus* soyhattında önemli derecede çeşitlenmenin de nedenidir. Geçmişte Anadolu’da saptanan örneklerine bakıldığında *P. caucasicus* türünün Doğu Anadolu’nun büyük bir kısmında yayılış gösterdiği görülmektedir. Filogenetik ağaçlarda ise türün kuzeydeki Giresun - Tamdere, Sivas - Kösedag ve güneydeki Erzurum - Hınıs ve Kars - Kağızman populasyonlarının yeni soyhatlarını temsil etmesi yayılışın oldukça hızlı ve alanda süreklilik arz ettiğine işaret etmektedir. Bu nedenledir ki her ne kadar *P. salmani* ve *P. suphani* filogenetik analizlere dahil edilememişse de, hem grubun yayılış ve farklılaşma örüntüsü hem de orijinal tanımlarında verilen özellikler dikkate alındığında bu iki türün *P. caucasicus* türünün

birer lokal popülasyonu olması oldukça olası görünmektedir. Bu nedenle sinonim oldukları kanısındayız.

4.2.4. Popülasyonların tarihsel demografisi

Psorodonotus cinsi popülasyonları Anadolu yükseltilerinde 1600m - 2600m yüksekliğe kadar alpin - subalpin çayırıklarda yayılış gösterir. Cinsin Kafkaslar ve Balkanlarda bulunan popülasyonları da benzer bir habitat ve yükselti tercihi sergilemektedir (Ebner 1923, Ramme 1951, Stolyarov 1983, Çıplak 2008). Özellikle dağcıl formların popülasyon demografileri iklimsel dalgalanmalara bağlı habitat genişlemesi, daralması ve kayıplarından önemli derecede etkilenir (Carstens vd 2005, Carstens ve Richards 2007, Whittaker ve Fernández - Palacios 2007, Gvoždík vd 2010). Alpin çayırıkları tercih eden bu canlılar için yayılış alanının topoğrafik yapısı, genişliği, diğer popülasyonlarla zaman zaman gen akışına izin verecek koridorlara sahip olması ve stres dönemlerinde popülasyonun ulaşabileceği sığınak/ların olması dağcıl formların devamlılığı için önemlidir. (Cox ve Moore 2005, Whittaker ve Fernández - Palacios 2007, Çıplak 2008). Soğuk seven formlar düşük enlemlerde yalnızca yüksek rakımlarda parçalı yayılış gösterirler. Bu nedenle de adeta kıta içi ada popülasyonlarıdır. Yüksek rakım dağ ekosistemleri çevrelerinden yalıtılmış konumlarıyla kıta kütleleri üzerindeki adalar/gök adalar olarak çevrelerindeki geniş düşük rakım ekosistemlerine göre oldukça farklıdır (Whittaker ve Fernández - Palacios 2007). Dağlar kuvvetli rüzgarların, ani sıcaklık değişimlerinin ve büyük sıcaklık farklarının olduğu oldukça zorlu alanlardır (Beniston 2006). Yüksekliğe ve bakıya göre değişim gösteren iklimik değerlere bağlı olarak yükselti boyunca yayılış gösteren canlılarda da ekstrem değişimler gözlenir. Dağ ekosistemlerinde yükseltiye göre canlı formlarda katmanlı/zonal bir yapı gösterir. Ormanlar genellikle orta yükseltilerde bulunurken yükselti arttıkça iklim sertleşir bitki komüniteleri yerlerini çayır ve tundralara bırakır. Yükselti arttıkça hava tabakasının incelmelerinden dolayı iklim daha soğuk ve kuru bir hal alır. Zorlu iklim koşullarından dolayı dağlardaki yaşam formları çevrelerindeki düşük rakımlara göre oldukça şiddetli seçim baskılarına maruz kalırlar.

Dağlardaki karakteristik flora ve fauna güçlü bir şekilde yükseltiye bağlıdır. Bu durum dağlarda “yaşam zonları” (benzer yükseltilerdeki benzer ekosistem bantları) oluşumlarına neden olur. Bu faktörler dışında popülasyonların kaderini belirleyen bir diğer etmen sahip olunan genetik çeşitliliğidir. Yüksek rakım dağ ekosistemlerinin en belirgin özelliği hızlı habitat kayıpları, parçalanmaları ve bunlara bağlı olarak ortaya çıkan biyolojik çeşitlilikteki azalmadır. Bu nedenle de çoğu dağcıl form yüksek derecede yok olma tehlikesi altındadır (Whittaker ve Fernández - Palacios 2007). Stres koşullarında genetik arkaplan popülasyonların sigortasıdır. Stokastik süreçlerin yarattığı demografik dalgalanmalar, genetik erozyon ve kırılabilirlik yalnız popülasyonların sahip olduğu yeterli miktardaki genetik varyasyonla aşılabılır (Hedrick 2005, Allendorf vd 2007). Dağcıl bir form olan *Psorodonotus* cinsi popülasyonlarının demografik örüntülerinde de bahsedilen bu süreçlerin etkileri görülmektedir. Cinsin popülasyonlarında genetik çeşitlilik Pleistosen içerisinde şekillenmektedir. Özellikle Günz (~600 - 700 Byö), Mindel (~300 - 400 Byö), Riss (~128 - 347 Byö) ve Würm (~127 - 10 Byö) buzul dönemleri ile popülasyon içi haplotip çeşitlenme zamanları arasındaki uyum bu açıdan dikkat çekicidir. *P. specularis* ve *P. davisii* türleri cinsin en eski otokton soyhatlarını oluşturmaktadır. Her iki türün popülasyonlarının Kafkaslar ve

Doğu Karadeniz’de milyonlarca yıldır varlığını sürdürmesi, genetik çeşitliliklerinin yüksek olması ve oldukça eski haplotipleri barındırmaları (*P. specularis* 0,52 Myö; *P. davisii* 0,64 Myö) bölgenin iyi bir sığınak olma özelliğinden kaynaklanıyor olmalı. Bu durum Karadeniz’in Doğu kıyılarının bir buzul sığınağı olduğu görüşüyle de uyumaktadır (Seddon vd 2002, Lo Presti ve Oberprieler 2009, Gvozdík vd 2010, Tarasov vd 2000, Sağlam vd 2013). Öte yandan populasyonlarda çok eski tarihli haplotiplere rastlanmaması populasyonların her ne kadar varlığını günümüze kadar sürdürmüşlerse de geçmişte genetik erozyon/lar yaşadıklarını da göstermektedir. Fakat demografik analizler yakın zamanda Rize - Ovit populasyonu için herhangi bir genişleme ya da daralma öngörmemektedir. Bu durum bölgenin topoğrafik yapısı ile ilişkili görünmektedir. Doğu Karadeniz Dağları hem yüksek (yaklaşık 4000 m’ye kadar varan) hem de Doğu - Batı yönelimli dağ sıralarıdır. Mevcut yapıları ile bu dağ sıraları iklimsel dalgalanmalar sırasında populasyonların hem dikey hem de yatay yayılış değişimlerine izin vermiş görünmektedir (Atalay 2002, Çıplak vd 2010, Şekercioğlu vd 2011). Bu durum populasyonların değişen iklim şartlarına rağmen varlıklarını sürdürebilecekleri uygun habitatlar bulmasına olanak sağlayarak yokoluşlara bir tampon görevi görür. *P. davisii* türü içinde bu durum geçerlidir. Populasyondaki durağan demografik yapı ise iklimsel dalgalanmalar boyunca *P. davisii* populasyonunun devamlı benzer büyüklükteki habitatlara sahip olmasından kaynaklanmış olmalı.

P. specularis türü Çoruh nehrinin doğusunda Gürcistan’da ve Kuzey Doğu Anadolu’da nemli Karadeniz ikliminin hissedildiği Artvin ve Ardahan’da yayılış gösterir. Türün yayılışının en güney sınırını Ardahan - Göle populasyonu oluşturur. *P. specularis* populasyonları içerisinde Artvin - Şavşat populasyonu iki demografik parametre (Tajima’s *D*: -2.301, Fu and Li’s *F*: -3.647) ile genişlemeye işaret etmektedir. Genişleme zamanının son buzul devri Würm (~127 - 10 Byö) ile çakışması soğuma dönemi içerisinde populasyonun elverişli ortamlarda bulunduğuna işaret eder. GMRF Skyride grafiği de Şavşat populasyonunun son buzul devri ortalarında (~75 Byö) bir genişleme yaşadığını ve bu buzul döneminin sonlarına doğru (~50 Byö) ise güçlü bir daralma geçirdiğini gösterir. Doğu Karadeniz, Anadolu’da buzullaşmanın yoğun olarak yaşandığı alanlardandır (Doğu vd 1993, Gürgeç ve Yeşilyurt 2012). Bu durum Şavşat populasyonunun buzul devrini düşük rakımlarda geçirdiğine işaret eder. Muhtemelen türün Çoruh nehrinin doğusunda yayılış gösteren populasyonları da bu dönemi Cis - Trans Kafkaslar arası Gürcistan çukurluğunda geçirmiş olmalı. Düşük rakımlı bu vadilerde türün populasyonlarının genişleme yaşamış olması olasıdır. Şavşat populasyonunda görülen demografik dalgalanmalar iklimsel süreçlere ve bunların neden olduğu karışım ve parçalanmalardan kaynaklanıyor olabilir. Nitekim populasyonda dışa göçler ve parçalanmalar ani genetik çeşitlilik kayıplarına neden olduğu için demografide daralmalara neden olmaktadır. Isınmanın başlaması ile birlikte düşük rakımdaki populasyonun yükseltilere çekilmesinin durağanlığa neden olduğu görülmektedir. GMRF Skyride grafiği de *P. specularis* Artvin - Şavşat populasyonunun son 25 bin yıldır durağan bir demografik yapı sergilediğini göstermektedir.

P. specularis türünün Ardahan’da yayılış gösteren diğer populasyonlarına bakıldığında Ardahan - Hanak populasyonu iki demografik parametre (Fu’s *F*s: 5,679; *g*: -428.56) bakımından daralmaya işaret etmektedir. GMRF Skyride grafiği de bu iki parametreye uyumlu olarak bu populasyonda yaklaşık son 50 binyıl içinde bir daralmanın yaşandığını gösterir (Bkz. Şekil 3.). Türün Ardahan Çıldır populasyonunda

Tajima's D 'si düşük bir negatiflikle (-1,672) geçmişte bir genişleme önerse de g parametresi (-426,619) Ardahan Hanak populasyonunda olduğu gibi bir daralmayı detekler. Her iki popülasyonda birbirine oldukça yakındır. Hanak popülasyonu Yalnızçam dağlarının güneyinde 2029 m rakımda, Çıldır popülasyonu ise 1940 m rakımda yayılış göstermektedir. Kuzey Doğu Anadolu hem yüksekliği hem de Sibirya alçak basınç alanının etkisi altında olması nedeniyle Türkiye'nin en soğuk bölgesidir. Geniş bir düzlük olan ve derin yarıklarla parçalanan Erzurum - Kars platosunu bulunduğu alan ortalaması 2000 m olan yüksek bir dağlar - ovalar düzlüğüdür. Erzurum Kars platosunun kuzeyinde yer alan Karçal (3428 m) ve Yalnızçam dağlarında Pleistosen buzullarının 2000 - 1950 m'ye kadar indiği bildirilmektedir. Günümüzde de halen Karçal dağının kuzey yamaçlarında 2600 m'ye kadar inen buzullar saptanmıştır (Gürgen ve Yeşilyurt 2012). Bu durum buzul dönemlerinde Ardahan platosunun buzullarla ya da permafrost (donmuş toprak) tabaka ile örtülü olduğuna işaret etmektedir. Bu durum türün Ardahan popülasyonlarının ısınmayla birlikte alana yayılmaya başladığını düşündürmektedir. Hanak ve Çıldır popülasyonlarında görülen daralmalar olasılıkla Şavşat popülasyonu bireylerinden Ardahan popülasyonlarının oluşması sonucu görülen kurucu etkisinin yarattığı bir darboğazı yansıtır olabilir. Her üç popülasyonun birbiriyle haplotip paylaşması da bu durumu destekler niteliktedir.

Cins içerisinde tüm demografik parametreler bakımından kuvvetli genişleme gösteren tek popülasyon *P. rugulosus* türünün Avşar popülasyonudur. Doğu Karadeniz'in batı sınırına yakın Giresun Dağlarında 2260 m rakımda alpin çayırıklarda yayılış gösteren bu popülasyon aynı zamanda alanında baskın türüdür. GMRF Skyride grafiği Avşar popülasyonunun geçmişte iki kez genişleme yaşadığını göstermektedir. İlki yaklaşık 80 Byö yaşanan bu genişlemeden sonra yaklaşık 60 Byö popülasyonun güçlü bir darboğaza girdiği görülmektedir. Würm buzul devrinin ortalarına doğru yaklaşık 50 Byö popülasyonda tekrar bir genişlemenin başladığı ve günümüze kadar da bu genişlemenin sürdüğü görülmektedir (Bkz. Şekil 3.25). Popülasyonda görülen bu demografik dalgalanmaların son buzul devri içerisinde görülen küçük iklimsel salınımlarla, bölgenin topoğrafyası ve Würm buzul devrinin alandaki etkileri ile ilişkili olması beklenir. Pleistosen içerisindeki iklimsel dalgalanmalar uzun buzul dönemleri ve kısa buzullar arası dönemlerle karakterize edilir (Husen 2000, Ehlers ve Gibbard 2008). Son buzul devri olan Würm içerisinde de kısa süreli ısınma ve soğuma dönemleri görülmektedir (Sarıkaya vd 2009). Bu dalgalanmalar popülasyonların demografileri üzerinde de dalgalanmalar yaratmış olabilir. Alanının topoğrafyası da yine habitat genişlemeleri ve daralmaları nedeniyle demografi üzerinde etkili olmaktadır. Giresun Dağları Doğu Karadeniz Dağları'nın batı sınırını oluştururlar. Bu dağ sırası batıya doğru hızlı bir şekilde alçalır ve Orta Karadeniz'de dağların yükseltisi yaklaşık 1000 m'ye kadar düşer. Bu durum günümüzde 2200 m'de yayılış gösteren Avşar popülasyonu için batıya yayılışı sınırlar niteliktedir. Buzul dönemlerinde uygun habitatların varlığı buzul alt ve orman üst sınırı ile belirlenir. Anadolu'da özellikle Doğu Karadeniz Dağları, Pleistosen buzullaşmasının en etkili olduğu yerlerdendir (Doğu vd 1997). Bu alanlarda Pleistosen daimi kar sınırı 2500 m civarına kadar inmiştir (Gürgen ve Yeşilyurt 2012). Buzul sınırının 2500 m'ye ve don toprak sınırının 2000 m'lere kadar inmesi bu canlılar için büyük oranda habitat kaybına neden olmuş olmalı. Doğu Karadeniz'in batı ucundaki bu popülasyon için Orta Karadeniz dağlarındaki ani yükselti düşüşü bu popülasyon için buzul dönemlerinde dahi yayılışı sınırlayan bir durum gibi görünmektedir. Zira buzul dönemlerinde dahi 1000 m ve civarı Anadolu'da buzullarla

kaplanmadığı için batı Karadeniz dağ silsileleri muhtemelen buzul dönemlerinde dahi orman zonu ile kaplıydı. Dolayısıyla Avşar populasyonunda buzul dönemlerinde daralmanın görülmesi batıda düşük rakımdan doğuda ise buzullaşmadan kaynaklanan habitat kaybıyla açıklanabilir. Isınma dönemi ile birlikte populasyonda genişleme gözlenmesi buzullarla kaplı alanların yeni habitatlar olarak kazanılması ile ilişkili olabilir.

Cins içerisinde demografik parametrelerin yakın zamanda güçlü daralmaya işaret ettiği iki populasyon bulunmaktadır bunlar: *P. specularis* Ardahan - Hanak ve *P. venosus* Ağrı - Taşlıçay populasyonlarıdır. Ağrı - Taşlıçay populasyonu *P. venosus* türünün yayılış alanının en güneyinde izole bir şekilde yer alması ve oldukça eski haplotiplere sahip olması ile dikkat çekmektedir. Demografik parametreler içerisinde Fu's *Fs* ve GMRF Skyride grafiği Taşlıçay populasyonunun bir daralma geçirdiğine işaret etmektedir. Grafik Taşlıçay populasyonunun 100 Byö bir darboğaz yaşadığını, son 50 bin yıldır da bu azalmanın yavaşlayarak devam ettiğini göstermektedir (Bkz. Şekil 3.25). Taşlıçay populasyonu günümüzde Aras Güneyi Dağlarının doğu kanadında yayılış göstermektedir. Bu dağ bloğu yüksekliği 3000 m'yi bulan ve batıda Erzurum'un Karayazı ilçesinden başlayıp doğuda Ağrı dağına kadar uzanan kıvrımlı bir antiklinaldir. Bu dağ bloğunun kuzeyinde bir sol doğrultu atımlı fay alanı olan Aras vadisi ve devamında Iğdır'a kadar uzanan Kağızman - Tuzluca havzası bulunmaktadır. Güneyde ise 1650 m rakımlı Ağrı havzası bulunmaktadır. Düşük rakımlı bu dere yatağı ve havzalar (~1000 m) günümüzde Taşlıçay populasyonunun kuzeye ve kuzey doğuya hareketini sınırlayan güçlü birer bariyer niteliğindedir. Sıcak dönemlerde düşük rakım olmalarından buzul devirlerinde ise çoğunun çökel alanlar olmaları (Koçyiğit 2001) bu havzaları birer bariyer haline getirmektedir. Populasyonun kuzeyle bağlantısı muhtemelen batıda Plandöken ve Kargapazarı dağ sıralarıyla sağlanmış olmalıdır. Bu dağ silsilesi üzerinde olan populasyonların (Taşlıçay ve Kağızman) kuzey ve güneydeki hiçbir yakın akraba populasyonla haplotip paylaşmaması bu populasyonların uzun süredir izole olduğuna işaret etmektedir. GMRF Skyride grafiğinde buzullar arası - buzul dönemi geçişinde görülen 100 Byö daralma muhtemelen populasyonda parçalanmadan ya da kurucu etkisinden kaynaklanan bir darboğaza işaret etmektedir. Aras güneyi dağları ve çevresindeki havzalar her ne kadar populasyonun ısınma ve soğuma dönemlerini atlatmasına izin verecek yükselti farklılıklarına sahip olsa da bu daralmanın populasyonda görülmesi, alanla ilgili iki senaryoyu akla getirmektedir. Bunlardan ilki alanda gözlenen magmatik aktivitelerin yarattığı habitat kaybıdır. Doğu Anadolu Pleistosen boyunca yoğun volkanik patlamaların yaşandığı bir alandır (Şengör vd 2008). Oluşan lav akıntıları ve lavların bölgeyi kaplaması büyük habitat kayıplarına yol açarak populasyonda daralmalara neden olmuş olabilir. İkinci olarak günümüze kadar süren daralmanın devamlılığında küresel ısınmanın da etkisi olduğudur. Isınma dönemleri özellikle soğuk seven dağcıl formlar üzerinde olumsuz etkiler yaratmaktadır (Hampe ve Petit 2005, Çıplak 2008). Bu durum *Psorodonotus* cinsinin güneyde yayılış gösteren populasyonlarında da gözlenmektedir. Doğudaki yayılışın en güneyinde yer alan *P. hakkari* ve *P. tendurek* populasyonlarında genetik çeşitliliğin kaybolmuş olması Taşlıçay populasyonunda ise azalmaya devam etmesi enlemsel bir gradiente yokoluşlara işaret etmektedir. Bu durum günümüzdeki ısınmanın da bu populasyonların varlığını tehlikeye soktuğunu destekler niteliktedir.

P. tendurek ve *P. hakkari* türleri cinsin doğudaki yayılışının güneyinde dar alanlara sıkışmış lokal popülasyonlardır. Mevcut durumları ile genetik çeşitliliklerini kaybetmiş tehlike altında türlerdir. Bu popülasyonlarda görülen genetik kayıp, atasal büyük bir popülasyonun çekilmesi sonucu geride kalmış küçük ve birbirinden izole kalıntı popülasyonlardaki genetik çeşitlik kaybıyla benzerdir (Hedrick 2005, Allendorf ve Luikart 2007). Küçük popülasyonlar genetik stokastisitenin her türlü etkisinden olumsuz şekilde etkilenirler (Gillespie 2000, Allendorf ve Luikart 2007). Genetik sürüklenme ve kendileşme böylesi popülasyonların hızlıca farklılaşmasına, genetik varyasyonlarının tükenmesine ve rastgele genlerin popülasyonda fiske olmasına neden olur (Hedrick 2005, Knowles ve Carstens 2007). Bu süreç doğal popülasyonlarda olası gen kaynaklarından göç yoluyla (metapopülasyon dinamiği) yeni genler popülasyona girmediği sürece yokoluşu tetikler (Hedrick 2005). *P. tendurek* ve *P. hakkari* popülasyonlarının soyhatının ana yayılış alanının periferinde yükseklerde izole küçük popülasyonlar olmaları ve düşük genetik çeşitlilikleri bu popülasyonların geçmişte bahsedilene benzer bir evrimsel süreç geçirdiklerine işaret etmektedir. Bu durumda küresel ısınma ve antropojenik etkiler (otlatma, tarımsal alan açma, çayırları biçme vb.) bu iki popülasyonun geleceği için büyük tehdit oluşturmaktadır.

Cins içerisinde popülasyonların çoğu durağan bir demografik yapı sergilemektedir. Bu durum her bir popülasyonun iklimsel dalgalanmalar süresince yayılış değişimleri yoluyla uygun habitatlar bularak benzer büyüklükte popülasyonlarla varlıklarını sürdürebildiklerine işaret etmektedir. Geçmişte örneklenmiş fakat arazi çalışmaları sırasında üç yıl boyunca ziyaret edilmesine rağmen örneğe rastlanmayan üç lokalite mevcuttur (Manisa - Gördes: *P. anatolicus*, Antalya - Tahtalı dağ: *P. ebneri* ve Adana - Saimbeyli: *P. salmani*). Bu popülasyonlar Anadolu'nun Batısında ve Güneyinde yer alan izole popülasyonlardır ve yakın zamanda bir yokoluşa uğramış olmaları muhtemeldir (Çıplak 2008). Bu durum ısınma dönemlerinde yeterli yüksekliğe sahip olmayan alanların ya da yeterli yüksekliğe sahip olsa bile bir popülasyonu yaşatacak uygun habitatları barındıramayan yükseltelerin (sığınak habitatları olmayan yükselteler) popülasyonlar için birer son durak olduklarına işaret etmektedir (Keppel vd 2012). Buna en iyi örnek batıdaki yayılışın en güneyinde yer almasına rağmen halen varlığını sürdüren *P. ebneri* İmecik yaylası popülasyonudur. Bu popülasyon Güney Batı Torosların Beydağları kolunda 1920 m rakımlı İmecik yaylasında yayılış göstermektedir. Popülasyonun milyonlarca yıldır alanda bulunması (~1.5 Myö), genetik çeşitliliğinin yüksek olması ve demografik analizlerin her hangi bir daralmaya işaret etmemesi alanın iyi bir buzullar arası sığınak olduğuna işaret etmektedir. Aynı türün 1950'lerde Beydağları silsilesinin en yüksek dağlarından biri olan Tahtalı dağda (2366 m) 1500 m'lerde örneklenen popülasyonu bugün aynı alanda bulunmamaktadır. Yükseklerle doğru eğim ve kayalık yapının arttığı Tahtalı dağda bulunmayan popülasyon 1900 m'de geniş İmecik çukurunda varlığını sürdürebilmektedir. Bu durum popülasyonların varlığını sürdürebilmelerinin buldukları yükseltelerin popülasyonları barındıracak büyüklükte habitatlara sahip olup olmamasına bağlı olduğunu göstermektedir. Beydağlarının aksine Adana Bozoğlan dağının küçük bir dağ olması ve habitatların yüksek otlatma baskısı altında olması *P. salmani* türünün yok olmasına neden olmuştur. Batı Anadolu'da yayılış gösteren *P. anatolicus* alttürünün saptandığı alanın yükseltisinin düşük olması ve literatürde bahsedilen zamanlarda bile (1950 ve 1990) az sayıda örneğin elde edilebilmiş olması bu taksonun yok oluşunun çok önceleri başlamış olduğuna işaret etmektedir.

5. SONUÇ

Psorodonotus cinsini konu edinen bu tez çalışması hem kullanılan yaklaşım ve yöntemler, hem seçilen çalışma alanı ve çalışılan cins, hem de bunların birlikte ortaya koydukları açısından bir dizi önemli sonuca işaret etmektedir. Çalışma bulgularının işaret ettikleri hacimli olsa da şöyle özetlenebilir.

Biyçeşitlilik alanı biyolojiden ziraate, çevre bilimlerinden sağlık bilimlerine kadar canlı bilimlerinin tümü için veri üreten bir uğraştır. İşlevsel veri üretmesi ancak güncel ve yeterli yaklaşım ve metotlar kullanması ile olasıdır. *Psorodonotus* cinsi 1861 yılında Brunner tarafından tanımlanmış olmasına karşın, bazı türleri 1830'larda tanımlanmıştır. Geleneksel Linne tarzı ile o tarihten beri cinsle ilgili veri üretiliyor olmasına karşın güncel yaklaşımlar uygulandığında sadece Anadolu için bile cinsin taksonomik kompozisyonu yaklaşık yarı yarıya değişmiştir. Daha önce Anadolu'dan *P. specularis*, *P. davisii*, *P. caucasicus*, *P. ebneri*, *P. anaticus*, *P. venosus* ve *P. rugulosus* olmak üzere 7 tür bilinirken bu çalışma süresince *P. salmani*, *P. soganli*, *P. tendurek*, *P. hakkari*, *P. suphani*, *P. giresun* ve *P. rize* olmak üzere 7 yeni tür tanımlanmıştır. Hatta, çalışma devam ederken *P. davisii* populasyonu olarak çalışmalara dahil edilen Rize-Elevit populasyonu genetik çalışmaları tamamlanınca (KBAG tarafından desteklenen 111T910 nolu proje kapsamında cinse ait başka genler de çalışılmıştır) ayrı bir tür olduğu fark edilmiş ve yayına sunulmuştur (Kaya vd 2014). Bu çalışmada karar verilmemiş olmasına karşın genetik veriler *P. caucasicus* ve *P. venosus* filogrupları içerisinde kriptik türlerin bulunabileceğine ilişkin işaretler taşımaktadır. Bu sonuçların iki temel nedene dayalı olarak ortaya çıktığı kanısındayız. İlki güncel yaklaşımların ve ikincisi zengin veri kaynaklarının kullanılmasının biyoçeşitliliği daha etkin olarak tanımlamaya olanak vermesidir. Biyoçeşitlilik çalışmalarında evrimsel veya filogenetik yaklaşımların kullanılması ve bunların uygun yöntemlerle yeterli veri kaynaklarına uygulanması güncel ve de istenendir. Bu çalışmada, morfolojik fenotip, davranışsal fenotip ve DNA verileri üretilmiş ve birlikte kullanılmıştır. Zengin veri kombinasyonu taksonlar ve takson altı çeşitliliği saptamada objektif kararları olası kılmıştır. Aynı zamanda verilerin grubun türleşmesi, dağılış alanın coğrafik evrimi ile ilişkilendirilmesi güncel koruma biyolojisi açısından değerlendirmeye olanak vermiştir.

Veriler *Psorodonotus* cinsinin yaklaşık 5 Myö Aşağı Kafkaslarda (Kuzey Doğu Anadolu'yu içerecek şekilde) yer alan bir atasal stoktan çeşitlendiğini göstermiştir. Cinsin ilkin çeşitlenmesi de bu bölgedeki jeolojik olaylarla ilişkili görülmektedir ve Çoruh havzasının oluşumu bu açıdan en önemli aşamayı temsil etmektedir. Her ne kadar filogenetik ağaç bazal dallanma için çok kararlı bir durum sergilememiş olsa da (olasılıkla eş zamanlı ani ayrılma nedeniyle) Çoruh ile parçalanan atasal stok doğuda ve batıda iki soyhattı şeklinde türleşmesini devam ettirmiştir. Batıdaki stok *P. davisii*, *P. soganli*, *P. tamdere*, *P. anaticus*, *P. ebneri*, *P. salmani*, *P. suphani* ve *P. caucasicus* (keza Balkan taksonları olan *P. fieberi fieberi*, *P. f. macedonicus* ve *P. f. illyricus*) türlerini verirken doğudaki stok *P. specularis* (olasılıkla Kafkasya türü *P. inflatus*), *P. venosus*, *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerini vermiştir. Batıdaki soyhattının çeşitlenmesi Geç Pliyosen ve Erken Pleistosen dönemine denk gelirken doğudaki soyhattının çeşitlenmesi ise Geç Pleistosen'de 4 büyük buzul döneminin başlangıcına denk gelmektedir. Ancak, doğu soyhattının çeşitlenmesi birkaç ilginç sonuca işaret etmektedir. İlki Erken ve Orta Pliyosen'de tek tür olarak varlığını sürdüren *P. venosus* halen tek tür olarak varlığını sürdürüyor olmasına karşın bu köken türden ayrılan birer

atasal stoğun *P. rugulosus*, *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerini oluşturduğu görülmektedir. Bu durum literatürde bilinen ancak sınırlı örnekle tanımlanan anagenetik bir türleşmeye işaret etmektedir. İkincisi bu türleşme ile alanın heterojenitesi arasında bir ilişki görülmektedir. Ortalama rakımı 1500 m'nin üstünde olan Doğu Anadolu aynı zamanda 3000 m'nin üstünde birçok dağ veya dağ sırasına sahiptir. Türleşme zamanı ile birlikte düşünüldüğünde, buzul dönemlerinde yaşanan yayılış değişimleri ile atasal popülasyondan ayrılan ve bu yükseltilerde izole kalan periferal popülasyonların farklılaşması ile bu gruptaki türleşmelerin meydana geldiğini düşünmek verilerle uyumludur. Bu yönüyle bakıldığında, Anadolu'da buzul dönemi iklim döngülerinin neden olduğu türleşme örneği ilk defa bu çalışma ile ortaya konmuştur. Bu nedenle bundan sonraki süreçte benzer yayılış ve ekolojik talepleri olan diğer canlılarda yapılacak çalışmalara bu yönü ile öncülük edeceği kanısındayız.

Batıdaki soyhattı ise başka bir çeşitlenme örüntüsü göstermektedir ve bir dizi başka ilginç sonuç ortaya koymaktadır. Batı soyhattı, Kafkasya'dan Balkanlara ve Anadolu'nun hemen hemen tamamı olmak üzere, doğu soyhattına göre daha geniş alanlara yayılabilmiş ve daha erken çeşitlenmiştir. Cinsin yayılış örüntüsü ve ekolojik tercihleri düşünüldüğünde bu durum yine yükselti heterojenitesi ile ilişkili görülmektedir. Anadolu'nun batı yarısının doğu yarısına göre ortalama yükseltisinin düşük olması ve cins için uygun habitat bulunduran zirvelerin sınırlı olması bu soyhattının parçalı yayılışıyla uyumludur. Öte yandan hem Karadeniz Dağları hem de Güney Torosların kendi içlerindeki kesintisiz dağ sıraları, soyhattının hızlı yayılmasına olanak sağlamıştır. Fakat yükseltiler içerisindeki uygun habitat varlığı popülasyonların uzun süreli varlıklarını sürdürebilmelerinde kilit noktayı oluşturmaktadır. *P. anatolicus*'un Ege yükseltilerinde, *P. ebneri*'nin Bey Dağlarında ve *P. salmani*'nin Maraş Üçgeni'nde kalıntı olarak kalması bu duruma işaret etmektedir. Özellikle yayılış rotası üzerinde var olması beklenen popülasyonların yokluğu Anadolu içerisinde sadece bazı yükseltilerin sığınak işlevi yapabildiği görüşümüzü desteklemektedir. Bu nitelikte alanlar ısınma-soğuma dönemlerinde canlıların varlıklarını sürdürebildikleri ve sonrasında köken alanlarına tekrar yayıldıkları birer "Nuhun Gemisi" işlevindedirler. Bu açıdan Güney Batı Toroslar dikkat çekicidir. Batı Anadolu'daki soyhattlarının güneydeki sığınağı gibi görünen bu yükseltiler Nuhun Gemisi analojisinin en güzel örneklerini temsil ederler. Batı soyhattının yayılışının şekillenmesi açısından en çarpıcı sonuç Karadeniz yükselti zinciri ile Kafkasya'dan Balkanlar ve Batı Anadolu'ya ulaşan soyhattının ata yurdu olan Doğu Karadeniz'e Toros Yolu (Çıplak 2008) üzerinden tekrar geri dönmesidir. *P. anatolicus*, *P. ebneri*, *P. salmani*, *P. caucasicus* ve olasılıkla Balkan tür ve popülasyonlarının Toros Yolu olarak tanımlanan bağlantılı dağ zincirleri üzerinde dizili şekilde yayılış göstermeleri bunu göstermekte ve hem filogenetik analizler hem de biyocoğrafik analizler bunu desteklemektedir.

Batı ve doğuda eş zamanlı olarak farklı örüntülerle çeşitlenen bu soy hatlarının yanı sıra atasal stoğun olası yayılış alanında kalan türleri de dikkat çeken bir sonuca işaret etmektedir. Yaklaşık 4-5 milyon yıldır ayrı kalmış olan *P. davisi*, *P. specularis*, *P. soganli* ve *P. giresun* tipik Doğu Karadeniz öksinik vejetasyonu dışına çıkmamış, ancak varlıklarını sürdürmüşlerdir. Bu kadar uzun bir süre ayrı kalmış ve genetik olarak oldukça farklılaşmış olmalarına karşın morfolojik fenotip bakımından çok az farklılaşmışlardır. Bu durumu nişin korumasına paralel fenotipik değişmezlik olarak tanımlamak doğru olacaktır. Başka bir şekilde tanımlanacak olunursa benzer habitat

tercihleri benzer seçim baskılarına neden olarak, fenotipik değişimi güçlü bir dengeleyici seçim altında durma noktasına getirmiştir.

Yukarıda özetlenen sonuçlar Anadolu için bir dizi saptamaya olanak vermektedir. Anadolu biyoçeşitliliğinin oluşumunda ve bugünkü dağılım örüntüsünün şekillenmesinde yükselti heterojenitesinin özel bir rol oynadığı söylenir ve veriler bununla uyumludur. Ancak, *Psorodonotus* cinsinden edinilen veriler Anadolu'nun bu açıdan bölgesel farklılıklar gösterdiği ve özellikle bu farklılıkların Anadolu'nun doğusu ve batısı karşılaştırıldığında daha belirgin olduğunu göstermektedir. Topoğrafik heterojenite geçmişte çeşitlenmeye neden olarak Anadolu'da zengin ve endemik bir canlılık sağladığı gibi, günümüzde soğuk seven formlar için bir sığınak işlevi görmekte ve koruma biyolojisi faaliyetleri için önemli işaretler içermektedir. Bunlara ek olarak, Anadolu'daki topoğrafik heteojenite nedeniyle sağlıklı sonuçlar ancak bu heterojeniteyi yeterince yansıtabilecek şekilde örneklendiğinde gözlenebilmektedir. Tekil ve yetersiz örneklemeler yanıltıcı takson tanımlamaya ve yanlış veri üretmeye götürebilir. Verilerin Anadolu için işaret ettiği diğer önemli bir sonuç, Anadolu'ya ilişkin bazı geleneksel tanımların nesnelleşmesidir. Anadolu'nun Asya, Afrika ve Avrupa arasında bir köprü konumunda olduğu ve karasal formların yayılışı için bir koridor oluşturduğudur. Doğu Karadeniz köeknl bir formun buradan Balkanlara ve oradan tekrar Kafkaslara ulaşması bu geleneksel saptamanın somut örneğini oluşturmaktadır.

Taksonomi veya sistematik biyoloji biyoçeşitliliği araştıran esas disiplindir. Biyoçeşitlilik araştırmalarında yaklaşım ve yöntemler gelişmelere paralel olarak kendilerini güncellenmek durumundadır. Orthoptera taksonomisi üzerindeki çalışmalar halen büyük oranda geleneksel yaklaşımlarla sürdürülmekte ve morfoloji temellidir. Bu çalışmanın verileri bu açıdan iki önemli sonuca işaret etmektedir. İlki morfolojinin nitel olarak kullanılması tanımlamada yetersizliklere neden olmaktadır ve subjektif taksonomik kararlara veya bazen kriptik türleri fark etmemeye yol açmaktadır. Ancak, morfoloji sayısallaştırıldığında ve lineer veya geometrik yaklaşımlar uygulanarak çalışıldığında objektif ve daha somut sonuçları olası kılmaktadır. Diğer taraftan farklı fenotipik karakter kaynakları birbiri ile uyumlu olmayan sonuçlar verebilmektedir. Bu çalışmada gösterildiği gibi erkek çağrı sesi hem morfoloji hem de genetik verilerin işaret ettiğinden, türler arasında farklı akrabalıklar önermektedir. Bu durum fenotipik karakterlerde homoplasinin yaygın olabileceği ve fenotipik karakterler çalışıldığında bu hususun göz ardı edilmemesi gerektiğini göstermektedir. Ayrıca ve daha önemlisi, fenotipik karakterlerin evrimi, genetik temelli filogeniler bağlamında düşünüldüğünde her bir karakterdeki değişim seyri ve hızının aynı olmadığını göstermesidir. Bu durum taksonomik açıdan güçlükler çıkarsa da soyhattı içi değişimleri yönlendiren nedenleri belirleme açısından kullanışlı araçlar sunmaktadır. Bu araçlar kullanılarak taksonların filocoğrafik hikayesi saptanabildiği gibi günümüzde hem koruma birimlerinin saptanması hem de populasyonu etkilemesi olası faktörler bağlamında koruma planlarının yapılmasına olanak sağlayacaktır.

DNA dizilerini kullanmak objektif taksonomik kararlar vererek işlevsel taksonomik bilgiler üretmeyi olası kıldığı gibi, populasyonların tarihsel öykülerini tahmin etmeyi ve günümüz populasyon dinamiklerine ilişkin saptamaları yapmayı da olası kılmaktadır. Demografik analizlerle populasyonların ne zaman genişlediği veya ne zaman darboğazlar yaşadıkları ve değişimlerden sorumlu nedenler saptanabilmektedir. Dizi verileri *Psorodonotus* cinsi içerisinde populasyon daralma ve genişlemelerinin

özellikle iklimsel döngülerle ilişkili olduğunu göstermiştir. Bu durum günümüz popülasyonlarını etkileyecek esas nedenlerin iklimsel faktörler olduğuna işaret olarak kabul edilebilir. Bu nedenle *Psorodonotus* popülasyonlarını tehdit eden esas çevresel faktörün küresel ısınma olduğu ve bu canlıların varlıklarını sürdürebilmelerinin yüksek rakım veya kuzeyde uygun habitatlar bulmaları ile olası olduğunu göstermektedir. Güneydeki *P. tendurek*, *P. hakkari*, *P. ebneri* türlerinin sınırlı yayılışı, *P. salmani* ve *P. anatolicus*'un bulunamaması bu varsayımınla uyumludur. Fakat insan etkisinin canlılar ve onların habitatları üzerindeki olumsuz etkileri de yadsınamaz. *P. ebneri* türü bu tez kapsamında yapılan çalışmalar sonucu 2012 yılında IUCN'in Kırmızı listesine kritik derecede tehlike altındaki türler kategorisine eklenmiştir (<http://www.iucnredlist.org/>). Bu nedenle *P. tendurek* ve *P. hakkari* türlerinin de IUCN sınıflandırma kriterlerine göre öncelikli tehdit altında türler olarak sınıflandırılması gerekir. Kalan iki türün yok olan türler olduğunu düşünmek olasıdır. Ancak bunun kesinleştirilmesi gerekir.

Genetik çeşitlilik indeksleri koruma biyolojisi bakımından başka sonuçlar da sunmaktadır. Küçük ve genetik olarak homojenize olmuş tür ve popülasyonların çevresel değişimlerden daha fazla etkilenmeleri beklenir ve yok olma olasılıkları yüksektir. *P. tendurek* ve *P. hakkari* düşük genetik çeşitlilik parametreleri ile bu niteliktedir. Ancak, *P. ebneri*'nin yakın zamanda yok olmuş (Antalya, Tahtalıdağ) popülasyonları bulunsa da halen yüksek bir genetik çeşitlilik arz etmektedir (Çıplak 2008). Bu durum olasılıkla güneydeki bir yükseltide yeterli bir uygun habitat bulabilmesi nedeniyledir. Diğer türlere ait tüm popülasyonlarda genetik çeşitlilik parametreleri yüksek bulunmuş ve bu durum bu türlerin korunması açısından olumlu bir sonuç olarak düşünülmüştür. Keza, Kuzey-Batı ve Doğu Anadolu'daki popülasyonların genetik çeşitliliklerinin yüksek olması bu bölgenin Anadolu soğuk seven formlarının varlıklarını sürdürmeleri açısından önemli bir alan olduğu ve alan temelli koruma yaklaşımının uygun olacağına işaret etmektedir.

Yukarıdaki saptamaların tümünün ışığında Anadolu biyoçeşitliliğine ilişkin bilgilerimizin henüz yeterli olmaktan uzak olduğu, Anadolu biyoçeşitliliğinin güncel yaklaşım ve yöntemlerle araştırıldığında çarpıcı sonuçlar ortaya koyacağı, farklı soy hatları çalışıldığında Anadolu biyoçeşitlilik dağılım örüntülerini tanımlamayı olası kılacağı ve Anadolu'nun güney kesiminde (özellikle batı yarısında) yer alan soğuk seven formların iklimsel değişimlerden en fazla etkilenecekler olduğuna ve doğu yükseltilerinin soğuk seven formlar için önemi bir sığınak alan oluşturduğuna işaret etmektedir.

6. KAYNAKLAR

- ADAMIA, S., ZAKARIADZE, G., CHKHOTUA, T., SADZE, N., TSERETELI, N., CHABUKIANI, A. and GVENTSADZE, A. 2011. Geology of the Caucasus: A Review. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 20: 489-544.
- ADAMS, D.C., ROHLF, F.J., SLICE, D.E., 2004, Geometric morphometrics: Ten years of Progress Following the "Revolution". *Italian Journal of Zoology*, 71: 5-16.
- AKAIKE, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Proceedings of second international symposium on information theory (eds. B.N. Petrov and F. Csaki), Akademiai Kiado, pp. 267–281, Budapest.
- AKIN, Ç., BİLGİN, C.C., BEERLI, P., WESTAWAY, R., OHST, T., LITVINCHUK, S.N., UZZELL, T., BİLGİN, M., HOTZ, H., GÜEX G-D. and PLOTNER, J., 2010. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs have been determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 37(11): 2111-2124.
- ALEXANDER, R.D. 1968, Life cycle origins, speciation, and related phenomena in crickets. *Q. Rev. Biol.*, 43: 1-4.
- ALJANABI, S.M., and MARTINEZ, I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25: 692–4693.
- ALLENDORF, F.W. and LUIKART, G. 2007. Conservation and the genetics of population, Blackwell publishing, UK, 8 p.
- ALLEGRUCCI, A., TRUCCHI, E., and SBORDONI, V. 2011. Tempo and mode of species diversification in *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60:108–121.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press, USA, 599 p.
- ARCTANDER, P. 1995. Comparison of a mitochondrial gene and a corresponding nuclear pseudogene. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 262: 13–19.
- ATALAY, İ., TETİK, M., and YILMAZ, Ö. 1985. The ecosystems of North east Anatolia. Ormancılık Araştırma Enst. Yay. Teknik Bülten ser, 147: 16-56.
- ATALAY, İ., 1992. A General Survey of the vegetation of north-eastern Anatolia. *Aegean Geographical Journal*, 1: 14-39.
- ATALAY, İ. 2002. Mountain Ecosystems of Turkey, 7th International Symposium on High Mountain Remote Sensing Cartography, ICA.

- ATKINSON, D. and SIBLY, R.M. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 235–239.
- AVISE, J.C., ARNOLD, J., BALL, R.M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J.E., REEB, C.A. and SAUNDERS, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography—the mitochondrial-DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 489– 522.
- AVISE, J.C., and WOLLENBER, G.K. 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 7748–7755.
- AVISE, J.C. 2000. *Phylogeography The History and Formation of Species*. Harvard University press, Cambridge, Massachusetts, London.
- AVISE, J.C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *journal of Biogeography*, 36: 3-15.
- BAŞIBÜYÜK, H.H. ve ÇIPLAK, B. 1997. Filogenetik Sistematik: terimleri, prensipleri ve çalışma tekniği üzerine kısa bir derleme. *Turkish Journal of Zoology*, 21: 241-257.
- BEAUMONT, M.A., ZHANG, W., and BALDING, D.J. 2002. Approximate Bayesian Computation in Population Genetics. *Genetics*, 162: 2025– 2035.
- BEAUMONT, M.A., and RANNALA, B., 2004. The Bayesian revolution in genetics. *Nat Rev Genet*, 5(4): 251-261.
- BEAUMONT, M.A. 2010. Approximate Bayesian computation in evolution and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41: 379–406.
- BEI-BIENKO, G. YA. 1954. Fauna of the U.S.S.R. (Phaneropterinae, Tettigonioidea: Orthoptera). Zoological Institute of the U.S.S.R. Academy of the Sciences, 59: 1–375.
- BENISTON, M. 2006. Mountain weather and climate: A general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562: 3–16.
- BENSASSON D., ZHANG, D.X., and HEWITT, G.M. 2000. Frequent assimilation of mitochondrial DNA by grasshopper nuclear genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 17: 406–415.
- BENSASSON, D., ZHANG D.X., HARTL D., and HEWITT G.M. 2001a. Mitochondrial pseudogenes: evolution’s misplaced witnesses. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 314–321.
- BENSASSON, D., PETROV, D.A., ZHANG, D.X., HARTL, D.L., and HEWITT G.M. 2001b. Genomic gigantism: DNA loss is slow in mountain grasshoppers. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 246–253.

- BERTORELLE, G., BENAZZO, A., and MONA, S. 2010. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular Ecology*, 19 (13): 2609-2625.
- BİLGİN, R. 2011. Back to the Suture: The Distribution of Intraspecific Genetic Diversity In and Around Anatolia. *International Journal of Molecular Biology*, 12: 1-22.
- BOOKSTEIN, F. 1989. Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Trans Pattern Anal*, 11: 567-585.
- BOOKSTEIN, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data, Cambridge University Pres, 435 p.
- BOZTEPE, Z., KAYA, S. and ÇIPLAK, B. 2013. Integrated systematics of the *Poecilimon luschani* species group (Orthoptera, Tettigoniidae): radiation as a chain of populations in a small heterogeneous area. *Zoological journal of Linnean Society*, 169: 43-69.
- BRACCINII, E., CARBONEL, P., VAYSSLERESS, V., and COURBOULEIX, S. 1993. Ostracodes; witnesses of the Plio-Quaternary boundary in the North Eastern Atlantic Preliminary results. Proceedings of the 1st R.C.A.N.S. Congress, Lisboa, 12: 133-142.
- BROWER, A.V.Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from pattern of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91(14): 6491–6495.
- BROWICZ, K. 1989. Chorology of the Euxinian and Hyrcanian elements in the woody flora of Asia. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 305–314.
- BRUNNER VON WATTENWYL, C. 1861. *Nonnula orthoptera europaea nova vel minus cognita*. Verhandlungen der k. k. *Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, Lipsiae*, 11: 1–35.
- CAUDEL, A.N. 1908. Orthoptera, Fam. Locustidae, Subfam. Decticinae. In: Wytsman, M.P. *Genera Insectorum*, Fasc. 72. Bruxelles, 43 p.
- CAVALCANTI, M. 2009. Croizat: A Software Package for Quantitative Analysis in Panbiogeography. Privately published, Rio de Janeiro., <http://croizat.sourceforge.net/> [Son erişim tarihi: 20.04.2011]
- CARSTENS, B.C., BRUNSFELD, S.J., DEMBOSKI, J.R., GOOD, J.M, and SULLIVAN, J. 2005. Investigating the evolutionary history of the Pacific Northwest mesic forest ecosystem: hypothesis testing within a comparative phylogeographic framework. *Evolution*, 59(8): 1639-52.
- CARSTENS, B.C., RICHARDS, C.L. 2007. Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Evolution*, 61(6): 1439-54.

- CHALLIS, R., MUTUN, S., NIEVES-ALDREY, J.L., PREUSS, S., ROKAS, A., AEBI, A., SADEGHI, E., TAVAKOLI, M., STONE, G.N. 2007. Longitudinal range expansion and cryptic eastern species in the western Palaearctic oak gallwasp, *Andricus coriarius*. *Molecular Ecology*, 16: 2103-2114.
- CHARLESWORTH, B., 2007. A hitch-hiking guide to the genome: a commentary on 'The hitch-hiking effect of a favourable gene' by John Maynard Smith and John Haigh, *Genetic Research*, 89:389–390.
- COOK, R.D. 1977. Detection of influential observations in linear regression. *Thechnometrics*, 19: 15–18.
- CORNUET, J.M., SANTOS, F., BEAUMONT, M.A., ROBERT, C.P., MARÍN, J.M., BALDING, D.J., GUILLEMAUD, T., and ESTOUP, A., 2008. Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatic*, 24(23): 2713-2719.
- COYNE, J.A and ORR, H.A. 2004. Speciation. Sinauer Assoc. Sunderland USA.
- COX, C.B. and MOORE, P.D. 2005. Biogeography. Seventh edition, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- CRACRAFT, J. 1982. Geographic Differentiation, Cladistics, and Vicariance Biogeography: Reconstructing the Tempo and Mode of Evolution. *American zoologist*, 22(2): 411-24.
- CRAW, R.C. 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methodsb. *New Zealand Journal of Zoology*, 16(4): 485–494.
- CRAW, R.C., GREHAN, J.R. and HEADS, M.J. 1999. Panbiogeography: Tracking the History of Life. Oxford University Press, New York.
- CREWS, S., 2009. Assesment of rampant genitalic variation in the spider genus *Homalonus* (Araneae, Homalonychidea). *Invertebrate Biology*, 128(2): 107-25.
- CRISCI, J.C., KATINAS, L., and POSADA, P. 2003. Historical Biogeography an Introduction. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts London.
- CRUICKSHANK, R.H. 2002. Molecular markirs fort he phylogenetics of mites an ticks. *Systematic and applied acarology*, 7: 3-14.
- CSILLERY, K., BLUM, M.G.B., GAGGIOTTI, O.E., and FRANCOIS, O. 2010. Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(7): 410–418.
- ÇAĞATAY, M.N., GÖRÜR, N., FLECKER, R., SAKINÇ, M., TÜNOĞLU, C., ELLAM, R., KRİJGSMAN, W., VİNCENT, S., DİKBAS, A. 2006. Paratethyan–Mediterranean connectivity in the Sea of Marmara region (NW Turkey) during the Messinian. *Sedimentary Geology*, 188–189: 171–187.

- ÇIPLAK, B., YALIM, B. ve DEMIRSOY, A. 1999. Türkiye Orthoptera (=Düzkanatlılar=Çekirge) Faunası [Check-list of Orthoptera species of Turkey]. In: *Genel Zoocoğrafya ve Türkiye Zoocoğrafyası*, Second edition, Ed. Demirsoy, A. Meteksan Press, s. 748-772 Ankara:
- ÇIPLAK, B. 2004a. Biogeography of Anatolia: the marker group Orthoptera. *Memorie of the Società Entomologica Italiana*, 82(2): 357-372.
- ÇIPLAK, B. 2004b. Systematics, phylogeny and biogeography of *Anterastes* (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae): evolution within a refugium. *Zoologica Scripta*, 33: 19-44.
- ÇIPLAK, B. 2008. The Analogy Between Glacial Cycles and Global Warming for The Glacial Relicts in a Refugium: A Biogeographic Perspective for Conservation of Anatolian Orthoptera, (Edito), Fattorini, S., Insect Diversity and Conservation, Research Signpost Inc., pp. 135-163, Kerela.
- ÇIPLAK B, SİRİN D, TAYLAN M.S, KAYA S. 2008. Altitudinal size clines, species richness and population density: case studies in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research*, 17(2): 157-163.
- ÇIPLAK, B., HELLER, K.G., WILLEMSE, F. 2009. Review of the genus *Eupholidoptera* (Orthoptera, Tettigoniidae): different genitalia, uniform song. *Zootaxa*, 2156: 1-75.
- ÇIPLAK, B., KAYA, S., and GÜNDÜZ, İ. 2010. Phylogeography of *Anterastes serbicus* Species Group (Orthoptera, Tettigoniidae): Phylogroups Correlate with Mountain Belts, but not with the Morphospecies. *Journal of Orthoptera Research*, 19(1): 89-100.
- ÇİNER, A. 2003. Türkiye'nin güncel buzullarıve Geç Kuvaterner buzul çökelleri. *Türk. Jeo. Bül.*, 46 (1): 55-78.
- ÇİNER, A., 2004. Turkish glaciers and glacial deposits. In: Ehlers, J., Gibbard, P.L. (Eds.), *Quaternary Glaciations: Extent and Chronology, Part I: Europe*. Elsevier Publishers, pp. 419-429, Amsterdam.
- DARWIN, C. 1859. Türlerin Kökeni Üzerine, (Çev.) Sevim Belli, Onur Yayınları, Ankara.
- DE LAET, J. E. 1991. Parsimony and the problem of inapplicables in sequence data. Chapter II Parsimony, character analysis, and optimization of sequence characters (ed. Albert V.A.) Parsimony, phylogeny and phylogenomics, Oxford university press, p.81, Oxford.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L. 1998. Comparative morphology of cercal structures in true crickets and their allies (Orthoptera, Ensifera): a phylogenetic perspective. *Zoomorphology*, 118: 235-243.

- DESUTTER-GRANDCOLAS, L. 2003. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). *Zoologica Scripta*, 32: 525 – 561.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L., BLANCHET, E., ROBILLARD, T., MAGAL, C., VANNIER, F., and DANGLES, O. 2010. Evolution of the cercal sensory system in a tropical cricket clade (Orthoptera: Grylloidea: Eneopterinae): A phylogenetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 614–631.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria and the processes of speciation: a conceptual unification and terminological recommendation. In: Howard DJ, Berlocher SH (eds) *Endless forms: species and speciation*, Oxford University Press, pp. 57-79. Oxford.
- DE QUEIROZ, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the Californian Academy of Sciences*, 56: 196 – 215.
- DE QUEIROZ, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879 – 886.
- DİLEK, Y., İMAMVERDİYEYEV, N. and ALTUNKAYNAK, S. 2010. Geochemistry and tectonics of Cenozoic volcanism in the Lesser Caucasus (Azerbaijan) and the peri-Arabian region: collision-induced mantle dynamics and its magmatic fingerprint. *International Geology Review*, 52: 536–578.
- DOĞU, A.F., SOMUNCU, M., ÇİÇEK, İ., TUNÇEL, H., ve GÜRGEN, G. 1993. Kaçkar Dağında buzul şekilleri, yaylalar ve turizm. *A.Ü. Türkiye Coğrafyası Araştırma ve Uygulama Merkezi Dergisi*, 2: 157–184.
- DONOGHUE, P.J.C., and BENTON, M.J. 2007. Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 (8): 424-431.
- DRUMMOND, A.J., RAMBAUT, A., SHAPIRO, B., and PYBUS, O.G. 2005. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 22: 1185-1192.
- DRUMMOND, A.J., SIMON, Y.W., RAWLENCE, H.N. and RAMBAUT, A., 2007. A Rough Guide to BEAST 1.4, manual, 1-41.
- DRYDEN, I.L., MARDIA, K.V. 1998. *Statistical shape analysis*, John Wiley and Sons, UK, 347 p.
- DURKA, W., BOSSDORF O., PRATI D., and AUGÉ H. 2005. Molecular Evidence for Multiple Introductions of Garlic Mustard (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) to North America. *Molecular Ecology*, 14: 1697-1706.

- DYNESIUS, M. and JASSON, R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations, *PNAS*, 97(16): 9115-9120.
- EADES, D.C., OTTE, D., CIGLIANO, M.M., and BRAUN, H. 2014. Orthoptera species file online. Ver. 2.0/4.1. Available at: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>. [Son erişim tarihi: 18.06.2014]
- EBNER, R. 1923. Revision der Gattung Psorodonotus (Orthoptera, Phasgonuridae) *Konowia*, 2: 249.
- EHLERS, J., and GIBBARD, P. 2008. Extent and chronology of Quaternary glaciation. *Episodes*, 31(2): 211-218.
- EMERSON, B.C., PARADIS, E. and THÉBAUD, C. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends in Ecology Evolution*, 16(12): 707-716.
- ESTOUP, A. and CLEGG, S.M. 2003. Bayesian inferences on the recent island colonization history by the bird *Zosterops lateralis lateralis*. *Mol. Ecol.*, 12: 657-674.
- EXCOFFIER, L., LAVAL, G., and SCHNEIDER S. 2005. Arlequin v.3.0: an Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47-50.
- FAY, J.C., WYCKOFF, G.J., and WU, C.I. 2002. Testing the neutral theory of molecular evolution with genomic data from *Drosophila*. *Nature*. 28: 1024-1026.
- FELSENSTEIN, J. 1981. Evolutionary trees from DNA-sequences—a maximum-likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17: 368-376.
- FELSENSTEIN, J., 1984. Distance method for inferring phylogenies: A justification. *Evolution*, 38(1): 16-24.
- FELSENSTEIN, J., 1985. Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using The Bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.
- FIEBER, F.X. 1853. Synopsis der Europäischen Orthoptera. *Lotos*, 3, p.154.
- FISCHER de WALDHEIM, G. (1839) Locustarum quaedam genera aptera novo examine submissa. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes, Moscou*, 12(3): 99-114.
- FITZHUGH, K., 2005. The inferential basis of species hypotheses: the solution to defining the term 'species'. *Marine Ecology*, 26: 155-165.
- FITZPATRICK, M.J. and GRAY, D.A. 2001. Divergence between the Courtship Songs of the Field Crickets *Gryllus texensis* and *Gryllus rubens* (Orthoptera, Gryllidae). *Ethology*, 107: 1075-1085.

- FOLMER, O., BLACK M., HOEH W., LUTZ R., and VRIJENHOEK R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- FONTOURA P. and MORAIS P. 2011. Assessment of traditional and geometric morphometrics for discriminating cryptic species of the *Pseudechiniscus suillus* complex (Tardigrada, Echiniscidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 49: 26–33.
- FRITZ, U., AYAZ, D., BUSCHBOM, J., KAMI, H.G., MAZANAIEVA, L.F. ALOUFI, A.A., AUER, M., RİFAİ, L., SILIĆ, T., and HUNSDÖRFER, A.K. 2007. Go east: phylogeographies of *Mauremys caspica* and *M. rivulata*- discordance of morphology, mitochondrial and nuclear genomic markers and rare hybridization. *J. Evol. Biol.*, 21: 527–540.
- FU, Y.X., and LI, W.H., 1993. Statistical Test of Neutrality of Mutations. *Genetics*, 133: 693-709.
- FU, Y.X., 1997. Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics*, 147: 915–925.
- FUTUYMA, D.J. 2004. *Evolution*. Sinauer Associates inc. Newyork. Evrim (Editörler), Kence Aykut, Bozcuk A.Nihat) *Palme yayıncılık* 2008, Ankara.
- GERNHARD, T. 2008. The conditioned reconstructed process. *J. Theor. Biol.*, 253: 769-778.
- GHOBAD-NEJHAD, M., HALLENBERG, N., AND HYVÖNEN, J., and YURCHENKO, E. 2012. The Caucasian corticioid fungi: level of endemism, similarity, and possible contribution to European fungal diversity. *Fungal Diversity*, 52: 35-48.
- GILLESPIE, J.H. 2000. Genetic Drift in an Infinite Population: The Pseudohitchhiking Model. *Genetics*, 155: 909–919.
- GILLIAT-SMITH, B., and TURRILL, W.B. 1930. On the flora of the Nearer East: VI. A contribution to our knowledge of the flora of Azerbaidjan, N. Persia. *Bulletin of Miscellaneous Information* (Royal Gardens, Kew), 1930: 273–312.
- GIRI, F. and DE PAGGI, J.S. 2006. Geometric morphometric and biometric analysis for the systematic elucidation of *Brachionus caudatus* Barrois and Daday, 1894 (Rotifera Monogononta Brachionidae) forms. *Zoologischer Anzeiger*, 244:171 – 180.
- GOBEJISHVILI, R. 2004. Late Pleistocene (Würmian) glaciation of the Caucasus. In: Ehlers J, Gibbard PL (eds) *Quaternary Glaciations. Extent and Chronology. Part I: Europe*. Elsevier Science, pp. 129–134, Amsterdam.

- GÖRÜR, N. and TÜYSÜZ, O., 2001. Cretaceous to miocene palaeogeographic evolution of Turkey: implications for hydrocarbon potential. *Journal of Petroleum Geology*, 24: 119-146.
- GRANT, P.R. and GRANT, B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, 296: 707–711.
- GRIFFITHS, R.C., and TAVARE, S. 1994. Sampling theory for neutral alleles in a varying environment. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 344: 403–410.
- GUILLEMAUD, T., BEAUMONT, M.A., CIOSI, M., CORNUET, J. M., and ESTOUP, A., 2010. Inferring introduction routes of invasive species using approximate Bayesian computation on microsatellite data. *Heredity*, 104: 88–99.
- GÜRGEN, G. ve YEŞİLYURT, S. 2012. Karçal Dağı Buzulları (Artvin). *Coğrafi Bilimler Dergisi*, 10(1): 91-104.
- GVOŽDÍK, V., MORAVEC, J., KLUTSCH, C., and KOTLÍK, P. 2010. Phylogeography of the Middle Eastern tree frogs (*Hyla*, Hylidae, Amphibia) as inferred from nuclear and mitochondrial DNA variation, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 1146–1166.
- HALL, B.G. 2007. Phylogenetic tree made Easy a how to manuel, secont edition, sinauer Associates, publishers sunderland, Massachusetts, USA.
- HAMPE, A. and PETIT, R., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters, *Ecology Letters*, 8: 461-467.
- HARPENDING, H. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatched distribution. *Hum. Biol.*, 66(4): 591–600.
- HARZ, K. 1969. The Orthoptera of Europe, Vol. I. W. Junk, The Hague, Göttingen, Germany.
- HASEGAWA, M., KISHINO, H., and YANO, T.A., 1985. Dating of the human–ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.*, 22(2): 160-174.
- HEBERT, P.D.N., CYWINSKA, A., BALL, S.L., and DE WAARD, J.R. 2003a. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 313-322.
- HEBERT, P.D.N., RATNASINGHAM, S., and DE WAARD, J.R. 2003b. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 596-599.
- HEDRICK, P.W. 2005. Genetics of populations. 3rd ed. Jones and Bartlett publications, Sudbury, Massachusetts, USA.

- HEIN, J., SCHIERUP, M.H. and WIUF, C., 2005. Gene genologies, variation and Evolution a primery in coalescent theory, chapter 1, the basic coalsecent, Oxfort universty pres, pp.1-32, Newyork.
- HELLER, K.G. 1988. Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken. Weikersheim, Verlag Josef Margraf, 358 p.
- HELLER, K.G. 2006. Song evolution and speciation in bush-crickets. In Drosopolus S, Claridges MF, eds. Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. Francis and Taylor Publisher, pp. 137–153, USA.
- HENDRY, A.P. and DAY, T. 2005. Population structure attributable to reproductive time: solation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology* 14: 901-916.
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic Systematics, University Of Illinois Pres, Urbana, Chicago, London.
- HEWITT, G.M., 1996. Some genetic consequence of ice ages, and theirrole in divergence and speciation. *Biological journal of Liennean society*, 58: 247-276.
- HEWITT, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota, *Biological journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- HEWITT, G., 2000. The genetic legacy of Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907–913.
- HEWITT, G.M., 2003. Ice Ages: their impact on species distributions and evolution. In: Rothschild, L.J., Lister, A.M. (Eds.), Evolution of Planet Earth. Academic Press, pp. 339–361, London.
- HEWITT, G.M. 2004. The structure of biodiversity - insights from molecular biodiversity. *Frontiers in Zoology* 1: 4.
- HEY, J. and NIELSEN, R. 2007. Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. Proceedings of the National Academy of Sciences of the Uni-ted States of America, 104: 2785–2790.
- HICKERSON, M.J., CARSTENS, B.C., CAVENDER-BARES, J., CRANDALL, K.A., GRAHAM, C.H., JOHNSON, J.B., RISSLER, L., VICTORIANO, P.F., and YODER, A.D. 2010. Review Phylogeography’s past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 291–301.
- HIGGIE, M., CHENOWETH, S. and BLOWS, M.W. 2000. Natural selection and the reinforcement of mate recognition. *Science*, 290: 519–521.
- HOLWELL, G. I., WINNICK, C., TREGENZA, T. and HERBERSTEIN, M.E. 2010. Genital shape correlates with sperm transfer success in the praying mantis *Ciulfina klassi*(Insecta: Mantodea). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 64: 617–625.

- HUDSON, R.R. 1990. Gene genealogies under the coalescent process. In: Futuyma DJ, Anto novics J (eds). Oxford Survey in Evolutionary Biology. Vol. 7, Oxford University Press, pp. 1–44, Oxford.
- HUDSON, D.H., BRYANT, D., 2006. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies. *Molecular Biology and Evolution*, 23(2): 254-267.
- HUGHES P.D., WOODWARD, J.C., and GIBBARD, P.L. 2006. Quaternary glacial history of The Mediterranean mountains. *Progress in Physical Geography*, 30(3): 334-64.
- HUSEN, D.V. 2000. Geological Processes during the Quaternary. *Mitt. Österr. Geol. Ges.*, 92: 135-156.
- IORGU, I.S. 2012. Acoustic analysis reveals a new cryptic bush-cricket in the Carpathian Mountains (Orthoptera, Phaneropteridae). *Zookey*, 254: 1-22.
- JANG, Y. and GERHART H.C. 2006. Divergence in the calling songs between sympatric and allopatric populations of the southern wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Molecular Biology*, 19: 459-472.
- JENNIONS, M.D., and PETRIE, M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.*, 75: 21–64.
- JOSTA, M.C. and SHAW, K.L. 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 510–530.
- JUKES, T.H. and CANTOR, C.R. 1969. Evolution of protein molecules. In Munro HN, editor, Mammalian Protein Metabolism, Academic Press, pp. 21-132, New York.
- JUNG, J., JUNG, Y., MIN, G. and KIM, W., 2007; analysis of population genetics structure of Malaria vector *Anopheles sinensis* in South Korea based on Mitochondrial sequences. *The American Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 77(2): 310-315.
- KARABAĞ, T. 1952. Six new Decticinae (Orthoptera, Tettigoniidae) from Turkey. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 21: 1-2.
- KARABAĞ, T. 1956. Some new and little known Tettigoniidae (Orthoptera) from Turkey. *Communication*, 5(C): 1–19.
- KARABAĞ, T. 1958. A synonymic and distributional catalogue of Turkish Orthoptera (Türkiye'nin Orthoptera faunası). Ankara University, Science Faculty Publications, Ankara.
- KAYA, S., ÇIPLAK, B., CHOBANOV, D., and HELLER, K.G. 2012. *Poecilimon bosphoricus* group Orthoptera, Phaneropterinae): iteration of morpho-taxonomy by song characteristics. *Zootaxa*, 3225: 1–71.

- KAYA, S., BOZTEPE, Z. and ÇIPLAK, B. 2013a. Phylogeography of *Troglophilus* (Orthoptera: Troglophilinae) based on Anatolian members of the genus: radiation of an old lineage following the Messinian. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 335–348.
- KAYA, S., KORKMAZ, E.M. and ÇIPLAK, B. 2013b. *Psorodonotus venosus* group (Orthoptera, Tettigoniidae): geometric morphometry revealed two new species in the group. *Zootaxa*, 3750 (1): 037–056.
- KAYA, S. CHOBANOV, D.P. and ÇIPLAK, B. 2014. Review of *Psorodonotus Specularis* Group (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae): two new species from North-east Anatolia. *Zootaxa*, 3895 (3): 367–400.
- KAYAN, İ. 1999. Holocene stratigraphy and geomorphological evolution of the Aegean coastal plain of Anatolia. *Quaternary Science Reviews*, 18: 541-548.
- KENDALL, D. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9: 428–430.
- KENDALL, D. 1981. The statistics of shape. In V. Barnett (Ed.), *Interpreting multivariate data*, Wiley, pp. 75–80, New York.
- KEPPEL, G., VAN NIEL, K.P., WARDELL-JOHNSON, G.W., YATES, C.J., BYRNE, M., MUCINA, L., SCHUT, A.G.T., HOPPER, S.D. and FRANKLIN, S.E. 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 393–404.
- KESKİN, M. 1998. Erzurum Kars platosunun çarpışma kökenli volkanizmasının volkano-stratigrafisi ve yeni K/Ar yaş bulguları ışığında evrimi, Kuzeydoğu Anadolu. *Maden Tetkik Arama Dergisi*, 120: 135-157.
- KETİN, İ., 1969. Kuzey Anadolu Fayı hakkında: *M.T.A. Dergisi*, 72:1-27 .
- KHAIN, V.E., and KORONOUSKY, N.V. 1997. Caucasus. In: Moores EM, Fairbridge RW (editors), *Encyclopedia of European and Asian regional geology*. Chapman and Hall, pp. 127–149, Croatia.
- KIMURA, M., and CROW, J.F. 1964. The Number of Alleles That Can Be Maintained in a Finite Population. *Genetics*, 49(4): 725–738.
- KIMURA, M., 1968. Evolutionary Rate at the Molecular Level, *Nature*, 217: 624-626.
- KIMURA, M., 1983. Rare Variant Alleles in the Light of the Neutral Theory. *Molecular Biology and Evolution*, 1(1): 83-94.
- KING, J.L., and JUKES, T.H. 1969. Non-Darwinian Evolution, *Science*, 164: 788-198
- KINGMAN J.F.C. 1982. The coalescent. *Stochastic Process Appl.*, 13: 235–248.

- KIVELÄ S.M. VÄLIMÄKI, P., CARRASCO, D., MÄENPÄÄ, M.I. and OKSANEN, J. 2011. Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model. *Journal of Animal Ecology*, 80: 1184–1195.
- KLINGENBERG, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- KNOWLES, L.L., and MADDISON, W.P. 2002. Statistical phylogeography. *Mol. Ecol.*, 11: 2623–35.
- KNOWLES, L.L. and CARSTENS, B.C. 2007. Delimiting Species without Monophyletic Gene Trees. *Syst. Biol.*, 56(6): 887–895.
- KNOWLES, L.L., 2009a. Estimating Species Trees: Methods of Phylogenetic Analysis When There Is Incongruence across Genes. *Society of Systematic Biologists*, 58: 463-467.
- KNOWLES, L.L., 2009b. Statistical phylogeography. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40: 593-612.
- KOÇYİĞİT, A., YILMAZ, A., ADAMIA, S. and KULOSHVILID, S. 2001. Neotectonics of East Anatolian Plateau (Turkey) and Lesser Caucasus: implication for transition from thrusting to strike-slip faulting. *Geodinamica Acta*, 14: 177-195.
- KONDRASHOV, A.S., SUNYAEV, S. and KONDRASHOV, F.A., 2002. Dobzhansky–Muller incompatibilities in protein evolution, *PNAS*, 99(23): 14878–14883.
- KORKMAZ, E.M. 2011. Çayır Çekirgesi *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) (Acrididae: Orthoptera)'un Anadolu Populasyonlarının Filocoğrafyası ve Coğrafik Genetiği. Phd. Thesis, Sivas Cumhuriyet Üniversitesi.
- KOTLÍK, P., MARKOVÁ, S., CHOLEVA, L., BOGUTSKAYA, N., EKMEKÇİ, F., IVANOVA, P. 2008. Divergence with gene flow between Ponto-Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography. *Mol. Ecol.*, 17: 1076–1088.
- KUHNER, M.K. 2007. Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(2): 86-93.
- KUHNER, M.K. 2009. LAMARC 2.1.3: Likelihood Analysis with Metropolis Algorithm Using Random Coalescence. <http://www.ctu.edu.vn/~dvxe/Bioinformatic/Software/BIT%20Software/lamarc.html>. [Son erişim tarihi: 02.08.2013]
- KREVER, V., ZAZANASHVILI, N., JUNGIUS, H., WILLIAMS, L., PETELIN, D. 2001. Biodiversity of the Caucasus Ecoregion. World Wide Fund for Nature, Moscow.

- LEE, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 386-391.
- LEE, M. and WOLSAN M., 2002. Integration, Individuality and Species Concepts. *Biology and Philosophy*, 17: 651–660.
- LESTREL, P.E., 2000. Morphometrics for the Life Sciences. University of Western Australia, World Scientific Publishing, 261 p.
- LI, W.H., GOJOBORI, T., NEI, M. 1981. Pseudogenes as a paradigm of neutral evolution. *Nature*, 16 (292): 237-39.
- LEMEY, P., SALEMI, M. and VANDAMME, A.M. 2009. The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing. 2nd Edition, Cambridge University Press, Cambridge, 723 p.
- LEROY, S.A.G. 2007. Progress in palynology of the Gelasian–Calabrian Stages in Europe: Ten messages. *Revue de Micropaléontologie*, 50(4): 293–308.
- LEWIS, F., HUGHES, G.J., RAMBAUT, A., POZNIAK, A., and BROWN, A.L.J. 2008. Episodic Sexual Transmission of HIV Revealed by Molecular Phylodynamics. *PLoS Medicine*, 5 (3): 392-402.
- LIBRADO, P., and ROZAS, J. 2009. DnaSP v5: A Software for Comprehensive Analysis of DNA Polymorphism data. *Bioinformatics*, 25: 1451-1452.
- LO PRESTI, R.M., and OBERPRIELER, C. 2009. Evolutionary history, biogeography and eco-climatological differentiation of the genus *Anthemis* L. (Compositae, Anthemideae) in the circum-Mediterranean area. *Journal of Biogeography*, 36: 1313–1332.
- LOMBAERT, E., GUILLEMAUD, T., CORNUET, J. M., MALAUSA, T., FACON, B., and ESTOUP, A., 2010. Bridgehead Effect in the Worldwide Invasion of the Biocontrol Harlequin Ladybird. *PLoS ONE*, 5(3): 1-7.
- LOMOLINO, M.V., RIDDLE, B.R. and BROWN, J.H. 2006. Biogeography, 3rd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- LOPEZ, J.V., YUHKI, N., MASUDA, R., MODI, W., and O'BRIEN, S.J., 1994. Numt, a recent transfer and tandem amplification of mitochondrial DNA to the nuclear genome of the domestic cat, *J. Mol. Evol.*, 39: 174–190.
- MADDISON, W.P. and KNOWLES, L.L. 2006. Inferring Phylogeny Despite Incomplete Lineage Sorting. *Society of Systematic Biologists*, 55(1): 21–30.
- MALLET, J. 2007. Species, Concepts of James Mal. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2: 1-19.
- MALLOWS, C.L. 1973. Some comments on CP. *Technometrics*, 15(4): 661–675.

- MARJORAM, P. and TAVARÉ, S. 2006. Modern computational approaches for analysing molecular genetic variation data. *Genetics*, 7: 759-770.
- MASAKI, S. 1979. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket. *Oecologia*, 43: 207-219.
- MASAKI, S. 1986. Significance of Ovipositor Length in Life Cycle Adaptations of Crickets, The Evolution of Insect Life Cycles Proceedings in Life Sciences, chapter 2, Springer –verlag, pp. 20-34, New york.
- MASLY, J.P. 2012. 170 Years of “Lock-and-Key”: Genital Morphology and Reproductive Isolation. *International Journal of Evolutionary Biology*, 1-10. doi:10.1155/2012/247352.
- MATHYS, B.A. and LOCKWOOD, J.L. 2009. Rapid evolution of great kiskadees on Bermuda: an assessment of the ability of the island rule to predict the direction of contemporary evolution in exotic vertebrates. *Journal of Biogeography*, 36: 2204-2211.
- MAYR, E. 1996. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York.
- MEDAIL, F. and DIADEMA, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333–1345.
- MERİÇ, E., KEREY, E., AVSAR, N., TUNOĞLU, C., TANER, G., KAPAN-YEŞİLYURT, S. UNSAL, İ. and ROSSO, A. 2000. Geç Kuvaterner (Holosen)’de İstanbul Boğazı yolu ile Marmara Denizi-Karadeniz bağlantısı hakkında yeni bulgular [New findings on connection Marmara and Black Seas through Bosphorus during Late Quaternary (Holocene)]. *Türkiye Jeoloji Bülteni*, 43: 73–118.
- MEULENKAMP, J.E. and SISSINGH, W. 2003. Tertiary paleogeography and tectonostratigraphic evolution of Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African-Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196: 209-228.
- MILNE, R.I. 2006. Northern Hemisphere plant disjunctions: a window on Tertiary land bridges and climate change? *Annals of Botany*, 98: 465–472.
- MININ, V.N., BLOOMQUIST, E.W., SUCHARD, M.A. 2008. Smooth skyride through a rough skyline: Bayesian coalescent-based inference of population dynamics. *Mol. Biol. Evol.*, 25: 1459-1471.
- MITTERMEIER, R.A., MYERS, N., MITTERMEIER, C.G. 1999. Hotspots, Earth’s biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX and Conservation International, Mexico City.
- MONET, G., UYANIK, A., and CHAMPIGNEULLE, A. 2006. Geometric morphometrics reveals sexual and genotypic dimorphisms in the Brown trout, *Aquatic Living Resources*, 19: 47-57.

- MONTERIO, L.R., FILHO, M.J.F.D., REIS, S.F.D., and ARAU, E.D. 2002. Geometric Estimation of Heritability in Biological Shape. *Evolution*, 56(3): 563-572.
- MOUTHEREAU, F., LACOMBE, O. and VERGÉS, J. 2012. Building the Zagros collisional orogen: Timing, strain distribution and the Dynamics of Arabia/Eurasia plate convergence, *Tectonophysics*, 532–535: 27–60.
- MULLEN, S.P. and ANDRES, J.A. 2007. Rapid evolution of sexual signals in sympatric Calopteryx damselflies: reinforcement or ‘noisy-neighbour’ ecological character displacement? *European Society for Evolutionary Biology*, 20(4):1637-1648.
- MURAJI, M., KAWASAKI, K. and SHIMIZU, T. 2000. phylogentic utility of nucleotide sequences of mitochondrial 16S ribosomal RNA and cytochrome b genes in anthocorid bugs (Heteroptera: Anthocoridae). *Entomological Zoology*, 35(3): 293-300.
- MUTANEN, M. and PRETOURSIUS, E. 2007. Subjective visual evolution vs. traditional and geometric morphometrics in species delimitation: a comparison of motg genitalia. *Systematic entomology*, 32: 371-386.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B., KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- NEE, S. and STONE, G. 2003. The end of the beginning for neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(9): 433-434.
- NEI, M., and KUMAR, S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics, Oxford University Press, New York.
- NELSON, G. and PLATNICK, N. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- NOOR, M.A.F. 1999. Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity*, 83: 503-508.
- NORDBORG, M. 2000. Coalescent Theory, Department of Genetics, Lund University, (lecturer note), pp. 1-37.
- OHTA, T. 1992. The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 263–286.
- OHTA, T. 2002. Near-neutrality in evolution of genes and gene regulation. *PNAS*, 29 (25): 16134–16137.
- ORR, A., 2001. The genetics of species differences. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 (7): 143-350.

- PAPADOPOULOU, A., ANASTASIOU, L., VOGLER, A.P. 2010. Revisiting The Insect Mitochondrial Molecular Clock: The Mid-Aegean Trench Calibration, *Molecular Biology and Evolution*, 27 (7): 1659–1672.
- PETER, B. M., WEGMANN, D., and EXCOFFIER L. 2010. Distinguishing between population bottleneck and population subdivision by a Bayesian model choice procedure, *Molecular Ecology*, 19: 4648–4660.
- POPESCU, S.M., BİLTEKİN, D., WINTER, H., SUC, J.P., MELINTE-DOBRINESCU, M.C. KLOTZ, S., RABINEAU, M., COMBOURIEU-NEBOUT, N., CLAUZON, G. and DEACONU, F. 2010. Pliocene and Lower Pleistocene vegetation and climate changes at the European scale: Long pollen records and climatostratigraphy. *Quaternary International*, 219: 152-167.
- POSADA, D., and CRANDAL, K.A. 1998. MODELTEST: Testing The Model of DNA Substitution, *Bioinformatics*, 14: 817-818.
- PREUSSER, F., GRAF, H.R., KELLER, O., KRAYSS, E., and SCHLUCHE, C. 2011. Quaternary glaciation history of northern switzerland. *Quaternary Science Journal*, 60: 282–305.
- PYBUS, O.G., RAMBAUT, A., BELSHAW, R., FRECKLETON, R.P., DRUMMOND, A.J. and HOLMES, E.J., 2007. Phylogenetic Evidence for Deleterious Mutation Load in RNA Viruses and Its Contribution to Viral Evolution. *Molecular. Biology and Evolution*, 24(3): 845–852.
- RAGGE, D.R. and REYNOLDS, W.J. 1998. The songs of the grasshoppers and crickets of western Europe. Harley Books, London, 221 p.
- RAMBOUT, A., and DRUMMOND, A.J. 2003. Tracer v1.3. Available form: (<http://evolve.zoo.ox.ac.uk/>) [Son erişim tarihi: 13.08.2013]
- RAMBAUT, A. 2007. FigTree v. 1.1.2. Available at: (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>) [Son erişim tarihi: 13.08.2013]
- RAMME, W. 1931. Beirage zur kenntnis der Palearktischen Orthoptera fauna (Tett. et Acrid.). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 17: 165–200.
- RAMME, W. 1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 27: 1–421.
- RAMOS-ONSINS, S.E. and ROZAS, J. 2002. Statistical Properties of New Neutrality Tests Against Population Growth. *Molecular Biology and Evolution*, 19(12): 2092–2100.
- RANDI, E. 2006. Phylogeography of South European mammals. In: Weiss S, Ferrand N (eds) *Phylogeography of Southern European Refugia. Evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Springer, pp. 101–126, Netherlands.

- RENTZ, D.C.F. and COLLESS, D.H. 1990. A classification of the shield-backed katyids (Tettigoniinae) of the world. In: Bailey WJ, Rentz DCF, The tettigoniidae: biology, systematics and evolution. Crawford House Press, Bathurst, USA.
- RICHARDS, C.L., CARSTENS, B.C. and KNOWLES, L.L. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography*, 34: 1833–1845.
- RICKLEFS, R.E. and MILLER, G.L. 2000. Ecology, part 4, population ecology, New York, 272 p.
- RICHTSMEIER, J.T., DELEON, V.B. and LELE, S.R. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45: 63-91.
- ROBINSON, D.J. and HALL, M.J. 2002. Sound Signalling in Orthoptera. *Advances in Insect Physiology*, 26: 151–278.
- ROFF, D.A. 1992. The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. Chapman and Hall, New York.
- ROHLF, F.J. and SLICE, D.E. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.*, 39: 40-59.
- ROHLF, F.J., and MARCUS, L.F. 1993. A revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4): 129-132.
- ROHLF, F.J. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformation. In Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P. and Slice, D.E., ed: *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, pp. 117-129. New York.
- ROHLF, F.J. 2004. tpsDig, version 1.40. Department of Ecology and Evolution: Stony Brook, New York.
- ROHLF, F.J. 2005. tpsUtil, version 1.54. Department of Ecology and Evolution: Stony Brook, New York.
- RONQUIST, F., and HUELSENBECK, J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian Phylogenetic Inference Under Mixed Models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.
- ROOF, D.A. and MOUSSEAU, T. 2005. The evolution of the phenotypic covariance matrix: evidence for selection and drift in *Melanoplus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1104–1114.
- ROUGHGARDEN, J., 1996. Theory of population genetics and evolutionary ecology an introduction Copyright 1979, Jonathan Roughgarden originally published by Macmillan publishing co., Inc., introductory survey of population phenomena, pp. 1-17, London.

- ROUSSEAU, D.D., TAOUFIQ, N.B. PETIT, C., FARJANEL, G., MRON, H., and PUISSRGUR, J.J. 1992. Continental late Pliocene paleoclimatic history recorded in the Bresse Basin (France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 95: 253-261.
- SAĞLAM, İ.K. KÜÇÜKYILDIRIM, S., and ÇAĞLAR, S.S. 2014. Diversification of montane species via elevation shifts: the case of the Kaçkarcricket *Phonochorion* (Orthoptera). *J. Zoolog.Syst. Evol. Res.*, 52(3): 177-189.
- SARIKAYA, M.A., ZREDA, M. and ÇİNER, 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.
- SARIKAYA, M.A., ÇİNER, A. and ZREDA, M. 2011. Quaternary Glaciations of Turkey. In J. Ehlers, P.L. Gibbard and P.D. Hughes, editors: *Developments in Quaternary Science, Elsevier*, Vol. 15, pp. 393-403, Amsterdam.
- SCHLUTER, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- SCHUTZ, H. 2007. *Guide to geometric morphometrics*. University of Colorado Jonathan Krieger, the Natural History Museum, London.
- SCHWARZ, D., MATTA, B.M., SHAKIR-BOTTERI, N.L. and MCPHERON, B.A. 2005. Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. *Nature*, 436: 546 –549.
- SCHMIDT, H.A., STRIMMER, K., VINGRON, M., and HAESLER, A. 2002. TREE-PUZZLE: Maximum Likelihood Phylogenetic Analysis Using Quartets and Parallel Computing. *Bioinformatics*, 18: 502-504.
- SCHMITT, T., and VARGA, Z. 2012. Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? *Frontiers in Zoology*, 9: 22.
- SCHWARDZ, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The annals of statistics*, 6: 461–464.
- SEDDON, J. M., SANTUCCI, F., REEVE, N. and HEWITT, G.M. 2002. Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor*. *J. Evol. Biol.*, 15: 463–467
- SIEGEL, A.F., and BENSON, R. H. 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*, 38: 341-350.
- SIEPIELSKI, A.M., DI BATTISTA, J.D., and CARLSON, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Eccology Letters*, 12: 1261-1276.

- SIMON, C., FRATI, F., BECKENBACH, A., CRESPI, B., LIU, H., FLOOK, P. 1994. Evolution, weighting and the phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 651–701
- SIROT, L.K. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Fla. Entomol.*, 86: 124–133.
- SLICE, D.E. 2007. Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.*, 36: 261-81.
- SLICE, D.E., BOOKSTEIN, F.L., MARCUS, L.F., and ROHLF, F.J., 2011. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> [Son erişim tarihi: 08.06.2012]
- SMITH, G.D, VIJAYKRISHNA, D., BAHL, J., LYCETT, S.J, WOROBAY, PYBUS, G.O., MA, S.K. CHEUNG, C.L., RAGHWANI, J., BHATT, S., PEIRIS, J.S.M., GUAN, Y., and RAMBAUT, A. 2009. Origins and evolutionary genomics of the 2009 swine-origin H1N1 influenza A epidemic, *Nature*, 459: 1122-1126.
- SNEATH, P.H.A., and SOKAL, R.R. 1973. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J. 1973. Introduction to Biostatistics. Freeman: San Fransisco. 368 p.
- SOTA, T. and KUBOTA, K. 1998. Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution*, 52: 1507–1513.
- STEININGER, F.F. and RÖGL, F. 1984. Paleogeography and palinspatic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. In: The Geological Evolution of the Eastern Mediterranean (J.E. Dixon and A.H.F. Robertson, eds),. *Geological Society Special*, Publication no. 17. Blackwell Scientific, pp. 659–668, Oxford.
- STEWART, T.A. and ALBERTSON, R.C. 2010. Evolution of a unique predatory feeding apparatus: functional anatomy, development and a genetic locus for jaw laterality in Lake Tanganyika scale-eating cichlids, *BMC Biology*, 8: 1-11.
- STOLYAROV, M.V. 1983. New data on Orthoptera of Caucasus and Turkey. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 62(3): 501-511.
- SUITS, D. 1957. Use of dummy variables in regression equations. *American Statistical Association Journal*, 52: 548–55.
- SVENNING, J.C., NORMAND, S., and KAGEYAMA, M., 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96: 1117–1127.
- SWOFFORD, D.L. 2002. PAUP* Pylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods). v. 4.0 beta, Sunderland, M. A: Sinauer Associates.

- SWORD, G.A., SENIOR, L.B., GASKIN, J.F., JOERN, A. 2007. Double trouble for grasshopper molecular systematics: intra-individual heterogeneity of both mitochondrial 12S-valine-16S and nuclear internal transcribed spacer ribosomal DNA sequences in *Hesperotettix viridis* (Orthoptera: Acrididae), *Systematic Entomology*, 32: 420–428.
- ŞAROĞLU, F. ve GÜNER, Y. 1981. Doğu Anadolu'nun Jeomorfolojik gelişimine etki eden öğeler; Jeomorfoloji, tektonik, volkonizma ilişkileri. *Türkiye Jeoloji Kurumu Bülteni C*, 24: 39-50.
- ŞAROĞLU, F. ve YILMAZ, Y. 1986. Doğu Anadolu'da Neotektonik dönemdeki jeolojik evrim ve havza modelleri. *Maden Tetkik ve Arama Dergisi*, 107: 73-94.
- ŞEKERCİOĞLU, Ç.H., ANDERSON, S., AKÇAY, E., BİLGİN, R., CAN, Ö.E., SEMİZ, G., TAVŞANOĞLU, Ç., YOKEŞ, M.B., SOYUMERT, A., İPEKDAL, K., SAĞLAM, İ.K., YÜCEL, M. and DALFES, H.N. 2011. Turkey's globally important biodiversity in crisis. *Biological Conservation*, 144: 2752-2769.
- ŞENGÖR, A. M. and YILMAZ Y. 1981. Tethyan evolution of Turkey: A plate tectonic approach. *Tectonophysics*, 75: 181-241.
- ŞENGÖR, A. M. and YILMAZ Y. 1983. Türkiye'de Tetis'in evrimi: levha tektoniği Açısından bir yaklaşım, *Türkiye jeoloji kurumu Yerbilimleri Özel Dizini* no:1
- ŞENGÖR, A.M.C., ÖZEREN, M.S., KESKİN, M., SAKINÇ, M., ÖZBAKIR, A.D., and KAYAN, İ. 2008. Eastern Turkish high plateau as a small Turkic-type orogen: Implications for post-collisional crust-forming processes in Turkic-type orogens. *Earth Science Reviews*, 90: 1–48.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.G., COSSON, J.F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453–464.
- TAJIMA, F., 1989. Statistical Method for Testing The Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism, *Genetics*, 123: 585–595.
- TAMURA, K., Nei, M. 1993. "Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees". *Molecular Biology and Evolution* 10(3): 512–526.
- TAMURA, K., DUDLEY, J., NEI, M., KUMAR, S., 2007. MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolutionary*, 24: 1596-1599.
- TARASOV, P.E., VOLKOVA, V.S., WEBB, I.T, GUIOT. J., ANDREEV, A.A., BEZUSKO, L.G., BEZUSKO, T.V., BYKOVA, G.V., DOROFYUK, N.I., KVAVADZE, E.V., OSİPOVA, I.M., PANOVA N.K., and SEVASTYANOV, D.V. 2000. Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. *Journal of Biogeography*, 27: 609–620

- TAYLAN, M.S., MOL, A. and SİRİN, D. 2014. A new species of *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae) from Anatolia. Turkey. *Zootaxa*, 3760(3): 451.
- TAYLOR, P. J., MAREE, S., SANDWYK, J.V., PETERHANS, J.C.K., STANLEY, W.T., VERHEYEN, E., KALIBA, P., VERHEYEN, W., KALEME, P., and BENNETT, N.C. 2009. Speciation mirrors geomorphology and palaeoclimatic history in African laminate-toothed rats (Muridae: Otomyini) of the *Otomys denti* and *Otomys lacustris* species-complexes in the 'Montane Circle' of East Africa. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 913–941.
- TAVARÉ, S. 1986. "Some Probabilistic and Statistical Problems in the Analysis of DNA Sequences". *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* (American Mathematical Society) 17: 57–86.
- TAZEGÜL, E. ve ÖNDER, F. 2012. İzmir ilinde bulunan Tettigoniidae (Orthoptera) familyası türleri üzerinde sistematik araştırmalar. *Türk. Entomol. Bült.*, 2(2): 109-123.
- TEMPLETON, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In *Speciation and its consequences* (D. Otte and J. A. Endler, eds.). Sinauer Associates, pp. 3–27, Sunderland, Massachusetts.
- TEMPLETON, A.R., ROUTMAN, E., and PHILLIPS, C.A. 1995. Separating population structure from population history—a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics*, 140: 767–782.
- TEMPLETON, A.R. 1998a. Species and speciation, Geography, population structure, Ecology and gene trees, (Eds: Howard D. J. and Berlocher S. H) *Endless Form species and speciation*, Oxford University pres, New York.
- TEMPLETON, A.R. 1998b. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7: 381–397.
- TEMPLETON, A.R. 2009. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: NCPA versus ABC. *Mol. Ecol.*, 18: 319–331.
- TEMPLETON, A.R. 2010. Coalescent-based, maximum likelihood inference in phylogeography. *Mol. Ecol.*, 19: 431–435.
- THOMPSON, D. 1992. *On growth and form: the complete revised edition*. Newyork: Dover.
- TOKAY, M., 1973. Kuzey Anadolu Fayzonunun Gerede ile Ilgaz arasındaki kısmında jeolojik gözlemler. Simpozyum, *M.T.A. Enst.*, 12-29.
- TURELLI, M., BARTON, N.H. and COYNE, J.A. 2001. Theory and speciaion, *Trends in Ecology and Evolution*, 16(7): 330-343.

- UVAROV, B.P. (1912) Notices sur la faune des Orthopteres du Caucase. *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie* [= Revue Russed' Entomologie], 12 (1): 60–64.
- ÜNAL, M. 2013. Four new species of Tettigoniidae (Orthoptera) from Turkey. *Far East Entomologist*, 256: 1-16.
- WAKELEY, J. 2009. Coalescent Theory: An Introduction, Chapter 1, Probability Theory for the Coalescent, Roberts and Company Publisher, pp. 17-43, USA.
- WEBB, T. and BARTLEINP, J. 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 141-173.
- WEGMANN, D., LEUENBERGER, C., NEUENSCHWANDER, S., EXCOFFIER, L. 2010. ABCtoolbox: a versatile toolkit for approximate Bayesian computations. *BMC Bioinformatics*, 11: 116.
- WILEY, E.O. 1988. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 513–542.
- WILLIAMS, S.T., and KNOWLTON, N. 2001. Mitochondrial pseudogenes are pervasive and often insidious in the snapping shrimp genus *Alpheus*. *Mol. Biol. Evol.*, 18: 1484–1493.
- WHITTAKER, R.J. and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2007. Island Biogeography Ecology, evolution, and conservation, second ed. Oxford University Press Inc., New York.
- WOLSTENHOLME, D.R. 1992. Genetic novelties in mitochondrial genomes of multicellular animals. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 2: 918–925.
- XIA, X., XIE, Z., 2001. DAMBE: Software Package for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Journal of Heredity*, 92(4): 371-373.
- VAN WILGEN, N.J. and RICHARDSON, D.M. 2012. The roles of climate, phylogenetic relatedness, introduction effort, and reproductive traits in the establishment of non-native reptiles and amphibians. *Conservation Biology*, 6(2): 267-77.
- VERDU, P., AUSTERLITZ, F., ESTOUP, A., VITALIS, A., GEORGES, M. THERY, S., FROMENT, A., LE BOMIN, S. GESSAIN, A. HOMBERT, J.M., VAN DER VEEN, L. QUINTANA-MURCI, L., BAHUCHET, S., and HEYER, E. 2009. Origins and Genetic Diversity of Pygmy Hunter-Gatherers from Western Central Africa. *Current Biology*, 19(4): 312-318.
- VOJE, K.L., HEMP, C., FLAGSTAD, Ø., SAETRE, G.P. and STENSETH, N. 2009. Climatic change as an engine for speciation in flightless Orthoptera species inhabiting African mountains. *Molecular Ecology*, 18: 93–108.

- VILLEMANT, C., SIMBOLOTII, G., and KENIS, M. 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*, 32: 625-634.
- VOLODICHEVA, N. 2002. The Caucasus. In: (editor), Shahgedanova, M. The physical geography of Northern Eurasia. Oxford University Press, UK. pp. 350–376 Oxford.
- YOUNG, B.A., WALKER, B., DIXON, A.E. and WALKER, V.A. 1989. Physiological adaptation to the environment. *American Society of Animal Science*, 67: 2426-2432
- ZELDITCH, M.L., SWIDERSKI, D.L., SHEETS, H.D., and FINK, W.L. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press, California USA
- ZHANG, D-X., and HEWITT, G.M. 1996a. Nuclear integrations: challenges for mitochondrial DNA markers. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 247–251.
- ZHANG, D-X., and HEWITT, G.M. 1996b. Highly conserved nuclear copies of the mitochondrial control region in the desert locust *Schistocerca gregaria*: some implications for population studies. *Mol. Ecol.*, 5: 295-300.
- ZHANG, D-X. and HEWITT, G.M. 2003. Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations: practice, problems and prospect. *Molecular Ecology*, 12: 563-584.
- ZHAO, L., ZHANG, J., LIU, Z., FUNK, M. S., WEI, F., XU, M. and LI, M. 2008. complex population genetic and demographic history of the Salamander, *Neosalanx taihuensis*, based on cytochrome b sequences. *Evolutionary Biology*, 8(201): 1-18.
- ZOHARY, M. 1973. Geobotanical foundations of the Middle East. Fischer, Stuttgart Vols. 1–2.

ÖZGEÇMİŞ



Adı Soyadı: Sarp KAYA

Doğum yeri ve tarihi: KARS, 17.09.1982

ADRES: Akdeniz Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Zooloji A.B.D., 07058 Kampus/Antalya/Türkiye.

e-posta: kaya_sarp@hotmail.com

ÖĞRENİM:

Lisans (2002–2003): Süleyman Demirel Üniversitesi Fen-Edebiyat Fak. Biyoloji Bölümü Isparta.

(2003–2006): Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fak. Biyoloji Bölümü, Antalya.

Yüksek lisans (2006-2008): Akdeniz Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Bölümü.

Yüksek lisans tez konusu: *Poecilimon birandi* (Orthoptera, Phaneropterinae) alçak ve yüksek rakım populasyonları: ekolojik ve temporal farklılaşmanın fenotipik ve genetik verilerle incelenmesi.

Doktora: (2009- 2015): Akdeniz Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Bölümü.

Doktora tez konusu: Anadolu yükselti zincirlerinin soğuk seven formların yayılış ve türleşmesindeki rolü: *Psorodonotus* Brunner von Wattenwyl 1861 cinsinin türleşme ve filocoğrafyası.

ARAŞTIRMA İLGİ ALANLARI:

- Filogeni, Filocoğrafya, Geometrik morfometri, Orthopterlerde ses.

ALDIĞI/DESTEKLER/BURLAR/ ÖDÜLLER:

- Erasmus training program: Trier Üniversitesi, Biyocoğrafya bölümü, Trier-Germany 01 Kasım 2012-11 Ocak 2013
- ConGen: Summer School (Moleküler verilerin analizi üzerine) Prague-Czech Republic. 1-9. Temmuz 2008
- Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi 2005–2006 Bölüm ve Fakülte Birinciliği

ULUSAL SEMPOZYUM/KONGRELERDE SUNULAN POSTER veya TAM METİNİ BASILMAMIŞ BİLDİRİLER:

Çağrılı konuşma- Korkmaz E.M., Budak M., **Kaya S.** Biyoçeşitlilik araştırmalarında DNA Barkodlama “*Metodoloji ve Kullanım Alanları*” (Panel: Biyoçeşitlilik araştırmalarında güncel yaklaşımlar, 22. Ulusal Biyoloji Kongresi, Eskişehir, 26.06.2014).

Sözlü sunum- Çıplak B., **Kaya S.**, Gündüz, İ. *Anterastes* taksonomisini güncelleme: Tür hipotezlerinin sayısal-genetik testi. (22. Ulusal Biyoloji Kongresi, 22-27 Haziran 2014, Eskişehir/ Türkiye).

Sözlü sunum- **Kaya S.**, Çıplak B. *Psorodonotus caucasicus* tür grubunun filocoğrafyası: Toros yolu ile Kafkasya-Anadolu-Balkan-Kafkasya yayılışı. (22. Ulusal Biyoloji Kongresi, 22-27 Haziran 2014, Eskişehir/ Türkiye).

- Sözlü sunum-**Boztepe Z., Kaya S., Çıplak B. *Poecilimon luschani* grubunun (Orthoptera, Tettigoniidae) filocoğrafyası: güney-batı Anadolu'da yerel halkasal türleşme mi? (21. Ulusal Biyoloji Kongresi, 03-07 Eylül 2012, İzmir/ Türkiye).
- Sözlü sunum-**Boztepe Z., Kaya S., Çıplak, B. *Poecilimon luschani* grubunun (Orthoptera, Tettigoniidae) taksonomisi: kullanışsız fenotip ve kullanışlı genotip. (21. Ulusal Biyoloji Kongresi, 03-07 Eylül 2012, İzmir/ Türkiye).
- Sözlü sunum-** Kaya S., Boztepe Z., Çıplak, B. *Anterastes babadaghi* grubunun (Orthoptera, Tettigoniidae) filocoğrafyası: yayılış koridoru olarak dağsıraları. (21. Ulusal Biyoloji Kongresi, 03-07 Eylül 2012, İzmir/Türkiye).
- Poster sunumu-**Aytaç A., Konu P., Boztepe Z., Kaya S., Çıplak, B. *Anterastes* taksonomisi için morfometri: kısmen uyumlu olan kalitatif ve kantitatif morfolojiler. (20. Ulusal Biyoloji Kongresi, 21-25 Haziran 2010 Denizli/Türkiye).
- Sözlü sunum-** Çıplak B., Kaya S., Gündüz İ. *Anterastes serbicus* (Orthoptera, Tettigoniidae) tür grubunun filocoğrafyası: filogrular türlere göre değil coğrafik yapıya göre şekillenmektedir. (20. Ulusal Biyoloji Kongresi, 21-25 Haziran 2010 Denizli/Türkiye).
- Sözlü sunum-** Kaya S., Şirin D., Taylan M. S., Çıplak, B. *Poecilimon birandi* dağ ve ova popülasyonları: ekolojik türleşme ve temporal izolasyon. (18. Ulusal Biyoloji Kongresi, 26-30 Haziran 2006, Aydın/Türkiye).

ULUSLARARASI SEMPOZYUM/KONGRELERDE SUNULAN POSTER veya TAM METİNİ BASILMAMIŞ BİLDİRİLER:

- Sözlü sunum-** Kaya S., Çıplak B. Speciation under climatic cycles: a snapshot from Anatolio-Balkan genus *Psorodonotus*. (11th International Congress of Orthopterology, 11-15 August 2013, Kunming Yunnan/China).
- Poster sunumu-** Kaya S., Çıplak B. Taxonomy of *Psorodonotus*: qualitative versus quantitative morphology. (11th International Congress of Orthopterology, 11-15 August 2013, Kunming Yunnan/China).
- Sözlü sunum-** Kaya S., Çıplak B., Boztepe Z., Gündüz İ. Phylogeography of *Anterastes* (Orthoptera, Tettigoniidae): 16S rDNA and COI suggest inconsistent speciation patterns. (12th International congress on the zoogeography and ecology of Greece and adjacent region 18-22.06.2012 Athens/Greece).
- Poster sunumu-** Kaya S., Gündüz İ., Çıplak B. Estimating effects of global warming from past range changes for cold demanding refugial taxa: a case study on South-west Anatolian species *Poecilimon birandi*. (ESF: ConGen Integrating Population Genetics and Conservation Biology, 23-26 May 2009, Trondheim/Norway).
- Sözlü sunum-** Kaya S., Gündüz İ., Çıplak B. Establishing a phylogeographic analogy between global warming and interglacials for cold demanding refugial taxa: a case study on South-west Anatolian species *Poecilimon birandi*. (10th International Congress of Orthopterology, 21-25 June 2009, Antalya/Turkey).
- Poster sunumu-** Boztepe Z., Aytaç A., Konu P., Kaya S., Çıplak B. Morphometry for taxonomy of *Anterastes*: partly congruent qualitative and quantitative morphologies. (10th International Congress of Orthopterology, 21-25 June 2009, Antalya/Turkey).
- Sözlü sunum-** Kaya S., Çıplak, B. Lowland and hightland populations of *Poecilimon birandi* (Orthoptera, Phaneropterinae): Investigating of ecological and temporal differentiation using genetic and phenotypic data. (ConGen: Summer School, 1-9. 07. 2008. Prague/Czech republic).

KATILDIĞI BİLİMSEL TOPLANTILAR:

- 1- 22. Ulusal Biyoloji Kongresi, Osman Gazi Üniversitesi, Eskişehir, 22-27.06.2014 (Katılımcı).
- 2- II. Taksonomi Yaz Okulu: Moleküler yöntemler ve yeni yaklaşımların kesişme noktasında, Ege Üniversitesi, İzmir, 01-06.06. 2013 (Düzenleme kurulunda).
- 3- 21. Ulusal Biyoloji Kongresi İzmir 03-07.09.2012 (Katılımcı).
- 4- 20. Ulusal Biyoloji kongresi Pamukkale Üniversitesi, Denizli, 21-25.06.2010 (Katılımcı).
- 5- 10th International Congress of Orthopterology, Akdeniz Üniversitesi, Antalya, 21-25 June 2009, (Organizasyon komitesinde).
- 6- Workshop: “Cosevation Genetics: Updating concepts and methods” Akdeniz Ünivarsitesi, Antalya, 22-23 Ocak 2007 (Organizasyon komitesinde).
- 7- 18. Ulusal Biyoloji Kongresi, Adnan Menderes Üniversitesi, Aydın/Kuşadası, 26-30.06.2006 (Katılımcı).

KAZANDIĞI YURT DIŞI EĞİTİM BURSLARI:

- **Almanya Trier üniversitesi:** 01.10.2012-11.01.2013. Yerbilimleri Fakültesi, Biyocoğrafya Bölümü moleküler biyoloji laboratuvarı: Mikrosatellit verilerinin elde edilmesinde laboratuvar süreçleri ve analizleri üzerine eğitim (Erasmus staj hareketliliği ile).
- **Çek Cumhuriyeti Prag:** 01-07.09.2008. Conservation Genetics Summer School: Mikrosatellit ve sekans verilerinin analizline yönelik yazılımların kullanımı ve sonuçların değerlendirilmesi. (European Science Foundation desteği ile).

VERDİĞİ SEMİNERLER

- Soyhatları farklılaşmasının geometrik morfometri ve genetik verilerle incelenmesi: *Psorodonotus* (Orthoptera, Tettigoniidae) cinsinde türleşme (Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Antalya, 04.06.2013).
- Biyolojik hipotezlerin sınanmasında güncel analitik yaklaşımlar: filogenetik, filocoğrafik ve demografik analizler (Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Antalya, 18.05.2010).
- Küresel Isınmanın Anadolu canlılığı üzerine etkisi: Doğal seçim ve evrimsel mekanizmalar. (Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Antalya, 11 05 2007).

EĞİTİMCİ OLARAK KATILDIĞI KURSLAR:

- II. Taksonomi Yaz Okulunda laboratuvar uygulamaları ve genetik verilerin analizinden sorumlu eğitmen. (<http://www.egweb.ege.edu.tr/taksonomi/index.php?SayfaID=296> Ege Üniversitesi, İzmir, 01-06.06. 2013).

GÖREV ALDIĞI BİLİMSEL PROJELER:

- 2013-2014: Çıplak B., **Kaya S.** Dev genomlu Orthoptera'da numt taraması: COI parolog kopyalarının uzunluğu ve sıklığı (TÜBİTAK tarafından desteklenen 113Z153 nolu 1002 projesi).
- 2010-2011: Çıplak B., **Kaya S.**, Boztepe Z. *Poecilimon luschani* tür grubunun (Orthoptera, Phaneropterinae) 16S rDNA filogenisi, filocoğrafyası ve taksonomisi (TÜBİTAK tarafından desteklenen 210T169 nolu 1002 projesi).
- 2007-2011: Çıplak B., Gündüz İ., **Kaya S.** Model cins *Anterastes* (Orthoptera, Tettigoniidae) türlerinin belirteç gen 16S rDNA verileri: tür, türleşme, filocoğrafya ve koruma genetiği yönüyle değerlendirme (TÜBİTAK tarafından desteklenen 107T462 nolu 1001 projesi).
- 2007-2010: Çıplak B., **Kaya S.** *Poecilimon birandi* (Orthoptera, Phaneropterinae) alçak ve yüksek rakım popülasyonları: ekolojik ve temporal farklılaşmanın fenotipik ve genetik verilerle

incelenmesi (Akdeniz Üniversitesi Bilimsel Araştırma Projeleri Birimi tarafından desteklenen 2007.02.0121.007 nolu poje).

DEVAM EDEN PROJELER

- 2014-2017: Korkmaz, E.M., Başbüyük, H.H., Keskin, B., Kaydan, B., Çıplak B., **Kaya S.** Barkodlamada İkili Belirteç (COI ve ITS2) Sisteminin Bazı Hemimetabol ve Holometabol Böceklerde Araştırılması (TÜBİTAK tarafından desteklenen 1001 projesi)
- 2012-2015: Çıplak B., **Kaya S.** Buzullar arası ve küresel ısınma analogisi perspektifinden Anadolu dağcıl biyoçeşitliliğinin geleceği: Model cins *Psorodonotus*'un filocoğrafyası ve koruma biyolojisi (TÜBİTAK tarafından desteklenen 111T910 nolu 1001 projesi).

ULUSLARARASI HAKEMLİ DERGİLERDE YAYINLANMIŞ ÇALIŞMALARI:

- Çıplak B., **Kaya S.**, Boztepe Z. & Gunduz I. 2015. Mountainous genus *Anterastes* (Orthoptera, Tettigoniidae): Autochthonous survival in refugial habitats across several glacial ages via vertical range shifts (in process *Zoologica Scripta*) (SCI).
- Kaya S.**, Chobanov P.D., Skejo L., Heller K-G. & Çıplak B. 2015. The Balkan *Psorodonotus* (Orthoptera: Tettigoniidae): testing existing taxa confirmed presence of three distinct species (accepted *European Journal of Entomology*) (SCI).
- Kaya S.**, Boztepe Z., & Çıplak B. 2015. Phylogeography of the *Poecilimon luschani* species group (Orthoptera, Tettigoniidae): a radiation strictly correlated to climatic transitions in Pleistocene. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 173(1):1-21 (SCI).
- Kaya S.**, Chobanov D. & Çıplak B. 2014. Review of *Psorodonotus specularis* group (Orthoptera, Tettigoniidae, Tettigoniinae): two new species from North-east Anatolia, *Zootaxa*, 3895 (3): 367–400 (SCI).
- Kaya S.**, Korkmaz, E.M., & Çıplak B. 2013. *Psorodonotus venosus* group (Orthoptera, Tettigoniidae): geometric morphometry revealed two new species in the group. *Zootaxa*, 3750 (1): 037–056 (SCI).
- Boztepe, Z., **Kaya S.** & Çıplak, B. 2013. Integrates systematic of *Poecilimon luschani* species group (Orthoptera, Tettigoniidae): radiation as a chain of populations in a small heterogeneous area, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 169: 43–69. (SCI)
- Kaya S.**, Boztepe Z., & Çıplak B. 2013. Phylogeography of *Troglophilus* (Orthoptera: Troglophilinae) based on Anatolian members of the genus: radiation of an old lineage following the Messinian, *Biological Journal of the Linnean Society*, 108 (2): 335-348. (SCI)
- Kaya S.**, Gündüz İ., & Çıplak B., 2012. Estimating effects of global warming from past range changes for cold demanding refugial taxa: a case study on South-west Anatolian species *Poecilimon birandi*, *Biologia*, 67/6: 1152—1164. (SCI)
- Kaya S.**, Çıplak, B., Chobanov D. & Heller K.H. 2012. *Poecilimon bosphoricus* group (Orthoptera, Phaneropterinae): iteration of morpho-taxonomy by song characteristics, *Zootaxa*, 3225: 1-71. (SCI)
- Kaya S.**, Chobanov D. & Çıplak B. 2012. *Anterastes davrazensis* sp. n. (Orthoptera, Tettigoniidae): morphology, song and 16S rDNA phylogeny, *Zootaxa*, 3401: 49-59. (SCI)
- Kaya S.**, Çıplak B., 2011. Taxonomy of *Anterastes* and related genera: a new synonym and a new species to *Anterastes*, *Zootaxa*, 2771: 41–52. (SCI)
- Çıplak B., **Kaya S.**, Gündüz İ., 2010. Phylogeography of *Anterastes serbicus* species group (Orthoptera, Tettigoniidae): phylogroups correlate with mountain belts, but not with the morphospecies, *Journal of Orthoptera Research*, 19(1): 29-40.

Çıplak B., Şirin D., Taylan M.S. & **Kaya S.** 2008. Sizes in relation to variable altitude in three Orthoptera species: no general patterns for all species. *Journal of Orthoptera Research*. 17 (2): 157-163.

ÇEVİRİSİNİ YAPTIĞI KİTAP BÖLÜMLERİ ve ELEKTORNİK SAYFALAR:

Kaya S. 2013. Omurgasızlar Biyolojisi (Altıncı baskıdan çeviri, Biology of the invertebrates (Ed: JAN A. PECHENIK), Çeviri Editörleri: Mustafa SÖZEN, İrfan KANDEMİR, Abdullah HASBENLİ; Çevri Editör Yardımcısı: Ferhat MATUR, Bölüm 14: Eklembacaklılar. pp: 341-420, Nobel Akademik Yayıncılık Eğitim ve Danışmanlık, ANKARA.

Kaya S. 2007-2008. The University of California, Berkeley “Understanding Evolution” elektornik sayfanın Türkçeye çevirisi. (http://www.evrimianlamak.org/e/Ana_Sayfa).

POPÜLER BİLİM ve KÜLTÜR YAYINLARI:

- Çıplak, B. & **Kaya, S.** 2013. *Psorodonotus ebneri* Beydaglari bush-cricket. *Priceless or Worthless - how are the top 100?* Zoological Society of London (ZSL), Species Survival Commsion (SSC) and the International Union for Conservation of Nature (IUCN), pp: 17, 83.
- **Kaya, S.** 2013. Bireyden Sonsuzluğa Uzanan Süreçte Bir Soyhattı Kesiti: Tür ve Onun Kavramsal Hipotezleri, *Bilim ve Gelecek*, 107: 54-63.
- **Kaya, S.** 2006. Akdeniz Üniversitesi’nde Evrim Paneli: “Evrım / Disiplinlerarası bir bakış”, *Bilim ve Gelecek*, 28: 94.