

76

İNÖNÜ ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

DROSOPHILA P FAKTÖRÜNÜN
ÇEŞİTLİ DİSGENİK ÖZELLİKLER ÜZERİNE
ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI

Tülay KONAÇ

DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

Malatya, 1992

İNÖNÜ ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Fen Bilimleri Enstitüsü MÜDÜRLÜĞÜNE

İş bu çalışma, Jürimiz tarafından BİYOLOJİ
Anabilim dalında DOKTORA TEZİ olarak
kabul edilmiştir.

Başkan : Prof. Dr. Aykut KENCE *Aykut Kence*

Uye : Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK *A. Nihat BozcuK*

Uye : Doc. Dr. Hacer ÜNLÜ *Hacer Ünlü*

ONAY

Yukarıdaki imzaların, adı geçen öğretim üyelerine ait
olduğunu onaylarım.

...../...../ 1992

Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü
Prof. Dr. B. C. ÇETİNKAYA



ÖZET

Hibrit disgenezis, *D.melanogaster*'in bazı soyları arasındaki hibritlerde oluşan, kısmi veya tam sterilite, artan mutasyon frekansı ve dişi rekombinasyon frekansı, eşey oranı sapmaları, erkek rekombinasyonu ve letalite gibi olumsuz özellikleri içeren bir sendromdur. Bu özellikler iki resiprokal çaprazdan sadece birinde - *M* sitotipine sahip bir soyun dişileri ile *P* elementi taşıyan bir soyun erkekleri arası çaprazda - görülür.

Bu çalışmada araştırılan disgenik özellikler eşey oranı sapmaları, non-disjunction ve dişi rekombinasyon oranı değişimleridir. Ayrıca *Drosophila* ergin ömrü üzerine *P-M* hibrit disgenezisin etkilerinin belirlenmesi çalışmamızın odak noktasını oluşturmaktadır. Çalışma sonuçları her deney için aşağıda özetlenmiştir:

- Eşey oranı üzerine etkilerinin belirlenmesi amacıyla, Canton-S (*M* soyu), Harwich-w (*P* soyu) ve Malatya (zayıf *P* soyu) soyları arası A ($M\bar{Q} \times P\bar{Q}$) ve B ($P\bar{Q} \times M\bar{Q}$) çaprazları kurulmuştur. Bu çaprazlar 29°C'lik gelişim sıcaklığında tutularak *P* aktivasyonunun indüklenmesi düşünülmüştür. Sonuçlarımız bu soylar arası kurulan çaprazlarda, hibrit disgenezisin eşey oranı üzerine herhangi bir saptırıcı etkisinin olmadığını göstermiştir.

- Ömür uzunluğu üzerine etkisinin belirlenmesi amacıyla Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları ile soy içi ve *P-M* soyları arası resiprokal çaprazlar yapılmıştır. Çaprazlar 25 ve 29°C olmak üzere iki gelişim sıcaklığında kurulmuştur. Ergin ömrü tüm gruplarda 25°C'de ölçülmüştür. Bu deney sonucunda, yüksek F_1 gelişim sıcaklığı aşağıda belirtilen üç disgenik özelliğe sebep olmuştur:

(i) $CA\bar{Q} \times HA\bar{Q}$ çaprazından üretilen erkek ve dişiler belirli oranlarda beyaz gözlü sineklere sahiptirler (bu Mendel ayrılma ilkesiyle uyuşmamaktadır).

(ii) $CA\bar{Q} \times HA\bar{Q}$ ve $CA\bar{Q} \times MA\bar{Q}$ çaprazlarından gözlenen F_1 sineklerinin ortalama ömür uzunlukları, resiprokalarına ve 25 °C'deki kontrol hibritlerine göre önemli derecede kısalmıştır. Bu gözlem, kuvvetli *P* aktivitesine sahip çaprazda daha belirgindir.

(iii) Yukarıda bahsedilen çeşitli disgenik özellikler hibrit dişilerde erkeklere göre daha belirgindir.

- Hibrit disgenezisin non-disjunction etkisinin saptanması amacıyla *wmf* (*M*) işaretli soyu ile Malatya ve Cranston (*P*) soyları arası resiprokal çaprazlar üç farklı gelişim sıcaklığında (21, 25 ve 29°C) kurulmuştur. Elde edilen F_1 dölünde beklenilmeyen fenotipteki *wmf* dişi ve w.t. erkekler sayılmıştır. Bu sonuçlar F_1A dişilerinden elde edilen dölde beklenilmeyen fenotip oranının yüksek olduğunu (0.0099-0.0396) gösterirken, F_1B dişilerinde üreyen dölde bu oran düşüktür (0-0.00187). Beklenilmeyen fenotipteki erkeklerin tümünün üretkenlikleri test edildiğinde kısır oldukları bulundu, ki bu da bunların birincil non-

disjunction ürünü olduklarını ve XO genotipi taşıdıkları anlamına gelir. Beklenilmeyen fenotipteki dişiler üzerinde yapılan test çaprazları bu dişilerin birincil non-disjunction ürünü olarak XXY genotipinde olduklarını gösterir.

- I. ve II. kromozomdaki dişi rekombinasyon değişimini göstermek için, üç yabancı soyun her biri (Malatya, Cranston ve Oregon-R) üç işaretli soyla (*wmf*, *cnbw*, *vgbw*) çaprazlandı. Sonuçlarımız test edilen aralıklarının çoğunda B ($P\bar{q} \times M\bar{o}$) çaprazındaki rekombinasyon oranının A ($M\bar{q} \times P\bar{o}$) çaprazındakinden önemli derecede fazla olduğunu göstermiştir. Standart harita uzunlukları ile karşılaştırmalar, dişi rekombinasyon frekansındaki resiprokal farklılıkların B çaprazındaki artıştan ziyade, A çaprazındaki azalıştan kaynaklandığını göstermiştir.

Anahtar kelimeler:

D.melanogaster, Hibrit disgenezis, P-H sistem, ömür uzunluğu, eşey oranı, non-disjunction, dişi rekombinasyonu.

SUMMARY

Hybrid dysgenesis has been described as a syndrome of aberrant traits including partial and complete sterility, increased mutation frequencies and female recombination, distorted sex ratio, male recombination and lethality, which occurs in some interstrain hybrids of *D. melanogaster*. This dysgenic traits is observed only one of the two reciprocal crosses which is between females from a strain of *M* cytotype and a strain which carries *P* elements.

In this study, some dysgenic traits which include sex-ratio distortion, non-disjunction and female recombination variation are investigated. In addition, the main point of our investigation is the effect of *P-M* dysgenesis on the life-span of adult *Drosophila*. The results of experiments are given below:

- A ($M\bar{\sigma} \times P\bar{\sigma}$) and B ($P\bar{\sigma} \times M\bar{\sigma}$) type crosses between Harwich-w (*P*), Malatya (*P*) and Canton-S (*M*) were set to detect possible effects of hybrid dysgenesis on sex-ratio. These crosses were developed at 29 °C to stimulate *P* element activity. Our results show that there is no significant effect of *P-M* dysgenesis on sex-ratio.

- An experiment was constructed to detect any effect of *P-M* dysgenesis on longevity of flies from intrastrain and interstrain reciprocal crosses with Malatya, Harwich-w and Canton-S strains. These crosses were made at two different developmental temperature, 25 and 29°C. Adult life-span of all groups are measured at 25 °C. Higher F_1 developmental temperature (29°C) caused the following three dysgenic traits:

(i) Both of the males and females produced from the cross of $CA\bar{\sigma} \times HA\bar{\sigma}$ had *white*-eyed flies in certain proportions (This is not an expected result by the Mendelian segregation principle).

(ii) The mean life-spans of F_1 flies obtained from both $CA\bar{\sigma} \times HA\bar{\sigma}$ and $CA\bar{\sigma} \times MA\bar{\sigma}$ crosses, were shortened distinctly in comparison to their respective reciprocals and to the hybrid controls at 25 °C. This observation was more pronounced in the former cross type due to strong *P* activity.

(iii) The above mentioned to different dysgenic traits were more apparent in the hybrid females comparing with the males.

- An experiment was carried out at three developmental temperature (21, 25 and 29°C) to detect non-disjunction of X chromosomes in F_1 females from reciprocal crosses between a marked stock *wmf* and *P* strains which are Malatya and Cranston. Their progeny were scored for exceptional *wmf* females and *w.t.* males. These results indicated that a high frequency of exceptional progeny was observed from F_1A mothers (0.0099-0.0396), but not from F_1B mothers (0-0.00187). All exceptional males were tested for fertility and proved to be sterile, indicating their XO constitution as a result of primary non-disjunction. Test matings of the exceptional females showed that their genotypes were XXY

resulting from primary non-disjunction.

- For each of the three w.t. strains - Malatya, Cranston, Oregon-R - the reciprocal crosses were made with three marked stocks - *wmf*, *cnbw*, *vgbw* - for monitoring female recombination in chromosomes I. and II. respectively. Our results display that for both groups of w.t./marker hybrids, and in most of the tested intervals, recombination in B cross exceeded that in the A cross. Comparison with standart map distances shows that the observed intercross reciprocal differences are attributable to decreases in A cross rather than B cross increases in the female recombination frequency.

Key words:

D.melanogaster, Hybrid dysgenesis, P-M system, longevity, sex-ratio, non-disjunction, female recombination.

TEŞEKKÜR

Bu çalışmanın planlanmasında, yürütülmesinde ve tezin hazırlanmasında değerli katkılarını esirgemeyen Sayın Prof.Dr.A.Nihat BOZCUK 'a (Inönü Üniversitesi Fen-Ed. Fak., Hacettepe Üniversitesi Fen Fak.) sonsuz teşekkürlerimi sunarım.

Çalışmalarımın üç aylık bir dönemini ODTU Fen Fak. Biyoloji Bölümünde yapmamı sağlayan ve konuya dikkatimizi çekerek değerli katkılarda bulunan Sayın Prof.Dr. Aykut KENCE 'ye (ODTU Fen Fak. Biyoloji Böl. Bşk.), istatistik değerlendirmelerdeki değerli katkılarımdan dolayı Sayın Prof.Dr.Zehra MULLUK ve H.U.İstatistik Bölümüne, ve deneylerimin bir kısmını gerçekleştirmemdeki yardım ve ilgilerinden ötürü Sayın Doç.Dr. Hacer UNLU ve Tek. Gülbahar TURGUT'a (Hacettepe Univ. Fen Fak. Biyoloji Böl.) teşekkürlerimi bir borç bilirim. Ayrıca değerli mesleki yardımlarından ötürü İnönü Üniversitesi Biyoloji Bölümü Öğretim Elemanlarına ve sterilizasyon işlemlerindeki titizliği nedeniyle Şaban YAMAN'a içtenlikle teşekkür ederim.

Bu çalışmayı bir proje olarak destekleyen İnönü Üniversitesi Araştırma Fonu'na teşekkür ederiz.

Manevi desteği ve tezin yazımı sırasındaki yardımlarından dolayı eşim Y.Levent KONAÇ'a teşekkür ederim.

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa</u>
TABLolar DIZINI	x
ŞEKİLLER DIZINI	xii
1. GİRİŞ	1
1.1. Transpozonlar (Mobil elementler, sıçrayıcı genler) .	1
1.2. Hibrit Disgenezis	3
1.2.1. <i>P-M</i> ve <i>I-R</i> sistem arasındaki ilişki	4
1.2.2. <i>Drosophila melanogaster</i> 'de <i>P-M</i> sistemi	6
1.2.3. <i>P</i> elementlerinin yapısı	8
1.2.4. <i>P-M</i> hibrit disgenezis'in etkileri	10
1.2.4.1. Kısırlık (Sterilite)	10
1.2.4.2. Erkek rekombinasyonu	13
1.2.4.3. Mutasyon	14
1.2.4.4. Kalıtlanma oranında sapma	15
1.2.4.5. Dişi rekombinasyonu	18
1.2.4.6. Nondisjunction (Ayrılmama)	19
1.3. <i>Drosophila</i> 'da ömür uzunluğu	20
1.3.1. Ömür uzunluğunun genetik denetimi	22
1.3.2. Hibrit disgenezis'in ömür uzunluğuna etkisi	22
1.4. Çalışmanın Amacı	24
2. YÖNTEM VE GEREÇLER	26
2.1. Kullanılan Organizmalar	26
2.2. Kullanılan Kimyasal Maddeler	29
2.3. Deney Koşulları	30
2.3.1. Çevre koşulları	30
2.3.2. Besiyerinin hazırlanışı	30
2.3.3. Ringer çözeltisinin hazırlanışı	31

2.3.4. Bayılıtma yöntemi	32
2.3.5. Çaprazların yapılışı sırasında dikkat edilecek noktalar	33
2.4. Deneylelerin Yapılışı	34
2.4.1. Hibrit disgenezis'in eşey oranı üzerine etkisinin araştırılması	35
2.4.2. Hibrit disgenezis'in ömür uzunluğuna etkisinin araştırılması	36
2.4.3 <i>P-M</i> sistemi ile non-disjunction arası ilişkinin araştırılması	39
2.4.4. Dişi Rekombinasyonu Uzerine etkisinin araştırılması	41
2.5. Diseksiyon İşlemi	43
2.6. Hayat Tablolarının ve Hayatta Kalış Eğrilerinin Hazırlanması	43
2.7. İstatistik Degerlendirme	44
3. BULGULAR	46
3.1. Eşey Oranına Etkisi	46
3.2. Hibrit Disgenezisin Ömür Uzunluğu Uzerine Etkisi	47
3.2.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soylarının ömür uzunluklarının ölçülmesi	49
3.2.2. Gelişim dönemlerini 25 ve 29°C'de tamamlayan Canton-S ve Harwich-w soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'de ömür uzunluklarının ölçülmesi	52
3.2.3. Gelişim dönemlerini 25 ve 29 °C'de tamamlayan Canton-S ve Malatya soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'de ömür uzunluklarının ölçülmesi	56
3.2.4. Gruplar arası farkların önem kontrollerinin incelenmesi	61
3.3. Non-disjunction Deneyi Sonuçları	62
3.4. Hibrit Disgenezisin Dişi Rekombinasyonu Uzerine Etkisi.....	70

3.4.1. X kromozomu üzerinde diři rekombinasyon yüzdesinin araştırılması	70
3.4.2. II. kromozom üzerinde diři rekombinasyon yüzdesinin araştırılması	71
4. TARTIŞMA	73
4.1. Hibrit Disgenezis'in Eşey Oranına Etkisinin Değerlendirilmesi	73
4.2. P Elementi Transpozisyonunun Ömür Uzunluğu Üzerine Etkisinin Değerlendirilmesi	74
4.3. Hibrit Disgenezis'in Non-disjunction Etkisinin Değerlendirilmesi	83
4.4. Hibrit Disgenezis ile İlişkili Diři Rekombinasyon Yüzdesindeki Resiprokal Farklılığın Değerlendirilmesi	87
4.4.1. X kromozomu üzerinde A ve B tipi çaprazlar arası diři rekombinasyon değişimlerinin değerlendirilmesi	87
4.4.2. II. kromozomun farklı iki aralığında A ve B tipi çaprazlar aras ı diři rekombinasyon değişimlerinin değerlendirilmesi	89
KAYNAKÇA	90
ÖZGEÇMİŞ	95

TABLOLAR DİZİNİ

<u>Tablo</u>	<u>sayfa</u>
1.1. <i>D.melanogaster</i> genomunda bulunan transpozonların fonksiyonel uzunlukları	3
1.2. Bazı <i>D.melanogaster</i> soylarının <i>P-M</i> ve <i>I-R</i> sistemindeki aktivite düzeyleri	6
1.3. Çeşitli tip çaprazların soylarında gözlenen Hibrit Disgenezis seviyeleri	9
1.4. Canton-S (CA), Harwich-white (HA) ve Malatya (MA) soyları arasında kurulan resiprokal çapraz verileri	12
1.5. <i>cne</i> /Harwich çaprazlarının F_1 hibritlerinin geri çaprazlanması ile elde edilen rekombinasyon ürünlerinin yüzdeleri	17
1.6. <i>GISb/LVM</i> ve w.t. soyları arasında kurulan resiprokal çaprazlardaki dişi rekombinasyon farklılıkları	18
1.7. Canton-S/Harwich F_1 dişilerinin H-41 erkekleri ile çaprazlanması sonucu ortaya çıkan beklenilmeyen fenotip oranı	20
2.1. Hibrit disgenezisin eşey oranına etkisinin araştırılması amacıyla kurulan çapraz grupları	36
2.2. Hibrit disgenezisin ömür uzunluğuna etkisinin araştırılması amacıyla kurulan çapraz grupları	38
2.3. Hibrit disgenezisin non-disjunction etkisinin belirlenmesi amacıyla yapılan çapraz grupları	40
3.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları arası çaprazlardan elde edilen eşey oranları	46
3.2. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları arası grupların, F_1 gelişim sıcaklığı, eşey ve göz rengine dayalı isimlendirilmesi	48
3.3. Gelişim dönemlerini 25°C'de tamamlayan Canton-S (A), Harwich-w (B) ve Malatya kontrol gruplarının 25 °C'deki ortalama ömür uzunlukları	50
3.4. Gelişim dönemlerini 25 ve 29 °C'de tamamlayan Canton-S ve Harwich-w soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'deki ortalama ömür uzunlukları	53

3.5. Gelişim dönemlerini 25 ve 29 °C'de tamamlayan Canton-S ve Malatya soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'deki ortalama ömür uzunlukları	58
3.6. Gruplar arası farkın önem kontrolleri	61
3.7. Cranston, Malatya Oregon ve <i>wmf</i> soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen nondisjunction oranları	64
3.8. <i>wmf</i> -w.t. soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen F ₁ fenotipleri	67
3.9. <i>wmf</i> ♀ X MA♂ çaprazından elde edilen nondisjunction ürünü 4 <i>wmf</i> ♀ 'nin w.t. ♂ ile çapraz sonuçları	68
3.10. <i>wmf</i> ♀ X OR♂ çaprazından elde edilen nondisjunction ürünü 6 <i>wmf</i> ♀ 'nin w.t. ♂ ile çapraz sonuçları	69
3.11. <i>wmf</i> ve 3 yabancı soy arasında kurulan resiprokal çaprazların F ₁ dişi soylarının X kromozomunun iki aralığında % rekombinasyon değerleri	71
3.12. II. kromozomun iki aralığı için elde edilen dişi rekombinasyon yüzdesi	72

SEKİLLER DİZİNİ

ŞekillerSayfa

1.1.	<i>D.melanogaster</i> 'deki <i>copia</i> elementinin yapısı	2
1.2.	(a) 2.9 kb'lık <i>P</i> elementinin yapısı ile <i>white</i> lokusu mutasyonlarında araya giren <i>P</i> elementlerinin yapısının karşılaştırılması (b) <i>P</i> faktörünün terminal dizilimleri	12
3.1.	25 °C'de gelişimin tamamlayan Canton-S kontrol A grubunun dişi ve erkeklerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	50
3.2.	25 °C'de gelişimin tamamlayan Harwich-w kontrol B grubunun dişi ve erkeklerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	51
3.3.	25 °C'de gelişimin tamamlayan Malatya kontrol C grubunun dişi ve erkeklerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	51
3.4.	25 °C'de gelişimini tamamlayan CA♀ X HA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	54
3.5.	25 °C'de gelişimini tamamlayan HA♀ X CA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	54
3.6.	29 °C'de gelişimini tamamlayan CA♀ X HA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	55
3.7.	29 °C'de gelişimini tamamlayan HA♀ X CA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	55
3.8.	25 °C'de gelişimini tamamlayan CA♀ X MA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	59
3.9.	25 °C'de gelişimini tamamlayan MA♀ X CA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	59
3.10.	29 °C'de gelişimini tamamlayan CA♀ X MA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri	60

- 3.11. 29 °C'de gelişimini tamamlayan MA♀ X CA♂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25 °C'deki hayatta kalış eğrileri 60
- 3.12. *wmf* ve *w.t.* soyları arasında kurulan A ve B çaprazlarının birincil non-disjunction sonuçları 65
- 3.13. *wmf*♀ X ++♂ çaprazından elde edilen beklenilmeyen fenotipteki *wmf* dişilerinin test çaprazları sonucu gözlenen ikincil non-disjunction ürünleri. 66
- 4.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları ile kurulan kontrol, disgenik ve non-disgenik çapraz gruplarının ortalama ömür uzunlukları 76

1. GİRİŞ

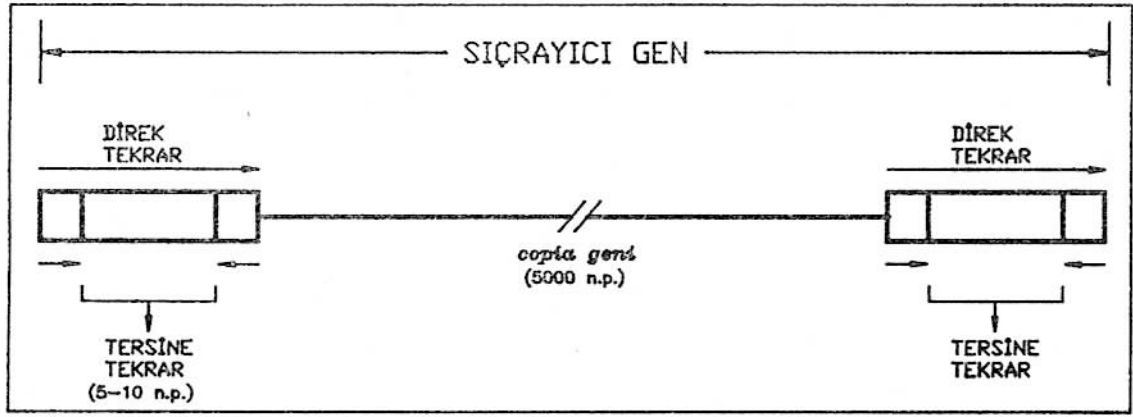
1.1. Transpozonlar (Mobil elementler, sıçrayıcı genler)

Genetik ve biyokimyasal çalışmalardan elde edilen bilgiler, Prokaryotik ve Ökaryotik hücre kromozomlarında bulunan bir genin veya bir takım oluşturan genlerin genellikle orijinal olarak buldukları yerden farklı olan başka bir gen bölgesine de girdiğini göstermiştir. Böyle hareketli genetik elementlere transposable elementler veya transpozonlar adı verilmektedir. Transpozonların genetik materyal içerisinde yer değiştirme olayına transpozisyon denmektedir. Transpozisyonun gerçekleşmesini sağlayan enzim ise transpozaz'dır. Transpozonların varlığı ile ilgili ilk bilgiler 1950'li yıllarda McClintock tarafından mısır bitkisi genlerinde yapılan çalışmalardan gelmiştir (Athma ve Peterson 1991). Bugün transpozonların genetiği ve moleküler yapısı çoğunlukla bilinmesine karşın, hala aydınlatılmayı bekleyen birçok noktası vardır.

Transpozonlar; uzunlukları, baz dizilimleri, genom içerisinde temsil edilen kopya sayıları ve taşıdıkları genlerden kaynaklanan bazı özellikleri nedeniyle değişik gruplar altında toplanırlar ve bunlara transpozon aileleri denir. *Drosophila melanogaster*'de ilk bulunan ve en iyi tanımlanan transpozon ailesi *copia* ailesidir. Daha sonra keşfedilen bazı elementler, *copia* ailesine benzediği için *copia*-benzeri (*copia*-like) olarak tanımlanır. Her aile,

kendisine özgü nükleotid dizilimine sahiptir (Finnegan ve Fawcett 1986).

Aileler, sahip oldukları dizilim çeşitliliğine rağmen, insersiyon ve eksizyon işlemini gerçekleştiren ortak bir yapısal organizasyona sahiptirler. Her *copia* geni ortalama 5000-7000 baz çiftinden oluşur. Her iki uca 300-500 baz çifti uzunluğunda aileye-özü direkt tekrarlı diziler ve bu dizilerin her iki ucunda da birkaç nükleotid uzunluğunda tersine tekrarlı diziler bulunur (Şekil 1.1).



Şekil 1.1 *D.melanogaster*'deki *copia* elementinin yapısı (Finnegan ve Fawcett 1986).

Transpozonlar *Drosophila* genomunun hemen hemen tüm hayat formlarında rol oynarlar. Transpozonlar tüm *Drosophila* genomunun yaklaşık 2/3 'ünü oluşturmaktadırlar, bu da toplam DNA miktarının en az % 10'una karşılık gelmektedir. Tablo 1.1, *Drosophila* genomunda bulunan transposable element ailelerini ve bunların uzunluklarını göstermektedir (Finnegan ve Fawcett 1986).

Tablo 1.1. *D.melanogaster* genomunda bulunan transpozonların fonksiyonel uzunlukları.

Element	Uzunlugu (kb)
Sancho 2	2.6
Jockey	2.8
P	2.9
hobo	3.0
Doc	4.3
1731	4.4
Kermit	4.8
Sancho 1	4.5
<i>copia</i>	5.1
<i>I</i>	5.4
mdg 3	5.4
NEB	5.5
3518	6.5
297	7.0
Della 88	7.0
Colypso	7.2
Harvey	7.2
BEL	7.3
HMS Beagle	7.3
mdg1	7.3
mdg4/gypsy	7.3
17.6	7.4
412	7.6
BS	8.0
B104/roo	8.7
springer	8.8
F	değişken
FB	değişken
G	değişken

1.2. Hibrit Disgenezis

Bu konu *Drosophila* genetikçilerinin dikkatini ilk olarak doğadan yakalanmış sineklerle yaptıkları çalışmalarda, mutasyon, kromozomal kusurlar, kısırılık gibi olumsuz (disjenik) özelliklerle daha sık karşılaşmaları nedeniyle çekmiştir. Daha sonra *Drosophila* 'da baskılanmış olan erkek

rekombinasyonu da benzer şartlar altında diğer olumsuz özellikler ile birlikte görülmeye başlanmıştır. Bu sonuçlar önceleri doğal popülasyonlarda yaygın bir şekilde görülen mutator genlere bağlanmış, ancak bu düşünce uzunca bir süre gizemini korumuştur.

Bu konuda ilk aydınlatıcı makale Kidwell tarafından yayınlanmıştır (Kidwell 1975). Kidwell; çeşitli çaprazları esas alarak yüksek disgenik özelliklerin ancak doğadan yeni toplanmış soylarla uzun süreli laboratuvar soyları arasında kurulan çaprazlarda ortaya çıktığını bulmuştur. Bu görüş daha sonra gerek Kidwell ve gerekse de diğer bazı araştırmacıların yaptığı değerli araştırmalarla geliştirilmiş ve bu özellikler sadece belirli soylar arası melezlerde görüldüğü için "Hybrid dysgenesis" (Hibrit disgenезis) olarak isimlendirilmiştir (Kidwell ve Kidwell 1976, Sved 1976).

D.melanogaster'de hibrit disgenезis'in *P-M* ve *I-R* olmak üzere iki sistemi vardır. *P-M* sistem *Paternal* (*P*) ve *Maternal* (*M*) soylardan, *I-R* sistem ise *Inducer* (*I*) ve *Reaktif* (*R*) soylardan kurulmuştur. Ayrıca *P-M* sistemdeki *Q* nötral soyuna, *I-R* sistemde *N* soyu karşılık gelir. Bu soylar ayrı bir kategori değil bir alt sınıf oluştururlar.

1.2.1. *P-M* ve *I-R* sistem arasındaki ilişki

- Disgenik özellikler *P-M* sistemde $M\varphi \times P\sigma$ çaprazının (A çaprazı) F_1 dölünde gözlenirken, *I-R* sistemde $R\varphi \times I\sigma$ çaprazının (A çaprazı) F_1 dölünde gözlenir.

- Bu çaprazların resiprokalları (B çaprazları) normaldir.

- Disgenik özelliklerin ortaya çıkma yüzdesini *P-M* sistemde yüksek gelişim sıcaklıkları arttırırken (29°C), *I-R* sistemde düşük gelişim sıcaklıkları arttırır (18°C).

- Disgenik özellikler *I-R* sisteminde sadece bir eşeyde (dişide) gözlenirken, *P-M* sistemde her iki sekste de gözlenir. Özellikle *P-M* sistemdeki erkek rekombinasyonu etkisi bunun tipik bir örneğidir.

- *P-M* sisteme özgü olan *GD* (gonadal dysgenesis) sterilite ile, *I-R* sisteme özgü olan *SF* (sterilite femelle) sterilitenin fizyolojik özellikleri farklıdır. *GD* sterilite her iki seksin gonadlarını da etkiler (Kidwell 1979, Konaç ve Bozcuk 1990).

- Bu iki sistem birbirinden bağımsız sistemler gibi görülüp, inceleme ve yorum açısından kolaylık sağlaması amacıyla ayrı ayrı ele alınsa da, iki sistem içiçe girmiş durumdadır. Bir soy iki ayrı sistem içerisinde farklı potansiyellerde iki ayrı soy olarak davranabilir. Bu nedenle de soylar çift simge ile tanımlanabilir (Bregliano ve Kidwell 1983). Tablo 1.2, *P-M* sistem içerisinde yer alan bazı soyların *I-R* sistem içerisindeki tiplerini vermek amacıyla düzenlenmiştir (Kidwell 1979).

Tablo 1.2. Bazı *D.melanogaster* soylarının *P-M* ve *I-R* sistemindeki aktivite düzeyleri

Soylar	<i>P-M</i> Sistem'de	<i>I-R</i> Sistem'de
Cranston	P	kuvvetli I
H-41	M	kuvvetli R
Base	M	zayıf R
M-5	M	R
Oregon-K	M	R
<i>bwst</i>	M	N
Pacific	M	I
B	M	I
<i>ug</i>	M	I

1.2.2. *Drosophila melanogaster*'de *P-M* sistemi

Bölüm 1.3 de değinildiği gibi *P-M* sistemde disgenik özellikler, *M* soyunun dişileri *P* soyunun erkekleri ile çaprazlandığı zaman F_1 yavru dölünde görülür. Bu etki F_1 gelişim sıcaklığına bağlı olarak değişir ve maksimum etki 28-29 °C de yapılan çalışmalardan elde edilmiştir. Ayrıca uzun süreli laboratuvar soyları *M* soyu iken, doğadan toplanmış soylar genellikle *P* soyudur (Kidwell 1979, Konaç 1988). Dolayısıyla *D.melanogaster*'in *P-M* sisteminde hibrit disgeniz sendromu, transpozonların *P* element ailesi ile ilişkili olarak bilinir (Bingham vd. 1982).

Drosophila soyları *P* elementlerinin fenotipik etkilerine göre iki şekilde karakterize edilebilir. *P-M* sistemi içerisindeki soylar *P* elementlerini hareket ettirme yeteneklerinde spesifiktirler. Bu yetenek "*P* aktivite potansiyeli" olarak kabul edilir. Ayrıca soylar, genomlarındaki otonom *P* elementlerin aktivitelerini düzenleme veya baskılama

özelliklerinde de çeşitlilik gösterirler. Bu özellik ise "*P* hassaslığı" (*P* susceptibility) olarak ifade edilir (Anxolabéhère vd. 1990). *P* elementleri konusunda Bölüm 1.5 'de daha ayrıntılı bilgi verilecektir.

Yukarda bahsedilen özellikler esas alınarak *P-M* sistemi içersindeki soylar, dört ana sınıfta ve iki ayrı sitotipte ele alınabilir.

P SOYLARI, *P* aktivite potansiyelinin farklı seviyelerine sahiptirler. Ayrıca *P* hassasiyetinin düşük seviyelerine de sahip olabilirler.

Q SOYLARI, *P* aktivite potansiyelinin ve *P* hassasiyetinin düşük seviyelerine sahiptirler (yol açtıkları *GD* sterilite oranı %5 den küçüktür) (Kidwell 1979).

P ve *Q* soylarının bireyleri, haploid genom başına *P* diziliminin (tam ve/veya delesyon ürünü) 25-60 kopyasına sahiptir.

H SOYLARI, herhangi bir *P* elementi taşımazlar ve hayli yüksek *P* elementi hassasiyetine sahiptirler.

M' SOYLARI'na yalancı *M* soyları (pseudo-*M*) da denir. Haploid genom başına birkaç ile 50 kopya arasında *P* elementi taşıyabilirler. Bu dizilimlerin çoğu (hatta hepsi) kusurludurlar (Bingham vd. 1982, Izabel vd. 1987, Simmons vd. 1985). *M'* soyları *P* element hassasiyetinin değişik seviyelerine sahip olabilirler.

M ve *M'* soyları nadiren bazı anlamlı *P* aktivite potan-

siyeline sahip olabilirler.

P SITOTİP, *P* elementlerinin duragan (stable) oldukları sitoplazmik şartlara denir. Bu şartlarda hemen hemen tüm *P* elementi transpozisyonu baskılanmıştır. *P* elementi taşıyan birçok soyda bu şartlar mevcuttur. *P* sitotipinin doğası açık olmamakla beraber, lamda bakteriyofajında olduğu gibi bir repressör molekülün varlığını düşündürmektedir.

M SITOTİP, fonksiyonel *P* elementlerinden yoksun *M* soyu sineklerinin hücresel şartlarıdır. Disgenik özellikler *M* sitotipindeki bir zigotta, kromozomal *P* faktörlerinin bulunduğu durumlarda ve belirli sıcaklıklarda oluşur. Dolayısıyla *M* sitotip, *P* faktörünün etkisini çok hassas bir biçimde belirler. Sitotip kalıtlanma şekli hem Mendelian ve hemde sitoplazmik kalıtlanma şeklinden farklıdır (Engels ve Preston 1980).

Sitotip etkisini ve kalıtlanma şeklini vurgulamak açısından çeşitli soylar arası çaprazlarda ortaya çıkan hibrit disgenezis seviyeleri Tablo 1.3 de özetlenmiştir (Kidwell 1985).

1.2.3. *P* elementlerinin yapısı

P elementleri uzunluklarına göre 2.9 kb'lık uzun element ve daha kısa (0.5-1.6 kb) kusurlu elementler olmak üzere iki grupta toplanabilirler. Kısa olan *P* elementleri,

Tablo 1.3. Çeşitli tip çaprazların soylarında gözlenen Hibrit Disgenezis seviyeleri (Kidwell 1985'den).

♀ ebeveyn	♂ ebeveyn	Hibrit Disgenezis
M	P	Yüksek
P	M	Düşük veya yok
F ₁ (M♀ X P♂)	P	Yüksek
F ₁ (P♀ X M♂)	P	Düşük
M	P	Yüksek
Q	P	Yüksek
M	Q	Düşük
Q	M	Düşük
F ₁ (M♀ X Q♂)	P	Yüksek
F ₁ (Q♀ X M♂)	P	Düşük
M	P	Yüksek
M'	P	Orta
M	M'	Yok
M'	M	Yok
F ₁ (M♀ X M'♂)	P	Ortanın üstü
F ₁ (M'♀ X M♂)	P	Ortanın üstü

2.9 kb'lık elementin çeşitli iç delesyon ürünleridirler. 2.9 kb'lık element tek bir iplikçikte dört büyük açık okuma çerçevesine (ORF0, ORF1, ORF2 ve ORF3) sahiptir ki, bu dört bölge transpozaz aktivitesini sağlayan tek bir polipeptid zincirini kodlar. Bu dört okuma çerçevesine sahip olan P elementi, transpozaz aktivitesine sahip olduğu için otonom olarak kabul edilir ve P faktörü olarak tanımlanır. Daha kısa olan kusurlu P elementleri bu bölgelerden bazılarını delesyonla kaybettikleri için transpozazı kodlayamazlar ve aynı genomda bulunan P faktörleri tarafından bir transpozaz desteği olmadığı sürece transpozisyon yapamazlar. Tüm P elementleri her iki uçlarında 31 baz çifti uzunluğunda tersine tekrar dizilerine sahiptirler ve 8 baz çifti uzunluğunda duplike olmuş tanıma bölgesine yerleşirler.

O'Hare ve Rubin (1983), *P-M* hibrit disgenezisi ile indüklenmiş *white* geni mutasyonları üzerine yaptıkları bir çalışmada, bu mutasyonlardan sorumlu olan bir *P* faktörü ile 4 adet kısa *P* elementini izole ederek baz dizilimlerini belirlemişlerdir (Şekil 1.2).

1.2.4. *P-M* hibrit disgenezis'in etkileri

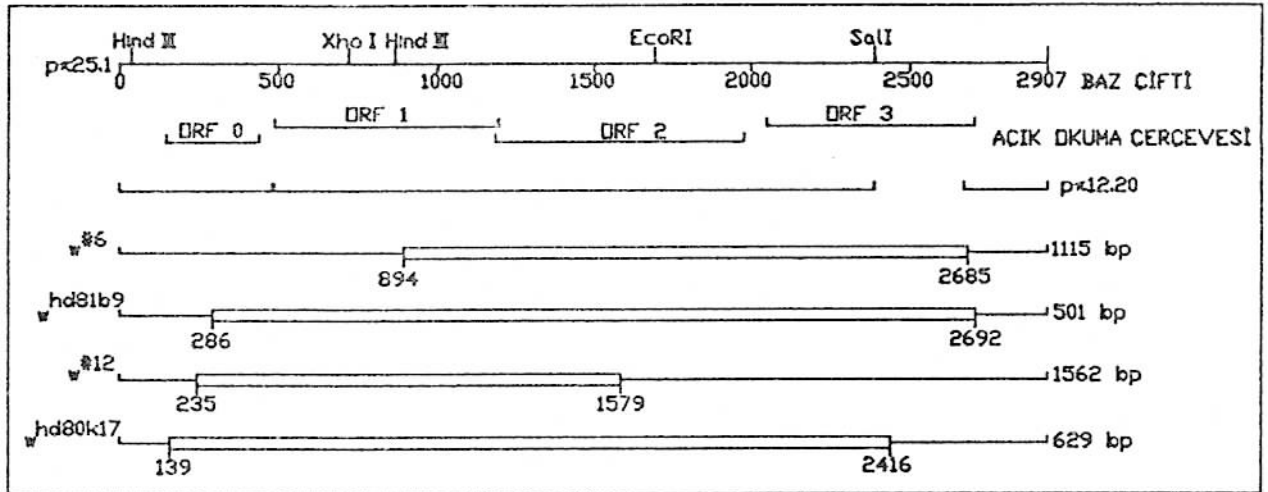
P-M disgenezis'in F_1 dölünde ortaya çıkan etkilerine geçmeden önce, bu etkilerin sıcaklığa bağlı (yüksek F_1 gelişim sıcaklıklarında artan oranlarda) ve non-resiprokal olarak (A çaprazında: $M\bar{Q} \times P\bar{Q}$) ortaya çıktığını tekrarlamak yerinde olacaktır. Bu disgenik özelliklerin en çok çalışılanları ve dolayısıyla bilinenleri şunlardır:

1.2.4.1. Kısırlılık (Sterilite)

M soyunun dişileri ve *P* soyunun erkekleri arasında kurulan (A çaprazı) çaprazın F_1 dölünde, gelişim dönemine bağlı olarak iki tip fertilité azalması söz konusudur:

- Erken F_1 gonadal gelişiminde blokaj (*GD* sterilite)
- Erken F_2 embriyo gelişiminde blokaj (*EL* sterilite, embryo lethality)

P-M etkileşiminden kaynaklanan *GD* sterilitesi erkeklerde daha az bir yüzde ile olmakla beraber, her iki eşeyin hibritlerini de etkilemektedir. Bu etki sıcaklığa bağlı olarak erkeklerde ve dişilerde gonadların gelişmemesi veya kusurlu gelişmesinden kaynaklanır. Dişi kısırlığı hiç



Şekil 1.2.a

P faktörü

Uç terminal tekrar: 31 baz çifti

Hedef bölge duplikasyonu : 8 baz çifti

Ortalama kopya sayısı: 0-50

Bir P faktörünün uçlarıSol uç

1 CATGATGAAATAACATAAGGTGGTCCCGTCG 31

Sag uç

2877 CGACGGGACCACCTTATGTTATTTTCATCATG 2907

Şekil 1.2.b

Şekil 1.2. (a) 2.9 kb'lık P elementinin yapısı ile white lokusu mutasyonlarında araya giren P elementlerinin yapısının karşılaştırılması (b) P faktörünün terminal dizilimleri.

yumurta bırakılmaması, bırakılan yumurtaların açılmaması veya yumurta açılma oranında azalma olarak kendisini gösterebilir (Kidwell ve Novy 1979, Bozcuk ve Konaç 1989, Konaç ve Bozcuk 1990).

Çeşitli *D.melanogaster* soylarında dişi kısırlığı etkisini göstermek amacıyla yapılan çalışma, Tablo 1.4'de özetlenmiştir (Konaç 1988). Bu çalışmada F_1 çaprazları $5\text{♀} \times 5\text{♂}$ olmak üzere $29\text{ }^\circ\text{C}$ 'de kurulmuş, daha sonra çıkan F_1 dişileri yumurta açılma oranlarının belirlenmesi amacıyla iki adet fertil erkek ile tek tek çaprazlanmıştır.

Bu çalışmada, *GD* kısırlığı kendisini deney 1'de yumurta açılmaması şeklinde gösterirken, deney 2 ve 3'de yumurta açılma oranında azalma şeklinde göstermiştir.

Tablo 1.4. Canton-S (CA), Harwich-white (HA) ve Malatya (MA) soyları arasında kurulan resiprokal çapraz verileri.

	Çapraz tipi	Çapraz grubu	F_1			
			♀ sinek sayısı	Bırakılan toplam y.s.	Açılan toplam y.s.	Ort.y.a. oranı \pm S.H.
Deney 1	A	CA♀ X HA♂	21	0	—	—
	B	HA♀ X CA♂	17	356	*	—
Deney 2	A	CA♀ X CR♂	13	390	319	79.3 \pm 5.2
	B	CR♀ X CA♂	15	210	192	83.0 \pm 7.1
Deney 3	A	CA♀ X MA♂	17	545	442	81.6 \pm 5.2
	B	MA♀ X CA♂	13	323	303	94.8 \pm 1.9

* Resiprokali ile karşılaştırılamayacağı için bakılmadı.
y.s.: yumurta sayısı.

Ort.y.a. oranı: Ortalama yumurta açılma oranı.

EL kısırlığı ise, erken gelişim aşamalarında *GD* kısırlığından etkilenmemiş F_1 bireylerinin F_2 embriyolarında görülür. *EL* kısırlığı hibrit disgenezis'in *I-R* sistemi ile ilişkili *SF* kısırlığına benzemekle birlikte, gelişimsel kesintinin F_2 embriyolarında olması ve çevresel faktörlere duyarlılıklarını da kapsayan pek çok bakımdan farklıdırlar (Kidwell 1984).

1.2.4.2. Erkek rekombinasyonu

Drosophila erkeklerinde tam linkaj olduğu ve dolayısıyla rekombinasyonun baskılanmış olduğu bilinmektedir. İlk olarak Hiraizumi (1971), *D.melanogaster* 'in doğadan yeni yakalanmış yabancı tip soylarıyla yapılan çaprazlarda her kromozom için yaklaşık %1 oranında erkek rekombinasyon oranının ortaya çıktığını bulmuştur (Sved vd. 1990 'dan). Daha sonra Kidwell, Kidwell ve Sved (1977), bu erkek rekombinasyonunun hibrit disgenezis'in bir etkisi olduğunu ve ancak doğadan yeni yakalanmış yabancı tip erkeklerle, laboratuvar dişileri arasındaki çaprazlarda ortaya çıktığını bulmuştur. Bu konuda yapılan diğer çalışmalar erkek rekombinasyonu olaylarının kromozomal dağılımının dışındaki normal mayotik rekombinasyonda görülenden oldukça farklı olduğunu göstermiştir. Erkek rekombinasyonunu belirleyen faktörler farklı soylarda farklı dağılımda olduklarından, rekombinasyon şekli soya özgüdür. Bu nedenle erkek rekombinasyonu ölçümleri çok uzun kromozom bölgeleri kullanılarak

gerçekleştirilebilir. Bu konunun moleküler temeli hakkında henüz bir bilgi yoktur. Fakat disgenik özelliklerde olduğu gibi sıcaklık ile ilişkisi araştırıldığında en yüksek erkek rekombinasyon yüzdesinin A çaprazında 25°C 'de, B çaprazında ise 18°C 'de ortaya çıktığı bulunmuştur. Ayrıca erkek rekombinasyon yüzdesi ile erkek ebeveynin yaşı arasında herhangi bir ilişki olup olmadığının araştırılması amacıyla yapılan deneylerde en fazla rekombinasyon yüzdesinin 20 günlük erkeklerde (pupadan çıktıktan sonra her erkek her 24 saatte bir, yeni bir haremle çiftleştirilmek kaydı ile 30 gün denendiğinde) ortaya çıktığı bulunmuştur (Kidwell vd. 1977).

1.2.4.3. Mutasyon

Hibrit disgenezis'in bilinen etkilerinden birisi de mutasyon oranında ortaya çıkan artıştır. Hibrit disgenezis'in mutasyon etkisi iki şekilde kendisini gösterebilir. Bunlardan ilki, X-bağlı çekinik letal mutasyon oranında ortaya çıkan artıştır. Bu konuda yapılan bir çalışma, A tipi çaprazın ($M\bar{q} \times P\bar{q}$) disgenik erkeklerinde resesif letal mutasyon oranının normalinden en az 10 katı fazla olduğunu göstermiştir (Kidwell vd 1977, Simmons vd 1985). Diğer bir etki şekli ise kromozomların bazı hassas lokuslarında *P* element insersiyonu ile ortaya çıkan kararsız görünür mutasyon oranı artışlarıdır. Bu tip bir mutasyon

olan sn^* 'nin doğası disgenik erkek ve hatta disgenik dişilerde çalışılmış ve neredeyse % 50 'yi aşan oranlarda bulunmuştur (Engels 1979, Simmons vd. 1985).

1.2.4.4. Kalıtlanma Oranında Sapma

Kalıtlanma oranında sapma, ilk olarak Hiraizumi (1971) tarafından yabancı ve laboratuvar soylarından kök alan kromozomların kalıtlanma oranı ile erkek rekombinasyonu arasında negatif bir korelasyon olarak gözlemlendi. Benzer sonuçlar Kidwell ve Kidwell (1976) ve Kidwell vd. (1977) tarafından rapor edildi. Bu araştırmacılar Cranston, Harwich ve multiple-marked iki stok arasındaki çeşitli A tipi çaprazlarda kalıtsal aktarma oranındaki sapmaları buldular. Bu bulguları, *P-M* hibrit disgenezis'de *P* soyundan aktarılan kromozomların *M* soyundan aktarılan kromozomlara göre daha az bir frekansla kalıtlanma eğiliminde olduğu şeklinde yorumladılar. Bir Texas popülasyonu olan T-007 ile *cnbw* arasında kurulan bir çapraz bu sonuçların daha iyi anlaşılmasını sağlamıştır (Bregliano ve Kidwell 1983, Kidwell vd. 1977). T-007/*cnbw* erkeklerinde, yabancı tip T-007 kromozomları *cnbw* kromozomlarından daha az bir frekansla kalıtlandı. Bu durumda, erkek atasoydan gelen yabancı tip kromozomların kalıtlanmasında (A çaprazında) azalma olduğu sonucu çıkarıldı ve bu sonuç soylar arasında T-007 kromozomlarının eliminasyonuna bağlandı. Bu konunun diğer bir örneği, II. ve III. kromozomların her ikisi için, A ve B

10

çaprazları arasındaki oranların karşılaştırılmalarından sağlanmıştır. Harwich ve *cne* arasındaki resiprokal çaprazlardan alınan F_1 erkekleri, *cne* dişileri ile geri çaprazlanmış ve sonuçlar Tablo 1.5'de verilmiştir. A çaprazı B çaprazı ile karşılaştırıldığında, yabancı tip fenotip frekansının (II. ve III. kromozomların her ikisi içinde) bağımsız ve farkedilebilir derecede azaldığı görülmektedir (Kidwell vd 1977).

1.2.4.5 Dişi Rekombinasyonu

Disgenik hibritlerde ortaya çıkan erkek rekombinasyon etkisi, dişi rekombinasyon oranının etkilenip etkilenmediği sorusunu gündeme getirmiştir. Bu konuda, rapor edilen ilk bilgiler erkek rekombinasyonu ile ilgili çaprazlarda dişi rekombinasyon yüzdesinde herhangi bir değişiklik olmadığı doğrultusundadır (Kidwell vd 1977). Daha sonra bazı soy çaprazlarında A ($M\bar{\varphi} \times P\bar{\sigma}$) ve B ($P\bar{\sigma} \times M\bar{\varphi}$) tipi çaprazlar arası dişi rekombinasyonlarında önemli farklar bulunmuştur (Kidwell 1977). Bu farklar, hem disgenik dişi hibritlerde ortaya çıkan rekombinasyon etkisi ile hemde sitoplazma-genotip etkileşimi ile yakından ilişkili bulunmuştur. Ayrıca $\bar{\varphi}$ rekombinasyon farklılıkları üç büyük kromozomun farklı bölgelerinde değişik oranlarda gözlenmiştir.

Dişi rekombinasyon farklılıklarının gözlenmesi amacıyla yapılan bir çalışmada Oregon R-C (I ve II) ve Cranston yaba-

Tablo 1.5. *cne*/Harwich çaprazlarının F_1 hibritlerinin geri çaprazlanması ile elde edilen rekombinasyon ürünlerinin yüzdeleri

P_0 çiftleşmesi	<i>cne</i>	<i>cn+</i>	<i>+e</i>	<i>++</i>	Toplam sayı
A (<i>cne/cne</i> ♀ X Harwich ♂)	0.354	0.224	0.270	0.152	1977
B (Harwich ♀ X <i>cne/cne</i> ♂)	0.253	0.245	0.255	0.247	4286

A ve B çaprazları arasında heterojenite testi:

$$cn:+ \quad X^2_1 = 34.1, \quad p < 0.001$$

$$e:+ \quad X^2_1 = 74.2, \quad p < 0.0001$$

cn:+ ve *e:+* ayrılımasının (segregation) bağımsızlık testi

$$A \text{ çaprazı} \quad X^2_1 = 1.57, \quad 0.20 < p < 0.30$$

$$B \text{ çaprazı} \quad X^2_1 = 0.001 \quad 0.75 < p < 0.78$$

nıl soyları, I., II. ve III. kromozomları işaretli soylarla resiprokal olarak çaprazlanmış, çıkan F_1 dişilerinin her biri iki işaretli erkeklerle geri çaprazlanmıştır. Böylece dişi rekombinasyon oranındaki değişimler, hem herbir kromozom hemde değişik kromozom aralıkları için ayrı ayrı araştırılmıştır. Bu çalışma sonucunda elde edilen resiprokal farklar, X kromozomunda 4 aralık ($y^2 \text{ cv } vf \text{ car}$) için araştırıldığında yabancı-tip/işaretli hibritlerin hem her ikisinde ve hemde ölçülen tüm aralıklarda, B çaprazındaki rekombinasyon oranı A çaprazından yüksek bulunmuşken, II. ve III. kromozomlarda, A çaprazındaki rekombinasyon oranı B'nden yüksek bulunmuştur. Bu rekombinasyon oranı değişimle-

rine, B çaprazındaki oran artışı veya azalışı değil, A çaprazındaki artış yada azalış neden olmaktadır.

Bu konuda yapılan diğer bir çalışmada ise yabancı soy olarak Canton-S ve Harwich soyları, işaretli soy olarak ise *GISb/LVM* kullanılmıştır. Canton-S ve Harwich'in seçilmesi, bu iki soy arasındaki kuvvetli *P-M* etkileşiminin bilinmesi nedeniyledir. Bu iki soy önce birbirinden bağımsız olarak işaretli soyla resiprokal olarak çaprazlanmış, daha sonra F_1 dişileri yabancı atasal soyun erkekleri ile geri çaprazlanmışdır. Tablo 1.6.'de görüleceği gibi resiprokal farklılıklar her iki çapraz setinde de elde edilmiştir, fakat asıl önemli farklılık Canton-S ile yapılan çaprazdan ziyade, Harwich ile yapılan çaprazdan elde edilmiştir.

Tablo 1.6. *GISb/LVM* ve w.t. soyları arasında kurulan resiprokal çaprazlardaki dişi rekombinasyon farklılıkları (Kidwell 1977).

Yabancı soylar	A	B	A-B
Cranston	18.1 (3184)*	10.0 (4131)	8.1**
Oregon R-C (II)	10.7 (2187)	9.2 (2372)	1.5
Canton-S	13.8 (3144)	8.9 (4130)	4.9**
Harwich	18.4 (2528)	9.7 (2803)	8.7**
Ames	17.2 (1642)	9.7 (3413)	7.5**

* Toplam döl sayısı

** $p < 0.01$.

Standart harita birimi 16.8 cN (Lindsley ve Grell 1968).

Aynı aralıklarda dişi rekombinasyon sonuçlarının erkek rekombinasyon sonuçları ile sıkı bir paralellik göstermeside, ayrıca ilginç bir sonuç olarak kaydedilmiştir. (Kidwell 1977, Bregliano ve Kidwell 1983). Tüm bu çalışmalar, dişi rekombinasyonundaki resiprokal farklılıkların özellikle proksimal bölgelerde daha dikkat çekici olduğu doğrultusundadır.

1.2.4.6. Nondisjunction (Ayrılmama)

Bilindiği gibi, beyaz gözlü (*ww*) *Drosophila* dişileri kırmızı gözlü erkekler ile çaprazlandığı zaman, F_1 soyunda kırmızı gözlü dişiler ve beyaz gözlü erkekler üretirler. Bununla beraber 2000 ile 3000 F_1 dölünde yaklaşık 1 tane kırmızı gözlü erkek ve beyaz gözlü dişi olmak üzere beklenilmeyen fenotip elde edilebilir. Bu beklenilmeyen fenotipler ilk kez Bridges (1916) tarafından nondisjunction ile açıklanmıştır (Principle of Genetics - 1958'den).

Hibrid disgenezis'in bilinen etkilerinden birisi de nondisjunction oranının artmasıdır. Bu konunun araştırılması amacıyla yapılan ilk çalışma Harwich ve Canton-S arasındaki resiprokal çaprazdan elde edilen F_1 dişilerinin X kromozomunun nondisjunction oranının belirlenmesi amacıyla yapılmıştı. Bu çaprazlardan elde edilen F_1 test dişileri H-41 stogundan iki erkekle hemen çiftleştirilmiş ve 9 gün için depozit yumurtaları bırakmasına izin verilmiştir. Daha sonra bunların soyları beklenilmeyen Bw^* erkek ve $+/+$ dişi-

lerin tespiti için sayılmıştır. Tablo 1.7'da görüldüğü gibi beklenilmeyen fenotip A çaprazında ($F_1A \text{ ♀} \times H-41 \text{ ♂}$) yüksek oranlarda gözlenirken, B çaprazında ($F_1B \text{ ♀} \times H-41 \text{ ♂}$) gözlenmemiştir (Kidwell vd. 1977).

Tablo 1.7. Canton-S/Harwich F_1 dişilerinin H-41 erkekleri ile çaprazlanması sonucu ortaya çıkan beklenilmeyen fenotip oranı

	A	B
% F_1 dişi kısırılığı	63.80 (80)**	5.0 (40)**
% beklenilmeyen erkek döl sayısı	2.19 (366)*	0 (951)*
% beklenilmeyen dişi döl sayısı	0.54 (368)*	0 (1167)*

* Denenen toplam sayı

** Test edilen toplam sayı

Beklenilmeyen fenotipteki erkeklerin tümü fertilité için test edildiğinde kısır oldukları görülmüş, bu da birincil nondisjunction'ın bir sonucu olan XO bireylerinin varlığını göstermiştir. Beklenilmeyen fenotipteki dişilerin test çaprazları ise sayımdan önce çiftleştikleri için mümkün olmamıştır.

1.3. *Drosophila*'da Ömür Uzunluğu

Yaşlanma (senescense, aging) üzerinde çok çalışılan bir konu olmasına karşın, halen mekanizması tam olarak aydınlatıla-

mamış ve kesin bir tanımlama yapılamamıştır. Yaşlanma kısaca, bireylerin ölüme neden olabilecek etmenlere karşı duyarlılığını zamana bağlı olarak dahada arttıran bir olay olarak tanımlanabilir. Diğer bir yaşlanma tanımı ise, bu süreci "Genetik bir program ile düzenlenen, organizmayı yapısal ve işlevsel değişikliklerle ölüme götüren olayların toplamıdır" şeklinde tanımlar (Bozcuk 1981). Yaşlanma mekanizmasını açıklamaya yönelik çalışma ve kuramlar çok çeşitli olmasına karşın, genel olarak iki ana grupta toplanabilir. Özetlenirse, birinci gruba göre yaşlanmayı karakterize eden ve ölüme sonuçlanan olayların asıl nedeni hücrelerin "rastgele" hasara uğramasıdır. İkinci grup kuramlara göre yaşlanma ve ölüm hem çevrenin hem de genomun ortaklaşa "kontrolü" altındadır, yani belli bir programın sonucudur (Maynard-Smith 1966). Bu iki grup kuram üzerinde çok çeşitli ve değerli araştırmalar olmasına karşın, henüz kesin bir karara varmak zordur ve Comfort (1968)'un da belirttiği gibi bu iki görüşü birbirinden kesin olarak ayırmak mümkün değildir.

Gerontologlar, yaşlanmanın bir bireyde olup olmadığını deneysel olarak göstermek amacıyla genel bir ilke benimsemişlerdir (Bozcuk 1976). Buna göre yaşlanmayı gösterebilmek için canlının içinde bulunduğu bir populasyonda hayat tablosu yapılır. Eger hayat tablosuna göre çizilen hayatta kalış eğrisi dikdörtgensel ise, yani ölüm oranı (force of mortality) kronolojik zamana bağlı olarak artıyorsa o populasyon yaşlanmaktadır. Hayat tablosu canlıda yer alan tüm yaşlanma olay ve süreçlerinin kaba bir

ölçüsü ve yansımasıdır. Elde edilen hayatta kalış eğrilerinin biçimi, ele alınan bir populasyonda hayatta kalış süresini, yani ömür uzunluğunu etkileyen "genetik yapı" ve "çevrenin" ortak bir ifadesidir (Maynard-Smith 1966). Dolayısıyla ömür uzunluğu üzerine; sıcaklık, beslenme, radyasyon ve populasyon yoğunluğu gibi dış (çevresel) etmenler olduğu kadar, anasal yaş, yumurta üretimi, eşeylik ve genetik yapı gibi çeşitli iç etmenlerin de etkisi vardır (Unlü ve Bozcuk 1979).

1.3.1. Ömür uzunluğunun genetik denetimi

Bir organizmanın ömür uzunluğu, genetik etmenler ve çevresel etmenlerin ortak bir ifadesi şeklinde ortaya çıkar. Eger çevrenin kısıtlayıcı etkisi ortadan kaldırılır, yani yaşayabilmesi için optimum (standart) koşullar sürekli olarak sağlanırsa, değişik soylarda gözlenen ergin ömür uzunlukları arasındaki farklar genetik yapıya bağlanabilir. *D.melanogaster* üzerinde yapılan araştırmalar, melez genotipin ömür uzunluğunun denetiminde çok etkili olduğunu ve melezlerin arı döl ebeveynlerden daha uzun yaşadığını kanıtlar niteliktedir (Clark ve Maynard-Smith 1955, Bozcuk 1978, Bozcuk 1981, Unlü 1991). Ömür uzunluğu üzerine diğer bir etki ise mutant genlerden gelmektedir. Bu konuda yapılan çeşitli araştırmalar, özetle şu noktalarda birleşmişlerdir (Clark ve Rockstein 1973, Unlü ve Bozcuk 1979, Bozcuk 1981):

- Her mutant gen ergin ömür uzunluğuna karakteristik bir etki yapmaktadır.

- Her bir mutant genin karşıt eşeyler üzerine etkisi değişiktir.

- Erginlerin yaşam süreleri genotipteki mutant genlerin sayısı ile değil, daha çok mutasyonun tipine ve etkileşimine göre değişir.

- Bazı mutant kombinasyonları ömrü uzatırken, bazıları ender olarak kısaltır.

Yapılan araştırmaların çoğu, türe ve soya bağlı olarak erkeklerin ve dişilerin farklı ömür uzunluğuna sahip olduğunu ve çoğunlukla erkeklerin dişilerden daha kısa ömürlü olduğunu gösterir yönde olmasına karşın (Clark ve Rockstein 1964, Unlü ve Bozcuk 1979), eşeyler arası ömür uzunluğu farkının olmadığı şeklinde yayınlarda mevcuttur (Bozcuk 1983).

1.3.2. Hibrit disgenезis'in ömür uzunluğuna etkisi

Hibrid disgenезis, bu bölüme kadar *D.melanogaster*'in belirli soyları arasındaki çaprazların F₁ hibritlerinde ortaya çıkan kısırlık, erkek rekombinasyonu, mutasyon oranında ve nondisjunction oranında ortaya çıkan artış, dişi rekombinasyonu değişimleri ve kalıtlanma oranında sapmalar gibi çeşitli olumsuz özellikleri içine alan tek bir mekanizma olgusu olarak sunuldu. Disgenik hibritlerin ömür

uzunlukları üzerine nasıl bir etki yaptığına ilişkin pek az çalışma ve yayın mevcuttur, hatta yetersiz derecededir. Bunlardan ilki hibrit disgenезis ile ilişkili dişi ve erkek kısırlığını inceleyen bir çalışmadır (Engels ve Preston, 1979). Bu makalenin sadece özet kısmında, "disgenik kısır bireylerin çiftleşme davranışı ve ömür uzunluklarının normal olduğu" belirtilmiştir. *D.melanogaster*'in *P* element aktivitesinin somatik etkilerinden "pupal ölüm" üzerine yapılan diğer bir araştırmada ise, *Birm2;TMG/Sb* erkekleri (*M'* soyu), *A2-3* veya *ry^{s'06}* dişileri (*P* soyu) ile 16°C 'de çaprazlanmış, her çaprazdan çıkan 100 dişinin 28°C'deki ömür uzunluğuna bakılmıştır. Sonuçlar deneysel gruptaki ölüm oranının kontrol grubuyla karşılaştırıldığında daha büyük olduğunu göstermiştir. Ergin dönemdeki ölüm, çok daha önceki bir dönemdeki *P* elementinin aktivitesinin bir sonucu olabilir şeklinde yorumlanmıştır (Engels vd. 1987).

1.4. Çalışmanın Amacı

Buraya kadar anlatılanlardan anlaşılacağı üzere, hibrit disgenезis sendromu 1970'li yıllardan beri genetikçilerin hayli ilgisini çekmiş ve değişik açılardan ele alınarak incelenmiştir. Buna karşın gerek etkileri, gerekse de mekanizması halen aydınlatılmayı bekleyen pek çok karanlık nokta taşımaktadır. Bizce bu noktalardan birisi de ömür uzunluğu üzerine herhangi bir etkisinin olup olmadığı konusudur. Esas olarak bu konunun araştırılması amacıyla yapı-

lan bu tez çalışması kapsamında, şu noktaların araştırılması planlanmıştır:

- Bölüm 1.3'de değinildiği üzere, ömür uzunluğu genetik bir özelliktir (Bozcuk 1981). *P-M* hibrit disgenezis'in, Bölüm 1.2.4'de üzerinde ayrıntılarıyla durduğumuz birçok gelişimsel ve genetik anormalliklere neden olması, disgenik sineklerin ergin ömür uzunlukları üzerine de bazı geç (somatik) etkilerinin olabileceğini akla getirmektedir. Bu konuda tatmin edici bir bulgunun olmadığı da göz önüne alınırsa, *Drosophila* ergin ömrü üzerine *P-M* hibrit disgenezis'in etkilerinin belirlenmesi gereği düşünülmüştür.

- Ayrıca, daha önce *GD* kısırlığı üzerine yapılan çalışmalarımızda kullanılmak ve "Doğadan yeni yakalanmış tüm *Drosophila* soyları *P* soyudur" hipotezini sınamak için yakalayıp, laboratuvarlarımıza kazandırdığımız Malatya-w.t. *P* soyunun *GD* kısırlık seviyesi tespit edilmesine karşın (Konaç ve Bozcuk 1989), diğer disgenik etkileri gösterme seviyesi bilinmemektedir. Tüm bunların mümkün olduğunca aydınlatılması amaçlanmıştır.

2. YÖNTEM VE GEREÇLER

2.1. Kullanılan Organizmalar

Bu çalışmada *Diptera* takımının *Drosophilidae* familyasında yer alan *Drosophila melanogaster* Meig. türünün çeşitli yabanıl (wild-type) ve mutant soyları kullanılmıştır. *Drosophila*; kısa ömürlü olması, çok sayıda yavru döl vermesi, beslenmesinin ekonomik olması, boyutlarının küçük olması nedeniyle kullanım ve saklama kolaylığı, erginlerinin soma hücrelerinin tümünün postmitotik olması (Bozcuk 1972), çok sayıda kalıtsal varyasyon göstermesi gibi nedenlerden ötürü genetik çalışmalarında tercih edilen bir organizmadır. *Drosophila melanogaster*, yukarıda belirtilen genetik özelliklerine ilaveten transpozonların çalışıldığı birkaç ökaryotik organizma içinde oldukça fazla çeşit ve sayıda transposable element bulundurmasıyla da (uzunlukları 2.6-8.8 kb arasında değişen yaklaşık 30 çeşit transposable element taşıyabilirler) önemli bir organizmadır (Finnegan ve Fawcett 1986). Ayrıca transposable element pozisyonundaki değişimin *in situ* hibridizasyon yoluyla belirlenebilmesinden dolayı, transpozisyon mekanizması ve kontrolünün çalışılması için iyi bir model sistem sağlar (Brookfield 1991). Dolayısıyla bu konuda da tercih edilerek, kullanılan bir organizma haline gelmiştir. Bu çalışmada kullanılan stoklar ve ilgili özellikleri aşağıda verilmiştir.

Oregon w.t. (ON): Yabanıl tip laboratuvar *M* stoğudur. 1970 yılından beri Hacettepe Üniversitesi Genetik Laboratuvarında kendileşmiş ve genetik anlamda homojen olan laboratuvar stoğudur (Bozcuk 1976). 1984'den beri İnönü Üniversitesi Biyoloji Bölümünde de kendileşmesi sürdürülmektedir (Konaç 1988). Çalışmamızın kontrol çaprazlarında kullanılmıştır.

Oregon-R w.t. (OR): Bu stok 1925 yılında D.E.Lancefield tarafından Roseburg, Oregon 'dan toplanarak kurumuştur (Kidwell vd. 1977). Yabanıl tip laboratuvar stoğu olup, gerçek *M* soyu olarak referans verilmiştir. 27°C ve üstünde Harwich erkeği ile çaprazlandığında yüzde yüze yaklaşan oranlarda kısır (steril) dölleri verirler (Simmons 1986). Laboratuvarımıza 1989 tarihinde İsveç Umea Üniversitesinden getirtilmiştir.

Harwich-white (HA): 1967 yılında Harwich-Massachusetts 'de yakalanan iki dişi sinekten çoğaltılan, X kromozomu üzerinde beyaz göz mutant genini taşıyan bir laboratuvar stoğudur. Kidwell tarafından kuvvetli *P* soyu olarak rapor edilip, *P-M* sistemi için referans olarak verilmiştir (Kidwell vd. 1977). Laboratuvarımıza Ocak 1988 tarihinde Rhode-Island Brown Üniversitesinden getirtilmiştir.

Canton-S (CA): Yabanıl tip laboratuvar stoğudur. Canton-Ohio 'dan toplanmıştır. 1970 yılından bu yana Brown Üniversitesinde saf kültür olarak saklanmaktadır. Kidwell tarafından kuvvetli *M* soyu olarak rapor edilip, *P-M* sistem için referans olarak verilmiştir (Kidwell ve Kidwell 1976,

Kidwell vd. 1977). Laboratuvarımıza Temmuz 1987 tarihinde İsveç Umea Universitesinden getirilmiştir.

Cranston-a (CR): 1964 yılında Cranston - Rhode Island' da M.G. Kidwell tarafından doğadan toplanmıştır. Kidwell tarafından *P* soyu olarak rapor edilip, *P-M* sistem için referans olarak verilmiştir (Kidwell vd. 1977). Laboratuvarımıza Ocak 1988 tarihinde Rhode-Island Brown Universitesinden getirilmiştir.

Harwich-white, Canton-S ve Cranston-a soyları, Malatya soyunun *P* aktivite düzeyinin ve neden olduğu *GD* kısırlığının belirlenmesi amacıyla yapılan önceki çalışmalarımızda test stoğu olarak kullanılmıştır (Konaç 1988).

Malatya (MA): Mayıs-1987 tarihinde Malatya yöresinden toplanmış olup, *P* faktörü taşıyıp taşımadığının belirlenmesi amacıyla kullanılmıştır. Yapılan çalışmalar sonucunda zayıf *P* aktivite düzeyine sahip olduğu ve kısmi kısırlığa neden olduğu bulunmuştur (Konaç 1988). Bu çalışmada ise hibrit disgenesis'in *GD* kısırlığı dışındaki özelliklerinin incelenmesi amacıyla kullanılmıştır.

wmf: (white eyes (*w*), 1-1.5; miniature (*m*), 1-36.1; forked (*f*), 1-56.7) (Simmons ve Bucholz 1985).

bwst: (brown eyes (*bw*), 2-104.5; scarlet eyes (*st*), 3-44.0) (Engels ve Preston 1980).

cnbw: (cinnabar eyes (*cn*), 2-57.5; brown eyes (*bw*), 2-104.5) (Engels ve Preston 1980).

vgbw: (vestigial (vg), 2-67.0; brown eyes (bw), 2-104.5) (Kidwell 1979).

Yukarıda özellikleri verilen dört mutant stok uzun sürelerden beri çeşitli laboratuvarlarda yetiştirilen stoklardır ve *M* soyu olarak tanımlanmışlardır.

Özellikleri kısaca verilmeye çalışılan bu stoklar, Üniversitemize getirildikleri tarihten bu yana 25 ± 1 °C 'de kendileştirilerek homojen stoklar halinde tutulmaktadır.

2.2. Kullanılan Kimyasal maddeler



Bu çalışmada kullanılan kimyasal maddeler;

- Besiyerine ilave edilen asit karışımını hazırlamak,
- Bayıltma işlemini gerçekleştirmek (Eterizasyon),
- Diseksiyon işleminde kullanılan Ringer (İzotonik) çözeltisini hazırlamak

amacıyla kullanılmış olup, isim ve katalog özellikleri aşağıdaki gibidir.

Calcium Chloride (Merck 2380), Dietileter (Merck 923), Potassium Chloride (Merck 757835), Propionik asit (Merck 800605), Sodium Bicarbonate (Merck 6329) Sodium Chloride (Merck 6400) ve Ortophosphoric asit (Atabay Kimya Sanayii Ltd. Şti).

2.3. Deneý Koşulları

2.3.1. Çevre koşulları

Deneýlerin tüm aşamaları %40-60 bağıl nem, 25 ± 1.0 °C sıcaklık ve sürekli karanlık koşulları taşıyan sabit sıcaklık odasında (böcek odası = insektoryum) gerçekleştirilmiştir. Çalışma anında ise sadece o bölgeyi aydınlatan masa lambaları kullanılmıştır. Yüksek sıcaklık gerektiren deneýlerde ise aynı oda içerisinde bulunan 29 ± 0.5 °C 'lık ısıtmalı-sogutmalı tipte etüvler kullanılmıştır.

2.3.2. Besiyerinin hazırlanışı

Deneýler sırasında standart *Drosophila* besiyeri kullanılmış olup (Bozcuk 1976) bu besiyeri için gerekli maddeler şunlardır:

Mısır Unu	: 104 g.
Toz Şeker	: 94 g.
Bira Mayası	: 19 g.
Agar	: 6 g.
Distile Su	: 1020 ml.
Asit Karışımı	: 6 ml.

(Asit karışımının içeriği: Ortophosphorik asit: 83 ml., propionik asit: 836 ml., distile su: 1081 ml).

Asit karışımı dışında kalanlar bir tencere içine konarak kaynatılır. Kaynama başlayınca ateş kısılıp, tencerenin

ağız kapanır ve 10 dakika beklenir. Bu sürenin sonunda tencere ateşten indirilip asit karışımı ilave edilir ve iyice karıştırılır. Besiyeri sıcakken steril olan 250 ml.'lik kültür şişelerine veya ömür uzunluğu tüplerine (2.5 X 7.5 cm) 1-2 cm. yükseklikte olacak şekilde boşaltılır ve üzerleri temiz süzgeç kâğıtları ile kapalı halde soğumaya bırakılır. Besiyeri iyice soğuyup katılaştınca ağızları hidrofob pamuk ve gazlı bezle hazırlanmış tamponlar ile kapatılırlar. Uç günden daha uzun süre bekletilmiş besiyeri, özelliğini kaybettiğinden her deneyde taze besiyeri hazırlanıp kullanılmıştır.

2.3.3. Ringer çözeltisinin hazırlanışı

Soguk kanlı (poiklotermik) hayvanların diseksiyon işleminde kullanılan Ringer çözeltisinin içeriği aşağıda verilmiştir (Darlington ve La Cour 1962).

Sodyum Klorür	0.65 g.
Potasyum Klorür	0.025 g.
Kalsiyum Klorür	0.03 g.
Sodyum bikarbonat	0.02 g.
(yaklaşık pH = 7.0-7.4)	
Damıtık su	100 ml.

2.3.4. Bayıltma yöntemi

Gerek stokların hazırlanması ve çaprazların kurulması ve gerekse de planlanan deneylere göre F_1 ve F_2 yavru dölünün fenotipik özelliklerine ve eşeylerine göre ayrılıp sayılması sırasında, sineklerin uçmasını önlemek ve rahat çalışmasını sağlamak amacıyla bayıltma işlemi uygulanır. Bayıltma işlemi karbondioksit veya eter ile yapılır. Laboratuvarımızda ekonomik ve kolay uygulanabilir olması nedeniyle eterizasyon yöntemi kullanılmaktadır. Eterizasyon işlemi "bayıltıcı" adı verilen oldukça basit bir düzenek ile gerçekleştirilir. Bayıltıcı, boş bir kültür şişesi içerisine pamuk konup şişenin ağzına ucu tülbent bezi ile kapatılmış huni ve huni ağzına da bir petri kapığı kapatılarak hazırlanabildiği gibi, boş bir kültür şişesi ağzına ucu pamuklu mantar tıpa geçirilerek de hazırlanabilir. Amaç, kültür şişesi içerisindeki sinekleri ayrı bir yere geçirip bayıltmaktır. Bayıltma işlemi için pamuğa bir kaç damla eter damlatıp sinekleri bir iki dakika bayıltıcı içinde bekletmek, sayımlarımızı tamamlayıncaya kadar sineklerin baygın kalmasını sağlayacaktır.

2.3.5. Çaprazların yapılışı sırasında dikkat edilecek noktalar

Gerek stokların hazırlanması ve gerekse de Bölüm 2.4. de yöntemleri ayrı ayrı verilecek deneylerde çaprazların

kurulması sırasında dikkat edilmesi gereken ve sonuçların güvenilirliği için önemli olan bazı noktalar aşağıda verilmiştir:

- Deneye başlanmadan önce kullanılacak malzeme steril edilmelidir.

- Önceden steril edilmiş (ağız tamponlu olarak tutulan) kültür şişelerine Bölüm 2.3.2. de anlatıldığı gibi besiyeri konur. Besiyerleri en fazla üç gün içerisinde kullanılmalıdır.

- Yeni çapraz yapmak için kullanacağımız stokların önceden çoğaltılması, dolayısıyla yeni stoklar olması önemlidir.

- Çapraz yapılacağı gün, stoklar sabah erken saatlerde tamamen boşaltılır (bu işlem için bayıltıcı kullanılır).

- Boşaltılan sinekler morga* atılmadan önce fenotipik olarak kontrol edilerek stokların saflığından emin olunur.

- Daha sonra, her üç saatte bir stoklar tek tek bayıltıcıya aktarılır ve sinekler baygın olarak inceleme tablasına alınır. Diseksiyon mikroskobu altında dişi ve erkekler ayrı ayrı toplama şişelerinde bekletilir. Bu işleme gerekli sayıya ulaşıncaya kadar devam edilir.

- Baygın sineklerin, kültür şişelerine aktarılırken besi yerine yapışmalarını engellemek için şişe yatık olarak tutulur ve sinekler ayılincaya kadar bu şekilde bekletilir.

- Yeterli sayıda erkek ve dişi sinek toplandıktan sonra

* Morg: Bayıltılan fazla sineklerin atıldığı, gliserin, şeker, limon ve su karışımından oluşan yapışkan bir ortamın yer aldığı ağız kapalı cam kap.

çaprazlar 5 ♀ X 5 ♂ olmak üzere resiprokal olarak gerçekleştirilir.

- Her çapraz şişesi üzerine çapraz şekli, sineklerin sayısı, sıcaklık ve tarih gibi bilgileri taşıyan etiketler konur.

- İlk iki, üç günde stokların tutup tutmadığı, besiyerinde herhangi bir bozulma olup olmadığı kontrol edilir.

- İlk pupa görüldüğü gün (25°C de yaklaşık 6.gün) ana-babalar atılır.

- Erginler çıkmaya başladıktan sonra her gün fenotipik olarak ayrılıp sayılır. Bu işlem diseksiyon mikroskobu altında gerçekleştirilir. Sayım için günün hemen hemen aynı saatleri seçilir ve her seferinde grupların aynı sıra ile sayılması uygun olur.

- Ergin çıkış süresi sıcaklığa bağlı olduğundan, uygulanan sıcaklığa göre sayım süresi tespit edilir. Örneğin 25°C için bu süre 10 gün iken, 29°C için 8 gündür.

2.4. Deneylerin Yapılışı

Bu tezde yapılan çalışmalar, asıl olarak *P-M* sisteminin oluşturduğu hibrit disgenesis'in çeşitli genetik özellikler üzerindeki etkisinin saptanmasına yönelik olduğundan, her özelliğin araştırılması sırasında bazı spesifik yöntemler kullanılmıştır.

2.4.1. Hibrit disgenesis'in Eşey Oranı Üzerine Etkisinin Araştırılması

Bu deney, Hibrit Disgenesis'in ($P-M$ sisteminde) dişi-erkek oranı üzerine etkisi olup olmadığının araştırılması amacıyla yapılmıştır. M soyu olarak Canton-S ve P soyu olarak ta Harwich-w ve Malatya soyları kullanılmıştır. Bu soyların tercih edilmesinin nedeni daha önceki çalışmalarımızda GD kısırlığına neden olan P elementinin aktivite düzeylerinin belirlenmiş olmasıdır. Bu deneyde izlenen yol şu şekilde özetlenebilir:

- Öncelikle $25^{\circ}C$ de Canton-S, Harwich-w ve Malatya stokları kurulup sinekler çoğaltılmıştır.

- Tablo 2.1 de görüldüğü gibi bu amaçla 7 çapraz grubu belirlenmiştir. Bunlardan 1, 2, 3 numaralı gruplar kontrol gruplarını; 4 ve 5 numaralı olanlar disgenik (A çaprazı) gruplarını ve 6, 7 numaralı gruplar ise non-disgenik (B çaprazı) gruplarını oluşturmaktadır. Her bir grup her şişede $5\sigma \times 5\sigma$ bakire sinek olmak üzere, 5 kültür şişesinden kurulmuş ve $29^{\circ}C$ 'ye kaldırılmıştır. Böylece yüksek F_1 gelişim sıcaklığının indükleyici bir etki oluşturması beklenmiştir (Bregliano ve Kidwell 1983).

- F_1 çaprazlarında ilk pupa görüldüğünde ana babalar atılmıştır.

- Çıkan F_1 soyu, erkek ve dişi olmak üzere ayrılıp sayılmıştır.

- *Drosophila* gibi ayrı eşeyli canlılarda, kromozomların mayoz bölünmede eşit olarak ayrılması nedeniyle erkek/dişi

oranının 1:1 olması beklenir. Bu nedenle elde edilen sonuçlar istatistik olarak (khi-kare testi kullanılarak) değerlendirilmiştir.

Tablo 2.1. Hibrit disgenезis'in eşey oranına etkisinin araştırılması amacıyla kurulan çapraz grupları

Gruplar	Grup No.	Çapraz şekli	Hibrit tipi
Kontrol (K)	1	HA♀ X HA♂	P♀ X P♂
	2	MA♀ X MA♂	P♀ X P♂
	3	CA♀ X CA♂	M♀ X M♂
Disgenik (A)	4	CA♀ X MA♂	M♀ X P♂
	5	CA♀ X HA♂	M♀ X P♂
Non-disgenik (B)	6	MA♀ X CA♂	P♀ X M♂
	7	HA♀ X CA♂	P♀ X M♂

2.4.2 Hibrit disgenезis'in ömür uzunluğuna etkisinin araştırılması

P-M Hibrit Disgenesis'in bilinen olumsuz özellikleri yanında, ömür uzunluğu üzerine etkisi henüz aydınlatılamamış bir nokta olarak kalmıştır. Bu konunun araştırılması amacıyla planlanan deneylerde daha önceki çalışmalarımızda yer alan üç soy kullanılmıştır. Bunlar:

- Canton-S = Kuvvetli *M* soyu,
 Harwich-w = Kuvvetli *P* soyu,
 Malatya = Zayıf *P* soyudur.

Ömür uzunluğu deneyi aşağıda verilen sıra ile gerçekleştirilmiştir:

- Stoklar 25°C 'de kurulup çoğaltılmıştır.
- F_1 çaprazları 10 ♀ X 10 ♂ bakire sinek olmak üzere her grup için 10 kültür şişesinde kurulmuştur. Gruplar Tablo 2.2 de gösterilen şekilde isimlendirilmiştir. A, B ve C grupları kontrol amaçlı olup bu üç soyun 25°C 'deki ortalama ve maksimum ömürlerinin belirlenmesi amacıyla kurulmuştur.
- F_1 çaprazlarından F, G, K ve L grupları 29 ± 0.5 °C 'lik sıcaklık kabiniinde, diğerleri ise 25 ± 1.0 °C 'lik insektoryumda tutulmuştur.
- F_1 çaprazlarında ilk pupa görüldüğünde ana-babalar atılmıştır. Yaklaşık 10 gün sonra F_1 erginleri çıkmaya başlamıştır. Bu süre 29 °C 'de tutulan gruplar için yaklaşık 8 gündür.
- Çıkan F_1 erginlerinden, her grup için hayat tablosu yapmak üzere, ilk üç gün içinde 110 ♀ ve 110 ♂ (10'ar tanesi yedek) bakire sinek toplanılmaya çalışılmıştır. Ancak bazı gruplarda *P-M* disgenesisden kaynaklanan düşük yumurta verimi nedeniyle bu sayıya ulaşılamamış ve toplanan miktarla yetinilerek deneyler kurulmuştur. Toplanan sinekler bayıltılıp, 10 'lu gruplar halinde içerisinde taze besiyeri bulunan ömür uzunluğu test tüplerine yerleştirilmiştir. Bu işlem erkek

Tablo 2.2. Hibrit disgenezis'in ömür uzunluğuna etkisinin araştırılması amacıyla kurulan çapraz grupları

	F1 gelişim sıcaklığı °C	Ergin dönem sıcaklığı °C	Grup	Çapraz şekli
Kontrol	25	25	A	CA♀ X CA♂
			B	HA♀ X HA♂
			C	MA♀ X MA♂
Disgenik (M♀ X P♂)	25	25	D	CA♀ X HA♂
			E	CA♀ X MA♂
	29	25	F	CA♀ X HA♂
			G	CA♀ X MA♂
Non- disgenik (P♀ X M♂)	25	25	H	HA♀ X CA♂
			J	MA♀ X CA♂
	29	25	K	HA♀ X CA♂
			L	MA♀ X CA♂

ve dişiler için ayrı ayrı yapılmış olup, sınıflandırmada erkekler için 1 rakamı, dişiler için 2 rakamı kullanılmıştır (örneğin A1 ve A2 gibi). Toplamanın ikinci günü deneyin başlama tarihi olarak alınmıştır.

- F grubunda (CA ♀ X HA ♂, 29 °C), F₁ dölünde kırmızı gözlü dişi ve erkekler beklenirken, çok az sayıda da olsa beyaz gözlü dişi ve erkekler çıkmıştır. Beklenilmeyen fenotipteki bu sinekler (dişiler bakire yakalanılmak şartı ile) ayrı tüplerde gruplandırılmış, beklenen fenotipteki kardeşleri ile birlikte aynı işlemlerden geçirilerek ömür uzunluklarına bakılmıştır.

- Tüpler tek tek etiketlendikten sonra, her grup ayrı bir kutuya yerleştirilir. Daha önce belirtildiği gibi ömür uzunluğunun testi aşaması her grupta 25 °C 'de gerçekleştirilmiştir.

- Bundan sonra haftada iki kez (Salı ve Cuma) hayatta kalan sinekler taze besiyerli yeni tüplere (tüpten-tüpe doğrudan) aktarılarak, ölen sinekler hazırlanan çizelgelere ve tüp üstlerindeki etiketlere kaydedilmiştir. Aktarımlar sırasında bayılma işleminin kullanılmamasının nedeni, eterin ömür uzunluğu üzerindeki olumsuz etkisinden kaçınmaktır.

- Haftada iki kez yapılan bu tarzdaki transfer işlemine popülasyondaki tüm sinekler ölünceye kadar devam edilmiştir.

- Sonuçta elde edilen hayat tablosu verilerinden yararlanarak hayatta kalış eğrileri hazırlanmıştır. Ayrıca belli gruplar arasında, iki ortalama ömür arası farkın önem kontrolü testi (t-testi) yapılarak sonuçlar istatistik olarak değerlendirilmiştir.

2.4.3 *P-M* sistemi ile non-disjunction arası ilişkinin araştırılması

Hibrit disgenesis'in *P-M* sisteminin etkilerinden biri de non-disjunction (ayrılmama) 'dır (Kidwell vd. 1977). Bu olumsuz özelliğin araştırılması ve özellikle Malatya soyunda hangi oranda ortaya çıktığının saptanması amaçlanmıştır. Bu deneyler rekombinasyon çalışmasının bir bölümünü oluştur-

maktadır. Ancak ayrı bir başlık altında incelenmesinin daha uygun olacağı düşünülmüştür. İzlenen yöntem şu şekilde özetlenebilir:

- Deneyleerde *wmf* (*M* soyu), Oregon-R (*M* soyu), Malatya (zayıf *P* soyu) ve Cranston-a (*P* soyu) stokları kullanılmıştır.
- Bu dört stok 25 °C 'de kurulup çoğaltılmıştır.
- F_1 çaprazları ise Tablo 2.3 'de gösterildiği üzere, A ve B çaprazı olarak *P* ve *M* soyları arasında gerçekleştirilmiştir.

Tablo 2.3. Hibrit disjenezis'in non-disjunction etkisinin belirlenmesi amacıyla yapılan çapraz grupları

	A Çaprazı	B Çaprazı
F_1 :	5 <i>wmf</i> ♀ X 5 OR ♂ (<i>M</i> ♀ X <i>M</i> ♂)	5 OR ♀ X 5 <i>wmf</i> ♂ (<i>M</i> ♀ X <i>M</i> ♂)
	5 <i>wmf</i> ♀ X 5 MA ♂ (<i>M</i> ♀ X <i>P</i> ♂)	5 MA ♀ X 5 <i>wmf</i> ♂ (<i>P</i> ♀ X <i>M</i> ♂)
	5 <i>wmf</i> ♀ X 5 CR ♂ (<i>M</i> ♀ X <i>P</i> ♂)	5 CR ♀ X 5 <i>wmf</i> ♂ (<i>P</i> ♀ X <i>M</i> ♂)

Her grup için çaprazlar, 5 ♀ X 5 ♂ bakire sinek olmak üzere toplam 7 şişede kurulmuştur.

- Deneyleer 21, 25 ve 29 °C 'lik F_1 gelişim sıcaklıklarında tekrarlanmıştır.
- Çıkan F_1 soyu 8 gün boyunca fenotipik özelliklerine

göre ayrılıp sayılmıştır. Bölüm 1.2.4.6'da bahsedildiği üzere böyle bir çapraz sonucu A çaprazından sadece $w.t. \varphi$ ve $wmf \sigma$ ile B çaprazından $w.t. \varphi$ ve $w.t. \sigma$ beklenirken, aksine A çaprazından ayrıca $wmf \varphi$ ve $w.t. \sigma$ çıkması, B çaprazından ise ayrıca $wmf \sigma$ çıkması nondisjunction olayını düşündürmüştür. Beklenilmeyen fenotiplerin oranlarının saptanmasından sonra, bu deney $wmf \varphi \times MA \sigma$ ve $MA \varphi \times wmf \sigma$ arasında 25 °C 'lik F_1 gelişim sıcaklığında ve 7'şer kültür şişesinde tekrarlanmış, elde edilen F_1 soyu hem fenotipik olarak sayılmış ve hemde beklenilmeyen fenotipteki bu sineklerle (dişiler bakire yakalanmak şartı ile) F_2 çaprazı kurulmuştur.

- A çaprazından ($wmf \varphi \times MA \sigma$) çıkan 5 wmf dişinin ancak 4'ü bakire olarak yakalanmıştır. Bunların her biri ayrı ayrı tüplerde 2 $w.t.$ erkek ile çaprazlanmıştır. On gün sonra bu çaprazın F_2 dölü fenotipik olarak sayılmıştır.

- A çaprazından elde edilen 9 $w.t.$ erkeğin her biri ise, önce tek tek 2 $w.t.$ bakire dişi ile çaprazlanmış, üreme olmadığı gözlenince erkeklerin tümü disekte edilerek üreme organlarının gelişip gelişmediği incelenmiştir.

2.4.4. Hibrit disgenезis'in dişi rekombinasyonu üzerine etkisinin araştırılması

Hibrit disgenезisin bilinen etkilerinden birisi de dişi rekombinasyon frekansını arttırmasıdır (Kidwell 1977). Bizde bu çalışmada elimizde bulunan soylarla ve özellikle Malatya soyuyla bu konuyuda inceleyerek deneyler yaparak

herhangi bir etki olup olmadığını araştırmak istedik. Bu amaçla homozigot durumda 2 veya 3 mutant özellik taşıyan *M* soyları kullanılmıştır. Bu stoklar *wmf*, *cnbw*, *vgbw* olup her üçüde *M* soyudur. *P* soyu olarak ise Cranston-a ve Malatya kullanılmıştır. Oregon-R ile gerçekleştirilen *M* ♀ X *M* ♂ çaprazları ise kontrol amaçlıdır. Çaprazlar öncelikle iki resiprokal grup olarak gerçekleştirilmiştir:

<u>A çaprazı</u>	<u>B çaprazı</u>
$F_1: \quad \text{Mutant } \text{♀} \times \text{Yabanıl } \text{♂}$ $\quad \quad (M \text{♀} \times P \text{♂})$	$\text{Yabanıl } \text{♀} \times \text{Mutant } \text{♂}$ $(P \text{♀} \times M \text{♂})$

Bu çaprazlar yukarıda verilen *P* ve *M* soyları arasında ve her grup toplam 7 şişe olmak üzere kurulmuştur. F_1 çaprazlarından çıkan heterozigot dişiler (15-20 bakire dişi sinek) herbiri bir tüpte olmak üzere iki adet homozigot resesif erkeklerle geri çaprazlanmıştır:

1 (F_1 A) ♀	X	2 Mutant ♂
1 (F_1 B) ♀	X	2 Mutant ♂

Çıkan F_2 bireyleri fenotipik özelliklerine göre (7-8 gün) sayılarak erkek ve dişi ayrı olmak üzere kaydedildi. Bu şekilde elde edilen verilerle rekombinasyon yüzdeleri bulunup, gerek A ve B çaprazları arasında gerekse de standart harita birimleri ile olan sapmalar rekombinasyon yüzdesi değişiminin tespitinde kullanılmıştır. Ayrıca yüzdeler arası farkın önem kontrolü (Z-testi) yapılarak sonuçlar istatistik olarak değerlendirilmiştir.

2.5. Diseksiyon İşlemi

Bölüm 2.4.3 'de açıklanan non-disjunction deney yönteminde, $wmf \text{♀} \times MA \text{♂}$ çaprazından (A çaprazı) çıkan 9 w.t. erkek sineğin önce her biri 2 w.t. bakire dişi sinek ile çaprazlandı. Daha sonra disekte edilerek üreme sistemleri incelendi. Diseksiyon işlemi, trinoküler diseksiyon mikroskopu altında gerçekleştirildi. Bu işlem sırasında iki diseksiyon iğnesinden yararlanıldı. Diseksiyon tablası üzerine bir damla Ringer çözeltisi damlatılıp, üzerine ergin sinek konuldu. İgnelerden biri ile sineğin sabit tutulması sağlanıp, diğer iğne ile sineğin dış genital organı üzerine bastırılıp, hızlı bir hamle ile çekildi. Böylece testisler ve diğer organlar dış genital organa bağlı olarak çıkarıldılar. Herhangi bir morfolojik anormallik olup olmadığı incelendi.

2.6. Hayat Tablolarının ve Hayatta Kalış Eğrilerinin Hazırlanması

Ömür uzunluğu deneylerinde kullanılacak sineklerin toplanılması ve gerekli çaprazların yapılması Bölüm 2.3.5 ve 2.4.2'de değingildiği gibi yapılmıştır. Dişi grupları için kullanılan sineklerin bakirelikleri ömrün sonuna kadar korunmuştur.

Populasyonlar oluşturulurken, bireyler arasında belirgin bir yaş farkı oluşturmamak için sinekler 3 gün içerisinde toplanılmış, 2. gün ergin ömrünün yaklaşık başlama

günü olarak alınmıştır.

Haftada 2 kez yinelenen aktarma işlemleri sırasında ölen bireyler kaydedilmiş ve elde edilen bilgiler tablolarında toplanılmıştır. Bu işlem sineklerin tamamı ölünceye kadar devam edilmiştir. Aktarımlar sırasında gösterilen özene karşın, kazasal nedenlerle olan kayıplar, gerektiğinde aynı işlem ve süreçleri geçmekte olan yedek sineklerle tamamlanmıştır. Eğer yeteri kadar yedek sinek bulunamamışsa başlangıç popülasyonundaki sayı düşülmüştür. Ayrıca bazı disgenik gruplarda üretkenlikteki azalma nedeniyle 100 bireylik popülasyon oluşturulamamış ve toplanan sinek sayısıyla yetinilmiş ve böylece gruplar oluşturulmuştur.

Elde edilen hayat tabloları verilerinden yararlanılarak hayatta kalış eğrileri çizilmiştir. Bu eğriler, gün olarak zamana karşı, hayatta kalan bireylerin yüzde olarak değişimi alınarak elde edilmiştir.

2.7. İstatistik Değerlendirme

Her bölüm sonunda kısaca verildiği üzere Bölüm 2.4.1'deki sonuçların istatistik değerlendirmesi χ^2 -kare testi, Bölüm 2.4.4'deki sonuçların istatistiksel değerlendirilmesi için yüzdeler arası farkın önem kontrolü (Z testi) yapılmıştır (Kutsal ve Muluk 1978). Bölüm 2.4.2'deki hayat tablosu verilerinin değerlendirilmesi ise Hacettepe Üniversitesi İstatistik Bölümü'nün katkıları ve yazılımları kullanılarak

gerçekleştirilmiştir. Gruplar arası ortalamaların karşılaştırılmasında "ikili t testi" uygulanmış ve farkların önem kontrolleri yapılmıştır.

3. BULGULAR

3.1. Hibrit Disgenezis'in Eşey Oranına Etkisi

Bu çalışma, hibrit disgenezisin eşey oranları üzerine herhangi bir etkisi olup olmadığının araştırılması amacıyla ve önceki çalışmalarda GD kısırlığı seviyeleri belirlenmiş soylarla gerçekleştirilmiştir. Deneyler, Bölüm 2.4.1'de anlatılan yöntem izlenerek gerçekleştirilmiş ve elde edilen veriler Tablo 2.1'e göre düzenlenmiştir (Tablo 3.1).

Tablo 3.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları arası çaprazlardan elde edilen eşey oranları.

Grup No	Çapraz Şekli	F ₁ dölü	
		♀ (%)	♂ (%)
K ₁	HA ♀ X HA ♂	856 (49)	880 (51)
K ₂	MA ♀ X MA ♂	1048 (49)	1090 (51)
K ₃	CA ♀ X CA ♂	518 (54)	428 (46)*
A ₄	CA ♀ X MA ♂	386 (60)	254 (40)*
A ₅	CA ♀ X HA ♂	458 (52)	429 (48)
B ₆	MA ♀ X CA ♂	1408 (52)	1302 (48)*
B ₇	HA ♀ X CA ♂	940 (48)	994 (52)

Kısaltmalar Bölüm 2.1'de verildiği gibidir.

* ♀ ve ♂ eşey farkları p<0.05 seviyesinde önemli, diğerleri aynı seviyede önemsiz.

Tablo 3.1'de özetlendiği üzere 7 grup çaprazdan K₃, A₄, ve B₆ çaprazlarında toplam dişi ve erkek sayıları arasındaki

fark istatistiksel olarak önemli iken, diğerlerinde önemsiz bulunmuştur. Ancak yüzdeler arası fark dikkate alındığında CA♀ X MA♂ (A4) çaprazında dişi (%60) ve erkek (%40) oranları arasındaki fark oldukça dikkat çekicidir.

Elde edilen verilerin diğer bir ilgi çekici yönü ise, her grubun 7 kültür şişesinde (5♀ X 5♂) ve eşit şartlarda gerçekleştirildiği göz önüne alındığında melez gruplarıyla atasal soyların toplam döl sayılarının karşılaştırılmasından gelmektedir. A çaprazlarından elde edilen döl sayısı hem atasal soylardan hemde B çaprazlarından düşük iken, B çaprazlarında elde edilen döl sayısı her iki atasal soydan ve A çaprazlarından daha fazladır.

3.2. Hibrit Disgenezisin Ömür Uzunluğu Üzerine Etkisi

Tablo 2.3.'de verildiği şekilde Kontrol, Disgenik ve Non-disgenik amaçlı olarak 25 ve 29°C'lik gelişim sıcaklıklarında kurulan 11 çaprazın (A, B, ..., K, L) F₁ döllerinden oluşturulan grupların F₁ gelişim sıcaklıkları, eşeyleri ve göz renkleri göz önünde tutularak yapılan isimlendirmeleri Tablo 3.2'de verilmiştir. Bütün gruplar Bölüm 2.4.3'de anlatıldığı şekilde oluşturulup, 25°C'lik ergin dönem sıcaklığında hayat tabloları hazırlanmıştır.

Tablo 3.2. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları arası kurulan resiprokal çaprazlardan oluşturulan grupların, F₁ gelişim sıcaklığı, eşey ve göz rengine dayalı isimlendirilmesi

Çapraz Adı	Çapraz şekli	Çapraz tipi	F ₁ gelişim s. (°C)	Eşey	Göz rengi	Grup adı
A	CA♀ X CA♂	M♀ X M♂	25	♂	+	A ₁
				♀	+	A ₂
B	HA♀ X HA♂	P♀ X P♂	25	♂	w	B ₁
				♀	w	B ₂
C	MA♀ X MA♂	P♀ X P♂	25	♂	+	C ₁
				♀	+	C ₂
D	CA♀ X HA♂	M♀ X P♂	25	♂	+	D ₁
				♀	+	D ₂
E	CA♀ X MA♂	M♀ X P♂	25	♂	+	E ₁
				♀	+	E ₂
F	CA♀ X HA♂	M♀ X P♂	29	♂	+	FK ₁
					w	FB ₁
					(+) (w)	FT ₁
				♀	+	FK ₂
					w	FB ₂
					(+) (w)	FT ₂
G	CA♀ X MA♂	M♀ X P♂	29	♂	+	G ₁
				♀	+	G ₂
H	HA♀ X CA♂	P♀ X M♂	25	♂	w	H ₁
				♀	+	H ₂
J	MA♀ X CA♂	P♀ X M♂	25	♂	+	J ₁
				♀	+	J ₂
K	HA♀ X CA♂	P♀ X M♂	29	♂	w	K ₁
				♀	+	K ₂
L	MA♀ X CA♂	P♀ X M♂	29	♂	+	L ₁
				♀	+	L ₂

3.2.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soylarının ömür uzunluklarının ölçülmesi

Canton-S (kuvvetli *M* soyu), Harwich-w (kuvvetli *P* soyu) ve Malatya (zayıf *P* soyu) arasında kurulacak resiprokal çaprazların F_1 hibritlerinin ortalama ömür uzunluklarının $A (M\bar{\varphi} \times P\bar{\sigma})$ ve $B (P\bar{\varphi} \times M\bar{\sigma})$ çaprazları arası karşılaştırılmaları kadar atasal soyun ömür uzunluğu ile de karşılaştırılması gereğinden dolayı, bu 3 soyun ömür uzunlukları diğer gruplarla birlikte kontrol amaçlı olarak kurulmuştur.

Yumurta, larva ve pupa dönemlerini 25 °C'de tamamlamış bu üç soydan, aynı yaşta ve yeterli sayıda birey yetiştirmek amacıyla soy içi çaprazlar yapılarak 100 sineklik ♀ ve ♂ popülasyonları oluşturulmaya çalışılmıştır. Daha sonra 25 °C'lik ergin dönem sıcaklığında ömür uzunlukları ölçülerek hayat tabloları hazırlanmıştır.

Hayat tablosu verileri ile saptanan ortalama ömür uzunlukları Tablo 3.3'de ve ortalamalar arası farkın önem kontrolü verileri Tablo 3.6'de verilmektedir. Hayatta kalış eğrileri ise Şekil 3.1, 3.2, ve 3.3'de görülmektedir.

A ve B gruplarının eşeyler arası ortalama ömür uzunlukları farkı oldukça önemli iken ($p < 0.001$), C grubunun erkek ve dişi ortalama ömür uzunlukları farkı $p < 0.01$ seviyesinde önemlidir. Şekillerdeki ömür eğrilerinin dikdörtgen-sel olması, grupların sahip oldukları genetik ömrü yaşadıklarını gösterir.

Tablo 3.3.

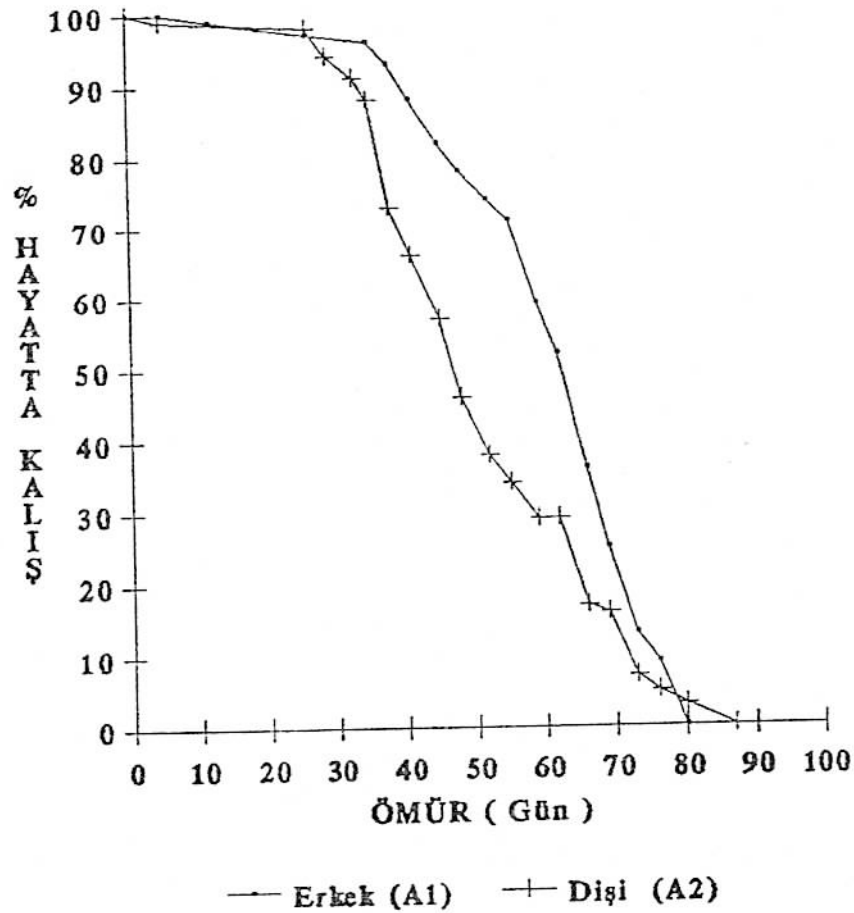
Gelişim dönemlerini 25 °C 'de tamamlayan Canton-S (A), Harwich-w (B) ve Malatya kontrol gruplarının 25°C'deki ortalama ömür uzunlukları

Gelişim s. (°C)	Ergin dönem s. (°C)	Grup adı	Eşey	Göz rengi	Denek sayısı	Ortalama ömür uzunluğu ± S.H. (gün)	Standart sapma	Eşey karışık ort. ömür	Maksimum ömür (gün)
25	25	A ₁	σ	+	99	60.980 ± 1.41	14.036	56.26	80
25	25	A ₂	♀	+	100	51.580 ± 1.56	15.631		87
25	25	B ₁	σ	w	100	71.530 ± 1.37	13.701	76.00	94
25	25	B ₂	♀	w	100	80.470 ± 1.50	15.063		112
25	25	C ₁	σ	+	94	74.926 ± 1.47	14.318	79.07	105
25	25	C ₂	♀	+	98	83.214 ± 2.42	23.990		112

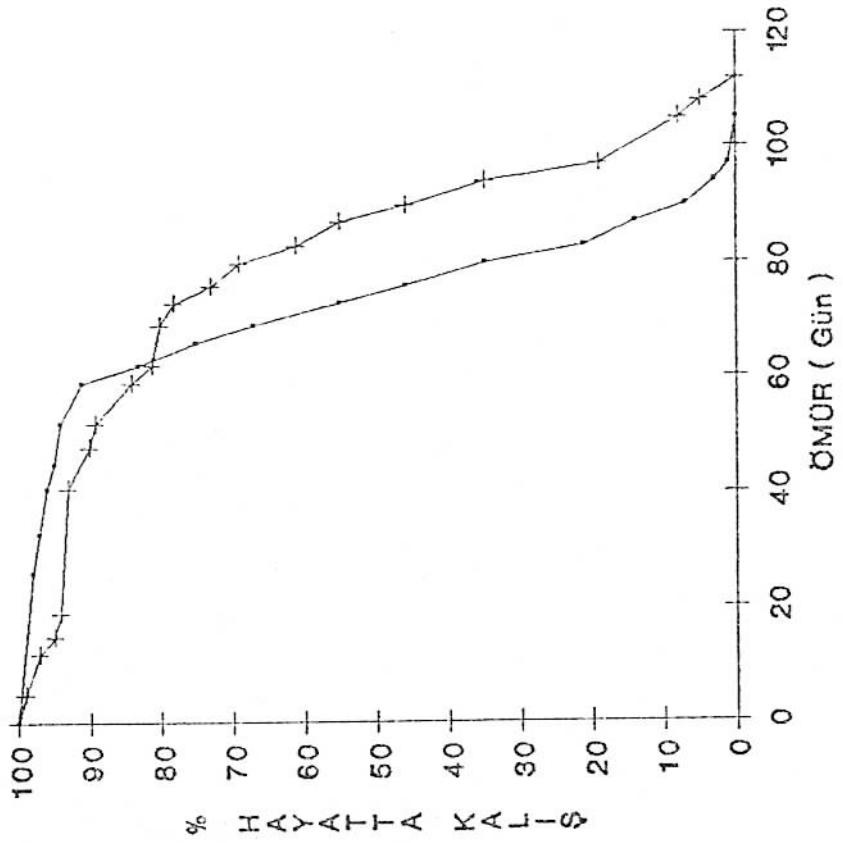
S.H.: standart hata

+ : yabancı tip göz rengi (kırmızı)

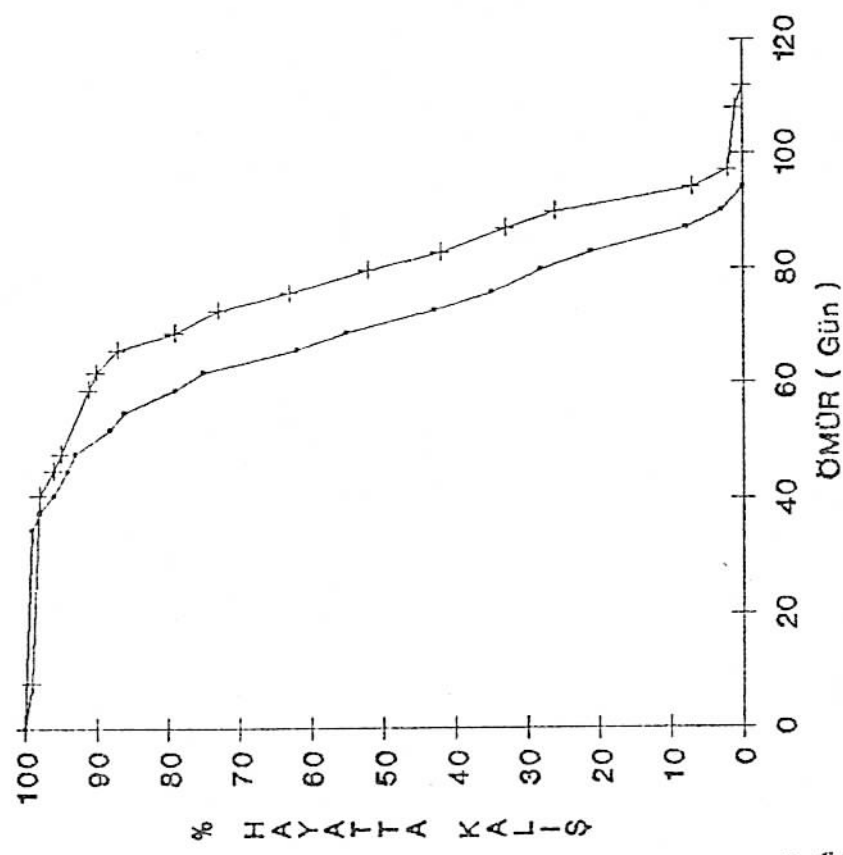
w : beyaz göz rengi (white-eyes)



Sekil 3.1 25°C de gelişimini tamamlayan Canton - S kontrol



Şekil 3.3 25°C de gelişimini tamamlayan Malatya kontrol C grubunun dişi ve erkeklerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri



Şekil 3.2 25°C de gelişimini tamamlayan Harwich - w kontrol B grubunun dişi ve erkeklerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri

İNÖNÜ ÜNİVERSİTESİ
MÜHÜR

3.2.2. Gelişim dönemlerini 25 ve 29°C'de tamamlayan Canton-S ve Harwich-w soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'de ömür uzunluklarının ölçülmesi

Daha önce değinildiği üzere, Kidwell (1977) tarafından Canton-S soyu kuvvetli *M* soyu, Harwich-w ise kuvvetli *P* soyu olarak referans verilmiş ve *P-M* sistem için test stogu olarak önerilmiştir. Gerek literatür ve gerekse de yaptığımız önceki çalışmalardan elde edilen F_1A dişileri (29°C'lik F_1 gelişim sıcaklığında) hiç yumurta bırakmıyarak % 100 kısırlık göstermişlerdir (Kidwell ve Novy 1979, Konaç ve Bozcuk 1990). Dolayısıyla bu deney için bilinen kuvvetli $M\varphi \times P\sigma$ etkileşimlerinden (sıcaklığa bağlı olarak) dolayı seçilmişlerdir.

Tablo 3.2'de gösterildiği gibi 25 ve 29 °C'lik gelişim sıcaklıklarında, bu iki soy arasında disgenik (D, F) ve non-disgenik (H, K) çaprazlar yapılmıştır. İlk erginin çıkmasını izleyen 3 gün içerisinde φ ve σ populasyonları oluşturulmuştur. Ancak disgenik F grubunda, yüksek F_1 gelişim sıcaklığına bağlı olarak azalan yumurta verimi nedeniyle istenilen birey sayısında populasyon oluşturulamamış ve toplanan miktarla yetinilmek zorunda kalınmıştır. Ayrıca yine F grubunda ortaya çıkan beklenilmeyen fenotipteki beyaz gözlü dişi ve erkekler de aynı deneysel şartlarda ayrı tüplerde gruplandırılıp, ömürlerine bakılmıştır. Daha sonra, oluşturulan tüm grupların 25 °C'lik ergin dönem sıcaklığında hayat tabloları hazırlanmış ve elde edilen verilere dayandırılarak ortalama ömür uzunluklarına, erkek ve dişiler için

ayrı ayrı bakılmıştır. Elde edilen verilere göre hesaplanan ortalama ömür uzunlukları Tablo 3.4'de, ortalamalar arası önem kontrolleri Tablo 3.6'de verilmiştir. Hayatta kalış eğrileri ise Şekil 3.4, 3.5, 3.6 ve 3.7'de görülmektedir.

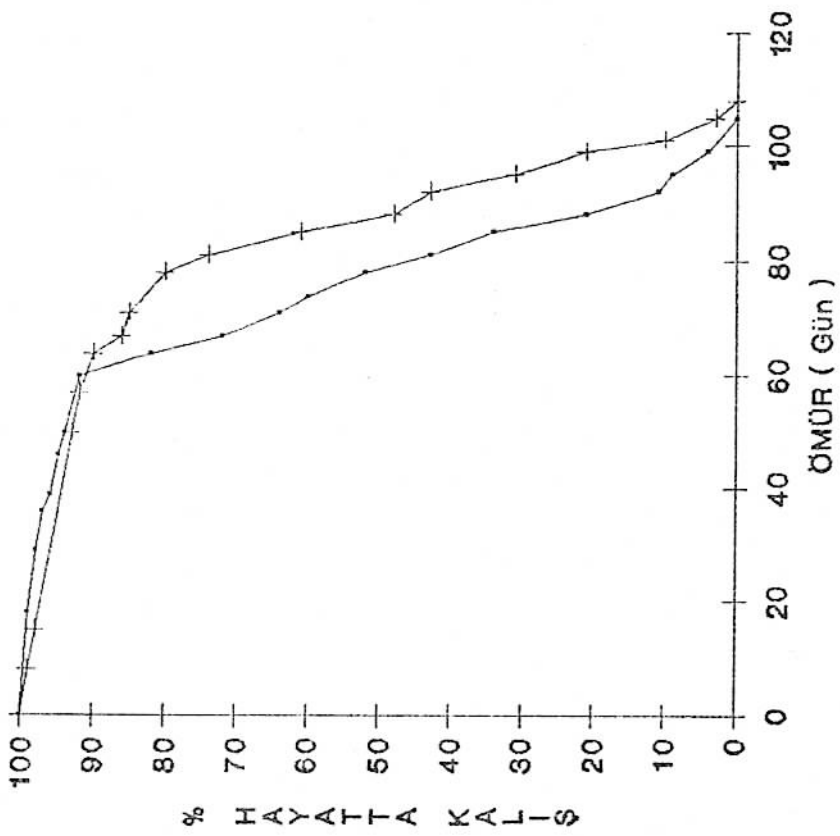
Tablo 3.4. Gelişim dönemlerini 25 ve 29°C de tamamlayan Canton-S ve Harwich-w soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25°C'deki ortalama ömür uzunlukları

Gelişim s. (°C)	Ergin dönem s. (°C)	Çapraz adı	Eşey	Göz rengi	Grup adı	Denek sayısı	Ortalama ömür uzunluğu ± S.H. (gün)	Standart sapma	Eşey karışık ort. ömür	Max. ömür (gün)
25	25	D M \times P σ	σ	+	D ₁	99	77.960 ± 1.60	15.92	82.355	105
			φ	+	D ₂	100	86.750 ± 1.78	17.81		108
29	25	F M \times P σ	σ	+	F _{K1}	100	67.560 ± 1.31	13.13	51.766	106
				w	F _{B1}	36	35.972 ± 1.83	10.99		55
				+, w	F _{T1}	136	59.199 ± 1.61	18.80		106
			φ	+	F _{K2}	43	43.767 ± 2.23	14.63	34.736	64
				w	F _{B2}	17	25.706 ± 1.61	6.67		39
				+, w	F _{T2}	60	38.650 ± 1.96	15.22		64
25	25	H P \times M σ	σ	w	H ₁	100	70.990 ± 0.73	9.74	75.974	87
			φ	+	H ₂	97	80.959 ± 1.65	16.34		104
29	25	K P \times M σ	σ	w	K ₁	99	68.384 ± 1.32	13.12	70.575	91
			φ	+	K ₂	100	72.77 ± 18.29	18.30		98

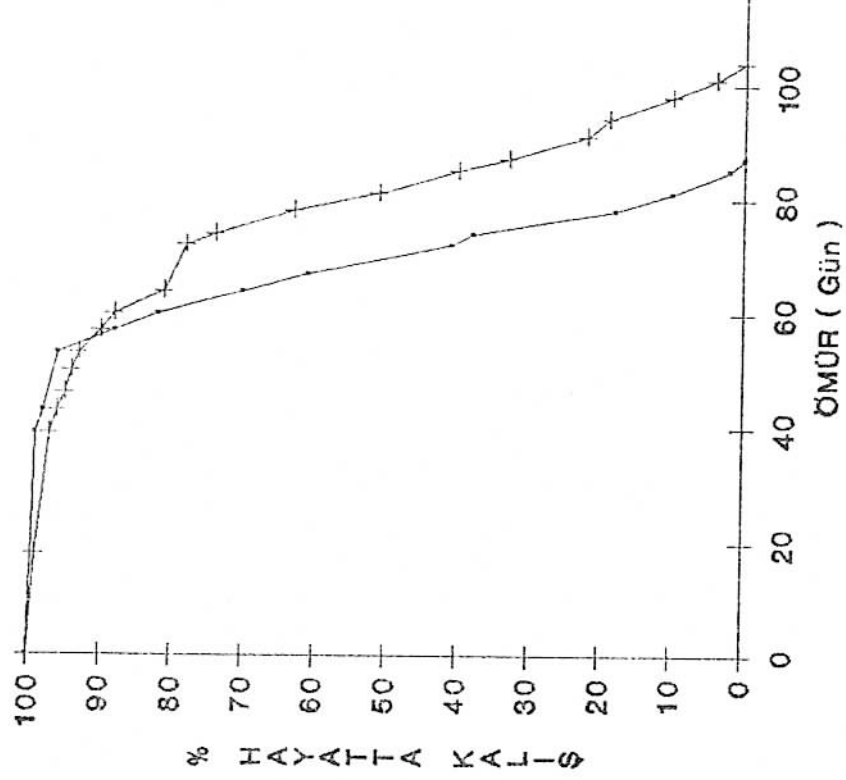
S.H.: standart hata

+ : yabancı tip göz rengi (kırmızı)

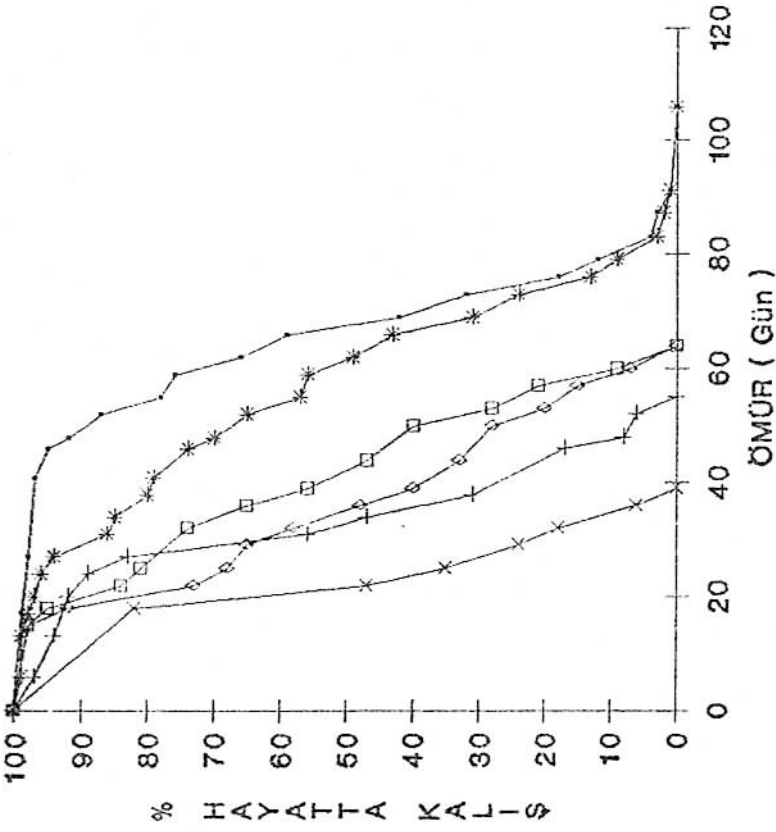
w : beyaz göz rengi (white-eyes)



Şekil 3.4 25°C de gelişimini tamamlayan CA ϕ x HA σ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri

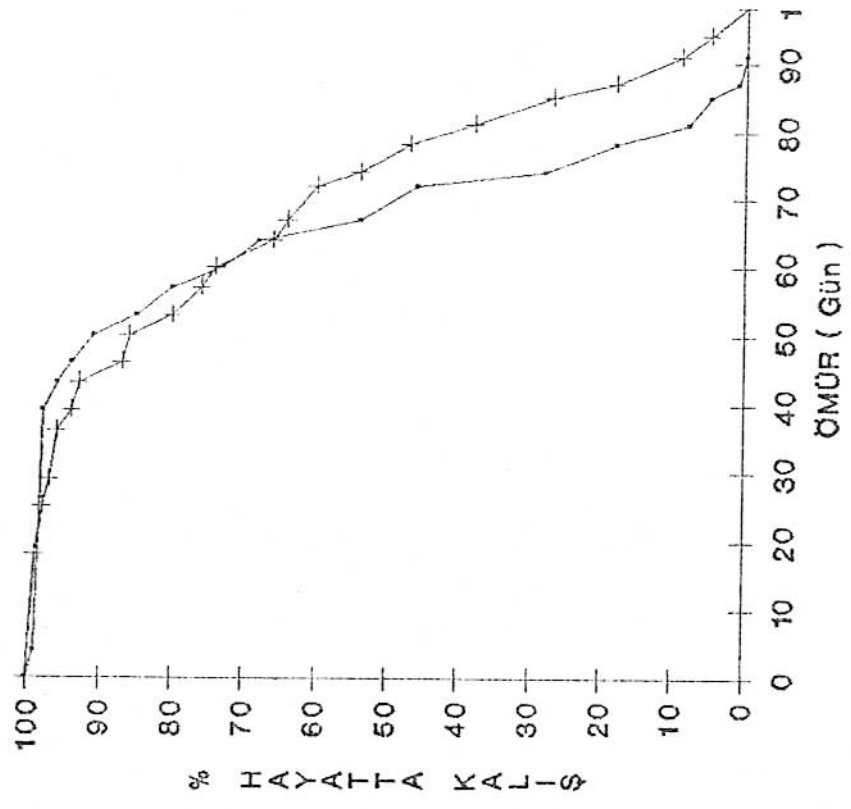


Şekil 3.5 25°C de gelişimini tamamlayan HA ϕ x CA σ çaprazının dişi erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri



--- Erk.(FK1) - - - Erk.(FB1) * - * Erk.(FT1)
 - - - Diş.(FK2) - - - Diş.(FB2) o - o Diş.(FT2)

Şekil 3.6 29°C de gelişimini tamamlayan CA₂xHA₂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri



--- Erkek (K1) - - - Dişi (K2)

Şekil 3.7 29°C de gelişimi tamamlayan HA₂xCA₂ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri

25 °C'de gelişimini tamamlayan D ($CA\bar{\varphi} \times HA\bar{\sigma}$) çaprazının hibritlerinin erkek ve dişilerinin 25 °C'deki ortalama ömürleri, gerek resiprokal H çaprazı ($HA\bar{\varphi} \times CA\bar{\sigma}$) ile gerekse de atasal soyların (A ve B grupları) ortalama ömürleri ile karşılaştırıldığında daha ziyade önemli bir artış kaydetmiştir. Diğer taraftan 29 °C'lik F_1 gelişim sıcaklığında kurulan $CA\bar{\varphi} \times HA\bar{\sigma}$ çaprazını (F grubu), resiprokal çapraz (K grubu) ile karşılaştırdığımızda, bazı ilginç sonuçlar dikkat çekmektedir. Bunlardan ilki F çaprazının F_1 dölünde hibrit disgenezise bağlı olarak bir miktar beyaz gözlü erkek (yaklaşık %26) ve beyaz gözlü dişi (yaklaşık %28) üretilmiştir. Resiprokalinde ise ortaya çıkan beyaz gözlü erkekler ayrılma (segregation) ürünü olup beklenen bir fenotiptir. Diğer bir ilginç sonuç ise, F grubunun erkek ve dişilerinin ortalama ömürleri, K grubunun her iki eşeyi ve atasal soyun (A ve B grupları) ortalama ömürleri ile karşılaştırıldığında önemli derecede azalmıştır. Bu ilginç sonuçları Şekil 3.6 ve Şekil 3.7'deki hayatta kalış eğrileri çarpıcı bir tarzda yansıtmaktadır.

3.2.3. Gelişim dönemlerini 25 ve 29 °C'de tamamlayan Canton-S ve Malatya soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25 °C'de ömür uzunluklarının ölçülmesi

1987 yılında Malatya yöresinde yakalanıp, "doğal popülasyonlardan yakalanan *Drosophila*'lar P faktörü taşırlar" savını test edilmesi amacıyla kurulan Malatya stoğu ile

yaptığımız önceki çalışmalar $CA\bar{\varphi} \times MA\bar{\sigma}$ (29 °C'lik F_1 gelişim sıcaklığında) çaprazının F_1A dişilerinin "yumurta açılma oranında azalma tipi" sterilite gösterdiğini ve Malatya soyunun zayıf P soyu olduğunu göstermiştir (Konaç ve Bozcuk 1990). Bu deney Malatya soyunun diğer disgenik etkileri gösterme düzeyinin belirlenmesi amacıyla kurulmuştur.

Canton-S (M soyu) ve Malatya (zayıf P soyu) soyları arasında 25 ve 29 °C'de resiprokal çaprazlar kurulmuştur. Bu çaprazlardan, disgenik (E, G) ve non-disgenik (J, L) erkek ve dişi populasyonları oluşturulmuştur. Disgenik G grubunun dişilerinde amaçlanan 100 bireylik populasyon yerine, toplanan 43 dişi bireyle yetinilerek G_2 grubu oluşturulmuştur. Oluşturulan grupların 25 °C'lik ergin dönem sıcaklığındaki ömürleri Bölüm 2.4.3'de anlatıldığı şekilde ölçülmüştür.

Elde edilen verilere göre hesaplanan ortalama ömür uzunlukları Tablo 3.5'de, ortalamalar arası önem kontrolleri Tablo 3.6'de verilmiştir. Hayatta kalış eğrileri ise Şekil 3.8, 3.9, 3.10 ve 3.11'de görülmektedir.

25 °C'de gelişimini tamamlayan E ($CA\bar{\varphi} \times MA\bar{\sigma}$) çaprazının erkek ve dişi hibritlerinin 25 °C'deki ortalama ömürleri atasal soyla (A ve C grupları) karşılaştırıldığında, beklenen melez dinçliğinin etkisi ile artmışken, resiprokal J ($MA\bar{\varphi} \times CA\bar{\sigma}$) çaprazı ile karşılaştırıldığında azalmıştır, fakat bu azalma istatistiksel olarak önemli değildir.

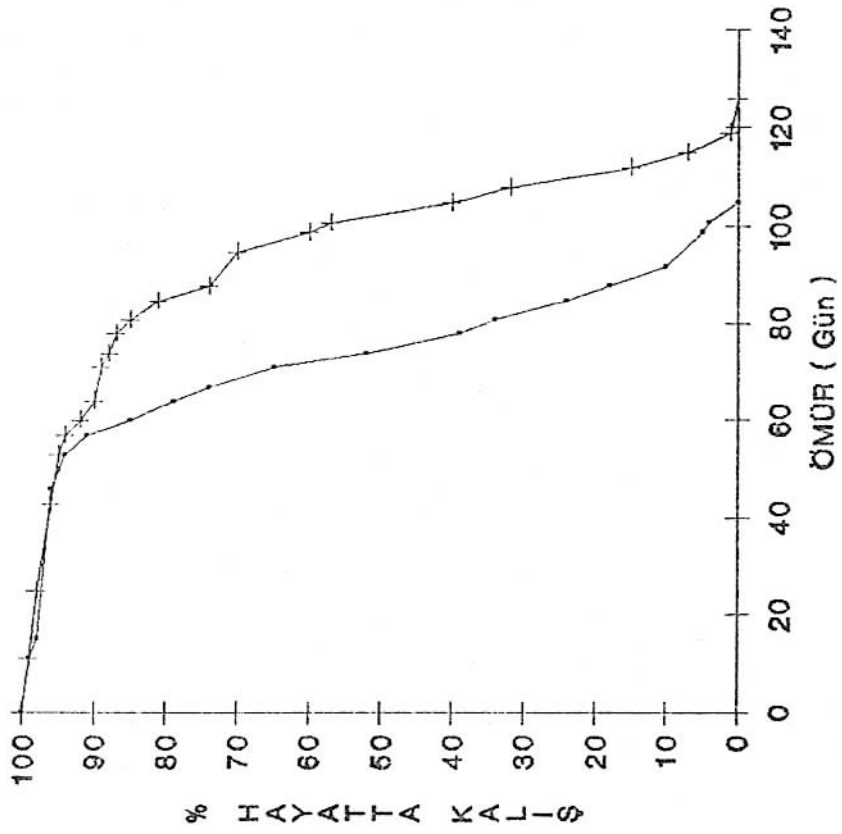
29 °C'de gelişimini tamamlayan G ($CA\bar{\varphi} \times MA\bar{\sigma}$) çaprazının erkek ve dişi hibritlerinin 25 °C'deki ortalama ömürleri atasal soyla karşılaştırıldığında, melez dinçliğinin etkisi

olarak beklenen artışı göstermesine karşın, resiprokali L (MA♀ X CA♂) çaprazı ile karşılaştırıldığında önemli bir azalma göstermiştir ($p < 0.001$).

Tablo 3.5. Gelişim dönemlerini 25 ve 29°C de tamamlayan Canton-S ve Malatya soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen hibritlerin 25°C'deki ortalama ömür uzunlukları.

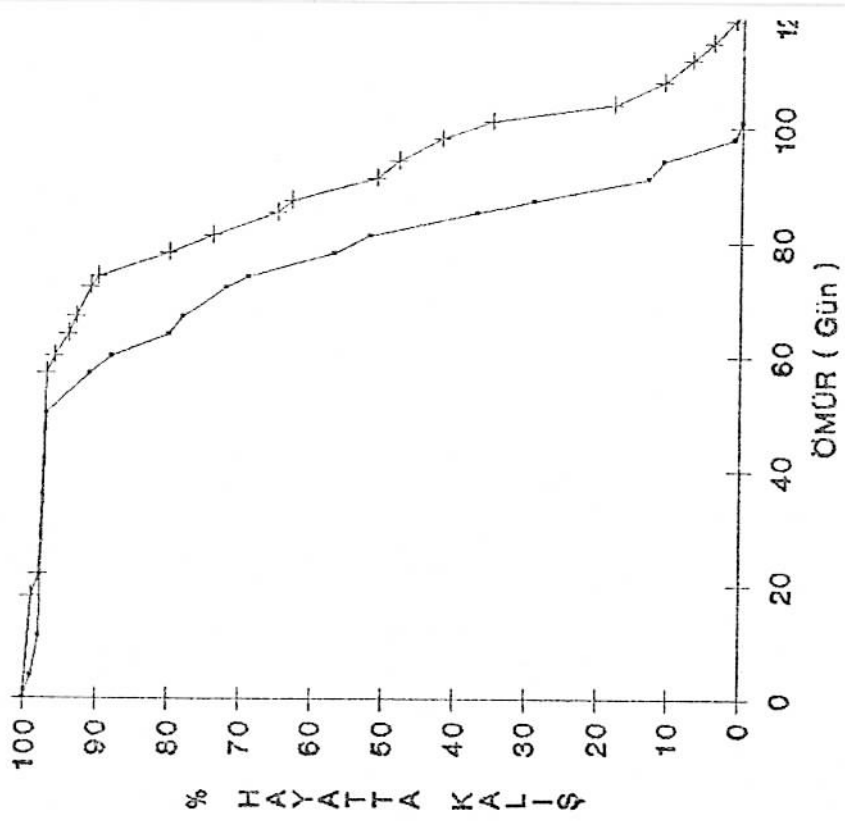
Gelişim sıcaklığı (°C)	Ergin dönem s. (°C)	Çapraz adı	Eşey	Grup adı	Denek sayısı	Ortalama ömür uzunluğu ± S.H. (gün)	Standart sapma	Eşey karışık ort. ömür	Max. ömür (gün)
25	25	E M♀XP♂	♂	E ₁	99	76.197 ± 1.625	16.250	87.130	105
			♀	E ₂	100	98.070 ± 2.060	20.669		126
25	29	G M♀XP♂	♂	G ₁	99	63.545 ± 1.580	15.753	66.145	87
			♀	G ₂	43	68.744 ± 3.510	23.032		99
25	25	J P♀XM♂	♂	J ₁	100	79.240 ± 1.603	16.037	85.585	101
			♀	J ₂	97	91.938 ± 1.780	17.498		121
25	29	L P♀XM♂	♂	L ₁	97	72.732 ± 1.580	15.650	80.360	101
			♀	L ₂	100	87.990 ± 1.703	17.027		112

S.H. standart hata



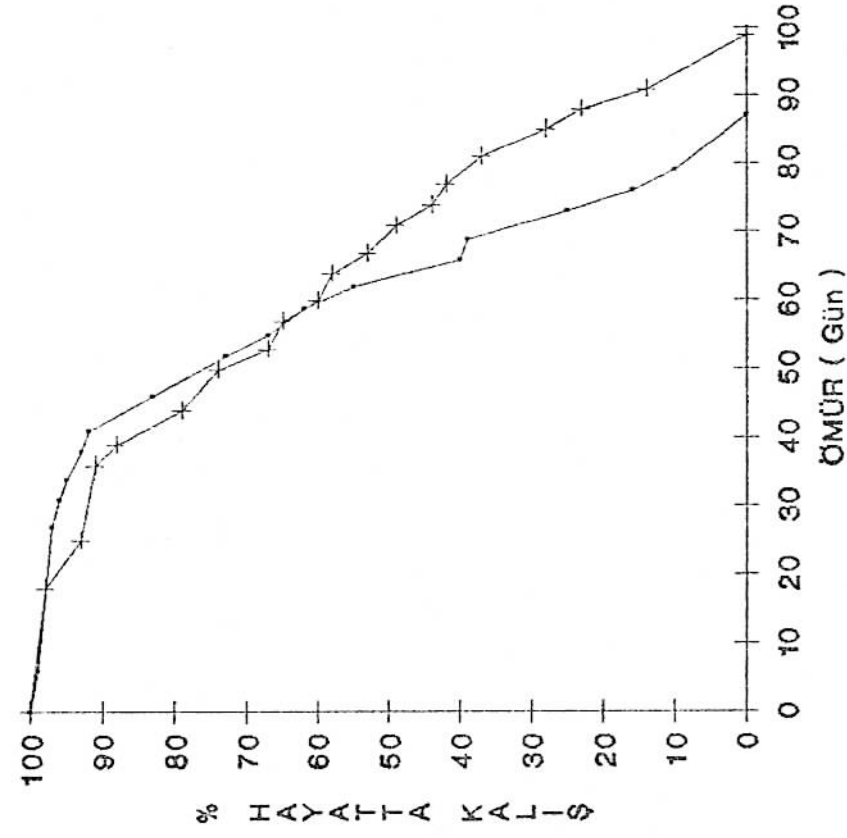
— Erkek (E1) — Dişi (E2)

Şekil 3.8 25°C de gelişimini tamamlayan CA₉MA₆ çaprazını dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri

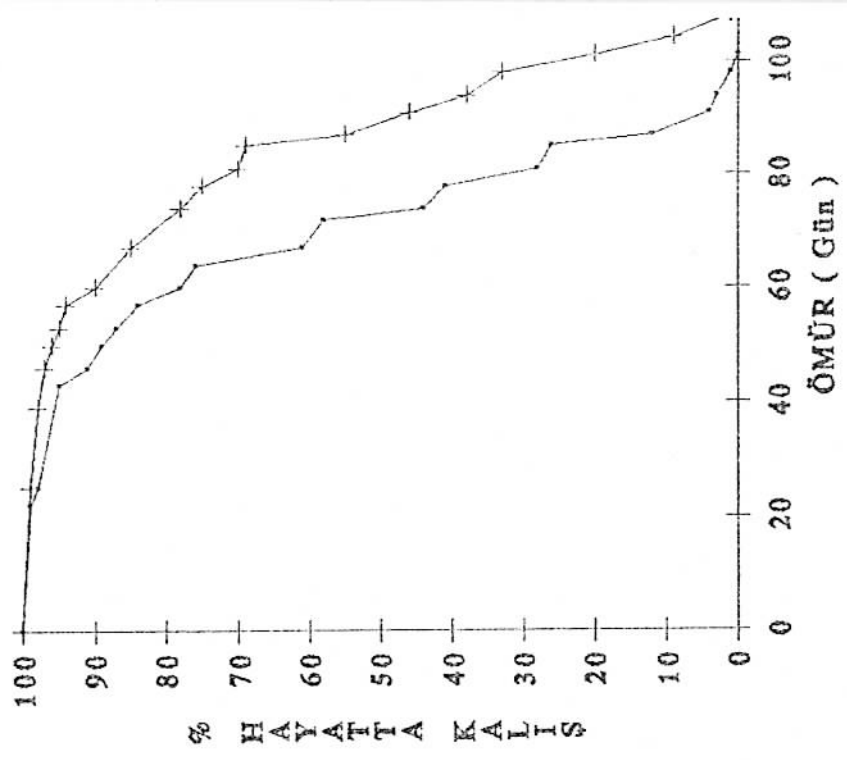


— Erkek (J1) — Dişi (J2)

Şekil 3.9 25°C de gelişimini tamamlayan MA₅CA₆ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri



Şekil 3.10 29°C de gelişimini tamamlayan $CA_2 \times MA_2$ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri



Şekil 3.11 28°C de gelişimini tamamlayan $MA_2 \times CA_2$ çaprazının dişi ve erkek hibritlerinin 25°C deki hayatta kalış eğrileri

3.2.4. Gruplar arası farkların önem kontrollerinin incelenmesi

Tablo 3.3, 3.4 ve 3.5'de verilen tüm grupların ortalama ömürleri arası farkların önem kontrolleri yapılmış ve Tablo 3.6'da verilmiştir. Gerek eşeyler arası, gerek gelişim sıcaklıkları arası (25 ve 29 °C) ve gerekse de resiprokal çaprazlar arası farklar ele alınıp ayrı ayrı değerlendirilmiştir.

Tablo 3.6. Gruplar arası farkın önem kontrolleri.

Eşeyler arasında	Gelişim sıcaklıkları arasında	Resiprokal çaprazlar arasında
A ₁ -A ₂ ***	D ₁ -FT ₁ ***	D ₁ -H ₁ ***
B ₁ -B ₂ ***	D ₂ -FT ₂ ***	D ₂ -H ₂ **
C ₁ -C ₂ **	D ₁ -FK ₁ ***	E ₁ -J ₁
D ₁ -D ₂ ***	D ₁ -FB ₁ ***	E ₂ -J ₂ *
E ₁ -E ₂ ***	D ₂ -FK ₂ ***	FT ₁ -K ₁ ***
FK ₁ -FK ₂ ***	D ₂ -FB ₂ ***	FT ₂ -K ₂ ***
FB ₁ -FB ₂ **	E ₁ -G ₁ ***	G ₁ -L ₁ ***
FT ₁ -FT ₂ ***	E ₂ -G ₂ ***	G ₂ -L ₂ ***
G ₁ -G ₂	H ₁ -K ₁	
H ₁ -H ₂ ***	H ₂ -K ₂ ***	
J ₁ -J ₂ ***	J ₁ -L ₁ **	
K ₁ -K ₂ *	J ₂ -L ₂	
L ₁ -L ₂ ***		

*** p < 0.001 seviyesinde, ** p < 0.01 seviyesinde, * p < 0.05 seviyesinde

Drosophila'da erkeklerin ve dişilerin farklı ömür uzunluklarına sahip oldukları ve çoğunlukla erkeklerin dişilerden daha kısa ömürlü oldukları bilinmesi (Unlü ve Bozcuk 1979) nedeniyle grupların eşeyssel ortalama ömür uzunlukları farkı incelenmiş sadece 29 °C'lik gelişim sıcaklığında çaprazlanan disgenik G grubunun eşeylerinin (G_1-G_2) ortalamalar arası fark önemsiz bulunmuştur.

Ayrıca 25 ve 29 °C'lik gelişim sıcaklığında kurulan çaprazların hibritlerinin ortalama ömür uzunlukları farkları sadece non-disgenik grupların bazılarında (H_1-K_1 ; J_1-L_1) önemsizken, diğer gruplarda önemlidir.

Disgenik ve non-disgenik çaprazlardan elde edilen hibritlerin ortalama ömür uzunlukları arasındaki fark 29 °C'deki gelişim sıcaklığında kurulan grupların tümünde önemli iken ($p < 0.001$), 25 °C'lik gelişim sıcaklığında kurulan çaprazların sadece E_1-J_1 grupları arası fark önemsiz, diğerlerinde önemlidir.

3.3. Non-disjunction Deneyi Sonuçları

P-M hibrit disgenezise bağlı olarak ortaya çıkan non-disjunction etkisinin araştırılması amacıyla planlanan deneylerde 3 farklı gelişim sıcaklığında (21, 25 ve 29°C) yabancı tip Oregon-R (*M*), Malatya (*P*) ve Cranston (*P*) soyları ile *wmf* (*M*) soyu arasında resiprokal çaprazlar kurulmuştur. Deneyler sırasında işlemler Bölüm 2.2.4'de anlatıldığı şekilde gerçekleştirilmiştir. Bazı gruplar birkaç kez tek-

rarlanmış elde edilen F_1 dölü fenotipik olarak ayrılarak sayılmıştır. Sayım sonuçları Tablo 3.7'de verilmiştir.

Görüleceği üzere, $wmf\bar{q} \times w.t.\bar{d}$ (A çaprazı) arası çaprazlar sonucunda $w.t.$ dişi ve wmf erkek fenotipi beklenirken $w.t.$ erkek ve wmf dişi fenotipleri de elde edilmiştir. Öte yandan $w.t.\bar{q} \times wmf\bar{d}$ arasında kurulan çaprazlardan ise beklenen $w.t.$ dişi ve $w.t.$ erkek fenotipi dışında çok az sayıda da olsa wmf erkek gözlenmesi, sonuçları non-disjunction (ayrılmama) olarak ve Şekil 3.12'deki gibi yorumlamamıza neden olmuştur.

Sonuçları bu yönde ele aldığımızda Bölüm 1.2.4.6'da değindığımız üzere, 2000-3000 dölde 1 adet non-disjunction ürününün ortaya çıkması normal kabul edildiği halde, A çaprazında ($M\bar{q} \times P\bar{d}$) bu degerin 0.0099 - 0.0396 arasındaki degerlerde gözlenmesi oldukça önemli bir sonuç olarak kabul edilmiştir. B ($P\bar{q} \times M\bar{d}$) çaprazında ise bu deger 0 - 0.00187 aralığında çıkmıştır ve normal olarak kabul edilebilir. Dolayısıyla, A çaprazında non-disjunction oranındaki bu belirgin artış, $P-M$ hibrit disgenezisin bir etkisi olarak ortaya çıkmıştır. Ayrıca Tablo 3.7'dan görülebileceği gibi non-disjunction etkisi ile F_1 gelişim sıcaklığı arasında belirgin bir ilişki yoktur.

Sonuçların bu şekilde yorumlanmasından sonra, birincil non-disjunction ürünü olarak kabul edilen bireylerin genotiplerini tahmin edebilmek amacıyla iki test çaprazının (F_2) yapılması planlanmıştır. Bunlardan ilki wmf dişilerinin genotipinin belirlenmesine yöneliktir (Şekil 3.12).

Tablo 3.7. Cranston, Malatya, Oregon ve wmf soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen nondisjunction oranları.

Çapraz A (M ₁ X P ₁)										Çapraz B (F ₂ X M ₁)									
Çapraz Adı	F ₁ Gelişim sıcaklığı	Toplam sayım günü	Toplam şipe sayısı	F ₁ fenotipleri				Non-disjunction oranı	Çapraz Adı	F ₁ Gelişim sıcaklığı	Toplam sayım günü	Toplam şipe sayısı	F ₁ fenotipleri				Non-disjunction oranı		
				w.l. ♀	w.l. ♂	wmf ♀	wmf ♂						Diger	w.l. ♀	w.l. ♂	wmf ♀		wmf ♂	Diger
wmf ₁ X CR ₁ ♂	21C	7	5	514	9	4	453	13/980 = 0.0133	CR ₁ X wmf ₁ ♂	21C	7	5	759	862	--	2	2/1623 = 0.00123		
wmf ₁ X CR ₂ ♂	25C	7	8	760	15	19	729	34/1523 = 0.022	CR ₂ X wmf ₁ ♂	25C	7	8	1141	1416	--	2	2/2559 = 0.00079		
wmf ₁ X CR ₃ ♂	25C	7	8	952	9	9	846	18/1816 = 0.0099	CR ₃ X wmf ₁ ♂	25C	7	8	1673	1653	--	1	1/3227 = 0.00031		
wmf ₁ X CR ₄ ♂	29C	7	7	157	8	2	94	19/281 = 0.0683	CR ₄ X wmf ₁ ♂	29C	7	7	1386	1289	--	5	5/2680 = 0.00187		
wmf ₁ X MA ₁ ♂	21C	7	5	357	6	4	304	10/371 = 0.0149	MA ₁ X wmf ₁ ♂	21C	6	5	710	760	--	--	--		
wmf ₁ X MA ₂ ♂	25C	7	8	561	12	36	604	48/1213 = 0.0396	MA ₂ X wmf ₁ ♂	25C	7	8	890	975	--	--	--		
wmf ₁ X MA ₃ ♂	25C	7	8	1132	23	9	1132	32/2301 = 0.0139	MA ₃ X wmf ₁ ♂	25C	7	8	1969	1921	--	--	--		
wmf ₁ X MA ₄ ♂	29C	7	7	231	5	4	177	9/417 = 0.022	MA ₄ X wmf ₁ ♂	29C	7	7	1129	1042	--	--	--		
wmf ₁ X OR ₁ ♂	25C	7	9	758	13	2	731	15/1504 = 0.00997	OR ₁ X wmf ₁ ♂	25C	7	9	1250	1355	--	1 ++i _q	--		

A çaprazı

wmf ♀ X +++ ♂

	♂	+	↑
Normal (mendelian) ayrılma ürünü yumurta	♀	+++ ♀	wmf ♂
Nondisjunction ürünü yumurta	wmf ♀	super disi genellikle ölür	wmf ♀ (fertile)
	+++ ♂ (kısır)	Ölür	

B çaprazı

+++ ♀ X wmf ♂

	♂	wmf	↑
Normal (mendelian) ayrılma ürünü yumurta	♀	+++ ♀	+++ ♂
Nondisjunction ürünü yumurta	+++ ♂	genellikle ölür	+++ ♀ (fertile)
	wmf ♂ (kısır)	Ölür	

Şekil 3.12. wmf ve w.t. soyları arasında kurulan A ve B çaprazlarının birincil non-disjunction

F2A çaprazı $\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} | \\ | \\ | \end{matrix} \begin{matrix} W \\ m \\ f \end{matrix} \uparrow \times \begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix} \begin{matrix} | \\ | \\ | \end{matrix} \uparrow$

	δ	$\begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix}$	\uparrow	
\uparrow		$\begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \begin{matrix} W \\ m \\ f \end{matrix}$ ++++ ♀	$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \uparrow$ wmf ♂	
$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \uparrow$		$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix} \uparrow$ ++++ ♀	$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \uparrow$ wmf ♂	
$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \begin{matrix} W \\ m \\ f \end{matrix}$		$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \begin{matrix} W \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix}$ genellikle ölür	$\begin{matrix} w \\ m \\ f \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \begin{matrix} W \\ m \\ f \end{matrix} \uparrow$ wmf ♀	
\uparrow		$\begin{matrix} + \\ + \\ + \end{matrix} \begin{matrix} \\ \\ \end{matrix} \uparrow$ ++++ ♂	$\uparrow \uparrow$ Ölür	

Şekil 3.12. $wmf\uparrow \times ++\uparrow$ çaprazından elde edilen beklenilmeyen fenotipteki wmf dişilerinin test çaprazları sonucu gözlenen ikincil non-disjunction ürünleri.

Söyleki, beklenilmeyen fenotipteki wmf dişiler eğer non-disjunction ürünü iseler, XXY genotipinde olmaları ve w.t. erkeklerle çaprazlandıklarında elde edilen F₂ dölünde w.t.♀, w.t.♂, $wmf\uparrow$ ve $wmf\uparrow$ (ikincil nondisjunction ürünleri) fenot-

tipleri üretmeleri gerekir. Eger, bu *wmf* dişiler non-disjunction ürünü değil iseler XX genotipinde olmaları ve w.t. erkeklerle çaprazlandıklarında elde edilen F_2 dölünde w.t.♀ ve *wmf*♂ (normal ayrılma ürünü) fenotipleri üretmeleri gerekir (Şekil 3.13).

İkinci test çaprazı ise beklenilmeyen fenotipteki w.t. erkeğin genotipini saptamaya yöneliktir. Eger non-disjunction ürünü iseler XO genotipinde ve kısırdırlar, aksi durumda XY genotipinde olup fertil olmaları gerekir (Şekil 3.12).

Yukarıda sözü edilen test çaprazlarına yönelik birincil non-disjunction ürünlerini elde etmek için, Malatya ve Oregon-R soyları ile *wmf* soyu arasındaki çaprazlar 25 °C'lik F_1 gelişim sıcaklığında tekrarlanmış ve sonuçlar Tablo 3.8'de verilmiştir.

Tablo 3.8. *wmf* - w.t. soyları arası resiprokal çaprazlardan elde edilen F_1 fenotipleri

Çapraz şekli	Çapraz tipi	w.t.♀	w.t.♂	<i>wmf</i> ♀	<i>wmf</i> ♂	non-disjunction oranı
<i>wmf</i> ♀ X MA ♂ (M♀ X P♂)	A ₁	686	9*	5*	684	14/1384 = 0.01
MA ♀ X <i>wmf</i> ♂ (P♀ X M♂)	B ₁	1304	1380	--	1*	1/2685 = 0.00037
<i>wmf</i> ♀ X OR ♂ (M♀ X M♂)	A ₂	971	14*	8*	877	22/1870 = 0.0117
OR ♀ X <i>wmf</i> ♂ (M♀ X M♂)	B ₂	1130	1004	--	2*	2/2136 = 0.00094

* Beklenilmeyen fenotipteki sinek sayısı

** Bu deney, Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümünde yapılmıştır.

A çaprazında non-disjunction oranı yaklaşık 0.01 iken, B çaprazında yaklaşık 0.0004'dür. Bu sonuçlar, daha önceki deneye ait Tablo 3.7'deki bulgularla paralellik göstermektedir.

Tablo 3.8'de görüleceği gibi, $wmf\varphi \times MA\sigma^7$ çaprazından çıkan 5 wmf dişinin ancak 4 tanesi virjin olarak yakalanmış ve bu dişilerin her biri iki yabancı erkekle ayrı tüplerde çaprazlanmıştır. F_1 dölünün 8 günlük sayım sonuçları Tablo 3.9'da verilmektedir.

Tablo 3.9. $wmf\varphi \times MA\sigma$ ($M\varphi \times P\sigma$) çaprazından elde edilen nondisjunction ürünü 4 wmf φ 'nin $w.t.\sigma$ ile çapraz sonuçları.

Tüp No	F_1 Fenotipleri			
	w.t. φ	w.t. σ	wmf φ	wmf σ
1	28	--	1	27
2	60	4	--	41
3	48	3	7	42
4	34	3	3	52

Bu deney Hacettepe Univ. Biyoloji Böl.'de yapılmıştır.

Görüleceği üzere, $w.t.\varphi$ ve $wmf\sigma^7$ dışında $w.t.\sigma^7$ ve $wmf\varphi$ elde edilmesi, genotipini saptamaya çalıştığımız dişilerin, birincil non-disjunction ürünü olduklarını ve XXY genotipinde olmaları gerektiğini gösterir.

Tablo 3.8'de görülen $wmf\varphi \times MA\sigma^7$ çaprazının F_1 dölünde elde edilen 9 adet $w.t.$ fenotipindeki erkeğin herbiri ikişer wmf dişi ile çaprazlanmış ve üreme olmadığı gözlenmiştir.

Elde edilen sonuç, bu erkeklerin birincil non-disjunction ürünü ve XO genotipinde olduğunu gösterir (Şekil 3.12). Kısır olduğu böylece saptanan bu erkeklerin ayrıca diseksiyon işlemi ile mikroskopik incelenmesinde, üreme organlarının morfolojik olarak normal oldukları görülmüştür.

Tablo 3.8'de görülen $wmf\phi \times \text{Oregon-R}\sigma^7$ çaprazı sonucu elde edilen 8 wmf dişinin ise, 6 tanesi virjin olarak yakalanmış, bunların herbirinin iki w.t. erkek ile çaprazlanması sonucu elde edilen veriler Tablo 3.10'da kaydedilmiştir. Bulgular, bu dişilerin XXY genotipinde oldukları yorumumuza uymaktadır. Aynı çaprazın ürünü olan 14 adet w.t. erkeğin, virjin dişilerle çaprazlanması sonucunda, kısır olduklarının saptanması, bunları gerçekten XO genotipinde olduklarının bir kanıtıdır.

Tablo 3.10 $wmf\phi \times \text{OR}\sigma$ ($M\phi \times M\sigma$) çaprazından elde edilen non-disjunction ürünü 6 $wmf\phi$ 'nin w.t. σ ile çapraz sonuçları.

Tüp No	w.t. ϕ	F ₁ Fenotipleri		
		w.t. σ	$wmf\phi$	$wmf\sigma$
1	43	--	--	20
2	81	9	5	61
3	33	2	--	34
4	64	4	1	68
5	38	1	5	31
6	42	1	1	33

Bu deney Hacettepe Univ. Biyoloji Böl.'de yapılmıştır.

Her iki çaprazın resiprokallerinden elde edilen beklenilmeyen fenotipteki 3 (2+1) *wmf* erkeğin herbiri iki *w.t.* virjin dişi ile çaprazlanmıştır. Bunlardan sadece bir tüpte üreme olmuştur. Denek sayısının yetersiz olması nedeniyle bu durum deneysel hataya bağlanıp değerlendirmeye alınmamıştır.

3.4. Hibrit Disgenezisin Dişi Rekombinasyonu Üzerine Etkisi

Bölüm 2.4.4'de değinildiği üzere *P-M* hibrit disgenezisin dişi rekombinasyon değişimleri üzerine etkisinin araştırılması amacıyla I. ve II. kromozomlar üzerinde işaretli gen taşıyan iki *M* soyu, yabancı tip *P* soyları ile resiprokal olarak çaprazlanmış, elde edilen hibrit dişiler işaretli erkeklerle geri çaprazlanarak F_2 dölü fenotipik olarak sayılmıştır. Elde edilen verilerden rekombinasyon yüzdeleri hesaplanmıştır.

3.4.1. X kromozomu üzerinde dişi rekombinasyon yüzdesinin araştırılması

Bu amaçla *wmf* (*M* soyu) stogu kullanılarak A ($wmf\bar{q} \times w.t.\bar{q}$) ve B ($w.t.\bar{q} \times wmf\bar{q}$) çaprazları kurulmuştur. X kromozomunun iki aralığı için elde edilen değerler Cranston, Malatya ve Oregon-R soyları için ayrı ayrı ele alınıp Tablo 3.11'de verilmiştir.

Tablo 3.11. wmf ve 3 yabancı soy arasında kurulan resiprokal çaprazların F1 dişi soylarında X kromozomunun 2 aralığında % rekombinasyon değerleri

Aralıklar	wmf/Cranston			wmf/Malatya			wmf/Oregon-R			Standart harita birimi (cM)
	A	B	A-B	A	B	A-B	A	B	A-B	
w-m	17.89	25.93	-8.04*	16.56	28.1	-1.54*	16.24	15.61	0.63	34.6
m-f	17.11	21.62	-4.51*	17.81	16.97	0.84	15.73	12.62	3.48*	20.1

* p < 0.05 seviyesinde önemli.

Görülebileceği gibi, wmf/Cranston ve wmf/Malatya çaprazlarının rekombinasyon yüzdeleri, wmf/Oregon-R çaprazının rekombinasyon yüzdesinden, her iki aralıkta ve gerek A ve gerekse de B çaprazlarında yüksektir. Ayrıca, wmf/Oregon-R çaprazının her iki aralığında A çaprazındaki rekombinasyon yüzdesi B çaprazından yüksek iken, diğerlerinde (wmf/Malatya çaprazının m-f aralığı dışında) düşüktür. A ve B çaprazları arası rekombinasyon yüzdeleri arası fark, wmf/Malatya çaprazının m-f aralığı ve wmf/Oregon-R çaprazının w-m aralığı için istatistik olarak önemsizken, diğer gruplarda önemlidir.

3.5.2. II. kromozom üzerinde dişi rekombinasyon yüzdesinin araştırılması

Bu amaçla M soyu olarak cnbw ve vgbw işaretli soyları ve P soyu olarak ise Cranston ve Malatya soyları kullanılmıştır. Elde edilen veriler Tablo 3.12'de verilmiştir.

Tablo 3.12. II. kromozomun iki aralığı için elde edilen dişi rekombinasyon yüzdesi

	İşaretli soy/Cranston			İşaretli soy/Malatya			S.H.B.
	A	B	A-B	A	B	A-B	
<i>vg-bw</i>	23.2	23.4	-0.19	30.3	23.2	+7.1**	37
<i>cn-bw</i>	35.6	44.5	-8.9**	42.2	45.9	-3.7*	47

* $p < 0.05$

** $p < 0.001$

S.H.B: Standart harita birimi (cM).

II. kromozom üzerinde iki farklı aralık için elde edilen bulgular incelendiğinde, rekombinasyon yüzdeleri arası fark sadece *vgbw*/Cranston çaprazında istatistik olarak önemsizken, diğerlerinde önemlidir. Ayrıca rekombinasyon yüzdesi değişimleri sadece *vgbw*/Malatya çaprazında, A tipi çaprazın dişi rekombinasyon yüzdesinin B'ye göre artması ile sonuçlanmış, *cnbw*/Malatya çaprazında B çaprazı A'dan önemli derecede yüksek bir rekombinasyon yüzdesi vermiştir. *cnbw*/Cranston çaprazında, B çaprazı aynı şekilde A çaprazındaki rekombinasyon yüzdesinden yüksek bir değer vermiştir.

4. TARTIŞMA

4.1. Hibrit Disgenезis'in Eşey Oranına Etkisinin Değerlendirilmesi

Eşey oranında sapma olup olmadığının araştırılması amacıyla Canton-S (*M*), Harwich-w (*P*) ve Malatya (zayıf *P*) soyları ile kontrol, disgenik ve nondisgenik çaprazlar kurulup elde edilen F_1 dölü eşey özelliği dikkate alınarak sayılmıştır. Sonuçlar Tablo 3.1'de verilmektedir. Deneyler yüksek F_1 gelişim sıcaklığının *P-M* sistemindeki indükleyici etkisi bilinmesi nedeniyle (Kidwell vd. 1977, Bregliano ve Kidwell 1983) 29 °C'lik gelişim sıcaklığında kurulmuştur.

Tablo 3.1'de görüleceği üzere K_3 , A_4 ve B_6 gruplarında eşeyler arası fark dişi eşey oranındaki artışa bağlı olarak önemli bulunmuştur ($p < 0.05$). Disgenik A_4 ($CA\phi \times MA\sigma$) çaprazının F_1 dölünde dişi eşey oranı %60 iken, resiprokali B_6 çaprazında dişi eşey oranı %52'ye düşmüş dolayısıyla eşeyler arası fark azalmıştır. Diğer bir disgenik çapraz grubu olan A_5 ($CA\phi \times HA\sigma$) çaprazında ise, dişi eşey oranı %52 iken resiprokali olan non-disgenik B_7 çaprazında bu oran %48 dir.

Sonuçlarımız hibrit disgenезis'in eşey oranını saptırıcı yönde herhangi bir etkisi olmadığını gösterir niteliktedir. Oysa karasineklerde (*Musca domestica* L.) otosomal erkek belirleyici faktör ile Malathion direnç geni arasındaki linkaj'ın genetik sonuçlarını araştıran bir çalışmada *M* faktörünün 3. kromozomdan 2. kromozoma yer

değiştirerek eşey oranını etkilediği gözlenmiştir (Kence ve Kence 1992-baskıda). Ancak, çalışmamızda sadece bu üç soy ile yapılan çapraz sonuçlarına bakarak kesin bir yorum yapmak güçtür. Çünkü *Drosophila*'da eşey oranı sapması;

- *Drosophila* eşeyinin X/A oranı ile saptanması nedeniyle mayozdaki kromozom sapmalarına (örneğin: 2A-XXX kısır süper dişi, 3A-XX ara eşey, 2A-X0 kısır erkek gibi),

- Herhangi bir nedenle X veya Y kromozomu taşıyan gametlerden bir kısmının yaşamamasına (örneğin *Drosophila*'nın "sex-ratio" (sr) denen stoğu; Bozcuk vd. 1975'den),

- Yine herhangi bir nedenle erkek veya dişi embriyonun farklı yaşama yeteneğine sahip olmasına bağlı olarak ortaya çıkabilir (Bozcuk vd. 1975).

Bu nedenlerden dolayı, bu konunun her üç olasılığında göz önüne alarak çok daha fazla P ve M soyları ile çalışılması gereği kaçınılmazdır.

4.2. P Elementi Transpozisyonunun Ömür Uzunluğu Üzerine Etkisinin Değerlendirilmesi

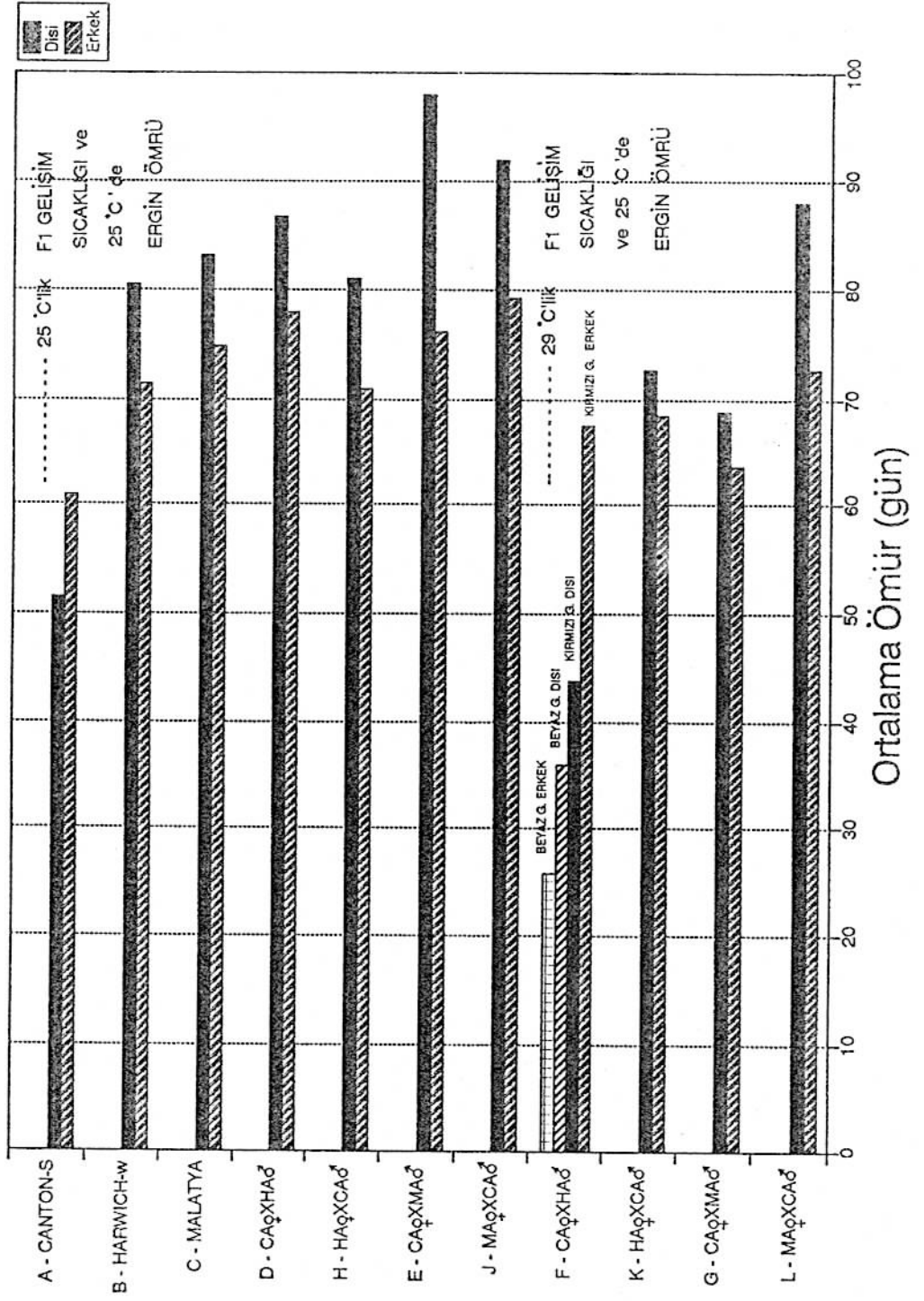
P elementi transpozisyonunun (ancak $M\bar{q} X P\bar{q}$ durumunda transpozisyon gerçekleşir) disgenik hibrit bireylerde ortaya çıkardığı olumsuz özellikler Bölüm 1.4'de ayrıntılı olarak tartışılmıştır. Ayrıca literatürde, bu özellikler arasına ömür kısaltıcı etkisinin (biz bu araştırmaya başladığımızda) alınmadığını belirtmiştik. Bu nedenle, GD (*gonadal dysgenesis*) kısırlığını araştırmak amacıyla önceki çalışmalarımızda kullandığımız ve yüksek F₁ gelişim

sıcaklığına (29°C) bağlı olarak *GD* sterilite tipi ve seviyesini belirlediğimiz üç soyla (Canton-S, Harwich-w ve Malatya) resiprokal (A ve B tipi) çaprazlar, iki farklı F_1 gelişim sıcaklığında kurulmuş ve 25°C 'deki ömür uzunlukları ölçülmüştür.

Deneyler kontrol, disgenik ve non-disgenik amaçlı olmak üzere 11 grupta (Tablo 2.3) gerçekleştirilmiştir. Bütün grupların ortalama ömür uzunluklarının eşeyler arası, F_1 gelişim sıcaklıkları arası ve resiprokal arası olmak üzere karşılaştırabilmek için tüm bulguları topluca düzenleyerek elde ettiğimiz sonuçlar Tablo 3.3, 3.4, 3.5 ve Şekil 4.1'de verilmektedir.

Kontrol grubunu oluşturan Canton-S, Harwich-w ve Malatya soylarının 25°C 'deki ortalama ömür uzunlukları Tablo 3.3.'de verilmektedir. Görüleceği üzere, Canton-S en kısa, Malatya ise en uzun ortalama ömür uzunluklarına sahipken, Harwich-w soyu bir göz rengi mutanti olmasına ve mutant genlerin ömür uzunluğu üzerindeki kısaltıcı etkileri bilinmesine karşın (Unlü ve Bozcuk 1979), Canton-S soyundan daha uzun ve Malatya soyu ile neredeyse aynı ömür uzunluğuna sahiptir. Bu gözlem, $HA\bar{q} \times CA\bar{d}$ non-disgenik çaprazının 25°C 'lik (H grubu) ve 29 °C'lik (K grubu) gelişim sıcaklıklarında elde edilen beyaz gözlü erkek hibritlerin ortalama ömür uzunlukları ($D_1: 70.990 \pm 0.73$ ve $K_1: 68.384 \pm 1.32$) sonuçları ile birlikte ele alındığında, bu deneyde disgenik çaprazların değerlendirilmesi esnasında mutant genin herhangi bir olumsuz etkisini göz önüne almamıza gerek olmadığını göstermiştir.

Şekil 4.1.1. Canton-S, Harwich-w ve Malatya soyları ile kurulan kontrol, disgenik ve non-disgenik çapraz gruplarının ortalama ömür uzunlukları.



Gelişim ve ergin dönemlerini 25 °C'de tamamlamış A tipi çaprazların (CA_♀ X HA_♂, CA_♀ X MA_♂) F₁ hibritlerinin her iki eşeyinin ortalama ömür uzunlukları kendi B tipi çaprazlarıyla (resiprokalleriyle) karşılaştırıldığında, ortalama ömür uzunlukları farkı Canton-S ve Malatya soyları resiprokal çaprazların erkek hibritlerinde önemsizken, diğer gruplarda değişik seviyelerde (D₁-H₁, p<0.001; D₂-H₂, p<0.01; E₂-Y₂, p<0.05) önemli bulunmuştur. Fakat elde edilen bu ortalama ömür uzunluğu farkı daha ziyade A çaprazındaki artış nedeniyledir. Ayrıca, A ve B tipi çaprazların ortalama ömür uzunlukları, her iki atasal soyları ile karşılaştırıldığında melez dinçliğine bağlı olarak bazı önemli artışlar kaydedilmiştir.

Diğer taraftan F₁ gelişimlerini 29 °C'de tamamlamış A tipi çaprazların 25 °C'deki ortalama ömürlerini, F₁ gelişimlerini 25 °C'de tamamlamış kendi çapraz gruplarıyla (D-F, E-G) ve resiprokalleri ile (F-K, G-L) karşılaştırdığımızda çok ilginç bazı sonuçlar ortaya çıkmıştır. Bu sonuçlar aşağıda maddeler halinde ele alınıp tartışılacaktır.

1- Gelişim dönemlerini 29 °C'de tamamlamış gruplarla, gelişimini 25 °C'de tamamlamış grupların, 25 °C'deki ortalama ömür uzunluklarını karşılaştırdığımızda, genel olarak tüm gruplarda birinciler aleyhine bir kısalma söz konusudur. Bu kısalma, H₁-K₁ ve J₂-L₂ grupları dışında (Tablo 3.6) istatistik olarak önemlidir. Dolayısıyla, sonuçlarımızı "gelişim dönemi sıcaklığındaki artışlar ergin ömrünü kısaltıcı yönde etkiler" şeklinde yorumlamamıza neden

olmuştur. Bu değerlendirme ile Lints ve Lints'in (1971c) "sıcaklığa bağlı olarak gelişim dönemi uzama/kısalmalarının ergin ömrünü uzatıcı/kısaltıcı etkisi vardır" şeklindeki görüşünü desteklerken, Bozcuk (1983) ve Bozcuk ve Bağcı'nın (1987) "gelişim dönemi sıcaklığının ergin ömrü üzerine bariz bir etkisi yoktur" şeklindeki yorumları ile uyuşmamaktadır. Ancak burada belirtmek gerekir ki, her iki grup araştırmacının çalışmalarında transpozonlar, dolayısıyla disgenik özellikler söz konusu değildir. Oysa bizim çalışmamızda kullanılan soylar öncelikle transpozonların etkisini araştırmak amacıyla seçilmişlerdir. Bu nedenle beklenilmeyen ve ilk kez gözlenen bir bulgudur (Konaç ve Bozcuk 1991).

2- Hibrit disgenezis'in bir sonucu olarak, $CA\phi \times HA\phi$ çaprazından bir miktar beyaz gözlü erkek (yaklaşık %26) ve beyaz gözlü dişi (yaklaşık %28) sinek elde edilmiştir. Re-siprokali B çaprazında ise, sadece beyaz gözlü erkek Mendel ayrılma ilkesinin (segregation) bir ürünü olarak elde edilmiştir. İlk olarak, beklenilmeyen fenotipteki erkeklerin hibrit disgenezis'in bilinen bir etkisi olan nondisjunction ürünü ve XO genotipinde olabilecekleri düşünülmüştür.

Bu konuda Driver'in (1992-yayında) kişisel yazışmalar ile elde ettiğimiz bazı yeni bulguları vardır. Araştırmacı, beyaz gözlü Harwich erkeği ile *CaSpeR* 120.10 dişilerini (inaktif *white* genine sahip, pembe gözlü) çaprazladığında F_1 erkeklerinin yarısının beyaz gözlü olduğunu, halbuki aynı

dişileri kırmızı gözlü Harwich erkeği ile çaprazladığında F₁ erkeklerinin tümünün pembe gözlü olduğunu kaydetmiş ve beyaz gözlü F₁ erkeklerinin genotipini XO olarak açıklamıştır. Bu yorum bizim sonuçlarımızı açıklamak için yetersiz kalmaktadır. Çünkü aynı çaprazdan beyaz gözlü dişiler - ve üstelik erkeklerden daha fazla bir oranda olmak üzere - elde edilmiştir.

Beklenilmeyen göz fenotipindeki sineklerin diğer bir açıklaması, "P elementi insersiyonu ile indüklenmiş *white* geni mutasyonları" şeklinde olabilir. *white* lokusu içerisinde P element insersiyonu için "hot spot" bölgelerin bulunduğu konusunda bazı yayınlar mevcuttur (O'Hare ve Rubin 1983, Finnegan ve Fawcett 1986). Ayrıca bu P elementi insersiyonu ile indüklenmiş mutasyonlarda P elementi aktivasyonunun somatik olarak gerçekleştiği yolunda yayınlarda vardır. Bunlardan ilkinde bir Güney Afrika araştırmacı grubu tarafından P elementinin en azından disgenik dişilerde, 29 °C'de somatik olarak aktif olduğunu göstermiştir (Getz ve Schaik 1991). Diğer bir çalışmada ise bu aktivasyon yüksek yağ diyeti ile elde edilmiştir (Driver ve McKechnie 1992 - yayında). Tüm bu nedenlerle 29 °C'lik F₁ gelişim sıcaklığı ile P elementi insersiyonunun aktive edilerek beyaz göz mutasyonuna neden olduğu konusundaki yorumumuz şu an için elimizdeki sonuçları değerlendirmek için en uygun açıklama olarak görünmektedir.

3- CA♀ X HA♂ (A tipi) çaprazının disgenik erkeklerinin ortalama ömür uzunluklarını resiprokalleri ile (B tipi) karşılaştırdığımızda bu değer A çaprazında yabancı tip

(w.t.) fenotipteki erkeklerde 67.56 ± 1.31 ve beyaz gözlü erkeklerde 35.97 ± 1.83 gün olarak bulunmuştur. Fakat B tipi çaprazının beyaz gözlü erkeklerinin ortalama ömür uzunlukları kısa olmayıp 68.38 ± 1.32 gün olarak hesaplanmıştır. A ve B tipi çaprazların dişilerinin ortalama ömür uzunlukları karşılaştırıldığında, w.t. dişilerin ortalama ömürleri A çaprazında 43.77 ± 2.23 , B çaprazında 72.77 ± 1.82 gün iken, A tipi çaprazın beyaz gözlü dişilerinin ortalama ömür uzunlukları gerçekten çok kısalmış olup 27.71 ± 1.61 gündür. Ortalama ömür uzunlukları farkı A çaprazında beyaz göz ve kırmızı gözlü sinekler birlikte ele alındığı durumda bile (σ : 59.20 ± 1.61 ; φ : 38.65 ± 1.96) hayli dikkat çekici bir artış gösterir.

Bununla beraber daha düşük *P* elementi aktivitesine sahip Malatya soyunda bu etki araştırıldığında, aynı test şartlarında $CA\varphi \times MA\sigma^7$ (A tipi) çaprazının eşey karışık ortalama ömürleri resiprokali ile karşılaştırıldığında A tipi çapraz aleyhine yaklaşık %25 'lik bir azalma kaydedilmiştir. Resiprokaller arası ortalama ömür uzunlukları farkı istatistik olarak önemli bulunmakla beraber, kuvvetli *P* aktivitesi gösteren $CA\varphi \times HA\sigma^7$ çaprazındaki kadar büyük değildir.

Bu sonuçlar iki noktada dikkat çekicidir. İlki sonuçlarımıza göre hibrit disgenezis 'in ömür uzunluğu üzerine etkisi kesindir. Bu etki ömür uzunlugunu kısaltıcı yöndedir ve yüksek gelişim sıcaklığına bağlı olarak ortaya çıkmaktadır. 29 °C'de gelişimini tamamlayan $CA\varphi \times HA\sigma^7$ çap-

razının hibritlerinde bu etki belirli oranlarda göz rengi mutasyonu ile birlikte ve mutant bireylerde daha fazla olmak kaydı ile ortaya çıkmaktadır. Diğer sonuç ise, yüksek F_1 gelişim sıcaklığında kuvvetli P soyu ile kurulan disgenik çaprazların hibritlerinde bu etki daha çarpıcı iken, zayıf P soyu ile kurulan disgenik hibritlerinde daha düşüktür. Dolayısıyla $P-M$ disgenezis'e bağlı ömür kısaltıcı etki P elementinin aktivasyon derecesi ile yakından ilişkili bulunmuştur. Bu yöndeki sonuçlarımız, Woodruff 'un (1991) "hibrit disgenezis'in ömür kısaltıcı etkisi genomdaki elementlerin kopyalanma sayısı ile ilişkilidir" şeklindeki bulguları ile (Driver ve McKechnie 'den, 1992 - yayında) paralellik gösterir.

Ancak P elementi transpozisyonuna bağlı olarak ortaya çıkan ömür kısalması etkisinin yüksek F_1 sıcaklığına bağlı olduğu yolundaki sonuçlarımız " P elementinin 29 °C'de gelişen bireylerde en azından disgenik dişilerde somatik olarak aktif olduğu" yolundaki bulgularla (Getz ve Schaik 1991) paralellik gösterirken, bazı araştırmacı gruplarının sonuçları ile uyum göstermemektedir. Şöyleki sonuçlarımız, Engels ve arkadaşlarının (1987) "hibrit disgenezis'in 16 °C de ömür kısaltıcı etki göstermesi" şeklindeki bulguları ile ve Driver ve McKechnie 'nın (1992 - yayında) 18 ve 25 °C'lerde yaptıkları deneylerde 18 °C'de bir etki görmezken 25 °C'de ömür uzunluğunda önemli bir azalma kaydetmeleri şeklindeki bulgularını desteklememektedir. Bu iki araştırmacı grubunun kendi aralarında da görüş ayrılıklarının olması bu konunun henüz tam olarak aydınla-

tılamadığını göstermektedir. Daha kapsamlı araştırmalarla bu çelişik yorumların açıklığa kavuşturulabileceğini düşünmekteyiz.

4- Yukarıda bahsettiğimiz hibrit disgenezis'in ömür kısaltıcı etkisi 29 °C'de kurulan CA $\bar{\phi}$ X HA $\bar{\sigma}$ çaprazının hibrit dişilerinde, erkeklerindeki kadar fazla bir oranda ortaya çıkmaktadır. Halbuki, ömür uzunluğu üzerine herhangi bir hibrit disgenezis etkisi olmasaydı, bu dişilerin %100 GD sterilite göstermeleri (Konaç ve Bozcuk 1990) nedeniyle, kısır dişilerin, kontrollerine göre (fertil) daha uzun yaşamaları beklenirdi (Maynard-Smith 1966). Gerçekte bu durum Engels ve Preston'un (1979) hibrit disgenezis'in diğer bir etkisi olan GD steriliteden erkeklerin daha az bir oranda etkilenmesi sonucuyla uyum içindeyken, aynı araştırmacıların disgenik kısır bireylerin çiftleşme davranışı ve ömür uzunluklarının normal olduğu yorumları ile ters düşmektedir. Driver ve McKechnie ise "yüksek yağ diyeti ile indüklenen ömür kısaltıcı etkinin her iki eşeyde aynı oranda ortaya çıktığı" şeklindeki ifadeleri ile bizim sonuçlarımızla ayrı düşmektedirler.

Görüleceği üzere P-M disgenezis'in ömür uzunluğu üzerine etkisini araştıran çalışmalar (Konaç ve Bozcuk 1991, Driver ve McKechnie 1991, Engels vd. 1987, Engels ve Preston 1979) oldukça az ve sonuçları belli noktalarda çelişkilidir. Bunların dışında bu konuyu spesifik olarak araştıran yazar ve yayın bulunmamaktadır. Mevcut çalışmalarda araştırmacılar genel olarak ömür kısaltıcı etki olduğu yorumunda bizimle

birleşmektedirler. Ancak bu bulgular arasında varolan çelişkilerin ortadan kaldırılması için bu konunun çeşitli yeni soylar arasında, değişik sıcaklık derecelerinde derinliğine çalışılması ve elde edilen verilerinde moleküler düzeydeki bulgularla desteklenmesi gereği açıkça ortadadır.

4.3. Hibrit Disgenezis'in Non-disjunction Etkisinin Değerlendirilmesi

P-M hibrit disgenezis'in bilinen disgenik özelliklerinden birisi olan non-disjunction etkisinin araştırılması amacıyla *wmf* (*M*) işaretli stoğu ile Malatya (*P*) ve Cranston (*P*) soyları resiprokal çaprazlar 21, 25 ve 29 °C'lik gelişim sıcaklıklarında kurulmuştur. Üç farklı sıcaklıkta yapılan bu deneyler iki açıdan önemlidir. Şöyleki;

- Her iki A çaprazının ($wmf\bar{Q} \times CR\bar{\sigma}$, $wmf\bar{Q} \times MA\bar{\sigma}$) F_1 dölünde beklenen w.t. dişi ve *wmf* erkek fenotipleri dışında belirli oranlarda w.t. erkek ve *wmf* dişi fenotipleri elde edilmesine karşın, $CR\bar{Q} \times wmf\bar{\sigma}$ (B) çaprazında beklenen w.t. dişi ve w.t. erkek fenotipleri dışında sadece beklenilmeyen *wmf* erkek fenotipi, $MA\bar{Q} \times wmf\bar{\sigma}$ çaprazında ise sadece beklenen fenotipli sineklerin elde edilmesidir.

B tipi çaprazlarda *wmf* erkek elde edilmesine karşın *wmf* dişi elde edilmemesi non-disjunction sonuçlarıyla uyum göstermiş ve konunun bu yönde ele alınması gereğini ortaya koymuştur.

- Ayrıca $wmf\bar{Q} \times CR\bar{\sigma}$ disgenik çaprazından elde edilen

57

beklenilmeyen fenotip oranı 21 °C'de 0.013, 25 °C'de 0.022 ve 29 °C'de 0.038 degerindedir ve sıcaklığa bağı olarak artış göstermektedir. Halbuki $wmf\bar{Q} \times MA\bar{Q}$ disgenik çaprazında elde edilen beklenilmeyen fenotip oranı, 21 °C'de 0.015, 25 °C'de 0.034 ve 29 °C'de 0.022 degerlerindedir. Dolayısıyla sıcaklıktaki artışa paralel bir artış elde edilememiştir. Elde edilen beklenilmeyen fenotip oranının her üç gelişim sıcaklığında da oldukça yüksek olması ve bu deneyin devamı olacak şekilde planlanan dişi rekombinasyon deneylerinde yüksek gelişim sıcaklığına bağı olarak çıkacak *GD* sterilite etkisini azaltmak amacıyla, bu deney için 25 °C'lik gelişim sıcaklığı seçilmiştir.

Bu sonuçlardan sonra wmf stoğu ile Malatya ve Cranston soyları arası resiprokal çaprazlar 25 °C'de ikinci kez tekrar edilmiştir. Bu tekrarlara kontrol amaçlı olarak wmf stoğu ile Oregon-R arası ($M\bar{Q} \times M\bar{Q}$) resiprokal çaprazları da eklenmiştir. Elde edilen sonuçlar ilk çapraz sonuçlarına benzerlik göstermektedir ve tüm veriler Tablo 3.7'de verilmiştir.

Birincil non-disjunction sonuçları olarak ortaya çıkan bu degerler A ve B çaprazları arasında karşılaştırıldığında, oldukça dikkat çekici oransal farklar göstermektedirler. Bölüm 3.3'de deđinildiđi üzere, beklenilmeyen fenotip oranının 1/2000 - 1/3000 aralığında olması normal olarak deđerlendirilebilir. B çaprazlarında beklenilmeyen fenotip oranı 0-0.00187 arasında bir deđerdedir ve normal deđerler yakındır. Bu oranın 0.00187 deđerine kadar çıkması ise Tablo 1.3'de özetlendiđi şekilde $P\bar{Q} \times M\bar{Q}$ çaprazından elde

edilebilecek düşük hibrit disgenезis seviyesine bağlanabilir (Kidwell 1985). A çaprazlarında ise beklenilmeyen fenotip oranı gözardı edilemeyecek derecede büyük olan 0.0099 - 0.0396 deęerleri arasındadır ve *P-M* etkileşiminin bir sonucu olarak ortaya çıkmaktadır.

Sonuçların bu şekilde yorumlanmasından sonra elde edilen birincil non-disjunction ürünlerinin genotiplerinin ikincil non-disjunction ürünlerinin fenotiplerine bakarak saptanması amacıyla test çaprazları kurulmuştur. Beklenilmeyen fenotipteki erkeklerin tümü fertilitе için test edildiğinde kısır oldukları görülmüş ve bu da birincil non-disjunction'ın bir sonucu olan XO bireylerinin varlığını göstermiştir. Diseksiyon işlemlerinde ise üreme sistemlerinin normal morfolojide olması, kısırlığın morfolojik kusurdan dolayı değil, Y kromozomu eksikliğine bağlı fonksiyon kaybından kaynaklandığının bir kanıtı olarak kabul edilmiştir. Bu sonuçlar Kidwell vd.'nin (1977) sonuçları ile uyum içerisindedir.

Beklenilmeyen fenotipteki *wmf* dişilerin test çaprazları sonucu w.t. dişi ve *wmf* erkek dışında w.t. erkek ve *wmf* dişi üretmeleri bunların genotipinin XXY olduklarının bir kanıtıdır. Çünkü genotipleri XX olsaydı, sadece w.t. dişi ve *wmf* erkek üretmeleri gerekirdi.

Buraya kadar tartıştığımız bulgularımızı,

- *wmf*♀ X w.t.♂ çaprazı sonucu elde edilen beklenilmeyen fenotipteki *wmf* dişilerin XXY genotipinde, w.t. erkek fenotipindeki bireylerin ise XO genotipinde olduğu,

- Non-disjunction oranının A çaprazında, B çaprazı ile karşılaştırıldığında hayli yüksek iken, B çaprazında normal seviyelerde kalmıştır şeklinde özetleyebiliriz.

Değerlendirilmesi gereken diğer bir sonuç ise kontrol amaçlı ($M\bar{Q} \times M\bar{Q}$) olarak kurdığımız $wmf\bar{Q} \times OR\bar{Q}$ ve $OR\bar{Q} \times wmf\bar{Q}$ çaprazından elde edilen beklenilmeyen fenotip oranlarıdır. Bu oran ilk çaprazda 0.00997 (Tablo 3.7) ve 0.0117 (Tablo 3.8) iken ikinci çaprazda 0.0 (Tablo 3.7) ve 0.00094 (Tablo 3.8) değerlerindedir. Görüleceği üzere $OR\bar{Q} \times wmf\bar{Q}$ çaprazlarında bu değer normal seviyelerde kalmışken, $wmf\bar{Q} \times OR\bar{Q}$ çaprazında $M\bar{Q} \times P\bar{Q}$ çaprazları ile karşılaştırıldığında daha düşük olmakla beraber, normal kabul edilemeyecek seviyededir. Bu sonucun iki açıklaması olabilir. İlki deneysel hata olabilir. Bu olasılık tüm deneylerin aynı şartlarda ve birkaç kez tekrarlandığı bilindiğinden ötürü çok zayıf görünmektedir. Diğer olasılık ise wmf veya Oregon-R soylarından birinin gerçek M soyu olmayıp M' veya Q soyu olmasıdır. Bu düşüncüyü Tablo 1.3'de (Kidwell 1985) özetlenen $M\bar{Q} \times M'\bar{Q}$ veya $M'\bar{Q} \times M\bar{Q}$ çaprazları sonucu hiçbir hibrit disgenezis seviyesinin elde edilmemesi, halbuki $M\bar{Q} \times Q\bar{Q}$ veya $Q\bar{Q} \times M\bar{Q}$ çaprazları sonucu düşük hibrid disgenezis seviyesini gösterir şeklindeki araştırma sonuçları ile birlikte değerlendirdiğimizde soylardan birisinin Q soyu olması daha uygun görülmektedir.

4.4. Hibrit Disgenezis ile İlişkili Dişi Rekombinasyon Yüzdesindeki Resiprokal Farklılığın Değerlendirilmesi

Hibrit disgenezis'e bağlı olarak bazı soy çaprazlarında A ($M♀ \times P♂$) ve B ($P♀ \times M♂$) tipi çaprazlar arası dişi rekombinasyon yüzdeleri arasında önemli farklar bulunduğunu Bölüm 1.2.4.5. 'de belirtmiştik. Bu farkların, özellikle disgenik özelliklerini saptamak istediğimiz Malatya (P) soyu ile birlikte, Cranston (P) soyu ile yapılan çaprazlarda ortaya çıkarılması amacıyla, I. ve II. kromozomları açısından işaretli çeşitli M soyları (*wmf*, *cnbw* ve *vgbw*) kullanılmıştır. Elde edilen sonuçlar I. ve II. kromozomlar için ayrı ayrı ele alınarak tartışılacaktır.

4.4.1. X kromozomu üzerinde A ve B tipi çaprazlar arası dişi rekombinasyon değişimlerinin değerlendirilmesi

Bu amaçla *wmf*, Malatya ve Cranston soyları ile Oregon-R (kontrol (M) soyu olarak) kullanılmıştır. Kurulan A ve B tipi çaprazlar sonucu elde edilen F_1 virjin dişilerinin her biri geri çaprazlanarak F_2 dölü fenotipik olarak sayılmıştır. Sayım sonuçlarına göre hesaplanan rekombinasyon yüzdeleri Tablo 3.11'de verilmiştir.

Bölüm 3.4.1'de verildiği üzere, X kromozomunun *w-m* aralığı için A ve B tipi çaprazlar arasındaki dişi rekombinasyon yüzdesi farkı *wmf/CR* ve *wmf/MA* çaprazlarında önemli iken, *wmf/OR* çaprazında önemsizdir. X kromozomunun bu aralığı için rekombinasyon yüzdeleri farkı (A-B) negatif

değerlerde bulunmuştur, yani A çaprazındaki rekombinasyon yüzdesi azalışına bağlı olarak ortaya çıkmıştır. Bu azalış her iki çapraz tipinin rekombinasyon yüzdesini standart harita birimi (S.H.B.) ile karşılaştırdığımızda açıkça görülmektedir. Çünkü A-S.H.B. değeri B-S.H.B. değerinden daha büyüktür.

X kromozomunun $m-f$ aralığı için A-B değeri, wmf/CR ve wmf/OR çaprazında önemli iken wmf/MA çaprazında önemsizdir. Ancak $m-f$ aralığı için A-B değeri, wmf/CR çaprazında $w-m$ aralığında olduğu gibi negatif değerde, yani A tipi çaprazdaki rekombinasyon yüzdesi azalmasına bağlı iken, wmf/OR çaprazının B tipindeki rekombinasyon yüzdesi azalışına bağlıdır.

Bu sonuçlar X kromozomunun her iki aralığı için ele alındığında:

- A ve B tipi çaprazlar arası rekombinasyon yüzdelerinin farkının nedeni A çaprazındaki rekombinasyon yüzdesinin azalışına bağlıdır. Bu sonuçlarımız Kidwell 'in (1977) sonuçların ile paralellik gösterir. Bu yayında yazar I., II. ve III. kromozomların her biri için A-B değerlerini hesaplayarak rekombinasyon oran farklılıklarının A çaprazındaki oran artış veya azalışına bağlı olarak ortaya çıktığını ifade etmiştir.

- Ayrıca Tablo 3.11'de görüleceği üzere, kromozomun distal bölgesine doğru rekombinasyon yüzdeleri arasındaki fark daha da artmıştır. Yani $w-m$ aralığı için elde edilen rekombinasyon yüzdeleri farkı $m-f$ aralığı için elde

edilenden (*wmf/MA* çaprazının *m-f* aralığı için bu farkın önemsiz bulunduğu da dikkate alınır) daha büyüktür. Bu sonuçlar ise yine aynı araştırmacının "dişi rekombinasyon yüzdeleri arasındaki fark proksimal bölgelerde veya zincirin sentromer bölgelerinde artar, ancak bu artış bazı distal bölgelerde de elde edilebilir" şeklindeki kaydıyla bazı bakımlardan tam uymamaktadır (Kidwell 1977).

4.4.2. II. kromozomun farklı iki aralığında A ve B tipi çaprazlar arası dişi rekombinasyon değişimlerinin değerlendirilmesi

Bölüm 3.5.2'de değinildiği üzere II. kromozomun *vg-bw* aralığı için A-B değeri *vgbw/CR* çaprazında A tipindeki azalma nedeniyle ortaya çıkmakla beraber, istatistik olarak önemsizdir. Halbuki *vgbw/MA* çaprazında bu fark A tipindeki artış nedeniyle olup istatistik olarak oldukça önemlidir ($p < 0.001$).

II. kromozomun *cn-bw* aralığı için A-B değeri *cnbw/CR* ve *cnbw/MA* çaprazlarında A tipi çaprazdaki rekombinasyon düşüşüne bağlı olarak yüksek bulunmuştur.

Sonuçlarımız rekombinasyon yüzdeleri arasındaki farkın genler arası uzaklık azaldıkça, azalan yönde ortaya çıktığını göstermiştir. Ayrıca bulgularımız bazı araştırmacıların "A ve B tipi çaprazları arası rekombinasyon yüzdesi arası farkların incelenen kromozoma ve kromozom bölgesine göre değiştiği" şeklindeki kayıtları ile uyumaktadır (Kidwell 1977, Bregliano ve Kidwell 1983).

KAYNAKLAR

- Anxolabéhère, D.; Hu, K.; Nouaud, D.; Periquet, D.: The distribution of the *P-M* system in *D.melanogaster* strains from the People's Republic of China, *Genet. Sel.Evol.*, 22: 175-188 (1990).
- Athma, P.; Peterson, T.: *Ac* induces homologous recombination at the maize *P* locus, *Genetics*, 128:163-173 (1991).
- Bağcı, G.; Bozcuk, A.N.: Does the extension of the developmental period in *Drosophila* cause the prolongation of adult life?, X.European *Drosophila* Research Conference, Aug. 31 - Sept.4, Barcelona (1987).
- Bingham, P.M.; Kidwell, M.G.; Rubin, G.M.: The molecular basis of *P-M* hybrid dysgenesis: The role of the *P* element, a *P*-strain-specific transposon family, *Cell*, 29: 995-1004 (1982)
- Bozcuk, A.N.: DNA synthesis in the absence of somatic cell division associated with aging in *D.subobscura*, *Exp. Geront.*, 7: 147-156 (1972).
- Bozcuk, A.N., Unlü, H., Çakır, I.: *Drosophila melanogaster* 'in *Müller-5* mutantında eşeye bağlı genetik ifade ve eşeyssel-oran ilişkileri, T.B.T.A.K. V. Bilim Kongresi, 105-116 (1975).
- Bozcuk, A.N.: Testing the protein error hypothesis of ageing in *Drosophila*", *Exp.Geront.*, 11:103-112 (1976).
- Bozcuk, A.N.: The effects of some genotypes on the longevity of adult *Drosophila*, *Exp.Geront.*, 13:279-286 (1978).
- Bozcuk, A.N.: Genetics of longevity in *Drosophila*: The specific and hybridised effects of *rolled*, *sepia*, *ebony* and *eyeless* autosomal mutants, *Exp.Geront.*, 16(5):415-428 (1981).
- Bozcuk, A.N.: Ageing and the life span of various *Drosophila* mutants, Presented at XII.International Congress of Gerontology, Hamburg, 12-17 July (1981), Published in *Hacettepe Bull.Nat.Sci.Eng.*, 12:1-13 (1983).
- Bozcuk, A.N.; Konaç, T.: *Gonadal sterility* related with the *P-M* hybrid dysgenesis in *D.melanogaster*, Abstracts of XI.European *Drosophila* Research Conference, Marseille, p.118, Sept.3-5 (1989).
- Bregliano, J.C.; Kidwell, M.G.: Hybrid dysgenesis determinants in mobile genetics elements, Chapter 9: 363-410, Edited by J.A.Shapiro, Academic Press, New York (1983).

- Bridges, C.B.: Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity, *Genetics*, 1, (1916).
- Brookfield, J.F.Y.: Models of repression of transposition in *P-M* hybrid dysgenesis by *P* cytotype and by zygotically encoded repressor proteins, *Genetics*, 128:471-486 (1991).
- Clark, J.M.; Maynard-Smith, J.: The genetics and cytology of *D. subobscura*, XI. Hybrid Vigour and Longevity, *J. Genet.*, 53:172-180 (1955).
- Clark, A.M.; Rockstein, M. : Aging in insects, physiology of insecta, Ed. Rockstein, *M. Academic Press*, New York, 1: 227-281 (1964).
- Comfort, A.: Feasibility in age research, *Nature*, 217:320-322, 1968.
- Darlington, C.D.; La Coure, L.F.: The handling of chromosomes, London, George Allen & Unwin Ltd. (1962).
- Driver, C.J.I.; McKechnie, S.W.; Transposable elements as a factor in the ageing of *Drosophila melanogaster*, (1992, in print.).
- Engels, W.R.: Extrachromosomal control of mutability in *Drosophila melanogaster*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76(8): 4011-4015 (1979).
- Engels, W.R.; Preston, C.R.: Hybrid dysgenesis in *D. melanogaster* : The biology of female and male sterility, *Genetics*, 92(1):161-174 (1979).
- Engels, W.R.; Preston, C.R.: Components of hybrid dysgenesis in a wild population of *D. melanogaster*, *Genetics*, 93: 111-128 (1980).
- Engels, W.R.; Benz, W.K.; Preston, C.R.; Graham, P.L.; Phillips, R.W.; Robertson, H.M.: Somatic effects of *P* element activity in *Drosophila melanogaster*: Pupal lethality, *Genetics*, 117:745-757 (1987).
- Finnegan, D.J.; Fawcett, D.H.: Transposable elements in *Drosophila melanogaster*, Oxford Surveys on Eukaryotic Genes, 3:1-62 (1986).
- Getz, C. Van Schaik, C.: Somatic mutation in the wings of *Drosophila melanogaster* females dysgenic due to *P* elements when reared at 29°C, *Mut. Res.*, 248: 18-194 (1991).

- Hiraizumi, Y.: Spontaneous recombination in *Drosophila melanogaster* males, *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 68: 268-270 (1971).
- Izabel, H.; Ronsseray, S.; Anxolabéhère, D.: Temporal stability of P-M cytotype polymorphism in a natural population of *Drosophila melanogaster*, *Genet.Res.Camb.*, 50: 99-103 (1987).
- Kence, M.; Kence, A.: Genetic consequences of linkage between Malathion resistance and autosomal male-determining factor in house fly (Diptera: Muscidae), *J.Economic Entom*, 85 (5) (1992, in print.).
- Kidwell, M.G.: The enigma of mutator systems in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 80: 47 (1975).
- Kidwell, M.G.; Kidwell J.F.: Selection for male recombination in *D.melanogaster*, *Genetics*, 84: 333-351 (1976).
- Kidwell, M.G.: Reciprocal differences in female recombination associated with hybrid dysgenesis in *D.melanogaster*, *Genet.Res.Camb.*, 30: 77-88 (1977).
- Kidwell, M.G.; Kidwell J.F., Sved, J.A.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: A syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination, *Genetics*, 86(4): 813-833 (1977).
- Kidwell, M.G.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: The relationship between the P-M and I-R interactions, *Genet.Res.*, 33: 205-217 (1979).
- Kidwell, M.G., Novy, J.B.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Sterility resulting from Gonadal dysgenesis in the P-M system, *Genetics*, 92:1127-1140 (1979).
- Kidwell, M.G.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Partial sterility associated with embryo lethality in the P-M system, *Genet.Res.Camb.*, 44: 11-28 (1984).
- Kidwell, M.G.: Hybrid Dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Nature and inheritance of P element regulation, *Genetics*, 111: 337-350 (1985).
- Konaç, T.: Çeşitli *D.melanogaster* soylarında hybrid dysgenesis ve dişi kısırılığı, Master Tezi, I.U. Fen-Ede. Fak., Malatya (1988).
- Konaç, T.; Bozcuk, A.N.: Hibrit disgenesis ile ilişkili sterilitenin *D.melanogaster*'de gösterilmesi, *Doga-Tr. J.of.Biology*, 14(1): 32-41 (1990).

- Konaç, T.; Bozcuk, A.N.: The effect of hybrid dysgenesis on the life-span of *D.melanogaster*, Abstracts of International Congress of IABG, Ancona, Italy, p.39, June 26-29 (1991).
- Kutsal, A.; Muluk, F.Z.: Uygulamalı temel istatistik, Hacettepe Üniversitesi Yayınları, Beytepe, Ankara (1978).
- Lindsley, D.L.; Grell, E.H.: Genetic variations of *Drosophila melanogaster*, Carnegie Institution of Washington, Pub.No.627 (1968).
- Lints, F.A.; Lints, C.V.: Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. III. Developmental speed and life-span, *Exp.Geront.*, 6: 427-445 (1971).
- Maynard-Smith, J.: Theories of ageing Topics in the biology of ageing, Ed. Krohn, P.L., John Wiley and Sons, New York, 1-27 (1966).
- O'Hare, K.; Rubin, R.M.: Structure of *P* transposable elements in *D.melanogaster* and their sites of insertion and excision, *Cell*, 34: 25-35 (1983).
- Sinnott, E.W.; Dunn, L.C.; Dobzhansky, T.: Principles of Genetics, McGraw-Hill, London (1958).
- Simmons, M.J.; Bucholz, L.M.: Transposase titration in *D.melanogaster*: A model of cytotype in the *P-M* system of hybrid dysgenesis, *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 82: 8119-8123 (1985).
- Simmons, G.M.: Gonadal dysgenesis determinants in a natural populations of *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 114: 897-918 (1986).
- Sved, J.A.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: A possible explanation in terms of spatial organization of chromosomes, *Austrial.J.Biol.Sci.*, 29:375-388 (1976).
- Sved, J.A.: Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: Evidence from sterility and southern hybridization tests that *P* cytotype is not maintained in the absence of chromosomal *P* factors, *Genetics*, 115: 121-127 (1987).
- Sved, J.A., Eggleston, B.W., Engels, W.R.: Germ-line and somatic recombination induced by *in vitro* modified *P* elements in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 124:331-337 (1990).

Unlü, H.; Bozcuk, A.N.: Genetics of longevity in *Drosophila* IV: The effects of three autosomal genes on the life-span of *Drosophila*, *Hacettepe Bull.Nat.Sci.Eng.*, 8: 13-20 (1979).

Unlü, H.: *Drosophila melanogaster* ömür uzunluğunda *yellow* alellerinin heterozis etkisinin farklı backgroundlarda incelenmesi, *Doğa-Tr.J.of.Biology*, 15: 98-109 (1991).

Woodruff, R.: Mutation and evaluation: Life span reduction by transposons and premeiotic clusters, Abstracts of the 38th Meeting of The Genetics Society of Australia, Monash University, 52, (1991).

ÖZGEÇMİŞ

11.9.1963 tarihinde Aydın'da doğdu. İlköğrenimini İzmir'de, Orta öğrenimini Aydın'da tamamladı. 1980 yılında Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümüne girmeye hak kazandı. 1985 yılında mezun oldu. 1986 yılında İnönü Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü Genel Biyoloji Anabilim dalına Araştırma Görevlisi olarak girdi. Aynı yıl İnönü Üniversitesi Biyoloji Anabilim dalında Yüksek Lisansa başladı. 1988 yılında "Çeşitli *Drosophila melanogaster* soylarında hybrid dysgenesis ve dişi kısırılığı" başlıklı yüksek lisans tezini tamamladı. Aynı yıl Doktora öğrenimine başladı. Eylül 1991 tarihinde Türkiye Atom Enerjisi Kurumu, Ankara Sarayköy Araştırma Merkezine araştırmacı olarak nakil oldu. Halen aynı kurumda çalışmaya devam etmektedir. Evli ve bir çocuk annesidir.

Yayınları:

- 1- Bozcuk, A.N.; Konaç, T.: *Gonadal sterility related with the P-M hybrid dysgenesis in D.melanogaster*, Abstracts of XI.European Drosophila Research Conference, Marseille, p.118, Sept.3-5 (1989).
- 2- Konaç, T.; Bozcuk, A.N.: Hibrit dysgenesis ile ilişkili sterilitenin *D.melanogaster*'de gösterilmesi, *Doga-Tr.J. of.Biology*, 14(1): 32-41 (1990).
- 3- Bozcuk, A.N.; Yeşilada, E.; Konaç, T.; Bozcuk, S.:Türkiye'nin *Drosophila* Türleri, X.Ulusal Biyoloji Kongresi, Erzurum, 4: 91-100 (1990).
- 4- Konaç, T.; Bozcuk, A.N.: The effect of hybrid dysgenesis on the life-span of *D.melanogaster*, Abstracts of International Congress of IABG, Ancona, Italy, p.39, June 26-29 (1991).