

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

***Isophya rizeensis*'te (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) EŞEY ORANININ  
ÇİFTLEŞME YATIRIMINA ETKİSİ**

**ARZU YİĞİT**

**Bu tez,  
Biyoloji Anabilim Dalında  
Yüksek Lisans derecesi için hazırlanmıştır**

**ORDU – 2013**

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

***Isophya rizeensis*'TE (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) EŞEY ORANININ**  
**ÇİFTLEŞME YATIRIMINA ETKİSİ**

**ARZU YİĞİT**

**YÜKSEK LİSANS TEZİ**  
**BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

**AKADEMİK DANIŞMAN**  
**PROF. DR. HASAN SEVGİLİ**

**ORDU – 2013**

## TEZ ONAY

Ordu Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü öğrencisi Arzu YİĞİT tarafından hazırlanan ve Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ danışmanlığında hazırlanan “*Isophya rizeensis*’te (Orthoptera: Tettigoniidae) eşey oranının çiftleşme yatırımına etkisi” adlı bu tez, jürimiz tarafından ~~30.07~~ 2013 tarihinde oy birliği / ~~oy çokluğu~~ ile Biyoloji Anabilim Dalında Yüksek Lisans tezi olarak kabul edilmiştir

Danışman : Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ  
Biyoloji, Ordu Üniversitesi

İmza: 

Başkan : Yrd. Doç. Dr. Hakan GÜR  
Biyoloji, Ahi Evran Üniversitesi

İmza: 

Üye : Yrd. Doç. Dr. Ali GÜNCAN  
Bitki Koruma, Ordu Üniversitesi

İmza: 

Üye : Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ  
Biyoloji, Ordu Üniversitesi

İmza: 

## ONAY:

Bu tezin kabulü, Enstitü Yönetim Kurulu'nun ~~23.08.13~~ tarih ve ~~2013/232~~ sayılı kararı ile onaylanmıştır.

23.../08.../2013..

  
Enstitü Müdürü  
(Ünvanı, Adı Soyadı)  
Doç. Dr. M. Fikret BALTA  
Enstitü Müdürü

## TEZ BİLDİRİMİ

Tez yazım kurallarına uygun olarak hazırlanan bu tezin yazılmasında bilimsel ahlak kurallarına uyulduğunu, başkalarının eserlerinden yararlanılması durumunda bilimsel normlara uygun olarak atıfta bulunulduğunu, tezin içerdiği yenilik ve sonuçların başka bir yerden alınmadığını, kullanılan verilerde herhangi bir tahrifat yapılmadığını, tezin herhangi bir kısmının bu üniversite veya başka bir üniversitedeki başka bir tez çalışması olarak sunulmadığını beyan ederim

Arzu YİĞİT

Not: Bu tezde kullanılan özgün ve başka kaynaktan yapılan bildirişlerin, çizelge, şekil ve fotoğrafların kaynak gösterilmeden kullanımı, 5846 sayılı Fikir ve Sanat Eserleri Kanunundaki hükümlere tabidir.

## ÖZET

### *Isophya rizeensis*'te (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) EŞEY ORANININ ÇİFTLEŞME YATIRIMINA ETKİSİ

ARZU YİĞİT

Ordu Üniversitesi  
Fen Bilimleri Enstitüsü  
Biyoloji Anabilim Dalı, 2013  
Yüksek Lisans Tezi, 83 s.

Danışman: Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ

Erkek çalı çekirgeleri çiftleşme boyunca dişilere yenilebilir bir düğün hediyesi olarak spermatofor transfer ederler. Spermatofor; spermatofilaks ve sperm içeren ampulla olmak üzere iki kısımdan oluşmaktadır. Özellikle poligami gösteren populasyonlarda; farklı eşey oranları eşleşme davranışlarında ortaya çıkacak varyasyonlar üreme başarısı ve uyum açısından önemli bir rol oynar. İşlevsel eşey oranı populasyonlardaki aktif üremeye hazır dişi ve erkek oranıdır. Teorik olarak dişi ve/veya erkek oranının fazla olduğu populasyonda oluşan potansiyel rekabet farklı olacaktır. Spermatoforun erkeğe olan maliyeti oldukça yüksektir. Bu durum birçok stratejik durumun ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Yaptığımız çalışmada *Isophya rizeensis*'in farklı eşey oranı içeren gruplarda çiftleşme yatırımının nasıl değiştiği, erkeğin ürettiği spermatofor ve içerikleri (spermatofilaks, ampulla ve sperm sayısı) üzerindeki etkiler belirlenmiştir. Eşey oranının spermatofor, spermatofilaks, ampulla ve sperm sayısı üzerinde bir etkisi bulunmazken erkek ağırlığı ve yaşının önemli etkisi bulunmaktadır. Aynı zamanda eşey oranının çiftleşmeye karar verme süresini etkilediği, rakip erkeklerin bulunması çiftleşmeye karar verme süresini kısalttığı belirlenmiştir. Erkek ağırlığı ile üretilen spermatofor ve içerikleri arasında pozitif ilişki bulunmuştur. Spermatofilaks ve ampulla ağırlığı arasındaki pozitif ilişki spermatofilaksın ampullayı vakitsiz yenilmesini engellediği böylece spermatoforun asıl görevinin sperm transferini korumaya yönelik olduğu hipotezini desteklemektedir.

**ANAHTAR KELİMELER:** *Isophya rizeensis*, Eşey Oranı, Spermatofor, Sperm Sayısı, Ejakulat Koruma Hipotezi

## ABSTRACT

### EFFECT OF OPERATIONAL SEX RATIO ON MATING INVESTMENT IN *Isophya rizeensis* (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)

ARZU YİĞİT

University of Ordu  
Institute for Graduate Studies in Natural and Technology  
Department of Biology, 2013  
MSc. Thesis, 83 pp.

Supervisor: Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ

Males bushcricket species transfers as a edible nuptial gift large spermatophore to the female during mating. This gift is formed from two parts; spermatophylax and ampulla which consists sperm. Especially, the populations of polygamous species defined the ratio of sexually active males to fertilizable females as a operational sex ratio, and postulated that variations in sexual behaviour under different operational sex ratio's would play an important role in increasing the reproductive success and fitness. Spermatophore very costly for males. This case caused many strategic behaviours at male bushcrickets. In this study, different sex ratio effects on producing of spermatophore has been determined to *Isophya rizeensis*. Besides, weight and content changes of spermatophore, which have been produced by male, have been examined of male's weight and age. It has been determined a positive relation between male weight and spermatophore weight. It has been determined that weight spermatophore and contain is increasing by depending male's weight and age. A positive relation between spermatophylax and ampulla has been found. As a result of our work, positive relation between spermatophylax and ampulla are supporting the ejaculate protection hypothesis.

**KEY WORDS:** *Isophya rizeensis*, Operational Sex Ratio, Spermatophore, Sperm number, Ejaculate Protection Hypothesis

## TEŐEKKÜR

Tez konumun seçiminde, oluşumunda ve tezin her aşamasında yardımlarını, desteğini, emeğini esirgemeyen değerli danışmanım Prof. Dr. Hasan SEVGİLİ'ye, tüm çalışmalarım boyunca her zaman bilgi ve deneyimleriyle yolumu açan tezimin ve yüksek lisansımın her aşamasında desteğini esirgemeyen Emel SEVGİLİ'ye, araştırmam boyunca arazi ve laboratuvar çalışmalarında yardımcı olan değerli arkadaşlarım Hülya ÖNAL ve Gülşah YILMAZ'a ayrıca, istatistiksel analizlerin yapılması ve yorumlanması aşamasında değerli bilgilerinden faydalandığım sayın Dr. Hüseyin SEVGİLİ'ye, hem bu zorlu ve uzun süreçte hem de hayatım boyunca yanımda olan değerli arkadaşlarım Beste Semiha BAHÇECİ ve Aylin AKTEPE'ye bütün zorluklara rağmen hayatımın her anında yanımda olan ve ideallerimi gerçekleştirmemde desteklerini esirgemeyen değerli aileme yürekten teşekkürü bir borç bilirim.

Bu tez Ordu Üniversitesi BAP Birimi tarafından TF-1309 kodlu proje ile desteklenmiştir.

## İÇİNDEKİLER

	Sayfa
<b>TEZ BİLDİRİMİ</b> .....	I
<b>ÖZET</b> .....	II
<b>ABSTRACT</b> .....	III
<b>TEŞEKKÜR</b> .....	IV
<b>İÇİNDEKİLER</b> .....	V
<b>ŞEKİLLER LİSTESİ</b> .....	VII
<b>ÇİZELGELER LİSTESİ</b> .....	IX
<b>SİMGELER VE KISALTMALAR</b> .....	X
<b>1. GİRİŞ</b> .....	1
1.1. Eşeyssel Yatırım (Düğün Hediyeleri).....	3
1.1.1. Erkeğin Topladığı Veya Yakaladığı Besinler Ve Avlar.....	4
1.1.2. Erkek Tarafından Üretilen Artık Maddeler.....	6
1.1.3. Eşeyssel kannibalizm.....	7
1.1.4. Erkeğin Yardımcı Bez Salgıları.....	7
1.2. Yenilebilir Bir Düğün Hediyesi Spermatofor.....	9
1.2.1. Spermatoforun Kimyasal İçeriği.....	12
<b>2. ÖNCEKİ ÇALIŞMALAR</b> .....	14
2.1. Spermatofor Yatırımı Ve Fonksiyonu İle İlgili Çalışmalar.....	14
2.2. Rakip Bireylerin Bulunmasında Erkeğin Stratejik Yatırımı.....	21
2.2.1. Çalı Çekirgeleri ve Diğer Çekirge Türlerinde Yapılan Çalışmalar.....	21
2.2.2. Diğer Böcek Türleri ve Hayvan Gruplarında Yapılan Çalışmalar.....	24
2.3. Çalışmanın Hedef ve Amaçları.....	25
<b>3. MATERYAL ve YÖNTEM</b> .....	27
3.1. Materyal.....	27
3.1.1. <i>Isophya</i> Brunner Von Wattenwyl Cinsi.....	27
3.1.2. Model Organizma <i>Isophya rizeensis</i> Sevgili, 2003.....	27
3.1.3. Nimf Gelişimi.....	28



3.2.	Yöntem.....	30
3.2.1.	Arazi Çalışmaları.....	30
3.2.1.1.	Örneklerin Toplanması ve Laboratuara Getirilmesi.....	30
3.2.2.	Laboratuar Çalışmaları .....	31
3.2.2.1	<i>Isophya rizeensis</i> Bireylerinin Beslenmesi ve Laboratuar Koşulları.....	31
3.2.2.2	Çiftleştirme Protokolü.....	32
3.2.2.3	Sperm Sayımı.....	34
3.2.3.	İstatiksel Analizler.....	34
4.	<b>ARAŞTIRMANIN BULGULARI</b> .....	36
4.1.	<i>Isophya rizeensis</i> 'in Çiftleşme Davranışı.....	36
4.2.	Spermatofor Yatırımı ve İçeriği .....	40
4.3.	Erkek Ağırlığı ile Spermatofor Arasındaki İlişkiler.....	40
4.4.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Erkek, Dişi Ağırlığı ve Spermatofor İçeriğinin Değişimi.....	44
4.5.	Farklı Eşey Gruplarında Spermatofor Yatırımının İncelenmesi.....	48
4.6.	Kopulasyon Öncesi Bekleme Süresinin Eşey Oranına Bağlı Değişimi.....	54
4.7.	Erkeğin Yaşına Bağlı Spermatofor Yatırımındaki Değişim.....	55
5.	<b>TARTIŞMA VE SONUÇ</b> .....	58
5.1.	Tartışma .....	58
5.1.1.	<i>I. rizeensis</i> 'te Spermatofor ve Özellikleri.....	59
5.1.2.	Eşeyssel Uyuşmazlık ve Spermatofor.....	61
5.1.3.	Ejakulat Koruma Hipotezi mi Yoksa Ebeveyn Yatırımı Hipotezi mi.....	62
5.1.4.	Sperm Sayısı.....	64
5.1.5.	Spermatofor Yatırımına Dişi Ağırlığı, Çiftleşme Statüsü ve Erkeğin Yaşının Etkisi.....	65
5.1.6.	Eşey Oranının Yatırıma Etkisi.....	68
5.2.	Sonuç.....	71
6.	<b>KAYNAKLAR</b> .....	73
	<b>ÖZGEÇMİŞ</b> .....	85

## ŞEKİLLER LİSTESİ

<u>Sekil No</u>		<u>Sayfa</u>
Şekil 1.1.	Dişi <i>Isophya rizeensis</i> 'e Transfer Edilen Spermatofor.....	10
Şekil 3.1.	Model Organizma <i>Isophya rizeensis</i> Son Deri Değişimi.....	28
Şekil 3.2.	Erkek <i>Isophya rizeensis</i> 'in Farklı Renk Morfları.....	29
Şekil 3.3.	Dişi <i>Isophya rizeensis</i> 'in Farklı Renk Morfları.....	29
Şekil 3.4.	<i>Isophya rizeensis</i> 'in Araziden Toplanması ve Kafeslere Yerleştirilmesi.	30
Şekil 3.5.	Laboratuar ve Arazi Çalışmalarında Kullanılan Kafesler.....	32
Şekil 3.6.	Laboratuar Çalışması Sırasında Kullanılan Kafesler.....	32
Şekil 4.1.	<i>Isophya rizeensis</i> 'in Çiftleşme Davranışı.....	38
Şekil 4.2.	Erkek Tarafından Dişiye Transfer Edilen Spermatoforun Dişi Tarafından Yenilmesi.....	39
Şekil 4.3.	Rakip Erkek Tarafından Kanatları Tahrip Edilmiş Erkekler.....	39
Şekil 4.4.	Erkek Vücut Ağırlığı ve Spermatofor Ağırlığı Arasındaki İlişki.....	42
Şekil 4.5.	Erkek Vücut Ağırlığı ve Spermatofilaks Ağırlığı Arasındaki İlişki.....	42
Şekil 4.6.	Ampulla Ağırlığı ve Spermatofilaks Ağırlığı Arasındaki İlişki.....	43
Şekil 4.7.	Spermatofor Ağırlığı ve Ampulla Ağırlığı Arasındaki İlişki.....	43
Şekil 4.8.	Ampulla Ağırlığı ile Sperm Sayısı Arasındaki İlişki.....	44
Şekil 4.9.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Olarak Erkek Ağırlığı Spermatofor Ağırlığı İlişkisi.....	46
Şekil 4.10.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Olarak Erkek Ağırlığı Spermatofilaks Ağırlığı İlişkisi.....	46
Şekil 4.11.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Olarak Erkek Ağırlığı Ampulla Ağırlığı İlişkisi.....	47
Şekil 4.12.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Olarak Spermatofilaks Ağırlığı Ampulla Ağırlığı İlişkisi.....	47
Şekil 4.13.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Spermatofor Ağırlığı Değişimi.....	52
Şekil 4.14.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Spermatofilaks Ağırlığı Değişimi.....	52
Şekil 4.15.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Ampulla Ağırlığı Değişimi.....	53
Şekil 4.16.	Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Spermatofor Ağırlığı Değişimi.....	53
Şekil 4.17.	Kopulasyon Öncesi Bekleme Süresinin Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Değişimi.....	54

<b>Şekil 4.18.</b>	Yaş Grupları Arasında Spermatofor, Ampulla, Spermatofilaks Ağırlığının Değişimi.....	56
<b>Şekil 4.19.</b>	Yaş Grupları Arasındaki Sperm Sayısı Değişimi.....	57

## ÇİZELGELER LİSTESİ

<u>Çizelge No</u>		<u>Sayfa</u>
<b>Çizelge 4.1.</b>	<i>Isophya rizeensis</i> 'te Tüm Çiftleşmelere Ait Çiftleşme Parametreleri...	40
<b>Çizelge 4.2.</b>	Dişi ve Erkek Ağırlıkları ile Spermatofor İçeriği Arasındaki İlişkiler..	41
<b>Çizelge 4.3.</b>	<i>Isophya rizeensis</i> 'te Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Erkeki Dişi, Spermatofor, Spermatofilaks, Ampulla Ağırlıkları ile Kopulasyon ve Bez Beslenme Süreleri.....	45
<b>Çizelge 4.4.</b>	Eşey Oranı Grupları İçerisinde Spermatofor Ağırlığının Değişimi.....	48
<b>Çizelge 4.5.</b>	Eşey Oranı Grupları İçerisinde Spermatofilaks Ağırlığının Değişimi..	49
<b>Çizelge 4.6.</b>	Eşey Oranı Grupları İçerisinde Ampulla Ağırlığının Değişimi.....	50
<b>Çizelge 4.7.</b>	Eşey Oranı Grupları İçerisinde Sperm Sayısı Değişimi.....	51
<b>Çizelge 4.8.</b>	Kopulasyon Bekleme Süresinin Eşey Oranına Bağlı Değişimi.....	54
<b>Çizelge 4.9.</b>	Erkek Yaş Gruplarında Spermatofor, Spermatofilaks, Ampulla Ağırlığı Değişimi.....	55
<b>Çizelge 4.10.</b>	Erkeklerin Yaşına Bağlı Spermatofor İçeriğinde Meydana Gelen Değişim.....	55

## SİMGELER VE KISALTMALAR

E	: Erkek Birey
D	: Dişi Birey
EA	: Erkek Ağırlığı
DA	: Dişi Ağırlığı
Sp	: Spermatofor Ağırlığı
Sfx	: Spermatofilaks Ağırlığı
Amp	: Ampulla Ağırlığı
OSR	: Operational Sex Ratio (İşlevsel Eşey Oranı)
ANOVA	: Analyses of Variance (Varyans Analizi)
ANCOVA	: Analyses of Variance (Kovaryans Analizi)
$F_{x,y}$	: $F$ İstatistiği Değeri ve Serbestlik Dereceleri
p	: Önem Düzeyi
$R^2$	: Regresyon Değeri
SS	: Standart Sapma
SE	: Standart Hata
PES	: Partial Eta Squared

## 1. GİRİŞ

Darwin (1959) bireylerin hayatta kalma oranını arttıran doğal seçilim ile üreme başarısına katkıda bulunan eşeyssel seçilim gibi iki önemli evrimsel güç arasında açık bir ayrım yapmıştır (Thornhill ve Alcock, 1983; McCartney, 2010). Eşeyssel seçilim doğal seçilimin işlevsel en önemli mekanizmasıdır. Bu nedenle eşeyssel seçilim doğrudan hayatta kalma mücadelesine bağlı değilken, erkek ve dişi arasındaki stratejik ilişkilere bağlıdır ve çiftleşme başarısı üzerinde etkili bir unsurdur (Thornhill ve Alcock, 1983; Anderson, 1994; Alcock, 2005). Eşeyssel seçilim çiftleşme başarısını arttırırken seçilimin maliyeti kaçınılmazdır. Bu maliyet bireyleri predasyona açık olma, çiftleşme ile bulaşan hastalıklar gibi bazı unsurlar nedeniyle bireyleri zor durumda bırakabilir (Knell ve Webberly, 2004; Stearns ve Hoekstra, 2005). Doğal seçilim ve eşeyssel seçilim çiftleşme davranışını sırasıyla etkilemesine rağmen etkinin derecesi hala tam olarak bilinmemekte ve güncel çalışmalara konu olmaya devam etmektedir. Özellikle çiftleşme davranışlarının gelecek kuşaktaki bireylerin genetik yapısını etkilediğini biliyoruz (McCartney, 2010). Doğal ve eşeyssel seçilim arasındaki karmaşık etkileşimin böceklerde transfer edilen düğün hediyeelerinin evrimleşmesine yol açtığını gösteren, doğal ve eşeyssel seçilim gücünün çalı çekirgelerinde oluşturulan düğün hediyeelerinin büyüklüğünü, ağırlığını nasıl etkilediği üzerine çok sayıda araştırma vardır (Örneğin; Gwynne, 1983; 1984; Vahed, 1998; McCartney, 2010).

Eşeyssel seçilimi etkileyen önemli faktörler düğün hediyeelerinden elde edilen faydalar, çiftleşmedeki gametik yatırım ve popülasyonlardaki aktif üremeye hazır dişi ve erkek oranıdır ki bu orana işlevsel eşey oranı (OSR: Operational sex ratio) denilmektedir (Heller ve Helversen, 1991). Teorik olarak dişi ve/veya erkek oranının fazla olduğu popülasyonda oluşan potansiyel rekabet farklı olacaktır (Thornhill ve Alcock, 1983). Dişinin erkeğe ya da erkeğin dişiye kur yapması için partnerlerin birbiriyle rekabet etmesi, oluşan olası rekabetin sonucu olarak üreme başarısını en yüksek seviyede tutacak bireyin kazanması şeklinde yorumlanabilir. Bireysel üreme başarısı için eşey oranı önemli bir adaptasyondur (Williams, 1966; Alcock, 2005; Stearns ve Hoekstra, 2005). Aynı zamanda eşeyssel seçilimin evrimsel süreçte en önemli unsurudur ve farklı fenotiplerdeki bireyler arasındaki üreme başarısını temel

almaktadır ki bu nedenle populasyonun içerdiği erkek ve dişi birey sayısı önemlidir (Anderson, 1994). Çiftleşme için rekabet ve tercih, eşeyssel seçilimi çalıştıran en önemli mekanizmadır (Stearns ve Hoekstra, 2005). İşlevsel eşey oranı belli bir alandaki ya da populasyondaki çiftleşmeye hazır dişi ve erkek birey sayısı olarak tanımlanabilir. İşlevsel eşey oranı eşeyssel seçilimin gücünü belirleyen önemli bir faktör olup karşı cinsin favori özelliklerine (iyi genlerine) erişebilirliğini arttırmaktadır (Jones ve ark., 2000; Stearns ve Hoekstra, 2005; Koko ve ark., 2012).

Eşeyler, türler ya da populasyonlar arasındaki eşeyssel seçilimin gücü ise yatırımdaki çeşitlilikle ilişkilidir. Erkekler üreme başarılarını arttırmak amacıyla birden fazla dişiyle (poligini) çiftleşme çabası içerisinde iken dişiler birden fazla erkekle (poliandri) veya aynı erkekle (tekrarlanan çiftleşme) çiftleşme çabasındadır. Erkek için birden fazla dişiyle çiftleşmesi kendine ait genlerin, gelecek kuşağın gen havuzundaki frekansının artması anlamını taşıırken dişi için spermatekasında birden fazla erkeğe ait sperm bulunması anlamına gelmektedir. Böyle bir durum ise sperm rekabetine yol açar (Parker, 1990; Simmons, 2001; Wedell, 2002; Parker ve Pizzari, 2010). Bateman'ın ilkesine (1948) göre erkeğin üreme başarısı hayatı boyunca gerçekleşen çiftleşme sayısına bağlı iken, dişinin üreme başarısı ise daha fazla yumurta ve yavru üretimiyle ölçülmektedir. Erkeğin eşeyssel yatırımı dişininki ile karşılaştırıldığında ortada asimetric yapı olduğu açıktır (Stearns ve Hoekstra, 2005). Milyonlarca sayıda üretilebilen sperm sayısı dişinin yumurta sayısı ile karşılaştırıldığında bu asimetric maliyetin nedenleri tartışma konusu olmuştur (Parker ve ark., 1997; Engqvist ve Reinhold, 2006; Solensky ve Oberhauser, 2009). Dişilerin eş seçimindeki tercihleri erkekler arasındaki eşeyssel yatırım parametrelerinde evrimsel olarak farklılaşmaya neden olmuş, dişinin üreme başarısını en iyi arttıracak olan erkek seçimi davranışı evrimleşmiştir.

Böceklerdeki çiftleşme sistemleri dikkate alındığında; monandri, poligami, poliandri, poligini, poliginandri çiftleşme sistemlerinde oluşan bu çeşitlilik, erkek ve dişi arasında bir çiftleşme stratejisi oluşmasına neden olmuştur (Alcock, 2005; Stearns ve Hoekstra, 2005). Bu stratejilerden biri de erkeklerin çiftleşme öncesi veya çiftleşme sonrası dişiye sunduğu düğün hediyeleridir.

### 1.1. Eşeyssel Yatırım (Düğün Hediyeleri)

Erkek tarafından dişiye kopulasyon öncesi veya kopulasyon süresince sunulan ve dişi tarafından kopulasyon boyunca ya da kopulasyon sonrası yenilen, absorbe edilen veya yenilmeyen (besinsel-besinsel olmayan) faydalı kaynaklar düğün hediyesi 'Nuptial Gift' olarak tanımlanabilir. Hediyeinin yüksek maliyetine rağmen eklem bacaklılarda yaygın bir davranış olduğu çeşitli çalışmalarda bildirilmiştir (Thornhill ve Alcock, 1983; Zeh ve Smith, 1985; Sakaluk, 1986; Simmons ve Parker, 1989; Boggs, 1995; Vahed, 1998; 2007a; Reinhold, 1999; Gwynne, 1983; 1986; 1988a; 1988b; 1997; 2001; 2008; Alcock, 2005).

Hediyelerin içeriği ve kullanım amacı takımdan takıma hatta türden türe değişmektedir. Erkeğin dişiye sunduğu hediye her zaman yüksek değerli parçalardan oluşmayabilir. Erkek böcekler bazen düşük değerli veya sembolik parçaları dişiye sunabilmektedir (Kessel, 1955; Preston, 1999; Vahed, 1998; 2007a; 2007b; Gwynne, 2008). Örneğin; *Panorpa*'da (Mecoptera: Panorpidae) tükürük salgısı veya erkeğin topladığı ya da yakaladığı avlar, *Drosophila*'da (Diptera: Drosophilidae) yenilen besinin damla şeklinde verilmesi, *Empis*'de (Diptera: Empididae) erkeğin dişiye vermek üzere yakaladığı düğün avı *Cyphoderris*'de (Orthoptera: Prophalangopsidae) arka kanatların yenilmesi, *Neopyrochroa* (Coleoptera: Pyrochroidae) ve *Zorotypus*'da (Zoroptera: Zorotypidae) kafa bezi salgısı, *Oecanthus* ve *Allonemobius*'da (Orthoptera: Gryllidae) cinslerine ait türlerde dış salgı bezi salgısı, Gryllidae, Tettigonidae (Orthoptera) familyalarına ait türlerinin hemen hepsinde, Lepidoptera ve Coleoptera'nın bir kısım türlerinde spermatofor şeklindedir (Thornhill, 1976; Thornhill ve Alcock, 1983; Gwynne, 1983; 2008; Boggs, 1995; Vahed, 1998; 2007a; 2007b).

Dişiye sunulan bu hediyelerin hem erkek hem de dişi üzerinde olumlu ya da olumsuz etkileri bulunmaktadır. Hediyeler dişinin yumurta kalitesini, oluşan yavruların hayatta kalabilmesini, dişilerin uyum gücünü artırırken (Sakaluk, 1985; Gwynne, 1986) dişinin tekrar çiftleşmesini düzenleyerek yeniden çiftleşme periyodunu uzatmaktadırlar (Vahed, 2007b; Gwynne, 2008). Aynı zamanda hediyeler erkeğin de üreme başarısını artırırken (Gwynne, 1988b) sunulan hediyeinin erkek üzerinde bir maliyeti vardır. Erkeğin sunduğu hediyeinin maliyeti kimi zaman



kendi vücut ağırlığının belirli miktarını kaybetme, kimi zaman ise tamamen kendini feda etmeye şeklinde olabilmektedir (Thornhill, 1976; Boogs, 1995; Vahed, 1998; Sakaluk, 2000; Gwynne 2001; 2007; 2008; Andrade, 2005).

Hediye sunumunun yüksek maliyetli olması eşeysel seçim üzerinde kuşkusuz etkilidir. Seçilimden bireylerin kazanç sağlaması beklenir. Bu kazancın sonunda elde edilen fayda ise dolaylı olarak kazanılan genetik fayda ve doğrudan kazanılan materyal faydasıdır (Koko ve ark., 2003; Lehmann ve Lehmann, 2008). Dişi birden fazla erkek arasında tercih yapmak durumunda kaldığında, büyük oranda hediye veren erkekler seçilmektedir. Bazı türlerde erkekler besinsel olmayan maddeleri dişiye oldukça çekici şekilde sunmaları veya hediyelerin büyük olması erkeğin seçimini pozitif olarak etkilemektedir (Vahed, 2007a).

Erkek tarafından çiftleşme öncesi dişiye sunulan hediyeler, erkeğin tercih edilebilirliğini artırıyor ve böylelikle dişiye daha fazla sperm transferi gerçekleşiyorsa, bu durumda hediye bir seçilime yol açar. Bu seçim ile sunulan hediye çiftleşmede önemli bir fonksiyona sahip olacaktır (Gwynne, 1984; 2008; Simmons ve Parker 1989; Vahed, 1998). Öte yandan hediyeğin alternatif fonksiyonu ise; erkeğin sunduğu hediyeğin direkt olarak dişinin uyum gücünü artırması veya sunan erkeğin bir sonraki nesildeki yavruların babası olmasını ve yavru sayısını artırıyor ebeveyn olma garantisini sağlamaktır (Gwynne, 1984; 2008, Parker ve Simmons, 1989; Crespi, 1997; Tallamy, 2001).

Erkek tarafından dişiye sunulan bu hediyeler özet şeklinde aşağıda gruplandırılmıştır.

### **1.1.1. Erkeğin Topladığı veya Yakaladığı Besinler ve Avlar**

Erkek böcek tarafından dişiye sunulmak için çiftleşme öncesinde avlanan başka bir eklembacaklının dişiye sunulması düğün avı 'Nuptial Prey' olarak adlandırılmaktadır (Boggs, 1995; Vahed, 1998).

Erkek böcek tarafından dişiye sunulmak için yakalanan başka bir böcek dişiye çiftleşme öncesi hediye olarak sunulma davranışı özellikle eklembacaklılardan Empididae (Diptera) ve Bittacidae, Panorpidae (Mecoptera), (Thornhill ve Alcock,

1983; Vahed, 1998; Boggs, 1995) familyalarında görülmektedir. Erkeğin av hediyesi ya direkt sunulur ya da ipek ile paketlenmiş şekilde sunulur (Boggs, 1995).

Bittacidae (Mecoptera) familyasında erkek dişiyi çiftleşmeye ikna etmek için başka bir böceği av olarak sunar. Hediyesini hazırlayan erkek, dişinin kendisini fark edebilmesi için kendini bir yere asarak dişinin gelmesini bekler ve av hediyesini direkt olarak sunar. Bu durum özellikle *Hylobittacus apicalis* ve *Harpobittacus similis* (Thornhill, 1976; Gwynne, 1984) *Harpobittacus australis* ve *Harpobittacus nigriceps* türlerinde görülmektedir (Thornhill ve Alcock, 1983; Alcock, 2005). *H. apicalis* ile ilgili yapılan bir çalışmada avın büyüklüğünün kopulasyon süresini etkilediği ve erkeğin üreme başarısını arttırdığı belirlenmiştir (Thornhill, 1976). Bu çalışmada erkeğin yakaladığı avın büyüklüğü kopulasyon süresi pozitif olarak etkilemiş ve kopulasyon süresinin artmasına bağlı olarak dişiye transfer edilen sperm miktarında artmıştır. Hediye veren erkeğin amacı ilk olarak dişiyi çiftleşmeye ikna etmek olduğundan sunduğu hediye boyutu önemlidir. Küçük bir av sunması çiftleşmenin vakitsiz bitmesini, büyük bir av dişi ve erkeğin av için rekabete girmesini ya da kopulasyon pozisyonunun avın ağırlığından dolayı bozulmasına neden olmaktadır (Vahed, 1998).

Panorpidae (Mecoptera) familyasında da erkek dişiye av hediye etmektedir. Diğer familyadan farklı olarak erkek dişi ile kopulasyonun gerçekleşebilmesi için farklı strateji uygulamaktadır. Büyük erkek dişiye büyük av hediyesi, orta boyutlu erkek tükürük salgısı verirken, küçük erkek dişiyi kopulasyona zorlar. Erkeğin dişiyi çiftleşmeye zorlaması popülasyonda çok sık rastlanmasa da yinede gerçekleşmektedir (Bockwinkel ve Sauer, 1994; Boggs, 1995). Avın büyüklüğü dişinin tercihinde önemli olduğu için büyük erkek daha ağır ve daha büyük av taşıyabileceği için en çok tercih edilendir (Alcock 2005). Popülasyonda büyük erkeğin tercih edilmesi oluşacak yavruların gen havuzunda etkili olabilir. Özellikle *Panorpa cognata*'da görülen bu davranış da *P. cognata* hem kendi türdeşi olan bireyleri dişiye av sunmaktadır hemde tükürük salgısını hediye olarak vermektedir. Dişi bu hediyeleri kopulasyon süresince yemektir (Engqvist ve Sauer, 2001; 2003; Engqvist, 2009).

Empididae'de (Diptera) erkeğin dişiye kopulasyon öncesinde sunduğu av kendi türdeşi olan bireyleri içermektedir (Boggs 1995). Empididae familyasının bazı türlerinde direk av hediye etmenin dışında ipek paketlenmiş olan av parçaları dişiye sunulur. Örneğin; *Empis borealis*'de erkek dişiye kendi türdeşi olan bir avı yakalar ve dişiye hediye eder. *Hilara* (Diptera: Empididae) cinsindeki birkaç türde ise dişiye sunulacak olan av ipek ile paketlenmektedir (Forrest, 1985; Cumming, 1994; Vahed, 1998) ipek ile paketlenmiş avlar genellikle kurumuş bir av parçası veya dişinin tercih etmeyeceği şekilde avlar içerebilir (Kessel, 1955; Boggs, 1995; Vahed, 1998). Dişinin ipek ile paketlenmiş hediye ile geçirdiği zaman erkeğin üreme başarısı üzerinde etkili olmaktadır. Bu türlerin dışında *Empis aerobatica*, *E.bullifera*, *E.geneatis* gibi bazı türlerde de av ipek ile paketlenerek dişiye sunulmaktadır (Hobby, 1932; Preston ve Mafham, 1993; Cumming, 1994; Boggs, 1995; Vahed, 1998). Bazı *Empis* türlerinde ise ipek ile paketlenmiş hediye sunumunu taklit etmektedir. Örneğin; *Empis opaca*, *Hilara sartox*, *H. granditarsus*, *H. maura*, *H. pilosa*, *Rhamphomyia gilvipilosa* türlerinde erkek içi boş balon şeklinde şişkin yenilmez sahte hediye sunmaktadır. Bu şekilde hediye sunulması erkeğin dişiye kopulasyon öncesinde ikna etmesinde ve kopulasyon süresince oyalanmasını sağlamaktadır (Boggs, 1995; Vahed, 1998; Lebas, 2005).

Erkek tarafından toplanan besin hediyesi; çiftleşme öncesinde dişi için toplanır ve dişi tarafından çiftleşme süresince veya çiftleşme sonrasında yenilmektedir. Bu hediye davranışı özellikle Hemiptera takımında görülmektedir. Örneğin; *Stilborcis natalensis* türünde erkek dişi için yemiş tohumlarını toplar ve dişiye sunar. Dişi yenilebilir besin hediyesi olmadan erkek ile çiftleşmemektedir (Carayon, 1964; Vahed, 1998).

Erkek tarafından toplanan besin veya av dişi için bazen cezbedici olmasından çok sadece besin ihtiyacını giderme anlamı taşıyabilir. Örneğin; bazı Empididae bireylerinde dişiler avlanmazlar ve erkekten gelecek av hediyesine güvenirliler (Downes, 1970; Cumming, 1994; Gwynne, 2008).

### **1.1.2. Erkek Tarafından Üretilen Artık Maddeler**

Erkek tarafından üretilen atık maddelerin hediye olarak sunumu farklı şekillerde olmaktadır. Örneğin erkeğin yediği besinleri geri kusarak oluşturduğu damla

özellikle Diptera takımından *Calliphora vicina* (Calliphoridae), *Drosophila subobscura* (Drosophilidae) görülmektedir. *D. subobscura* 'da yapılan bir çalışmada bireylere besin diyeti uygulanarak oluşturulan damla boyutunun erkeğin çiftleşme başarısı ve yavru sayısı üzerine etkisi sınanmıştır. Erkeklerin farklı boyutlarda oluşturduğu damlaların erkeğin çiftleşme başarısı ve yavru sayısını etkilemiştir. Erkeğin oluşturduğu damla boyutu arttıkça oluşan yavru sayısı artış göstermiştir. Erkeğin üreme başarısı, kopulasyon süresi ile bağlantılı olarak sperm transferinin artmasından dolayı artmaktadır (Ritchie, 2009).

Blattodea takımında Blattidae familyasından *Blattella germanica* türünde ise erkek bireyler çiftleşme sırasında ürik asit salgılamaktadır. Dişiye aktarılan ürik asit yumurtaların gelişimi için gerekli nitrojeni sağlamaktadır (Keil ve White, 1992; Vahed, 1998; Katsumata, 2011).

### 1.1.3. Eşeyssel kannibalizm

Erkeğin dişiye vücudunun bir parçasını veya tamamını sunması eşeyssel kannibalizm 'sexual cannibalism' olarak tanımlanabilir (Vahed, 1998; Sakaluk, 2000; Johnson, 2001; Prenter ve ark., 2006; Gwynne, 2008).

Dişiye tüm vücudun sunulması çiftleşme sırasında veya çiftleşmenin hemen sonrasında gerçekleşir. Özellikle Peygamberdevelerinde (Mantodea) görülen bu davranış Tettigoniidae familyasından *Saga* cinsinde de görülmektedir.

Lawrence (1992) *Mantis religiosa* (Mantodea: Tarachodidae) türünde yaptığı çalışmada Hurd ve ark. (1994) ise *Tenodera sinensis* (Mantodea: Mantidae) türünde yaptığı çalışmada dişilerin besin stresine girdiklerinde eşlerini yeme davranışı gösterdiğini belirtmişlerdir. Bazı durumlarda dişi erkeği çiftleşmeye başlamadan yer ki bu durumda erkek açıkça kaybetmektedir ve dişi sadece besinsel ihtiyacını karşılamaktadır (Boggs, 1995; Johns, 1997; Foellmer, 2004; Morse, 2004; Andrade, 2005; Huber, 2005; Lelito, 2006; Barry, 2010; Barry ve ark., 2010).

Bazı böcek türlerinde hemolenf ve bazı özelleşmiş vücut parçaları dişiye hediye olarak sunulmaktadır. Bu böcek türleri hemolenfi kanatları (Eggert ve Sakaluk, 1994; Sakaluk, 2000 ) veya tibial spuru (Fedorka ve Mousseau, 2002a; 2002b;) yemesiyle elde eder (Dodson 1983, Fedorka ve Mousseau 2002a, Gwynne 2008).

#### 1.1.4. Erkeğin Yardımcı Bez Salgıları

Erkek tarafından iç veya dış salgı bezleri sayesinde dişiye düğün hediyesi verilmektedir. Hediye bez tarafından salgılanan salgıları içermektedir. Bu hediyelerin salgılandığı bezler; Kafa bezi, Metanotal bezi, Tergal bezi, Tükürük bezi şeklindedir. Bu bezlerde salgı dışarıya açılan bir kanal sayesinde dişi tarafından kopulasyon öncesi veya kopulasyon sırasında absorbe edileceği şekilde sunulur (Thornhill, 1976; Boggs, 1995; Vahed, 1998; Gwynne, 2001; 2008).

Coleoptera takımının Malachiidae, Pyrochroidae ve Anthicidae familyalarında erkeğin alın bölgesinden salgılanan salgı dişiye kopulasyon süresince hediye edilmektedir. Dişiler bu bölgeden salgıyı absorbe ederek beslenmektedirler (Boggs, 1995; Eisner, 1996a; 1996b; Vahed, 1998). Özellikle *Neopyrochroa flabellata* (Coleoptera: Pyrochroidae) türünde erkek kantharidin adı verilen bir madde yerler dişi çiftleşme sırasında erkeğin alın bölgesini yalayarak beslenirken erkek ejakulat vasıtasıyla aldığı maddeyi dişiye transfer eder. Hediye edilen bu maddenin yumurta üzerindeki etkisi kimyasal içeriğinden dolayı predasyona karşı önlemektedir maddenin koruyucu içeriğinden dolayı yumurta koruyucu madde ile aşılınmış olmaktadır (Boggs, 1995; Eisner, 1996a; 1996b; Vahed, 1998; Gwynne, 2008).

Erkeğin dorsalinde bulunan metanotal bez salgısı ise dişi tarafından kopulasyon öncesi ve kopulasyon süresince yenilmektedir (Prodo, 2004). Dişi ve erkek karşı karşıya geldiğinde antenleri ile birbirlerine dokunurlar daha sonra erkek arkasını dönerek çiftleşme pozisyonunu alır dişi erkeğin üzerine tırmanır ve ağız parçaları sayesinde metanotal bezin yerini bulur. Dişi bezden beslenmeye devam ederken erkek cercus vasıtasıyla dişiyi genital bölgesinden kavrar ve sperm transferi sağlanır (Kondo, 2004). *Eidmanacris corumbatai* (Orthoptera: Phalangopsidae), *Oceanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae), *Truljalina hibinonis* (Orthoptera: Gryllidae) türlerinde yapılan çalışmalara göre metanotal bez beslenmesi erkeğin ve dişinin üreme başarısını, yumurtadan çıkan birey sayısını artırmaktadır (Boggs, 1995; Brown, 1997; Vahed, 1998; Kondo, 2004; Prodo, 2004). Bu çalışmada kullanılan model organizma *Isophya rizeensis*'te de metanotal bez beslenmesi görülmektedir.

Tergal bez erkeğin dorsalinde kanatların alt bölgesinde bulunan bir bezdir. Tergal bez salgısı ile beslenme özellikle hamam böceklerinde görülmektedir. Dişi

kopulasyon öncesi bu bezden beslenmeye başlar ve kopulasyon süresince de devam eder. *Leucophaea maderae* (Orthoptera: Acrididae) türünde yapılan çalışmaya göre tergal bez beslenmesinin dişinin ömür uzunluğunda herhangi bir etkisi bulunmazken dişinin üreme başarısı ve nimflerin ölüm oranını düşürmektedir (Mondet ve ark, 2008).

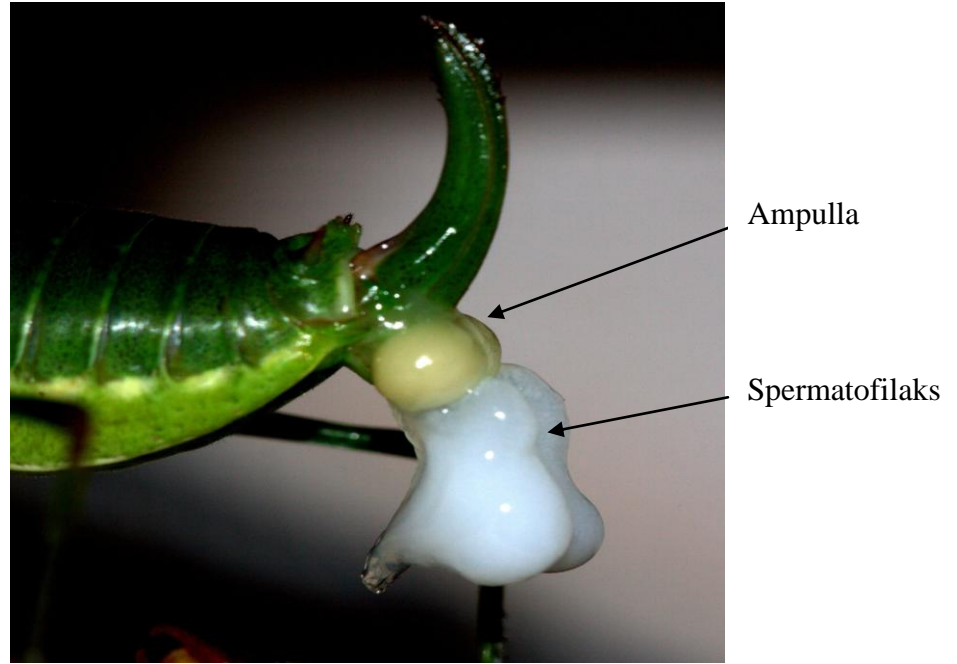
## **1.2. Yenilebilir Bir Düğün Hediyesi Olarak Spermatofor**

Birçok böcek grubunda özellikle uzun antenli çalı çekirgelerinde (Orthoptera: Tettigoniidae) erkekler, çiftleşme süresince spersifik bir salgı bezi ürünü olan ve spermatofor olarak adlandırılan düğün hediyesini dişiye transfer ederler (Gwynne, 1983; 1984; 1988; 1990; 1997; 2001; 2008; Simmons, 1988; Simmons ve Parker, 1989; Gerhardt, 1913; 1914; Boldyrev, 1915; Can 1959; Reinhold ve Heller 1993; Wedel 1993a; 1994a; Reinhold, 1994; Boggs, 1995; Gilbert, 1996; Vahed, 1998; 2007a; 2007b; Laird, 2004; Sevgili ve Reinhold, 2007; Wigby, 2009; Lehmann 2012).

Uzun antenli çalı çekirgelerinde spermatofor, jelimsi beyaz yapıda olan, spermatoforun büyük bir kısmını kaplayan, sperm içermeyen ve besinsel etkisi olan; spermatofilaks ve daha sarımsı olan, spermatofilaksa göre daha küçük olan sperm içeren ampulla olmak üzere iki kısımdan oluşur (Şekil 1.1).

Çiftleşme sırasında erkek tarafından ilk olarak oluşturulan ampulla ve ona bağlantılı olan spermatofilaks dişinin genital açıklığına yapıştırılır (Gwynne, 1997). Erkek tarafından dişinin genital açıklığına yapıştırılan spermatofor çiftleşmeden belirli bir süre sonra dişinin kendini spermatoforun genital açıklığına doğru eğerek önce spermatofilaksı ardından da ampullayı ve ampulladan kalma kalıntıları yemeye başlar. Dişinin spermatofilakstan başlayarak yeme işlemi esnasında dişinin spermatekasına sperm transferi devam eder (Simmons, 1990; Reinhold ve Heller, 1993; Reinhold ve von Helversen, 1997; Gwynne, 1997; 2008; Vahed, 1998; McCartney, 2010; Lehmann, 2012). Spermatofor hem önemli bir besin içeriği oluşturması hem de sperm bulunduran ampullayı bulundurmasından dolayı böceklerin çiftleşme tercihi açısından büyük öneme sahiptir. Bu nedenle erkeğin vücut ağırlığı ve spermatoforun ağırlığı önemlidir (Gwynne, 1981; Thornhill ve

Alcock, 1983; Simmons, 1990; Boggs, 1995; Sakaluk, 1996; Vahed, 1998; 2007a; 2007b; Reinhold, 1999; McCartney ve ark., 2008; Gwynne, 2008).



**Şekil 1.1.** Dişi *Isophya rizeensis* 'e transfer edilen spermatofor  
(Fotoğraf: Hasan SEVGİLİ)

Erkek tarafından dişiye sunulan spermatofor dişiye önemli yararlar sağlamakta (Gwynne, 1982; 1988a; 1988b; 2008) ve yapılan çalışmalarda belirtildiğine göre, dişiler daha fazla besin sağlamak için çiftleşme seçiminde daha ağır erkekleri tercih ederler (Wedell ve Sandberg, 1995; Lehmann ve Lehmann, 2008). Büyük hediye dişiye doğrudan bir besin yararı sağlarken aynı zamanda spermatoforun oluşumunun erkek için maliyeti yüksektir. Erkek spermatoforu transfer ettikten sonra vücut ağırlığının yaklaşık dörtte birini kaybedebilmektedir. Bu maliyetli ürünün erkeğin üreme başarısı üzerinde doğrudan etkisi olması beklenir (Gwynne, 1984; 1997; 2001; 2008; Vahed, 2007b). Bu maliyetli hediye ile ilgili yapılan örnek çalışmalarda spermatoforun; dişinin yumurta verimliliği, yumurta ağırlığı, dişinin yaşam süresi, erkeğin üreme başarısı, oluşan yavruların hayatta kalma süresi üzerinde etkileri olduğu belirtilmiştir (Gwynne, 1988a; 2008; Wedell ve ark., 1989; Simmons, 1999; Reinhold, 1999; 2012). Erkek tarafından dişiye sunulan büyük bir spermatofor; büyük spermatofilaks ve ampulla içeriyor anlamına gelir. Böyle bir durumda dişinin spermatofilaks büyüklüğüne bağlı olarak spermatofilaksı yeme süresinin artışı ile

ampullanın vaktinden önce yenilmesi önlenmiş olur. Bu sırada daha fazla sayıda sperm ampulladan spermatekaya geçebilir ve dişinin yeniden çiftleşme periyodu uzamış olur (Gwynne, 1986; 1997; 2001; McCartney ve ark., 2008; McCartney, 2010; Lehmann, 2012).

Çalı çekirgelerinde ampullanın fonksiyonu ejakulata ev sahipliği yapmakla görevli olduğu açık olarak bilinmesine rağmen spermatofilaksın fonksiyonu için tartışmalar sürmektedir. Yapılan çalışmalarda belirtildiğine göre spermatofilaks; ampullanın vaktinden önce yenilmesini önleyerek sperm transferine yardımcı olur (Wedell, 1993b; 1994b; Gwynne, 1997; Vahed, 1998; Wedell ve ark., 2008; Mccatney ve ark. 2008; 2010; Lehmann, 2012). Bunun sonucunda spermatofilaksın fonksiyonu ejakulata korumaktır (Reinhold, 1994; 1999; Reinhold ve Heller, 1993; Reinhold ve von Helrversen, 1997; Vahed, 1998; Gwynne, 2001; McCartney ve ark. 2008; 2012; McCartney, 2010).

Çalı çekirgelerinde spermatofor yatırımı türler arasında oldukça değişkenlik göstermektedir (Wedell 1993a; 1993b; 1994a; 1994b; Vahed ve Gilbert, 1996; Vahed, 2007a, 2007b, McCartney 2010).

Hediye veren böceklerde, hediyein fonksiyonunu belirtmek için iki hipotez sunulmuştur. Bunlar çiftleşme çabası hipotezi (Mating effort hypotesis), ebevyn yatırımı hipotezi ( Paternal investment hypotesis)'dir (Thornhill ve Alcock, 1983; Vahed, 1998).

Çiftleşme çabası hipotezi hediye veren böceklerde erkeğin artan çiftleşme başarısıyla açıklanmaktadır. Hediyein dişi çiftleşmeye ikna etmedeki etkin rolü bu hipotezle değerlendirilmektedir (Gwynne, 1984; 2001; Boldyrev, 1915; Sakaluk ve Eggert, 1996; Vahed ve Gilbert, 1996; Vahed, 1998; Simmons, 2001). Çiftleşme çabası hipotezinin içerisinde değerlendirilen ejakulat koruma hipotezi ise spermatoforun büyüklüğüne bağlı olarak ampullanın ve içerisindeki sperm içeriğinin dişi tarafından vakitsiz yenilmesini önlediğini ileri sürer. Buna göre ejakulat koruma hipotezi, erkeğin olası sperm rekabetindeki kazancını artırır (Wedell, 1992; 1993a; 1993b; 1994a; 1994b, Reinhold ve Heller 1993, 1994, Gwynne 1997, Reinhold ve von Helrversen 1997). Bu nedenle spermatofilaks büyüklüğü transfer edilen sperm miktarını (Simmons 1988; 1990; Wedell ve Arak, 1989; Reinhold ve Heller, 1993; Wedell, 1993b; 1994b; Gwynne 1991) dişinin yumurtlama frekansını ve yavruların



gelişimini etkilemektedir. (Vahed, 1998; Gwynne, 2001). Erkeğin üreme başarısında etkili olan dişiye kopulasyona ikna etme, kopulasyonun başlaması, kopulasyon pozisyonunun başarıyla sürdürülmesi ve maksimum ejakulat transferi sayesinde sperm rekabetinde başarılı olması, büyük hediye ile mümkün olabilmektedir (Reinhold, 1994; Vahed, 1998).

Ebeveyn yatırım hipotezi ise spermatoforum besinsel değerini açıklayarak erkeğin transfer ettiği besinsel içerikli hediyein döllerin sayısını, gelişimini, kalitesini ve hayatta kalabilirliğini etkilediğini önerir (Wickler, 1985; Gwynne, 1986; 1988; 1990; Simmons ve ark., 1988; 2000; Parker, 1989; Heller ve ark., 1998; 2000; Reinhold ve Heller, 1993; 1994; Reinhold, 1999).

### 1.2.1 Spermatoforum Kimyasal İçeriği

Birçok böcek grubunda özellikle çalı çekirgelerinde erkekler çiftleşme sırasında dişiye transfer ettiği spermatoforum erkeğe olan maliyeti, dişiye sağladığı olumlu veya olumsuz etkileri (Vahed, 1998; 2007a; 2007b; Sakaluk, 2000; 2006; Gwynne, 2001; 2008; Wedell ve ark., 2008; Lehmann, 2012) ele alındığında spermatoforum nasıl bir içeriği sahip olduğu birçok araştırmacı tarafından ele alınmıştır (Fleck ve ark., 1996; Heller ve ark., 1998; 2000; Ivy, 1999; Voigt ve ark. 2005; 2006; 2008; Wigby 2009, Vahed 2007a, 2009).

Heller ve ark. (1998) *Ancistrura nigrovittata*, *Poecilimon affinis*, *Poecilimon veluchianus* (Orthoptera: Tettigoniidae), *Barbististes ocskayi*, *Metaplastes ornatus* (Orthoptera: Phaneropteridae) türlerinde spermatoforum kimyasal kompozisyonunda; su, protein, aminoasit, karbonhidrat, yağlar, üre, ürik asit bulunduğunu ve 5 türde de spermatoforum yaş ağırlığının % 85 nin su, kuru ağırlıklarının % 16'sının nitrojen ve %70- 90 protein olduğunu belirtmişlerdir. Yüksek protein konsantrasyonun bulunmasını da glisin, asparjin, aspartik asit, glutamik asit gibi çeşitli proteinlerin farklı konsantrasyonlarda bulunmasının neden olduğunu bildirmişlerdir. Spermatoforum kimyasal kompozisyonun belirlerken aynı zamanda yumurtanın içeriğini de ele alarak, spermatoforum içerdiği bir çok amino asit ve proteinlerin yumurta da bulunduğunu tespit etmişlerdir.

*Ephippiger zelleri*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada ise spermatoforum bilinen su, protein konsantrasyonuna ilave olarak içerdiği karateonid

içeriği de belirlenmiş ve belirlenen karateonidlerin yumurtanın yapısında da bulunduğunu, bu nedenle bireylerin hayatta kalabilirliğini ve üremesinde pozitif etkisi olduğu bildirilmiştir (Heller ve ark., 2000). Karateonidlerin antioksidan özellikleri olması nedeniyle bireyler üzerindeki yararları göz ardı edilemez.

Vahed (2009) çalışmasında *Gryllodes sigillatus* (Orthoptera: Gryllidae) türünde spermatoforun içeriğinde alanin, arjanin, glisin, prolin aminoasitlerinin konsantrasyonlarının oldukça yüksek olduğu belirtilmiştir. Spermatoforun yapısındaki artan amino asit konsantrasyonuna bağlı olarak spermatoforun yenilme süresi arasında pozitif bir ilişki bulunduğu belirlenmiştir. Serbest aminoasitlerin bulunmasının ‘Candymaker hypothesis’ desteklediğini bildirmiştir. *G. sigillatus* dişilerinin spermatoforu yemesi durumunda ise sadece besinsel olarak faydalanmadığı ulaşılamayan su kaynaklarının yerine alternatif olarak gerekli olan su ihtiyacını da karşılamaktadır (Ivy ve ark., 1999)

*Isophya kraussi*’de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada ise dişilerinin spermatoforu yemesiyle kazandıkları enerjinin 1 ya da 2 gün yeterli olabileceği belirtilmiştir (Voigt ve ark. 2005). Böylelikle dişi sıklıkla çiftleşerek kendisi için gerekli besini elde etmiş olacaktır (Voigt ve ark. 2005; 2006; Gwynne, 2008).

Spermatofor birçok organik inorganik maddeleri içerdiği yapılan çalışmalarda kanıtlanmıştır. Spermatoforun içeriğindeki maddeler sınıflandırıldığında; Nitrojen, Çinko, Sodyum, Üre-ürik asit, Hidrokarbon, Nötral lipit, Beta karoten, Beta kriptoksantin, Zeaksantin, Lutein, Anti afrodisiak, Alkaloidler ve Allohormon şeklindedir (Pivnick, 1987; Eisner, 1996a; 1996b; Eisner ve Smedley, 1996; Vahed, 1998; Iyengar, 1999; 2001; Poiani, 2004; Arnqvist ve Rowe, 2005; Conner, 2007; Gwynne, 2008).

Yukarıdaki bilgiler ışığında bu çalışmada uzun antenli çalı çekirgelerinden *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 model organizma olarak kullanılarak, ilgili türün hem spermatofor özellikleri belirlenmeye çalışılmış hem de rekabet durumunda erkeğin stratejisi araştırılmaya çalışılmıştır. Aşağıda böceklerde spermatofor yatırımı ve farklı rekabet koşullarında yapılan çalışmalara değinilecektir.

## 2. ÖNCEKİ ÇALIŞMALAR

Böceklerdeki düğün hediyesi beslenmesi ve evrimsel süreçlerdeki etkisi birçok çalışmada tartışma konusu yapılmıştır (Quinn ve Sakaluk, 1986; Gwynne, 1986; 1997; 2008; Simmons ve Parker, 1989; Vahed, 1998; 2007a; 2007b; McCartney, 2010; Lehmann, 2012). Böceklerde kopulasyon sırasında çiftleşme beslemesi ve spermatoforun yapısı ile ilgili karşılaştırılmalı ilk çalışmalar Fransız davranış bilimcisi Fabre (1896, 1917) ve Rus bilim adamı Boldyrev (1912, 1928) tarafından yapılırken çiftleşme davranışının evrimsel süreçteki öneminin analizi Gwynne tarafından 1981 yılında yapılmıştır (Heller ve Von Helversen, 1991; Gwynne, 1997). İlk çalışmaların başladığı yıllardan bu yana ortaya konan kanıtlar göstermektedir ki yenilebilir bir düğün hediyesi olan spermatoforun boyutu çalı çekirgelerinde büyük bir varyasyona sahiptir. Örneğin; *Leptophyes punctatissima*'da (Orthoptera: Phaneropteridae) ortalama 1.05 mg ampulla ve 5.97 mg spermatofilaksa (Vahed ve Gilbert, 1996; Vahed, 2007b) sahipken *Poecilimon affinis*'te (Orthoptera: Tettigoniidae) ortalama ampulla ağırlığı 30.89 mg iken 170.27 mg spermatofilaksa, *Poecilimon hoelzeli*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) ortalama ampulla ağırlığı 61 mg iken 381 mg spermatofilaksa sahiptir (Heller ve Von Helversen, 1991; Vahed, 2007b; McCartney ve ark., 2008). Spermatofor üreten çalı çekirgelerinde, spermatoforun hem önemli bir besin içeriğinin olması (Heller ve ark., 1998; 2000, Voigt ve ark., 2005; 2006; 2008) hem de sperm içeren ampullayı taşıması bakımından eş seçiminde büyük önem taşır (Gwynne, 2008).

Rakip erkeklerin olması (Gage ve Bernard, 1996), dişinin çiftleşme statüsüne göre ejakulat tayini (Wedell ve Cook, 1999) dişinin kalitesine göre ejakulat ayarlanması (Martin ve Hosken, 2001), erkeğin çiftleşme geçmişine göre stratejik yatırım (Reinhard, 2001), erkek veya dişi yaşının spermatofor yatırımına etkisi, ses kalitesi ile değişen spermatofor yatırımı (Lehmann ve Lehmann, 2008; Ritchie, 1998) gibi parametreler sıklıkla çalışılmıştır.

### 2.1. Spermatofor Yatırımı ve Fonksiyonu ile İlgili Çalışmalar

Son yıllarda yapılan birçok çalışma sayesinde spermatofor yatırımının hem erkek hem de dişi üzerindeki olumlu olumsuz birçok etkisi ortaya konmuştur.

Can (1959) tarafından yapılan çalışmada *Isophya speciosa*, *I. amplipennis*, *I. pavelii* (Orthoptera: Tettigoniidae) türlerinin spermatofor, ampulla, sperm yapısıyla ilgili olarak ilk bilgi vermiştir.

Birçok çalı çekirgesi türünde yapılan çalışmalarda erkeğin vücut ağırlığı ile spermatofor ağırlığı arasındaki pozitif ilişki bildirilirken (Wedell, 1993a; 1993b; Heller ve Reinhold, 1994; Wedell ve Sandberg, 1995; Gao ve Kang, 2006) aksi durumları yani erkeğin vücut ağırlığı veya vücut büyüklüğü ile üretilen spermatofor arasında bir ilişki olmadığını gösteren çalışmalar da vardır (Simmons, 1995; Lehmann ve Lehmann, 2009). *Oecanthus nigricornis*'de (Orthoptera: Gryllidae) yapılan çalışmada erkeğin vücut büyüklüğü ile hediyeinin boyutu arasında negatif bir ilişki bulunmuştur (Bussiere ve ark., 2005). Birçok çalışmada ise erkeklerin büyük dişilerle çiftleştiklerinde daha fazla sperm transfer edildiği bildirilmiştir (Gage ve Barnard, 1996). Bazı çalışmalar da böyle bir stratejinin olmadığını desteklemektedir (Sevgili ve Reinhold, 2007).

Gwynne (1989) *Requena verticalis*' de (Orthoptera: Tettigoniidae) yaptığı çalışmada protein diyeti yapılan bireylerde tüketilen spermatofilaks sayısının üretilen yumurta sayısı üzerinde olumlu etkisi olduğu bildirilmiştir. Erkek tarafından dişiye sunulan bu besinin; besin stresi yaşandığında ilave kaynak olarak kullanılabilceği yorumu yapılmıştır. İlâveten tüketilen spermatofilaks büyüklüğünün yumurtadan çıkan erkek bireylerin gelişiminde etkili olduğu vurgulanmıştır. Birçok çalışmada spermatofilaks büyüklüğünün yumurta sayısı ve verimliliği üzerindeki pozitif etkisi belirlenmiştir. (Gwynne, 1984;1988; Simmons ve Bailey, 1990; Wedell ve ark. 2008).

*Decticus verrucivorus*' da (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada erkek ağırlığı ile spermatofor, spermatofilaks ve ampulla arasında pozitif bir ilişki tespit edilmiştir. Ancak spermatoforun dişinin üreme başarısı üzerinde herhangi bir etkisi olmadığını spermatofor içeriğindeki pozitif ilişkinin spermatofilaksın sperm transferini korumaya yönelik olduğu yorumu yapılmıştır (Wedell ve Arak, 1989). Aynı zamanda *D. verrucivorus* türünde erkeğin virjin dişilere virjin olmayan dişilere göre daha fazla spermatofor transfer ettiği bunun nedeni olarak erkeğin olası sperm rekabetinden kaçındığı rapor edilmiştir (Wedell, 1992).

*Poecilimon veluchianus*'da (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmaya göre sperm sayısının, hem erkek ağırlığı ile hem de spermatofor ağırlığı ile ilişkili olmadığı bildirilmiştir (Reinhold ve Helversen, 1997). Benzer olarak *Requena verticalis*'te yapılan çalışmada da sperm sayısı ve spermatofor büyüklüğü arasında aynı şekilde ilişki olmadığı bildirilmiştir (Simmons ve ark., 1993). Fakat erkeğin vücut ağırlığı ile spermatofor büyüklüğü arasında pozitif ilişki olduğunu bildirilmiştir (Heller ve Reinhold, 1994; McCartney ve ark., 2008).

*Poecilimon veluchianus minor*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) üretilen spermatoforun dişi tarafından yenilme süresinin *P.v. veluchianus* tarafından üretilen spermatoforun yenilme süresinden kısa olduğu *P.v. veluchianus* türünün büyük spermatofor *P.v. minor* türünün ise küçük bir spermatofor ürettiği bulunmuştur ki bu durum farklı spermatofor kütlelerinden kaynaklanan beslenme süresi farklılığı ortaya çıkarmıştır (Heller ve Reinhold, 1994).

*Requena verticalis*'te (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmalara göre oluşturulan büyük spermatoforun ebeveyn koruma hipotezini desteklediği ve bu türde bunun anlamının, çiftleşmede dişilere sunulan spermatoforun, döllerin sayısını ve onların hayatta kalma başarısını pozitif etkilediği yorumu yapılmıştır (Gwynne, 1986; 1988; Heller ve Reinhold, 1994).

19 çalı çekirgesi türünde yapılan çalışmada (Wedell, 1993b) spermatofor yatırımının iki önemli fonksiyonu (ebeveyn yatırımı ve sperm transferini koruma) karşılaştırılmıştır. Çalışmada belirlendiği üzere spermatofor ağırlığı, spermatofilaks ve ampulla ağırlığının, erkeğin çiftleşme başarısı ile ilgili olarak, dişinin yeniden çiftleşme periyodu ile yakından ilişkili olduğu saptanmış ve ayrıca, spermatofilaks ve ampulla arasındaki pozitif ilişki vurgulanmıştır. Küçük spermatoforun erkeğe olan maliyetinin daha az olduğunu ve bu nedenle dişinin uyum gücünü (fitness) etkilemediği erkeğin çiftleşme sıklığını etkilediğini ancak büyük spermatoforun hem sperm transferini koruduğunu hem de dişinin üreme başarısını arttırdığını ve erkeğe olan maliyetinin fazla olduğunu belirterek, çalı çekirgelerindeki spermatofor yatırımının ebeveyn yatırımı hipotezinden çok çiftleşme çabası (mating effort) hipotezi ile ilişkili olduğu ve spermatoforun sperm transferini korumaya yönelik bir fonksiyonu olduğunu bildirilmiştir (Wedell, 1993b; 1994b).

Genellikle dişiler çiftleşmelerinde daha büyük spermatofor elde etmek için daha ağır erkekleri tercih ederek besinsel ihtiyacını gidermeyi hedeflemektedir. Yukarıda da belirtildiği gibi *Isophya kraussi*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada erkeğin sunduğu spermatofordan dişinin elde ettiği enerjinin 1- 2 günlük besin gereksinimi ve yumurta oluşumu için yeterli enerjiyi sağladığı bildirilmiştir (Voigt ve ark., 2005). Dişinin birkaç günde bir çiftleştiği düşünülecek olursa dişi yaşamını devam ettirmek için gerekli olan tüm enerji spermatofordan sağlamaktadır (Gwynne, 2008).

Çalı çekirgelerinde spermatofilaks dişinin yumurtlama sayısı ve yumurta kütlesi üzerine dolayısıyla dişinin verimliliği üzerinde etkilidir. Spermatoforun besinsel içeriğinin yanı sıra içerdiği organik ve inorganik yapıya sahip spesifik maddelerin yumurta üretimi üzerinde etkili olduğu varsayılabılır. Birden fazla erkekle çiftleşen türlerde, hediye beslenmesine bağlı olarak oluşturulan yumurta sayısı ve döllerin sayısında %35 ile % 85 arasında bir artış söz konusu olduğunu belirtmiştir. Yumurta üretimindeki artışın nedeni transfer edilen spermatofor ile ilgili olabileceği bildirilmiştir (Arnqvist ve Nilsson, 2000; Gwynne, 2008).

Vahed (2003) *Leptophyes punctatissima* (Orthoptera: Phaneropteridae) türünde yaptığı çalışmada poliandrinin dişinin yumurta üretimi üzerine erkekten sağladığı spermatofor sayesinde pozitif bir etkisinin olduğu fakat spermatoforunun dişi tarafından tüketilmesinin yumurta kütlesi üzerine etkisinin olmadığını bildirmiştir. *Leptophyes. laticauda*'da (Orthoptera: Phaneropteridae) yapılan çalışmada ise spermatofilaks tüketiminin yumurta sayısı ve ağırlığı üzerinde etkisinin olmadığı (Vahed ve Gilbert, 1997) ve hediye dişinin üreme başarısını etkilememesinden dolayı ebeveyn yatırımı hipotezinden ziyade çiftleşme çabası hipotezini desteklediği yorumu yapılmıştır (Vahed ve Gilbert, 1996).

Dişinin poliandri erkeğin de poligini gösterdiği bu türlerde çiftleşmeler arasında rekabetin olması ve sonuçta sperm rekabetini doğurması kaçınılmazdır (Simmons, 2001). Bu tür rekabetler özellikle erkeğin spermatofor içeriği yatırımı etkilemektedir. Erkeğin sperm transferi stratejisini etkileyen faktörlerden birisi de dişinin kalitesi ve çiftleşme statüsüdür (Wedell, 1991; McCartney ve ark., 2008). Erkeğin çiftleşme sıklığı çok fazla ise, sperm çiftleşmeler arasında bölüştürüldüğü

de bildirilmektedir. Sperm rekabeti ve dişi faktörleri, spermatogenezin maliyeti, bir seri çiftleşme davranışı sergileme gibi ana faktörlerin bileşiminin etkisi erkeğin sperm transferinde tutumlu olmasına yol açmaktadır (Wedell ve ark., 2002).

Sevgili ve Reinhold (2007) *P. jonicus jonicus* (Orthoptera: Tettigoniidae) erkeklerinin sperm transferinin dişinin vücut ağırlığına göre mi belirlediği veya diğer faktörler mi bunda etkilidir sorusuna cevap aramışlardır. Erkeğin dişinin çiftleşme statüsünün, vücut büyüklüğü parametrelerine göre bir strateji belirlemediği ancak yaş arttıkça sperm sayısının da arttığı saptanmıştır.

Vahed (2007b) yaptığı çalışmada farklı familyalardan 23 çalı çekirgesi türünde spermatofor yatırımının dişiyi manipule ettiğini karşılaştırmalı kanıtlarla ortaya koymuştur. Değerlendirme de erkeğin tekrar spermatofor hazırlayabilecek duruma gelmesi için geçen süre (refractory period) ile hediyein kütlesi ve ejakulat kütlesiyle arasında pozitif ilişki tespit edilmiştir.

Reinhart (2001) *Chorthippus parallelus*'da (Orthoptera: Acrididae) yapılan çalışmada dişi ağırlığının nakledilen sperm sayısı üzerinde bir etkisi olmadığını bulunmuştur. Ancak yapılan çeşitli çalışmalarda erkeklerin dişilerin özelliklerine göre stratejik bir yatırım yaptığı vurgulanmıştır. (Wedell, 1991; 1998; Simmons ve ark., 1993; Gage 1998; Gage ve Barnard, 2003).

Wedel (1998) *Coptaspis*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada erkeğin virjin dişiye dişinin vücut büyüklüğü ile ilişki olarak sperm transferini yaptığı, virjin olmayan dişilerle karşılaşan erkeğin ise dişinin vücut büyüklüğüne bakılmaksızın neredeyse eşit oranda gerçekleştiğini, buna bağlı olarak da olası sperm rekabetinin stratejik sperm transferinde dişi kalitesinden daha fazla etkili olduğu yorumu yapılmıştır

McCartney ve ark. (2008) 33 *Poecilimon* (Orthoptera: Tettigoniidae) türünün spermatofor büyüklüğünü karşılaştırarak Spermatofilaks ve ampulla arasındaki pozitif ilişki nedeniyle spermatofilaksın fonksiyonunu ejakulat koruma hipotezini desteklediğini belirtmişlerdir. Ampulla ile sperm sayısı arasında zayıf bir ilişki olduğu bildirilmiştir. Zayıf bir ilişkinin bulunmasının nedeni olarak sperm sayısının ejakulat hacmi ile ilgili olduğu yorumu yapılmıştır.

Lehmann ve Lehmann (2008) tarafından *Poecilimon zimmeri*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada erkeğin sesinin spermatofor üzerine etkisi araştırılmıştır. Akustik sinyallerin erkeğin ağırlığından etkilendiği ve ağır erkeklerin daha büyük hediye transfer ettikleri bulunmuştur. Dişilerin öncelikli tercihi ağır erkekler olduğu bildirilmiştir.

Ritchie'in (1998) çalışmasında *Ephippiger ephippiger*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) diyet uygulaması yapılarak spermatofor içeriğinde değişimin nasıl olduğu sorusuna yanıt aranmıştır. Düşük protein diyetli erkekler ile yüksek proteinli diyet uygulaması yapılan erkekler arasında spermatofor karakterinin değiştiği ve dişiler tarafından düşük protein diyeti uygulanan erkeklerin red edildiği tespit edilmiştir. Erkeklerin dişiler tarafından reddedilmesinin sebebi olarak ses kalitesinin düşmesinden kaynakladığı yorumunu yapılmıştır. Bazı çalışmalarda ise artan ses frekansına bağlı olarak erkeğin ürettiği spermatoforun küçüldüğü bildirilmiştir (Del Castillo ve Gwynne, 2007). *R. verticalis* türünde erkeğin ses oluşturmada engellendiğinde üretilen spermatofun arttığı yapılan deneysel çalışmada gösterilmiştir (Simmons ve ark., 1992).

*Ephippiger ephippiger* (Orthoptera: Tettigoniidae) ve *Poecilimon zimmeri*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmada büyük erkekler daha büyük spermatofor, spermatofilaks ve ampulla oluşturdıkları bildirilmiştir (Wedell ve Ritchie, 2004; Lehmann ve Lehmann, 2009). *Poecilimon v.minor* ve *Poecilimon v. veluchianus*'da (Orthoptera: Tettigoniidae) erkek vücut büyüklüğü ile spermatofor ağırlığı arasında pozitif bir ilişki olduğu belirlenmiştir (Heller ve Reinhold, 1994). *Acheta domesticus*'da (Orthoptera: Gryllidae) büyük erkek daha büyük ampulla ve daha fazla sayıda sperm transfer ederken, *Grylloides supplicans*'ta (Orthoptera: Gryllidae) ise böyle bir ilişki gözlenmemiştir (Gage ve Barnard, 1996). *P.v minor*'de üretilen küçük spermatoforun dişi tarafından yenilme süresi *P.v. veluchianus* tarafından üretilen büyük spermatofor ile karşılaştırıldığında oldukça kısa olduğu bulunmuştur ki bu durum farklı spermatofor kütlelerinden ve beslenme süresinden kaynaklandığı bildirilmiştir (Heller ve Reinhold, 1994).

*Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae) türünde yapılan çalışmada üretilen küçük spermatoforun sadece erkeğin çiftleşme başarısını artırdığı, döllerin



sayısı ve hayatta kalma başarısı üzerine bir etkisi olmadığı bildirilmiştir. Elde edilen bu kanıtlar ışığında türün spermatofor yatırım nedeni çiftleşme çabası hipotezine uyduğu bildirilmiştir (Wedell ve Arak, 1989; Heller ve Reinhold, 1994).

Lehmann ve Lehmann (2000) tarafından *Poecilimon mariannae*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan çalışmaya göre spermatofilaks üretimi sperm üretimine göre daha maliyetli olduğu bulunmuştur. Bu türde parazitli erkekler spermatofilaks yenileme yeteneklerini kaybetmeler de sperm üretebilmişlerdir. Benzer olarak Reinhold ve Von Helversan (1997) *P. veluchianus* da yapılan çalışmada erkekler belirli aralıklarla çiftleştiklerinde spermatoforun üretimi sperm ile üretimi ile karşılaştırıldığında, spermatofor erkek için daha maliyetli olduğu bildirilmiştir.

Çeşitli çalı çekirgesi türlerinde daha önce çiftleşen erkekler virjin erkeklerle oranla daha küçük spermatofor transfer etmişlerdir (Gwynne, 1988; Wedell ve Arak, 1989; Simmons ve Bailey, 1990; Wedell, 1993a; McCartney ve Heller, 2008). Erkeğin birden fazla çiftleşmesiyle birlikte spermatoforun protein içeriği azalmakta olduğu bu durumda dişinin üretkenliği üzerine etkili olduğu bildirilmiştir. Çalı çekirgeleri türlerinde spermatofilaks besinsel içeriğinin hem dişinin verimliliği döllerin uyum gücü üzerine doğrudan etkili olduğu bulunmuştur (Gwynne, 1984; Reinhold, 1999). Böyle bir durum için spermatofor üretiminin erkeğe olan maliyetinin derecesinin etkili olduğu ve erkeğin stratejik bir paylaşımına gittiği yorumu yapılmıştır. Aynı zamanda çiftleşmiş erkekler virjin erkeklerden daha küçük spermatofor oluşturdukları (Simmons ve Bailey, 1990; Wedell, 1993a; McCartney ve Heller, 2008) ve oluşturulan spermatofor erkeğin yaşına bağlı olarak (Wedell ve Ritchie, 2004, Lehmann ve Lehmann, 2009) ve çiftleşme aralığına bağlı olarak arttığı yapılan çalışmalarda bildirilmiştir (Simmons, 1990; 1991; Heller ve Helversen, 1991; Reinhold ve Helversen, 1997; Lehmann ve Lehmann, 2000).

Birden fazla çiftleşme davranışı gösteren çalı çekirgesi gruplarında, maliyeti yüksek olan spermatofor içeriğinin dişiye verilmesi bazı üreme stratejilerini de beraberinde getirmiştir. Erkeğin eşeysel yatırımı dişininki ile karşılaştırıldığında, milyonlarca sayıda üretilen sperm sayısı, dişinin yumurta sayısı arasında asimetric bir durum olduğu kesindir. Erkeğin yüksek çiftleşme çabası erkeği kimi zaman zor durumda bırakabilir. Çiftleşme sonunda üreme başarısını artırırken diğer

yandan mevcut kaynakları kısıtlamaya ve gelecekteki oluşacak potansiyel çiftleşmelerdeki şansı azaltmaya neden olabilir (Parker ve ark., 1997; Engqvist ve Reinhold, 2006; Solensky ve Oberhauser, 2009). Dişilerin eş seçimindeki tercihleri ve yatırımın erkeğe maliyeti, erkekler arasındaki eşeyssel yatırımın parametrelerinde evrimsel olarak farklılaşmaya neden olmuş, dişinin üreme başarısını en iyi artırması beklenen olası erkek seçimi davranışı evrimleşmiştir.

## **2.2. Rakip Bireylerin Bulunmasında Erkeğin Stratejik Yatırımı**

Birçok çalışmada eşeyler arasındaki (erkek-erkek, dişi-dişi) rekabetin eşleşme seçiminde etkili olduğunu vurgulanmıştır. Rekabet sonucunda tercih edilen, gelecek kuşağa aktarılmak istenen en iyi özellikteki genleri taşıyan bireydir (Stearns ve Hoekstra, 2005).

### **2.2.1. Çalı Çekirgeleri ve Diğer Çekirge Türlerinde Yapılan Çalışmalar**

Dewsbury (1982) tarafından yapılan genel değerlendirmede; ortamda bulunan çiftleşmeye hazır dişi ve erkek oranının erkeklerin sperm transferi stratejisi üzerinde etkili olduğu vurgulanmıştır. Ortamdaki dişi sayısının artması durumunda erkekler olabildiğince çok sayıda dişiye döllemek için gerekli sperm transferini her çiftleşmeyi göz önüne alıp düzenleyebildiğini, erkek eğilimli bir ortamda ise dişinin başka bir erkek tarafından döllenesini engellemek için dişiye daha fazla sperm transfer etmesinin bekleneyeceği ve sonuç olarak erkeklerin sperm transferinde potansiyel dişi oranına göre strateji belirlediğini bildirmiştir.

Gwynne (1990) işlevsel eşey oranının (OSR) ilk olarak çiftleşme partnerlerinin ebeveyn yatırımını etkilediği ve ekolojik faktörlerin popülasyonun içerdiği birey sayısını ayarlayabileceğini belirterek, doğada böyle bir modellemenin değerlendirilmesinin oldukça zor olduğu vurgulamıştır. Çiftleşme için erişilebilir erkek ve dişi sayısı üzerinde ebeveyn yatırımının etkileri *Requena verticalis*'de (Orthoptera: Tettigoniidae) test ederek eşeyler tarafından yapılan yatırımın tür içi seçilimi kontrol ettiği yorumu yapmıştır.

Heller ve Helversen (1991) *Poecilimon affinis* ve *P. veluchianus* (Orthoptera: Tettigoniidae) türlerinin doğal yayılış alanında yaptığı çalışmada potansiyel eşey oranının erkek ve dişi çiftleşme frekansını etkilediğini ve çiftleşmelerde verilen

aranın deęiřtięini vurgulamıřlardır. Mevsimsel populasyon byklę dikkate alınarak yapılan alıřmada erkeęin diřiden daha erken ergin oluřu populasyondaki eřey oranını etkiledięini, populasyonun ierdięi iftleřmeye hazır diři sayısının fazla oluřunun iftleřmeyi yavařlattıęını bildirmiřlerdir. Potansiyel eřey oranının; iftleřmeler iin eř aramayı ve iftleřme aktivitesi iin gerekli zamanı ve iftleřmeler arasındaki sreyi kısalttıęını bildirmiřlerdir. Bu nedenle erkeęin rettięi spermatoforum ebeveyn yatırımı hipotezinden ziyade iftleřme abası hipotezini destekledięi bildirilmiřtir.

Kvarnemo ve Simmons (1998) tarafından *Requena verticalis*'te (Orthoptera: Tettigoniidae) yapılan alıřmada erkeęin potansiyel reme oranının eř seimini etkiledięini belirlemiřlerdir. Diřinin potansiyel reme oranının yksek olması diřinin reddedilme maliyetini dřrdęn ve erkeęin sınırlı besin řartlarında diřilerden daha dřk potansiyel reme oranına sahip oldukları belirlenmiřtir. Erkeęin potansiyel reme oranının diřinin kalitesinden etkilenmedięini fakat eř seiminde eřin reddedilmesini etkiledięi belirtilmiřtir.

Kvarnemo ve Simmons (1999) *Kawanaphila nartee*' de (Orthoptera: Tettigoniidae) yaptıkları alıřmada, dřk ve yksek proteinli besin diyeti uygulayarak farklı sayıda diři ve erkek ieren eřey oranı grubu oluřturulmuř ve eřey oranının seilimi nasıl etkiledięi sorusuna yanıt aranmıřtır. Kopulasyon ncesi bekleme srelerinin iftleřmeye karar verme sresi olarak tanımlanmıř ve erkek biaslı grubunun diři biaslı grubuna gre daha hızlı karar verdięi, fakat diyetin bu sre zerinde etkili olmadıęını ancak eřlerin iftleřme sırasında birbirini reddetmesinde etkili olduęunu vurgulamıřlardır. Diyet ve eřey oranı birlikte etkileřim ierisinde olduęu dřk protein diyetli diři bireylerin erkek biaslı grubunda reddedilme sıklıęının dřk olduęu, diři biaslı grupta diřinin diyetinin reddedilme sıklıęını etkilemedięi bildirilmiřtir. Bu durum iftleřme iin rekabet eden erkeklerin ses aktivitelerini arttırmasına baęlanmıř ve eřey oranının eřeylerin rollerini deęiřtirdięi řeklinde aıklanmıřtır.

*Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Acrididae) trnde yapılan alıřmada Wynn ve Vahed (2004) erkeklerin diřilerin rakip erkekle iftleřmesini engellemeye alıřtıkları ve iftleřmeden sonra diřiyi koruma altına 'mate guarding hypothesis'

aldıkları belirtilmiştir. Dişilerin çiftleşme durumunun spermatoforun dişiye transfer edilme süresini etkilediği ve virjin dişilere spermatofor transferi için daha fazla zaman harcandığı bildirilmiştir. Rakip erkeğin varlığında spermatoforun dişiye transfer edilme süresinin azaldığı ve bu durumda da tercihin çiftleşen dişinin koruma altına alınması şeklinde olduğu rapor edilmiştir.

Gao ve Kang (2006) tarafından Çin çalı çekirgesi *Gampsocleis gratiosa*'da (Orthoptera: Tettigoniidae) 5 farklı eşey oranı içeren gruplar oluşturularak işlevsel eşey oranının spermatofor yatırımı üzerine etkisi araştırılmış. Yapılan analizler sonucunda ampulla ağırlığı ve sperm sayısının farklı sayıda erkek ve dişi birey içeren eşey oranı grupları arasında farklı olduğu tespit edilmiştir. Rekabet ortamındaki erkek birey sayısı arttıkça üretilen sperm sayısının arttığı bildirilmiştir. Rakip erkek varlığında sperm sayısının artış sebebi olası sperm rekabeti sonucunda üreme başarısını arttırmak olduğu vurgulanmıştır.

Seidelmann (2006) tarafında çöl çekirgesi *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) erkeklerinin rakip bireyleri geri çekilmesini sağlamak için kur sırasında feromon salgıladığı ve kopulasyon sonrası dişiye korumaya aldığı bildirilmiştir.

*Kawanaphila mirla* (Orthoptera: Tettigoniidae) türünde dişi tarafından seçilen erkeğin çiftleşme başarısındaki değişimin nasıl olduğu sorusuna yanıt aranmış ve farklı sayılarda eşey oranı grupları oluşturularak kontrol grubu ile karşılaştırılmıştır (Lehmann ve Lehmann 2007). Erkek biaslı grupta dişi seçiminin çiftleşme için rekabet eden erkekleri etkilediğini, dişilerin daha büyük spermatofor transfer eden erkeği seçtikleri bunun nedeni olarak da dişinin beslenmeden sağlayacağı direkt faydanın neden olduğu yorumunu yapmışlardır. Erkeğin vücut büyüklüğünün ve çiftleşme sayısının spermatofor üretimiyle ilişkili olduğu bildirilmiştir. Aynı zamanda dişinin eş seçiminde ses kalitesinin etkili olduğu bildirilmiştir.

Lehmann (2007) tarafından *Xedera charactus*'da (Orthoptera: Tettigoniidae) populasyon yoğunluğunun bireylerin çiftleşme yoğunlunu nasıl etkilediği belirlenmeye çalışılmıştır. Düşük yoğunluklu populasyonda dişinin reddedilme oranının düşük olduğu fakat yüksek yoğunluklu populasyonda erkeğin reddedilme oranının yüksek olduğu belirlenmiş ve bu durumun dişinin eş seçiminde daha büyük spermatofora sahip erkeği tercih etmek istemesinden kaynaklandığını

vurgulamışlardır. Sonuçlar göstermektedir ki potansiyel üreme sayısı, çiftleşme periyodunu uzatmış ve dişinin eş arama sürecinde taktiksel bir davranış sergilemesine neden olmuştur.

Lehmann (2012) potansiyel eş yoğunluğunun ve sayısının potansiyel çiftleşecek eşeyler için karar vermelerinde önemli olabileceğini, artan eş yoğunluğunda daha fazla potansiyel çiftleşme elde edilebileceği (fakat bu durumda da fazla partnerin eşeyler için kararsızlık yaratacağı) ve daha az zaman ve enerji kaybının olacağı, aynı zamanda da predasyon riskinin azalacağı, eş yoğunluğunun azalması durumunda ise eş seçiminin maliyetinin artacağı belirtilmiştir (Koko, 2006). Benzer olarak *Chauliognathus pensylvanicus* (Coleoptera) (McLain, 1982) ve *Gryllus integer* (Orthoptera) (Cade ve Cade, 1992) türlerinde yapılan çalışmalarda ise eşey oranının çiftleşme için yapılan rekabeti arttırdığı ve eş seçiminde etkili olduğu tespit edilmiştir.

### **2.2.2. Diğer Böcek Türleri ve Hayvan Gruplarında Yapılan Çalışmalar**

Jiggins ve ark. (2000) *Acraea encedon* ve *A. encedana* (Lepidoptera) türlerinde yaptıkları çalışmada çiftleşmede dişilerin erkek için rekabet ettiği ve bu durumun yavrulara dişiden çok erkeğin yatırımının olduğu yorumu yapılmıştır. Bu türlerin dişi biaslı olan populasyonlar şeklinde bulunduğunu çünkü *Wolbachia* bakterisinden etkilenmiş bireyin erkek embriyoları öldürdüğü belirlenmiştir. Bu nedenle dişilerin üreme başarısının sınırlı olabileceği belirtilmiştir.

Ingleby ve ark. (2010) tarafından *Plodia interpunctella* (Lepidoptera)'da farklı sayıda erkek ve dişi bulduran 3 grupta sperm rekabeti seviyesinin nasıl değişebileceği belirlenmiştir. Erkek biaslı grupta transfer edilen sperm sayısının dişi biaslı ve kontrol grubuna göre oldukça yüksek olduğu bulunmuş ve dişinin poliandri göstermesi sebebiyle oluşacak yüksek sperm rekabeti riskinin erkeği stratejik sperm yatırımına ittiği vurgulanmıştır.

*Drosophila pseudoobscura* (Diptera) türünde yapılan çalışmada rakip erkeklerin çiftleşme ortamında bulunmasında kopulasyon sürelerinin arttığı ve buna bağlı olarak yumurtayı dölleme özelliği taşıyan spermin daha fazla transfer edildiğini bildirmiştir (Price ve ark., 2012). *D. melanogaster* erkekleri, rakip erkekleri algıladığında

ejakulattaki sperm sayısını artırmaktadır. Böylece olası sperm rekabeti yoğunluğunda avantaj sağlanmış olur (Levine, 2012).

Balıklardan *Syngnathus typhle* (pipefish) türünde işlevsel eşey oranının (OSR) nasıl bir etkisi olduğu tespit edilmeye çalışılmıştır (Berglund, 1993; Vincent ve ark., 1994). Erkek biaslı grupta kopulasyon sayısının dişi grubuna göre fazla olduğu, dişi biaslı grupta çiftleşmenin oldukça yavaş olduğu tespit edilmiştir. Buna ek olarak bireyler dans ederek birbirlerine kur yaptıkları ve kur dansının eşey oranındaki farklılıklar nedeniyle gecikmesinin eş seçiciliği etkilediği yorumunu yapmışlardır. Balıklardan *Oryzias latipes* (Japanese medaka) (Grant ve ark., 1995; Kvarnemo ve ark., 1995), *Poecilia reticulata* (guppies) (Jirotkul, 1999), İstakozlardan *Homerus gammarus* (Lobsters) (Debusse ve ark., 1999) türleri üzerinde yapılan çalışmalarda çiftleşme için oluşan rekabetin eşey oranı (OSR) ile arttığı yukarıdaki gibi birçok çalışmada ele alınmış, eş seçiminde eşey oranının etkisi olduğu tespit edilmiştir.

### **2.3. Çalışmanın Amaç ve Hedefleri**

Çiftleşme davranışları ve ekolojisi üzerine yapılan çalışmalar, ilgili davranış modellerini anlamak açısından son derece önemlidir. Türler arasındaki farklılaşmanın davranışsal temelleri, türün biyolojisi ile ilgili temel verileri oluşturacaktır. Bu tür çalışmalar Avrupa'da çok yaygın olmasına rağmen ülkemizde çok azdır. Yapılan davranış çalışmalarında çalı çekirgeleri sıklıkla model organizmalar olarak kullanılmaktadır. Bu çalışmada, Doğu Karadeniz Bölgesi'nde yayılış gösteren model organizma *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003 (Orthoptera: Tettigoniidae) türünde hem erkeğin spermatofor yatırımı ve özelliklerinin belirlenmesi hem de eşey oranının spermatofor yatırımı üzerindeki etkisinin anlaşılması hedeflenmiştir. Türün davranış biyolojisi ile ilgili henüz bir çalışma yapılmamıştır. Türe ilişkin temel çiftleşme davranışının nasıl olduğu bu çalışma ile ortaya çıkarılmış olacaktır. Yapılan çalışmadan elde edilen sonuçlar üreme davranışının canlı gruplarında nasıl şekillendiği, eş tercihlerinin nasıl olduğu, erkek ve dişi arasındaki farklı stratejilerin neler olabileceğine ilişkin bilgiler verecektir. Bu bilgiler davranış biyolojisine önemli katkılar sunar. Buradan elde edilecek veriler davranışın genetik temellerinin anlaşılmasında, türleşme olgusunun anlaşılması gibi hususlarda yaygın bir etkiye sahiptir. Çok sayıda uzun antenli çekirgenin, ülkemizde

yayıllıř gösteriyor olması ve bir çoęunun bu tür alıřmalarda model organizma olarak kullanılabilir potansiyele sahip olması davranıř alıřmaları iin avantaj saęlayacaktır.

Ülkemizde yayılıř gösteren *Isophya* türlerinin önemli bir kısmı endemik olup, bu grup üzerinde yapılacak alıřmalar ile biyoeřitlilięin ortaya ıkarılması ve yakın zamanda ortaya ıkan türleşme sürecinin anlaşılması evrimsel biyoloji aısından önemli katkılar saęlayacaktır (Sevgili ve ark., 2006). Bu bağlamda, türleşme öncesi izolasyon mekanizmaları olarak iş gören davranıřsal farklılıkların nedenlerinin anlaşılması büyük önem taşır. İlgili gruba ait türler üzerinde iftleşme davranıřları ve spermatofor ierikleri ile ilgili alıřmalar devam etmektedir (H. Sevgili, sözlü görüşme). Böylece, *I. rizeensis* türü üzerinde yapılacak bu alıřma, cinsin dięer türleri üzerindeki yapılacak alıřmalara yönelik bilimsel arařtırma planlamaları iin yol gösterecektir.

### 3. MATERYAL ve YÖNTEM

#### 3.1. Materyal

##### 3.1.1. *Isophya* Brunner von Wattenwyl, 1878

*Isophya* Brunner von Wattenwyl (Orthoptera: Tettigoniidae) cinsi, yaklaşık 90 tür ile Phaneropterinae alt familyası içerisinde *Poecilimon*'dan sonra en fazla tür içeren cinslerden ikincisidir (Sevgili, 2004; 2012; Ünal, 2013; Eades ve ark., 2013).

##### 3.1.2. Model organizma *Isophya rizeensis* Sevgili, 2003

*Isophya* türleri çoğunlukla Avrupa'nın Güney batısı, Anadolu ve Kafkaslar'da yayılış gösterirler ve bazıları bu alanlar içerisinde kısıtlı bir dağılımı vardır (Sevgili 2004). Türkiye'de çok sayıda *Isophya* türü mevcut olup, bunların birçoğu Anadolu'ya endemiktir (Sevgili ve Heller 2003, Sevgili 2004). Model organizma *Isophya rizeensis* endemik türlerden sadece birisidir. *I. rizeensis* türünü ayırt etmek için kullanılan diagnostik karakterler, morfolojik bazı farklılıklara dayanır. Kullanılan morfolojik karakterlerin en önemlileri pronotum, tegmina, erkek serkusları, disi subgenital plakası ve ovipozitordur (Sevgili 2003, 2004). Erkek ve dişi bireylerde kanatlar kısalmıştır. Erkek ve dişilerde kanatlar ses çıkarmada kullanılır. Çıkarılan kur sesinin analizleri ise türün teşhisinde önemli rol almaktadır. *I. rizeensis* türünün hem dişi hem de erkek bireylerinde farklı renk varyasyonları görülmektedir. Bu renk varyasyonu erkek bireylerde yeşil, kahverengi ve siyah olmak üzere 3 genel renk morfunu ayrılabilir (Şekil 3.2.) Dişi bireylerdeki renk morfu ise açık ve koyu tonlara sahiptir. Bu nedenle dişi bireylerdeki renkler yeşil, koyu yeşil, desenli ve siyah olacak şekilde (Şekil 3.3.) skala oluşturulabilir (Sağlam 2004). Abdomenin dorsal yüzeyinde iki şerit şeklinde bant bulunur. Dorsalde bulunan bu bantlar beyaz ve sarı olmak üzere varyasyon gösterirken abdomenin ventral yüzeyi ise sarı, kahverengi ve kırmızı olmaktadır. Bireylerdeki renk varyasyonlarının nedeninin yükseklik ve habitat seçimi ile ilgili olduğu bildirilmiştir (Sağlam 2004).

*I. rizeensis* türü Doğu Karadeniz Bölgesinde Trabzon'un doğusundan Arhavi'ye kadar uzanan Kaçkar dağlarının kuzey yamaçlarından ve özellikle de yoğun populasyonlar halinde Rize İlinin Çamlıhemşin İlçesinden bilinmektedir (Sevgili



2004). Genel olarak vertikal zonda 300 m-2500m ye kadar yayılış gösterir. Orman kommünitesi içerisindeki açıklıklarda, alçak kesimlerde genellikle yol kenarındaki otluklarda ve çalılıklarda bulunurken yüksek kesimlerde subalpin çalılıklarda ve çayırlarda bulunur. Nimfler genel olarak Mayıs ve Haziran ayının başı ile beraber görülmeye başlar. Erginler Haziran, Temmuz ve Ağustos ayları arasında görülmektedir. Fakat yüksek kesimlerde nimf çıkışı ergin birey gelişimi değişebilir.

### 3.1.3. Nimf gelişimi

Yumurta açılımı gerçekleştiikten sonra yumurtadan yeni çıkmış nimfler, erginlerin kanatsız ve küçük formlarıdır. Nimfler erginliğe ulaşmak için deri değiştirirler ve her deri değiştirmede vücutlarını boyca büyütürler. Kanat gelişiminin tamamlanması, ovipositor ve serkusun sertleşmesi ile ergin deri değişimi sonlanır. Bireyler deri değişimi için kendini yere dikey olarak konumlandırarak üzerindeki deriden sıyrılır (Şekil 3.1.). Ergin deri değişimin hemen ardından açık yeşil renkte olan renk ergin deri değişiminden itibaren gün içinde asıl rengini alır (skleritizasyon) ve çoğunlukla 1-2 gün sonra erkekler çağrı sesleri oluşturmaya başlarlar.

Morfolojik olarak erkek ve dişiler arasında önemli farklılıklar vardır. Erkeklerde kanatlar daha uzun ve renklenme daha göze çarpıcıdır (Şekil 3.2.). Dişiler (Şekil 3.3.) genel olarak yeşil ve zaman zaman siyah tonlarda ve tek düze renklenmeye sahiptir. Dişilerin kanatları oldukça kısa olmakla birlikte, üstte kavuşurlar ve erkeğin çağrı sesine tepki verirler (Sevgili ve ark. 2012).



Şekil 3.1. Model organizma *Isophya rizeensis*'in son deri değişimi (Fotoğraflar: Arzu YİĞİT).



Şekil 3.2. Erkek *Isophya rizeensis*'in farklı renk morfları (Fotoğraflar: Hasan SEVGİLİ, Arzu YİĞİT).



Şekil 3.3. Dişi *Isophya rizeensis*'in farklı renk morfları (Fotoğraflar: Hasan SEVGİLİ)

## 3.2. Yöntem

Çalışma süresince izlenen yöntemler, arazi ve laboratuvar çalışmaları, istatistiksel analizler alt başlıklarında detaylandırılarak verilmiştir.

### 3.2.1. Arazi Çalışmaları

#### 3.2.1.1. Örneklerin Toplanması ve Laboratuvara Getirilmesi

Çalışma alanı, coğrafi konum olarak *Isophya rizeensis*'in tip lokalitesi ve civarından, Rize/Çamlıhemşin/ Çat yolu (770m), Çat düzü (1058m) ve Çat köyü (1600m) mevkieinden 40° 55' 38.3" – 40° 53' 36.9 - 40° 52' 23.4" kuzey enlemleri ile 40° 57' 24.2" – 44° 55' 854 - 40° 56' 347" doğu boylamları toplanmıştır. 9-11 Haziran 2012 tarihlerinde 150 erkek 150 dişi olmak üzere toplam 300 adet nimf toplanmıştır. Bu nimfler elle veya atrap ile yakalanmış ve boyutları 20x20x16 olan kafesler içerisine alınmıştır. Toplanan örneklerin beslenmesi için kafeslere örneklerin üzerinde toplandıkları bitkilerden yerleştirilmiştir.

Toplanan örnekler, kafesler içerisinde bireylerin birbirine zarar vermeyecek sayıda bölüştürülmüş ve Ordu Üniversitesi Biyoloji Bölümü Zooloji Laboratuvarı'na taşınmıştır.



**Şekil 3.4.** *Isophya rizeensis*'in araziden toplanması ve kafeslere yerleştirilmesi (Fotoğraflar: Hasan SEVGİLİ)

### 3.2.2. Laboratuvar Çalışmaları

#### 3.2.2.1. *I. rizeensis* bireylerinin beslenmesi ve laboratuvar koşulları

Nimf halinde lokalitelerden toplanan bireyler taşınmada kullanılan kafeslerden (Şekil 3.5.) alınıp labaratuvarında gelişimlerini tamamlanması için 30x30x40 boyutundaki kafeslere (Şekil 3.6.) yerleştirilmiş, erkek ve dişi bireyler ayrı ayrı muhafaza edilmiştir. Laboratuvardaki sıcaklık koşulları klima kullanılarak 22-25°C arasında tutulmuştur. Gerek çekirgelerin kafesleri içerisindeki otlar ve gerekse kutu tabanındaki peçete günlük olarak ıslatılmış, böylece çekirgelerin doğal habitatlarındaki yarı ıslak ve yüksek nemli ortam oluşturulmaya çalışılmıştır.

Bireylerin beslenmesinde kampüs çevresindeki *Urtica dioica*, *Ranunculus sp.*, *Anthemis sp.*, *Rubus sp.*, *Plantago aquatica*, *Trifolium sp.* bitkilerinden taze olarak toplanmıştır. İlave besin olarak iyice yıkandıktan sonra marul, salatalık ve elma dilimleri ile beslenmeleri sağlanarak erginleşmeleri takip edilmiştir. Kafeslerin temizliği günlük olarak yapılmış ve kuruyan/yenilen bitkiler günlük olarak kontrol edilerek tazeleriyle değiştirilmiştir.

Kafesler her gün kontrol edilerek ergin olan bireyler toplanmış, yaşlarının tespiti için ergin olma tarihleri kaydedilmiş, her bireye özgü numara içeren etiketler arka femura takılarak tüm bireylerin etiketlenmesi sağlanmış (Şekil 3.2. ve Şekil 3.3.) ve daha az sayıda birey içeren küçük gruplar halinde kafeslere yerleştirilmişlerdir. Ergin deri değişiminden sonra erkek ve dişi bireyler için yaşadıkları her geçen gün bir yaş olarak belirtilmiştir.



**Şekil 3.5.** Laboratuvar ve arazi çalışması sırasında kullanılan 20x20x16 boyutundaki kafesler (Fotoğraf: Arzu YİĞİT)



**Şekil 3.6.** Laboratuvar çalışması sırasında kullanılan 30x30x40 boyutundaki kafesler (Fotoğraflar: Arzu YİĞİT)

### 3.2.2.2. Çiftleştirme Protokolü

Bu çalışmada rekabetin varlığında erkek ve dişinin çiftleşme stratejileri anlaşılmasına çalışılmıştır. Özellikle erkeğin spermatofor, spermatofilaks, ampulla ve sperm sayılarını farklı rekabet koşullarında farklı şekillerde düzenleyip düzenlemediği test edilmek istenmiştir. Bu amaçla, ergin olan virjin dişi ve erkek bireyler grup halinde buldukları kafesten rastgele seçilerek 5 farklı eşey oranı grubu oluşturulmuştur. Grup 1; 1E1D, grup 2; 1E 2D, grup 3; 1E 4D, grup 4; 2E 1D, grup 5; 4E 1D şeklinde farklı sayıda birey sayıları içermektedir. Erkekler

oluşturdukları sesler ve daha önceki yılda yapılan ön çalışmada elde edilen bilgiler baz alınarak 5 yaşından itibaren dişiler ise 7 yaşından itibaren gruplara dahil edilerek çiftleşme denemeleri başlamıştır. Çünkü daha erken yaşlarda erkeklerde ampullada bulunan sperm sayısının oldukça yetersiz olduğu ve dişilerin de çiftleşmeye isteksiz oldukları anlaşılmıştır.

Rastgele seçilen bireyler her gün aynı zaman diliminde beş grup ayrı ayrı olacak şekilde 16x16x12 boyutundaki plastik kaplara yerleştirilmiş ve çiftleşmeleri izlenmiştir. Çiftleşmeden önce dişi ve erkek bireylerin vücut ağırlıkları belirlemek amacıyla Ohaus Pro-Adventeur Marka (0.1mg) hassas terazi ile tartılmışlardır. Tartımdan sonra çekirgeler dikkatli bir şekilde çiftleşme kaplarına yerleştirilmiş ve çiftleşmeler beklenmiştir. Bireylerin çiftleşme için bir araya konulma saatleri kaydedilerek kopulasyon öncesi bekleme süresi olarak not edilmiştir. Dişinin erkeğin abdomenine çıkıp metanotal bezden beslendiği süre metanotal beslenme olarak, erkeğin dişiyi ovipozitorun kaidesinden yakaladığı andan itibaren spermatofor transferinin gerçekleşmesi için geçen süre ise kopulasyon süresi olarak kaydedilmiştir. Çiftleşen bireyler çiftleşme ortamından uzaklaştırılmış ve daha sonra dişiler dikkatli bir şekilde transfer edilmiş spermatofor ile birlikte tartılmıştır. Daha sonra spermatofor dişiden ince uçlu pens yardımıyla alınmış ve spermatofor tek olarak tartılmıştır. Spermatoforun içerdiği iki kısım ampulla ve spermatofilaks ince uçlu pens yardımıyla hassas bir şekilde birbirinden ayrılmış, daha sonra ayrı ayrı ağırlıkları ölçülmüştür. Tartılan ampullalar önceden hazırlanan su içerisinde kırılmış enjektör yardımıyla spermin su içerisinde homojen dağılması sağlanmıştır. Hemen kenarda ayrı tutulmuş olan çiftleşen erkeğin çiftleşme sonrası ağırlığı ölçülerek spermatofor için transfer ettiği vücut ağırlığı belirlenmiştir. Çiftleşen erkek bireyler tekrar spermatoforun oluşturabilmesi için ayrı kafese alınarak üç gün sonra tekrar çiftleştirilmek üzere ayrılmıştır. Farklı eşey sayılarının bulunduğu gruplarda gerçekleşen her çiftleşme için yukarıda belirtilen protokol gerçekleştirilmiştir. Çiftleşen erkek ve dişi bireyler deneyden sonra % 70'lik alkolde muhafaza edilmiştir. Vücut ölçüleri pronotum, arka femur ve ovipozitor uzunlukları dijital kumpas yardımıyla ölçülmüştür.

### 3.2.2.3. Sperm Sayımı

Belirlenen hacimlerde su içerisinde ampullanın kırılmasıyla homojen hale getirilen spermler Neubauer lamında Leica DM 500 model ışık mikroskopunda x10'luk objektifte sayılmıştır. Her sayım öncesi spermin bulunduğu karışım en az on beş kez enjektör yardımıyla homojenize edilmiş ve lam üzerine damlatılmıştır. Neubauer lamında 1 ml'lik hacimlerde 8 adet kare sayılmıştır. Her bireye ait sperm örneği için en az 5 kez sayım yapılmıştır. Sayım yapılırken hava kabarcığının oluşması durumunda; kabarcığın sperm sayımının engelleyeceği düşünülerek kabarcığın bulunduğu kare sayımı iptal edilmiştir. İptal edilen sayım için ilave olarak sayım yapılmıştır ve sayılan kare sayısı not edilmiştir. Yapılan beş ya da daha fazla sayımın ortalaması alınarak her bireye ait sperm sayısı hesaplanmıştır.

### 3.2.3. İstatistiksel Analizler

Tüm çiftleşmelerden elde edilen çiftleşme öncesi erkek ve dişi vücut ağırlıkları, çiftleşme sonrası erkek vücut ağırlığı, erkek ve dişi arka femur, pronotum uzunlukları, ovipozitor uzunluğu spermatofor, spermatofilaks, ampulla ağırlıkları, % Spermatofor, % Spermatofilaks, % ampulla, sperm sayısı, kopulasyon ve metanotal bez beslenme sürelerinin ortalama, standart sapma, minimum ve maksimum değerlerinin hesaplanmasında tanımlayıcı istatistik yapılmıştır.

Veriler gerekli istatistiksel testlere tabi tutulmadan önce normallik varsayımı açısından Shapiro Wilk testi ile varyansların homojenliği açısından Levene testi ile kontrol edildikten sonra teze konu olan uygulama grupları arasındaki farklılıklar değerlendirilmiştir. Çalışmada kullanılan tüm istatistiksel hesaplamalarda SPSS 16.0 versiyonu istatistik paket programı kullanılmıştır.

Erkek ve dişi vücut ağırlıkları, erkek ve dişi pronotum, femur, ovipozitor uzunlukları, spermatofor, spermatofilaks, ampulla ağırlıkları ve sperm sayısı gibi değişkenler arasındaki ilişkinin yönünü ve ilişkinin önemini belirlemede Korelasyon analizi (Pearson Correlation) yapılmıştır.

Sperm sayısı ile ampulla ağırlığı, ampulla ağırlığı ile spermatofilaks ağırlığı, ampulla ağırlığı ile spermatofor ağırlığı, spermatofor ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı,

spermatofilaks ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı arasındaki ilişkinin büyüklüğünü belirlemek için regresyon analizi ve ilişki grafiği (Scatterplot) kullanılmıştır.

Farklı eşey oranı grupları arasındaki spermatofor yatırımı farklılığını görmek amacıyla yapılan ANOVA (tek yönlü varyans) analizi yapılmıştır ve yapılan analizde eşey oranı faktör olarak kullanılırken bağımlı değişkenleri spermatofor ve içerikleri (spermatofilaks, ampulla ve sperm sayısı) oluşturmuştur. Eşey oranı grupları arasında farklılık olmaması erkeklerin çiftleşmedeki stratejik yatırımında eşey oranı dışında etkili olan parametreleri görmek amacıyla ANCOVA analizi uygulanmıştır. Spermatofor, spermatofilaks, ampulla ağırlıklarının, sperm sayısı ve kopulasyon sürelerinin 5 farklı eşey oranını grubundan elde edilen çiftleşme verilerinin grup ortalamalarının farklılığını değerlendirilmesinde eşey oranı sabit değişken (fixed faktör), spermatofor ve içerikleri ayrı ayrı bağımlı değişken olarak, erkeğin yaşı, vücut ağırlığı, çiftleşme durumu ve dişinin ağırlığı eşdeğişken (covariate) olarak ANCOVA analizinde kullanılmıştır.

Spermatofor, spermatofilaks, ampulla ağırlıklarının ve sperm sayısının 5 farklı eşey oranı grubunun her bir çiftleşmesinde elde edilen veriler ortancaya göre yayılışlarının ve hangi değerler arasında yer aldıklarını göstermek için Boxplot grafiği kullanılmıştır. Farklı eşey oranı gruplarında ampulla ağırlığı ile spermatofilaks ağırlığı, ampulla ağırlığı ile spermatofor ağırlığı, spermatofor ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı, spermatofilaks ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı, ampulla ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı arasındaki ilişkinin büyüklüğünü belirlemek için regresyon analizi ve ilişki grafiği (Scatterplot) kullanılmıştır.

Deney gruplarından elde edilen kopulasyon öncesi bekleme sürelerinin grup ortalamalarının farklılığının değerlendirilmesinde ANOVA kullanılmıştır. Gruplar arasındaki farklılığın yönü TUKEY testi ile açıklanmaya çalışılmıştır.

Deney süresince kullanılan tüm erkeklerin yaşları genç, orta, yaşlı olarak sınıflandırılarak yaşın spermatofor yatırımındaki etkisini ve yatırım farklılığını görmek amacıyla ANOVA testi uygulanmıştır.



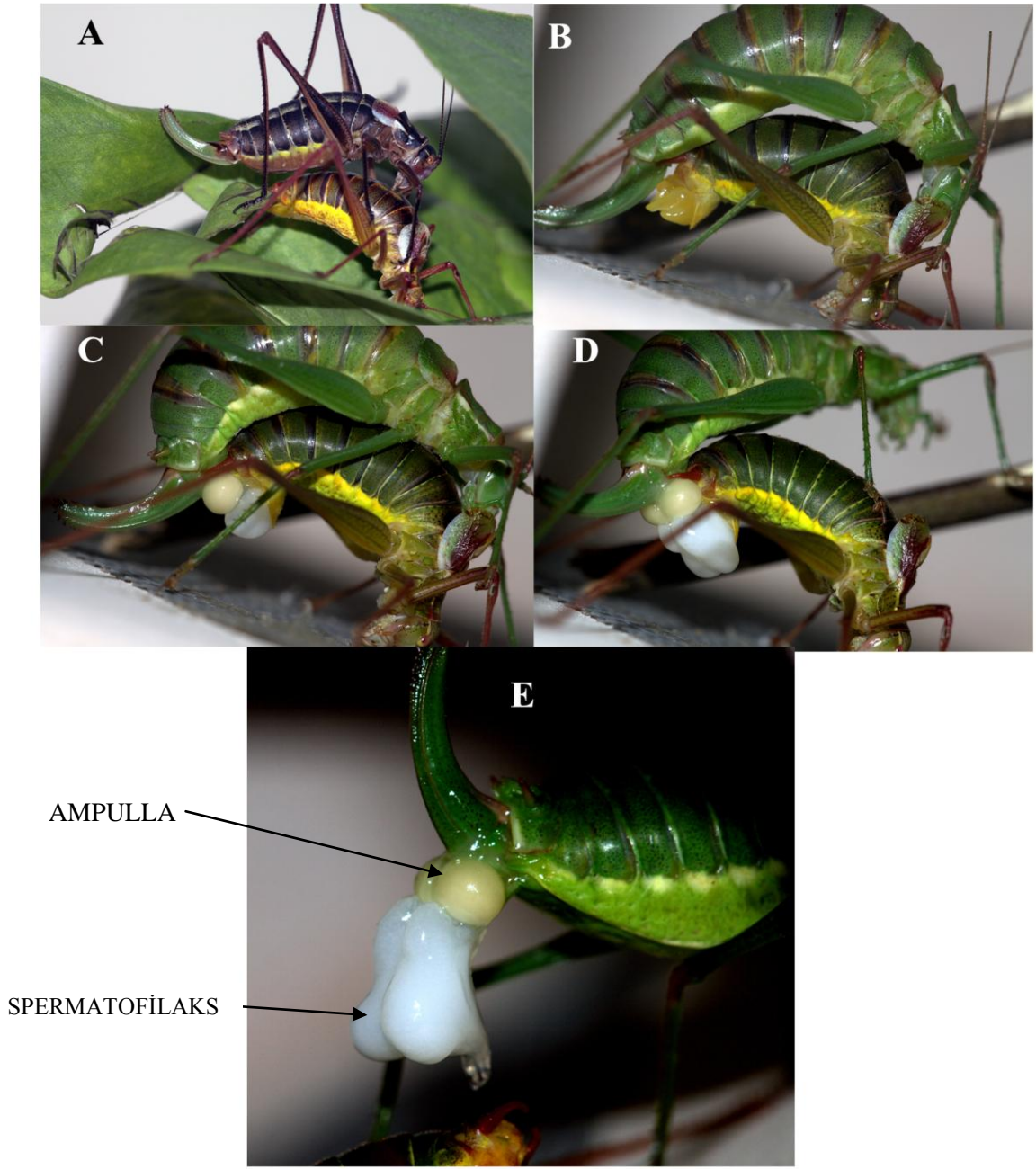
## 4. ARAŞTIRMA BULGULARI

### 4.1. *Isophya rizeensis*'in Çiftleşme Davranışı

Çalışılan türde çiftleşme davranışı erkeklerin kur sesleri ile başlar. Dişiler de erkeklere akustik olarak cevap verirler. Erkek ve dişinin kanatları vasıtasıyla çıkardıkları kur sesiyle başlayan çiftleşme davranışını dişi ve erkeğin antenleri vasıtasıyla birbirine teması takip eder. Temastan sonra erkek dişiye arkasını dönerek dişiye altına girmek üzere gerisin geriye harekete geçer ve istekli dişinin kendi abdomeni boyunca üzerine tırmanıp çıkmasına izin verir (Şekil 4.1.A.). Abdomene tamamen tırmanmış dişi I. abdominal tergitten dışarı açılan metanotal bezin salgısıyla beslenirken erkek serkuslarıyla dişinin ovipositor kaidesinden yakalamaya çalışır (Şekil 4.1.B.). Birkaç yakalama denemesinin ardından erkek serkuslarıyla dişinin gonangulum kısımlarından sıkıca kavrar. Daha sonra çiftleşme başlar ve erkek spermatoforu dişiye transfer eder (Şekil 4.1.). Spermatoforun transferi sırasında, erkek ilk olarak ampullayı dişinin genital açıklığına yapıştırır (Şekil 4.1.B.) ve ampulla transferi bittiğinde bir boğum oluşturacak şekilde ampullayı sıkar ve spermatofilaksın transferine devam eder (Şekil 4.1.C ve Şekil 4.1.D.). Erkeğin yaptığı bu hareket spermatofilaks ve ampulla ayrımının kolay yapılmasını sağlar. Dişinin metanotal bez beslenmesini spermatofor transferi başladığında bitirdiği gözlenmiştir. Erkeğin dişiye naklettiği spermatofor bittiğinde erkek ve dişi birbirinden ayrılır ve çiftleşme sona erer (Şekil 4.1.E). Çiftleşmenin ardından dişi abdomenini alttan bükerek ağzına yaklaştırır (Şekil 4.2.) ve ilk olarak spermatofilakstan başlayarak daha sonra ampullayı yavaş yavaş yer. Dişinin spermatofordan beslenmesi sırasında sperm ampulladan spermatekaya transfer edilir.

Bireylerin çiftleşmesi sırasında görülen bir diğer husus, rekabet ortamında gösterdikleri agresif davranışlardır. Özellikle 4 erkek 1 dişi bulunan grupta görülen bu davranışta erkek bireyler dişi gibi davranarak erkeğin sırtına tırmanarak kanatlarını yer. Başka erkek tarafından kanadı yenilen (Şekil 4.3.) erkeğin ses kalitesi kanadın deformasyonu nedeniyle bozulabilmektedir. Çiftleşmek için birbirine yönelen bireyler ise bir başka erkek birey tarafından çiftleşme pozisyonu almadan engellenebilmektedir.

Diğer taraftan 4 dişinin bulunduğu grupta çiftleşmek için erkeğe yönelen dişiye diğer dişiler engellemeye çalışırlar. Örneğin; erkeğin üzerine tırmanmak için yönelen dişi başka bir dişi tarafından itilerek veya erkeğin üzerine tırmanan dişinin reddedilmesini sağlamak için erkeğe antenleriyle dokunuşlar yaparak engellemeye çalışmışlardır.



**Şekil 4.1.** A) Dişinin erkeğin abdomenine tırmanması B) Dişinin erkeğin metanotal bez salgısından beslenmesi C-D) Spermatoforun transfer edilişi E) Dişiye transfer edilmiş spermatofor (Fotoğraflar: Hasan SEVGİLİ)



Şekil 4.2. Erkek tarafından dişiye transfer edilen spermatoforun dişi tarafından yenilmesi (Fotoğraflar: Arzu YİĞİT).



Şekil 4.3. Rakip erkek tarafından kanatları tahrip edilmiş erkekler (Fotoğraflar: Arzu YİĞİT)

#### 4.2. Spermatofor Yatırımı ve İçeriği

Çalışmada kullanılan toplam 177 çiftleşmeden elde edilen dişi ve erkeklerin vücut ağırlığı, erkek ve dişi pronotum, femur, ovipositor uzunlukları, spermatofor, spermatofilaks, ampulla ağırlıkları ile sperm sayısı, % spermatofor, % spermatofilaks, % ampulla, metanotal bez beslenme ve kopulasyon sürelerinin ortalama, standart sapmaları Çizelge 4.1’de verilmiştir.

Çizelge 4.1. *Isophya rizeensis*’te tüm çiftleşmelere ait çiftleşme parametreleri

DEĞİŞKENLER	N	Min.	Max.	Ortalama	SS
Dişi Femur Uzunluğu (mm)	120	14.76	18.73	16.85	.836
Dişi Pronotum Uzunluğu(mm)	119	3.19	5.02	4.30	.334
Ovipositor (mm)	118	9.31	11.70	10.72	.503
Dişi Ağırlığı (mg)	176	625	1345	977.15	131.15
Erkek Femur Uzunluğu (mm)	145	14.21	17.94	16.02	.904
Erkek Pronotum Uzunluğu	144	3.20	4.26	3.72	.222
Erkek Ağırlığı (mg)	177	519	1100	811.21	101.12
Spermatofor Ağırlığı (mg)	177	61	260	176.53	31.15
Ampulla Ağırlığı (mg)	177	17	77	46.01	11.06
Spermatofilaks Ağırlığı (mg)	177	38	190	127.92	23.56
Sperm Sayısı x10 <sup>4</sup>	176	315	4202	1934	813.494
Kopulasyon Süresi (sn)	109	25	59	42.28	7.47
Metanotal Beslenmesi (dk)	100	1	7	2.59	1.85
% spermatofor	177	6.82	30.085	21.87	3.51
% spermatofilaks	177	4.25	22.61	15.84	2.64
% ampulla	177	2.04	9.63	5.72	1.36

Çizelge 4.1 incelendiğinde çiftleşme öncesi ağırlık ölçümlerinde ortalama olarak dişi ağırlığı 977 mg, erkek ağırlığı ise 811 mg olarak belirlenmiştir. Diğer böceklerde olduğu gibi dişiler erkelere nazaran daha büyüktür. Erkekler her çiftleşmede ortalama 176.53 mg spermatofor, 127.92 spermatofilaks, 46.01 ampulla yatırımı yapmıştır. Spermatofor erkek vücut ağırlığının % 21.87’ni oluşturmaktadır. Erkeğin çiftleşme boyunca transfer ettiği spermatoforun % 74’ünü spermatofilaks % 26’sını ise ampulla oluşturmaktadır.

#### 4.3. Erkek Ağırlığı ile Spermatofor İçeriği Arasındaki İlişkiler

Yapılan korelasyon analizi sonucunda erkeğin arka femur uzunluğu ile erkeğin vücut ağırlığı arasında pozitif bir ilişki bulunurken ( $p < 0.001$ ,  $N=145$ ) erkeğin vücut ölçüleriyle (arka femur, pronotum) çiftleşme yatırımı arasında (spermatofor ve içerikleri) herhangi bir ilişkiye rastlanılmamıştır. Spermatofor, spermatofilaks,

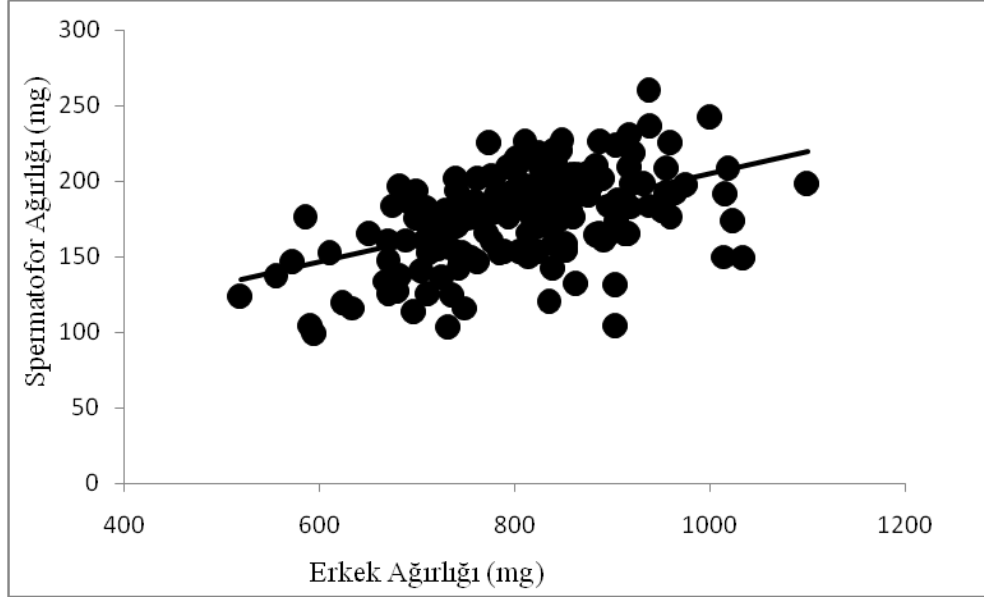
ampulla, erkek vücut ağırlığı, dişi vücut ağırlığı ve sperm sayısının birbirleriyle olan ilişkileri Çizelge 4.2.de verilmiştir.

**Çizelge 4.2.** Dişi ve erkek ağırlıkları ile spermatofor içeriği arasındaki ilişkiler (Korelasyon analizi, N<sub>çiftleşme</sub> sayısı: 177)

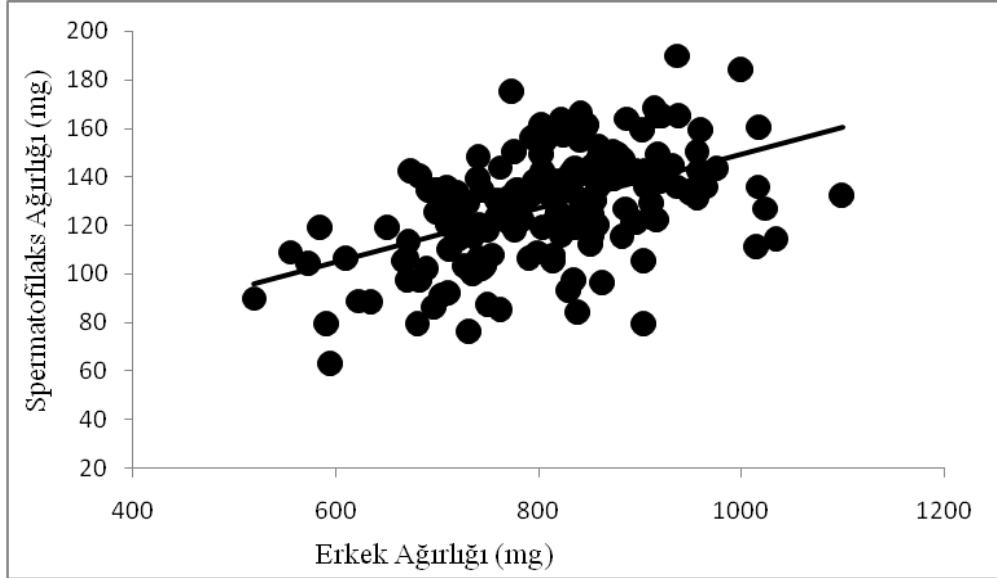
	Sp (mg)	Amp(mg)	Sfx (mg)	Sperm	Kop süresi (sn)	Erkek (mg)
<b>Sp (mg)</b>	1	0.744**	0.925**	0.416**	0.271**	0.492**
<b>Amp (mg)</b>	0.744**	1	0.540**	0.516**	0.216*	0.272**
<b>Sfx (mg)</b>	0.925**	0.540**	1	0.352**	0.344**	0.497**
<b>Sperm</b>	0.416**	0.516**	0.352**	1	0.302**	0.094
<b>Kop. Süresi</b>	0.271**	0.216*	0.344**	0.302**	1	0.067
<b>Erkek(mg)</b>	0.492**	0.272**	0.497**			1
<b>Dişi (mg)</b>						.256**

\*\* p< 0.01 \* p< 0.05

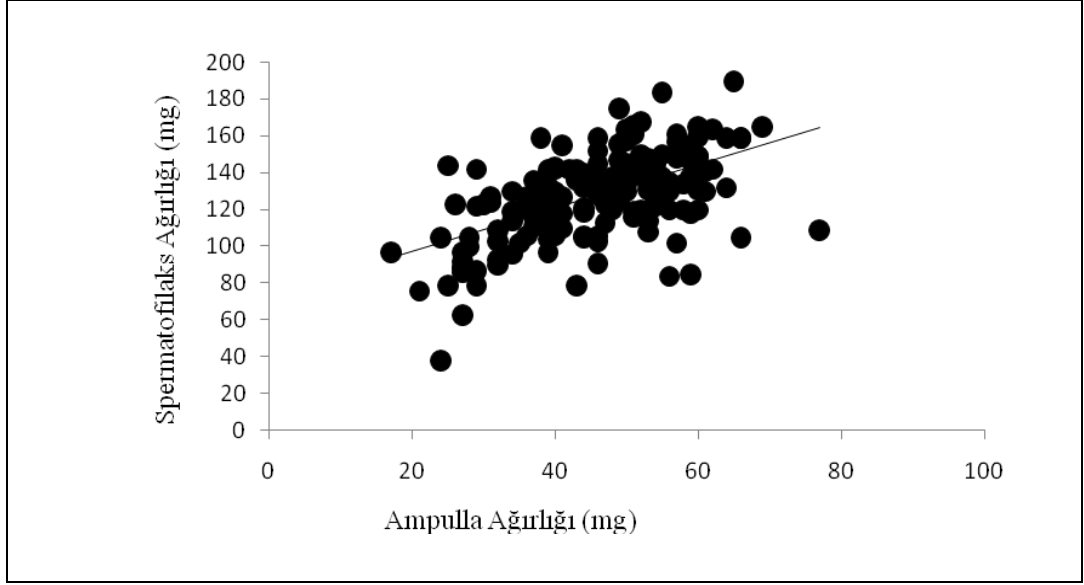
Elde edilen veriler analiz edildiğinde spermatofor ağırlığı ile erkek vücut ağırlığı arasında pozitif bir ilişki görülmektedir (p<0.01 Pearson,  $r^2 = 0.24$  Linear Regresyon, Şekil 4.4.). Bu değerlere göre ağır erkekler hafif olan erkeklere oranla daha ağır spermatofor oluşturmaktadırlar. Spermatofilaks ağırlığı ile erkek ağırlığı arasında da pozitif bir ilişki vardır ve ağır erkekler daha ağır spermatofilaks üretmektedirler (p<0.01 Pearson,  $r^2 = 0.25$ , Linear Regresyon, Şekil 4.5.) Ampulla ağırlığı ile erkek ağırlığı arasında da pozitif ancak zayıf bir ilişkiye rastlanırken (p<0.01 Pearson), erkek ağırlığı ile sperm sayısı arasında bir ilişkiye rastlanılmamıştır (p>0.05). Korelasyon analizi spermatofor ağırlığı ile spermatofilaks ağırlığı arasında güçlü bir ilişkinin olduğunu göstermiştir (p<0.01 Pearson). Aynı güçlü ilişki spermatofor ağırlığı ile ampulla ağırlığı arasında da saptanmıştır (p<0.01,  $r^2 = 0.55$ , Linear regresyon, Şekil 4.7.). Spermatofor ağırlığı ile oluşturulan sperm sayısı arasında pozitif bir ilişki bulunmuştur (p<0.01). Spermatofor ağırlığı arttıkça spermatofilaks ve ampulla ağırlığı paralel olarak artarken, sperm sayısı nispeten daha az oranda artmaktadır. Çiftleşmelerde daha büyük ampulla daha büyük spermatofilaks tarafından çevrelendiği anlaşılmaktadır (p<0.01 Pearson,  $r^2 = 0.31$ , Linear Regresyon Şekil 4.6.). Ampulla ağırlığı ile üretilen sperm sayısı arasında pozitif bir ilişki bulunmuştur (p<0.01,  $r^2 = 0.28$ , Linear Regresyon Şekil 4.8.) ve daha ağır ampulla daha fazla sayıda sperm içermektedir.



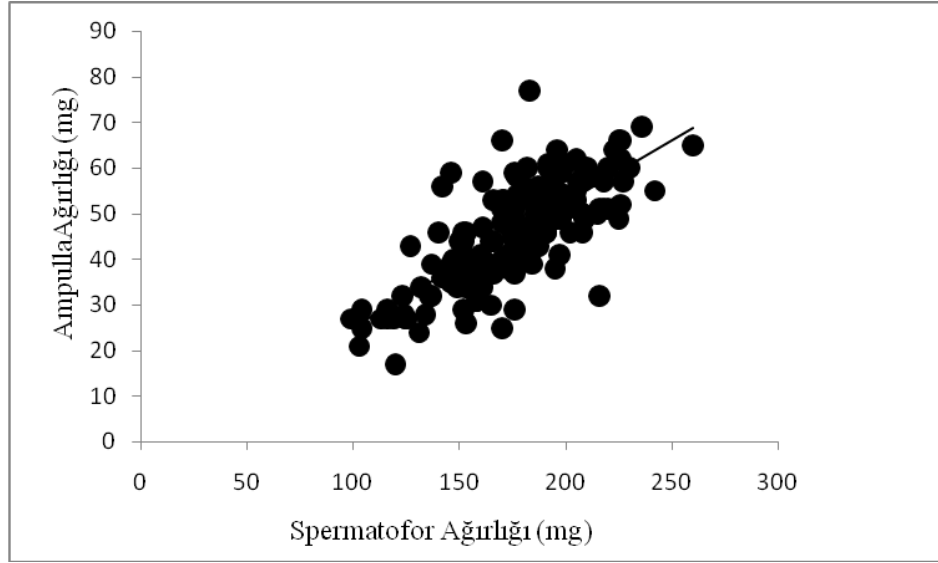
**Şekil 4.4.** Erkek vücut ağırlığı ve spermatofor ağırlığı arasındaki ilişki ( $r^2 = 0.24$ ,  $p < 0.01$ ,  $N=177$ , Regresyon)



**Şekil 4.5.** Erkek vücut ağırlığı ve spermatoflaks ağırlığı arasındaki ilişki ( $r^2 = 0.25$ ,  $p < 0.01$ ,  $N=177$ , Regresyon)

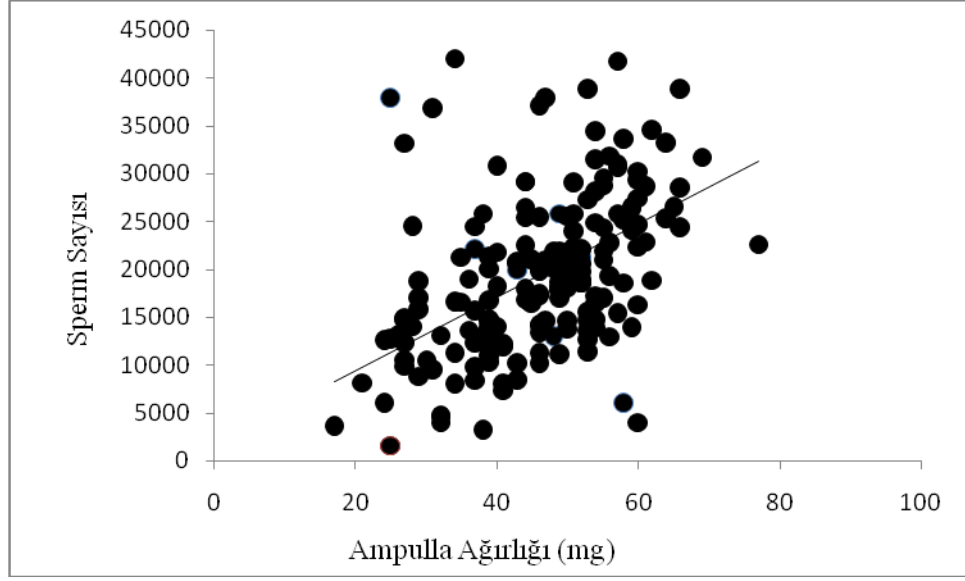


**Şekil 4.6.** Ampulla ağırlığı ve spermatofilaks ağırlığı arasındaki ilişki ( $r^2 = 0.31$ ,  $p < 0.01$ ,  $N=177$ , Regresyon)



**Şekil.4.7** Spermatofor ağırlığı ve ampulla ağırlığı arasındaki ilişki ( $N=177$ ,  $r^2 = 0.55$ ,  $p < 0.01$ , Regresyon)





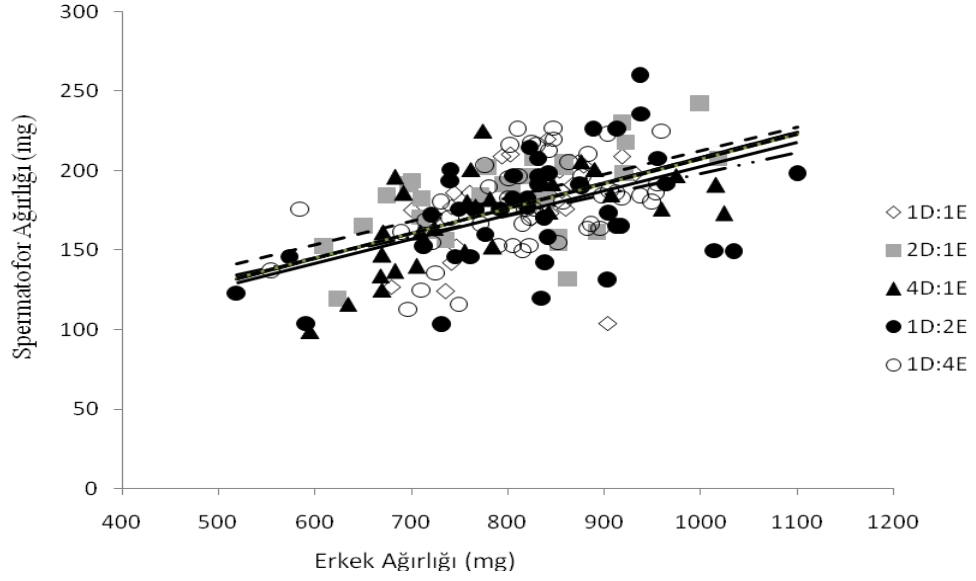
**Şekil 4.8** Ampulla ağırlığı ve sperm sayısı  $\times 10^3$  arasındaki ilişki ( $r^2 = 0.28$ ,  $p < 0.01$ ,  $N = 177$ , Regresyon)

#### 4.4. Eşey Oranı Gruplarına Bağlı Erkek, Dişi Ağırlığı ve Spermatozor İçeriğinin Değişimi ve Regresyon İlişkileri

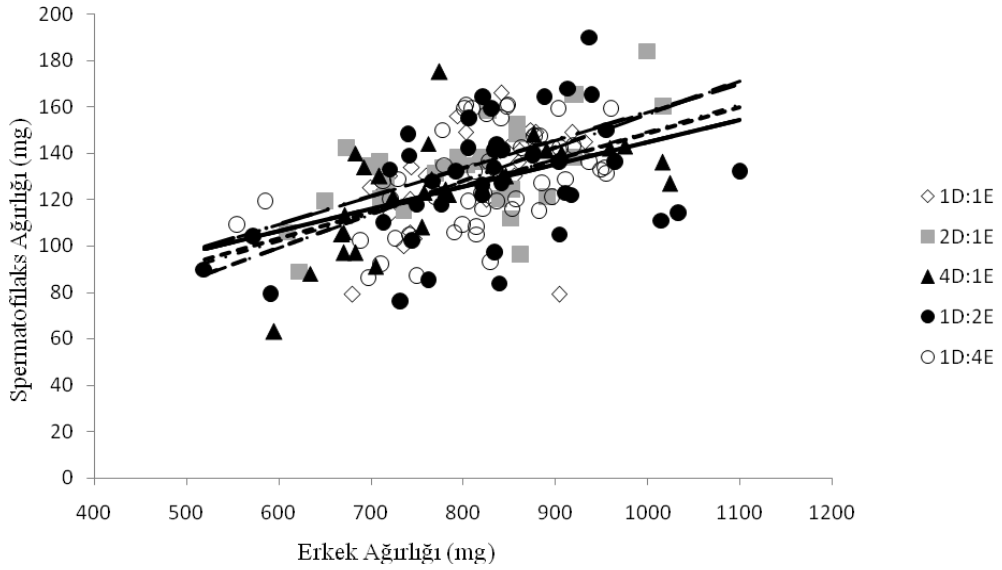
Farklı eşey oranı grupları arasındaki yataylığın farklılığını görebilmek için eşey oranına bağlı olarak çiftleşme verileri üzerinden yapılan tanımlayıcı bir tablo hazırlanmıştır (Çizelge 4.3.). Eşey oranı gruplarına bağlı olarak ortalama spermatozor ağırlığı, spermatozilaks ağırlığı ve ampulla ağırlıkları, sperm sayısı ortalamalarına dikkat edilecek olursa; eşey oranı grupları arasında spermatozor, spermatozilaks, ampulla ağırlıkları arasındaki bir fark bulunmazken rekabet ortamına bağlı olarak üretilen sperm sayısının değiştiği görülmektedir (Çizelge 4.3.). Her eşey oranı grubu için erkek ağırlığı ile spermatozor ve içeriği arasındaki ilişkiler incelendiğinde spermatozor (Şekil 4.9.) ve spermatozilaks ağırlıkları (Şekil 4.10.) erkeğin vücut ağırlığı ile orantılı olarak değişirken ampulla ağırlığı ise erkek vücut ağırlığıyla orantılı olarak değişmemektedir (Şekil 4.11). İlâveten ampulla ağırlığı ile sperm sayısı ve spermatozilaks ağırlığı arasındaki ilişkiler incelendiğinde sperm sayısı ampulla ağırlığına göre değişmektedir ve tüm eşey oranı gruplarında ampulla ağırlığı ve spermatozilaks ağırlığı arasında pozitif bir ilişki vardır (Şekil 4.12.).

**Çizelge 4.3.** *Isophya rizeensis*'te eşey oranı gruplarının erkek, dişi, spermatofor, ampulla, spermatofilaks ağırlıkları ile sperm sayısı, kopulasyon ve metanotal bez beslenme süreleri

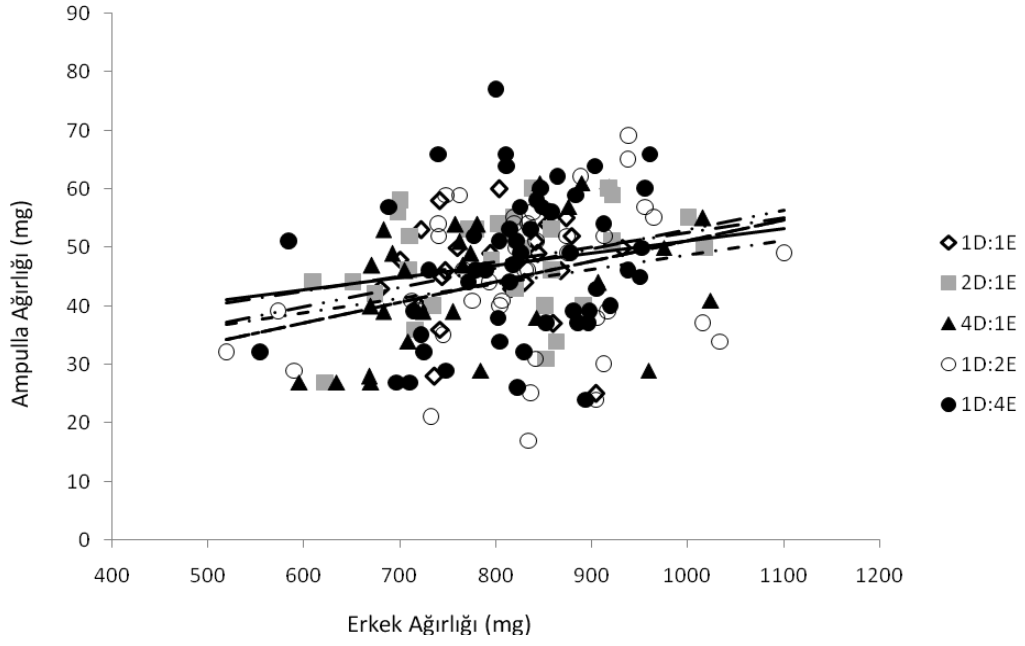
DEĞİŞKENLER	GRUP	N	ORT	SS	Min	Max
<b>Dişi Ağırlığı (mg)</b>	1E:1D	26	1005.85	122.714	767	1272
	1E:2D	29	976.07	114.641	748	1326
	1E:4D	28	948.89	125.721	625	1280
	2E:1D	42	968.38	144.333	733	1250
	4E:1D	51	985.86	136.677	726	1345
<b>Erkek Ağırlığı (mg)</b>	1E:1D	26	807.31	71.363	680	932
	1E:2D	29	801.48	105.785	610	1018
	1E:4D	28	779.29	118.207	595	1024
	2E:1D	42	829.14	115.394	519	1100
	4E:1D	52	821.29	86.942	555	960
<b>Amp Ağırlığı (mg)</b>	1E:1D	26	47.15	8.762	25	60
	1E:2D	29	47.59	8.810	27	60
	1E:4D	28	43.39	10.723	27	61
	2E:1D	42	44.50	12.258	17	69
	4E:1D	52	47.17	12.308	24	77
<b>Sp Ağırlığı (mg)</b>	1E:1D	26	177.85	28.656	104	220
	1E:2D	29	183.31	27.598	119	242
	1E:4D	28	168.86	29.904	99	225
	2E:1D	42	175.50	34.275	103	260
	4E:1D	52	177.04	32.382	61	227
<b>Sfx Ağırlığı (mg)</b>	1E:1D	26	129.08	22.034	79	166
	1E:2D	29	133.72	21.007	89	184
	1E:4D	28	123.11	22.825	63	175
	2E:1D	42	128.40	25.925	76	190
	4E:1D	52	126.31	24.156	38	161
<b>Sperm Sayısı x10<sup>4</sup></b>	1E:1D	26	2034	650.903	160	3069
	1E:2D	28	<b>1770</b>	559.465	839	3318
	1E:4D	28	1771	755.615	315	3878
	2E:1D	42	1836	811.970	355	3703
	4E:1D	52	<b>2146</b>	979.803	401	4202
<b>Kop. Süresi (sn)</b>	1E:1D	21	42.81	6.720	31	53
	1E:2D	16	44.63	8.139	25	59
	1E:4D	16	40.50	7.230	25	55
	2E:1D	28	41.79	8.089	26	55
	4E:1D	28	42.04	7.255	31	57
<b>Metanotal Beslenme</b>	1E:1D	18	2.61	1.539	1	7
	1E:2D	14	2.29	1.267	1	5
	1E:4D	16	2.50	1.461	1	6
	2E:1D	25	2.84	2.853	1	5
	4E:1D	27	2.56	1.368	1	7



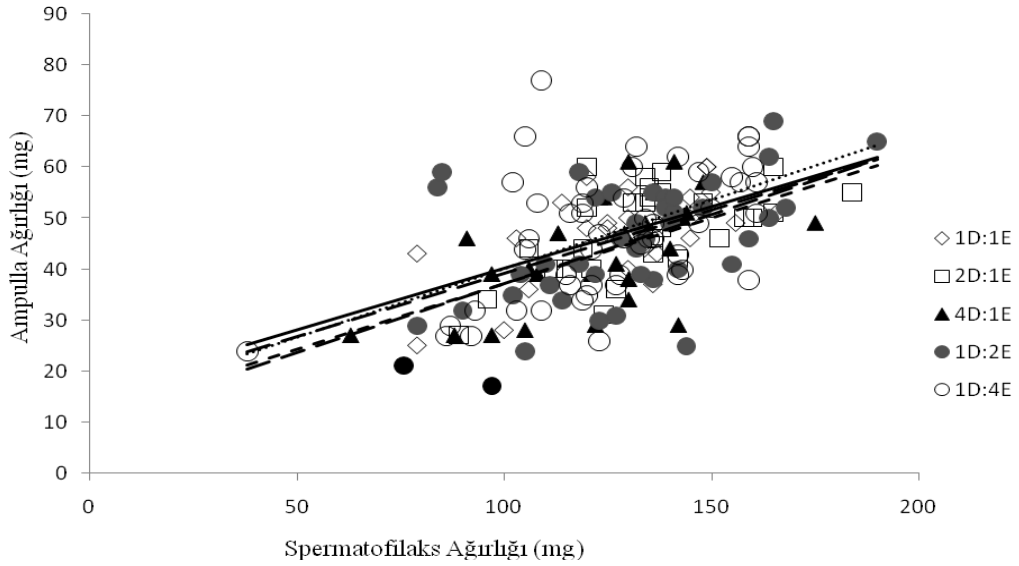
**Şekil 4.9.** Eşey oranı gruplarına bağlı olarak erkek ağırlığı ve spermatofor ağırlığı arasındaki ilişki (**1D:1E** N=26  $r^2 = 0.16$ , **2D:1E** N= 29  $r^2 = 0.32$ , **4D:1E** N= 28  $r^2 = 0.36$ , **1D:2E** N=42  $r^2 = 0.20$ , **1D:4E** N=52  $r^2 = 0.23$ , Regresyon)



**Şekil 4.10.** Eşey oranı gruplarına bağlı olarak erkek ağırlığı ve spermatoflaks ağırlığı arasındaki ilişki (**1D:1E** N=26  $r^2 = 0.22$ , **2D:1E** N=29  $r^2 = 0.37$ , **4D:1E** N=28  $r^2 = 0.37$ , **1D:2E** N= 42  $r^2 = 0.18$ , **1D:4E** N=52  $r^2 = 0.22$ , Regresyon)



**Şekil 4.11.** Eşey oranı gruplarına bağlı olarak erkek ağırlığı ve ampulla ağırlığı arasındaki ilişki ( **1D:1E** N=26  $r^2 = 0.03$ , **2D:1E** N=29  $r^2 = 0.09$ , **4D:1E** N=28  $r^2 = 0.15$ , **1D:2E** N= 42  $r^2 = 0.05$ , **1D:4E** N=52  $r^2 = 0.05$ , Regresyon)



**Şekil 4.12.** Eşey oranı gruplarına bağlı olarak spermatoflaks ağırlığı ve ampulla ağırlığı arasındaki ilişki( **1D:1E** N=26  $r^2 = 0.29$ , **2D:1E** N=29  $r^2 = 0.33$ , **4D:1E** N=28  $r^2 = 0.37$ , **1D:2E** N= 42  $r^2 = 0.28$ , **1D:4E** N=52  $r^2 = 0.35$ , Regresyon)

#### 4.5. Farklı Eşey Gruplarında Spermatofor Yatırımının İncelenmesi

Farklı eşey oranı gruplarında spermatofor yatırımının nasıl değiştiğini belirlemek için ANOVA testi yapılmıştır. Fakat gruplar arasında anlamlı bir farklılığın olmaması erkek tarafından yapılan yatırıma eşey oranından başka hangi faktörlerin etkili olduğu belirlemek amacıyla aşağıdaki testler yapılmıştır.

**Çizelge 4.4.** Eşey oranı grupları içerisinde spermatofor ağırlığında meydana gelen değişimler (ANCOVA analizi, Eşdeğişken: Erkek ağırlığı, Erkeğin yaşı, Erkeğin çiftleşme geçmişi, Dişi ağırlığı)

Eşey oranı grupları arasındaki etkinin testi					
Bağımlı Değişken: Spermatofor					
Değişkenler	df	Ortalamanın Karesi	F	p	PES
Düzeltilmiş model	8	6586.223	10.514	0.000	0.335
<b>Erkeğin yaşı</b>	1	10696.420	<b>17.075</b>	<b>0.000</b>	0.093
<b>Erkek ağırlığı (mg)</b>	1	44051.233	<b>70.319</b>	<b>0.000</b>	0.296
Dişi ağırlığı (mg)	1	428.877	0.685	0.409	0.004
<b>Erkeğin çiftleşme geçmişi</b>	1	3819.742	<b>6.097</b>	<b>0.015</b>	0.035
Eşey Oranı	4	427.488	0.682	0.605	0.016
Hata	167	626.445			
Toplam	176				

$R^2 = 0.33$  (Uyarlanmış  $R^2 = 0.30$ )

Eşey oranının spermatofor ağırlığı üzerindeki etkisini görmek amacıyla yapılan kovaryans analizinde eşey oranı sabit faktör, spermatofor ağırlığı bağımlı değişken, erkek ve dişi ağırlıkları, erkeğin yaşı ve erkeğin çiftleşme geçmişi eş değişken (covariate) olarak alınmıştır (Çizelge 4.4.). Yapılan analizde sadece erkeğin yaşının (ANCOVA,  $F_{1,167} = 17.075$ ,  $p < 0.001$ , erkeğin ağırlığının (ANCOVA,  $F_{1,167} = 70.319$ ,  $p < 0.001$ ) ve erkeğin çiftleşme geçmişinin (ANCOVA,  $F_{1,167} = 6.097$ ,  $p = 0.015$ ) spermatofor ağırlığı üzerine etkili olduğu bulunmuştur. Spermatofor ağırlığı üzerindeki en etkili faktör erkeğin vücut ağırlığı olduğu tespit edilmiştir. Dişi ağırlığının ve eşey oranının (Şekil 4.13.), erkeğin çiftleşme esnasında nakletmiş olduğu spermatofor ağırlığı üzerine herhangi bir etkisi olmadığı bulunmuştur.

**Çizelge 4.5.** Eşey oranı grupları içerisinde spermatofilaks ağırlığında meydana gelen değişimler (ANCOVA analizi, Eşdeğişken: Erkek ağırlığı, Erkeğin yaşı, Erkeğin çiftleşme geçmişi, Dişi ağırlığı)

Eşey oranı grupları arasındaki etkinin testi					
Bağımlı Değişken: Spermatofilaks					
Değişkenler	df	Ortalamanın Karesi	F	P	PES
Düzeltilmiş model	8	3624.042	9.994	0.000	0.324
<b>Erkeğin yaşı</b>	1	3604.698	<b>9.941</b>	<b>0.002</b>	0.056
<b>Erkek ağırlığı (mg)</b>	1	24514.410	<b>67.604</b>	<b>0.000</b>	0.288
Dişi ağırlığı (mg)	1	10.091	0.028	0.868	0.000
Erkeğin çiftleşme geçmişi	1	359.535	0.992	0.321	0.006
Eşey Oranı	4	320.246	0.883	0.475	0.021
Hata	167	362.616			
Toplam	176				

$R^2 = 0.32$  (Uyarlanmış  $R^2 = 0.29$ )

Eşey oranının spermatofilaks ağırlığı üzerindeki etkisini görmek amacıyla yapılan kovaryans analizinde eşey oranı sabit faktör, spermatofilaks ağırlığı bağımlı değişken, erkek ve dişi ağırlıkları, erkeğin yaşı ve erkeğin çiftleşme geçmişi covariate olarak alınmıştır (Çizelge 4.5.). Yapılan analizde sadece erkeğin yaşının ANCOVA,  $F_{1,167} = 9.941$ ,  $p = 0.002$ ), erkeğin ağırlığının ANCOVA,  $F_{1,167} = 67.604$ ,  $p < 0.001$  spermatofilaks ağırlığı üzerine etkili olduğu bulunmuştur. Spermatofilaks ağırlığı üzerinde en etkili faktörün erkeğin ağırlığı olduğu tespit edilmiştir. Dişi ağırlığının, erkeğin çiftleşme geçmişinin ve eşey oranının (Şekil 4.14.), erkeğin çiftleşme esnasında nakletmiş olduğu spermatofilaks ağırlığı üzerine herhangi bir etkisi olmadığı bulunmuştur.

**Çizelge 4.6.** Eşey oranı grupları içerisinde ampulla ağırlığında meydana gelen değişimler (ANCOVA analizi, Eşdeğişken: Erkek ağırlığı, Erkeğin yaşı, Erkeğin çiftleşme geçmişi, Dişi ağırlığı)

Eşey oranı grupları arasındaki etkinin testi					
Bağımlı Değişken: Ampulla					
Değişkenler	df	Ortalamanın Karesi	F	p	PES
Düzeltilmiş model	8	620.257	6.435	0.000	0.236
<b>Erkeğin yaşı</b>	1	2.596.358	<b>26.935</b>	<b>0.000</b>	0.139
<b>Erkek ağırlığı (mg)</b>	1	2.331.000	<b>24.182</b>	<b>0.000</b>	0.126
Dişi ağırlığı (mg)	1	153.639	1.594	0.209	0.009
<b>Erkeğin çiftleşme geçmişi</b>	1	2.054.474	<b>21.313</b>	<b>0.000</b>	0.113
Eşey Oranı	4	70.696	0.733	0.570	0.017
Hata	167	96.395			
Toplam	176				

$R^2 = 0.24$  (Uyarlanmış  $R^2 = 0.20$ )

Eşey oranının ampulla ağırlığı üzerindeki etkisini görmek amacıyla yapılan kovaryans analizinde eşey oranı sabit faktör, ampulla ağırlığı bağımlı değişken, erkek ve dişi ağırlıkları, erkeğin yaşı ve erkeğin çiftleşme geçmişi covariate olarak alınmıştır (Çizelge 4.6.). Yapılan analizde sadece erkeğin yaşının (ANCOVA,  $F_{1,167} = 26.935$ ,  $p < 0.001$ ), erkeğin ağırlığının (ANCOVA,  $F_{1,167} = 24.182$ ,  $p < 0.001$ ) ve erkeğin çiftleşme geçmişinin (ANCOVA,  $F_{1,167} = 21.313$ ,  $p < 0.001$ ) ampulla ağırlığı üzerine etkili olduğu bulunmuştur. Dişi ağırlığının ve eşey oranının (Şekil 4.15.), erkeğin çiftleşme esnasında nakletmiş olduğu ampulla ağırlığı üzerine herhangi bir etkisi olmadığı bulunmuştur.

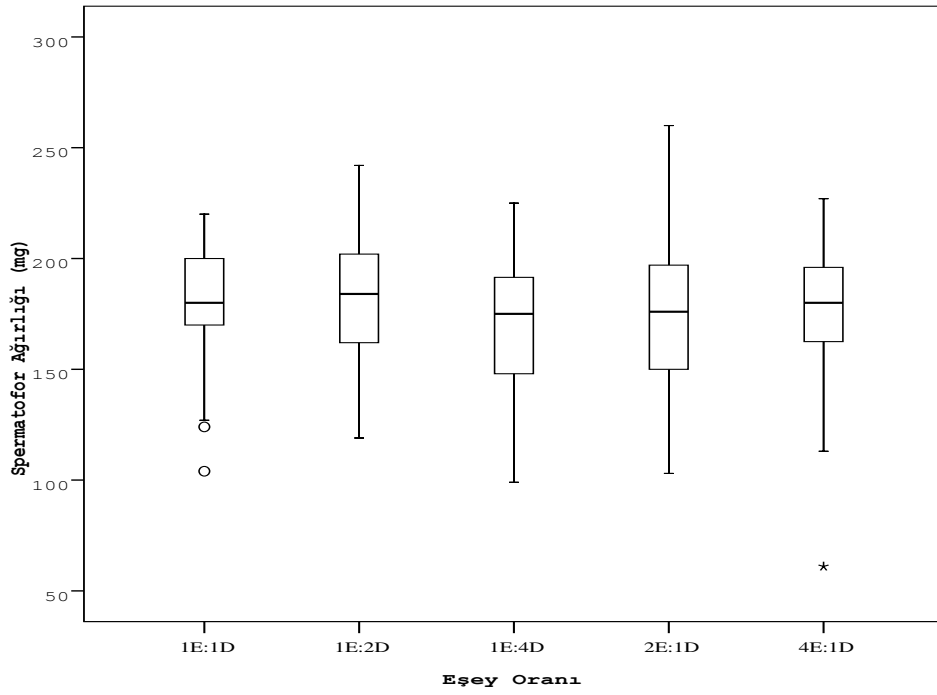
**Çizelge 4.7.** Eşey oranı grupları içerisinde sperm sayısında meydana gelen değişimler (ANCOVA analizi, Eşdeğişken: Erkek ağırlığı, Erkeğin yaşı, Erkeğin çiftleşme geçmişi, Dişi ağırlığı)

Eşey oranı grupları arasındaki etkinin testi					
Bağımlı Değişken: Sperm Sayısı					
Değişkenler	df	Ortalamanın Karesi	F	p	PES
Düzeltilmiş model	8	0.123	2.885	0.005	0.122
<b>Erkeğin yaşı</b>	1	0.511	<b>12.003</b>	<b>0.001</b>	0.067
<b>Erkek ağırlığı (mg)</b>	1	0.200	<b>4.701</b>	<b>0.032</b>	0.028
Dişi ağırlığı (mg)	1	0.023	0.543	0.462	0.003
Erkeğin çiftleşme geçmişi	1	0.055	1.298	0.256	0.008
Eşey Oranı	4	0.026	0.618	0.650	0.015
Hata	166	0.043			
Toplam	175				

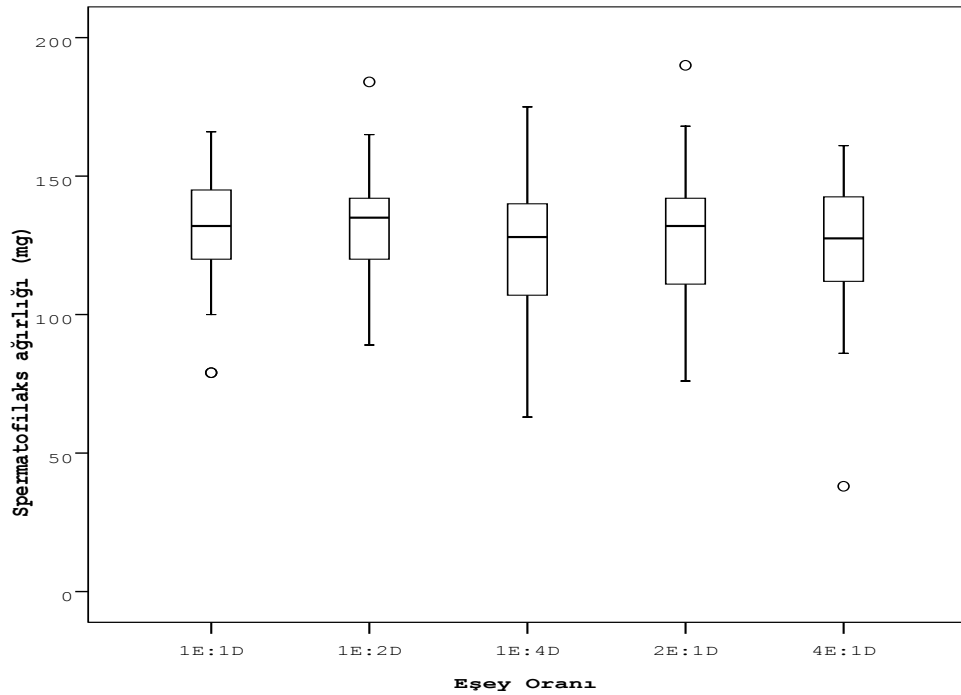
R<sup>2</sup> = 0.12 (Adjusted R<sup>2</sup> = 0.08)

Eşey oranının sperm sayısı üzerindeki etkisini görmek amacıyla yapılan ancova analizinde eşey oranı fixed faktör, sperm sayısı bağımlı değişken, erkek ve dişi ağırlıkları, erkeğin yaşı ve erkeğin çiftleşme geçmişi covariate olarak alınmıştır. Yapılan analizde sadece erkeğin yaşının (ANCOVA,  $F_{1,166} = 12.033$ ,  $p=0.001$ ), erkeğin ağırlığının (ANCOVA,  $F_{1,166} = 4.701$ ,  $p=0.032$ ) sperm sayısı üzerine etkili olduğu bulunmuştur. Dişi ağırlığının ve eşey oranının (Şekil 4.16), sperm sayısı üzerine herhangi bir etkisi olmadığı bulunmuştur.

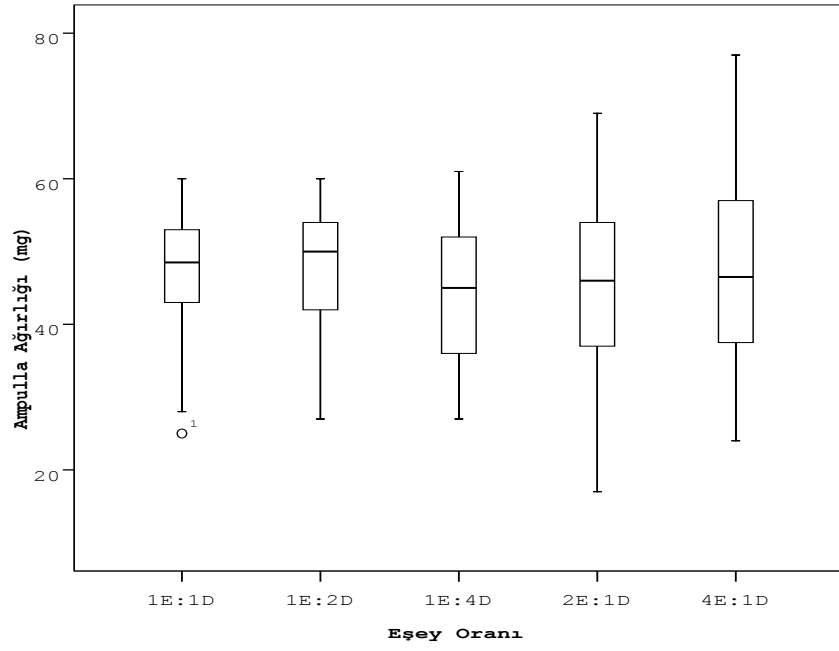




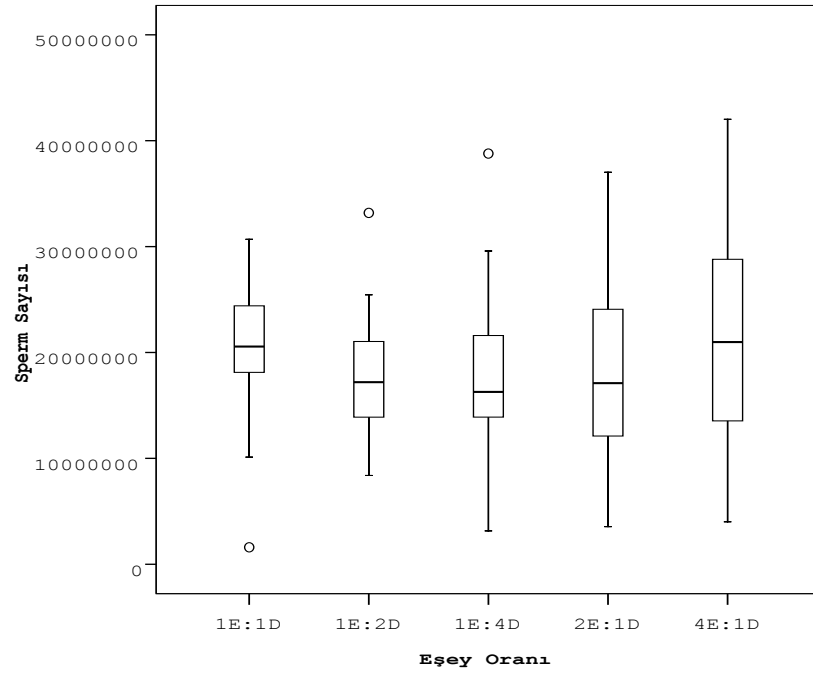
**Şekil 4.13.** Eşey oranı gruplarına bağlı spermatofor ağırlığı değişimi (1D:1E N=26, 2D:1E N= 29, 4D:1E N= 28, 1D:2E N=42, 1D:4E N=52)



**Şekil 4.14.** Eşey oranı gruplarına bağlı spermatofilaks ağırlığı değişimi (1D:1E N=26, 2D:1E N= 29, 4D:1E N= 28, 1D:2E N=42, 1D:4E N=52)



**Şekil 4.15.** Eşey oranı gruplarına bağlı ampulla ağırlığı değişimi (1D:1E N=26, 2D:1E N= 29, 4D:1E N= 28, 1D:2E N=42, 1D:4E N=52)



**Şekil 4.16.** Eşey oranı gruplarına bağlı sperm sayısı değişimi (1D:1E N=26, 2D:1E N= 29, 4D:1E N= 28, 1D:2E N=42, 1D:4E N=52)

#### 4.6. Kopulasyon Öncesi Bekleme Süresinin Eşey Oranına Bağlı Değişimi

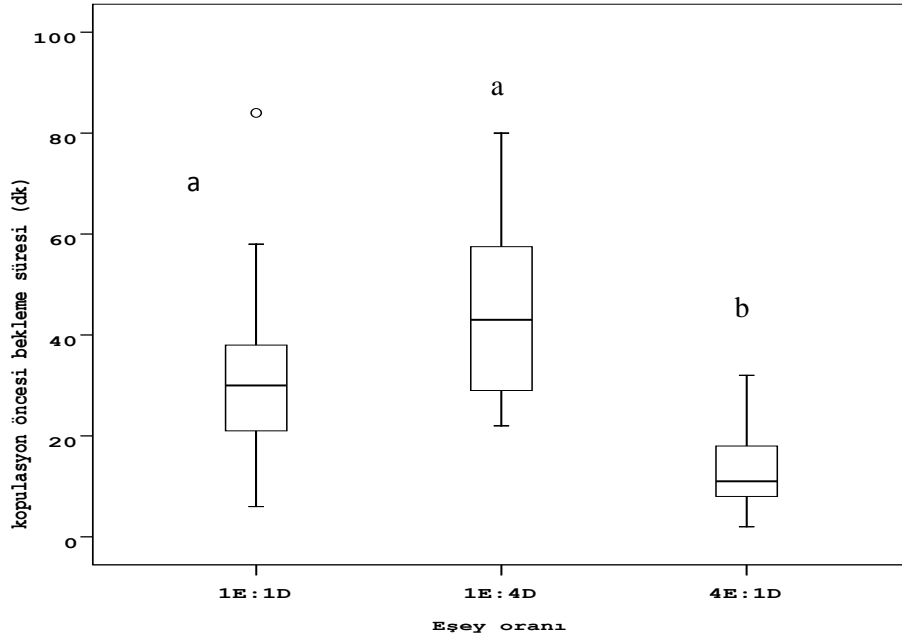
Rekabetin daha yoğun olduğu 4E 1D, 1E 4D grupları ile kontrol grubu 1E 1D gruplarının çiftleşme öncesi süreleri çiftleşmeye karar verme süresi olarak adlandırılmıştır. 3 grup arasındaki karar verme süreleri arasındaki farklılıklar test edilmiştir (Çizelge 4.8 ve Çizelge 4.9.).

**Çizelge 4.8.** Kopulasyon öncesi bekleme süresinin eşey oranı gruplarına göre değişimi (ANOVA)

E:D	N	Ort.	SS	Min	Max	Ort. karesi	F	p
1E:1D	17	31.82 a	19.337	6	84			
1E:4D	12	44.67 a	17.609	22	80	3907.967	<b>16.721</b>	<b>.000</b>
4E:1D	21	13.76 b	8.921	2	32	233.722		
Toplam	50	27.32	19.588	2	84			

Farklı harfler istatistik olarak farklı grupları göstermektedir ( $p < 0.001$ )

4E: 1D, 4D:1E, 1E:1D eşey oranı gruplarında kopulasyon öncesi bekleme sürelerinin “çiftleşmeye karar verme süresi” farklı olduğu belirlenmiştir (ANOVA,  $F = 16.721$ ,  $p < 0.001$ , Şekil 4.17.). Rakip erkeklerin bulunduğu 4E:1D grubunun 4D:1E grubu ve 1E:1D kontrol grubuna göre çiftleşmeye daha hızlı karar verdiği tespit edilmiştir.



**Şekil 4.17.** Kopulasyon öncesi bekleme süresinin eşey oranı gruplarında meydana gelen değişim (Boxplot)

#### 4.7. Erkeğin Yaşına Bağlı Spermatofor Yatırımındaki Değişim

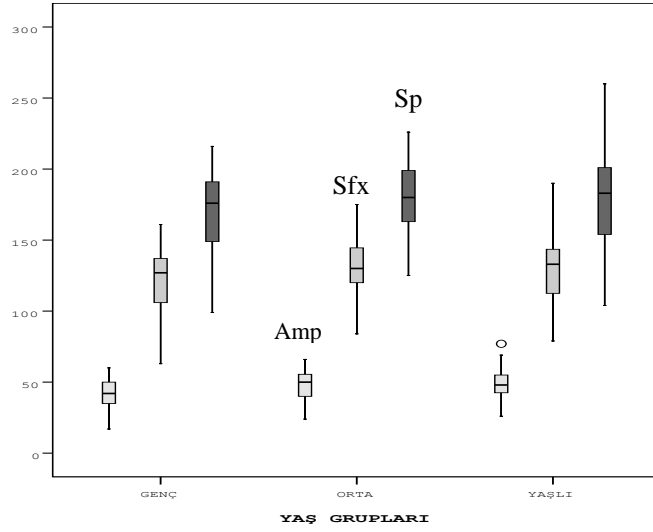
Çalışma süresince kullanılan virjin ve virjin olmayan erkekler yaşlarına göre; 10 yaşından küçük olan bireylere genç, 10 ve 23 yaş arasındaki bireyler orta, 23 yaşından büyükler ise yaşlı olarak gruplandırılmıştır. ANOVA analizine göre gruplar arasında spermatofor ağırlığı, ampulla ağırlığı ve sperm sayısı bakımında farklılıklar bulunmuştur (Çizelge 4.11.). Yaşlı ve orta yaşlı olan erkekler genç olan erkeklere göre daha ağır spermatofor ( $F= 3.428$ ,  $p= 0.035$ , Şekil 4.18.), spermatofilaks ( $F= 2.540$ ,  $p= 0.082$ , Şekil 4.18.) ve ampulla ( $F= 5.553$ ,  $p=0.005$ , Şekil 4.18.) oluşturmuştur. Yaşlı erkeklerin genç ve orta yaşlı erkeklere göre daha fazla sayıda sperm üretmişlerdir ( $F= 10.590$ ,  $p<0.001$ , Şekil 4.19.).

**Çizelge 4.9.** Erkek yaş gruplarında spermatofor, ampulla, spermatofilaks, sperm sayısı değişimi

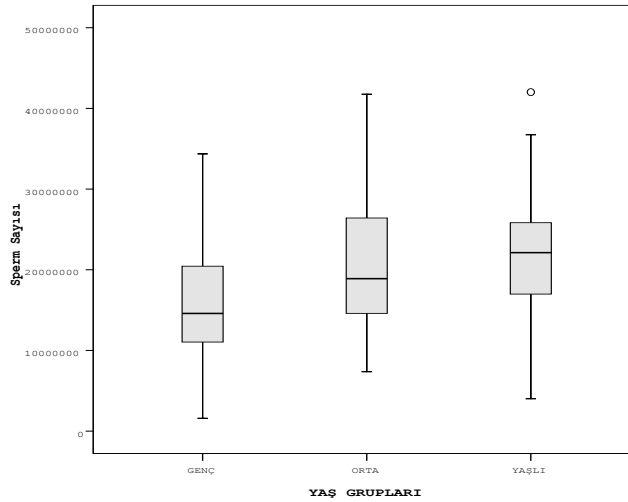
Değişkenler	Grup	N	Ortalama	SS
Spermatofor ağırlığı (mg)	Genç	54	168.43	31.30
	Orta	75	181.41	25.46
	Yaşlı	47	180.49	33.44
Ampulla ağırlığı (mg)	Genç	54	42.09	10.38
	Orta	75	47.93	10.58
	Yaşlı	47	47.89	11.23
Spermatofilaks ağırlığı (mg)	Genç	54	122.72	23.37
	Orta	75	131.24	19.09
	Yaşlı	47	130.51	25.99
Sperm sayısı $10^4$	Genç	54	1541	693.98
	Orta	75	2068	812.64
	Yaşlı	47	2179	780.59

**Çizelge 4.10.** Erkeklerin yaşına bağlı spermatofor içeriğinde meydana gelen değişimler (ANOVA).

Değişkenler	N	Yaş grupları arasında		
		Ort. Karesi	F	p
Spermatofor ağırlığı (mg)	175	2998.523	<b>3.428</b>	<b>.035</b>
Spermatofilaks ağırlığı (mg)	175	1277.462	2.540	.082
Ampulla ağırlığı (mg)	175	635.161	<b>5.553</b>	<b>.005</b>
Sperm Sayısı	175	1.093889	<b>10.590</b>	<b>.000</b>



**Şekil 4.18.** Yaş grupları arasında spermatofor, ampulla, spermatofilaks ağırlığı değişimi



**Şekil 4.19.** Yaş grupları arasında sperm sayısı değişimi.

## 5. TARTIŞMA VE SONUÇ

### 5.1. Tartışma

*Isophya rizeensis* erkeklerinin çiftleşme sırasında dişiye sunduğu spermatofor; iki loplulu ampulla ve onu çevreleyen büyük bir spermatofilakstan oluşmaktadır. Gwynne (1990), Tettigoniidae familyasına bağlı altfamilyalarda spermatoforun olası filogenisine ilişkin değerlendirme yaparken ampullanın dişinin gonofor kısmında dışarıdan bakıldığında tek loblu yapıda olduğunu ve daha sonradan spermlerin biriktiği boşlukların ayrılmaya başlamasıyla ampullanın iki loblu yapıyı aldığını söylemiştir. Ampulla iki oyuklu yapısını aldıktan sonra spermatofilaks gelişerek ampullanın etrafını sarmıştır. Spermatofilaksın gelişmesi ile Tettigoniidae familyası diğer familyalardan ayrılmıştır. Yapılan filogeniye göre ilk önce ampullanın daha sonra da spermatofilaksın evrimleştiği anlaşılmaktadır. *Isophya* cinsinden *I. acuminata* türünün ele alındığı değerlendirmede; iki oyuklu dışsal ampullayı çevreleyen büyük spermatofilaksın bulunduğu ve ejakulat transferini sağlayan kanalın da oldukça uzun olduğu belirtilmiştir. Barbitistini tribüsüne ait türlerde Decticinae altfamilyasına bağlı çekirge türlerindeki gibi erkeklerde kitinize olmuş bir çiftleşme aparatı (titillatör gibi) yoktur. Bunun yerine dişi genitalyasına yerleştirilen bu sert ve korunaklı yapı (ampulla) içerisinde spermler depo edilmekte ve bunun etrafı dişi için cezbedici ve besleyici olan düğün hediyesiyle kuşatılmaktadır. Bu şekilde evrimsel olarak daha büyük ampullanın daha büyük bir spermatofilaks ile çevrenmesi seçilmiştir. Çünkü daha büyük spermatofilaks dişi için daha çok besin anlamına gelmektedir. Spermler bu beslenme süreci içerisinde dişi tarafından itinayla korunmaktadır, çünkü spermatofor ile beslenmeyi sever. Evrimsel süreç bu türler için üreme başarısını arttırmaya yönelik birbiriyle uzlaşma içerisinde olan eşleşme davranışlarını arada bir ortaya çıkarmıştır.

Yaptığımız çalışma ile türün temel spermatofor özelliklerini ve farklı eşey oranlarının spermatofor ve içeriklerinin transferine olan etkilerini araştırılmış ve bu konular farklı başlıklar altında tartışılmıştır.

### 5.1.1. *Isophya rizeensis*'te Spermatofor ve Özellikleri

Tettigonidae familyasında yapılan çiftleşme davranış çalışmalarında belirtildiği üzere spermatofor ağırlığında türler arasında ve tür içinde çeşitli varyasyonlar göstermektedir (Gwynne, 1983; Wedell, 1993a;1994b, Vahed ve Gilbert, 1996).

Yapılan bu çalışmada elde edilen tüm çiftleşmelerde, erkekler ortalama 176.53 mg spermatofor meydana getirirken vücut ağırlığının yaklaşık % 22'sini kaybetmiştir. Tettigoniidae familyasına ait türler ile yapılan diğer çalışmalar incelendiğinde erkeğin dişiye naklettiği spermatofor ağırlığı ortalama %2 ile *Acripeza reticulata* (Wedell, 1993a; 1994b) %40 *Ephippiger ephippiger* (Ritchie, 1998) arasında değişmektedir. Model organizma *Isophya rizeensis*'in transfer ettiği ağırlık karşılaştırıldığında oransal olarak büyük bir spermatoforu dişiye transfer etmektedir. Orthoptera takımı dışındaki diğer böcek gruplarında da çiftleşme sırasında erkek dişiye spermatofor nakli yapmaktadır

Son yıllarda yapılan çalışmaların büyük bir kısmı yakın akraba cins olan *Poecilimon* türlerini kapsamaktadır. Yapılan çalışmalarda *Poecilimon* cinsine ait türlerin spermatofor yatırımlarının genellikle büyük olduğu, en küçük spermatofor ağırlığının *Poecilimon laevissimus*'da erkeğin vücut ağırlığının % 6.1'ini oluşturduğu bildirilmiştir (McCartney ve ark., 2008). *Poecilimon* türleri genellikle büyük spermatofor ile birlikte büyük ampulla ve ampulladan daha büyük olan bir spermatofilaks oluşturmaktadırlar. Fakat bazı istisnai durumlarda *Poecilimon mytilenensis*'de olduğu gibi büyük ampulla vücut ağırlığının %14.7'si ve nispeten küçük spermatofilaks, vücut ağırlığının % 8.12'si meydana getirmektedirler (Heller ve ark., 2004). Yapılan değerlendirmeye göre *Isophya rizeensis* ortalama % 5.82 büyük bir ampullaya ve % 15.84 ile de büyük bir spermatofilaksa sahip bir türdür. *Poecilimon thessalicus*, *Poecilimon ornatus* ve *Poecilimon pergamicus*'da üretilen spermatofilaks ağırlığı erkeğin vücut ağırlığının % 25- 28 'i arasında değişkenlik gösterirken bu oranın *I. rizeensis*' deki alt sınırı % 4.25 iken üst sınırı % 22.61 olarak bulunmuştur. Spermatofor büyüklüğü *Isophya kraussi*' de vücut ağırlığının % 20 sini (Voigt ve ark. 2005) oluştururken *Isophya sikorai*' de % 15 (Oktay. 2011) *Isophya speciosa*' da % 23 *Isophya bumerongoides*'de % 18.5 (yayınlanmamış veriler) *Barbitistes ocskayi*'de % 32 (Heller ve ark., 1999) *Poecilimon veluchianus*'da % 26,

*Poecilimon affinis*'de % 15 (Heller ve ark., 1999) *Poecilimon jonicus jonicus*'da % 13.6 (Sevgili ve Reinhold, 2007), *Poecilimon zimperi*'de % 11- 25 (Lehmann ve Lehmann, 2009) oluşturmaktadır.

*Poecilimon veluchianus minor*'de üretilen küçük spermatoforun dişi tarafından yenilme süresi *Poecilimon veluchianus veluchianus* tarafından üretilen büyük spermatofor ile karşılaştırıldığında oldukça kısa olduğu bulunmuştur ki bu durumun farklı spermatofor kütlelerinden ve beslenme süresinden kaynaklandığı söylenebilir (Heller ve Reinhold, 1994). Dolayısıyla küçük spermatofor üreten türlerde dişilerin yeniden çiftleşme periyotları kısılacaktır. Buna bağlı olarak dişilerin çiftleşme sıklığı azalan çiftleşme periyoduyla paralel olarak artacaktır. Bu durum küçük spermatofor üreten türlerde yüksek çiftleşme oranıyla açıklanabilir.

Aynı zamanda büyük spermatofor gibi dişiye sunulan büyük avın ve tükürük salgısı da dişinin çiftleşme sıklığı üzerinde etkisi bulunmaktadır. Sunulan hediyein büyüklüğü transfer edilen sperm sayısı arttırdığı için dişiye nakledilen ejakulat içeriğindeki maddeler çiftleşme sıklığını etkilemektedir (Enqvist ve Reinhold, 2006; Gwynne, 2008) .

Hem çalıçekirgeleri hem de diğer böcek gruplarında dişiye sağlanan düğün hediyeleri, üreme döneminde oldukça aktif olan dişilerin beslenmelerinde önemli kolaylık sağlamaktadır. Bir taraftan üremeye yönelik faaliyette bulunurken diğer yandan da predasyon riskine girmeden besine ulaşmış olması enerji kayıplarını çok aza indirmektedir. Örneğin, *Isophya kraussi* erkeğinin dişiye transfer ettiği spermatoforun dişinin 1-2 günlük enerji ihtiyacını karşıladığı belirtilmiştir (Voigt ve ark., 2006). *I. rizeensis* dişilerine transfer edilen spermatoforun besinsel içeriğinin detaylı olarak bilinmemesine rağmen erkeğin yatırımının yüksek oluşuna bağlı olarak dişiler gerekli enerjilerini spermatofordan sağlayabilecekleri düşünülebilir. Yapılan gözlemlere göre dişinin spermatoforu tüketmesi en az 3 saat almaktadır. Daha sonra dişinin hemen yeniden çiftleşme isteğinde olup olmadığını bilinmese de, tok dişilerin hemen çiftleşme isteğinde olmayacağı ve ayrıca yenilen spermatofor içerisindeki organik ve inorganik birçok bileşiğin ve allohormonların hem besinsel olarak etkili olmakta hem de dişinin tekrar çiftleşmesini engelleyebilmektedir (Heller ve ark., 1998; 2000; Vahed, 2006; Voigt ve ark., 2005; 2006; 2008; Gwynne, 2008). Her



dişinin birkaç günde bir çiftleştiğini düşünecek olursak dişi besin stresi yaşasa bile spermatofordan kazandığı enerji ile hayatsal faaliyetlerini gerçekleştirebilir.

Erkek her ilave çiftleşmede, çiftleşmenin maliyetinin üstesinden gelerek üreme başarısı anlamında yarar elde eder (Bateman 1948). Muhtemelen erkeklerin çiftleşmelerinin optimal sayısı dişinin çiftleşme sayısından çok daha fazladır (Gwynne, 2008).

### **5.1.2. Eşeyssel Uyuşmazlık ve Spermatofor**

Erkekler, dişilerin rakip erkeklerle çiftleşmesini kısıtlama getirmeye teşebbüs ederken virjin olmayan dişileri yeniden çiftleşmeye zorlarlar, bu durumda yeniden çiftleşme oranında eşeyssel uyuşmazlığa yol açtığı düşünülmektedir (Holland 1998). Böyle bir durumda dişilerin strateji geliştirmesi beklenir. Eşeyler arası rekabet ve çiftleşme tercihini açıklamak için yapılan çalışmaların kökeni Darwin'e kadar gitmektedir. Yaygın eşeyssel uyuşmazlık görüşüne göre eklembacaklılar düğün hediyelerini kullanarak dişilerin çiftleşme oranını optimum seviye altına düşmesini sağlayarak dişinin hediyeyle direkt yarar sağlaması durumunda çiftleşme maliyetini karşılayabilmektedir (Arnqvist ve Nilsson, 2000; Arnqvist ve Rowe, 2005; Vahed, 2007a; 2007b; Engqvist 2007). Potansiyel çiftleşme kaynakları ve hediyeler uyuşmazlığı arttırmaktadır. *I. rizeensis* 'te oldukça büyük spermatofor üretimi dişinin çiftleşme tercihi üzerinde etkili olabilir. Bu durum rekabet ortamındaki yatırımın farklı olmamasına neden olmuş olabilir. Çünkü dişiler sadece besinsel ihtiyaçlarını karşılamak için eş seçiminde stratejik davranabilirler. Böceklerdeki hediye sunumu birçok meta analizlerle desteklendiği gibi %35- 85 oranında yavru üretime pozitif etkisi olmasının yanı sıra dişinin yaşam süresini de pozitif olarak etkilemiştir. Böyle bir durumda büyük spermatoforun sunumun sadece besin sağlamak olmadığı ve büyük ejakulat deposu olarak görev aldığı vurgulanmaktadır (Arnqvist ve Nilsson, 2000; Gwynne, 2008). Eberhard (1996) spermatoforun üretkenlik üzerine olan etkisinin türler için spesifik olduğunu belirtmiş ve besinsel etkisinin çok hızlı olmasından dolayı dişinin hemen rezerv oluşturarak yumurta yatırımı için kullanabileceğini yorumu yapılabilir.

### 5.1.3. Ejakulat Koruma Hipotezi mi Yoksa Ebeveyn Yatırımı Hipotezi mi?

*Isophya rizeensis* erkek ağırlığı ile spermatofor, spermatofilaks ve ampulla ağırlığı arasında pozitif ilişki bulunmuştur. Ağır erkekler daha ağır spermatofor, spermatofilaks ve ampulla üretirken, erkek ağırlığı ile sperm sayısı arasında bir ilişki bulunamamıştır. Bunun yanı sıra üretilen spermatofor, spermatofilaks ve ampulla ağırlıkları ile sperm sayısı arasında pozitif bir ilişki bulunmuştur. *Decticus verrucivorus*'da erkek ağırlığı ile spermatofor, spermatofilaks ve ampulla arasında (Wedell ve Arak, 1989), *Requena veticalis* (Simmons, 1995) ve *Poecilimon jonicus jonicus* (Sevgili ve Reinhold, 2007) gibi türlerde ve birçok çalı çekirgesinde yapılan çalışmalarda erkeğin vücut ağırlığı ile üretilen spermatofor arasındaki pozitif ilişki bulunmaktadır (Gao ve Kang, 2006, Heller ve Reinhold, 1994, Wedell, 1993b). *Ephippiger ephippiger* (Wedell ve Ritchie, 2004), *Poecilimon. zimmeri* (Lehmann ve Lehmann, 2009), *P. v.minor* ve *P. v. veluchianus* (Heller ve Reinhold, 1994) , *P. jonicus jonicus* (Sevgili ve Reinhold, 2007) gibi türlerde büyük erkekler daha büyük spermatofor, spermatofilaks ve ampulla oluşturmaktadırlar. Benzer olarak, Gryllidlerden *Acheta domesticus*'da büyük erkek daha büyük ampulla ve daha fazla sayıda sperm transfer ederken, *Gryllodes supplicans*'ta ise erkek ağırlığı ile spermatofilaks arasında bir ilişki olmadığı, belirlenmiştir (Gage ve Barnard, 1996). Bu nedenle büyük erkeğin büyük hediye sunduğu, daha büyük ampulla ve daha fazla sperm transferi yaptığı genellemesinin her zaman gerçekleşmediği tespit edilebilir (Gage ve Barnard, 1996).

*Isophya rizeensis*'in vücut büyüklüğü parametreleri olarak arka femur, pronotum uzuluğunun alındığı bu çalışmada, vücut büyüklüğü parametrelerinin erkeğin vücut ağırlığı ile ilişkisi olmasına rağmen bu parametreler ile erkeğin çiftleşme yatırımı arasında (spermatofor, spermatofilaks, ampulla ve transfer edilen sperm sayısı) herhangi bir ilişki belirlenmemiştir.

*Isophya rizeensis*'te spermatofor yatırımı üzerine yapılan ilişki testlerinde; spermatofilaks ağırlığı ile ampulla ağırlığı arasında pozitif bir ilişki belirlenmiştir. Uzun antenli çalı çekirgeleri ile yapılan karşılaştırmalı çalışmalarda spermatofilaks ve ampulla ağırlıkları arasında pozitif ilişki görülmektedir. Vahed ve Gilbert (1996) 43 Avrupa çalı çekirgesi türünde ve Wedell (1993b, 1994b) 19 Avusturya çalı

çekirgesi türünde yaptıkları çalışmalarda belirtildiği gibi ampulla ağırlığı ile spermatofilaks ağırlığı arasında pozitif ilişki bulunmuştur. Bu ilişki, birçok çalışmada da belirtilmiş ve spermatoforum sperm transferini korumaya yönelik bir fonksiyonunun olduğu bu nedenle ejakulat koruma hipotezini desteklediği bildirilmiştir (Heller ve Reinhold, 1994; Reinhold ve Heller, 1993; Wedell, 1993a; 1994b; Vahed ve Gilbert, 1996; 33 *Poecilimon* türü, McCartney ve ark., 2008). Ejakulat koruma hipotezinin erkeğin çiftleşme başarısını arttırdığı yapılan birçok çalışmada bildirilmiştir (; Low, 1978; Gwynne 1984; 2001; Gerhard, 1913; Boldyrev, 1915; Sakaluk ve Eggert, 1996; Vahed ve Gilbert, 1996; Simmons, 2001). Büyük hediye dolayısıyla büyük spermatofilaks, ampulla ve içerisindeki sperm içeriğinin dişi tarafından vaktinden önce tüketilmesini önleyerek erkeğin olası bir sperm rekabetindeki kazancını artırır (Wedell, 1992; Heller ve Reinhold, 1994, Reinhold ve Heller, 1993; Gwynne, 1997, Reinhold ve Von Helversen 1997,). Bu nedenle yapılan diğer çalışmalardan elde edilen bilgiler ışığında spermatofilaks büyüklüğünün transfer edilen sperm miktarını (Wedell ve Arak, 1989; Simmons ve Gwynne, 1991; Reinhold ve Heller, 1993, Wedell 1993a) ya da doğrudan yumurtlama frekansını ve gelişimini etkilediği yorumu yapılabilir (Vahed, 1998; Gwynne, 2001). Yapılan bu çalışmada her ne kadar dişilerin üreme başarısı ile spermatofor büyüklüğü arasındaki ilişki test edilmemiş olsa da, spermatofilaks ve ampulla ile sperm sayısı arasında pozitif ilişkinin varlığı bu hipotezi desteklemektedir.

Büyük spermatoforum içeriğinde bulunan organik ve inorganik maddelerin sağladığı besinsel fayda dişinin uyum gücü üzerinde pozitif etki yaparken içeriğinde bulunan bazı spesifik maddeler dişinin tekrar çiftleşmesi için gerekli olan süreyi geciktirerek erkeğin üreme başarısını arttırmaktadır. Hediye tüketiminin dişinin ürettiği yumurta sayısı, döllerin hayatta kalabilirliğini arttırdığı birçok çalışmada belirtilmiştir (Vahed, 1996; 2003; 2007a; Gwynne, 2008). *I. rizeensis*'te dişinin üreme çıktılarının bilinmiyor olması nedeniyle spermatoforum ebeveyn yatırımı hipotezini destekleyip desteklemediği üzerinde doğal olarak yorum yapılamamıştır.

*Poecilimon mariannae*'de spermatofilaks üretiminin sperm üretimine göre daha maliyetli olduğu bulunmuştur. Bu türde parazitli erkekler spermatofilaks yenileme yeteneklerini kaybetmiş olsalar bile sperm üretimi devam etmiştir (Lehmann, 2000). *Poecilimon veluchianus* erkekleri belirli aralıklarla çiftleştiklerinde spermatoforum

üretimi sperm üretimi ile karşılaştırıldığında, spermatofor üretiminin erkek için daha maliyetli olduğu bildirilmiştir. Artan sperm sayısı ile spermatofor arasındaki orantısızlık bu asimetrik yatırımı göstermiştir (Reinhold ve von Helversen, 1997). *I. rizeensis*'de spermatofor yatırımının erkeğe olan maliyetinin oldukça yüksek olduğu erkeğin çiftleşme sırasında dişiye transfer ettiği spermatofor ağırlığından anlaşılabilir. Erkeklerin hem yüksek maliyette spermatofor transferinin yanı sıra oldukça yüksek sperm sayısı erkeklerin kendi üreme başarısını garantiye almak için maliyetten kaçınmadığını göstermektedir.

#### 5.1.4. Sperm Sayısı

Ortalama 19.34 milyon sperm transferinin yapıldığı *I. rizeensis*'te sperm sayısı 3.15- 42.02 milyon arasında değişmektedir. Dünya'da doksan civarında türe sahip olan *Isophya* türlerinin sperm sayılarına ilişkin çok az çalışma mevcuttur. Güneydoğu Anadolu Bölgesinde yayılış gösterdiği ve o bölgeye endemik olduğu belirtilen *I. sikorai* türü üzerinde yapılan çalışmada ortalama 723 bin sperm sayısı olduğu rapor edilmiştir (Oktay, 2011). Diğer yandan Can (1959) tarafından yapılan çalışmada *I. speciosa*, *I. amplipennis* ve *I. pavelii* türlerinin spermatofor yapılarıyla ilgili bilgiler verilmiş olmasına rağmen sperm sayılarına ilişkin bir veri yoktur. Yukarıdaki ilk iki tür filogenetik olarak *I. rizeensis* ile aynı tür grubu içerisinde yer almaktadır (Sevgili 2004; Hasan Sevgili, sözlü görüşme). Yapılan ön çalışmalarda Ordu ilinde yayılış gösteren *I. speciosa* ve *I. bumerangoides* türlerinin spermatofor özellikleri ve sperm sayıları belirlenmiştir. *I. speciosa* ortalama 6.62 milyon, *I. bumerangoides* ise ortalama 13.8 milyon sperm üretmiştir (Sevgili H., Yiğit A., Önal H., yayınlanmamış veriler).

Diğer çalıçekirgeleri üzerinde yapılan çalışmalara bakıldığında, Phaneropterin çalıçekirgelerinden *Phaneroptera nana*'da (Vahed ve Gilbert, 1996) sperm sayısı oldukça az olup 38 bin olarak rapor edilmiştir. *Isophya* cinsine en yakın akraba barbitistin cinslerden olan *Poecilimon* türleri üzerinde yapılan çalışmalardan sperm sayılarının türlere göre homojen olmadığı ve geniş bir varyasyon gösterdiği anlaşılmaktadır. Örneğin, *Poecilimon thessalicus* 37.3 milyon, *P. zimneri*'de 28 milyon (McCartney ve ark. 2008), *P. jonicus jonicus*'da 361 bin olarak bildirilirken (Sevgili ve Reinhold 2007), *P. hamatus* ve *P. wernerii* türlerinde daha az sayıda (200

bin civarı) sperm bulunduğu bildirilmiştir. Tüm karşılaştırmalı çalışmalar dikkate alındığında *Poecilimon* türlerindeki sperm sayısının değişkenlik göstermesine rağmen oldukça yüksek sperm meydana getirilmektedir. Ancak *Isophya* türleri üzerinde yapılacak diğer çalışmalar sonucunda, genel spermatofor özellikleri ve sperm sayıları üzerine daha iyi bir değerlendirme mümkün olacaktır. Tettigoniidae türlerinde erkeğin oluşturduğu tipik çağrı sesleri çiftleşme davranışı çalışmalarında oldukça önemlidir (Lehmann 2012). Yapılan karşılaştırmalı çalışmalara göre, artan ses frekansına bağlı olarak erkeğin ürettiği spermatoforun küçüldüğü bildirilmiştir (Del Castillo ve Gwynne 2007, Ritchie 1998 ). *R. verticalis* türünde erkeğin ses oluşturması engellendiğinde üretilen spermatoforun büyüklüğünün arttığı yapılan deneysel çalışmada gösterilmiştir (Simmons ve ark. 1992). Bu hipotez bu tür için ilerleyen çalışmalarda test edilmesi planlanmaktadır.

*Isophya* cinsinde örneğin *I. bumerangoides* ve *I. rizeensis* erkeğin tipik çağrı sesine dişiler cevap verebilmektedir (Sevgili ve ark., 2012) *I. rizeensis* 'te erkeklerin oluşturduğu çağrı sesinin spermatofor yatırımı üzerine olan etkisi ve erkeğin çağrı sesine cevap veren dişinin bu yatırımda nasıl bir rol oynadığı bilinmemektedir. Fakat McCartney ve ark. (2012) *Poecilimon* türlerinde yaptıkları çalışmada erkeğin sesine cevap verebilen dişilere spermatofor yatırımının farklı olduğunu belirtmişlerdir. Ses veren erkek ve buna tepki sinyali veren dişilerin çiftleşmesi durumunda spermatofor, spermatofilaks ve ampulla büyüklüğünde farklılık olduğunu fakat sperm sayısında bir farklılık olmadığını belirtmişlerdir. Ses oluşumun erkek ve dişiye olan maliyeti göz önüne alındığında; cevap sesi veren dişilerde daha büyük hediye (spermatofor) sunumu gerçekleştiğine göre dişiler çiftleşmenin maliyetini spermatofordan karşılayabilirler.

#### **5.1.5. Spermatofor Yatırımına Dişi Ağırlığı, Dişinin Çiftleşme Statüsü ve Erkeğin Yaşının Etkisi**

Yapılan çeşitli çalışmalarda erkeklerin dişilerin ağırlık, vücut büyüklüğü, yaş, çiftleşme statüsü faktörlerine göre stratejik bir yatırım yaparak sperm paylaşımına/düzenlemesine gidildiği bazı çalışmalarda belirtilmiştir (Wedell, 1992; 1998; Simmons ve ark., 1993; Gage, 1998; Gage ve Barnard, 2003). *I. rizeensis* erkekleri dişi vücut ağırlığı ve dişinin çiftleşme statüsüne (virjin- virjin olmayan)

göre spermatofor ve içeriği açısından stratejik davranmadığı ortaya çıkmıştır. Ancak erkeğin vücut ağırlığı, yaşı ve çiftleşme statüsünün sperm sayısı üzerinde etkisi bulunmaktadır. *Poecilimon jonicus jonicus* da yapılan çalışmada dişinin ağırlığına ve çiftleşme statüsüne göre erkeğin bir yatırım yapmadığı ve erkeğin yaşının sperm sayısı üzerine etkili olduğu bulunmuştur (Sevgili ve Reinhold, 2007). *Chorthippus parallelus*'da dişi ağırlığının nakledilen sperm sayısı üzerinde bir etkisi olmadığı bulunmuştur (Reinhard, 2001). Erkeklerin ilk çiftleşmelerinde takip eden çiftleşmelerine oranla daha fazla sperm yatırımı yaptıklarını, ayrıca yüksek kalitedeki dişilere düşük kalitedeki dişilere oranla daha fazla sperm transferinde buldukları öne sürülerek bu durum spermatoforun yüksek maliyetinin takip eden çiftleşmelerde erkek tarafından karşılanamadığı için olabilir (Reinhold ve ark., 2002). *Isophya rizeensis*'te erkeğin yaşının sperm sayısı üzerine pozitif etkisi olduğu bulunmuştur. Yaşlı erkeklerin genç erkeklere göre daha fazla sperm ürettiği belirlenmiştir. *Ephippiger ephippiger* (Wedell ve Ritche, 2004)'de ve *Leptophyes laticauda* (Vahed, 2003) *Isophya sikorai*'de ( Oktay, 2011) yapılan çalışmalarda da erkeğin yaşıyla üretilen sperm sayısı artmıştır. Wedell ve Cook (1998)'de erkeğin yaşıyla artan sperm sayısının olası sperm rekabeti yoğunluğu ile ilgili olduğu yorumu yapılabilir.

Daha önce çiftleşmiş erkekler virjin erkeklerden daha küçük spermatofor oluştururlar (Simmons ve Bailey, 1990; Wedell, 1993a; McCartney ve Heller, 2008) ve oluşturulan spermatoforun büyüklüğü erkeğin yaşına bağlı olarak (Wedell ve Ritchie 2004; Lehmann ve Lehmann, 2009) ve çiftleşme aralığına bağlı olarak artar (Simmons, 1990; 1991; Heller ve Helversen, 1991; Reinhold ve Helversen, 1997; Lehmann ve Lehmann, 2000). Yani dişiye sunulan spermatofor hem erkeğin yaşı hem de çiftleşme geçmişi ile ilgilidir ve buna göre stratejik olarak paylaşılmalıdır (Wedell ve ark., 2002; Parker ve Ball, 2005; Williams ve ark., 2005; Cameron ve ark., 2007; McCartney ve ark. 2009).

Wedell ve Ritchie (2004) *E. ephippiger* erkeklerinde yaş ve çiftleşme geçmişinin erkeğin eşeysel yatırımına etkisini araştırmışlardır. Dördüncü çiftleşmede erkeklerin çok az sayıda sperm içeren ve düşük nitrojen içeriği olan spermatofor ürettiklerini saptamışlardır. Bu durumu spermatofor üretiminin erkek için oldukça maliyetli olmasına ve çiftleşmeler arasındaki sürede erkeğin beslenmesine bağlamışlardır. Yaşlı virjin erkeklerin besin değeri yüksek ve çok sayıda sperm içeren büyük

spermatofor ürettiklerini tespit etmişlerdir. Buna rağmen dişilerin yaşlı erkekler yerine genç erkekleri tercih ettiklerini bulmuşlardır. Böylesi bir durumda dişinin genç bireyleri tercih etmesi yaşlı bireylerin predasyona daha açık olmasından kaynaklanabilir.

*Achroia grisella* (Lepidoptera)'da erkeğin çiftleşme tarihinin ejakulat miktarı üzerine etkisi olduğu ve transfer edilen sperm sayısının erkeğin ikinci çiftleşmesinde birinci çiftleşmesine oranla bireysel olarak önemli derecede azaldığını bulmuşlardır. Çiftleşmeler arasında ejakulat miktarındaki farklılığın sperm paylaşımının sınırlı olmasından kaynaklanacağı yorumu yapılabilir (Cordes ve ark. 2012). *Gampsocleis gratiosa*'da erkeğin çiftleşme statüsünün nakledilen sperm sayısı üzerine etkili olduğu bulunmuştur. Yapılan çalışmada virjin erkeklerin virjin olmayan erkeklerle oranla daha fazla sperm transferinde buldukları ve spermatofor, spermatofilaks ve ampulla ağırlıklarında bir farkın olmadığını bildirmişlerdir (Yong ve Le, 2006). Erkeğin stratejik bir paylaşımına gittiği bu durumda sadece sperm üzerinde etkili olduğu, spermatofor yatırımın sperm yatırımdan daha maliyetli olduğu sonucuna varılabilir.

*Ostrinia nubilalis*'de (Lepidoptera) çiftleşme deneyiminin erkeklerin çiftleşme başarısını önemli derecede arttırdığı ve tecrübeli erkeklerle çiftleşen dişilerin ömür uzunluğu ve tüm yaşamındaki verimliliğinin önemli derecede azaldığı bildirilmiştir (Andow ve ark. 2011). Virjin erkek yaşının çiftleşme başarısı üzerine bir etkisi bulunmamıştır. Virjin erkeğin yaşına bağlı olarak testis boyutu azalmış ve spermatofor boyutunun ise erkeğin yaşıyla arttığı bildirilmiştir (Andow 2010). Dişinin ömür uzunluğunun azalması yaşlı erkeklerle çiftleşmesi sonucunda bulaşan hastalıklardan veya Lepidoptera takımında transfer edilen spermatoforun yapısının farklı olmasından ve dişi için gerekli besinsel ihtiyacı karşılamamasından kaynaklanabilir.

McCartney ve Heller (2008) *P. leavissimus*'da dişinin virjinlik ve vücut büyüklüğünün çiftleşme üzerine etkisini araştırmışlardır. Yapılan çalışmada tüm erkekler ve dişiler küçük olmalarına rağmen virjin bireyleri virjin olmayan bireylere tercih etmişlerdir. Önerildiği üzere bu türde çiftleşebilen bireyin virjin olması vücut büyüklüğünden daha önemli bir etkidir. Reinhold ve ark. (2002)'ye göre, erkeklerin

ilk çiftleşmelerinde takip eden çiftleşmelerine oranla daha fazla sperm yatırımı yaptıklarını, ayrıca yüksek kalitedeki dişilere düşük kalitedeki dişilere oranla daha fazla sperm transferinde buldukları öne sürülmüştür.

*I. rizeensis* erkekleri de ilk çiftleşmeyi takip eden çiftleşmelerde daha fazla sperm yatırımı yapmıştır. Bunun nedeni ilk çiftleşmeden sonra sperm üretiminin hızlanmasından ve yenilenmesinden kaynaklanabilir.

### 5.1.6. Eşey Oranının Yatırıma Etkisi

Yaptığımız çalışmada eşey oranının çiftleşme yatırımına herhangi bir etkisi bulunamamıştır. Spermatofor, spermatofilaks ve ampulla yatırımı üzerinde farklı eşey oranlarının herhangi bir etkisi bulunamazken erkek tarafından oluşturulan spermatofor ve spermatofilaks ağırlığı üzerinde sırasıyla erkek ağırlığının ve yaşının büyük bir etkisi olduğu tespit edilmiştir. Aynı zamanda farklı eşey oranlarında yer alan aktif erkekler ampulla ağırlığı ve sperm sayısı açısından da farklı bir strateji izlememiştir. Ampulla ağırlığı ve sperm sayısı üzerinde erkeğin yaşının ve vücut ağırlığının etkili olduğu tespit edilmiştir. Daha ağır erkekler daha ağır spermatofor ve spermatofilaks üretirlerken, yaşlı erkekler daha ağır ampulla ve daha fazla sayıda sperm üretmişlerdir. *I. rizeensis* türünde eşey oranı grupları arasında spermatofor yatırım farklılığı bulunamamışken bazı çalışmalar (Gao ve Kang, 2006; Kvarnemo ve Simmons, 1998) poligami gösteren türlerde, bir popülasyondaki eşey olarak aktif erkek ve dişinin sayısındaki farklılıkların tekrar çiftleşme süresini, beslenme ihtiyacını (spermatofordan) ve ölüm oranı gibi bazı faktörleri etkilediğini rapor etmişlerdir.

*Gampsocleis gratiosa* türünde dişi ağırlıklı grupta erkek ağırlıklı gruba göre daha yavaş kopulasyon gerçekleştiği bildirilmiştir (Gao ve Kang, 2006). Aynı çalışmada yapılan bu çalışmadan farklı olarak, erkek biaslı gruplarda rekabetin olası sonucu olarak sperm sayısı ve yaş ampulla ağırlıkları dişi eğilimli gruba göre daha fazla bulunmuştur. *Isophya rizeensis*'te kopulasyon süresinin eşey oranı grupları arasında farklılık göstermektedir.

Aynı zamanda Ingleby ve ark. (2010) tarafından *Plodia interpunctella* türü üzerinde yapılan çalışmada erkek biaslı grupta sperm sayısının oldukça yüksek olduğu tespit edilmiş ve erkeğin rekabet ortamında stratejik sperm paylaşımı yaptığı



vurgulanmıştır. Dişiler erkek ağırlıklı populasyonlarda ortalama ikiden daha fazla çiftleşebilirler erkek ise dişi ağırlıklı populasyonlarda dişi kadar fazla çiftleşemezler. Bu nedenle erkekler erkek biaslı populasyonlar sperm rekabeti seviyesini belirlemek için fazla miktarda sperm transfer ederler. Çiftleşmenin erkeğe olan maliyeti göz önünde bulundurulduğunda ise sperm ve spermatofor oluşumun tekrarlanması için gerekli olan zamanın değişkenlik göstermesi dişi biaslı populasyonlarda erkeğin hediye bölüştürmeyi tercih etmesi oldukça normal görülebilir. Erkek biaslı populasyonlarda sperm rekabeti yoğunluğunun etkili bir neden olduğunu gösteren başka bir neden ise *P. interpunctella* (Lepidoptera) türünde eupyrene sperm (dölleme özelliği taşıyan sperm) sayısı ile orantılı olarak apyrene sperm (dölleme özelliği taşımayan sperm) sayısının da artış gösteriyor olmasıdır (Wigby ve Chapman, 2004; Ingleby ve ark., 2010).

Erkek ağırlıklı bir populasyonda rakip erkeklerin çokluğu, erkeklerin daha agresif davranış göstermelerini (Lehmann, 2012), çiftleşme öncesi faaliyetlerin daha kısa tutulmasını (Kvarnemo ve Simmons, 1999; Lehmann, 2007), başarılı olan erkeğin kopulasyonu daha uzun tutmasını (Gonzalez ve Gomendio, 2003; Vahed ve Wynn, 2004; Gao ve Kang, 2006), transfer edilen spermatoforun daha büyük ve sperm sayısının daha fazla olmasını tetikler (Ingleby ve ark., 2010). Çalışmamıza ana konu olan farklı eşey oranlarının erkeğin stratejisine olan etkisi dikkate alındığında, oluşturulan farklı gruplar arasında spermatofor ve sperm transferi açısından fark bulunamamış olması, *I. rizeensis* türünde farklı stratejilerin olabileceğini akla getirmektedir. Bulunan en önemli farklılık ise erkek biaslı grupta daha agresif bir ortamın olması ve kopulasyon öncesi karar verme süresinin çok daha hızlı olmasıdır. Dişi biaslı grupta çiftleşebileceği dişi sayısının fazla olması nedeniyle, erkek daha rahat ve aceleci olmayan bir tutum sergilemektedir. Ters durumda ise olası rakip erkeklerden önce çiftleşme başarısına yönelik hızlı ve agresif bir strateji olduğu tespit edilmiştir. Bu durum erkek biaslı populasyonlarda olası sperm rekabeti seviyesinin belirlenmesinde ve dişinin döllemesini garantilemek için son ya da ilk erkek olmak için verilen mücadeleyi gösterebilir.

Kvarnemo ve Simmons (1999) *Kawanaphila nartee*'de yaptıkları çalışmada, düşük ve yüksek besin diyeti uygulayarak farklı sayıda dişi ve erkek içeren eşey oranı grubu oluşturmuşlar ve eşey oranının seçilimi nasıl etkilediği sorusuna yanıt

aranmışlardır. Kopulasyon öncesi bekleme süreleri “çiftleşmeye karar verme süresi” olarak tanımlanmış ve erkek biaslı grubun dişi biaslı gruba göre daha hızlı karar verdiğini tespit etmişlerdir. Dişinin çiftleşme için hızlı karar vermesi gerçekleşmesi muhtemel çiftleşmeler için önemli besin kaynağını kaybetmek istememesinden kaynaklanabilir. Çiftleşme için erişilebilir erkek ve dişi sayısı *Requena verticalis*'de tür içi seçilimi kontrol ettiği yorumu yapılmıştır (Gwynne, 1990).

Eşey oranı; çiftleşmeler için eş aramayı ve çiftleşme aktivitesi için gerekli zamanı ve çiftleşmeler arasındaki süreyi kısaltır bu nedenle populasyonların içerdiği çiftleşmeye hazır erkek ve dişi sayısının çiftleşme için yapılan yatırım üzerindeki etkisi ebeveyn yatırımı hipotezinden ziyade çiftleşme çabası hipotezini desteklemektedir

Heller ve Helversen (1991) tarafından *Poecilimon affinis* ve *P. veluchianus* türlerinin doğal ortamlarında yaptıkları çalışmada, potansiyel eşey oranının erkek ve dişi çiftleşme frekansını etkilediğini ve çiftleşmeler arasında verilen aranın değiştiğini vurgulamışlardır. Sezonal populasyon büyüklüğü dikkate alınarak yapılan çalışmada erkeğin dişiden daha erken ergin oluşu populasyondaki eşey oranını etkilediğini, populasyonun içerdiği çiftleşmeye hazır dişi sayısının fazla oluşunun çiftleşmeyi yavaşlattığını bildirmişlerdir. Bu durum *I. rizeensis* için laboratuvar şartlarında, dişi biaslı ortamda bulguyu desteklemektedir. Yapılan gözlemlere göre yukarıda belirtilen türlerdeki durum gibi, *I. rizeensis* türünün doğal yayılış alanlarında da erkeklerin dişilere göre daha önce erginleştikleri ve populasyonun erken dönemlerinde erkek biaslı bir ortamın oluştuğu söylenebilir. Dişiler genel olarak yumurta bıraktıkları için populasyonda en son ölürlere. Muhtemelen populasyonun geç evrelerinde de virjin olmayan dişi biaslı bir eşey oranı ortamı olacaktır. Bu eşey oranı farklılıklar *I. rizeensis*'in spermatofor ve içeriği üzerine en azından laboratuvar şartlarında bir etkisinin olmadığını ortaya koymuştur. Ancak, yaşlı erkeklerde sperm sayısının fazlalaşması ve aynı zamanda spermatofilaksın da ağırlaşması populasyonun ilerleyen evrelerinde dişi biaslı bir yapının olmasına uygun bir evrimsel tepki olarak düşünülebilir. Çünkü erkekler yaşlı dişilerin virjin olmadıklarını ve olası büyük sperm rekabetiyle karşılaşacakları yönünde bir stratejik davranış biçimi evrimleşmiş olabilir (Wedell ve ark., 2002; Ingleby ve ark., 2010). Dolayısıyla *I. rizeensis*'te erkekler ortamda bulunan dişi sayısının azlığına veya

çokluğuna bakmadan, daha çok onun çiftleşme statüsüne ve kendi sahip olduğu fizyolojik yapısına ve doğal olarak yaşına göre bir düzenlemeye gittiği anlaşılmaktadır.

## 5.2. Sonuç

Bu çalışmada temel olarak rekabet ortamının spermatofor yatırımı ve sperm transferi üzerine olan etkileri çalışılmıştır. Erkeğe olan maliyeti oldukça yüksek olan spermatofor yatırımı ve olası sperm rekabeti nedeniyle stratejik bir ayarlama gerektiren sperm sayısı üzerinde rekabet ortamının etkisi bulunamamıştır. Buna rağmen erkekler rekabet ortamında herhangi bir strateji izlemezken kendi içsel yada genetik faktörler nedeniyle yaşı ve ağırlığına göre yatırımı düzenlemiştir. Genç yaşlarda sperm sayısı yaşlılara göre daha azdır ve yaş ilerledikçe artış göstermektedir. Rekabet ortamının çiftleşmeye karar verme sürelerini etkilediği rakip erkeklerin varlığı dışının daha kısa sürede karar vermesini, rakip dışının bulunması ise erkeği kararsızlığa itmiştir. Ağır erkeklerin daha büyük spermatofor oluşturduğu ve spermatofilaks ve ampulla arasındaki ilişki bulunması ejakulat koruma hipotezini desteklemiştir. *Isophya rizeensis* türünde oldukça büyük bir hediye sunumunun olması ve dişiye transfer edilen ejakulat içerisindeki sperm sayısının oldukça fazla oluşu oluşacak sperm rekabetine karşı bir kazanç elde etme şeklinde yorumlanabilir. Yapılan gözlemlere göre *I. rizeensis* bireylerinin doğal ortamlarında yoğun popülasyonlar şeklinde yaşaması laboratuvar ortamında yapılan bu çalışmanın istatistiksel olarak anlamlı bir farklılık çıkmasa da doğal ortamlarında etkili olabilir. Çünkü sperm sayısındaki değişim rekabetin özellikle erkek sayısının arttığı durumlarda artış göstermiştir ki bu durum doğal popülasyonlarda da etkili olabileceği düşünülebilir. Bu çalışma *I. rizeensis* türüne ait davranışsal anlamda ilk çalışmadır. Bu nedenle çalışma sırasında yapılan gözlemler birçok sorunun ortaya çıkmasına öncülük etmiştir. Çiftleşme öncesi metanotal beslenme birçok çekirge için oldukça büyük önem taşımaktadır. Çalışılan türde spermatofor yatırımı üzerinde metanotal beslenmenin bir etkisi bulunmazken yumurtadan çıkma başarısı gibi uyumsal birçok parametre üzerinde etkili olabilir.

Yapılan bu çalışma *I. rizeensis* popülasyonu ile ilgili birçok soruya ortaya çıkarmıştır. Örneğin; metanotal bezden beslenme çiftleşme/üreme başarısı üzerinde etkili midir? *I. rizeensis* bireylerinde özellikle erkeklerde gözlenen fenotipik

varyasyonun (renklenme) genetik alt yapısına dair bir kanıt yoktur. Bireylerin habitat seçiminde etkili olan fenotipik özelliklerin eş seçiminde özellikle renklenmenin etkisi bilinmemektedir. *I. rizeensis* türü ile yapılan çalışmalar (Sağlam 2004) bu canlıda görülen renk polimorfizminin, buldukları çevre koşullarına uyum geliştirmelerinde etkili olduğunu göstermektedir. Görülen renk varyasyonunun çiftleşme ve dişinin yumurta başarısı gibi uyumsal birçok özellik üzerinde etkili olup olmadığı ve bir sonraki kuşağa aktarılıp aktarılamadığı bilinmemektedir. Görülen renk varyasyonları eş seçiminde etkili midir? Buna bağlı olarak türün dağılışı gösterdiği yükseltinin çiftleşme yatırımı üzerindeki etkisi nedir?

Erkekler tipik çağrı sesiyle rahatlıkla arazide fark edilebilirken dişinin erkeğe verdiği tepki/cevap sesini duymak güç olabilir. Dişinin erkeğe cevap veriyor olması bireylerin çiftleşme için sergiledikleri maliyeti arttırabilir. Erkek ve dişinin ses düetinin çiftleşme yatırımındaki etkisi nedir? Dişinin cevap sesi oluşturması erkeğin spermatofor sunumu nasıl etkiler? Dişinin çiftleşme sırasındaki stratejik davranışında sesin etkisi nasıldır?

Bunun gibi daha birçok soruya cevap oluşturacak araştırma planları elde edilen bu ön veriler ışığında cevaplanmaya çalışılacaktır.

Ülkemizde yayılışı gösteren çalı çekirgelerinin eşeyssel yatırımı ile ilgili çok az bilgi bulunmaktadır. Bu tür çalışmalar yaygınlaştırılarak eşeylerin nesillerini devam ettirebilmek için sergiledikleri stratejiler hakkında bilgi sahibi olunabilir. Bu sayede davranışsal benzerlikler ve farklılıklar ortaya konabilir.

## 6.KAYNAKLAR

- Alcock, J. 2005. The evolution of reproductive behaviour: Animal behaviour an evolutionary approach, Arizona State University, Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts USA. 8.press. 317-360.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, 624 pp.
- Andersson, M., Simmons, L.W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Ecology and Evolution*, 6: 296-302.
- Andow, A.A. 2011. Experienced males have higher mating success than virgin males despite fitness costs to females. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 1249-1256
- Arnqvist, G., Nilsson, T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60:145–164.
- Arnqvist, G., Rowe, L. 2005. Sexual conflict. Princeton, NJ: Princeton University Press. 330 pp.
- Barry, K.L. 2010. Influences of female nutritional status on mating dynamics in a sexually cannibalistic praying mantid. *Animal Behaviour*, 80: 405- 411.
- Barry, K.L., Holwell, G.I., Herberstein, M.E. 2010. Multimodal mate assessment by male praying mantids in a sexually cannibalistic mating system. *Animal Behavior*, 79: 1165-1172.
- Bateman, P. W. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2: 349-368.
- Bateman, P. W. 1997. Operational sex ratio, female competition and mate choice in the ephippigerine bushcricket *Steropleurus stali* Bolivar. *Journal of Orthoptera Research*, 6: 101-104.
- Berglund A. 1993. The operational sex ratio influences choosiness in a pipefish. *Behavioral Ecology*, 3: 254-258.
- Bockwinkel, G., Sauer, K. P. 1994. Resource dependence of male mating tactics in Scorpionfly, *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). *Animal Behaviour*, 47: 203-209.
- Boggs, C. L. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In *Insect Reproduction*, Leather, S. R and Hardie, J.), CRC Press. 215-242.
- Boldyrev, B.T. 1915. Contributions à l'étude de la structure des spermatophores et des particularités de la copulation chez Locustodea et Gryllodea. *Horae Societatis Entomologicae Rossicae* 6: 1-245.
- Bretman, A., Marcello, M., Lize, A., Price, T.A.R. 2012. Experience of mating rivals causes males to modulate sperm transfer in the fly *Drosophila pseudoobscura*. *Journal of Insect Physiology*, 58: 1669-1675.

- Brown, W. 1997. Courtship feeding in tree crickets increases insemination and female reproductive life span. *Animal Behaviour*, 54: 1369-1382.
- Bussière, L.F., Basit, H.A., Gwynne, D.T. 2005. Preferred males are not always good providers: female mate choice and male investment in tree crickets. *Behavioral Ecology*, 16: 223–231.
- Cade, W.H., Cade, E.S. 1992. Male mating success, calling and searching behaviour at high and low densities in field cricket, *Gryllus integer*. *Animal Behavior*, 43: 49-56.
- Can, E. 1959. Zur Kenntnis von *Isophya amplipennis* und *I. tenuicerca* als Schädlinge von Eichenwäldern in Südosteuropa. Teil I. Teil II. (*Isophya amplipennis*, *I. pavelii* and *I. tenuicerca* as pests of oak scrub in southeast Europe) *Zeitschrift für angewandte Entomologie*. 43: 387-411.
- Carayon, J. 1964. Un cas de fronde nuptiale chez les Hétéroptères, Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. Paris 259: 4815-4818
- Cook, D.F. 1995. Influence of previous mating experience on future mating success in male *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Insect Behavior*, 8: 207-217.
- Cook, P.A., Wedell, N. 1996. Ejaculate dynamics in butterflies: a strategy for maximizing fertilization success? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1047-1051.
- Conner, W.E. 2007. Chemical defense: bestowal of nuptial alkaloidal gift by a male moth on its mate. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97: 14406-14411.
- Crow, J.F. 1997. The high spontaneous mutation rate: is it a health risk? *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 94: 8380-8386.
- Cordes, N., Yiğit, A., Engqvist, L., Schmoll, T. 2012. Differential sperm expenditure reveals a possible role for post-copulatory sexual selection in a lekking moth. *Ecology and Evolution*, 3: 503-511.
- Crespi, B.J. 1997. The evolution of mating system in insects and arachnids. Ed:Choe, C.J. Cambridge University Press, 400 pp.
- Cummig, J. 1994. Sexual selection and evolution of dance fly mating systems (Diptera: Empididae). *Canadian Entomologist*, 119: 907-920
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- Davies, P.M., Dadour, I.R. 1989. A cost of mating by male *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Ecological Entomology*, 14:467–469.
- Del Castillo, R.C., Gwynne, D.T. 2007. Increase in song frequency decreases spermatophore size: correlative evidence of a macroevolutionary trade-off

- in katydids (Orthoptera: tettigonidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1028-1036
- Dewsbury, D.A. 1982. Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist*, 119: 601-610
- Dodson, G.N., Morris, G.K., Gwynne, D.T. 1983. Mating behaviour of the primitive orthopteran genus *Cyphoderris*. In orthopteran mating systems. *Sexual Competition in a diverse group of insects*, ed: Gwynne, D.T., Morris G.K. Westview, 305-318 pp.
- Downes, J.A. 1970. The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera) observations on four species of *Rhamphomyia* in the high arctic and general discussion. *Canadian Entomologist*, 102: 769-791.
- Eisner, T., Smedley, S.R., Young, D.K., Eisner, M., Meinwald, J. 1996a. Chemical basis of courtship in a beetle (*Neopyrochroa abellata*) cantharidin as precopulatory enticing agent. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 93: 6494-6498.
- Eisner, T., Smedley, S.R., Young, D.K., Eisner, M., Roach, B. Meinwald, J. (1996b). Chemical basis of courtship in a beetle (*Neopyrochroa abellata*) : cantharidin as 'nuptial gift'. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* 93: 6499-6503
- Engqvist, L., Sauer, K.P. 2001. Strategic male mating effort and cryptic male choice in a scorpionfly. *Proceeding of the Royal Society London B*, 268: 729- 735.
- Engqvist, L., Sauer, K.P. 2003. Determinants of sperm transfer in scorpionfly *Panorpa cognata* male condition, female condition and copulation duration. *Evolutionary Biology*, 16: 1196- 1204.
- Engqvist, L., Reinhold, K. 2006. Theoretical influence of female mating status and remating propensity on male sperm allocation patterns. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1448-1458
- Engqvist, L. 2009. Should I say or should I go? Condition and status dependent courtship decisions in the scorpionfly *Panorpa cognata*. *Animal Behaviour*, 78: 491-497.
- Fedoraka, M.K, Mousseau, T.A. 2002a. Tibial spur feeding in ground crickets: larger males contribute larger gifts (Orthoptera: Gryllidae). *Florida Entomologist*, 85: 317-323
- Fedoraka, M.K, Mousseau, T.A. 2002b. Nuptial gift and evolution of male body size. *Evolution*, 56: 590- 596.
- Gage, A.R., Barnard, C. J. 1996. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 349-353.

- Gage, M.J.G. 1998. Influences of sex, size and symmetry on ejaculate expenditure in a moth. *Behavioral Ecology*, 9: 592-597.
- Gonzalez G.F., Gomendio M. 2004. Adjustment of copulation duration and ejaculate size according to risk of sperm competition in the golden egg bug. *Behavioral Ecology*, 1:23-30.
- Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*, 213: 779-780.
- Gwynne, DT. 1982. Mate selection by female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) *Conocephalus nigropleurum*. *Animal Behaviour*, 30: 734-738
- Gwynne, D. T. 1983. Male nutritional investment and the evolution of sexual differences in the Tettigoniidae and other Orthoptera. In *Orthopteran Mating Systems: Sexual Competition in a Diverse Group of Insects* ed: D. T. Gwynne and G. K. Morris). Westview Press, Boulder, Colorado, 337-366
- Gwynne, DT. 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, 307:361-363.
- Gwynne, DT., Bowen, B., Codd, C.1984. The function of the katydid spermatophore and its role in fecundity and insemination (Orthoptera: Tettigoniidae). *Australian Journal of Zoology*, 32:15-22.
- Gwynne, D. T. 1986. Courtship feeding in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): investment in offspring or obtaining fertilizations? *Nature*, 128: 342-352.
- Gwynne, DT. 1988a. Courtship feeding and the fitness of female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution*, 42: 545-555.
- Gwynne, DT. 1988b. Courtship feeding in katydids benefits in the mating males offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23: 373-377.
- Gwynne, DT. 1990a. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *The American Naturalist*, 136:474-484.
- Gwynne, D.T. 1990b. The katydid spermatophore: evolution of a parental investment: *The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution*. Bailey, W.J., Rentz D.C., Crawford House, Bathurst.
- Gwynne, DT. 1997. The evolution of edible 'sperm sacs' and other forms of courtship feeding in crickets, katydids and their kin (Orthoptera: Ensifera) : *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Ed: Choe, J., Crespie BJ. Cambridge: Cambridge University Press, 110-129
- Gwynne, D. T. 2001. *Katydis and Bushcrickets: Reproductive Behaviour and Evolution of the Tettigoniidae*. Cornell University Press, Ithaca and London. 317 pp.



- Gwynne, D. T. 2008. Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annual Review of Entomology*, 53: 83-101.
- Heller, K.G., Helversen, V.D. 1991 Operational sex ratio and individual mating frequencies in two bushcricket species (Orthoptera:Tettigoniidae, *Poecilimon*). *Ethology*, 89: 211-218.
- Heller, K.G., Reinhold, K. 1994. Mating effort function of the spermatophore in the bushcricket *Poecilimon veluchianus* (Orthoptera, Phaneropteridae): support from a comparison of the mating behaviour of two subspecies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 53:153–163.
- Heller, K.G. Faltin, S., Fleischmann, P., von Helversen, O. 1998. The chemical composition of the spermatophore in same species of phaneropterid bush crickets (Orthoptera : Tettigoniidae). *Journal of Insect Physiology*, 44: 1001-1008.
- Heller, K.G. S., Fleischmann, Röder, L. 2000. Caratenoids in the spermatophores of bushcricket. *Journal of Insect Physiology*, 267: 1905-1908.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 66: 483– 492.
- Huber, B.A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*, 80: 363- 385.
- Ingleby, F.C., Lewis, Z., Wedel, N. 2010. Level of sperm competition promotes evolution of male ejaculate allocation patterns in a moth. *Animal Behaviour*, 80: 37-43.
- Ivy, T.M., Sakaluk S.K. 1999. Hydration benefits to courtship feeding in crickets. *Proceeding of the Royal Society London B*, 266: 1523-1527. Iyengar, V.K., Eisner, T. 1999. Female choice increase offspring fitness in an arctiid moth. *Proceeding of the Nature Academical Science*, 96: 15013- 15016.
- Iyengar, V.K., Rossini, C., Eisner, T. 2001. Precopulatory assessment of male quality in an arctiid moth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 283-288.
- Jiggins, M.F., Hurst, D.D., Majerus, E.N. 2000. Sex ratio distorting *Wolbachia* causes sex role reversal in its butterfly host. *The Royal Society*, 267: 69-73.
- Johns, P.M. 1997. Sexual cannibalism: Who benefits? *Trends of Ecology and Evolution*, 12: 127- 128.
- Karlsson, B. 1998. Nuptial gifts, resource budgets, and reproductive output in a polyandrous butterfly. *Ecology*, 79: 2931- 2940
- Kelly, C.D.& Jennions, M.D. 2011. Sexual selection and sperm quantity: meta-analysis of strategic ejaculation. *Biological Reviews*, 86: 863-884.

- Knell, R.J., Webberley, M.K. 2004. Sexually transmitted diseases of insects distribution, evolution, ecology and host behaviour. *Biological Reviews*, 79: 557- 581.
- Kessel, E.L. 1955. Mating activities of balloon flies. *Systematic Zoology*, 4: 97-104.
- Koko H., Klug. H. 2012. Unifying cornerstones of sexual selection operational sex ratio, Bateman gradient and scope for competitive investment. *Ecology Letters* 87- 95.
- Kvarnemo C., Simmons L.W. 1998. Male potential reproductive rate influences mate choice in a bushcricket. *Animal Behaviour*, 55: 1499-1506.
- Kvarnemo C., Simmons L.W. 1999. Variance in female quality, operational sex ratio and male mate choice in a bushcricket. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 254-252.
- Laird, G., Gwynne, D.T., Andrade, M.C. 2004. Extreme repeated mating as a counter adaptation to sexual conflict. *Proceeding of Royal Society London B*, 271: 402- 404.
- Lawrence, S.E.1992. Sexual cannibalism in the praying mantid. *Animal Behaviour*, 43: 569-583.
- Lebas, N.R., Hockham, L.R. 2005. An invasion of cheats: the evolution of worthless nuptial gift. *Biology Letters*, 15:64-67.
- Lehmann, G.U.C, Lehmann, A.W. 2000. Spermatophore characteristic in bushcrickets vary with parasitism and remating interval. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47:393-399.
- Lehmann, G.U.C. 2007. Density dependent plasticity of sequential mate choice in a bushcricket (Orthoptera: Tettigoniidae) *Australian Journal of Zoology*. 55: 123-130
- Lehmann, G.U.C. 2012. Weighing costs and benefit of mating in bushcricket (Orthoptera:Tettigoniidae) with an emphasis on nuptial gifts, protandry and mate density. *Frontiers Zoology*, 9:19- 35
- Lehmann, G.U.C., Lehmann, A.W. 2007. Sex differences in time out from reproductive activity and sexual selection in male bushcricket *Kawanaphila mirra*. *Journal of Insect Behaviour*. 20: 215-227.
- Lehmann, G.U.C., Lehmann, A.W. 2008. Bushcricket song as a clue for spermatophore size? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 569–578.
- Lehmann, G. U. C., Lehmann, A. W. 2009. Condition- dependent spermatophore size is correlated with male's age in a bushcricket (Orthoptera: Phaneropteridae) *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 354-360.

- Lelito, J.P., Brown, W.D. 2006. Complicity or conflict over sexual cannibalism? Male risk taking in the praying mantids *Tenodera aridifolia sinensis*. *The American Naturalist*, 168: 263- 269.
- Levine, D.J., Garbaczewska, M., Billeter, J.C. 2012. *Drosophila melanogaster* males increase the number of sperm in their ejaculate when perceiving rival males. *Journal of Insect Physiology*, 15: 78- 85
- Martin, O.Y. & Hosken, D.J. 2001. Strategic ejaculation in the common dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behaviour*, 63: 541-546.
- McCartney, J., Heller, K.G., Potter, M.A., Robertson, A.W., Telscher, K., Lehmann, G.U.C., Lehmann, A.W., Von Helversen, D., Reinhold, K., Achmann, R., 2008. Understanding the size of nuptial gifts in bush-crickets: an analysis of the genus *Poecilimon* (Tettigoniidae: Orthoptera). *Journal of Orthoptera Research*, 17:231–242.
- McCartney, J. 2010. Spermatophore size variation in bushcricket genus *Poecilimon*. Massey University, Phd thesis. Palmerston North, New Zealand.
- McCartney, J., Heller, K.G. 2010. A preliminary analysis of mate choice in a bush cricket (*Poecilimon laevisimus*: Tettigoniidae) suggests virginity is more important than body size. *Journal of Orthoptera Research*, 17:227–230
- McCartney, J., Lehmann, A.W., Lehmann, G.U.C. 2010. Lifetime spermatophore investment in natural populations of two closely related bush-cricket species (Orthoptera: Tettigoniidae: *Poecilimon propinquus*-group). *Behaviour*, 147:285–298.
- McCartney, J., Kokko H., Heller K., Gwynne D.T., 2012. The evolution of sex differences in mate searching when females benefit: new theory and a comparative test. *The Proceedings of the Royal Society London B*, 279:1225-1232.
- Morse, D.H. 2004. Test of sexual cannibalism models using a sit and wait predator. *Biological Journal of Linnean Society*, 81: 427- 437.
- Oberhauser, K.S. 1989. Effects of spermatophores on male and female monarch butterfly reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 237-246.
- Oktay, R. 2011. *Isophya sikorai* (Orthoptera: Phaneropterinae)'de zamana bağlı olarak erkeğin spermatofor içeriğinin değişimi üzerine bir çalışma. Yüksek Lisans Tezi, Harran Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü.
- Ono, T., Ando, C., Kondo, Y. 2004. Effect of metanotal secretion ingestion on oviposition in a tree cricket, *Truxalis hibinonis*. *Entomological Science*, 7:9
- Parker, G.A., Simmons, L. W. 1989. Nuptial feeding in insects : theoretical models of male and female interests. *Ethology*, 82: 3-26.

- Parker, G. A. 1990. Sperm competition games-affles and roles. The Proceedings of the Royal Society London B, 242: 120-126.
- Parker, G. A., Ball, M. A., Stockley, P., Gage, M.J.G. 1997. Sperm competition games: a prospective analysis of risk assesment. The Proceedings Royal Society London B, 264: 1793-1802.
- Parker, G.A., Pizzari, T. 2010. Sperm competition and ejaculate economics. Biological Reviews, 85: 897-934.
- Preston, Mafham K. 1999. Courtship and mating in *Empis (Xanthempis) trigramma* Meig., *E. tessellata* F. and *E. (Polyblepharis) opaca* F. (Diptera: Empididae) and the possible implications of ‘cheating’ behaviour. Journal of. Zoology., 247:239–46
- Reinhardt, K., Siva-Jothy, M. 2005. An advantage for young sperm in the house cricket *Acheta domesticus*. The American Naturalist, 165: 718-723.
- Reinhold, K., Heller, K.G.1993. The ultimate function of nuptial feding in the bushcricket *Poecilimon veluchianus* (Orthoptera: Tettigoniidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 32: 55-60.
- Reinhold, K., von Helversen, D. 1997. Sperm number, spermatophores weight and remating in the bushcricket *Poecilimon veluchianus*. Ethology, 103: 12-18
- Reinhold, K. 1999. Paternal investment in *Poecilimon veluchianus* bushcrickets: benebical effects of nuptial feding on offspring viability. Behavioral Ecology and Sociobiology, 45: 293-299.
- Reinhold, K., Kurtz, J., Engqvist, L. 2002. Cryptic male choice: sperm allocation strategies when female quality varies. Journal of Evolutionary Biology, 15: 201-209.
- Sağlam, İ. K. 2004. *Isophya rizeensis* (Orthoptera, Tettigoniidae)’ de yüksekliğe bağlı ekolojik yayılış ve renk polimorfizmi üzerine arařtırmalar. Bilim uzmanlığı tezi, Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü.
- Sakaluk, S.K.1986. sperm competition and the evolution of nuptial feeding behaviour in cricket. Evolution, 40: 584-593.
- Sakaluk, S.K., Eggert, A.K. 1996. Female control of sperm transfer and intraspecific variation in sperm precedence: antecedents to the evolution of a courtship food gift. Evolution, 50: 694-703
- Sakaluk, S.K., Ivy, T.M. 1999. Virgin-Male Mating Advantage In Sagebrush Crickets: Differential Male Competitiveness Or Non-Independent Female Mate Choice? Behaviour, 136: 1335-1346.
- Sakaluk, S.K. 2000. Sensory exploitation as an evolutionary origin to nuptial gift in insect. Proceedings of Royal Society, 267: 339- 343.

- Seidelmann, K. 2006. The courtship inhibiting pheromone is ignored by female deprived desert locust males. *Biology Letters*, 2: 525-527
- Sevgili, H. and Heller, K.-G., 2003. A new species of the genus *Isophya* Brunner von Wattenwyl from Turkey (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 146: 39-44.
- Sevgili, H., 2004. A new species of bushcricket (Orthoptera: Tettigoniidae) of the palearctic genus *Isophya* (Phaneropterinae) from Turkey. *Entomological News* 114: 129-137.
- Sevgili, H. & Reinhold, K. 2007. No evidence for strategic male mating effort in response to female weight in a bushcricket. *Behaviour*, 144: 1179-1192.
- Sevgili, H., Demirsoy, A., Çıplak, B. 2012. Description and bioacoustics of new species of the genus *Isophya* (Orthoptera: Tettigoniidae) from Turkey. *Zootaxa*, 3361: 33- 44.
- Simmons, L.W., Parker, G. A. 1989. Nuptial feeding in insects : mating effort versus paternal investment. *Ethology*, 81: 332-343.
- Simmons L.W & Bailey W.J. 1990. Resource influenced sex roles of zaprochiline tettigoniids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution*, 44:1853–1868.
- Simmons, L.W. 1993. Some constraints on reproduction for male bushcrickets, *Requena verticalis* (Orthoptera, Tettigoniidae) - diet, size and parasite load. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 135–139.
- Simmons, L.W., Zuk, M. 1992. Variability in call structure and pairing success of male field crickets, *Gryllus bimaculatus*: the effect of age, size and parasite load. *Animal Behaviour*, 44:1145-1152.
- Simmons, L.W., Teale, R.J, Maier M., Standish, R.J., Bailey, W.J., Withers, P.C. 1992. Some cost of reproduction for male bushcrickets, *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae): allocating resources to mate attraction and nuptial feeding. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 57-62.
- Simmons, L.W., Craig, M., Llorens, T., Schinzig, M., Hosken, D. 1993. Bushcricket spermatophores vary in accord with sperm competition and parental investment theory. *The Proceeding of Royal Society, London*, 251: 183-186.
- Simmons, L.W., Llorens, T., Schinzig, M., Hosken, D. 1993. Sperm competition selects for mate choice and protandry in the bushcricket *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Animal Behaviour*, 47: 117-122.
- Simmons, L.W. 1995. Male bushcrickets tailor spermatophores in relation to their remating intervals. *Functional Ecology*, 9: 881-886.

- Simmons, L.W. 2001. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Princeton University Press, Princeton. 434 pp.
- SPSS, 2006. SPSS Base 15.0 User's Guide, SPSS Inc., Chicago, USA.
- Solensky, M. J. & Oberhauser, K. S. 2009. Male monarch butterflies, *Danaus plexippus*, adjust ejaculates in response to intensity of sperm competition. *Animal Behaviour*. 77: 465-472.
- Stearns, C.S., Hoekstra. 2005. Sexual selection: Evolution an Introduction. Oxford University press. 245- 273.
- Tallamy DW. 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual Reviews of Entomology*, 46:139–65
- Thornhill, R. 1976 Sexual selection and paternal investment in insects. *American Naturalist* 110, 153-163.
- Thornhill, R., Alcock, J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press, Cambridge, Ma. 547 pp.
- Vahed, K., Gilbert, F.S. 1996. Differences across taxa in nuptial gift size correlate with differences in sperm number and ejaculate volume in bushcrickets (Orthoptera: Tettigoniidae). *The Proceedings Royal Society, London*, 263:1257–1265.
- Vahed, K., Gilbert, F.S. 1997. No effect of nuptial gift consumption on female reproductive output in the bushcricket *Leptophyes laticauda*. *Ecological Entomology*, 22: 479- 482
- Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biology Reviews*. 73: 43-78.
- Vahed, K. 2003. Increases in egg production in multiply mated female bushcricket *Leptophyes punctitisma* are not due to substances in the nuptial gift. *Ecological Entomology*, 28: 124- 128.
- Vahed, K. 2006. Larger ejaculate volumes are associated with a lower degree of polyandry across bushcricket taxa. *The Proceedings Royal Society London B*, 273:2387–2394.
- Vahed, K. 2007a. All that glitters is not gold. Sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology*, 113: 105- 127.
- Vahed, K. 2007b. Comparative evidence for a cost to males of manipulating females in bushcrickets. *Behavioral Ecology*, 18: 499–506.
- Vahed, K., Lehmann, G.U.C., Lehmann, A.W., Gilbert, J.D.J. 2009 increased copulation duration before ejaculate transfer is associated with larger spermatophores, and male genital titllators, across bushcricket taxa. *Journal of Evolutionary Biology*. 24: 1960-1968.

- Voigt, C.C., Michener, R., Kunz, T.H. 2005. The energetic of trading nuptial gifts for copulations in katydids. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78: 417-423.
- Voigt, C.C., Lehmann, G.U.C., Michener, R.H. Joachimski, M.M. 2006. Nuptial feeding is reflected in tissue nitrogen isotope ratios of female katydids. *Functional Ecology*, 20: 656-661.
- Voigt, C.C., Kretzschmar, A.S., Speakman, J.R., Lehmann, G.U.C. 2008. Female bushcrickets fuel metabolism with male nuptial gifts. *Biological Letters*, 4: 476-478.
- Wedell, N., Arak, A. 1989. The wartbiter spermatophore and its effect on female reproductive output (Orthoptera: Tettigoniidae, *Decticus verrucivorus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24:117–125.
- Wedell, N. 1991. Sperm competition selects for nuptial feeding in a bushcricket. *Evolution*, 45: 1975- 1978.
- Wedell, N. 1992. Protandry and mate assesment in the wartbiter *Decticus verucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 301-308.
- Wedell, N. 1993a. Spermatophore size in bushcrickets: comparative evidence for nuptial gifts as a sperm protection device. *Evolution*, 47: 1203-1212.
- Wedell, N. 1993b. Mating effort or paternal investment? Incorporation rate and cost of male donations in the wartbiter. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32:239–246.
- Wedell, N. 1994a. Variation in nuptial gift quality in bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioural Ecology*, 5: 418-425.
- Wedell, N. 1994b. Dual function of the bushcricket spermatophore. *The Proceedings of the Royal Society London B*, 258: 181-185.
- Wedell, N., Sandberg, T. 1995. Female preference for large males in the bushcricket *Requena sp.* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Insect Behaviour*, 8:513–522.
- Wedell, N., Cook, P. A. 1999. Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition risk and intensity. *The Proceedings Royal Society London B*, 226: 1033-1039.
- Wedell, N., Gage, M.J.G., Parker, G. A. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 313-320.
- Wedell, N., Ritchie, M.G. 2004. Male age, mating status and nuptial gift quality in a bushcricket. *Animal Behaviour*, 67: 1059–1065.
- Wedell, N., Tregenza, T., Simmons, L.W. 2008. Nuptial gifts fail to resolve a sexual conflict in an insect. *BMC Evolutionary Biology*, 8:204.

- Weir, K.L., Grant, J., Hutchings, A. 2011. The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates. *The American Naturalist*. (177) 2: 167-175.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University. Princeton.
- Wynn, H., Vahed, K., 2004. Male *Gryllus bimaculatus* guard females to delay them from mating with rival males and to obtain repeated copulations. *Journal of Insect Behaviour*. 17: 53-65.
- Yong, G., Le, K. 2006. Effects of mating status on copulations investment by male bushcricket *Gampsocleis gratiosa* (Tettigoniidae: Orthoptera). *Science in China Series C:Life Science*, 49(4): 349-353
- Yong, G., Le, K. 2006. Operational sex ratio and alternative reproductive behaviours in Chinese bushcricket *Gampsocleis gratiosa* (Tettigoniidae: Orthoptera). *Ethology*, 112: 325-331.
- Zeh, D.W., Smith, R. L. 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoologist* **25**, 785-805.



## ÖZGEÇMİŞ

**Adı Soyadı** : ARZU YİĞİT  
**Doğum Yeri** : ÜNYE  
**Doğum Tarihi** : 10.10.1987  
**Yabancı Dili** : İngilizce- Almanca  
**E-mail** : arzuyigit@hotmail.com.tr  
**İletişim Bilgileri** : Ordu Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi

<b>Öğrenim durumu</b>			
<b>Derece</b>	<b>Bölüm/Program</b>	<b>Üniversite</b>	<b>Yıl</b>
Lisans	Biyoloji	Ordu Üniversitesi	2006-2010
Yüksek Lisans	Evrimsel Biyoloji	Bielefeld University	2011-2012(6ay)
Yüksek Lisans	Biyoloji	Ordu Üniversitesi	2013