

**BİTKİ ISLAHINDAKİ BAŞARI VE ARTIRILMIŞ ÖRTÜCÜ GEN ETKİSİ
İLE DE NOVO VARYASYONUNDAN SAĞLANAN GENETİK
ÇEŞİTLİLİK
(Çeviri)**

Taner AKAR

Tarla Bitkileri Merkez Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü

P.K: 226 06042 Ulus-ANKARA e-posta: taner_akar@ankara.tagem.gov.tr

ÖZET: Yaygın yetiştirilen bitki türlerindeki ıslah programları birçok özellik yönünden geliştirilmiş ana babaların kullanımını sınırlamaktadır. İyi x iyi melezlerinin kullanımından sağlanan genetik ilerleme yüksek olarak görünmektedir ve her bir ıslah döngüsünün azalan genetik çeşitliliğe yol açacağı beklentisine rağmen gelişmeler bu dar genetik taban içinde bile ıslah çalışmalarına devam edilmesi için yeterince cesaret vericidir. Böyle iyi düzenlenmiş ıslah programları, gen havuzuna dahil edilen yeni genetik çeşitliliği kademeli olarak sınırlandırmıştır.

Bu ıslah yaklaşımı bir genetik farklılaşmaya (genetic gap) yol açmış geliştirilen ve geliştirilmemiş arzulanan gen frekansında büyük bir farklılık oluşmuş ve elit gen havuzundaki genetik çeşitlilikte daralmalar söz konusu olmuştur. Aynı zamanda birçok türdeki uzun süreli seleksiyon uygulamaları ve bitki ıslahı programlarındaki yeterli sayıda bulgulara dayalı olarak (seleksiyon için) genomun daha önce varsayılan daha esnek ve işletilebilir olduğu gözükmektedir. Burada pedigrisi seleksiyon yöntemi esas alınarak dar bir gen havuzuna rağmen arpada (*Hordeum vulgare L.*) birçok özellik yönünden önemli genetik ilerlemelerin sağlandığı bir durum saptama çalışması rapor edilmiştir. Bu durumda, genel olarak kabul gören bir uygulamaya ihtiyaç duyarız ki seleksiyonun elit gen havuzlarına dayalı olması durumunda varyasyon neredeyse yalnızca orijinal ana babalardan sağlanır.

Moleküler ve geleneksel genetik analizleri De Novo varyasyonu ortaya çıkaracak bir çok mekanizma olduğunu göstermiştir. Örneğin gen çoğaltımları (amplifikasyonları) ve yer değiştirebilir (transposable) öğeler gibi. Buna bağlı olarak, yeni oluşturulan varyasyonun bir önemli katkı yaptığı şeklindeki kuramı ileri sürebiliriz. Ayrıca geniş kabul gördüğünden öte gen etkileşimleri (interaksiyon) ve örtücü gen etkisinin (epistasi) daha önemli olduğunu ileri sürmek isteriz ve bu orijinal çeşitlilikten kaynaklandığı kadar De Novo kaynaklı çeşitlilikten de ortaya çıkmaktadır.

**PLANT BREEDING PROGRESS AND GENETIC DIVERSITY FROM DE NOVO
VARIATION AND ELEVATED EPISTASIS**

SUMMARY: *Breeding programs in major crops normally restrict the use of parents to those improved for a variety of traits. Gain from utilising these good x good crosses appears to be high, and improvements are sufficient to encourage continued breeding within narrow gene pools even though each cycle is expected to lead to reduced genetic variability. These finely tuned programs have gradually limited the amount of new diversity introduced into the breeding gene pool. This breeding strategy has led to a genetic gap where there is a large difference in the favourable gene frequency between the improved and unimproved lines and to a narrowing of genetic diversity within elite gene pools. At the same time, evidence has accumulated in plant breeding programs and long-term selection experiments in several organisms that the genome is more plastic and amenable to selection than previously assumed. In the barley (*Hordeum vulgare L.*) case study reported here, incremental genetic gains were made for several traits in what appears, based on pedigree analysis, to be a narrow gene pool. Given this situation, we call for an examination of the generally held belief that the variation on which selection is based in elite gene pools is provided almost exclusively from the original parents. Classical and molecular genetic analyses have shown that many mechanisms exist to generate variation de novo, such as gene amplification and transposable elements. Accordingly, we put forward the hypothesis that newly generated variation makes an important contribution. We also hypothesize that gene interaction,*

epistasis, is more important than commonly viewed and that it arises from de novo generated diversity as well as the original diversity.

GİRİŞ

Bu bildirinin amacı, genetik çeşitliliğin önemini ortaya koymak, bitki ıslahında bu günkü ve gelecekteki ilerlemelerin optimize edilmesi noktasında genetik çeşitliliğin daha iyi anlaşılması için ihtiyaç duyulan dikkatin çekilmesi ve elit gen havuzlarının genetik mekanizmalarının yeni genetik varyasyonun devamlı bir kaynak sağladığını önermektedir. Orta Batı ABD ve Minnesota 6 sıralı maltlık arpa gen havuzu dar bir genetik tabana sahip olmasına rağmen malt kalite kriterleri ve altı agronomik unsurda kaydedilen genetik ilerlemeyi, genetik taban darlığını göstermek amacıyla bir durum saptama çalışması olarak tanımlanacaktır.

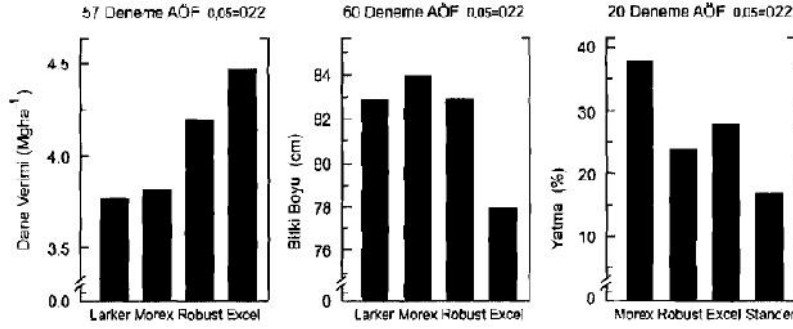
İhtiyaç duyulan genetik çeşitliliği açıklamak gerekirse, örtücü gen etkisinin genel olarak inanılandan daha önemli olduğunu ve yeni varyasyonun devamlı oluştuğunu önerebiliriz. Seleksiyon kazancının orijinal gen havuzundaki mevcut varyasyon kadar De Novo varyasyondan da oluştuğu ve bu varyasyonun örtücü gen etkisi sayesinde geliştiği bununda yeni oluşturulan çeşitlilik kadar orijinal çeşitliliğin etkileşimiyle sağlandığı şeklindeki kuramımızın göz önüne alınmasını teklif etmekteyiz.

Tarımı yapılan bitkilerdeki gelişme birbirini takip eden ıslah döngülerinden oluşmaktadır ve bitki ıslahçıları gelecekteki gelişmeler için iyimserdirler. Bu iyimserlik doğrulanmış görülürken, genetik ilerleme ile ilgili önemli bir sonuç var ki bu gelecek için önemli bir etkiye sahiptir. Arzulanan alleller seçilip sabitlendiği zaman genetik çeşitlilik azalır, bu durum muhtemelen gelecekteki ilerlemeleri azaltır. Bunun görünür çaresi devamlı yeni genetik çeşitliliğin dahil edildiği gelişmiş bitki popülasyonlarını artırmaktır. Fakat görünen o ki, genetik çeşitliliği ekleyen programlar oransal olarak düşük önceliktedir veya devamlı hazır geliştirilmiş elit gen kaynaklarını kullanarak çeşit geliştiren programlarla karşılaştırıldıklarında daha sınırlı başarıya sahiptirler (Holley ve Goodman, 1988; Rasmusson, 1991). Dahası, yaygın olarak kullanılan ıslah yöntemleri sistematik olarak genetik çeşitliliği azaltır. Örneğin arpada birkaç melez veya bir çok yakın melez serisi geliştirilen birçok çeşidi ürettiği görülmektedir. Avrupa'da Triumph arpa çeşidi çok yaygın yetişen iki sıralı arpaların atasıdır. Kanada ve ABD'de ise iki sıralı Klages çeşidi benzer geniş bir etkiye sahiptir (Gilmour ve ark., 1995) ve ABD'nin Orta Batı'nın üst kısımlarında Morex çeşidi çoğu 6 sıralı çeşitlerin pedigrilerinde bulunur (Horsley ve ark., 1995). Arpa'nın kışlık ve yazlık arpa çeşitlerinin ataları özetlendiğinde, yeni çeşitler belli sıklıkla farklı gen havuzlarına dayalı olduğu gibi aynı zamanda özellikle bazı çeşitlerin ıslahının başarılı yeni döngülerine büyük katkı yaptığı vurgulanmaktadır (Fischbeck, 1992).

Genetik çeşitlilik konusunun işlenmesini zorunlu kılan başka bir neden de bazı bitkilerin uzun bir ıslah geçmişine sahip olmalarıdır ki her bir ıslah döngüsünde elit gen havuzları ile geliştirilmemiş havuzlar veya genetik materyal koleksiyonları arasındaki genetik farklılaşma gitgide büyümektedir (Holley ve Godman, 1988; Martin ve ark., 1991). Bu türlerin çoğunda, modern ıslah çabaları bir yarım yüzyılda neredeyse tam yüzyıla kadardır sürmektedir. Genetik farklılaşma yakın geçmişte (son 10-20 yılda) genişlediğinden, geliştirilmemiş koleksiyonlardan genetik çeşitliliğin aktarılması zorlaşmakta ve çoğunlukla böceklerle dayanıklılıkla sınırlı kalmaktadır. Bunlar da çoğunlukla ana genler (majör genes) olduğundan genetik farklılaşmanın azalmasına sınırlı bir katkı yapmaktadırlar.

Genetik çeşitliliğe olan ilginin büyümesi sevindiricidir ve mısır, buğday ve arpa gibi birçok bitkide tanımlanmıştır. Gelecekteki genetik kazançlar hakkındaki ilgi araştırmacıların programlarına genetik çeşitliliği aktarmaları konusunda sorumluluk almaları kadar bu çalışmalardan elde edilecek yararları da incelemelerine sebep olmuştur. Örneğin ABD'de mısırdaki daralan genetik taban tartışmaları yakın geçmişe kadar gider. Bununla birlikte, yabancı materyal kullanımıyla elde edilen başarı hakkında çok az bir kanıt vardır (Wellhausen, 1978; Holley ve Goodman, 1988). Soya araştırmacıları, adapte olmuş bazı çeşitlerle dışarıdan getirilen materyallerin melezlerini değerlendirmişlerdir (Schoener ve Fehr, 1979; Vello ve ark., 1984; Svveeny ve St. Martin, 1989). Umut verici sonuçlara rağmen, bu

araştırmacılar herhangi bir genetik materyal geliştirmeden sadece ıslah çalışmalarına hizmet ettiğini vurgulamaktadır.



Şekil 2. Bölge verim denemelerde yeni çeşitler ve standart çeşid'in (Larker) dane verimi, bitki boyu ve yatma durumu

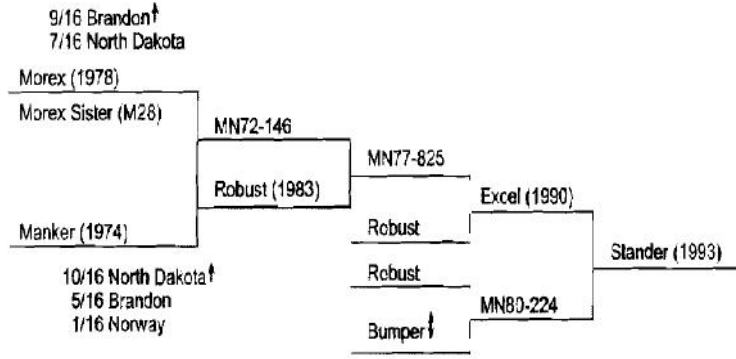
Minnesota arpa ıslah programı bir elit gen havuzundan genetik ilerlemeyi gösteren bir örnektir. Bu elit gen havuzundaki genetik çeşitliliğin miktarı esas alındığında, dolaylı olarak sorulan soru ataların pedigrilerindeki allelik varyasyonun bitki ıslanınca kazanılan devamlı gelişmeyi açıklamaya yeterli olup olmadığıdır. Geleneksel kuram şu açıklamayı getirir ki, ıslah populasyonlarındaki devamlı ilerleme büyük oranda eklemeli ve örtücü tarzdaki arzulanan allellerin birikimine bağlıdır. Kademeli olarak yakın bağlantıların (linkage) kırılması ve yeni örtücü kombinasyonların oluşturulması muhtemelen bir çok ıslah döngüsünde ilerlemeyi garanti altına alır. Başka bir düşünce ki varyasyonun sınırlarının genişletilebileceği ve genomun dinamik olduğunu daha önce düşünülenenden öte varyasyonun daha sık oluşacağını ileri sürer (Mc Clintock, 1984; Pardue, 1991).

BİR DURUM BELİRLEME ÇALIŞMASI OLARAK ARPA ISLAHI Genetik Materyal Kaynakları ve Çeşit Geliştirme

Orta Batı ABD'nin üst kısımları ve Manitoba (Kanada) maltlık arpa ıslahının kısa bir gözden geçirilmesi, Minnesota arpa programındaki genetik çeşitlilik potansiyelinin anlaşılmasına yardımcı olacaktır. Bu bölgede 6 sıralı arpa ıslahı yirminci yüzyılın ilk zamanlarında Manchuria tipi arparın getirilmesi ve değerlendirilmesi ile başlamıştır (Peterson ve Foster, 1973). İlk çeşitler, yaygın olarak maltlık ve biralık yetiştirdiklerinden ıslah programlarında anaç olarak malt kalitesini geliştirmek için anaç olarak kullanıldılar. Manchuria (CI 2947) Mançurya'dan; Odessa, OAC21 ve Lion Rusya'dan; Oderbrucker Almanya'dan; Trebi Türkiye'den ve Peatland ise İsviçre'den getirildi. Bu coğrafik orijine dayalı çeşitlilik, ilk genetik materyalin genetik olarak farklı olduğuna işaret ediyor bazı ataların şüphesiz ki ortak orijine sahip olmalarına rağmen atalar katsayısı, Kuzey Amerika'daki altı sıralı çeşitlerin genetik kaynak havuzuna 1971'den önce ve sonra birbirini takip eden iki zaman diliminde beş atasal çeşitler % 52 ve % 44 oranında katkıda bulunduğunu göstermiştir (Martin ve ark., 1991).

Yakın geçmişte, endüstrinin malt ve bira özelliklerini karşılayacak çeşitler geliştirilmiştir (Peterson ve Foster, 1973). Bu çeşitlerin ikisi; Trail North Dakota ve Parkland ise Manitoba/Canada (Brandon) tarafından geliştirilerek 1956 yılında tescil ettirilmiştir. Kuzey Dakota ve Brandon ıslah programları sıklıkla genetik materyal alışverişinde bulundu ve böylece Traill ve Parkland ilişkilendirilmiştir. 1960 yılında, Kuzey Dakota arpa ıslahçıları Traill ve Kanada'dan geliştirilmiş genetik materyalleri kullanarak geliştirdiği "Larker" 1964'ten 1979'a kadar Orta Batı'nın üst kısımlarının maltlık ekilişlerinin büyük kısmını kaplamıştır (Wych and Rasmusson, 1983). Altı sıralı maltlık arpalara odaklanan ve Mançurya tipi genetik materyal kullanan bu iki program, ortak gen havuzunu paylaşıyor şeklinde nitelenebilir.

Martin ve ark. (1991)'na göre endüstrinin yazılı kalite talepleri, 22 kadar kalite özelliğini içine alan bir kalite bileşkesini neredeyse karşılayacak çeşitlerin geliştirilmesini cesaretlendirmektedir. Bu yazılı bildirimler, belirli arpa ürünlerinin katı bir şekilde tercih edilmesi ve bu tercih edilen maltlık çeşitleri üreten çiftçilere prim ödenmesi ile bunların bir araya getirilmesi, yani çeşitlerin eski çeşitlere benzer olduğunu ifade etmektedir. ABD'nin asıl maltlık arpa üretim alanları olan Minnesota, Kuzey ve Güney Dakota eyaletlerinde birbirine oldukça yakın çeşitler bu üç eyaletin ekim alanlarını son 50 yıldır büyük oranda kaplamışlardır (Horsley ve ark., 1995; Martin ve ark., 1991; Wych ve Rasmusson, 1983).



Şekil 1. Minnesota maltlık arpa çeşitlerinin pedigrileri (1974-93). *Manker ve Morex'in geliştirilmesine katkı yapan genetik kaynakların teorik payları (Kuzey Dakota, Brandon, Manitoba ve Norveç İslah Programlarından). **Bir Busch Tarımsal Araştırma Enstitüsü çeşidi

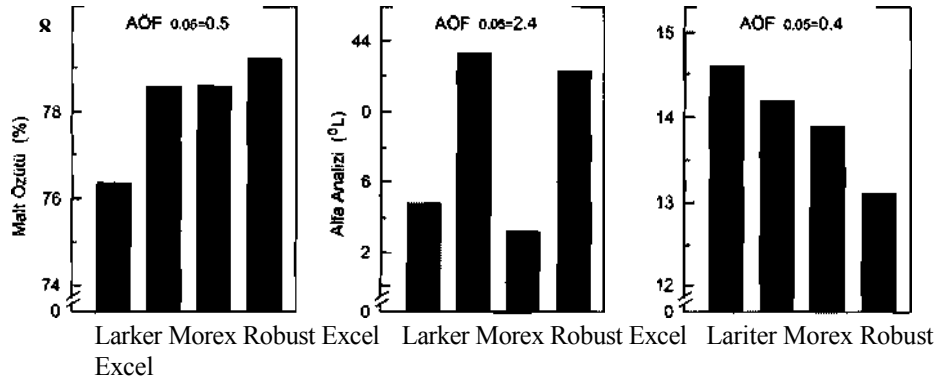
Şu anda Minnesota Üniversitesinin arpa çeşitlerine katkıda bulunan genetik materyalin izleri neredeyse 1960 sonrası Kuzey Dakota ve Brandon (Manitoba) ıslah merkezlerinden sağlanan materyallere gitmektedir. Bu materyal sırasıyla 1974'te Manker ve 1978'de Morex'in geliştirilmesi ve tesciline yol açmıştır (Şekil 1). Morex ve Mankerda olduğu gibi (Şekil 1) kuramsal olarak genetik materyalin özellikleri Kuzey Dakota, Brandon ve Norveç materyalinin izlerini taşımaktadır. Şekil 1'de görüldüğü gibi Morex x Manker'de melezi Robust'un geliştirilmesine yol açmıştır. Aynı melez kombinasyonunda Morex'in tam kardeşlerinden (full sister) birisi olan M28'in (Morex'in farklı bir F₂ bitkisinden ortaya çıkmıştır) Manker melezlemesiyle de M72-146 elde edilmiştir. Robust'un M72-146 ile melezlenmesi ve bu melezden sağlanan bir dölün tekrar Robust'la melezlenmesiyle de Excel geliştirilmiştir. Stander (Excel'in bir dölüdür ve 1993'te tescil edilmiştir) Robust'a oldukça benzerlik gösterir çünkü bunun atalarının büyük bir kısmı Morex x Manker melezinden gelmektedir.

Çeşit Performansı ve Genetik İlerlemenin Kanıtları

Bu arpa programlarında iki türlü genetik ilerleme belgelenmiştir. Bunlardan birincisi Minnesota çeşitlerine üreticiler ve malt bira endüstrisinin kayda değer olumlu tepkileridir. Morex, Robust ve Stander sırasıyla 1981'den 1996'ya kadar ABD'de arpa ekilisinde ilk sırayı almışlardır (Amerika Maltlık Arpa Inc.Gleanings, Milwaukee, WI). Morex ise 1980'den beri endüstride altı-sıralı maltlık çeşit kalite standardı olarak kullanılmaktadır.

Minnesota çeşitlerine (Morex, Robust, Excel, Stander) ilişkin daha belirleyici ikinci kanıt ise Larker ve birbirlerinin 6 özellik yönünden karşılaştırıldığı bir çoklu-bölgesel denemeden sağlanmıştır. Dane verimi, yatmaya dayanıklılık, malt özütü ve alfa amilaz oranı ıslah programlarının birincil hedefleridir buna karşın protein ve bitki boyu daha düşük önceliğe sahiptir. İslah yöntemi ve bir Minnesota maltlık çeşidinde istenen bir çok özellikler arasında seleksiyon öncelikleri de zamanla değişmiştir.

Bununla birlikte maltlık kalite özelliklerine genellikle yüksek öncelik verildi ki bu da Tek tohum indirgeme yönteminin kullanımı (Single-seed descent) değiştirilmiş pedigr programında gerçekleştirilmiştir. Bir Kuzey Dakota çeşidi olan Larker 1964'ten 1979'a üç eyalette (Minnesota, Kuzey ve Güney Dakota) en yaygın çeşittir. 1978'den 1993'e 16 yıllık zaman diliminde dört Minnesota çeşidi tescil ettirilmiştir (Şekil 1). Stander çeşidi 1993'te tescil ettirilmiş, 1989'da kadarki bölgesel denemelere giremediğinden çoğu karşılaştırmalara dahil edilememiştir. Agronomik ve kalite verileri 1986-1992 yılları arasında toplandı ve yerel adaptasyondan çok bölgesel adaptasyonun bir ölçüsüdür, çünkü denemeler Iowa, Manitoba, Michigan, Minnesota, Kuzey ve Güney Dakota ve Wisconsin'de kurulmuştu. Malt kalitesi çoğunlukla tüm tekrürlerin birleştirilmesinden (bulk) oluşan bir dane örneğinde (bir deneme yeri için) ve 31 seçilmiş yerden gelen örneklerde yapılmıştır. Kalite değerlendirmeleri Tahıl Araştırma Birimi (Madison, WI)'nde ASBC (Kaeen, 1976)'nin öngördüğü şekilde yapılmıştır. Yatmaya dayanıklılık verileri 1989'dan 1992 yılına ve sadece önemli yatma gözlenen denemelerden alınmıştır. Bu dört çeşit, (Morex, Robust, Excel ve Stander) bu altı özellik yönünden kendi aralarında ve eski çeşit Larker'le karşılaştırıldığında Önemli gelişme gösterdiler (Şekil 2 ve 3). 1978'de, daha sonra yerini aldığı eski çeşit Larkerle karşılaştığında % 2,2'lik malt özütü ve % 25'lik alfa amilaz artışıyla Morex çeşidi endüstri ölçeğinde bir atılım gösterdi (Şekil 3). Robust % 10 daha fazla dane verimi ve % 37 daha az yatma özelliğiyle Morex'i geçmiştir (Şekil 2). 1990'da tescil ettirilen Excel ise çok iyi bir katkı yaptı çünkü onun dane verimi Morex ve Robust'ı sırasıyla % 17 ve % 6 oranında fazlaydı. Ayrıca malt özütü ve alfa amilaz oranı yönünden Robust'ı geçmiş ve protein oranı da daha düşük olduğu görülmüştür (Şekil 2 ve 3). Pedigri yakınlığı esas alındığında ise bir kritik durum ortaya çıktı ki Excel'in genetik kaynakları Robust'ın ki ile çok benzerlik gösteriyordu (Şekil 1). En yeni çeşit olan Stander'in yatma dayanıklılığı eski çeşitlerle karşılaştırıldığında oldukça önemli bir atılım yapmıştır (Şekil 2). Stander; dane verimi, bitki boyu, malt ekstraktı, alfa amilaz ve dane proteini yönüyle Excel'e çok benzemektedir. Stander ve Excel malt ekstraktı ve dane verimi yönünden diğer altı sıralı çeşitleri 1989-1995 yılları arasındaki bölgesel verim denemelerinde geçmişlerdir (USDA, Mississippi Vadisi Bölgesel Arpa Denemeleri Raporları).



Şekil 3. Bölge verim denemelerde yeni çeşitler ve standart çeşit'in (Larker) malt özütü, alfa amilaz ve danede protein oranı

Morex ve Robust'taki genetik ilerlemeyi ve onların atalarındaki genetik çeşitliliğin derecesi gözden geçirildiğinde, bir sonucu varırız ki bu durum genel olarak ıslah programlarında oluşanların benzeridir yani pedigr bilgisine dayalı belirli orandaki bir genetik çeşitlilik kaydedeğer bir genetik ilerlemeye izin verir. Bununla birlikte Excel ve Stander'deki dane verimi, malt özütü, alfa amilaz ve danedeki protein yönünden sağlanan genetik ilerleme kolayca açıklanacak gibi değildir. Excel, Robust X M77-825 nolu hattın bir dölüdür ki bu hat (M77-825) hem Robust'un dölü ve hem de Excel'in oluşumunda Robust'la birlikte atalardan birisidir (Şekil 1). Yapılan bir çok varsayımlarda, Robust'la MN77-825 nolu hattın (Excel'in ataları) atalar katsayısı 0,87 olarak hesaplanmıştır. Bundan dolayı Excel'de sağlanan genetik ilerlemeye yol açan genetik çeşitliliği açıklamak çok zordur. Stander'de böylesi özel bir

duruma sahiptir çünkü onun yatmaya dayanımı bütün atalardan ve hatta Bumper'dan bile daha yüksektir (Şekil 1).

TARTIŞMA

Aktarılan Genetik Çeşitliliğin Açıklanması

Farklı sayıdaki melezleme ve seleksiyon döngüsü bir çok bitki türünde geliştirilmiş ve geliştirilmemiş gen havuzları arasında önemli genetik farklılaşmalar meydana getirmiştir. Bu farklılaşma arzulanan gen frekanslarında oluşan bir farklılık ki önemli derecede yabancı melezlemelerden çeşitlendirmeyi engellemektedir. Yabancı melezlemelerde, tipik bir ıslah çalışmasında etkili bir biçimde seçilecek çok fazla özellik ve bunlara karşılık gelen açılan (segregating) genler vardır. Dahası, ıslahçıların denemelerde öğrendikleri şey yabancı melezlemelerin ıslah popülasyonlarının performansını düşürdüğünü, bu yabancı çeşitliliğin sadece ve çok az oranda kantitatif özelliklerde geliştirilmiş çeşitlere hedeflenen katkıyı yaptığını saptamaktadır. Emin olmak için, tek-genli özelliklerin elit genetik materyalde aktarılması hayli rutin bir şekilde yapılmaktadır. Başarısız olan şey önemli kantitatif karakterler için yararlı genetik çeşitliliklerdir.

Elit gen havuzlarında genetik çeşitlilikle ilgili bu sorunun acilliği bir çok unsura bağlıdır. Bunlar arasında (i) elit gen havuzlarındaki mevcut genetik çeşitliliğin durumu, (ii) geliştirilmemiş gen havuzlarından aktarılacak çeşitlilik çabalarındaki başarı derecesi, (iii) üzerinde çalışılan gen havuzunda yararlı genetik varyasyonun yaratılıp yaratılamayacağı oldukça önemlidir. Bu öngörüler oldukça önemlidir ki çok az bir seçme şansı vardır fakat genetik varyasyonun araştırılması ve işletilmesi için daha fazla bu işe dahil olunmalıdır.

Genetik Çeşitlilik

Gen haritalanması ve elit gen havuzlarındaki daralan çeşitliliğe duyulan ilgi ve bu konudaki beklentiler hayli geniş bir kavram olan genetik çeşitlilik konusunda bir incelemeye yol açmalı ki seleksiyonda kullanılan yararlı genetik varyasyonun orijinal ana babalarda ve kuşaklar boyunca onların döllerinde sürdüğünü ortaya koymalıdır. Bunun karşılığı kuram ise, genomun hareketli (dynamic) olduğu ve yeni fenotipik ve genotipik varyasyonun her bir kuşakta ortaya çıkacağı şeklindedir. Yeni varyasyonun iki asıl kaynağı dikkat çekmeyi hak etmektedir. Varyasyonun bir kaynağı genetik değişikliklerdir ki bu allellerin değiştirilmiş etkilerinin oluşmasına yol açar yani De Novo kaynaklı varyasyondur. Varyasyonun ikinci ve tamamlayıcı kaynağı etkileşimlerden veya örtücü gen etkilerden ileri gelebilir ki bu etki kantitatif kuramın önerdiğinden daha büyüktür (Moremo, 1994) ve orijinal genetik çeşitlilik kadar De Novo çeşitliliği de içerir. Düşünce şudur ki bireysel alleller gen etkileşimleri yoluyla yeni bir genetik çevreye yerleştiklerinde bunlar fenotip üzerine bir azaltıcı veya yükseltici etki yapabilirler (Doubley ve ark., 1995; Lark ve ark., 1995).

Uzun süreli araştırmalardan elde edilen ve bir popülasyonda var olan mevcut varyasyonun orijinal anaçlar arasında genetik farklılıklar oluşmasında sınırlayıcı bir etkiye sahip olmadığı şeklindeki önemli bir neden düşünmeye değerdir. Genetik varyasyon konusundaki seleksiyon araştırmaları oldukça değişik organizmalarda gerçekleştirildi. Örneğin tribolum (Enfield, 1980; Enfield ve Braskerud, 1989) ve mısır (Dudley ve Lambert, 1992). Devamlı ve belli bir yöndeki seleksiyonda hedeflenen özelliklerden sorumlu lokuslarda sonunda bir durağanlığa varılacağı şeklinde beklentiler vardır. Bu çalışmaların hiç birisi böyle bir durumu göstermemiştir. Tribolum'un pupa ağırlığı 130 kuşaktan fazla seleksiyona olumlu tepki vermiştir. Yirmisekizinci kuşakta rasgele seçilen bir şahitçe karşılaştırıldığında, seçilen popülasyonlar araştırmanın kalan 102 kuşağı boyunca seçime olumlu tepki verdi (Trifield, 1980). Pupa ağırlığının arttığını belirten seçim araştırmasının özel 18 kuşağı sonuçlan gösterdi ki seçimde gözlenen olumlu tepki muhtemelen mutasyondan sağlanan genetik çeşitlilikten kaynaklanmaktadır (Trifield ve Braskerud, 1989). Özellikle Illinois üniversitesinin mısırdaki değiştirilmiş yağ ve protein içeriği üzerine yürüttüğü uzun süreli seleksiyon çalışması ilginçtir (Dudley ve Lambert, 1992). Bu hatlar 90'dan fazla kuşakta seçildiler ve çeşitlilik hala mevcuttu dahası seleksiyonda başarıyla ileriye gitmek mümkündür. Uygulamalı mısır ıslahı

araştırmalarında, bir çok tekrarlamalı (recurrent) seçim döngüsünden sonra genetik varyansın yüksek seviyelerde sürmekte oluşu (Hallauer, 1981) bir çok soruyu gündeme getirdi ki mevcut teori gözlenen bu gelişmeyi iyi bir şekilde nasıl açıklayacaktır.

Mısırda moleküler genetik çalışmalar, uzun süreli seleksiyon araştırmaları sonucu seleksiyonla ortaya konulan en azından bazı varyasyonun başlangıçtaki Burr White asıl populasyonun da olmadığını göstermektedir. İllinois'in yüksek protein, ters yüksek protein, ters düşük protein ve düşük proteinli hatları oldukça farklı sayıda ribozomal RNA genlerine sahiptir (Phillips, 1978). Ters yüksek protein (TYP) hatlarındaki gen sayısı seleksiyon yılları süresince iki katından daha fazla değişmiştir. Birkaç kuşak boyunca TYP' li hatlarda protein seviyesinde ani bir düşüş oluştu ki bu seleksiyon potansiyelinde bir değişikliğe yol açan tek bir genetik olayın olasılığını gündeme getirmektedir.

Genetik Çeşitlilik Kaynakları Olarak Rekombinasyon ve Örtücü Gen Etkisi

Yararlı genetik çeşitliliğin potansiyel kaynakları gözönüne alındığında, rekombinasyonla birlikte epistasinin potansiyelini ihmal etmek gerçekçi olmayacaktır. Mather, bağlı genlerin rekombinasyonun ortaya çıkarmakta olduğu potansiyel çeşitlilik düşüncesini tartışmıştır (Allard, 1960; s: 191-195). Rekombinasyonların ortaya çıkardığı ve De Novo varyasyonunun da geliştirdiğini de dahil ettiğimizde orijinal varyasyonun, epistatik ilişkilere yol açacağını bununda daha önce kabul edilenden daha önemli olduğu varsayımını ileri sürüyoruz. Mevcut araştırmalar bu düşüncüyü desteklemektedir ki diğer allellere karşılaştığında bir alildin etkileri kendi genetik kapasitesine bağlı olarak değişmektedir ve bu da tamamıyla yeni veya gelişmiş bir fenotiple sonuçlanabilmektedir. Örneğin Doebley ve ark. (1995) mısır ve bir yabancı akrabası *[Zea mays subsp. mexicarva (Schnader) iltis] arasında bitki ve koçan yapısındaki farklılıkları kontrol eden iki kantitatif özellik lokusunu (QTL) incelenmiştir. Bu iki QTL birlikte bir çeşide yerleştirildiğinde, devamlı olarak bitki ve koçan tipini değiştirmişlerdir. QTL'in bir parçası soya fasulyesinde çalışıldığında, Lark ve ark. (1995) QTL'ler arasındaki etkileşimin çok sık ve geniş bir etkiyi kontrol ettiği sonucuna varmışlardır. Onların araştırmalarında, bir lokusdaki allellin çok az veya hiç boy varyasyonu üzerine etkili olmadığı halde diğer lokuslarla etkileşim sonucu bitki boyuna oldukça geniş bir etkide bulunmuştur.

Gieger (1998) uzun süreli seleksiyonun eş-uyumlu gen düzenlenmelerinin birikimini sağladığını ve bunların birbirini takip eden birkaç kuşakta saptırılabilceği sonucuna ulaşmıştır. Bu örneklerden şu teze ulaşılabilir ki, kaydadeğer fenotipik farklılıkları açıklamaya yeterli varyasyon birkaç ıslah döngüsünde oluşabilir.

De Novo Kaynaklı Varyasyon

Allellik varyasyonun oldukça sık bir biçimde bir De Novo olayı olarak oluştuğu şeklindeki düşünce bir çok gözleme dayalı olarak süregelmiştir. 30 yıldan daha fazla bir süre önce, Sprague ve ark. (1960) ve Russell ve ark. (1963) mısır doubled haploid hatlarının belli bir zaman sonra agronomik özelliklerinde önemli varyasyonu biriktirdiklerini not etmişlerdir. Bu hatlar her lokus için homozigot olmalıydı ve çok ender mutasyon bekleniyordu varyasyonu oluşturmak için gözlenen varyasyonu, genel olarak açıklanan mutasyon oranlarıyla karşılaştırıldıklarında bu oranın mutasyonla oluşamayacağını tartışmışlardır. Anter yoluyla elde edilen doubled haploidleri şahit çeşitle karşılaştırıldığında DNA içeriğindeki (% 4-28) artış başka bir beklenmeyen değişikliği temsil eder ki bu durum anaçlar esas alındığında hiç beklenmezdi (Reed ve Vernsman, 1989).

Mendel genetiğinin ilk günlerinden beri, bir homozigot genotipten yeni alleller geliştirmek için bir çok yöntemin var olduğu biliniyordu. Moleküler genetiğin keşfedilmesiyle birlikte, genetikçiler sayısı gün geçtikçe artan genlerin özelliklerini ortaya çıkarma yollarını değiştiren yöntemleri açıklamaya başladılar. Bu mutasyon ve mutasyon benzeri olaylar şunları içermektedir; tek allel değişiklikleri, tür içi rekombinasyon, dengesiz parça değişimi, element yer değiştirmeleri, tür içi rekombinasyon, dengesiz parça değişimi, DNA methilenmesi, paramutasyon ve gen çoğaltımlarıdır.

Transkripsiyon faktöründeki varyasyon, transkripsiyon başlama ve bitiş yerleri, intronların birleşmesi, geçiş kontrolleri, geçiş sonrası değişiklikler ve bir çok değişiklikler genlerin aktivitelerini ortaya çıkarmasını engelleyebilir ve değiştirebilir. Bu olaylar; tek-parça eklenmesi, yeni parça yerleşmesi, öldürücü, katlanmalı etkiler ve diğer genetik ve epigenetik değişimlerin sonucu ortaya çıkar. Pardue (1991) normal olarak genin özellikleri ortaya çıkarışı bir hata durumunu değil fakat oldukça iyi dengelenmiş bir dizi kontrolün sonucu olduğunu not etmiştir. Böylece bir çok genetik ve çevre faktörü bu dengeyi bozabilir bu da doğrudan veya dolaylı olarak daha sonra açıklanacağı gibi genin kendisi ve işlevinde değişikliklere yol açar.

Tür İçi Rekombinasyon

Heteroallellik bir kombinasyonun tür içi rekombinasyonda oluşması önemli derecede farklı fenotipik etkiye sahip yeni bir allele neden olabilir. Nelson (1962) polen analiziyle mısırdaki mumsuluk (wx) lokusundaki tür içi rekombinasyonu açıkça belgelemiştir. Polen analizi ayrıca mısırdaki amiloz uzatıcısı (ae) ve alkol dehidrojenaz (adh1) lokuslarındaki tür içi rekombinasyonların analizinde de kullanılmıştır (Moore ve Creech, 1972; Freeling, 1976). Bir gen sınırlamaları içinde rekombinasyon sıklığı, genler arasından yüksek olabilir. Örneğin Dooner (1986) mısırdaki bronz (bzl) lokusunun 1 cM'nin 14 ile 43 kb DNA'ya karşılık geldiğini gösterdi yine Brown ve Sundareson (1991) bunun renksiz aleuron (al) lokusunda 12 ile 25 kb karşılık geldiğini bildirmiş, halbuki 1 cM yaklaşık 1460 kb'a karşılık geliyor tüm genom boyunca (Civardi ve ark., 1994). O halde, daha önce tür içi kombinasyon sıklık tahminleri esas alındığında tür içi rekombinasyonla oluşan yeni allellik yapı tahmin edilenlerden daha sık olması gereklidir. Arpa için 1 cM tüm genom boyunca yaklaşık 4000 kb'tır (Kilian ve ark., 1995).

Dengesiz Parça Değişimi

Birçok fenotip sıralı veya yakın sıralı diziler halindeki çok fazla homolog genlerin oluşturduğu lokuslar tarafından açıkça çerçeveselendirilmiştir. Böyle bir gen topluluğunun bireyleri arasındaki dengesiz yerleşme bir de parça değişimiyle takip edilirse fenotipi etkileyebilecek artan veya azalan genomik karmaşıklığı oluşturabilir. Muhtemelen mısırdaki R lokusu böylesi bir kombinasyondan dolayı kararsızlık gösterir (Robbins ve ark., 1991). Mısırdaki Rpl kompleksindeki rekombinasyonları dört yeni özelliği ortaya çıkardı ki anaçlar hassas olmasına karşın bunlar pas ırklarına dayanıklılığı sağladılar (Richter ve ark., 1995).

Birleşik lokuslar ve çoklügen ailelerine ek olarak, bitki türlerinin genomları hayli yüksek oranda tekrarlanan DNA'ya sahiptirler. Rimpau ve ark. (1980), arpa DNA'sının % 70'inin tekrarlandığı göstermiştir. Düşük yoğunluklu ve ender diziler bu tekrarlanan dizilerin arasına dağılmıştır. Mısır'da ender kopya genlerinden biri olan adh1'in bir çok farklı tekrarlanan dizinin ailesi tarafından çerçeveselendiği gösterilmiştir (Springer ve ark., 1994). Böylece, dengesiz yerleşme ve parça değişimi fırsatlarının oldukça yüksek olduğu görünmektedir. Gerçekte, tek dizinin tekrarlandığı çeşitlilik öylesine fazla ki, soya fasulyesi gibi diğer polimorfik işaretleyicilerin çok nadir olduğu türlerde moleküler genetik işaretleyici olarak kullanılabilirler (Akkaya ve ark., 1992). Bu polimorfizm muhtemelen DNA polimerizasyonu sırasındaki dağılımlar veya dengesiz parça değişiminin sonucu olduğu düşünülmektedir (Burr, 1994).

Çoğu yüksek bitkilerin genomlarının yalnızca küçük bir oranı muhtemelen % 1-10'un DNA'larının ender veya düşük yoğunluklu kopya dizinlerini temsil etmektedirler. Dağınık olduğu kadar sıralı diziler istisna olmaktan çok hayli yüksek homolog dizinlerin kuralıdır. Böylece, dengesiz parça değişimi beklenen bir olay olarak görünecektir. Bu nokta da, tekrarlanan DNA'ların çoğunun işlevi bilinmemektedir ve genellikle türe özgüdür.

Bu tekrarlanan dizinler fenotipin belirlenmesinde rol oynayabilir, çünkü bunlar evrim süresinde süregeldiler ve muhtemelen önemli işlere sahiptir.

Yerdeğiştirebilen Elementler

Yerdeğiştirebilen element işlevi sonucu yeni ailelerin oluşumu iyice belgelendirilmiştir. Mendel tarafından çalışılan buruşuk bezelye mutandan bile o lokustaki bir yerdeğiştirebilen elementin sonucudur (Bhattacharya ve ark., 1993). Yeni bir allel, bir elementin oraya yerleşmesi sonucu oluşabilir. Buna ek olarak, bu yerleşmenin her iki tarafında birkaç baz uzunluğunda bir kısa tekrar oluşur. Ayak izi (foot print) olarak adlandırılan bu tekrar elementlerin oradan ayrılışına bağlı olarak kalıcı olabilir. Bu noktada, yer değiştirebilen elementlerin varyasyonun sabit bir kaynağı olduğunu tartışmak zordur. Bu elementlerin genomdaki sayısı çarpıcı bir şekilde fazladır (Walbot, 1992), Peterson (1993) önemli mısır ıslahı programlarında aktif elementlerin oluştuğunu göstermiştir.

Yenilenen yerdeğiştirebilen elementler bitki genomlarında da hayli yüksek oranlarda kopya sayılarına sahiptirler. Onlar RNA geçişlerinde çoğalırlar ve önemli genlerin içerisine dahil olurlar. BARE-1 (Arpa yenilenebilir element-1) arpada tanımlanan (Mannien ve Schulman, 1993) ilk yenilenebilir elementti ve arpa çeşitlerinde yaklaşık 5000'lik kopyayla bulunmaktadır.

DNA Methillenmesi

DNA methillenmesi (methyl kökleriyle birleşmesi) genlerin özelliklerini çıkarmasıyla olumlu şekilde ilişkilendirilmektedir (gözden geçirme: Holliday, 1987; Ceder, 1988). Bitkilerde, sitozinlerin % 20-30'u metillenenebilir (Gruenbavvun ve ark., 1981) fakat daha yüksek oranda (% 80) sitozin metillenmesi bazı nükleotid kombinasyonlarında oluşur (Örneğin CpG dinükleotidleri). Sitozin methillenmesinin doğrudan genin özelliklerini göstermesini etkileyip etkilemediğini veya genin olup olmadığını yansıttığını bilemiyoruz. Bununla birlikte, methillenme ile gen özelliklerinin belirmesi arasındaki durum gitgide destek bulunmaktadır (Olhoft ve Phillips, 1995). Methillenme deseni kendine döllenme ve melezleme durumunda değişikliğe uğrayabilir (Chandler ve Walbot, 1986). Doku kültürü de yaygın biçimde rejenere edilen bitkilerden elde edilen hatlar arasında methillenme varyasyonu sonuçlanabilir (Phillips ve ark., 1994). Sitozin methillenmesindeki değişiklikler genlerin aktiflenmesi veya sessizleşmesi ile sık sık ilişkilendirilir (Klaas ve Amasino, 1989). Son yapılan çalışmalara göre; transgenik bitkilere aktarılan genlerin işlevleri de methillenmeyle doğrusal ilişki halindedir (Matzke ve ark., 1993; Prais ve Meyer, 1992).

Epigenetik değişikliklere ek olarak sitozin methillenmesi baz değişikliklerine de yol açabilir. Selker (1990) filemant mantarlarında tekrarlanmış bir DNA parçacığının hayli sitozin methillenmesi olabildiğini gösterdi. Bazı methiller sitozinlerin ardından deaminleşip ve böylece bir timin oluşturmaktadırlar. Bir timin-guanin yanlış eşleşmesi yaratılmaktadır. Eğer düzelme olmazsa, replikasyon bir mutasyon oluşturacaktır (yeni allel). Eğer düzelme olursa, ya sitozin methillenmesi olmaksızın timin bir sitozin düzeltmesi olan C-G bazıyla eşleşir veya T-G eşleşmesinin guanin'i yeniden eşleşir ki bir T-A baz çifti oluşur (mutasyon). DNA methillenmesi yeni allellerin zengin bir kaynağı olabilir (Jarai ve Marzluf, 1991). Mutasyon oluşturan alanlar bazen sitozin metillenmesinin yeri olarak gösterilmektedir (Coulondre ve ark., 1978).

Paramutasyon

Bir heterozigottaki allellerin etkileşimleri yoluyla yeni bir varyasyon oluşturma yöntemine denir. Brink (1973) 40 yıl önce mısır bitkisinde hem dane hem de bitki rengini kontrol eden R lokusunda bu olayı keşfetmiştir. Coe (1966) paramutasyonu yine hem dane ve hem de bitki rengini kontrol eden B lokusunda sonradan tanımlamıştır. Kesin alleller (paramutagenik alleller) diğer allellerin (paramutasyona uğrayan alleller) bir heterozigot lokusta belirmelerini değiştirme kapasitesine sahiptirler. Mutasyona uğrayan allelin (paramutasyona uygun allel) değişen durumu kalıtsaldır ve transkripsiyonda bir kalıtsal değişimi temsil eder (Chandler, 1995).

Gen ođaltılması

Bazı özel DNA dizinlerinin gelişimleri takip edildiğinde, genomun ne kadar esnek olduğu açıkça görülmektedir. Bu esneklik hayvanlardaki gelişim sürecinde ribozomal RNA çođaltımında görülebildiđi gibi (Miller Ve Beatty, 1969), bazı aneploid durumlarda beklenmeyen düzeyde ribozomal RNA genlerinde de görülebilir (Tartof, 1975).

Seleksiyon baskısı altında bazı genlerin tekrarlanma frekanslarında da deđişmeler olabilir. Hayvan hücrelerinde methotrakstat dayanıklılığı için yapılan seleksiyon çalışmalarında dihidrofolal reduktaz genlerinde bir 40 katlık artış buna en iyi örnektir (Jhonston ve ark., 1983). Böceklerde methotrakstat dayanıklılığı için yapılan seleksiyon (Shotkoski ve Fallon, 1993) tetrahoid hücreler ve bir fazla kromozomla sonuçlandı ki bunun % 50'si dehidrofolal reduktaz genleriydi. Mısır doku kültürlerinde methotrakstat dayanıklılığı için seleksiyon yine tetraploid kültürlerle sonuçlandı (Tuberosa ve Philips, 1986). Yonca kültürlerinde fosfotrisin dayanıklılığı glutamin sentaz genlerinde sekiz kat artışla sonuçlandı (Donn ve ark., 1984).

Böylece genomun belli gelişme ve çevre koşulları altında deđişikliklere uğrayabilirle kapasitesine sahip olduğu görünmektedir. McClintock (1984) bir çok stress koşulları altında bitki genomun kendisini deđiştirebildiđini Nobel ödülü konuşmasında tartışmıştır.

SONUÇLAR

Bir dar genetik tabana rağmen arpa örneğindeki arzulanan genetik varyasyon seviyesi şu soruların sorulmasına yol açmaktadır. Uzun süreli seleksiyon çalışmalarında mevcut olan sürekli çeşitliliğin kaynađı ve dar bir genetik havuza sahip olduğu görülen arpa ıslahında olumlu seleksiyonla sonuçlanan genetik çeşitlilik gerçekte orijinal anaçlara mı atfedilmeli ? veya kuşaklar boyunca üretilen varyasyonun önemli bir oranı De Novo kaynaklı sürece mi ? Son yıllarda oldukça geniş bir organizmalarda yürütölen araştırmalar göstermektedir ki genom daha önce kabul edildiğinden daha esnek ve seleksiyona daha fazla cevap verecek kapasitededir. Bu esneklik kısmen burada kısaca anlatılan mekanizmalardan sonuçlanır ki bunlar ya baz deđişiklikleri ve epigenetik deđişikliklerin veya örtücü gen etkisiyle birlikte yapısal deđişikliklerin yani fenotip üzerine büyük oranda etkili karşılıklı etkileşimler yoluyla yeni alleller yaratabilirler. Biz ilgilenilen herhangi bir özelliğın fenotipik sınırlarını genişletmekte örtücü gen etkisiyle yaygın olarak kabul edildiğinden daha fazla önemli olduğunu öngörüyoruz.

Eđer De Novo kaynaklı alleller varyasyonun önemli bir kaynađı iseler ve artan örtücü gen etkisiyle mevcut teorinin beklentisinden öte özelliklerin fenotipik sınırlarını genişletirse; dar genetik havuzlardan devamlı genetik kazancın, uzun süreli seleksiyonlardan büyüyen gelişme ve doubled haploidler içerisinde de varyasyonun olacağı tahmin edilebilir. Bu durumda, genetik ilerleme orijinal varyasyondan olduğu kadar belli oranda De Novo kökenli yeni gen kombinasyonları arasında yükselen örtücü gen etkisinden de gelmektedir. Anaç genotipler, gözlenen deđişikliklerin genişlemesinde ve çeşitlenmesinde önemli bir etkiye sahip olabilirler. Bitki ıslahıyla ve teorik modellerle ilgili daha çok varyasyon çalışması yani mutasyon ve örtücü gen etkisi gerekli görünmektedir.

Bu yayın, Rasmusson ve Phillips (1997) tarafından Crop Science dergisinde (Vol: 37, No: 2) yayınlanan makalesinden çevrilmiştir.

KAYNAKLAR

- Akkaya, M.S., A.B. Bhagwat, and P.B. Cregan. 1992. Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in soybean. *Genetics* 132:1131-1139.
- Allard, R.W. 1960. Principles of plant breeding. John Wiley & Sons New York.
- Bhattacharyya, M., C. Martin, and A. Smith. 1993. The importance of starch biosyntheses in the wrinkled seed shape character of peas studied by Mendel. *Plant Mol. Biol.* 22:525-531.
- Brink, R.A. 1973. Paramutation. *Annu. Rev. Genet.* 7:129-152.
- Brovvn, J., and V. Sundaresen. 1991. A recombination hotspot in the maize *Al* intragenic region. *Theor. Appl. Genet.* 81:185-188.
- Burr, B. 1994. Some concepts and new methods for molecular mapping in plants. p. 1-7. *in* R.L. Phillips and I.K. Vasil (ed.) DNA-based markers in plants. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Cedar, H. 1988. DNA methylation and gene activity. *Celi* 53:3-4.
- Chandler, V.L. 1995. A review of paramutation at *b*: An allelic interaction that causes heritable changes in transcription. p. 109-118. *in* K. Oono and F. Takaiwa (ed.) Modification of gene expression and non-Mendelian inheritance. Natl. Inst. Agrobiol. Resources, Tsukuba, Japan.
- Chandler, V.L., and V. Walbot. 1986. DNA modification of a maize transposable element correlates with loss of activity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83:1767-1771.
- Civardi, L., Y. Xia, K.J. Edwards, P. Schnable, and B.J. Nikolow. 1994. The relationship between genetic and physical distances in the cloned *al-sh.2* interval of the *Zea mays* L. Genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:8268-8272.
- Coe, E.H. 1966. The properties, origin, and mechanism of conversion-type inheritance at the *p* locus in maize. *Genetics* 53:1035-1063.
- Coulondre, C, J.H. Miller, P.J. Farabaugh, and W. Gilbert. 1978. Molecular basis of base substitution hotspots in *Escherichia coli*. *Nature (London)* 274:775-780.
- Delannay, X., D.M. Rodgers, and R.G. Palmer. 1983. Relative genetic contributions among ancestral lines to North American soybean cultivars. *Crop Sci.* 23:944-949.
- Doebly, J., A.Stec, and C. Gustus. 1995. *teosinte branched1* and the origin of maize: Evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics* 141:333-346.
- Donn, G., E. Tischer, J.A. Smith, and H.M. Goddman. 1984. Herbicide-resistant alfalfa cells: An example of gene amplification in plants. *J. Molec. Appl. Genet.* 2:621-635.
- Dooner, H.K. 1986. Genetic fine structure of the *bronze* locus in maize. *Genetics* 113:1021-1036. Dudley, J.W., and R.J. Lambert. 1992. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica* 37:81-87.

Taner AKAR

- Duvick, D.N. 1984. Genetic diversity in major farm crops on the farm and in reserve. *Econ. Bot.* 38:157-174.
- Enfield, F.D. 1980. Long-term effects of selection: The limits to response. p. 69-86. in Alan Robertson (ed.) *Proc.Symp. Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals*. Harrogate, UK. 21-22 July 1979. Commonwealth Agric. Bureau, Farnham Royal, UK.
- Enfield, F.D., and O. Braskerud. 1989. Mutational variance for pupa weight in *Tribolium castaneum*. *Theor. Appl. Genet.* 77:416-420.
- Fischbeck, G. 1992. Barley cultivar development in Europe-Success in the past and possible changes in the future. p. 885-901. in L. Munck (ed.) *Proc. 6th Int. Barley Genet. Symp.* 22-27 July 1991. Helsingborg, Sweden. Munksgaard Intl. Publ. Ltd., Copenhagen K, Denmark.
- Freeling, M. 1976. Intragenic recombination in maize: Pollen analysis methods and the effect of parental *Adh+* isoalleles. *Genetics* 83:701-717.
- Geiger, H.H. 1988. Epistasis and heterosis. p. 395-399. in B.S. Weir et al. (ed.) of the 2nd Int. Conf. on Quantitative Genetics. Raleigh, NC. 1987. North Carolina State Univ., Raleigh.
- Gilmour, R., S. Broughton, and W.J.R. Boyd. 1995. Barley breeding. p. 97-109. in M. Hovves (ed.) *The barley book*. Bull. 4300. Department of Agriculture, Perth, Australia.
- Gruenbaum, T., T. Naveh-Many, H. Cedar, and A. Razin. 1981. Sequence specificity of methylation in higher plant DNA. *Nature (London)* 292:860-862.
- Hallauer, A.R. 1981. Progress to date in the use of exotic materials in conventional maize breeding programs. *South African Maize Symp. Proc.* 4:35-40.
- Holley, R.N., and M.M. Goodman. 1988. Yield potential of tropical hybrid maize derivatives. *Crop Sci.* 28:213-218.
- Holliday, R. 1987. The inheritance of epigenetic defects. *Science (Washington, DC)* 238:163-170.
- Horsley, R.D., P.B. Schwarz, and J.J. Hammond. 1995. Genetic diversity in malt quality of North American six-rowed spring barley. *Crop Sci.* 35:113-118.
- Jarai, G., and G.A. Marzluf. 1991. Generation of new mutants of *nmr*, the negative-acting nitrogen regulatory gene of *Neurospora crassa*, by repeat induced mutation. *Curr. Genet.* 20:283-288.
- Johnston, R.N., S.M. Beverley, and R.T. Schimke. 1983. Rapid spontaneous dihydrofolate reductase gene amplification shown by fluorescence-activated cell sorting. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80:3711-3715.
- Kilian, A., D.A. Kadra, A. Kleinhofs, M. Yano, N. Kurato, B. Steffenson, and J. Sasaki. 1995. Rice-barley synteny and its application to saturation mapping of the barley *Rpg-1* region. *Nucleic Acids Res.* 23:2729-2733.
- Klaas, M., and R.M. Amasino. 1989. DNA methylation is reduced in DNase-sensitive regions of plant chromatin. *Plant Physiol.* 91:451-454.

- Kneen, E. (ed.). 1976. Methods of analysis of the American Society of Brewing Chemists. 7th revised ed. American Society of Brewing Chemists, St. Paul, MN.
- Lark, K.G., K. Chase, F. Adler, L.M. Mansur, and J.H. Orf. 1995. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92:4656-4660.
- Manninen, I., and A.H. Schulman. 1993. *BARE-1*, a *copia-Uke* retroelement in barley (*Hordeum vulgare* L). Plant Mol. Biol. 22:829-846.
- Martin, J.M., T.K. Blake, and E.A. Hockett. 1991. Diversity among North American spring barley cultivars based on coefficients of parentage. Crop Sci. 31:1131-1137.
- Matzke, M.A., F. Neuhuber, and A.J.M. Matzke. 1993. A variety of epistatic interactions can occur between partially homologous transgene loci brought together by sexual crossing. Molec. Gen. Genet. 236:379-386.
- McClintock, B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. Science (Washington, DC) 226:792-801.
- Miller, O.L., Jr., and B.R. Beatty. 1969. Visualization of nucleolar genes. Science (Washington, DC) 164:955-957.
- Moore, C.W., and R.G. Creech. 1972. Genetic fine structure analysis of the *amylose extender* locus in *Zea mays* L. Genetics 70:611-619.
- Moreno, G. 1994. Genetic architecture, genetic behavior, and character evolution. Annu. Rev. Ecol.Syst. 25:31-44.
- Murphy, J.P., T.S. Cox, and D.M. Rodgers. 1986. Cluster analysis of red winter wheat cultivars. Crop Sci. 26:672-676.
- Nelson, O.E. 1962. The *waxy* locus in maize. I. Intralocus recombination frequency estimates by pollen and by conventional analysis. Genetics 47:737-742.
- Olhoft, P., and R.L. Phillips. 1995. Genetic and epigenetic changes induced by maize tissue culture. p. 187-198. *in* induced mutations and molecular techniques for crop improvement. IAEA/FAO Symp. (IAEA-SM-340), Vienna. June 1995. IAEA, Vienna.
- Pardue, M.L. 1991. Dynamic instability of chromosomes and genomes. Celi 66:427-431.
- Peterson, G.A., and A.E. Foster. 1973. Malting barley in the United States. Adv. Agron. 25:327-378.
- Peterson, P.A. 1993. Transposons in maize and their role in creating variability. p. 641-645. *in* D.R. Buxton et al. (ed.) International Crop Science I. CSSA, Madison, WI.
- Phillips, R.L. 1978. Molecular cytogenetics of the nucleolus organizer region. p. 711-741. *in* D.B. Walden (ed.) Maize breeding and genetics. John Wiley & Sons, New York.
- Phillips, R.L., S.M. Kaeppler, and P. Olhoft. 1994. Genetic instability of plant tissue cultures: Breakdown of normal controls. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91:5222-5226.

- Prois, F., and P. Meyer. 1992. The methylation patterns of chromosomal integration regions influence gene activity of transferred DNA in *Petunia hybrida*. *The Plant Journal* 2:465-475.
- Rasmusson, D.C. 1991. Barley breeding at present and in the future. p. 865-877. in L. Munck (ed.) Proc. 6th Int. Barley Genet. Symp. Helsingborg, Sweden. 22-27 July 1991. Munksgaard Intl. Publ. Ltd., Copenhagen K, Denmark.
- Reed, S.M., and E.A. Wernsman. 1989. DNA amplification among anther-derived doubled haploid lines of tobacco and its relationship to agronomic performance. *Crop Sci.* 29:1072-1076.
- Richter, T.E., T.J. Pryor, J.L. Bennetzen, and S.H. Hulbert. 1995. New rust resistance specificities associated with recombination in the *Rpl* complex in maize. *Genetics* 141:373-381.
- Rimpau, J., D.B. Smith, and R.B. Flavell. 1980. Sequence organization in barley and oats chromosomes revealed by interspecies DNA/DNA hybridization. *Heredity* 44:131-149.
- Robbins, T.P., E.L. Walker, J.L. Kermicle, M. Alleman, and S.L. Dellaporta. 1991. Meiotic instability of the *R-r* complex arising from displaced intragenic exchange and intrachromosomal rearrangement. *Genetics* 129:271-283.
- Russel, W.A., G.F. Sprague, and L.H. Penny. 1963. Mutations affecting quantitative characters in long-time inbred lines of maize. *Crop Sci.* 3:175-178.
- Schoener, C.S., and W.R. Fehr. 1979. Utilization of plant introductions in soybean breeding populations. *Crop Sci.* 19:185-188.
- Selker, E.U. 1990. Premeiotic instability of repeated sequences in *Neurospora crassa*. *Annu. Rev. Genet.* 24:579-613.
- Shotkoski, F.A., and A.M. Fallon. 1993. An amplified mosquito dihydrofolate reductase gene: Amplicon size and chromosomal distribution. *Insect Molec. Biol.* 2:155-161.
- Sprague, G.F., W.A. Russell, and L.H. Penny. 1960. Mutations affecting quantitative traits in selfed progeny of doubled monoploid maize stock. *Genetics* 45:855-865.
- Springer, P.S., K.J. Edvards, and J.L. Bennetzen. 1994. Novel organization of different DNA classes uncovered in maize *Adhl* yeast artificial chromosomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:863-867.
- Svveaney, P.M., and S.K. St. Martin. 1989. Testcross evaluation of exotic soybean germplasm of different origins. *Crop Sci.* 29:289-293.
- Tartof, K.D. 1975. Redundant genes. *Annu. Rev. Genet.* 9:355-385.
- Tuberosa, R., and R.L. Phillips. 1986. Isolation of methotrexatetolerant celi lines of corn. *Maydica* 31:215-225.
- Vello, N.A., W.R. Fehr, and J.B. Bahrenfus. 1984. Genetic variability and agronomic performance of soybean populations developed from plant introductions. *Crop Sci.* 24:511-514.

Bitki Islahmdaki Başarı ve Artırılmış Örtücü Gen Etkisi ile de Novo Varyasyonundan Sağlanan Genetik Çeşitlilik

- Walbot, V. 1992. Strategies for mutagenesis and gene cloning using transposon tagging and T-DNA insertional mutagenesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43:49-82.
- Wellhausen, E.J. 1978. Recent developments in maize breeding in the tropics. p. 59-84. *in* D.B. Walden (ed.) *Maize breeding and genetics*, John Wiley, New York.
- Wych, R.D., and D.C. Rasmusson. 1983. Genetic improvement in malting barley cultivars since 1920. *Crop Sci.* 23:1037-1040.