

ORMAN AĞAÇLARINDA EŞLEŞME ŞEKİLLERİ

Nuray KAYA

Akdeniz Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fak., Biyoloji Böl., 07058 Antalya
nkaya@akdeniz.edu.tr

ÖZET

Orman ağaçlarında yaşayabilir nitelikteki tohumlar başlıca üç farklı tipteki döllenme (eşleşme) sonucu oluşur: kendi-kendine döllenme, aynı lokal populasyon içinde farklı bireyler arasındaki döllenme ve lokal populasyon dışındaki bireylerden gelen polenlerle döllenmedir. Kozalaklı orman ağacı (konifer) türlerinde eşleşme şekli konusunda yapılan çalışmalar son yıllarda hızla artmaktadır. Klonal tohum bahçelerinde kendinden-başka-bireylerle döllenme sonucu oluşan tohumların yarısından fazlası tohum bahçesi dışındaki bireylerden gelen polenler (yabancı gen akımı) sonucu oluşmaktadır. Doğal populasyonlarda ise oluşan tohumların, ne oranda kendi-kendine döllenme sonucu, ne oranda aynı populasyon içindeki farklı bireyler arasındaki döllenme sonucu, ne oranda gen akımı sonucu oluştuğu konusunda yeterli bilgi bulunmamaktadır. Bu makalede, koniferlerde eşleşme modelleri ve eşleşme sistemiyle ilgili parametrelerin, genetik markırlar (belirteçler) yardımıyla belirlenmesi konusunda bilgiler verilmektedir.

Anahtar Kelimeler: Eşleşme sistemi, Orman ağaçları, Gen akımı, İzoenzim

MATING PATTERNS IN FOREST TREES

ABSTRACT

Viable seeds in a population of forest trees result from three types of fertilization: selfing, outcrossing among different individuals within the same local population, and outcrossing with the mates outside the local population. Research on mating patterns in forest trees has been accelerated in recent years. In clonal seed orchards, more than half of cross-fertilized seeds are due to pollens coming from outside sources (gene flow). In natural populations, however, there is no enough information as to the proportions of viable seeds resulting from either selfing, cross-fertilization among different individuals within a local population, or foreign gene flow. This article presents information on how mating patterns and related parameters in conifer species could be determined through genetic markers.

Keywords: Mating system, Forest trees, Gene flow, Isoenzym

1. GİRİŞ

Üreme sistemi canlı organizmaların en önemli özelliklerinden birisidir ve ebeveynlerden oğul döllere genetik bilginin geçiş şeklini tanımlar. Bitki populasyonlarında yeni bir bireyi oluşturmak için dişi ve erkek gametlerin bir araya gelme şekilleri, “eşleşme sistemi” olarak adlandırılır. Orman ağacı populasyonlarında görülen eşleşme sistemi kendi-kendine dölleme (selfing) ve kendinden-başka-bireylerle dölleme (outcrossing) şeklindedir. Eğer bir bireyin dişi çiçeği aynı bireyin poleni tarafından döllense bu kendi-kendine dölleme şekli “selfing” adını alır. Eğer yakın akraba bireyler arasında dölleme olursa, bu dölleme şekline de “inbreeding” (soy-içi üreme) denir. Kendinden-başka-bireylerle dölleme iki şekilde gerçekleşebilir. Birincisi lokal populasyon içindeki dişi çiçeklerin yine aynı lokal populasyon içindeki diğer bireylerin ürettiği polenlerle döllemesi, ikincisi ise lokal populasyondaki bireylerin dişi çiçeklerinin, başka populasyonlardaki bireyler tarafından üretilen polenlerle (gen akımı) döllemesidir.

Eşleşme sistemi populasyon genetiğinde önemli bir rol oynar. Örneğin, eşleşme sisteminin çeşidi populasyon içindeki genetik yapıyı etkiler ve bu nedenle de bitki populasyonlarının genetik yapısının önemli bir belirleyicisidir (Neale ve Adams, 1985). Eşleşme sistemi aynı zamanda populasyonların seleksiyon ve genetik kayma (drift) sonucunda genetik olarak alt bölümlere ayrılma derecesini de etkiler (Adams ve Birkes, 1989). Ayrıca, polen taşınması ve eşleşme sistemi hakkındaki bilgiler, ıslah populasyonlarının kontrolü ve etkili gen koruma stratejilerinin geliştirilmesi için de gereklidir (Adams ve Birkes, 1991, Burczyk, 1996). Doğal populasyonlardaki eşleşme şeklinin bilinmesi, doğal populasyonlardan toplanan tohumların genetik yapısının değerlendirilmesi bakımından da önemlidir (Adams, 1992). Bu nedenlerle doğal populasyonların eşleşme sistemi birçok konifer türünde incelenmektedir.

Eşleşme sistemi hakkındaki bilgiler ormancılık uygulamalarında da büyük öneme sahiptir. Soy-içi dölleme, özellikle de kendi-kendine dölleme hem daha az tohum üretimine hem de yaşayabilir nitelikteki tohumlardan büyüyen bireylerin çevresel faktörlere karşı daha zayıf olmasına yol açmaktadır. Bu nedenle, tohumları toplanan doğal populasyonlarda veya tohum bahçelerinde soy-içi üreme derecesinin bilinmesi oldukça önemlidir (Adams ve Birkes, 1991). Genel olarak, orman ağaçlarının doğal populasyonlarında birbirine yakın olan ağaçlar birbirlerinin akrabasıdır. Ormanda tek bir ağaçtan etrafa saçılan tohumların çoğu, kısa mesafelere taşınır. Bu ise doğal populasyonlarda yakın akrabalar arasında eşleşmelere yol açar. Bu akrabalar (ebeveyn ve

oğul döl, tam kardeşler ve yarım kardeşler) arasındaki eşleşmeler sonucu orman ağacı türlerinin doğal populasyonlarında önemli derecede soy-içi üreme oluşabilir ve bu soy-içi üreme de eşleşme sisteminin bir parçasıdır (Fast vd., 1986). Her bir kuşakta kendi-kendine dölleme (selfing) (s) ve kendinden-başka-bireylerle dölleme (outcrossing) ($t=1-s$) sonucu oluşan bireylerin oranı, eşleşme sistemini tanımlamak için kullanılan en yaygın parametrelerdir.

Populasyonlar arasındaki ve içindeki genetik çeşitliliğin dağılımı ve etkin populasyon büyüklüğü soy-içi üremenin (inbreeding) düzeyini etkilemektedir. Ayrıca, polen dağılımının şekli, populasyonlar arasındaki gen akımı ve farklı üreme başarısı da soy-içi üremenin düzeyini belirler (Adams ve Birkes, 1991; Burczyk ve Prat, 1997). Kendi-kendine dölleme (selfing) tohum bahçelerinde en muhtemel soy-içi üreme şeklidir (Fast vd., 1986). Tohum bahçelerinde kendi-kendine dölleme sonucu oluşan tohumların oranı önemlidir. Çünkü kendi-kendine dölleme, oluşan oğul döllerin yaşama kabiliyetinin düşük olmasına ve tohum sayısının azalmasına yol açar. Orman ağacı türlerinin çoğunun doğal populasyonlarında kendi-kendine dölleme sonucunda, hem yaşayabilir nitelikteki tohumların oranının düşük olması hem de az sayıda tohum oluşması beklenir (Erickson ve Adams, 1990; Adams vd., 1992). Tohum bahçelerinde ise (özellikle klonal tohum bahçelerinde) aynı klonun rametleri arasındaki eşleşmeler sonucu etkin kendileme nedeniyle, kendi-kendine dölleme oranının doğal populasyonlara göre daha yüksek olması beklenir. Bununla birlikte tohum bahçesindeki klonların sayısının yüksek (örneğin >25) olması, ve ayrıca aynı klonun değişik rametleri bahçede konuşlandırılırken, onlar arasındaki fiziksel mesafenin yeteri kadar büyük olması, kendileme ürünü tohumların oranını azaltmaktadır. Genel olarak belirli deneme deseni kurallarına göre konuşlandırılmış klonal tohum bahçelerinde kendinden-başka-bireylerle döllenenek oluşmuş tohum oranının yüksek olduğu bulunmuştur.

Kendinden-başka-bireylerle dölleme oranı genel olarak genetik kontrol altında olmasına rağmen, birçok bitki türünün eşleşme sistemi esneklik gösterir ve çevresel faktörlere açıktır (Clegg, 1980). Çeşitli bitki türü bireylerinin kendinden-başka-bireylerle dölleme oranı, farklı çevre koşulları altında belirgin farklılıklar göstermiştir. Populasyonun yapısı, yoğunluğu, denizden yükseklik ve çevrenin nemlilik derecesi kendinden-başka-bireylerle dölleme oranını etkilemektedir (El-Kassaby vd., 1988; Adams ve Birkes, 1991).

İğne yapraklı orman ağacı türleri rüzgârla tozlaşan türlerdir ve bu nedenle oldukça zengin bir genetik çeşitlilik gösterirler (Furnier ve

Adams, 1986). Bununla birlikte orman ağacı türlerinde, eşleşme sisteminin değişken olduğu bulunmuştur. Kendinden-başka-bireylerle döllenme oranı (outcrossing) türler arasında, tür içindeki populasyonlar arasında, populasyonlar içindeki bireyler arasında ve hatta incelenen lokuslar arasında bile değişir. Bu değişim hem genetik kaynaklı olabilir hem de populasyonun yoğunluğu, populasyonun yaşı, yabancı veya lokal polenlerin varlığı gibi ekolojik etkilerden kaynaklanır (Burczyk, 1998).

Orman ağaçlarında eşleşme şeklinin incelenbilmesi son yıllarda izoenzim genetik markırlarının varlığıyla büyük hız kazanmıştır (Clegg, 1980; Brown vd., 1985; Adams ve Birkes; 1991). Genotipi bilinen bir anne ağacın farklı tohumlarında (oğul döllerinde), çalışılan lokuslardaki allellerin ayrılması, önceki kuşakta meydana gelen eşleşme şeklini yansıtır.

Bu çalışmada orman ağaçlarında eşleşme sistemine ait parametrelerin tahmininde kullanılan modeller ve işlemler tanımlanmaktadır. Konular açıklanırken orman ağacı türlerinde yapılan çalışmaların sonuçlarına da yer verilmiştir.

2. TEMEL EŞLEŞME MODELİ

Bu model, genotipi bilinen diploid bir anne ağacın tohumlarında (oğul döl), tohum oluşumuna katılan polen gametlerinin (polen havuzu) genotip frekansının hesaba katıldığı bir modeldir. Bilindiği gibi koniferlerde tohumun megagametofit dokusu haploiddir, yani $1N$ kromozomludur; tohumun embriyo dokusu ise diploiddir, yani $2N$ kromozomludur. Bir tohumun hem megagametofit dokusu hem de embriyo dokusunun elektroforetik olarak incelenmesiyle tohum oluşumuna katkıda bulunan polen gametinin genotipi doğrudan belirlenebilmektedir. Temel eşleşme modelinde lokal bir populasyonda, kozalak oluşturan bütün ağaçların ve bu ağaçların bir ya da daha çok polimorfik lokus için genotiplerinin belirlendiği varsayımı yapılır. Ayrıca, bu model, lokal populasyon dışında yer alan ve bu populasyona gen gönderen polen kaynaklarında da allel frekanslarının bilindiği varsayımı üzerine kurulmuştur.

M_1 'in genotipi bilinen bir anne ağaç olduğunu düşünelim. M_1 'den n sayıda tohum (oğuldöl) örneği topladığımızı varsayalım. Bu n sayıda oğul dölde polen gametlerinin genotiplerini sırasıyla g_1, \dots, g_n olarak gösterelim. Lokal populasyon içindeki polen üretebilen olası ebeveynlere F_1, \dots, F_r (baba için F populasyonu) diyelim. M_1 anne ağaç tarafından üretilen bir tohumun g_i genotipine sahip bir polen gametine sahip olabilme olasılığı aşağıdaki formülde gösterilir.

$$P(g_i) = sP(g_i/M_1) + (1-m-s) \sum_{j=1}^r \phi_{ij}P(g_i/F_j) + mP(g_i/B)$$

(Adams ve Birkes 1991)

Burada:

$s = M_1$ anne ağacın oğul döllerinin, kendi kendine döllenme sonucu oluşma olasılığı (s , kendi-kendine döllenme sıklığı değil, kendi-kendine döllenme sonucu yaşayabilir nitelikteki oğul döllerin oranının bir ölçüsüdür.)

$m = M_1$ anne ağacın oğul döllerinin, lokal populasyon dışındaki polenlerle (gen akımı) döllenme sonucu oluşma olasılığı

$\phi_{ij} = M_1$ anne ağacın oğul döllerinin, lokal populasyon içinde başka bir ağaçtan (F_j) gelen polenlerle döllenme olasılığı (örneğin M_1 ile F_j 'nin eşleşme başarısı)

Bir ağacın dişi çiçekleri üç farklı kaynaktan gelen polenlerle döllenebilir: ya yine aynı ağacın erkek çiçekleri tarafından üretilen polenlerle (s olasılığıyla) döllenebilir, ya lokal populasyon içindeki başka bir ağacın erkek çiçekleri tarafından üretilen polenlerle [her bir ağaç için $(1-m-s)\phi_{ij}$ olasılıkla] döllenebilir, ya da lokal populasyonun dışındaki başka populasyonlardan gen akımı ile gelen polenlerle (m olasılığıyla) döllenebilir. Yukarıdaki model, belirli bir anne ağacın oğul döllerinin bu üç farklı polen kaynağının birinden gelen polenlerle döllenme sonucu oluşması varsayımı üzerine kurulmuştur. Lokal populasyondaki bir ağacın dişi çiçeğinin aynı populasyondaki başka bir ağacın polenleriyle döllenebilme başarısı, yani eşlerin eşleşme başarısı (ϕ_{ij}) her bir ağaç için birçok faktör tarafından etkilenmektedir. Bu faktörlerin en önemlileri eşlerin birbirine yakınlığı, polen bolluğu, dişi çiçeğin polen kabul dönemi ile erkek çiçeğin polen yayma döneminin çakışmasıdır (Adams ve Birkes 1991).

$P(g_i/M_1)$ değeri, anne ağacın g_i genotipli gametleri üretme olasılığıdır ve $P(g_i/F_j)$ değeri ise aynı lokal populasyondaki başka bir ağacın (F_j), bu genotipe sahip gametleri üretme olasılığıdır. Bunlara "transition olasılıkları" denilmektedir. Normal Mendel ayrılımı varsayılırsa, transition olasılığı ebeveynlerin genotiplerinden hesaplanabilir. Örneğin, eğer bir polen gameti belirli bir lokusta allel 1'e sahipse, 1/1, 1/2 ve 2/2 genotipli ebeveynlerin transition olasılıkları

sırasıyla 1, ½ ve 0 dır. Bağımsız olarak kalıtılan lokuslar olduğunda çok lokusa dayalı transition olasılıkları tek tek lokuslardaki transition olasılıklarının bir ürünü olarak hesaplanır. $P(g_i/B)$, M_1 anne ağacı, lokal popülasyon dışından (background) rasgele bir bireyle eşleştiğinde g_i genotipli gametin oluşturulma olasılığıdır. Bu model tek bir anne ağacın üreme sistemini belirlemek için faydalı olmasına rağmen, eşleşme şeklinin belirlenmesine yönelik çalışmalarda her bir polen kaynağıyla (s , m , ϕ_j) ilgili parametreleri ayrı ayrı incelemek için, genellikle daha basitleştirilmiştir (Adams ve Birkes, 1991).

3. KARIŞIK EŞLEŞME MODELİ

Orman ağaçlarında eşleşmenin incelenmesinde en önemli nokta kendi-kendine döllenmeye karşı kendinden başka bireylerle döllenme sonucu oluşan yaşayabilir nitelikteki oğul döllerin oranının belirlenmesidir. Bu amaç için çoğunlukla temel eşleşme modelinin basitleştirilmiş bir şekli kullanılmaktadır.

$$P(g_i) = tP(g_i/O) + (1-t)P(g_i/M_1) \quad (\text{Adams ve Birkes, 1991})$$

burada;

$t (=1-s)$, M_1 ağacında kendinden-başka-bireylerle döllenme sonucu oluşmuş tohumların oranıdır. $P(g_i/O)$ yabancı polen havuzunda g_i genotipli gametin bulunma olasılığıdır. Karışık-Eşleşme Modeli (Mixed Mating Model) adı verilen bu model şu varsayımlar üzerine kurulur: a) Her eşleşme olayı ile ortaya çıkan tohum kendinden-başka-bireylerle rasgele döllenme (t) sonucu oluşur; veya kendi-kendine döllenme ($s=1-t$) sonucudur ve bütün embriyolar eşit uyuma sahiptir, b) Polen havuzundaki allellerin frekansı anne ebeveyn bitkilerin tümününkiyle benzerdir, c) Kendinden-başka-bireylerle döllenmenin meydana gelme olasılığı anne ebeveynin genotipinden bağımsızdır. (Clegg, 1980; Brown vd., 1985; Adams ve Birkes, 1991; Helgason ve Ennos, 1991).

Yukarıdaki modele dayanarak, kendinden-başka-bireylerle döllenme (outcrossing) sonucu oluşmuş bireylerin oranını hesaplamak için, Shaw ve arkadaşları (1981) tarafından önerilen çok-lokusa dayanan tahmin yöntemi kullanılmıştır. Çok-lokusa dayanan tahmin yöntemi, kendinden-başka-bireylerle döllenme oranının tahminini yapmak için birden fazla lokusdan elde edilen bilgileri kombine etmektedir. Çoklu polimorfik lokuslar kullanıldığında, Maximum Likelihood (ML) işlemi ile karışık-eşleşme modeline dayalı olarak tek bir anne ağaç için t 'yi tahmin etmek

mümkündür. Farklı lokuslardaki allellerin bağımsız olarak ayrıldığı varsayımı yapılır.

$$\text{Yani; } P(g_i/O) = \prod_{k=1}^x P_{ik}$$

$P_{ik} = g_i$ 'nin k lokusunda gözlenen allelin yabancı polen havuzundaki nispi frekansıdır. Toplam olarak, yabancı polen havuzu X lokuslarının her birinde iki veya daha çok allel içerir. M_i 'in oğul döllerinde polen gametlerinin bir örneği için Likelihood fonksiyonu aşağıdaki gibi olduğunda t ve bütün P_{ik} 'lar aynı anda tahmin edilebilir.

$$L(t, P_{ik}) = \prod_{j=1}^n [tP(g_i/O) + (1-t)P(g_i/M_i)] \quad (\text{Adams}$$

ve Birkes 1991)

t 'yi tahmin etmek için kullanılan bu metoda "Full Model" yaklaşımı denir.

Çok lokusa dayalı metotlar farklı lokuslardan bağımsız allellerin bir arada olmasını varsaymasına rağmen, gametik dengesizlik (gametic disequilibrium) ve bağlı lokusların varlığı t 'nin tahmininde yanılgıya neden olabilir. Ancak, koniferlerde lokuslar birbirine çok sıkı bağlı olmadıkça ve popülasyonlar çok küçük olmadıkça gametik dengesizlik ihmal edilebilir düzeydedir (Adams ve Birkes, 1991).

Birden fazla anne ağaçtan elde edilen veriler t ve P_{ik} 'nin popülasyon tahminleri için kullanılabilir; fakat ilave olarak, hem t hem de $P(g_i/O)$ 'nin bütün anne ağaçlar için tektip (uniform) olduğu varsayımı yapılır. Popülasyon için t ve P_{ik} 'nin tahmininde tek lokusa dayalı metotlar da kullanılabilir. Fakat bu metoda dayalı olarak hesaplanan t 'nin tahmini istatistiksel olarak çok lokusa dayalı olarak yapılan tahminlerden daha az etkindir (Shaw ve Allard, 1982; Neale ve Adams, 1985; Ritland ve El-Kassaby, 1985; Adams ve Birkes, 1991). Karışık-eşleme modelindeki varsayımlar eğer ihlal ediliyorsa tek-lokusa dayalı olarak tahmin edilen t değerinin çok-lokusa dayalı olarak tahmin edilen t değerinden daha küçük olması beklenir (Burczyk vd., 1997). Doğal popülasyonlarda tek lokus ve çok lokusa dayanarak hesaplanan kendinden-başka-bireylerle döllenme oranı tahminlerinin karşılaştırılması kendi-kendine döllenme dışında diğer soy-içi üreme şekillerinin (yakın akrabalarla eşleşme gibi) miktarı hakkında bilgi vermektedir (Shaw ve Allard, 1982).

t 'nin tahmininde kullanılan ikinci bir metot “belirlenebilen yabancılar” metodudur (Neale ve Adams, 1985). Bu model istatistik olarak “full model” yaklaşımından daha az etkin, fakat daha kolaydır. Bu modelde M_l anne ağacının oğul döllerinde gözlenen polen gametleri iki sınıfa ayrılır: Belirlenebilen yabancı polenler ve belirsiz kalanlar. Bir veya daha fazla lokusta anne ebeveynin allellerinden olmayan bir allel taşıyan polen gameti belirlenebilen yabancı bir polendir. Diğer gametler (belirsizler sınıfına giren) ya anne ağacın kendi poleninden kaynaklanır ya da anne ağacın aynı allellere sahip olan yabancı eşlerden kaynaklanan polenlerdir. M_l 'in polen havuzundaki belirlenebilir bir yabancı polenin gözlenme olasılığı G_{li} 'dir. Burada, G_l bir yabancı polenin belirlenebilme olasılığıdır. Gözlenen belirlenebilir yabancı polenlerin oranı olarak y değeri verildiğinde t 'nin Maximum Likelihood yöntemi ile tahmini y/G_l 'dir. Belirlenebilme olasılığı (G_l) aşağıdaki formüle göre hesaplanır.

$$G_l = 1 - \prod_{k=1}^x f_{lk}$$

Burada f_{lk} , M_l anne ağacının k. lokusunda bulunan her iki allelin yabancı polen havuzundaki nispi frekansıdır. Analiz edilen lokusların sayısı arttıkça yabancı bir polenin belirlenebilme olasılığı da (dolayısı ile G_l değeri de) artacaktır ve böylece yabancı polenler doğrudan belirlenebilmektedir (Adams ve Birkes, 1991).

4. DEĞİŞİK ORMAN AĞACI TÜRLERİNDE t 'NİN TAHMİNİ

Son yıllarda, eşleşme sistemi birçok kozalaklı orman ağacı türünde çalışılmış (Çizelge 1) ve bu çalışmalarda kendinden-başka-bireylerle döllenme oranının (t_m) oldukça yüksek olduğu bulunmuştur. Ortalama değer 0.90'dan daha büyüktür. Bazı türlerde nadiren 1.0'den büyük olduğu da gözlenebilir. Bu durum, yani t değerinin 1.0'den büyük olması, karışık eşleşme modelindeki varsayımlardan bazılarının ihlalden kaynaklanabilir. Ayrıca örnekleme hatası olduğunda veya örnek sayısı çok az olduğunda da t değerinin 1.0'e çok yakın veya daha büyük olduğu gözlenmiştir (Brown vd., 1985; Ritland ve El-Kassaby, 1985).

Populasyonda kendinden-başka-bireylerle döllenme sınırlı ise veya kendi-kendine döllenme oranı yüksek ise, o populasyondaki bireyler tarafından üretilen tohumların miktarı ve genetik kalitesinde önemli bir azalma olabilir (Omi ve Adams, 1985). Uygulama açısından bakıldığında, kendi-kendine döllenme ürün kalitesini etkileyen en önemli faktörlerden birisidir. Kendi-kendine döllenme yüksek oranda embriyonun gelişim bozukluğuna ve sonuç olarak boş tohum oluşmasına, tohum dolgun olsa bile özellikle fidecik çağında yüksek ölüm oranına, yaşasalar bile yavaş

ORMAN AĞAÇLARINDA EŞLEŞME ŞEKİLLERİ

büyüme hızına ve istenmeyen fenotipik özelliklere neden olur (Erickson ve Adams, 1990; Adams vd., 1992; Ladislav ve Gömory, 1995). Ancak bu konuda aşırı kaygı duymaya gerek yoktur. Çünkü pek çok araştırmacı değişik orman ağaçlarında kendinden-başka-bireylerle döllenme oranının yüksek olduğunu bulmuşlardır (Shaw ve Allard, 1982; Ritland ve El-Kassaby, 1985; El-Kassaby ve Ritland, 1986; El-Kassaby vd., 1989). Nitekim *Pinus* cinsine ait bazı türlerle yapılan eşleşme sistemi analizlerine bakıldığında t_m değerinin genel olarak yüksek olduğu görülmektedir (Çizelge 2).

Çizelge 1: Bazı konifer türlerinin doğal populasyonlarında ve tohum bahçelerinde kendinden başka bireylerle döllenme oranının çok lokusa dayanan tahminleri (Adams ve Birkes, 1991'den).

Türler	Populasyon sayısı	Lokus	t_m^* (Ortalama)
<i>Abies balsama</i>	4	3	0.89
<i>Abies tasiocarpa</i>	1	7	0.89
<i>Larix laricina</i>	5	5	0.73
<i>Picea engelmannii</i>	1	6	0.86
<i>Pinus banksiana</i>	1	4	0.91
<i>Pinus contorta</i>	2	7	0.99
	3	6	0.95
<i>Pinus jeffreyi</i>	5	12	0.94
<i>Pinus ponderosa</i>	2	4	0.88
<i>Pinus sylvestris</i>	3	7	0.94
<i>Pinus taeda</i>	1	7	0.94
<i>Pinus monticola</i>	1	6	0.98
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	8	11	0.90
	4	9-12	0.96
	1	10	0.89

* t_m : Çok-lokusa dayalı olarak hesaplanan kendinden-başka-bireylerle döllenme oranı,

Bitki türlerinin eşleşme sistemi, ya genetik ya da çevresel faktörlerden kaynaklanan varyasyonlar gösterir (Clegg, 1980; El-Kassaby ve Jaquish, 1996). Konifer türlerinin büyük çoğunluğu tamamen kendinden-başka-bireylerle döllenirken, az sayıda konifer türünde kendinden-başka-bireylerle döllenme oranının düşük olduğu görülür. Koniferlerde, populasyonlara, bireylere, mevsimlere bağlı olarak kendinden-başka-

bireylerle dölleme oranında varyasyonlar oluştuğu bilinmektedir. Üreme ekolojisi, fenolojik varyasyonlar ve döllenebilmeye yatkınlık (fertility), eşler arasındaki mesafe ve populasyon yoğunluğundaki varyasyonlar gibi nedenlerle, kendinden-başka-bireylerle dölleme oranında da varyasyonlar ortaya çıkmaktadır (El-Kassaby vd., 1988; El-Kassaby ve Jaquish, 1996). Büyük bir olasılıkla fenolojik varyasyon, tohum bahçelerinde kendinden-başka-bireylerle dölleme şekli üzerine tek başına en önemli etkiyi yapmaktadır (Erickson ve Adams, 1989; Burczyk ve Prat, 1997). Doğada kendi-kendine dölleme yüksek olabilir fakat yaşayabilir nitelikteki bireylerin sadece %5-10'u kendi-kendine dölleme sonucu oluşmuş bireylerdir. Soy-içi üreme sonucu oluşan bireylerin çevreye uyum değerlerinin azalması nedeniyle, onların muhtemelen sadece küçük bir oranı hayatta kalıp üreme olgunluğuna ulaşabilirler (Neale ve Adams, 1985).

Çizelge 2: *Pinus* cinsinin bazı türlerinde t_m ve t_s değerleri.

Tür Adı	t_m	t_s	Yararlanılan kaynak
<i>Pinus attenuata</i>	0.927	0.915	Burczyk vd 1997
	0.964	-	Burczyk vd 1996
<i>Pinus cembra L.</i>	0.686	0.707	Krutovskii vd 1995
<i>Pinus sibirica</i>	0.894	0.862	Krutovskii vd 1995
<i>Pinus koraiensis</i>	0.974	0.936	Krutovskii vd 1995
<i>Pinus monticola</i>	0.977	0.952	El-Kassaby vd 1987
<i>Pinus sylvestris</i>	0.987	0.978	Burczyk 1998
	0.959	0.931	El-Kassaby vd 1989
<i>Pinus taeda</i>	-	0.988	Adams ve Joly 1980
<i>Pinus brutia</i>	0.947	0.883	Kaya 2001

t_m : Çok-lokusa dayalı olarak hesaplanan kendinden-başka-bireylerle dölleme oranı,

t_s : Tek-lokusa dayalı olarak hesaplanan ortalama kendinden-başka-bireylerle dölleme oranı

5. SONUÇ

Orman ağaçlarında eşleşme şekillerinin belirlenmesi üzerinde yapılan çalışmalar, izoenzim genetik markırlarının varlığıyla, son yıllarda büyük hız kazanmıştır. Bununla birlikte, çalışmaların büyük çoğunluğu kendi-kendine dölleme sonucu oluşan oğul döllerin oranının bulunmasına yönelik olmuştur. Fakat hala orman ağaçlarının üreme yapısı hakkında öğrenilecek çok şey vardır. Örneğin, populasyonların eşleşme şekli

ORMAN AĞAÇLARINDA EŞLEŞME ŞEKİLLERİ

üzerine genetik ve ekolojik faktörlerin etkilerinin ne olduğu konusunda yapılan çalışmalar gittikçe artmaktadır. Gelecekte izoenzimlere ilave olarak, moleküler DNA teknikleriyle yeni markırların kullanımı ile eşleşme sisteminin belirlenmesine yönelik çalışmalar daha da artacaktır.

Sonuç olarak, kendi-kendine dölleme ve kendinden-başka-bireylerle dölleme ile ilgili parametrelerin belirlenmesi ve genetik ve çevresel faktörlerin bu parametrelere olan etki derecelerinin bilinmesi, gen kaynaklarının korunması için geliştirilecek stratejilerin belirlenmesi bakımından önemlidir.

KAYNAKLAR

- Adams, W.T., 1992. Gene dispersal within forest tree populations. *New Forest*, 6:217-240.
- Adams, W.T. and Birkes, D.S., 1989. Mating patterns in seed orchards. In: *Proceedings of 20th Southern Forest tree Improvement Conference*, June 26-30, 1989, Charleston, South Carolina.
- Adams, W.T. and Birkes, D.S., 1991. Estimating mating patterns in Forest tree populations. In: Fineschi, S., Malvoltti, M.E., Cannata, F. and Hattemer, H.H. (Editors) *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. pp. 157-172.
- Adams, W.T., Birkes, D.S. and Erickson, V.J., 1992. Using genetic markers to measure gene flow and pollen dispersal in forest tree seed orchards. In: R. Wyatt (ed.), *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*. pp. 37-61.
- Adams, W.T. and Joly, R.J., 1980. Allozyme studies in loblolly pine seed orchards: Clonal variation and frequency of progeny due to self-fertilization. *Silvae Genet.*, 29:1-4.
- Brown, A.D.H., Barrett, S.C.H. and Moran, G.F., 1985. Mating system estimation in forest trees: models, methods, meanings. In: Gregorius, H.-R. (Ed.), *Population Genetics in Forestry*, pp:32-49. *Lecture Notes in Biomathematics* 60. Springer-Verlag, New York.
- Burczyk, J., 1996. Variance effective population size based on multilocus gamete frequencies in coniferous population: an example of a scots pine clonal seed orchard. *Heredity*, 77: 74-82.
- Burczyk, J., 1998. Mating system variation in Scots pine clonal seed orchard. *Silvae Genet.*, 47(2-3): 155-158.
- Burczyk, J. and Prat, D., 1997. Male reproductive success in *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco: the effects of spatial structure and flowering characteristics. *Heredity*, 79:638-647.
- Burczyk, J., Adams, W.T. and Shimizu, J. Y., 1996. Mating patterns and pollen dispersal in a natural knobcone pine (*Pinus attenuata* Lemmon.) stand. *Heredity*, 77:251-260.

- Burczyk, J., Adams, W.T. and Shimizu, J. Y., 1997. Mating system and Genetic diversity in natural populations of knobcone pine (*Pinus attenuata*). Forest Genet., 4(4):223-226.
- Clegg, M. T., 1980. Measuring Plant Mating Systems. Bioscience, 30(12):814-818.
- EL-Kassaby, Y.A. and Jaquish, S., 1996. Population density and Mating pattern in Western Larch. J. Hered., 87:438-443.
- EL-Kassaby, Y.A. and Ritland, K., 1986. Low levels of pollen contamination in a Douglas-fir seed orchard as detected by allozyme markers. Silvae Genet.. 35(5-6):224-229.
- EL-Kassaby, Y.A., Meagher, M.D., Parkinson, J. and Portlock, F.T., 1987. Allozyme inheritance, heterozygosity and outcrossing rate among *Pinus monticola* near Ladysmith British Columbia. Heredity, 58:173-181.
- EL-Kassaby, Y.A., Ritland, K., Fsaheer, A. M. K. And Devitt, W. J. B., 1988. The role of reproductive phenology upon the mating system of a Douglas-fir seed orchard. Silvae Genet., 37(2):76-82.
- EL-Kassaby, Y.A., Rudin, D. and Yazdani, R., 1989. Levels of outcrossing and contamination in two *Pinus sylvestris* L. seed orchards in Northern Sweden. Scand. J. For. Res. 4:41-49.
- Erickson, V.J. and Adams, W.T., 1989. Mating succes in a coastal Douglas-fir seed orchard as affected by distance and floral phenology. Can. J. For. Res. 19: 1248-1255.
- Erickson, V.J. and Adams, W.T., 1990. Mating system variation among individual ramets in a Douglas-fir seed orchard. Can. J. For. Res. 20: 1672-1675.
- Fast, W., Dancik, B. P. and Bower, R.C., 1986. Mating system and pollen contamination in a Douglas-fir Clone bank. Can. J. For. Res. 16: 1314-1319.
- Furnier, G. R. and Adams, W. T., 1986. Mating system in natural populations of Jeffrey pine. Amer. J. Bot., 72(4):1002-1008.
- Helgason, T. and Ennos, R.A., 1991. The outcrossing rate and gene frequencies of a native scots pinewood population, determined using isozyme markers. Scottish-Forestry, 45 (2): 111-119.
- Kaya, N.,2001. Kızılcamin (*Pinus brutia* Ten.) Çameli-Göldağı Orijinli Antalya-Asar Klonal Tohum Bahçesinde Eşleşme Sisteminin ve Genetik Kirliliğin Saptanması. Doktora Tezi, Ak.Ün.Fen Bilimleri Enstitüsü, Antalya, s: 81.
- Krutvskii, K. V. Politov, D. V. And Altukov, Y. P., 1995. Isozyme study of population genetic structure, Mating System and phylogenetic relationships of the five Stone pine species (subsection *cembrae*, section *strobi*, subgenus *strobis*): In: Ph, Baradat, W. T. Adams and G, Muller-Starck (Eds), Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp:279-304.
- Ladislav, P. and Gömory, D., 1995. Mating system in the seed orchards of European Larch (*Larix decidua* Mill.). In: Ph, Baradat, W. T. Adams and G, Muller-Starck (Eds), Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp:321-328.

ORMAN AĞAÇLARINDA EŞLEŞME ŞEKİLLERİ

- Neale, D. B. and Adams, W. T., 1985. The mating system in natural and shelterwood stands of Douglas-fir. *Theor. Appl. Genet.*, 71:201-207.
- Omi, S. K. and Adams, W. T., 1985. Variation in seed set and proportions of outcrossed progeny with clones, crown position, and top pruning in a Douglas-fir seed orchard. *Can. J. For. Res.*, 16:502-507.
- Ritland, K. and EL-Kassaby, Y. A., 1985. The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas-fir as shown by an efficient multilocus model. *Theor. Appl. Genet.*, 71:375-384.
- Shaw, D. V. and Allard, R. W., 1982. Estimation of outcrossing rates in Douglas-fir using isozyme markers. *Theor. Appl. Genet.*, 62:113-120.
- Shaw, D. V., Kahler, A. L. and Allard, R. W., 1981. A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 78(2):1298-1302.