

BÖLÜM 7

TÜRLERİN ETKİLEŞİMİ

Bir organizmanın çevresi ile ilgili özelliklerin en önemlilerinden biri diğer organizmalardır (canlı çevre). Herbir populasyon birçok populasyonla (kimisiyle yoğun, kimisiyle zayıf bir şekilde) etkileşim içerisindedir. Populasyon etkileşimleri komünite ekolojisini anlamada temel teşkil eder. Çünkü komünitenin kendisi bu etkileşimlerle ortaya çıkar. Nitekim komünite, kısaca, aynı alanda yaşayan ve birbirleriyle etkileşim içerisinde olan türlerin oluşturduğu grup olarak tanımlanır.

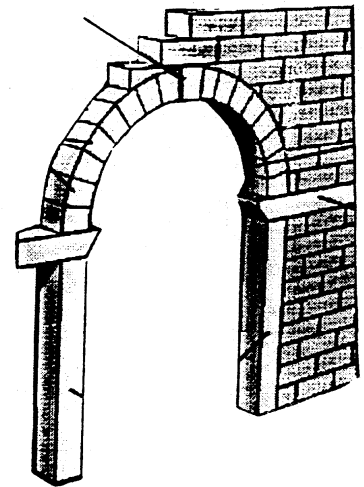
Bir bölgedeki türler, o bölgede mevcut tür kompozisyonunun tamamından etkilenmeseler bile çoğunlukla bir ya da birkaç tür birbiriyle etkileşir. Bir türe ait populasyonların ikinci bir türün varlığı ya da yokluğunda farklılıklar göstermesi bunun en büyük kanıtıdır. Türler arasındaki veya içindeki etkileşimlerin pozitif ya da negatif sonuçları olabilir.

Pozitif etkileşimlerde neyin tür yararına olduğunu belirlerken, faydayı, grup seçiliminden ziyade birey düzeyinde ele almak gerekir. Böyle bir etkileşime dâhil olan bireyler, göreceli uyum açısından etkileşime katılmayanlara oranla avantajlı konumdadır. Populasyon düzeyinde değerlendirirsek, örneğin, mutualistik bireyler barındıran bir populasyonun büyüme oranı, böyle bireyler barındırmayan bir populasyonunkinden fazladır.

mutualizm	+ / +
kommensalizm	+ / 0
rekabet	- / -
avlanma, parazitizm, otçulluk	+ / -

Ekolojide canlıların birbirini etkileyiş biçimiyle ilgili çok genel bazı kavramaları şöyle özetleyebiliriz:

Anahtar taşı (keystone)



- **Doğrudan etki:** Bir türün etkisi doğrudan diğer tür üzerinedir. A türü → B türü (A türü B türünü doğrudan etkiler)
- **Dolaylı etki:** Bir tür bir başka türü, daha başka bir türü etkileyerek etkiler. A türü → B türü → C türü (A türü C türünü dolaylı olarak etkiler)
- **Zincir etkisi:** En az üç trofik seviyeyi kapsayan etkidir. avcı → otçul → bitki ya da tersi.
- **Anahtar taşı (keystone) türler:** Güçlü dolaylı etkiye sahip olan türlerdir. Varlığı ya da yokluğu, bolluğunun artması ya da azalması komünitedeki diğer türleri etkiler.

Herhangi bir populasyon etkileşim tipinin iki yönü vardır: Kodinamik yönü ve birlikte-evrimsel yönü. Eğer, populasyon etkileşimi populasyon büyüklüğünü karşılıklı olarak etkiliyorsa, buna **kodinamik** deriz. İki tür belli bir dereceye kadar birbirlerinin evrimini etkiliyorsa, etkileşim aynı zamanda **birlikte-evrimsel**dir.

1. Rekabet: İki organizmanın aynı sınırlı kaynağı kullanması

Rekabet tür içi ya da türler arası olabilir. Rekabet kaynaklar içindir. Örneğin bitkilerde ışık, besin ve su gibi önemli kaynaklarla birlikte, tozlaştırıcılar için de rekabetten söz edilebilir. Hayvanlarda besin, su, eşleşme ya da alan rekabete neden olabilir. Kaynaklar çok çeşitli ve karmaşık olabildiğinden, rekabet de çeşitli ve karmaşıktır.

Sınırlı bir kaynak bir ya da daha çok birey tarafından kullanılıyorsa, bu bireyler rekabet ediyordur. Rekabetin böylesine **sömürü rekabeti** denir. Hayvanların rekabette buldukları diğer hayvanları görmesine ya da duymasına gerek yoktur. Bir bitki üzerinden sabah saatlerinde beslenen bir tür, aynı bitki ile akşam saatlerinde beslenen bir türle rekabet içinde olabilir. Eğer rekabet doğrudan çatışma şeklinde olursa ya da kaynak sınırlı miktarda olmasa bile, kaynağı kullanan bir grup organizma kaynağın diğer organizmalar tarafından kullanılabilmesini engellerse buna da **engelleme rekabeti** denir.

İki tür bir arada bulunduğu zaman olabileceklerle ilgili hipotezler oluşturabilmek için matematiksel modeller geliştirilmiştir. Bunlar arasında en iyi modellerden biri Lotka-Volterra denklemleridir. Lotka ve Volterra iki farklı denklem seti geliştirmiştir; bir set av-avcı etkileşimlerine, diğer set ise kaynak rekabetine uygulanır. Rekabetle ilgili denklem aşağıdaki gibidir.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{1,2} N_2}{K_1} \right)$$

$N_1 =$ 1. türün populasyon büyüklüğü

$t =$ zaman

$r_1 =$ 1. türün artış miktarı

$K_1 =$ 1. türün taşıma kapasitesi

$\alpha_{1,2} =$ 2. türün 1. tür üzerine etkisi

İkinci türle hesaplama yapılırken $\alpha_{2,1}$ kullanılır

Söz konusu tür için, $\alpha < 1$ ise tür içi rekabet, türler arası rekabetten daha şiddetlidir.

$\alpha > 1$ ise türler arası rekabet, tür içi rekabetten daha şiddetlidir.

$\alpha = 1$ ise bu iki rekabet türünün şiddeti birbirine eşittir.

Gause *Saccharomyces cerevisiae* ve *Shicizosaccharomyces kephir* arasındaki rekabet ilişkilerini laboratuarda detaylı bir şekilde çalışmıştır. İlk olarak bu iki türü ayrı ayrı yetiştirerek, bu türlere ait populasyon büyümesinin sigmoid olduğunu ve S tipi eğri ile ifade edilebileceğini ortaya koymuştur. Ardından bu maya populasyonunun büyümesini engelleyecek çevresel etkenleri ortaya koymak istemiştir. Oksijensiz koşullarda büyümesi duran populasyonların yaşadıkları ortamda şeker ve büyüme için gerekli diğer maddelerin kaldığı, dolayısıyla büyümenin durmasından besinden başka faktörlerin sorumlu olduğu Richards tarafından daha önceden ortaya konmuş ve bu etkenin şekerin oksijensiz koşullarda yıkılmasıyla ortaya çıkan etil alkol olduğu ve bunun ana hücreden ayrılan sürgünün ölümünden sorumlu olduğu görülmüştü. Ardından Gause, bu iki maya türü birlikte yetiştirilirse olabilecekleri görmek istedi. Birlikte yetiştirildikleri zaman gözlenen populasyon büyüme eğrilerinden elde ettiği verilerle çeşitli hesaplamalar yaparak rekabet katsayılarını ortaya koydu. Bu katsayılar, tür başına üretilen etil alkol yüzdesi indeks olarak ele alınarak hesaplanmıştır. Alkol bu canlılar için sınırlayıcı etken olduğundan, iki tür aynı alanda buldukları zaman birbirleri üzerine etkileri, tür başına üretilen alkol miktarı oranlanarak açıklanabilir. Buna göre;

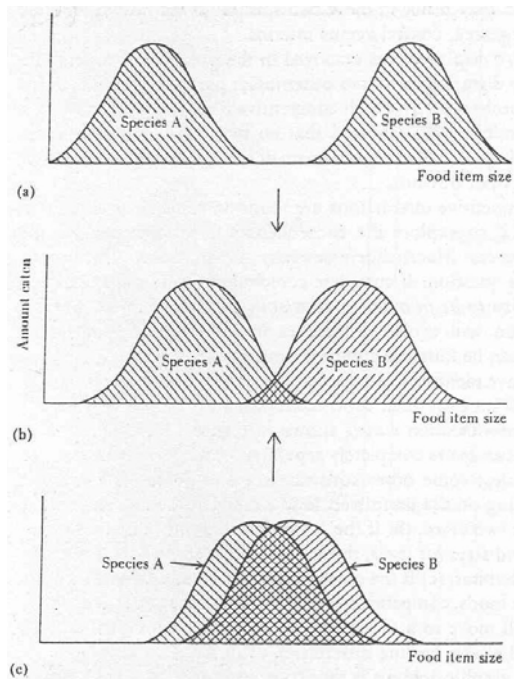
α : *Shicizosaccharomyces kephir*'in *Saccharomyces cerevisiae* üzerine etkisi 2,18

β : *Saccharomyces cerevisiae*'nin *Shicizosaccharomyces kephir* üzerine etkisi 0,46 olarak hesaplanmıştır. Bu durumda *Shicizosaccharomyces kephir*'in rekabet açısından *Saccharomyces cerevisiae*'den üstün olduğu söylenebilir.

Başka canlılar üzerine yapılan diğer deneylerde iki tür arasındaki rekabet katsayılarının farklı sıcaklıklarda oldukça değişebildiği, farklı hacimlerdeki yaşama alanlarında değişmediği yönünde sonuçlar elde edilmiş olsa da bunlar evrensel geçerliliği olan kurallar değil o deney koşullarına ve o canlılara özgün sonuçlardır. Rekabet yeteneğinin değişebilir olduğunu gösteren çalışmalara örnek olarak Tansley'in Rubiaceae familyasından *Gallium saxatile* ve *Gallium sylvestre* ile yaptığı deney verilebilir. *G. saxatile* silika açısından zengin topraklarda bulunurken *G. sylvestre* kireçli topraklarda yetişir. Toprak tipi çimlenme oranlarını, tohumların hayatta kalma başarısını ve bunun sonucu olarak da rekabetin yönünü belirlemektedir. Kireçli topraklarda *G. sylvestre* iyi bir şekilde çimlenir ve büyürken, *G. saxatile* daha düşük bir çimlenme oranı gösterir ve tohumlarının çoğu klorotik hale gelir (klorofillerini kaybeder) ve ölür. Bu alanda *G. saxatile* tohumları açık bir şekilde *G. sylvestre* ile rekabette başarısız olmaktadır. Turbada (silika açısından zengin toprak) ise *G. sylvestre* gelişimine devam edebilse de *G. saxatile*'den bariz bir şekilde daha az alan kaplar.

Aynı şekilde, aynı türün farklı soylarında (populasyon genetiği açısından) rekabet yeteneklerinde farklılıklar olduğu gösterilmiştir.

Yılın belirli bir zamanında besin için rekabet eden iki türü ele alalım. Farklı büyüklüklerdeki bireyler üzerinden besin tüketimlerini hesaplayalım ve kaynak kullanım eğrileri çizelim.



(A) Eğriler tamamen ayrı ise bazı besin kaynakları kullanılmamaktadır ve türlerin biri ya da her ikisi bu kullanılmayan besinler üzerinden beslenebilecektir. Beslenmedeki bu değişiklik, izleyen iki olası sonucu verecektir. (B) Eğriler o kadar az çakışır ki her iki tür de kendine yetebilecek kadar besin elde eder ve her iki tür de aynı habitatta yaşamına devam edebilir. (C) Eğriler çok fazla üst üste biniyorsa iki tür de aynı besin kaynağını kullanmak zorundadır. Bunun sonucunda, rekabet ya türlerden birinin ortadan kalkmasıyla sonuçlanacak kadar şiddetli olacak ya da türlerden biri ve

belki ikisi birden birçok jenerasyon sonucunda yeni bir beslenme alışkanlığı kazanacaktır (Bu durumun evrim ile ilişkisini kurunuz. Buradaki seçilim baskısının ne olduğunu düşününüz).

Niş Kavramı

Niş kavramı ilk olarak 1917 yılında habitatın bir alt bölümü anlamında kullanılmıştır. Bu kullanıma göre her niş sadece tek bir canlı türü tarafından işgal edilmekteydi. Elton 1927 yılında nişi bir türün komünite içindeki rolü olarak tanımlamıştır. Bu geniş tanımlamalar 1958 yılında Hutchinson'u niş kavramını tekrar tanımlamaya itmiştir.

Sıcaklık ve nem gibi iki çevresel bileşeni ele alalım ve her tür için hayatta kalabilmeye ve üreyebilmeye izin verecek değer aralıklarını belirleyelim. Türün hayatta kalabileceği bu alan, onun nişinin bir parçasıdır. Şimdi o türle ilgili tüm ekolojik faktörleri (pH, besin miktarı vs.) ölçelim. 3. değişkenin eklenmesi olaya hacimsel bir boyut katar ve sonuçta "n" boyutlu bir hiperhacim elde ederiz ki bu, türün **esas niş**idir.

Bu **esas niş** kavramının uygulanmasında çeşitli zorluklar mevcuttur. İlk olarak çok sayıda boyut içermesi nedeniyle herhangi bir organizmanın nişinin tamamen belirlenmesine olanak yoktur. İkinci olarak, tüm çevresel değişkenlerin ölçülebilir olduğu varsayılmaktadır. Üçüncü olarak, model, zaman içinde tek bir ana yöneliktir fakat rekabet dinamik bir süreçtir. MacArthur bu problemlerin, durumun bir ya da iki boyuta indirilmesiyle çözülebileceğini önermiştir. Böylelikle, örneğin, kuşlarda beslenme nişleri arasındaki farklılığı tartışmakla ölçülemeyen değişkenler olay dışında bırakılabilmektedir. Tartışmayı sona erdirmek için Withaker iki kelimeyi şu şekilde tanımlamıştır;

niş: Bir organizmanın komünitedeki rolüdür.

habitat: Bir türün yaşadığı çevresel aralıktır (dağılımla ilgili bir kavramdır).

Peki iki ayrı tür, **aynı komünite içinde** aynı nişi paylaşabilir mi?

Gause Hipotezi'ne göre rekabetin bir sonucu olarak, benzer türler asla benzer nişleri işgal etmezler ama herbiri kendine özgü yaşam şekilleri ve beslenme alışkanlıkları geliştirerek rekabet içinde olduğu canlıya üstünlük sağlar. Ayrıca Gause, Lotka-Volterra denklemlerinin aynı nişi paylaşan rakip türler arasında bir dengeye izin vermediğini ve bu durumun türlerden birinin tamamen diğerinin yerini almasıyla

sonuçlandığını, iki türün aynı ortamda ancak farklı nişlerde mevcut olabileceğini ileri sürmüştür.

Bununla birlikte doğada yapılan çalışmalarda, birbirine çok yakın türlerin birlikte aynı habitatta ve aynı nişte yaşayabildiğini göstermektedir. Bu gözlemler, rekabetin ekolojik paradoksudur: Laboratuvarında elde edilen sonuçların zıttı olan bu durumu nasıl açıklayabiliriz?

Doğal populasyonlarda rekabete dayalı soy tükenmesi ya da alanı terk etme gözlenir mi?

Aşağıda belirtilen durumlarda rekabete dayalı soy tükenmesi ya da alanı terke etme gözlenmez;

- alana yeni yerleşmekte olan türlerin yaşadığı kararsız çevrelerde
- türlerin besin için rekabet etmediği çevrelerde
- türlerden birinin (rekabet içindeki) ortadan kalkmasına izin vermeksizin, rekabetin yönünü ters çevirecek şekilde dalgalanan çevrelerde

Bu duruma iki basit açıklama getirilmiştir; bunlardan bir tanesi doğada rekabetin az görüldüğünü, türlerin kısıtlı kaynaklar için rekabet etmek durumunda olmadığından rekabet sonucu soylarının tükenmesi ya da alanı terk etmek zorunda kalmadıklarını öne sürer. Diğer yaklaşım ise rekabetin doğada evrimi ve türlerin komünite içindeki gelişimlerini belirleyecek kadar yaygın olduğunu savunur. Rekabet, doğada ne kadar yaygındır? Bu alanda yapılan çalışmalarda taksonomik yakınlığın rekabete yol açacağı düşünüldükçe birbirine yakın türler seçilmiştir.

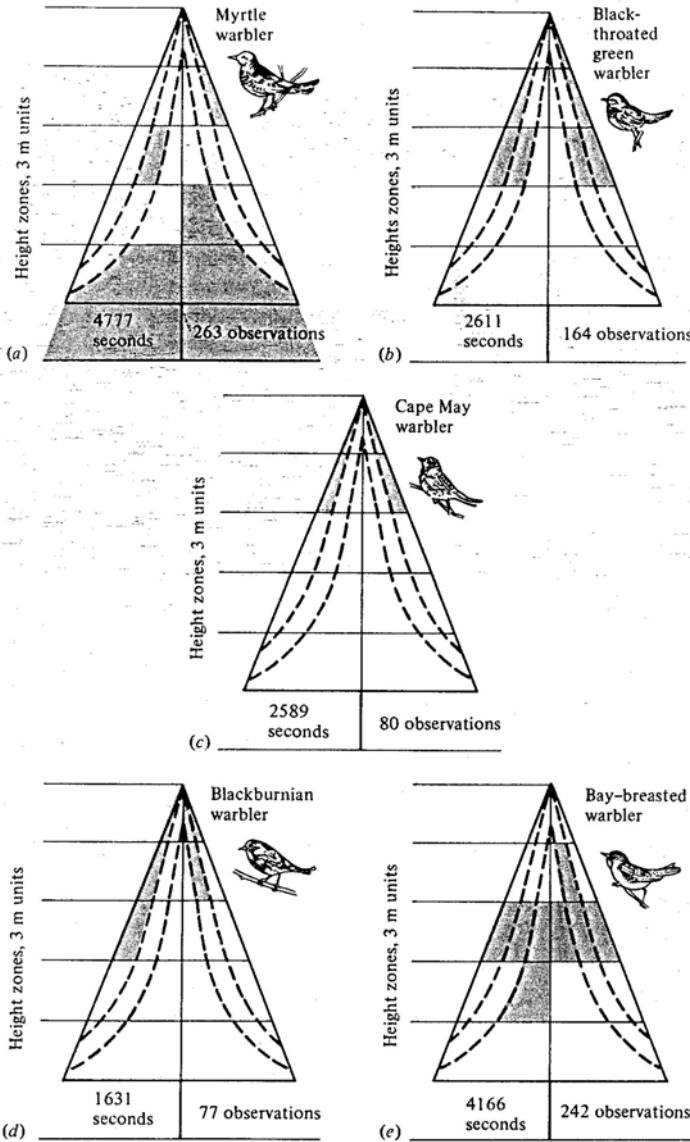
İki tür arasındaki rekabetin evrimsel sonuçlarından birisi de bu türlerin birlikte buldukları alandaki farklılaşmasıdır. Bu tür bir farklılaşmaya **karakter sapması** (displacement) adı verilir. Bu iki nedenle meydana gelir; iki yakın tür üreme izolasyonu göstereceğinden, aralarındaki bu izolasyonu güçlendiren bariyerler bulunması gerekmektedir. Öteki durumda ise tür içi rekabet, farklılaşmaya yol açar. Kuşlarla yapılan bir çok çalışmada yakın türlerin belirgin ekolojik farklılıklar sergileyerek rekabeti en aza indirdiği gözlenmiştir.

Rekabet aşağıdaki şekillerde en aza inebilir;

- coğrafi ayrılma
- habitat ayrılması

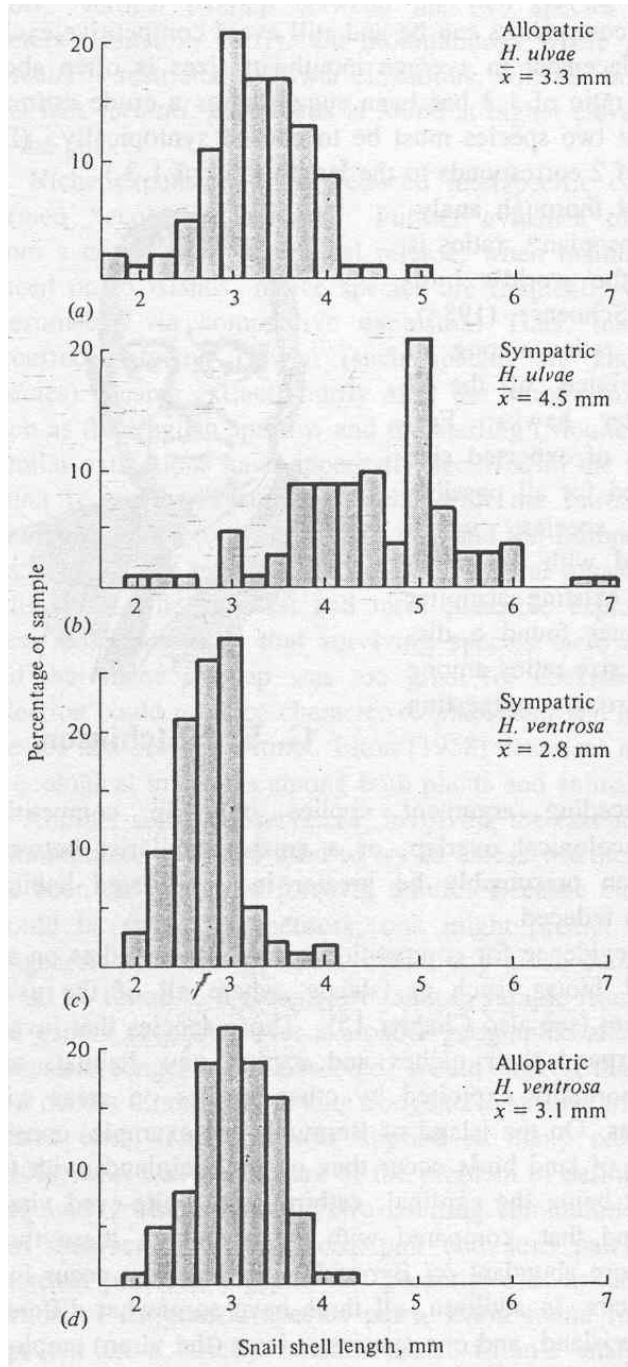
- beslenme alışkanlıklarında farklılaşma
- vücut büyüklükleri nedeniyle farklılaşma
- kışlama, üreme vs zamanında farklılaşma

Bu farklılıklar, bu türlerin birlikte yaşadıkları daha önceki zamanlarda meydana gelen rekabetin bir sonucu olarak ortaya çıkmaktadır. Bunun nedeni, Gause'un hipotezi ve bununla ilgili olan seçim baskısıdır. Fakat her zaman asıl neden bu olmayabilir. Yakın türler, türleşmelerinin daha ilk aşamalarında bir takım farklılıklar kazandıklarından bu farklılaşmalarının nedeni her zaman rekabet olmak zorunda değildir.



Darwin'ın Galapagos Adalarındaki ispinozları, rekabet halindeki canlıların kazandıkları evrimsel değişikliklere (örneğin gaga büyüklüğü) güzel bir örnek teşkil eder. MacArthur *Dendroica* cinsi kuşlarla yaptığı bir çalışmada aynı alanda yaşayan 5 türün ağaçların farklı bölgelerini farklı sürelerde kullanmak suretiyle aralarındaki rekabeti en aza indirdiklerini göstermiştir.

Bunlara ek olarak iki farklı salyangoz türünün, *Hydrobia ulvae* ve *Hydrobia ventrosa*, allopatrik ve simpatrik olarak yaşadıkları alanlardaki vücut büyüklüklerini karşılaştırmış ve simpatri durumunda her iki türün de vücut büyüklüklerini değiştirdiklerini tespit



çevrelerdir. Böyle populasyonlara *K* seçimli canlılar denir. Başka çevrelerde ise populasyonlar taşıma seviyesine yılda ancak bir kez yaklaşır ve büyümesi eğrisi bu değerden sonra da yükselmeye devam eder. Böyle populasyonlar ise *r* seçimli canlılardır ve kararsız çevrelerde bulunurlar. Örneğin karasal omurgalıların çoğu *K* seçimli canlılarken, böcekler genellikle *r* seçimli canlılardır. *r* seçimli türler tür içi

etmiştir. Vücut büyüklüğünde önemli sayılabilecek bir değişim ağız parçası büyüklüğünü ve dolayısıyla beslenme stratejisini değiştireceğinden, bu olayın da rekabeti dolaylı olarak azalttığı düşünülebilir.

Bazı durumlarda iki tür arasındaki rekabeti azaltacak farklılıkların evrimleşmesi mümkün olmaz. İki türden birisi besin kaynağını kullanma açısından kendini geriye çektiğinde, üçüncü yeni bir türün bu besin kaynağına yönelmesi olasıdır, böylece rekabet devam eder.

Rekabet Yeteneği

Rekabet etme durumunda kalan türün, rekabet yeteneğini geliştirmesi gerekmektedir. Rekabet yeteneği de karmaşık ekolojik kavramlardan biridir. Bazı çevrelerde populasyonlar taşıma kapasiteleri çevresinde hafif dalgalanmalar göstererek seyrederek. Böyle çevreler genellikle kararlı, ani değişikliklerin fazla olmadığı, değişikliklerin periyodik olarak gerçekleştiği

rekabette zaten çok çektiklerinden, rekabet yetenekleri zayıftır. K seçilimli türler tür içi ve türler arası rekabetle karşı karşıya kalabilirler. K seçim baskısı canlıları kaynağı etkin kullanmaya iter. Kısıtlı kaynağı en kısa zamanda üretken ergin bireylere çevirebilme yeteneğine sahip bireyler rekabette üstün bireyler olarak ele alınırlar.

Eğer K seçilimi kendi başına rekabet yeteneğini açıklamaya yetseydi, K değeri bilinen ve rekabet halinde bulunan iki türün rekabet yetenekleri laboratuvarda ölçülebilirdi. Fakat α rekabet katsayısını devreye sokmadan böyle bir işlem yapmak mümkün değildir. Türler α seçilimi ile rekabet yeteneklerini geliştirebilirler. Rekabetçilerden birinin kaynağa ulaşmasını engelleyecek herhangi bir mekanizma α 'yı arttırmak suretiyle rekabet yeteneğini de ilerletecektir. Kuşlardaki teritoryal davranış, bitkilerin alelopatik kimyasal üretmesi gibi bir çok engelleme davranışı bu kategoriye dahildir. Fakat α seçilimi ancak türün kendi r ve K değerlerini aşağı çekmesiyle rekabet yeteneğinin artışına izin vermektedir. Örneğin başka bir bitkinin çimlenme ve gelişimini engellemek için kimyasal üreten bir bitkinin kendisi de, uzun yıllar sonucunda bu durumdan etkilenecektir.

İdealize edilmiş evrimsel gradient şu şekildedir:

Düşük Yoğunluk → yerleşim ve popülasyon büyümesi (r seçilimi)

↓

Yüksek Yoğunluk → kaynak rekabeti (K seçilimi)

↓

Yüksek Yoğunluk → kaynak rekabetini engelleyici engelleme mekanizmaları (α seçilimi)

2. Av-avcı etkileşimi: Saldırı ve savunmanın ekolojisi

Bir organizma diğer bir organizmaya, yeme amaçlı saldırıp onu yaralıyor ya da öldürüyorsa saldırana **avcı** (*predator*), yaralanana ya da ölene **av** (*prey*) adı verilir.

2.a. Av Teorisi'nin temelleri: Gause, içerisinde *Paramecium caudatum* popülasyonu bulunan bir test tüpünü avcı bir protozoon olan *Didinium nasutum* popülasyonuna maruz bırakır. *Didinium* bütün *Paramecium*'ları bulur ve yer; sonra da aklıktan ölür. Gause, daha sonra, test tüpünün dibine bir miktar cam yünü koyarak *Paramecium* için bir sığınma alanı oluşturmayı dener. *Paramecium*'ların bazıları

Didinium'lardan kaçıp bu sığınma alanlarında saklanabilir ve *Didinium*'lar, ulaşabildikleri *Paramecium*'lar tükenince açlıktan ölür. Saklanan *Paramecium*'lar tüpü yeniden doldururlar. Yani avcı popülasyonu yok olmaya başlayınca av popülasyonu kendini yeniler.

Av-avcı ilişkileri için geliştirilen matematiksel modeller av ve avcı popülasyonlarında birbiri ardına dalgalanma eğiliminin doğal olarak bulunduğunu göstermektedir. Diğer etkenler av ve avcılarının bolluğunu kararlı hale getirebileceğinden, bu popülasyonlarda dalgalanma görülmeyebilir; fakat bunlar bir dalgalanma eğilimine sahiptir. Eğer kararlılığı sağlayan etkenler kaldırılırsa, dalgalanma eğilimi kendini gösterecektir.

Av ve avcı popülasyonlarının sahip olduğu dalgalanma eğilimini gösteren ilk model **Volterra Eşitliği**'dir. Bu model dört adet varsayımla yola çıkar:

1. Avcı olmadığında, avın, üssel olarak büyüdüğü varsayılır.
2. Av ve avcının popülasyon büyüklüğü ne kadar fazlaysa bunların karşılaşma şansları da o kadar fazladır.
3. Yeni avcılarının doğum oranı yakalanan av oranıyla orantılıdır. Örneğin yakalanan her, diyelim ki, 1000 ava karşılık bir avcı üretilir.
4. Avcı popülasyonundaki ölüm oranı yoğunluktan bağımsızdır.

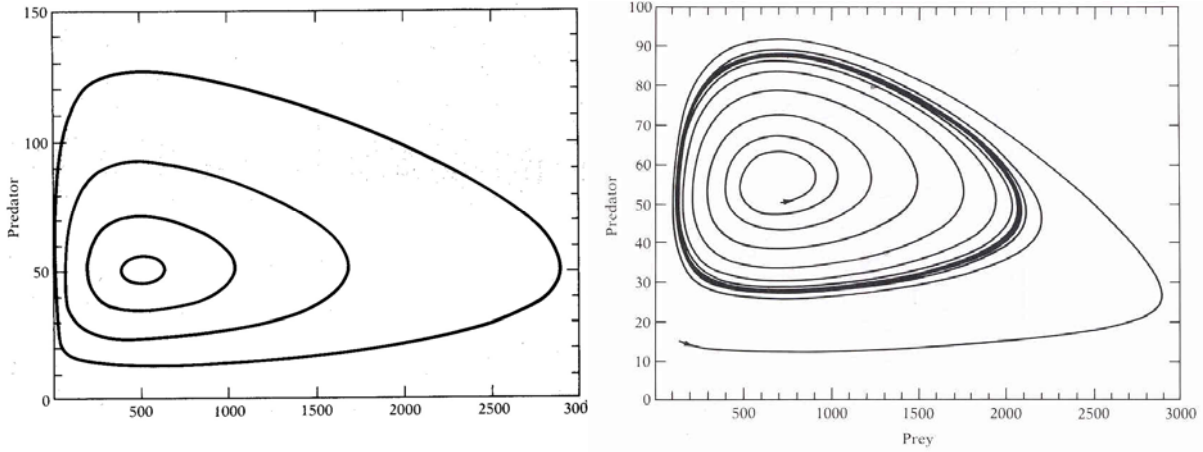
Volterra eşitliği, av ve avcı popülasyonlarının sahip olduğu dalgalanma eğilimini gösteren ilk model olması nedeniyle ilgi çekicidir. Biraz daha gerçekçi olan bir model avcı olmadığında avın (Volterra modelinde olduğu gibi üssel -J tipi- değil) logaritmik (S tipi) arttığını öne sürmektedir. Buna ek olarak, yeterli av olduğunda avcılarının doyumluğa ulaşacağını varsaymak, Volterra modelinde olduğu gibi, her avcının avla karşılaştığı her zaman aynı oranda avlanacağını ve ne kadar av bulunduğunun hiç önemli olmayacağını varsaymaktan daha gerçekçidir.

Logaritmik av büyümesi ve avcı doyumluğu varsayımları Volterra modeline eklendiğinde, avın yoğunluk bağımlılığının şiddetine bağlı olarak üç farklı kalıp oluşabilir:

1. Av popülasyonundaki yoğunluk bağımlılığı güçlüyse sistem kararlı hale gelir. Neticede, av ve avcı kararlı durum (**steady-state**) bolluklarında bulunur ve bu sabit hale ulaşırken dahi dalgalanma göstermez.

2. Yoğunluk bağımlılığı kısmen güçlüyse av ve avcı dalgalanma olmaksızın bir arada bulunur, fakat kararlı durum bolluklarına ulaşırken hafif bir dalgalanma gösterirler.

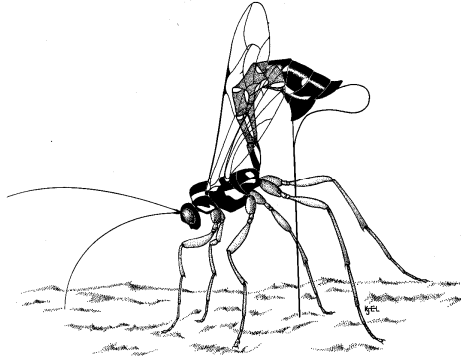
3. Son olarak, avdaki yoğunluk bağımlılığı zayıfsa, av ve avcı süresiz dalgalanır (limit döngü).



Volterra'nın av-avcı modeli. Avcı doygunluğu ve avdaki yoğunluk bağımlılığı göz önünde bulundurularak hazırlanmış limit döngü dalgalanması

Yukarıda, sağdaki grafikte herhangi bir başlama noktasından ulaşılabilen kapalı bir ilmik görülmektedir. Bu ilmik **limit döngü** olarak bilinir. Volterra modelinde böyle tek bir ilmik yoktur. Bunun yerine, tüm başlama noktalarına karşılık gelen bir ilmikler sonsuzluğu vardır. Bu şekil, aynı zamanda, av-avcı kodinamiği modellerinden yapılacak önemli bir tahminin temeline ışık tutmaktadır. Avın besininin artması sonucunda av popülasyonu yok olabilir. Bu duruma Rosenzweig tarafından verilen isim **zenginleşme paradoksu**'dur. Bu şöyle olur: Avın besininin artması av popülasyonundaki yoğunluk bağımlılığını zayıflatır ve sistem kararsızlaşır. Sonuçta, av ve avcı popülasyonları dalgalanmaya başlarsa, av popülasyonu yok olabilir, çünkü bir dalgalanma döngüsünde bolluğu çok azaldığında özellikle duyarlı hale gelir.

2.b. Av-avcı kodinamikleri: Bir av-avcı ilişkisini modellemede kullanılan temel bileşenler **işlevsel** ve **sayısal cevaptır**. İşlevsel cevap bir avcı bireyin, mevcut av sayısı karşısında hangi oranda av tükettiğini tanımlar. Sayısal cevap ise avcının, mevcut av sayısı karşısında hangi oranda genç birey ürettiğini tanımlar. Başka bir ifadeyle, işlevsel cevap **bir avcı bireyin** av ulaşılabilirliğine verdiği tepkiyi, sayısal cevapsa **avcı popülasyonunun** av ulaşılabilirliğine verdiği tepkiyi tanımlar.



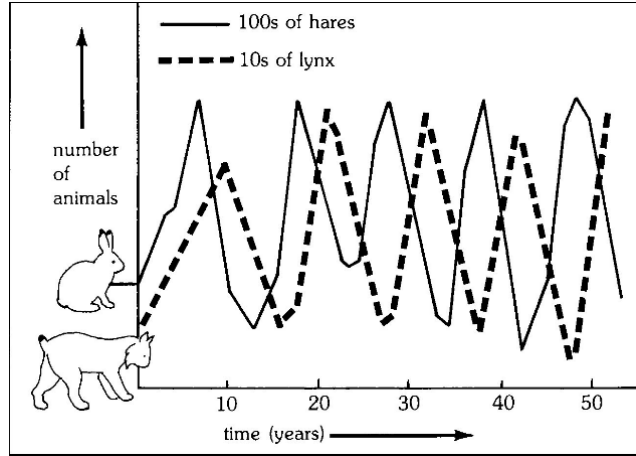
Avcılar arasında genellikle engelleyici rekabet vardır. Engelleme sadece, sırtlan gibi büyük karasal avcılarla sınırlı değildir. Örneğin **parazitoid** yabancılarında da görülür. Parazitoidler yaşamları boyunca yalnızca bir adet av öldürüp tüketen avcılardır. Örneğin İngiltere'deki yabancılarının en büyüğü olan *Rhyssa persuasoria*, ovipozitörünü koniferlerin gövdesine batırır, odun yabancısının odun zararlısı olan larvasını bulur ve bu larvanın içine yumurtlar. *Rhyssa* dişileri aynı türden olan diğer dişileri ağacın gövdesi üzerindeki teritorisinden kovması sebebiyle engelleyici rekabete örnektir. Bununla birlikte, parazitoidlerde engelleyici rekabet her zaman bu kadar abartılmaz. Bazıları yoğunluk artınca alanı terkediverir. Parazitoidlerin bu tür davranış ve stratejilerini belirlemek **biyolojik kontrol** (insana, onun mahsullerine ve evcil hayvanlarına zarar veren organizmaları kontrol etmek için avcılarının kullanımı) programlarını dizayn etmek açısından son derece önemlidir.

Volterra Prensibi: Avcının ölüm oranı ne kadar yüksekse avın bolluğu da o kadar yüksektir. Avcının artış oranı ne kadar yüksekse avcının bolluğu da o kadar yüksektir.

Eklembacaklı (yabancı, örümcek gibi) avcılarının avları, genelde, mahsule zarar veren (ekinbiti, afid ve kelebek tırtılı gibi) otçul böcekler olmaktadır. Mahsuldeki zararlıların bolluğunu azaltmak için insektisit kullanmak, beklenenin tam tersi olan bir sonuç doğurabilir. İnsektisit, avın artış oranını azalttığı gibi avcının ölüm oranını da artırır. Volterra Prensibi'ne göre bir sonraki sonuç, zararlıların sayısında artış ve bunların avcılarının sayısında azalış şeklinde olabilir. Bu prensip, bollukları doğal eklembacaklı avcılarının kontrolü altında olan zararlılarla mücadelede insektisit kullanırken mutlaka göz önünde bulundurulmalıdır. Aksi takdirde, mücadele girişimi (burada açıklanan ve açıklanmayan bazı nedenlerden ötürü) zararlıların artışıyla sonuçlanabilir.

2.c. Vaşak ve arktik yabancı tavşanların kodinamikleri: Basit laboratuar sistemlerinde ve teoride avcılar av populasyonları üzerinde ya da avlar avcı populasyonları üzerinde bariz bir etkiye sahip olabilir. Peki, bunun doğada da böyle olacağına inanmamız için bir neden var mı? Bununla ilgili en ünlü kanıt Hudson Bay Şirketi'nin kürk alım-satım kayıtlarındadır. Şirket'e bir yıl boyunca satılan vaşak ve tavşan kürkleri bu hayvanların populasyon büyüklükleri için bir indeks teşkil

etmektedir. İki türün populasyon büyüklüğü yaklaşık 10 yılda bir tepe yapmaktadır. Vaşaklar ya tavşan populasyonu ile aynı zamanda ya da ondan hemen sonra büyük bir populasyona sahip olmaktadır. Bu durumla ilgili basit açıklama herkes tarafından bilinir: Avcı avı yer, biri azalırken diğeri artar; sonra artan azalır; artan azalınca azalan artar ve



bu böyle devam eder. Fakat ne yazık ki bu görüş, durumla ilgili açıklamanın tamamı olamaz; aslında bir kısmı bile olamayabilir. Zorluklardan biri vaşakların bulunmadığı bir adada yaşayan tavşanlarda da aynı dalgalanmanın görülmesidir. Cevabın büyük bir kısmı belki de diğerk etkenlerin (özellikle tavşanlarla, bunların yediğı bitkiler arasındaki ilişkilerin) vaşak-tavşan avlanma (**predation**) sistemiyle etkileşiminde yatıyordur. Erişilebilir besin miktarındaki azalma ya da kalitesindeki değışme tavşanlardaki populasyon patlamalarını yavaşlatmaya yardımcı oluyor olabilir. Sonra da tavşan populasyonunun yoğunluğu vaşakların ve diğerk avcılarının etkisiyle düşüyor olabilir. Buna ek olarak, vaşakların tavşanlara değıl tavşanların vaşaklara saldırdığı (!), ama bu saldırının bir vaşak hastalığı taşımak şeklinde olduğı yönünde öneriler de yapılmıştır.

2.d. Av-avcı birlikte evrimi: Vaşaklar yaban tavşanlarının evrimini nasıl etkiler? Peki ya yaban tavşanları vaşaklarınıki? Antiloplar aslanlardan kaçmak için her zaman daha hızlı ve yanılıcı olma yönünde mi evrilir? Aslanlar da hep daha iyi avcılar olma yönünde mi evrim geçirir? Vaşak populasyonları tavşan populasyonları üzerinde muhakkak bir seçim baskısı oluşturur ve tavşanları yakalama yetisi bir vaşağın üreme başarısını muhakkak etkiler. Bunun yanısıra, baykuşlar, kurtlar ve yaban kedileriyle birlikte başka bazı hayvanlar da tavşanları avlar. Vaşaklar bir sürü küçük hayvanı yer. O yüzden, her populasyon diğeri üzerinde sadece bir birimlik seleksiyon baskısı oluşturur. Eđer bir takım tür diğerk bir takım tür tarafından oluşturulan baskıyla evrilmişse, bu evrimsel süreç **yayılmış birlikte evrim (diffuse coevolution)** olarak adlandırılır. Bir de **eşli birlikte evrim (pairwise coevolution)**'den söz edilir. Bu birlikte evrilme sürecinde iki tür öyle yakından etkileşir ki her ikisi de birbirinin evriminde birincil aktör konumundadır.

Bakker soyadlı araştırmacı bir çalışmada, fosil kayıtlarından yola çıkarak **takipçi avcılar**ın ve bunların ungulat (toynaklı) avlarının erken Eosen'deki evrimleşme oranlarını karşılaştırır. Takipçi avcılar avlarının peşinden hızla koşup onları yakalayan hayvanlardır. Modern takipçiler arasında kurtlar, yabani köpekler, sırtlanlar sayılabilir. Takipçi avcılar aslan ve leopar gibi **pusucu avcılardan** farklıdır. Bu ikinci gruba dahil olan avcılar avlarını bekler ya da sezdirmeden izler ve kısa süreli bir hücum yaparlar. Bakker'in elde ettiği morfoljik veriler, araştırmacının üzerinde çalıştığı ve günümüzde soyları tükenmiş olan mesonychid takipçi avcısının ve bunların avlarının 40 milyon ile 60 milyon yıl önce daha hızlı ve bitki örtüsünden (gizlenme anlamında) daha bağımsız hale geldiğini; bununla birlikte, ungulatların bir **uyumsal boşluk (adaptive gap)** yakalayarak mesonychidlerden daha hızlı gelişmiş olduklarını göstermiştir. Eosen'nin ilk 3 milyon yılı boyunca varlığını koruyan takipçi avcı cinsi *Pachyaena*'ya ait iyi fosil kayıtları bulunmaktadır. Bu kayıtlar, örneğin, *P. gracilis* ile avı arasında, kaydın başında, büyük bir uyumsal boşluk bulunduğunu göstermektedir. Fakat bu açık, yarım milyon jenerasyonluk bir süre boyunca kapanmamaktadır, ta ki yeni mesonychid tipleri *Pachyaena* ile yer değiştirip doğru düzgün avlanana kadar. Bakker şu sonuca varır: *Pachyaena* seçim baskısına uyumsal açık yüzünden cevap verememiştir.

2.e. Savunma taktikleri: Bir yığın saldırı stratejisine karşı (ya da stratejisiyle birlikte) yine bir yığın savunma stratejisi evrilmiştir. Örneğin bombardıman böceği (*Stenaptinus insignis*) karınca saldırısından kas kasılması + salgılama + kimyasal reaksiyon + sıcak karışım + püskürtme şeklinde özetleyebileceğimiz bir tepkiyle kurtulabilir. Yarasalar avlanmak için sonar kullanır. Ultrasonik atışlar yapan yarasa, bu atışların geri dönen yankılarının taşıdığı bilgilerle avını yakalar. Güve evrimi bu saldırı taktiğine şöyle bir karşılık vermiştir: Bazı güvelerde yarasa sonarını algılayabilen **kulaklar** gelişmiştir. Bu, yarasanın işini zorlaştırır. Daha da ileri giden bazı güvelerse ürettikleri ultrasonik ses zincirleriyle yarasa sonarını bozmaktadır. Peki bunun karşılığında yarasa ne yapmıştır? Bazıları, bu güvelerin hassas olmadığı bir sonar frekansından yayın yapmaya (!); bazıları da kendi yayını tamamen durdurup güvenin çıkardığı sesleri takip etmeye başlamıştır. Bu tuhaf hikayeye bir tuhaflık da güvelerin yarasa sonarını algılamada kullandıkları kulaklarına yerleşen maytalar tarafından katılmaktadır. Mayt kolonileri bu kulakların işlevini bozar. Fakat maytalar burada bir sorunla karşılaşılır: "Konağını yarasa yerse sen de yenmiş olursun!" Bu nedenle maytalar güvelerin sadece bir kulağını işgal eder. Böylece güve hala yarasayı algılayabilir.

Böcekler omurgalıların saldırılarına karşı da zekice (!) savunma taktikleri geliştirmişlerdir. Kuşlar yapraklara zarar veren tırtılları, zararı takip ederek bulmayı öğrenmişlerdir. Bunun üzerine, tadı güzel tırtılların beslenme davranışı verilen zararı gizleme yönünde evrim geçirmiştir. Örneğin, bazı tırtıllar beslendikleri bitki üzerinde yarım yamalak yenmiş yaprak bırakmaktansa, yarım kalmış yaprakları bitirmektedir (arkandan ağlar stratejisi).

Savunma stratejisi çeşitliliği de kendi başına bir savunma stratejisi olabilmektedir. Mantık oldukça basittir: Avın sahip olduğu davranış ya da görünüş çeşitliliği ne kadar çoksa, avcının avın davranışını tahmin etme ya da avı arama imgesi geliştirme işi o kadar zordur.

2.f. Parazit-konak etkileşimi: Eğer bir organizma diğerine saldırıyor ama onu öldürmüyorsa, avcı olan organizma genellikle **parazit**, av olansa **konak** olarak adlandırılır. Yani insan kan hücrelerinde yaşayan ve sıtmaya neden olan *Plasmodium malaria* bir parazittir, insansa konak. Benzer şekilde, *Pinus brutia*'nın yapraklarını yiyerek beslenen *Thaumetopoea pityocampa* tırtılları da parazittir.

Bazı parazitler oldukça belirgindir. Örneğin sülükler, keneler ve sivrisinekler avına dışarıdan saldırıp avının kanını ya da vücut sıvısını emen ve sonra çekip giden görece büyük, belirgin parazitlerdir. Diğer bazı parazitler daha az belirgindir. Örneğin Avustralya'nın Great Barrier Resif'inde yaşayan kılıç dişli balıkları (*Plagiotremus*) şekil ve büyüklük olarak insan başparmağına benzer. Resifteki deliklerde yaşayan bu balık büyük balıkları bekler. Uygun bir konak deliğin üzerinden geçerken, ani bir çıkış yapar, küçük bir parça koparır ve deliğine geri döner. Bu balığın karasal eşdeğeri görece daha uyşuk olan atsinekleridir (Tabanidae).

Bununla birlikte, en ilginç parazit tipi birçok konağı kapsayan karmaşık yaşam döngüsüne sahip protozoa ve kurtçuklardır. Sıtma parazitleri (*Plasmodium*) protozoaya örnektir. Herbir tür yaşam döngüsünü iki konak değiştirerek tamamlar; bir *Anopheles* sivrisineği ve bir omurgalı. Bunlardan bazıları (dördü) omurgalı konak olarak *Homo sapiens*'i seçer ve sonuç olarak dünyanın en yaygın ve en ciddi insan hastalıklarından birine neden olur.

Plasmodium'un karmaşık ekolojisini anlamak, bu organizmanın kontrolünde son derece önemlidir. *Plasmodium* popülasyonunun devamlılığı için çevre her iki konak açısından da tatmin edici, konakların sayısı ve durumları uygun olmalıdır. İnsanlar sıtmayı kontrol edebilmek için öncelikle sivrisineklerin larval evrelerini geçirdikleri çevreleri değiştirmekte (bataklıkları kurutarak, sucul ortamalara avcılar

yerleştirerek), sivrisinek erginlerinin yaşadıkları çevreleri değiştirmekte (pestisit kullanarak), erginlerin insanlarla temasını önlemekte (cibinlik kullanarak) ve *H. sapiens*'i daha az uygun olan bir konak haline getirmektedir (daha iyi beslenerek ve sıtmaya karşı ilaç kullanarak). Ne yazık ki *H. sapiens* yeni sucul habitatlar oluşturarak çevreyi sıtma lehine de değiştirmektedir. Örneğin 1960'larda Demerara Nehri (Guyana) civarında mısır tarımından pirinç tarımına geçilmiştir. Bölgedeki birincil sıtma vektörü *Anopheles aquasalis*'tir. Eski tarım sisteminde bu sineğin yaşayabileceği habitat sınırlı ve dolayısıyla populasyon büyüklüğü düşükken, yeni pirinç tarlaları ideal alanlar olmuştur. Buna rağmen, sıtma problemi beklenmemiştir, çünkü *A. aquasalis* *H.sapiens*'ten ziyade evcil hayvanlardan kan emmeyi tercih etmektedir. Ancak, pirinç üretimi yapabilmek için kırsal alan silinmiş ve çiftlik hayvancılığı gerek mekanizasyon ve gerek alan yokluğu nedeniyle azalmıştır. Tercih ettiği omurgalı konağı bulamayan *A. aquasalis* ise insanlara yönelmiş ve sıtma nedeni ölüm oranında ağır bir artış meydana gelmiştir. Benzer kodinamik durumları tropik ve subtropiklerin pek çok kısmında görülmüştür. Başka bir örnek, Kenya'daki Kano Nehri civarından. Bu alanda, yine pirinç üretimine geçmeyle meydana gelen habitat değişiklikleri nedeniyle sivrisinek komünitesi %99 *Mansonia*'dan (sıtma vektörü olmayan bir cins) %65 *Anopheles gambiae*'ye (mükemmel bir sıtma vektörü) kaymıştır. Genel bir kural olarak ormanların tahribi sıtma gibi hastalıkları teşvik eder. Çünkü sivrisinekler ve özellikle *Anopheles* çiftleşmek için güneşli alanları tercih eder ve larvalar durgun suya ihtiyaç duyar. Bu iki ihtiyacın bir ormanda birarada sağlanması ihtimali zayıftır.

H. sapiens populasyonları, *Plasmodium* ile birlikte evrildiği için, sıtmaya karşı belirli derecelerde direnç geliştirmiştir. Konuyla ilgili en çok çalışılan durum, Afrika'nın bir kısmında yaşayan, kanda üretilen hemoglobin tiplerini kontrol eden lokus bakımından heterozigot ($Hb^A Hb^S$) olan çocukların *P. falciparum*'a dirençlilikleridir. "Normal" hemoglobine sahip ($Hb^A Hb^A$) bireyler sıtmaya daha duyarlıdır. Diğer homozigotlar ($Hb^S Hb^S$) ağır bir orak hücreli anemiden muzdariptirler ve genellikle, üreme çağına ulaşmadan ölürlere. Bununla birlikte, heterozigotlar hem anemi olmazlar hem de sıtmadan korunmanın keyfini çıkarırlar. Sıtmalı bir çevreye heterozigotların uyumluluğu her iki homozigottan da yüksektir. Sonuç kararlı polimorfizmin korunmasıdır.

İbibik de parazit omurgalılarıdır, kuluçka paraziti olarak bilinir. Yumurtalarını diğer kuşların yuvalarına bırakır, yumurtalar görünüş itibarıyla genellikle konağın yumurtalarına benzer. Genç ibibik yumurtadan çıktığında konağın yavrularını teker

teker yuvadan aşağı atar ve böylece bakıcı ebevyinin besin naklini tekeline alır. İbibik bazı orman zararlılarının avcısıdır. Örneğin toprak altındaki çam kese böceği pupalarını bulup yiyebilen tek avcı ibibiktir. Fakat, aynı zamanda, ibibik, çam kese böceği tırtıllarını yiyen diğer kuşların parazitidir. Şu halde, çam kese böceğiyle mücadelede ormana dilediğimiz sayıda ibibik salabilir miyiz?

Bazı hallerde, parazitler konaklarının uyumluluğunu artırıcı etki de gösterebilirler ki o zaman etkileşim parazitizm olduğu kadar mutualizmdir de. Örneğin Ichneumonidae familyasından parazit yaban arılarının (bu arılar diğer türlerin larvalarına yumurtalarını bırakır), bir ucunda ibibiğin yer aldığı parazit vücut büyüklüğü sıkalasının diğer ucunda bulunan virüslerden bazılarıyla bu tür bir mutualistik ilişkiye sahip oldukları bilinmektedir. Bu virüsler arının sadece ovaryollerinde çoğalabilir. Bunun karşılığında da arının konağı olan larvanın bağışıklık sistemini baskılayarak, larvanın arı yumurtasına karşı bir savunma sistemi işletmesini engeller.

2.g. Parazit-konak birlikte evrimi: Parazitlerin ve konakların birlikte evrimiyle ilgili en genel yaklaşımlardan biri, başarılı bir parazit-konak sisteminin parazit, görece zararlı oluncaya kadar birlikte evrilmesi gerektiği üzerinde durur. Bu noktadan sonra, parazit konağını ve aslında habitatını tehdit ederse kendi uyumluluğunu azaltmış olur. Bu duruma dair kanıt örneğimiz Afrika'dan. Yerli antiloplar *Trypanosoma brucei*'yi taşıdıklarında ağır hasta olmuyorlar. Birçok nesil boyunca nagananın endemik olduğu bölgelerde yaşayan sığırlar hastalık belirtilerini gösteriyorlar ama dışarıdan getirilen sığırlar ağır bir enfeksiyon geçiriyor ve tedavi edilmezlerse ölüyorlar. Bu örnekler sistemin, virulansı azaltıcı yönde evrildiğini gösterir.

Bazı araştırmacılar da azalmış virulansın evrilmesinin kaçınılmaz olmadığını göstermiştir. Örneğin böceklerde parazit olan bazı virüsler başka bir konağa bulaşmak için içinde buldukları konağı öldürmek zorundadır. Böyle bir sistemde, düşük virulansa yönelik birlikte evrimin anlamlı olmayacağı açıktır.

2.h. Otçul-bitki birlikte evrimi: Bir kısım kelebeğin üzerinden beslendiği bitkiler kendi metabolizmaları için gerekli olmayan ikincil kimyasallar üretir. Bazı araştırmacılar bu durumu **seçilimsel yarış** şeklinde adlandırır; bitkinin, otçulu uzak tutmak için zehir geliştirmesine karşılık otçulun bu zehri detoksifiye etmeye çalışması yarışı. Birçok kelebek türü sadece bir bitki ailesinin bir ya da birkaç türü üzerinden beslenebilir. Birkaç bitki ailesinden daha fazlası üzerinden beslenebilen kelebek türü olmadığı gibi, eğreltiotu gibi bazı bitkiler üzerinden beslenebilen de yoktur. Bu

gözlemler bitki başarısına işaret eder. Bunun yanısıra, bazı bitki gruplarının belli kelebek gruplarının saldırılarına karşı savunmasız olması da bu bitkilerin seçilimsel yarışı kısmen de olsa kaybettiklerini gösterir. Yapılan çalışmalar bitki biyokimyasallarının (alkaloidlerinin) savunma mekanizması olarak kullanılabildiğini göstermiştir. Konuyla ilgili şöyle bir hipotez kurabiliriz: Alkaloid içeriği en fazla olan bitkiler en az saldırıya uğrayan türler olmalıdır. Anlamlı bir hipotezmiş gibi görünse de bu tür etkileşimlerle ilgili hipotez kurarken aceleci olmamak gerekir. Yapılan detaylı incelemeler bu hipotezin, bazı durumlarda yanlış olduğunu, örneğin kelebekler ve bitkiler arasındaki ilişkiyi değerlendirirken alkaloid miktarıyla saldırı oranı arasında böyle yakın bir ilişki bulunmadığını göstermiştir. Bununla birlikte, açık bir şekilde bir ilişki vardır. Bazı bitki türlerinde bir dizi alkaloidin miktarı bireyden bireye küçük farklılıklar gösterir. Kelebeklerin böyle bitkilere daha az saldırıdığı görülmüştür. Peki bunu nasıl açıklayacağız? Kelebeklerin sabit alkaloid miktarına direnç geliştirebildiği ama miktar değiştiğinde direnç gelişiminin zorlaştığı şeklinde bir açıklama en uygun açıklamaymış gibi görünüyor. Örneğin bir kelebek türünün yumurtalarını bıraktığı bitkide bulunan alkaloid miktarıyla bu yumurtalardan çıkan erginlerin yumurta bırakacağı bitkideki alkaloid miktarı farklı olacak, dolayısıyla her kelebek jenerasyonu farklı bir alkaloid miktarına maruz kalacak ve buna direnç geliştirmesi çok zorlaşacaktır. Buradaki seçim tipi **frekansa bağlı seçim**dir. Çünkü seçim yüksek alkaloid tipi frekansı lehine, düşük frekans lehine işlemektedir. Peki, neden kelebeklerin yediği bütün bitkilerde aynı durum görülmez? Bazıları, çeşitli miktarlarda alkaloid üretmektense, yüksek miktarlarda alkaloid üretmeyi tercih eder. Neden? Çünkü bu bitkiler üzerinden beslenen tek organizma grubu kelebekler değildir. Belli bitki türleri üzerinde uzmanlaşmamış geyik, sığır gibi büyük hayvanlar da bu bitkileri yiyebilir. Eğer böyle hayvanlar çoğunluktaysa yüksek alkaloid miktarı daha avantajlı olmakta, değişkenlik stratejisi pek iş görmemektedir.

3. Mutualizm ve Mimikri: Türler arasındaki faydalı ve hileli ilişkiler

Bütün türler arası ilişkilerde organizmalardan biri mutlaka zarar görmek zorunda değildir. Bazı etkileşimlerde türlerden biri fayda sağlarken, diğeri hiç zarar görmez (**komensalizm**). Hatta mutualizm denen bazı ilişkilerde her iki tür de fayda sağlar.

3.a. Tozlaşma: Bitkilerde hareket kabiliyetinin olmayışı, onları, gametlerini biraraya getirecek ajanlara bağımlı olacak şekilde evirmiştir. Bu ajanlar genellikle hayvandır ve bu hayvanlar söz konusu ilişkiden fayda sağlarlar; fayda ise genellikle

besin elde etme şeklinde olur. Yalancı çiftleşme (bkz. 3.c. Mimikri) gibi bazı hallerde ise polen taşıma işini gerçekleştiren hayvan hiç fayda görmez, hatta zarar görebilir.

Tozlaşma konusu hem ekinlerin çoğu tozlaşmaya bağımlı olduğu için ekonomik anlamda hem de evrilmiş sistemler devasa ve üzerinde mutlaka durulması gereken bir çeşitliliğe sahip olduğu ve tozlaştırıcılar komünite kalıplarının oluşumunda önemli rol oynadıkları için ekolojik anlamda son derece mühim bir konudur.

Bitkiler arasındaki tozlaştırıcı rekabeti floral komünitelerde renk, şekil ve çiçeklenme zamanı gibi özelliklerin gelişiminde son derece önemlidir ama bu konu tam olarak açıklanabilmek için daha fazla çalışmanın yapılmasını bekleyen bir konudur. Ekologlar bitkilerin ve tozlaştırıcıların istekleri arasındaki uyumsuzlukları da incelemektedirler. Bitki açısından bakarsak, ideal bir tozlaştırıcı bitki bireyleri arasında hızlıca hareket etmeli ve sabit sayıda türü ziyaret etmelidir. Fakat tozlaştırıcı açısından bakarsak, en az hareketle en çok besini toplamak en iyi yoldur.

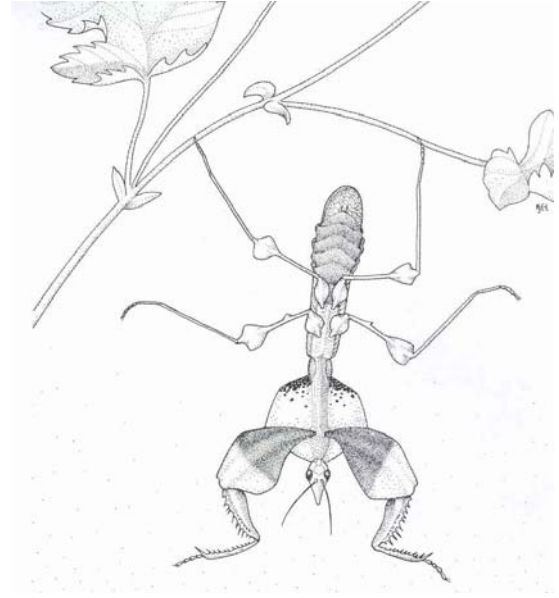
Son olarak, ekologlar karıncaların (dünyanın en yaygın böcek gruplarından birisi olmasına rağmen) neden tozlaşma sistemlerinde çok az etkili olduklarını anlamaya başlamışlardır. Bunun bir nedeni şu olabilir: Karıncalar toprak altında yuva ve yavru bakımı yapar ve bu yüzden pek çok patojen mantar ve de diğer tehlikeli organizmalarla karşılaşır. Buna cevap olarak karıncalar antibiyotik maddeler salgılar. Fakat bu maddeler polen fonksiyonunu bozar. O yüzden karıncaların taşıdığı polenden kimseye hayır gelmez.

3.b. Tohumların hayvanlar yoluyla yayılması: Hayvan ve bitkiler arasında mutualistik ilişkilerin doğduğu bir diğer geniş alan da tohum yayılmasıdır (*dispersal*). Bitkiler bu konuda hayvanların yardımını alabilmek için bir sürü mekanizma evirmiştir: Tohumun, sindirim sisteminden sindirilmeden geçmesi; tutunmayı sağlayan diken, kanca ve yapışkanlık vs. Bununla birlikte bu etkileşimlerin bir kısmı komensalistik ve hatta bazen parazitik olmaktadır. Örneğin bazı bitkilerin meyveleri öyle yapışkandır ki bu meyveler kuş ve sürüngenlere fazla miktarlarda yapıştığında bu hayvanların ölümüne neden olabilmektedir. Tohumların toprak altına gömülmesi, bitki için çok avantajlı bir durumdur. Bu nedenle pek çok bitki, meyvesini karıncalara beğendirmeye çalışır. Karıncalar da beğendikleri meyveyi azot, fosfor ve potasyum gibi elementlerce zengin olan yuvalarına götürür.

Tohum yayıcılar olarak hayvanlar bitkiler üzerinde son derece güçlü seçim baskısı kurar. Bunu bitkilerin sırf hayvanlara yönelik geliştirdikleri lezzetli meyvelerden tutun da sinir bozucu kancalara kadar çok çeşitli olan özel yapılardan

anlayabiliriz. Örneğin kuşlar ve gündüzcü canlılar tarafından taşınıp yayılan meyveler kırmızı, sarı, siyah ve mavi gibi renklere sahiptir; dahası koku alamayan kuşların taşıdığı meyveler kokusuzdur. Doğal olarak, yarasalar tarafından yayılan meyveler için renk önemli olmadığından, böyle bitkiler meyvelerinde kokuya ağırlık verirler.

3.c. Mimikri: *Maculinea arion* adlı kelebeğin tırtılları son büyüme evresine geldiklerinde, buldukları yerden karıncalar tarafından karınca yuvalarına taşınır, burada sosyal parazitler olarak yaşarlar. Bu evrede karınca larvalarına büyüklük, renk ve vücut örtüsü bakımından çok benzediklerinden, karıncalar kendi larvalarıyla birlikte bu tırtılları da besler ve büyütürler. Bu tırtıllar konağının larvalarını da yer. Tırtıllar karınca yuvalarında puplaşır ve erginler karınca yuvalarındaki pupalardan çıkarlar. Bu örnekte olduğu gibi bir organizmanın başka bir organizmaya benzerlik geliştirmesi olayına **mimikri** denir. Taklit edilen organizma **model**, taklit edense **taklitçi (mimic)** olarak bilinir. *M. arion* örneğindeki durum **saldırgan mimikri** olarak adlandırılır. Bu örnekte taklitçi karıncalar tarafından ve üzerinden beslenerek fayda sağlar. Saldırgan mimikriye başka bir örnek şeklen çiçekleri taklit eden peygamber develeridir. Böylece çiçeği polenlemeye geldiğini düşünen (!) böcekler peygamber devesine yem olurlar.



Pasifik'te yaşayan ve *Labroides* cinsine bağlı küçük balık türleri büyük balıkları temizler. Bunun için bir dans gösterisi yapar, dansı gören büyük balık bir temizlenme pozisyonu alır ve küçük balık büyük balığın solungaçlarına ve hatta ağızına girerek parazitleri temizler. Bu bir mutualizm örneğidir. *Aspidontus* cinsi balıklar ise *Labroides*'leri taklit eder. Tıpkı *Labroides* gibi küçük bir dans gösterisi yapar ama bunun niyeti temizlik değil bir parça et koparmaktır. Isırılan balık bu acı verici temizleme işleminden kaçmayı belli bir süre sonra öğrenir, tıpkı insanların sakar berberlere gitmemeyi öğrenmeleri gibi. Sonuçta *Aspidontus*, temizlikçi balıklara benzerliği nedeniyle hem büyük balıklar tarafından rahatsız edilmez hem de karnını doyurur.

Ateşböcekleri çiftleşmek için, ürettikleri ışık sinyallerini kullanır. Erkek, türe özgü sinyalini verir, dişi bu sinyali görüp kendi türüne özgü sinyalini verir; anlaşılırsa çiftleşirler. *Photuris* cinsine bağlı ateşböceklerinin (aslında bunlara ateşböceği demek pek doğru değildir, çünkü bunlar diğer ateşböceklerini taklit ederler) dişileri diğer türlerin dişilerinin ışık sinyallerini taklit ederek o türlerin erkeklerini kandırır ve çiftleşmek için gelen erkeği yer.

Bazı orkide cinslerinin çiçekleri dişi arılara olan benzerlikleriyle çiftleşme niyetindeki erkek arıları çeker, böylece çiçeğin polenleri arıya bulaşmış olur. Bu olay **yalancı çiftleşme** olarak bilinir.

Yaygın olarak görülen **korumacı mimikri** güzel tatlı ya da zararsız organizmaların kötü tatlı ya da tehlikeli olanları taklit etmesidir. Zehirli hayvanlar zehirliliklerini beyan ederler, bu davranış şekli **aposematik** olarak adlandırılır. Zararsız sineklerin bazıları arılara benzeyerek yalan beyanda bulunurlar. Eğer mimikri böyle bir yalan beyana dayanıyorsa buna **Bates mimikrisi** denir. Bu mimikri tipini İngiliz doğa bilimci Henry W. Bates 1862 yılında tanımlamıştır. Bates mimikrisinin kodinamik ve birlikte-evrimsel yönleri biraz karışıktır ve birtakım sorular doğurur. Örneğin, taklitçi popülasyonu, mimikriyi bozmadan, model popülasyonuna oranla ne kadar büyüyebilir? Eğer avcıların çoğu yalan beyanda bulunan avlara saldırırsa, bundan hem model hem de taklitçi organizma zarar görmez mi? Bu nedenle, taklitçiler modelden daha seyrek olmamalı mıdır? Brower 1960'ta bu konuda yaptığı araştırmada şu sonuca varır: Eğer modelin tadı yeterince kötüyse, taklitçiler modellerden daha yaygın olabilir; çünkü sistem hala taklitçi avantajına çalışır. Bu durum, zehirli bira prensibi denen prensiple şöyle açıklanabilir: Eğer X marka biranın 10 kutusunda zehir varsa, 9'unda olmaması, insanların X marka birayı satın almamalarını engellemez.

Tropiklerde diğer organizmalar gibi birçok kelebek de mimikri komplekslerinde yalan beyan kullanmaz; çünkü kompleksin bütün üyeleri kötü tadlıdır. Bu durum **Müller mimikrisi** olarak bilinir. Böyle bir mimikri tipinin evrilmiş olmasının muhtemel nedeni avcının av arama maliyetini birçok türe yaymaktır. Örneğin bir kuş belli bir alanda kelebekler üzerinden besleniyor olsun. Bu kuş, hangi kelebeğin tadının kötü olduğunu öğrenmek için her kelebekten 4'er tane yemek zorunda olsun (bilindiği gibi kuşlar pek zeki olmamaktadırlar). Eğer ortamda bir aposematik kelebek popülasyonu bulunuyorsa, bu popülasyon her yeni kuş için 4 bireyini feda etmek

zorunda kalır. Eğer bir Müller kompleksinde 8 türün popülasyonu bulunursa, her popülasyon bir kuşun eğitimi (!) için yarım bireyini feda etmek zorunda kalır.

LABORATUAR UYGULAMASI 6

Konu: Doğal seçim: Av-avcı etkileşimi

Mark Smith, Doğa Bilimleri Bölümü, Fullerton Koleji, Kaliforniya, ABD

Bu çalışmada, doğal bir ekosistemdeki av-avcı etkileşimi canlandırılacaktır. Modelde beş farklı türe (baklagil) ait av popülasyonları ve farklı beslenme uyumu (tipi) geliştirmiş üç farklı avcı popülasyonu vardır. Av türleri görünüm ve büyüklük olarak birbirinden farklıken, avcı türler beslenme şekilleri ve ağız tipleri bakımından farklılık göstermektedir.

Model:

1. Avcı popülasyonlarının ağız parçalarındaki (beslenme tiplerindeki) farklılığı temsilen kullanılacaklar:

pens → ince, sıkıştırıcı ağız parçası (ötücü kuş)

kaşık → kepçe, içine çekici ağız (ördek)

pipet → sünger benzeri ağız parçası (sinekler)

2. Avcının midesini temsilen her organizma için küçük bir kap kullanılacak.

3. Av popülasyonlarındaki farklılığı temsilen kullanılacaklar: küçük siyah fasulyeler, küçük kırmızı fasulyeler, küçük beyaz fasulyeler, kahverengi fasulyeler, büyük beyaz fasulyeler

4. Ekosistemi temsilen bir kumaş parçası kullanılacak.

5. Beslenme zamanını saptamak için kronometre kullanılacak.

Bu çalışma dörder kişilik gruplarla yapılacaktır.

Talimatlar:

1. Her grupta üç kişi avcı rolünde olacak ve bir kişi zaman tutacak.

2. Her üç avcı bir ağız tipi ve bir mide alacak ve deney boyunca bunları kullanacak. ÇALIŞMA BAŞLADIKTAN SONRA AĞIZ TİPİNİZİ DEĞİŞTİRMEYİNİZ.

3. Bez (ekosistem) masanın üzerine serilecek, üç boyutlu etki vermek için bezde dağlar, vadiler oluşturulacak.

4. Aşağıdaki veriler raporların başına eklenecek. Ekosistemin adı, ekosistemin tanımı, avcının tarifi, beslenmede en çok hangi av türünün tercih edildiği.

5. Zaman tutan kişi başlangıç av popülasyonu olarak her baklagil türünden 10 adet alacak ve bunları bir kaba koyacak.

6. Avcılar midelerini (kaplarını) tüm avlanma süresi boyunca ellerinde taşıyacak.

Deneyin yapılışı:

1. Avcılar ekosisteme (beze) arkasını dönecek. Zaman tutan kişi tüm ekosisteme başlangıç av popülasyonlarını rastgele dağıtacak. Avcılar, zaman tutan kişi işini bitirinceye kadar ekosisteme bakmayacak.

2. Zaman tutan kişi hazır olduğunu haber verecek. Avcıların avlanma süresi 20 saniyedir. Bu süre içerisinde avlar yakalanıp mideye atılacak. Eğer mide ya da ekosistem dışına düşen bir av olursa bu av kaybedilmiş sayılacak. Bir avcı diğer avcılardan av çalabilir (güçlü güçsüzü dövebilir), ama kimse birbirinin midesinden çalamaz (zira parazit değilsiniz).

3. 20 sn. sonunda avlanma bitecek. Süre sona erdiğinde ağızda hala av varsa, bu av mideye atılmayacak, geri bırakılacak.

4. Avcılar midelerindeki her av türüne ait bireyi sayacak ve tablo 1'i dolduracak. Gruptaki herkes gruptaki diğer üyelerin sonuçlarını da alacak.

5. Her av türünden hayatta (ekosistemde) kalanlar sayılacak ve yaşayan her birey için bir yavru birey eklenerek avların üreme başarısı hesaplanacak. Yavrular, sonraki jenerasyonu oluşturmak için hayatta kalan av popülasyonuna eklenecek.

6. Zaman tutan kişi yavruları ve hayatta kalanları bir kaptaki karıştırılacak.

7. 1 ve 6. basamaklar arası üç kez tekrar edilecek (yani üç jenerasyon oluşturulacak) ve tablo 2 ve 3 doldurulacak.

Hesaplamalar:

1. Herkes her döngüdeki avcı etkinliğini aşağıdaki eşitliği kullanarak hesaplayacaktır.

2. Avcı etkinliği $= \frac{a}{b} \times 100$ **a:** belli bir avcı tarafından öldürülen toplam av sayısı **b:** her jenerasyon başlangıcındaki av sayısı

3. Sonuçlar tablo 4'e kaydedilecek ve ortalamalar hesaplanarak, veriler bir bar grafik olarak gösterilecek.

4. Tablo 5 doldurulacak. Her av türü için hayatta kalma oranı, yani, her av türü için hayatta kalan bireyler hesaplanacak ve bar grafik çizilecek.

5. Elde edilen veri ve grafiklere dayanarak, bu çalışmadaki av-avcı etkileşimleri hakkında bir sonuç yazınız.

Yararlanılan ve Tavsiye Edilen Kaynaklar

Ehrlich, P.R. ve Roughgarden, J., 1987, The Science of Ecology, s. 245-318.

Futuyma, D.J., 1998, Evolutionary Biology, s. 539-560.

Krebs, C.J., 1985, Ecology, s. 235-272.

Pianka, E.R., 1988, Evolutionary Ecology, s. 207-310.

http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/ecol_com/ecol_com.html

http://planetarybiology.com/environmental_bio/Lab/lab_manual/predator_preym.pdf