

İKLİM DEĞİŞİMİNİN BİYOLOJİK ETKİLERİ – 8. ders

GENETİK ETKİLER 2 (Banu Şebnem Önder - 12/12/2018)

İnsan kaynaklı iklim değişikliği hızla değişen küresel sıcaklıklara ve yağışlarda aşırı dalgalanmalara neden olmaktadır. Yaşadığımız bu değişiklikler organizmaları uyum sağlamaya ve evrimleşmeye ya da yok olmaya zorlar. İklim değişikliğine karşı evrimsel tepkileri anlamak ve tahmin etmek biyoçeşitliliği korumak için çok önemlidir, ancak türlerin geleceği hakkında tahminlerde bulunmak oldukça zordur. Çünkü türlerin iklim değişimine verdikleri cevaplar adaptif plastisite ve evrimleşmiş tepkilerin etkileşimlerini içermektedir.

Ocak 2018’de Bay ve arkadaşları tarafından *Science* dergisinde yayınlanan çalışma oldukça dikkat çekicidir. Bu çalışmada sarı çalı bülbülünün (Şekil 1) iklim değişikliğine karşı gelecekteki adaptasyon potansiyeli (adaptasyon için gerekli olan genetik çeşitlilik) ve popülasyon düşüşleri yüksek çözünürlüklü genomik dizilim, popülasyon trendleri ve küresel iklim tahminleri birleştirilerek tahmin edilmeye çalışılmıştır. Bu çalışmanın önemi ise iklim değişikliğine ‘genomik savunmasızlığı’ tahmin etmek ve iklim değişikliği adaptasyonu için anahtar olan aday genleri bulmak için güçlü bir bakış açısı üretmesidir.



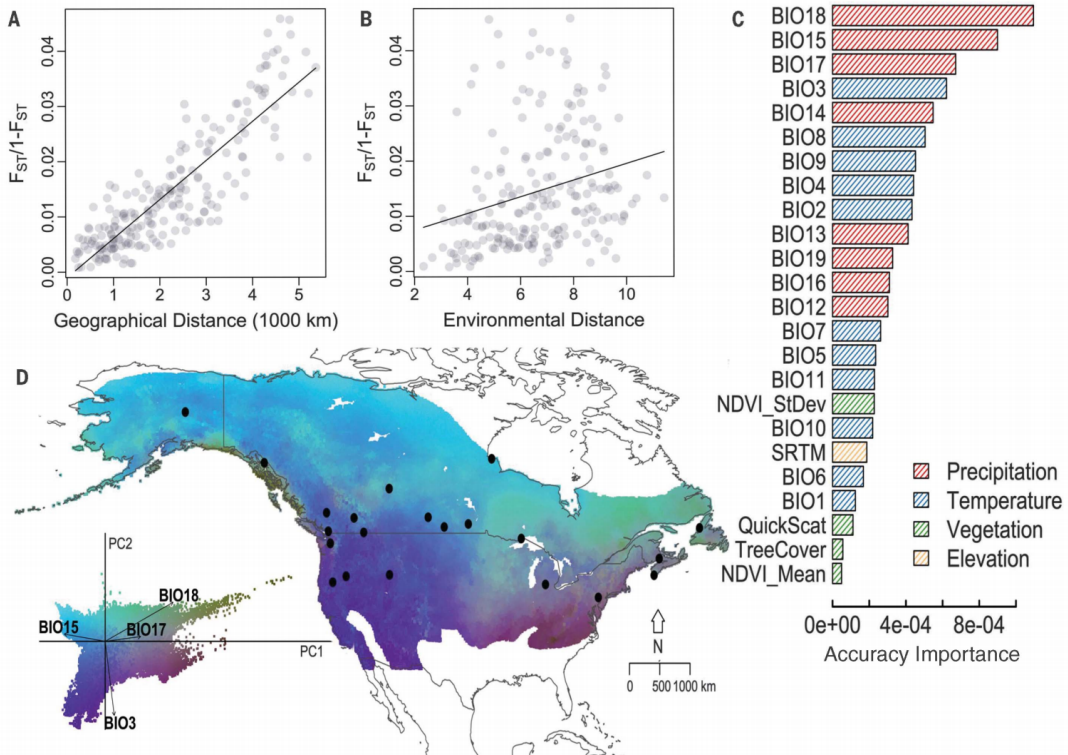
Şekil 1. Sarı çalı bülbülü (*Setophaga petechia*).

Sarı çalı bülbülleri (*Setophaga petechia*) Kuzey Amerika genelinde geniş bir dağılımı olan göçmen kuşlardır. Bataklıklardan ormanlara ve kentleşmiş bölgelere kadar zengin bir yaşam alanı işgal etmektedirler. Batıda Rocky Dağları ve doğuda Appalachian Dağları gibi alçak arazilerde olduğu kadar yüksek rakımlarda da bulunabilirler. Geniş dağılımları ve genel bollukları göz önüne alındığında, son dönemlerde bazı popülasyonlarındaki düşüşler, sarı çalı

bülbüllerinin iklim değişikliğinden olumsuz etkilenebileceği endişelerini doğurmuştur (2).

Bay ve ark. ilk olarak 229 kuştan DNA örnekleri elde etmişlerdir. Bu örnekler sarı çalı bülbüllerinin üreme alanını kapsayan 21 popülasyonu temsil etmektedir. Mevcut popülasyon düzeyinde genetik varyasyon ile iklim değişikliği ile ilişkili 25 çevresel değişken arasındaki istatistiksel ilişkileri tanımlamak için 100.000'den fazla nükleotid markeri [tek nükleotid polimorfizmleri - SNP] kullandılar.

Kullanılan çevresel değişkenler yağış, sıcaklık, yükseklik, ağaç örtüsü ve bitki örtüsü ile ilişkili faktörleri içermektedir. Yapılan analizlere göre genomik ve çevresel varyasyon arasındaki en güçlü ilişkiler yağış ile ilgili olan değişkenlerle bulunmuştur (Şekil 2). Yağıştaki değişikliklerin doğrudan biyokütleyi etkilediği ve bunun da sığınak ve gıda mevcudiyeti gibi diğer faktörleri etkilediği düşünüldüğünde elde edilen bu sonuçlar mantıklıdır. Bununla birlikte yağışlarda meydana gelen aşırı değişiklikler, dünyadaki yükselen sıcaklıkların en önemli, fakat en az anlaşılan sonuçları arasında kalmaktadır (3).



Şekil 2. Sarı çalı bülbüllerinde genomik varyasyon coğrafi ve çevresel olarak açıklanmaktadır. **(A)** Genetik uzaklık ($F_{ST}/(1-F_{ST})$), coğrafi uzaklık ve **(B)** çevresel

uzaklık ile ilişkilidir. **(C)** Önem derecesine göre sıralanmış olan çevresel değişkenlerden iklimsel, özellikle yağış ile ilgili olanlar genomik varyasyonu daha iyi açıklamaktadır. **(D)** Dönüştürülmüş iklim değişkenleri üreme alanı boyunca iklim adaptasyonu göstermektedir. Renkler dönüştürülmüş iklim değişkenlerinin temel bileşenler analizine (PCA) dayanmaktadır. Harita üzerindeki noktalar örneklem noktalarını göstermektedir, PCA üzerindeki oklar ise en yüksek iklimsel değişkenleri vermektedir.

Araştırmacılar, sarı çalı bülbülü genomundan elde ettikleri bilgileri çıkararak, her bir populasyonun adaptasyon potansiyelini iklim ile ilgili değişikliklere cevap veren ve daha sonra bu bölgelerdeki seçim izlerini araştıran genomik bölgelerin portresini bir araya getirerek değerlendirdi. Var olan genetik çeşitlilikten adaptasyon potansiyelini ortaya çıkarmanın en büyük avantajı, bu tür bilgilerin iklim ile ilgili meydana gelebilecek değişiklikleri tahmin etmek için kullanılıp kullanılamayacağını sormamızı sağlamasıdır. Her populasyonun genomik olarak belirlenen 'adaptif potansiyelini' lokal iklimsel değişkenlerle karşılaştırarak, Bay ve ark. hangi populasyonların çevreleriyle en büyük uyumsuzluğa sahip olduklarını belirleyebildiler (bu; genomik varyasyonlarının yaşadıkları çevresel değişime ne derece uyduğuna göre belirlenir). Bu uyumsuzluk derecesi için '**genomik savunmasızlık**' olarak adlandırdıkları bir metriktir önermişlerdir.

En savunmasız populasyonlar, son on yılda özellikle kuraklıktan etkilenen bir bölge olan Rocky Dağları boyunca büyük ölçüde yerleşmiştir (4). Yazarlar bu hassas populasyonların literatürde bildirilen son populasyon düşüşleriyle örtüştüğünü belirlediler (5) (Şekil 3). Genomik savunmasızlık puanları ile gerçekleşen populasyon eğilimleri arasındaki bu bağlantı, genomik savunmasızlığın hangi populasyonların düşme riski altında olabileceğini doğru bir şekilde tahmin ettiğini göstermektedir. Böylece önerdikleri bu metrik ile çevresel koşulların sürdürülemez hale gelmeden önce belirlenen alanlar ve populasyonlar için koruma girişimlerinin oluşturulması mümkün hale gelebilecektir.

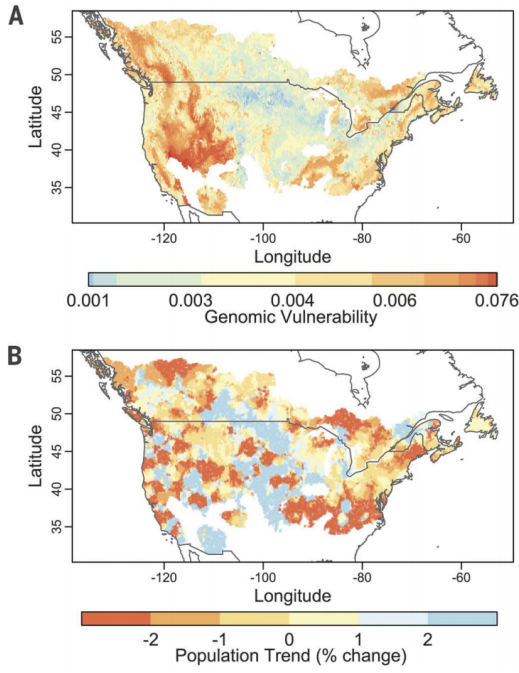
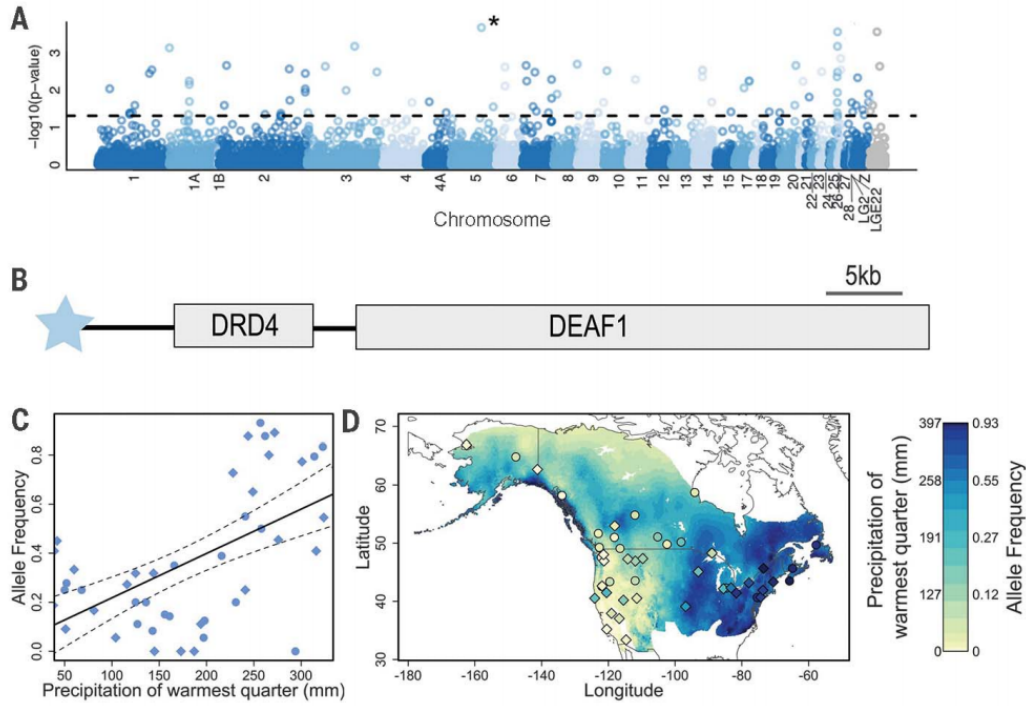


Fig. 2. Genomic vulnerability to future climate change is associated with a higher probability of population decline. (A) Genomic vulnerability based on 2050 RCP2.6 projections. (B) Population trend estimates (percent change per year) for yellow warblers based on North American Breeding Bird Survey analysis (23). (C) Generalized additive model (GAM) showing the relationship between population trend and predicted genomic vulnerability. The black line represents the model fit, and the shaded area is the 95% confidence interval.

Şekil 3. Gelecekteki iklim değişikliğine karşı genomik savunmasızlık, yüksek olasılıkla popülasyon küçülmesi ile ilişkilidir. (A) 2050 RCP2.6 projeksiyonlarına dayanan genomik savunmasızlık. (B) Kuzey Amerika Hayvancılık Kuş Anketi analizine dayanan sarı ötlegenlere yönelik popülasyon eğilimi tahminleri (yıllık yüzde değişim) (23). (C) Popülasyon eğilimi ile tahmin edilen genomik savunmasızlık arasındaki ilişkiyi gösteren genelleştirilmiş katkı modeli (GAM). Siyah çizgi modelin uyumunu temsil eder ve gölgeli alan% 95 güven aralığıdır.

Tür içindeki adaptif potansiyelin tahmin edilebilmesi iklim değişikliği etkisindeki karakterleri ve genleri tanımlamak için kullanılabilir. Bunu yapmak için Bay ve ark. yukarıda tartışılan önemli genomik bölgelere daha yakından incelemiştir.

İklim (ör., yağış) ile *DRD4* ve *DEAF1*'e çok yakın bulunan 5. kromozom üzerindeki bir SNP belirteci arasında güçlü bir ilişki bulmuşlardır (Şekil 4); bu iki gen daha önce kuşlar (6) ve insanlar (7) dahil olmak üzere çeşitli türlerde göç ve keşifsel davranışlarla ilişkilendirilmiştir. İklim değişikliğine ilk tepkiler, muhtemelen bireylerin mevcut çevre koşullarından daha iyi koşullara sahip yerlere hareket edebilmelerini sağlayan 'hareket davranışı' gibi yüksek oranda plastik özellikler içerir; örneğin kaçınma davranışı, yeni yaşam alanlarına geri çekilmek veya geri kazanmak, beslenme değişiklikleri, dispersal ve göç gibi.



Şekil 4. İklimsel değişkenler ile genom boyu varyasyon analizleri. **(A)** Manhattan grafikleri en sıcak ayın yağışı (BIO18) ile SNP birlikleri için anlamlılık düzeyini (FDR düzeltilmeli) göstermektedir. **(B)** (A) 'da bir yıldız işareti (*) ile işaretlenmiş en önemli SNP ilişkisi, *DRD4* ve *DEAF1* genlerinin upstream bölgesine doğrudur. **(C ve D)** Bu SNP'ler için alel frekansı ve BIO18 arasındaki korelasyonlar. RAD-Seq ile genotiplenen örnekler daire olarak ve Fluidigm analizleri ile genotiplenen örnekler elmas olarak gösterilmektedir.

Her ne kadar *DRD4* / *DEAF1*'in doğrudan ilişkisi ispatlanması gerekse de, iklim değişikliği adaptasyonundaki potansiyel rolü ilgi çekicidir ve davranış genlerinin iklim değişikliği adaptasyonunda “ilk müdahaleyi” temsil edebilme olasılığını arttırmaktadır. Eğer bu adaptasyonlar besin değişiklikleri, dispersal ve göç içeriyorsa, o zaman ek aday genler, yiyecek arama ve dispersal ile ilişkili olan *Pgi* (8), *npr-1* (9) ve *foraging* (10) genlerini içerebilir. Bunların olası ilişkileri için ileri çalışmaların yapılması gerekmektedir.

İklim değişikliğine karşı evrimsel cevapların genel özelliklerini belirlemek çok önemli, ancak karmaşık bir süreçtir. İklim-temelli adaptasyonlar zorunlu olarak genomu içerecektir, fakat zaman ve mekan-bağımlı faktörler, belirli bir popülasyonun (tükenme dahil) aldığı spesifik yolu muhtemelen etkileyecektir.

Bazı senaryolar doğrudan yeni / modifiye edilmiş alellerin evrimine yol açacak, diğer senaryolar herhangi bir geleneksel genomik yanıt olmaksızın mevcut

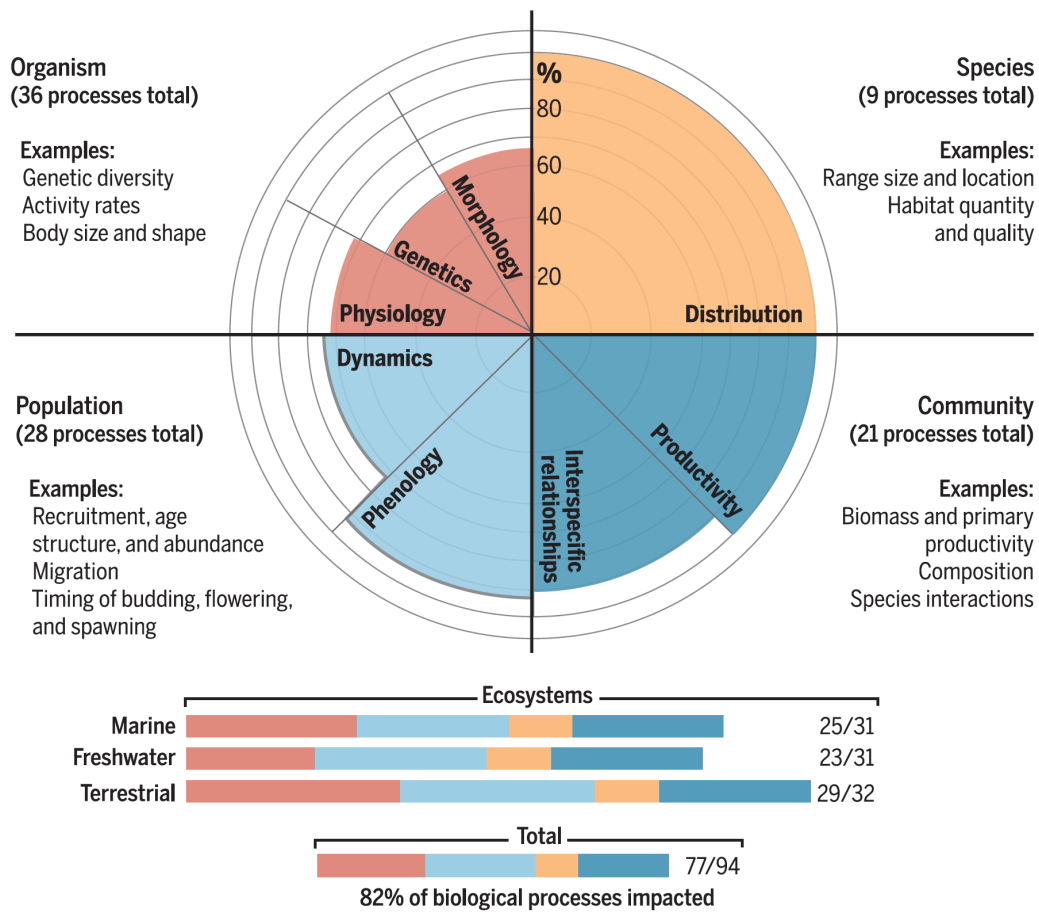
olabilir ve adaptif plastisite ve epigenetik gibi faktörler tarafından düzenlenebilir. İkincisi özellikle ilginçtir, çünkü hem *DRD4* (11) hem de *foraging* (12), populasyonlarda gıda arama ve keşif stratejilerinin altında yatan davranışsal eğilimlerdeki varyasyonları üretmek için epigenetik olarak düzenlenebilir lokuslardır.

Bay ve arkadaşlarının sarı çalı bülbülü ile yaptığı çalışma, populasyonların iklim değişikliğine yanıt olarak evrimleşmesine rağmen, bu yanıtın, populasyonlar arasında bulunan **adaptasyon potansiyel** ve **genomik savunmasızlık** ile sınırlı olduğunu göstermektedir. Bir sonraki kritik adım, bu bulguların, özellikle de son derece tehdit altındakiler olmak üzere diğer türlere ve populasyonlara ne kadar geniş kapsamlı uygulanabileceğini belirlemek olacaktır. Zaman çok önemlidir. İklim değişikliğinin ekosistem ve biyoçeşitlilik üzerindeki yaygın etkisi, nispeten kısa bir zaman ölçeğinde (yaklaşık 50 yıl) gerçekleşmiştir. Gelecekteki iklim değişikliğinin küresel tahminlerine göre, biyoçeşitlilik üzerindeki yaygın etki ve baskı sadece yoğunlaşacaktır (3). İklim değişikliği yaşanmakta ve küresel endişelere rağmen ilerlemesi öngörülmektedir (13).

İklim Değişiminin Yaygın Etkisi

İklim değişimi ve küresel ısınmanın canlılar üzerindeki etkilerini araştıran birçok çalışma mevcuttur. Bu çalışmaları bir araya getirdiğimizde yapılan çalışmaların canlıya dair 94 tane farklı süreci incelediğini görürüz. Bu 94 tane farklı sürecin ise %82'si iklim değişikliğinden kaynaklanan etkilere dair kanıtlar sunmaktadır. Şekil 5 incelendiğinde bu çalışmaları dört temel başlık altında toplandığı görülmektedir. Bunlar, organizma düzeyinde, populasyon düzeyinde, tür düzeyinde ve komünite düzeyinde yapılan araştırmalar şeklinde toplanmaktadır. Organizma düzeyinde 36 farklı süreç incelenmiştir. Örneğin genetik çeşitlilik, vücut büyüklüğü ve biçimi gibi süreçleri inceleyen çalışmalar. Bu çalışmalardan elde edilen sonuçların yaklaşık %60'ı iklim değişikliğinden kaynaklanan bir etki olduğunu göstermiştir. Populasyon düzeyinde yaş yapısı, bolluk, göç, çiçeklenme zamanı gibi süreçleri içeren toplam 28 süreç araştırılmış ve ortalama %85 oranında gözlenen değişiklikler iklim değişimi ile ilişkilendirilmiş. Tür düzeyinde yapılan çalışmalarda ise toplam 9 süreç

incelenmiştir. Bu süreçlerden bazıları dağılım büyüklüğü ve lokasyonu, habitat niceliği ve niteliğidir. Yapılan çalışmalarda incelenen süreçlerin %90 oranında iklim değişimin etkilerine dair kanıtlar sunulmuştur. Komünite çalışmalarında biokütle, birincil üretkenlik, rekabet ve tür etkileşimlerinin de olduğu 21 süreç incelenmiş ve ortalama %85 oranında iklim değişiminden etkilendiği bulunmuştur. Bu çalışmaları ekosistem bazında ayırdığımızda ise en çok çalışmanın karasal organizmalar ile yapıldığı bu çalışmaları ise denizel ve tatlı su ekosistemlerinin takip ettiği görülmektedir.



Şekil 5. İklim değişimi karasal, denizel ve tatlı su ekosistemlerindeki ekolojik süreçleri etkilemektedir.

Bu çalışmaların tamamını genetikten bağımsız düşünmek çok zordur. Fizyoloji, morfoloji, fenoloji gibi karakterlerin temeli genom vardır. Aynı şekilde bu karakterler direk veya dolaylı olarak örneğin bir türün dağılımını etkilemektedir. Bu nedenle yapılan çalışmalarda genetik ile ilgili yapılanlarda iklim değişimi ile etkisi incelenen 15 süreçten 9'unda çıkmış olması genetiğin daha az etkilendiği

anlamına gelmemektedir. Genetik ile ilgili incelenen süreçlerin arttırılması daha fazla kanıt sunması kuşkusuzdur. Ancak, bu konuda yapılan çalışma sayısı henüz çok yetersizdir.

Sıcaklık (Termal) Toleransının Genetiği

Sıcaklık toleransı, fenoloji ve kuraklık ile ilgili karakterler iklim değişimine genetik adaptasyonu çalışmak için oldukça iyi aday karakterlerdir.

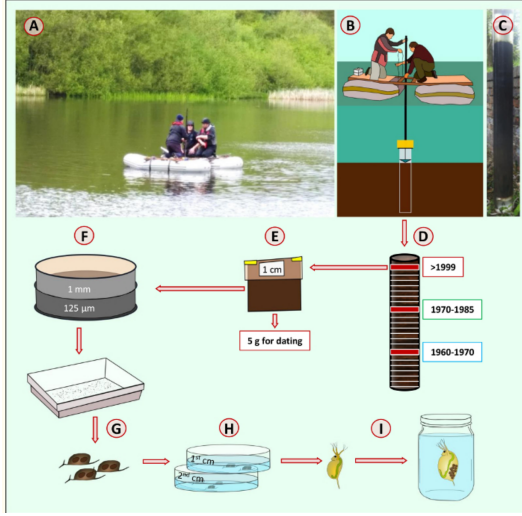
Sıcaklık toleransı genellikle kalıtsal bir varyasyon göstermektedir. Birçok karasal böcek ve omurgalı ile yapılan çalışmalarda sıcaklık toleransının enlemsel ve rakımsal varyasyon gösterdiği bulunmuştur. Bu bulgular çevresel sıcaklığın bu karakter üzerinde seçici olduğuna dair kanıtlar sağlamaktadır.

***D. magna*'da zamana bağlı artan sıcaklık toleransı**

Sığ tatlı su ekosistemlerinde bulunan önemli bir zooplankton olan *Daphnia magna* (Şekil 6) geçmişe ait genetik çalışmaları yapmak için ideal bir organizmadır. *Daphnia magna*, olumsuz koşullarla karşılaştığında diyapoz evresine geçiş yapar. *Daphnia*'da bu yumurta olarak adlandırılır ve esasında blastula evresinde dormansi halidir. Diyapozdaki bu yumurtalar sert çevresel koşullarda hayatta kalabilmektedir. Göl diplerinde biriken sedimentlerde diyapozdaki bu yumurtalar yıllarca, on yıllarca ve hatta asırlarca yaşayabilirler. Şekil 7'de betimlenen yöntemle göl sedimentlerinden alınan örneklerde bulunan *Daphnia* yumurtaları laboratuvarında uygun koşullara alınınca yumurtalar dormansiden çıkmaktadır. Bu çalışma prensibi ile zaman içerisinde popülasyondaki genetik değişikliği laboratuvar ortamında geriye dönük olarak incelemek mümkündür.

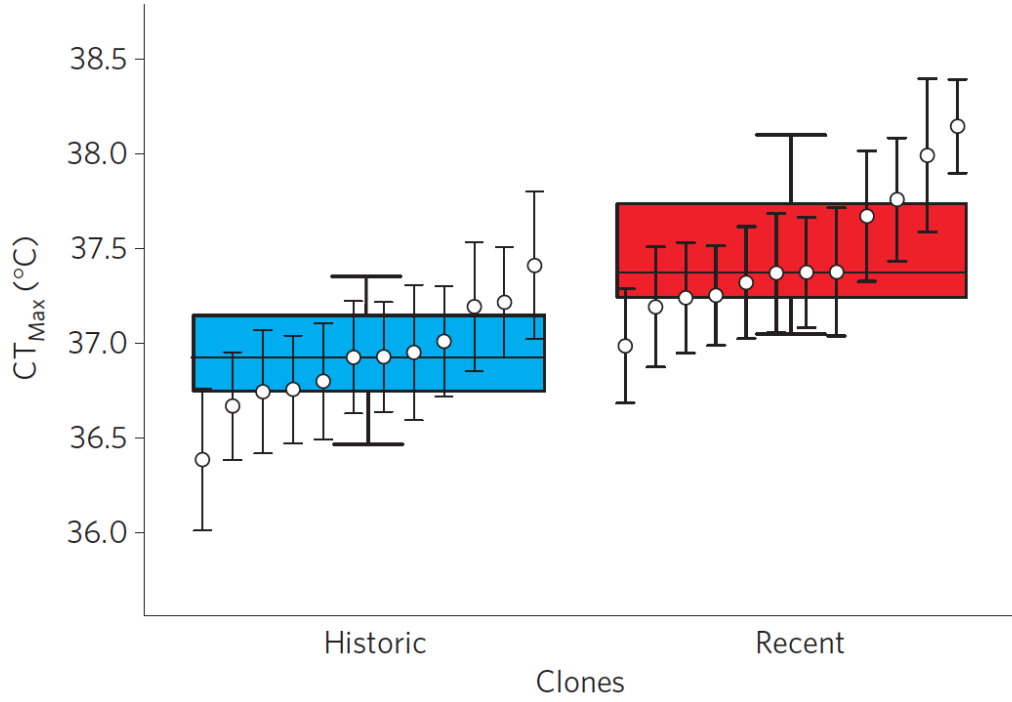


Şekil 6. *Daphnia magna*, su piresi.



Şekil 7. *Daphnia magna*'nın tekrar yaşatılmasına yönelik adım adım kılavuz.

Geerts ve arkadaşları (2015) yaptıkları bir çalışma ile *Daphnia*'nın son 40 yıl içerisinde sıcak toleransını arttırdığını göstermiştir. Yukarıda söz edilen yöntemle dayanarak bir gölün sedimentlerinden 1960 ve 2000 yıllarına ait katmanlardan alınan örnekler içerisinde bulunan diyapozdaki yumurtalar laboratuvar ortamında dormansiden çıkarılmıştır. Dormansiden çıkan *Daphnia*'ların 1960 -2000 yılları arasındaki populasyonlarına ait yapılan karşılaştırmalı çalışmalar *Daphnia*'nın bu zaman dilimi içerisinde sıcaklık toleransını genetik olarak arttırdığını bulmuştur (Şekil 8). Bu süreç içerisinde küresel ısınmaya bağlı olarak su pirelerinin bulunduğu göl ekosistemlerinde meydana gelen sıcaklık artışı 1.15 °C olarak kaydedilmiştir. Bu süreç artan çevresel sıcaklığa bağlı olarak *Daphnia* populasyonlarında artan bir sıcaklık toleransı ile cevap verdiği görülmektedir.

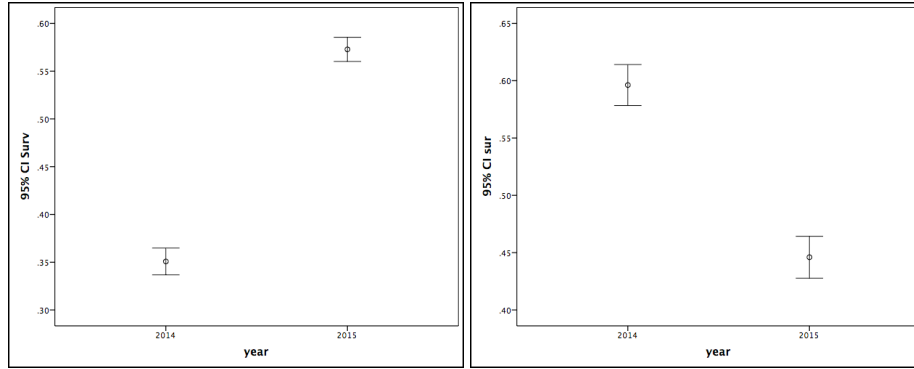


Şekil 8. Felbrigg Hall Gölü'nden *Daphnia* klonları için ortalama kritik termal maksimum değerleri. Mavi bölüm 1955-1965 yıllarına ait sedimentlerden elde edilen yumurtalar, kırmızı bölüm 1995-2005 yıllarına ait sedimentlerden elde edilen yumurtalar.

***D. melanogaster*'de zamana bağlı artan sıcaklık toleransı**

D. melanogaster'in doğal populasyonları ile yapılan bir çalışmanın sonuçları bir yıllık kısa bir süre içerisinde bile populasyonun genetik havuzunun sıcaklığa karşı daha yüksek tolerans gösteren alellerin seçilimi yönünde arttığını göstermektedir. Çalışmada aynı bölgede bulunan bir populasyonun iki yıl üst üste Mayıs ve Ekim ayları arasında her ay toplanan populasyonun kendileşmiş olan soy hatları ile gerçekleştirilmiştir. *Drosophila*'da letal etki yarattığı bilinen 38°C'lik sıcaklığa maruz bırakılan sineklerin ortalama % hayatta kalışları iki yıl arasında anlamlı derecede artış görülmüştür (Şekil 7A). 2014 yılında toplanan soy hatları ortalama % 35 oranında hayatta kalıyorken, 2015 yılı soy hatları %57 oranında hayatta kalış göstermiştir. Aralarında ki bu fark istatistiksel olarak oldukça anlamlı bulunmuştur. Aynı soy hatları ile yapılan soğuk toleransı sonuçları ise tam tersi bir ilişki göstermiştir (Şekil 7B). Elde edilen bu sonuçlar uyum içerisinde. Ancak, 2014 ve 2015 arasındaki iklimsel değişkenler ile yapılan analizler fenotipik olarak gözlenen bu sonuçlar ile tam olarak açıklamamaktadır. Bu sonuç populasyon üzerindeki seçilimin sadece yıllık

ortalamlar ile gerçekleşmediği daha uzun süreli sıcaklık değişimlerinin ya da yılın ilk aylarında kışlamadan çıkan erginlerin karşılaştığı sıcaklık değişimlerinin ilk kuşak üzerinde seçici bir baskı oluşturarak populasyonu şekillendirdiği yönünde bir yaklaşımlı güçlendirmektedir.



Şekil 7. (A) Kısa süreli sıcaklık uygulamasının ve **(B)** kısa süreli soğuk uygulamasının *D. melanogaster* soy hatlarının %95 güven aralığında % hayatta kalışları.