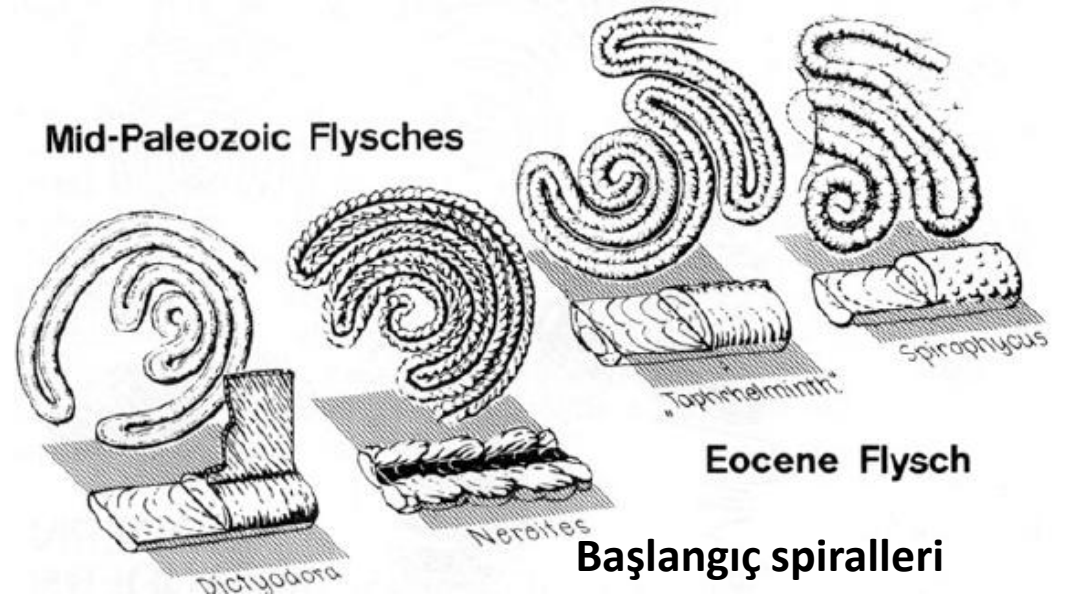


Davranışın evrimi

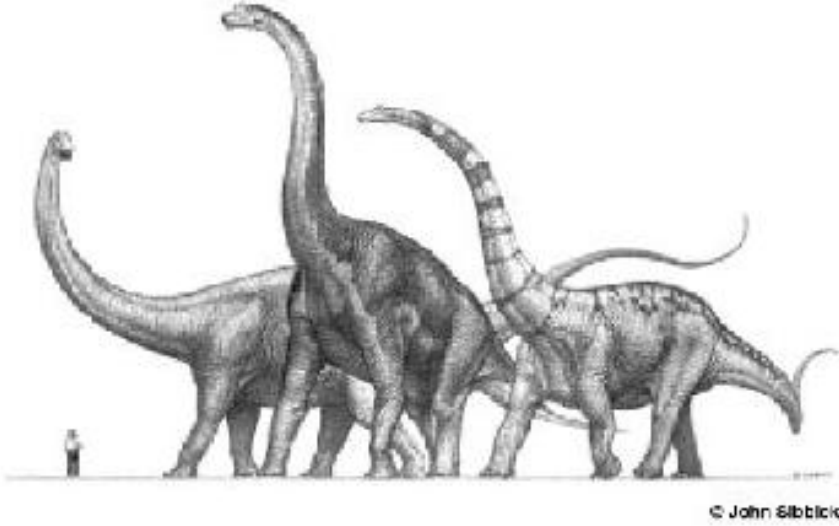
- Fosiller
- Karşılaştırılmalı metot (makroevrim)
 - Filogenetik bilgileri kullanarak davranışsal karakterlerin nasıl evrimleştiğini açıklar
 - Yada genleri
 - Bir filogeni boyunca, tahminii faktörleri olan karakterlerin korelasyonu ile adaptasyonlar hakkındaki evrimsel hipotezleri test eder
 - Kesikli karakterler
 - sürekli karakterler
- Seçilimi doğrudan ölçer (mikroevrim)

Deniz kurtları yuva (iz) fosilleri



Şekil 3.3. Dolambaçlı iz fosilleri, farklı dolgu yapılarına göre sınıflandırılabilir. Başlangıç spiralleri ve sonradan gelen belirlenmiş spiralleri olan geometrik olarak benzer durumları, eski derin deniz ortamında (fylsch fasiyes) bulunan çeşitli ilişkilerin besleyici sedimentlerin benzer davranış programlarının yakınsak evrimini açığa çıkartır. *Taphrheminthopsis*, *Scolicia*'nın korunmuş bir varyantıdır (şekil 3.6) (Frey and Scilacher, 1980'den uyarlanmıştır)

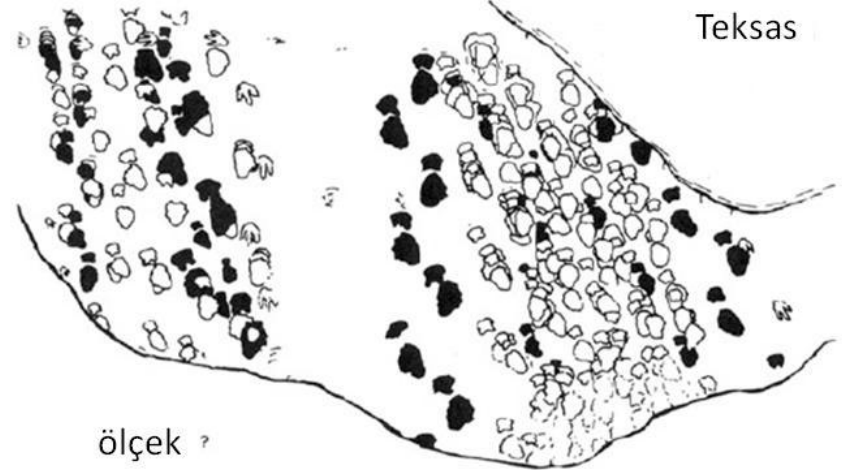
Ayak izi fosilleri



Sauropod sürüsü

Davenport alanı

Teksas



From R.T. Bird, 1944

Boyut

Grup sayısı

Ağırlık

Ebeveyn bakımı

Hakkında bilgi verebilir

Şekil 2.7. Teksas Davenport alanındaki bir tarlada bulunan Sauropod sürüsü izlerinin kuş bakışı görünümü (1944). Gerçekte birbirine paralel bir çok çizgiden oluşan, büyük yada küçük ayak izi karışımıdır. Bkaer (1968)'de büyük izlerin çevrede küçük ayak izlerinin merkezde olduğunu iddia etmesine rağmen, sağ taraftaki büyük ve küçük izlerin karışık olduğu yığın için geçerli değildir. Sol taraftaki sürü izi bir çok anlama gelebilir.

*Homo
erectus*
ayakizi

3,8 mya

Laetoli

Tanzanya



Filogenetik benzerlik: ördek kur davranışı



Kırmızı ördek

Asya beyaz kafalı ördeği



Yabanördeği

Homurtu ısığ

Kuyruk sallama

Kafa sallama

Kafa ve kuyruk yukarı
Dişiye doğru döner

Boz ördek



Homurtu ısığ

Kuyruk sallama

Kafa vuruşu

Kafa ve kuyruk yukarı
Dişiye doğru döner

Çamurcun



Homurtu ısığ

Kuyruk sallama

Kafa vuruşu

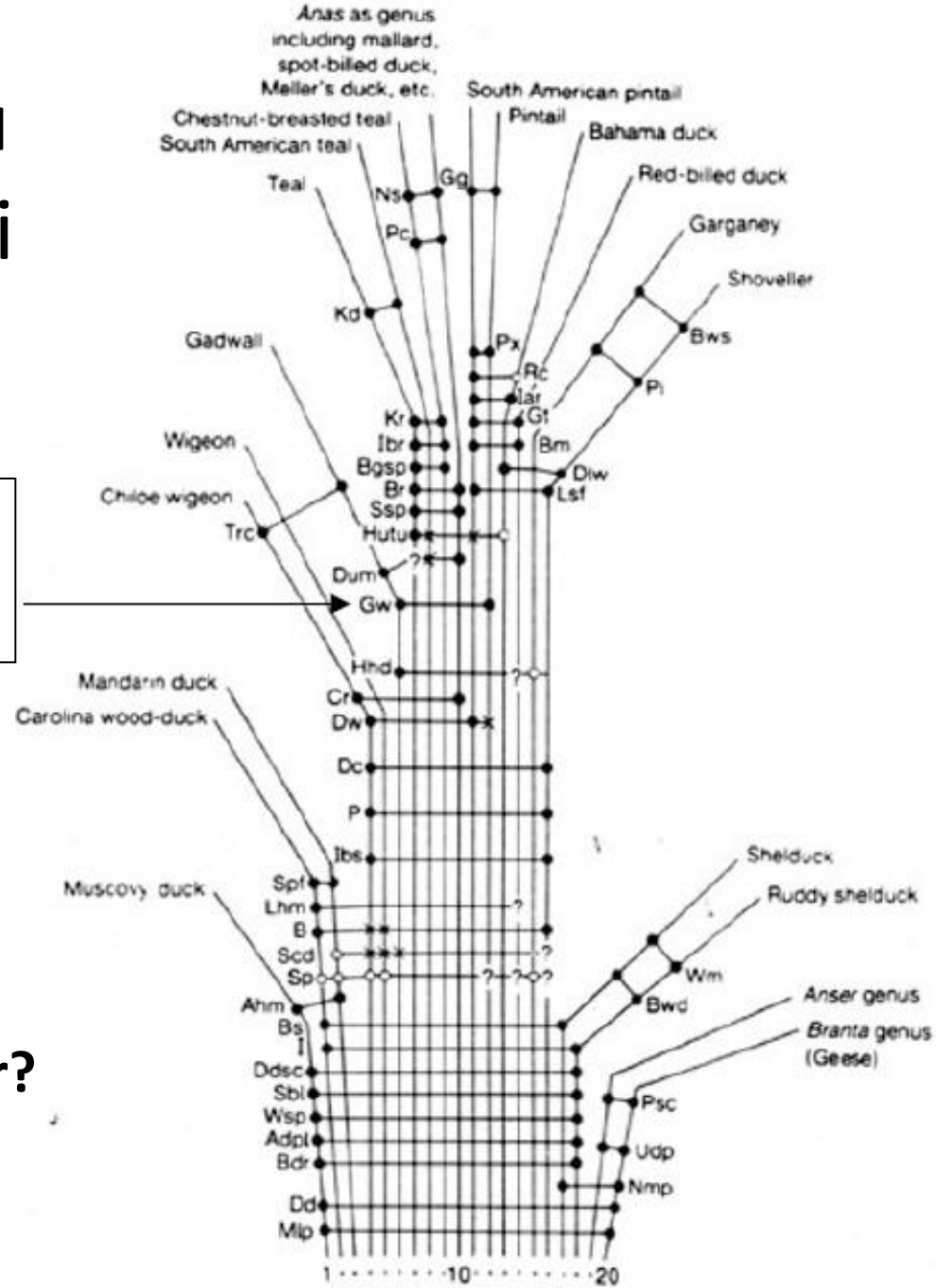
Kafa ve kuyruk yukarı
Dişiye doğru döner

Ördekler arasındaki ku davranışları benzerliği

Kur davranışları
(gw = homurtu ısılığı)

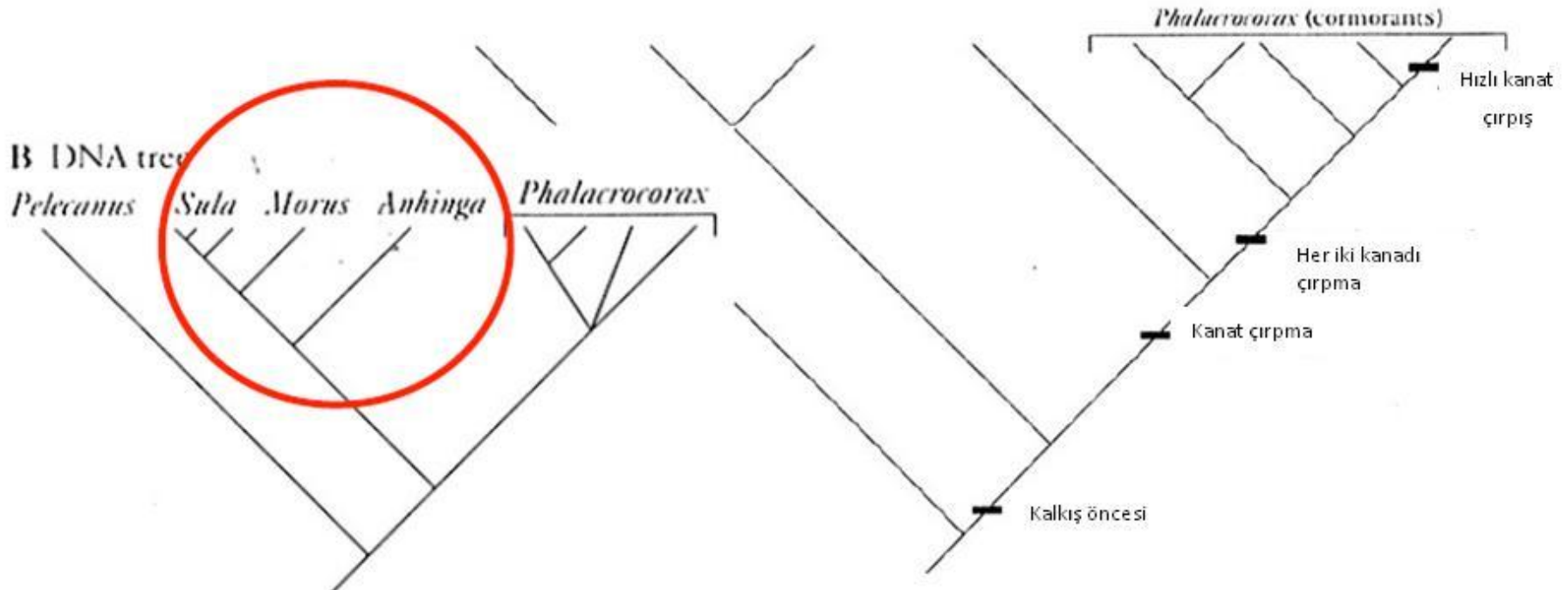
Konrad Lorenz'den

Bu karakter filogenetik ilişkiyi
oluşturma için en iyi delil midir?



Ya davranışsal filogeni ≠ DNA filogenisi

Davranış kladogramı

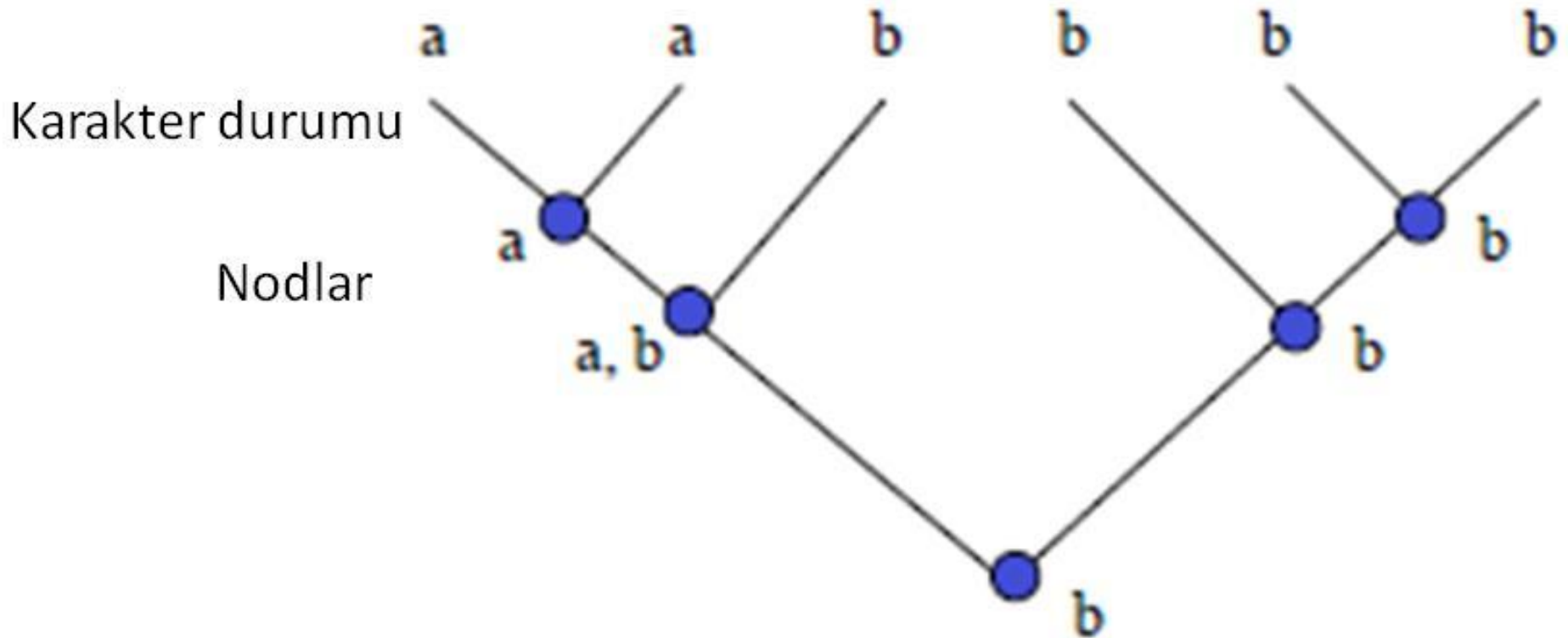


Karakter evriminin çıkarılması

- mtDNA veya nDNA gibi bağımsız verilerden filogenetik ağaç oluşturulur
 - Genetik mesafe minimize edilir
 - Değişiklik sayısı (parsimoni) minimize edilir
 - Olasılık maksimum yapılır
- Parsimoni kullanmak gibi olası değişiklik sayısı minimize edilerek atasal nod için karakter değeri atanır
- Belirsiz nodlara karar vermek için sonraki alt nod için karakter değeri kullanılır

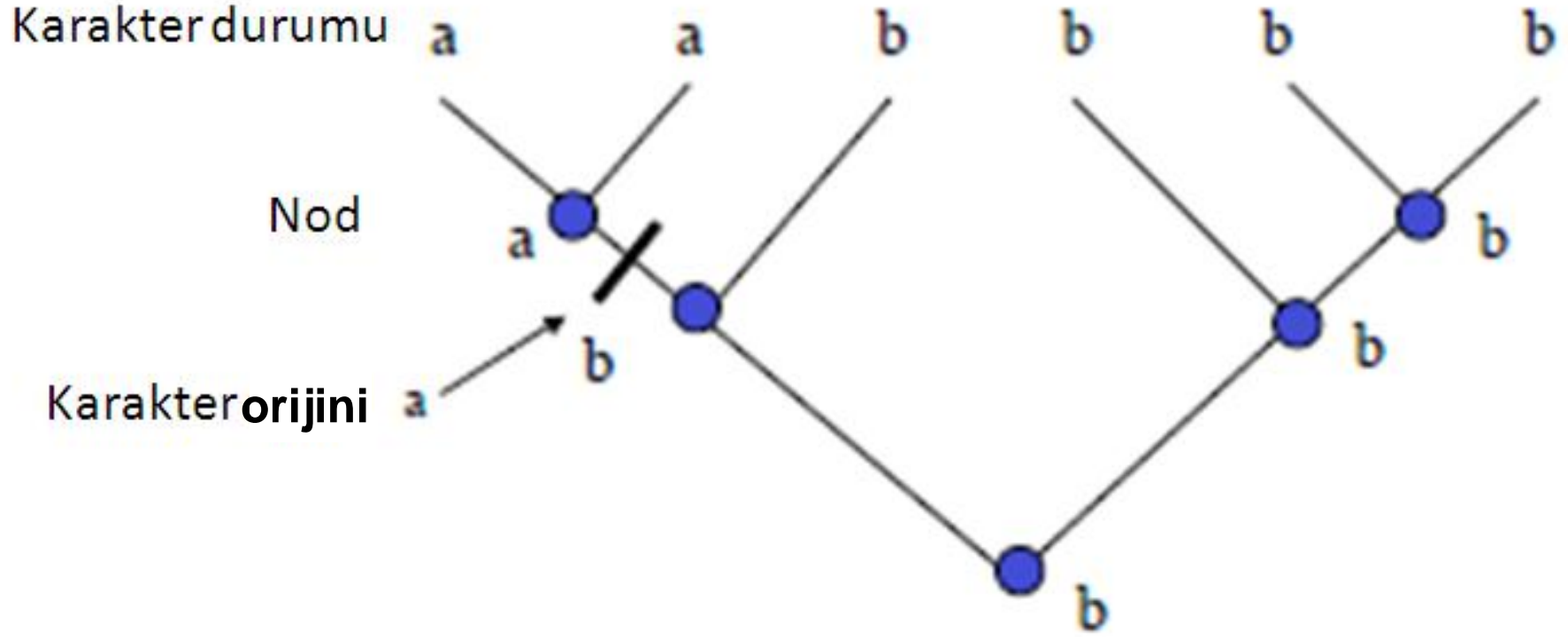
Parsimoni kullanarak kesikli karakterlerin evrimini ortaya çıkarma

Adım 1: Ağaç aşağı doğru genellenir

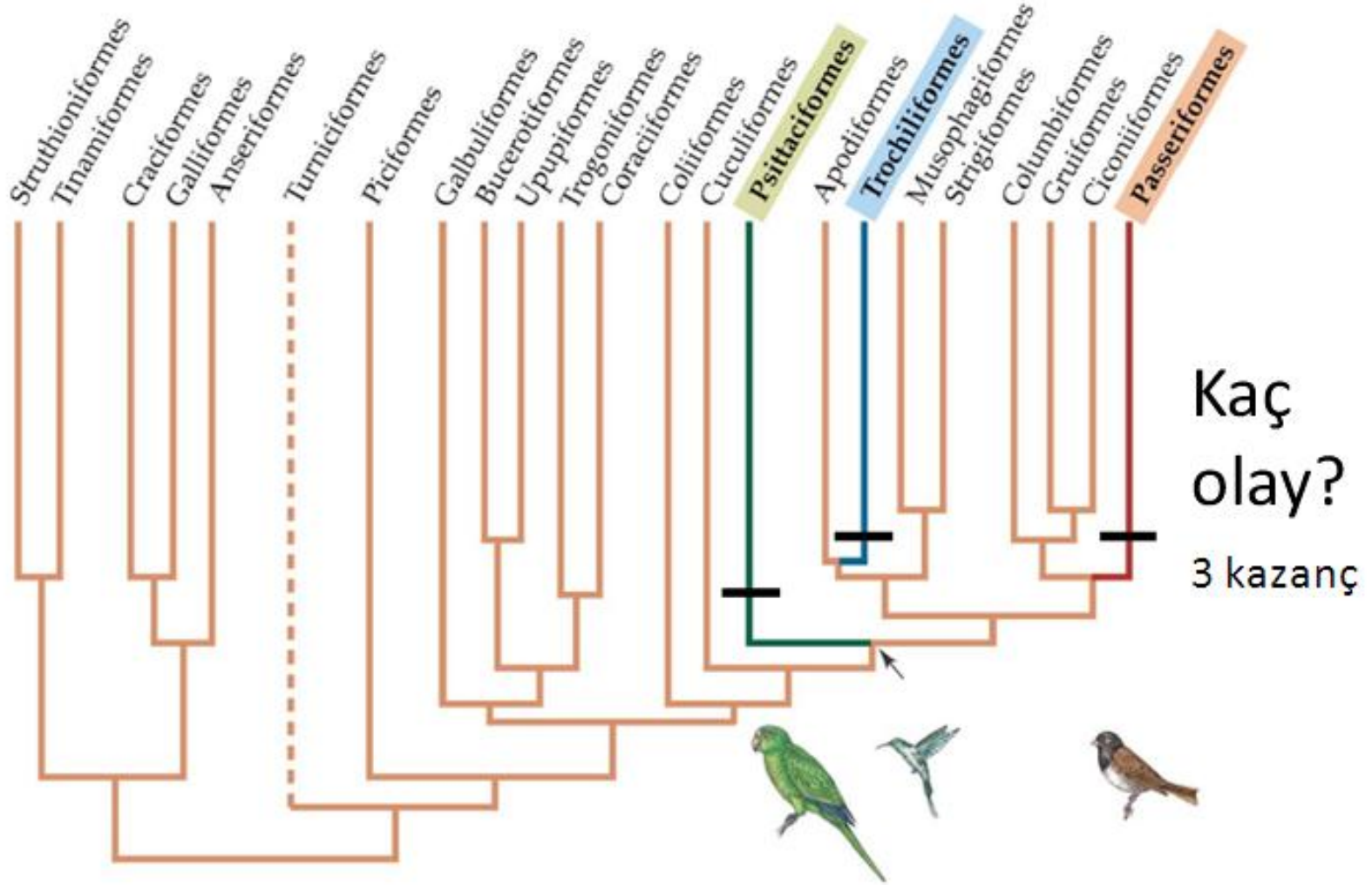


Parsimoni kullanarak kesikli karakterlerin evrimini ortaya çıkarma

Adım 2: Ağacı yukarı doğru tahmin etmek



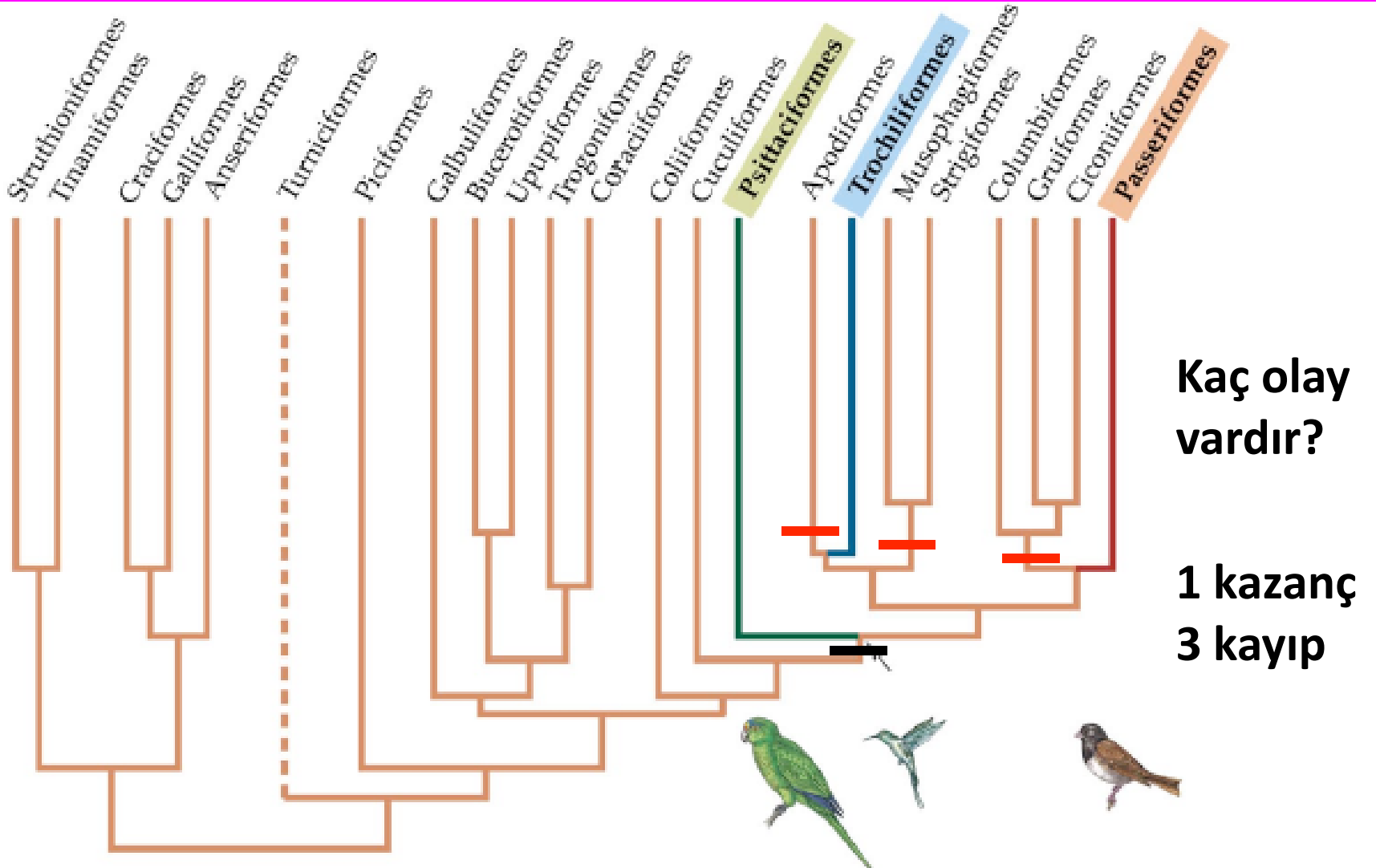
Kuşlardaki şarkı öğrenme evrimi



Not 1: Atasal karakter değeri açığa çıkarmak için dış grubun hesaba katılması gerekir

Not 2: Farz edilen zararların, kazançlara eşit olduğu kabul edilir

Kuşlardaki şarkı öğrenme evrimi

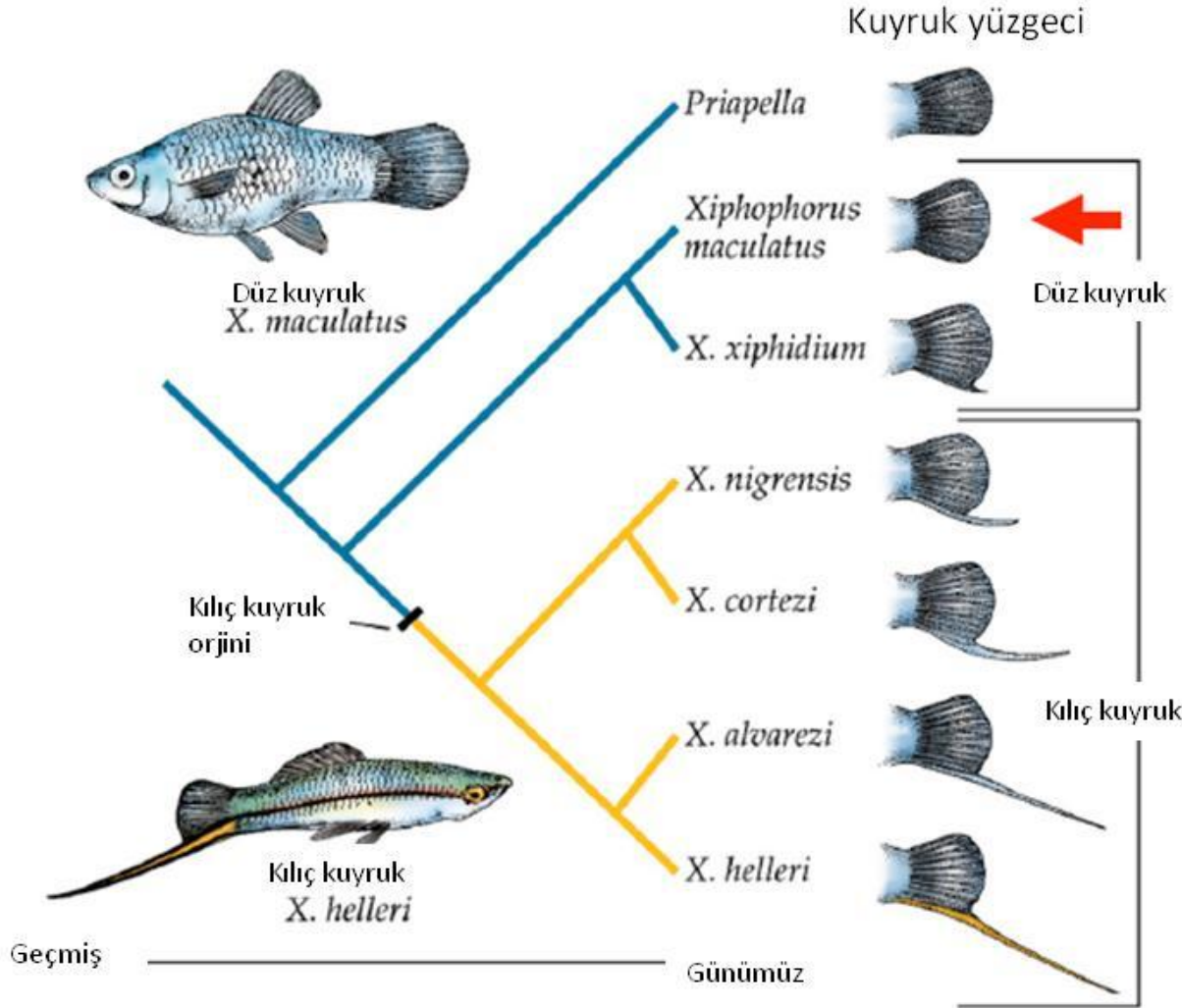


4 > 3, bundan dolayı bu daha az cimridir (parsimoni.).

Filogenetik hipotezleri test etmek için kullanılır

- Eşeyssel seçilim örneği
 - Duygusal sömürme hipotezi
 - Dişi tercihi, erkek karakterlerden önce evrimleşir
 - Birlikte evrim hipotezi
 - Dişi tercihi, erkek karakterleri ile evrimleşti

Kılıç kuyruk balıklarında dişi tercihi



**Dişi *X. maculatus*
Kılıçlı erkekleri
tercih eder.
Bundan dolayı dişi
tercihlerinin
erkeklerin
karakterlerinden
önce
evrimleştiğine
karar vermiştir**

Morfolojik veriye dayalı filogenetik ağaç

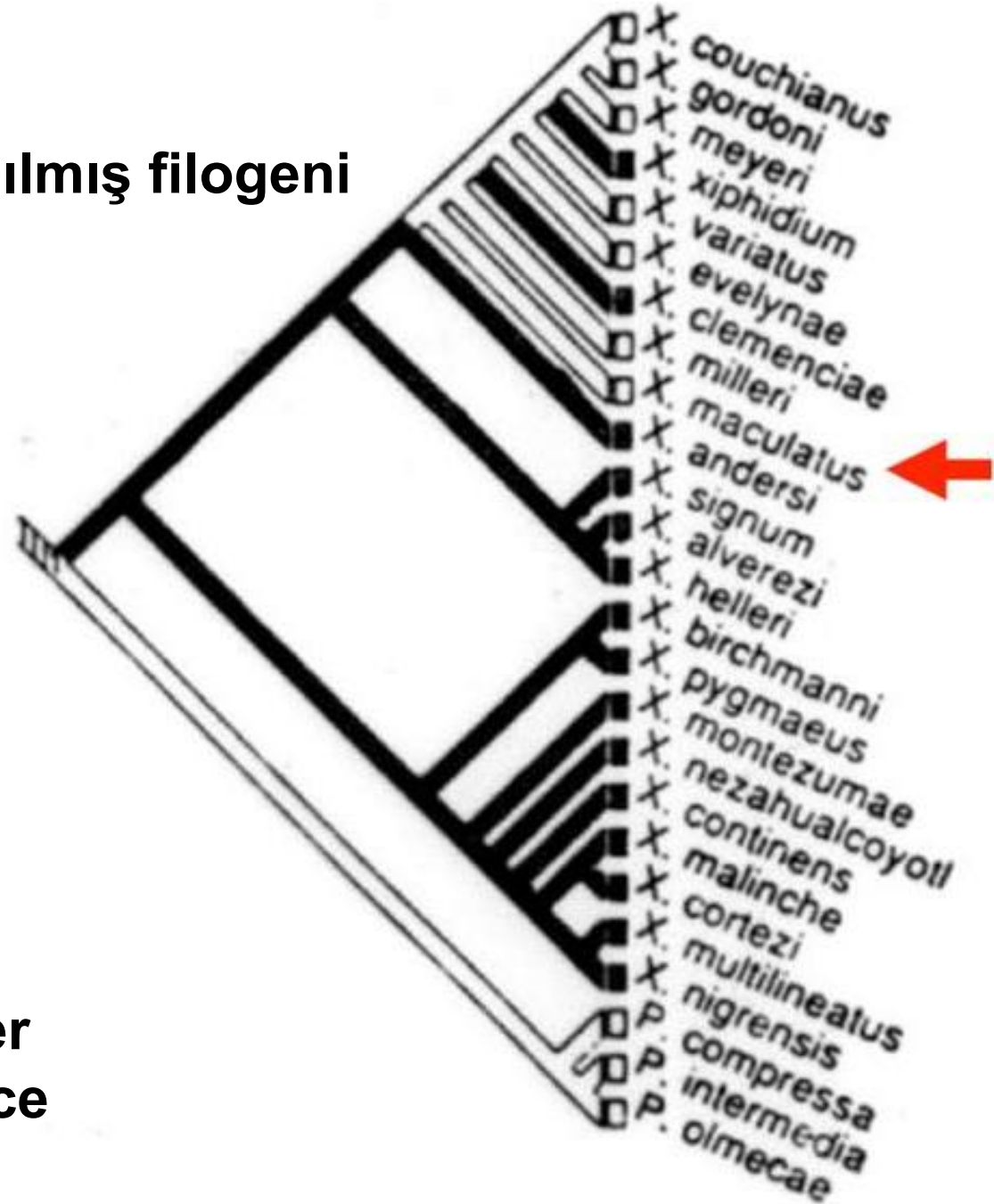
Ya da

mtDNA dizisine göre yapılmış filogeni

Siyah= Kılıç kuyruk
Beyaz= Kılıç yok
Çizgili= Belirsiz

Bu filogeniyle,
X. m. 'in atası
kılıç kuyruğa
sahipti

Sonuç olarak, bu karakter
tercihle birlikte ya da önce
evrimleşmiştir



Karşılaştırmalı metotlar ve devamlı karakterler

- Seçilimden dolayı, belirli bir ekolojik yada sosyal değişkenin bazı devamlı karakterle ilişkili olduğunu tahmin eder
- Gerekliyse eğer, vücut boyu etkisini uzaklaştırır
- Tüm türler arasındaki karakterler arasındaki korelasyonu arar
- Hem türleri bağımsız olarak kabul eder (imkansız!) hem de filogeni etkisini uzaklaştırır

Örnek 1. Primatlardaki testis büyüklüğü



Goriller, erkekleri tek yaşayan gruplardır



Şempanzeler, çok erkekli yaşayan gruplardır

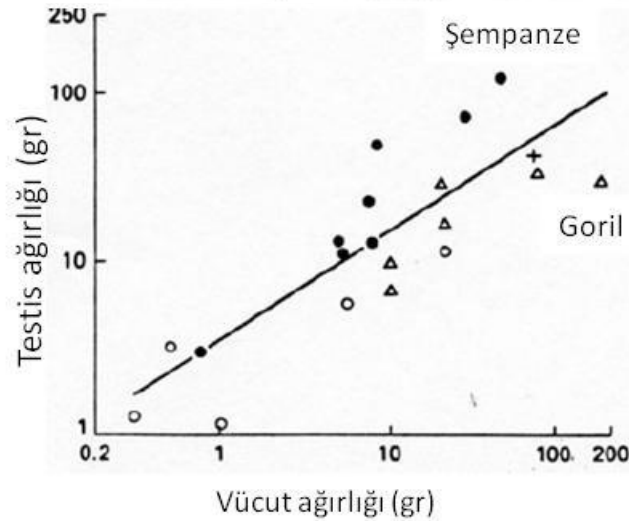
Hangi tür daha büyük testise sahiptir (vücut boyuna oranla)?

Testis büyüklüğü sperm rekabetinin göstergesidir



	Olgun erkeklerin yaklaşık testis ağırlığı		Bir ejakulasyonda oluşturulan yaklaşık sperm sayısı
	Gram	vücut ağırlık %	
Şempanze	120	0.3	60×10^7
İnsan	25-50	0.04-0.08	25×10^7
Orangutan	35	0.05	7×10^7
Goril	35	0.02	5×10^7

Kaynak: After Short, 1981 [566]; Warner *et al.* 1974 [651].



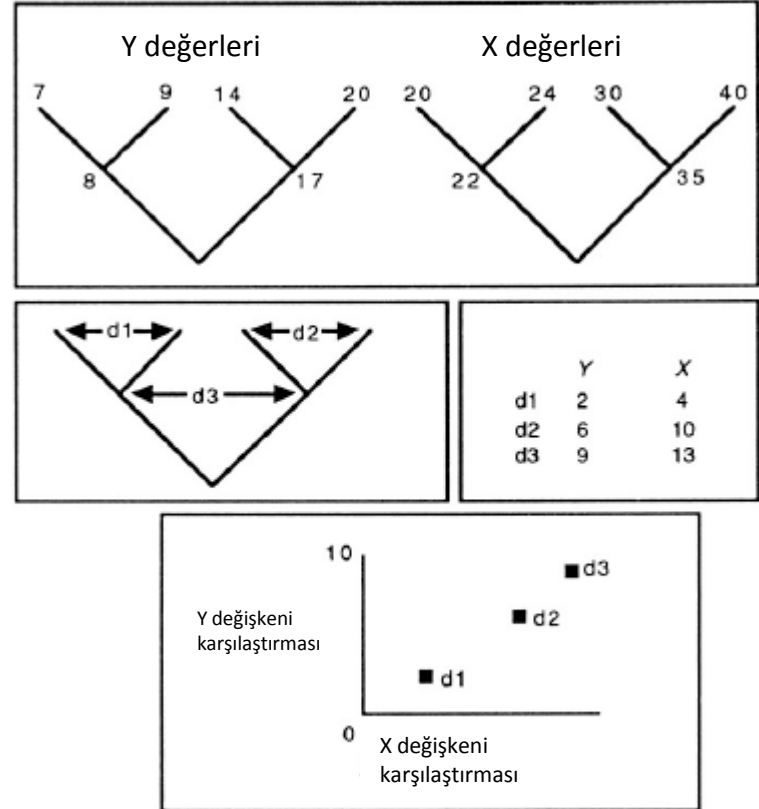
Çoklu erkekli gruplar halinde yaşıyan türlerde, daha geniş testis görülmesi, sperm çekişmesini gösterir. Fakat türler bağımsız değildir

Şekil 2.6. Farklı primat cinsleri için birleştirilmiş testis ağırlığının logaritması ve vücut ağırlığı logaritması. • çoklu erkekli üreme sistemi, o monogami, Δ tek erkek, + *Homo* (Harcourt *et al.* 1981).

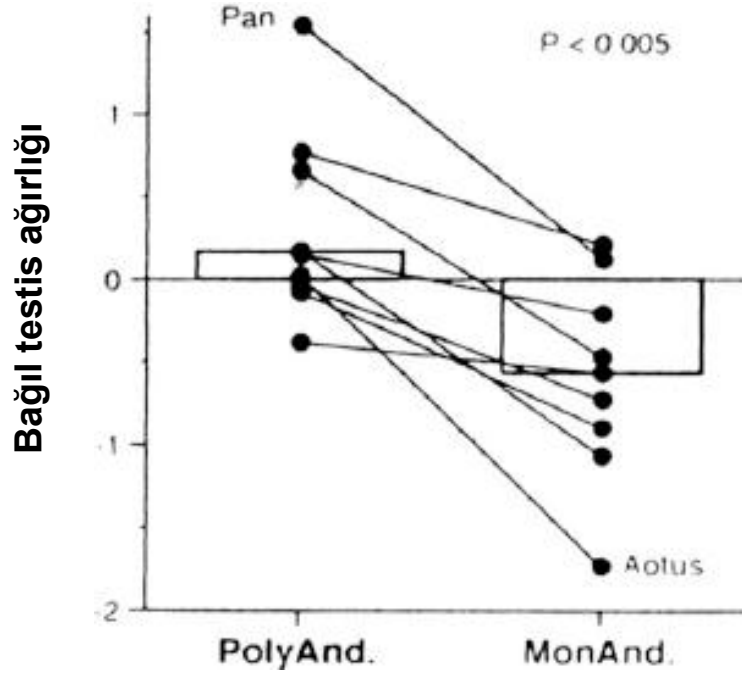
Bağımsız karşıtılıklarla karakter evriminin ölçümü

- Bağımsız verilerden filogenetik ağaçlar oluşturur
- Her bir karakter için bağımsız zıtlıklı tahmin eder
 - Atasal nod için ortalama karakter değerini açığa çıkarır
 - Türemiş taksonlar arasındaki karakterlerdeki farklılıkları kullanır
 - Dal uzunluğuna göre (zamana göre oransal) ağırlığı değişir
- Orijine doğru zıtlıklar geriler

Evrimin Brownian hareket modeline göre, d1, d2 ve d3 bağımsız karşılaştırma sağılar. Yol uzunluğu farkları bu çizimlerde göz ardı edilmiştir



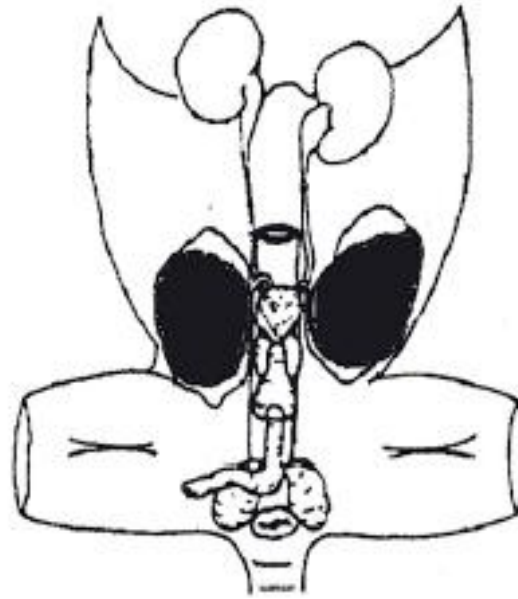
Testis boyu vs çiftleşme karşıtlığı



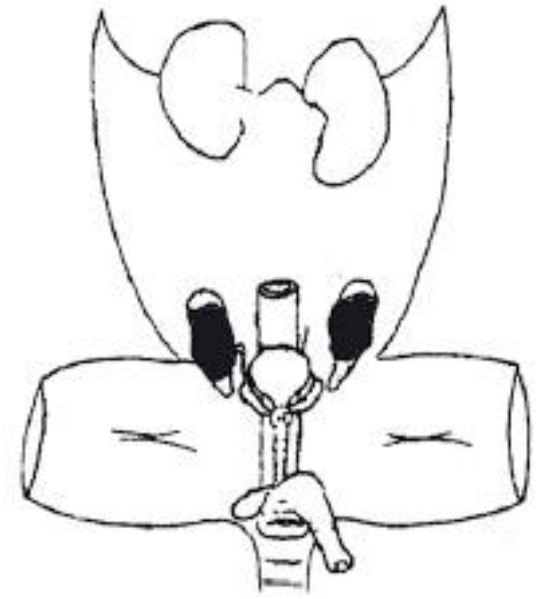
Her hat, bir cinsteki iki türle karşılaştırılır

Şekil 16.7. Bağlı testis ağırlığı (vücudün kalan kısmının ağırlığı x testis ağırlığı regresyonu) üreme sistemi ile bağlantılıdır, karşılaştırılan poliandorus ve monandrous primat takson çiftleri, Harcourt et al. (1995, tablo 2)'daki veriler kullanılarak 58 primat örnekleme CAIC (Purvis 1995)'a göre tanımlanmıştır. Her bir üreme sistemindeki ekstrem taksonları tanımlanmıştır (Wilcoxon signed-ranks testi, $T = 45$, $P = 0,004$)

Örnek 2: Yarasaların testis boyu

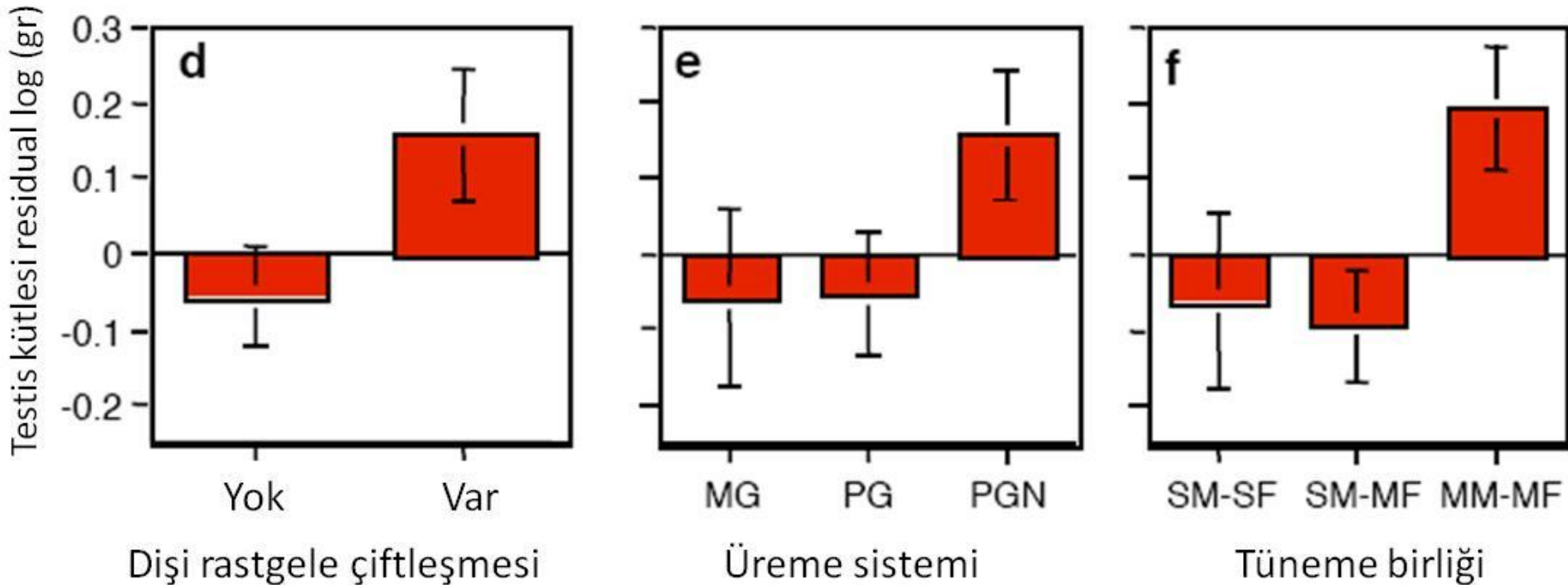


Rhinopoma kinneari
Vücut kütleinin % 8.4



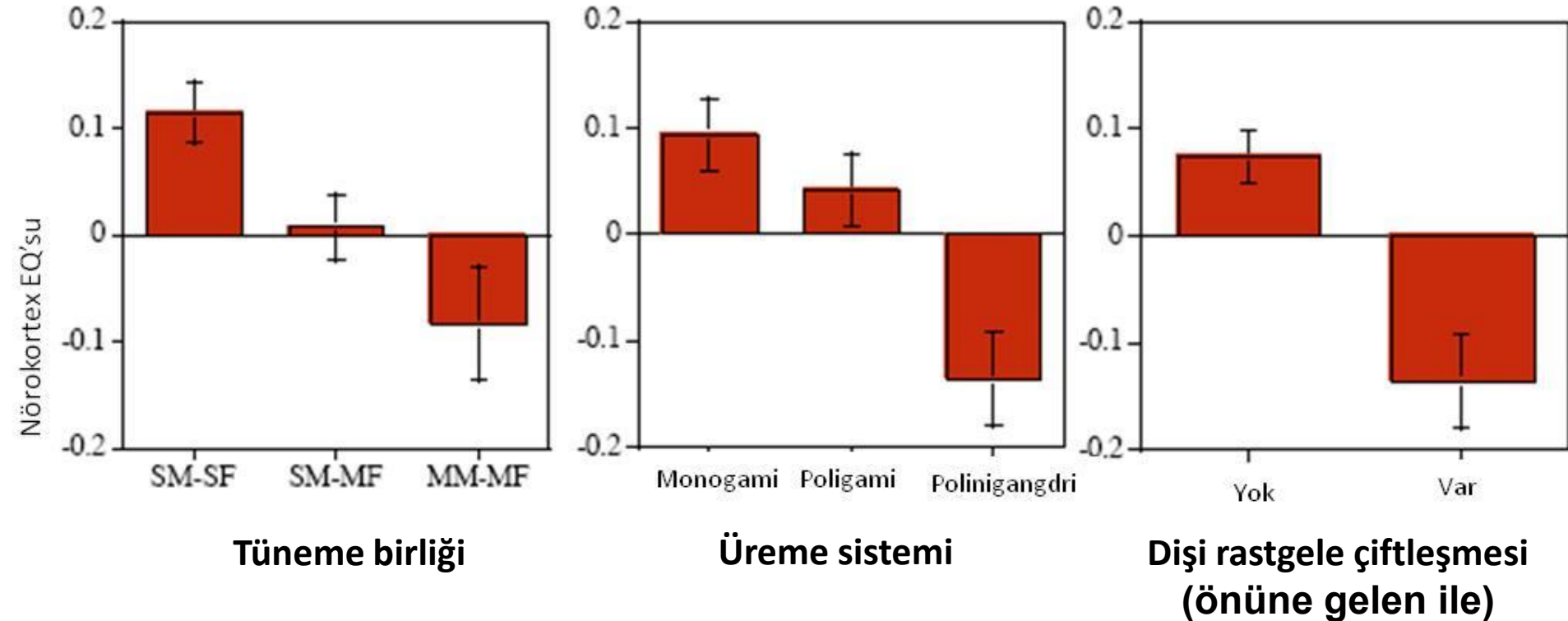
Taphozous longimanus
Vücut kütleinin % 0.1

Yarasalarda, testis ağırlığı üreme sistemleri arasında değişiklik gösterir (Vücut boyutu etkilerinin kontrolü)



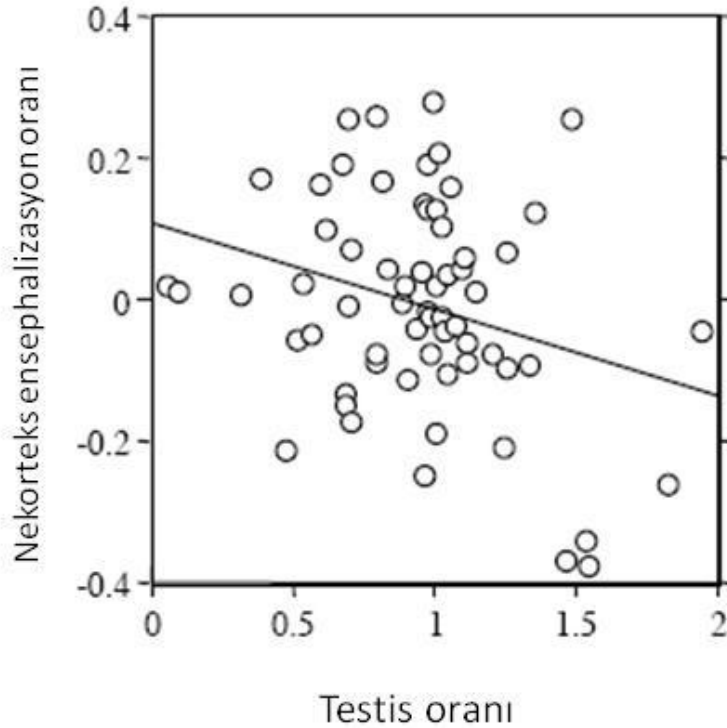
Yarasa beyin boyutu da üreme sistemlerinde çeşitlilik gösterir

(Vücut büyüklüğü etkisi, diyet ve filogeni kontrolü)

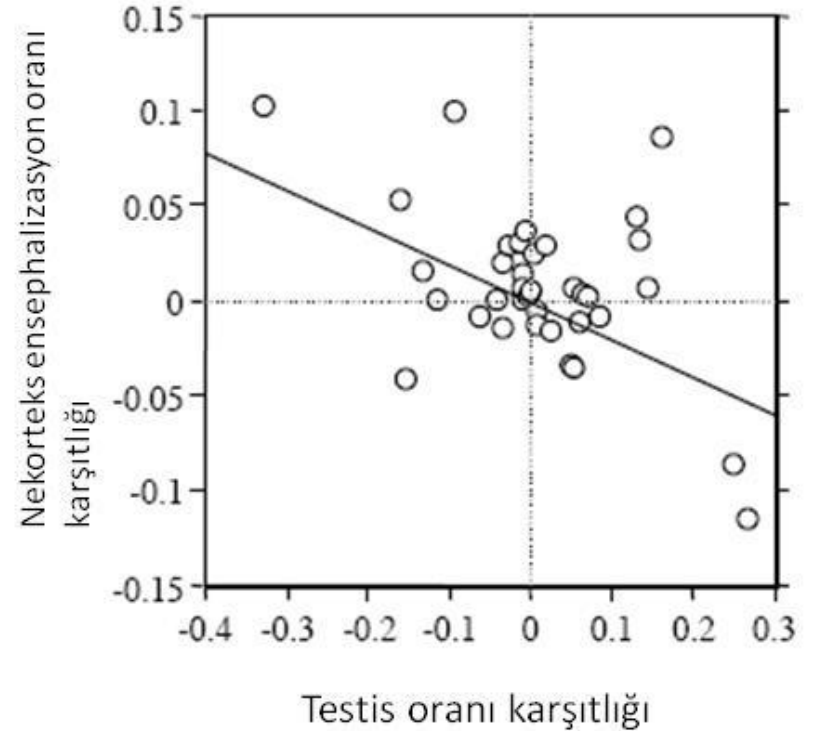


Büyük beyinli yarasalar, küçük testise sahiptir

Tür ortalaması



Bağımsız zıtlıklar



Bats and Balls: Sexual Selection and Sperm Competition in the Chiroptera

Gerald S. Wilkinson and Gary F. McCracken

Introduction

Darwin (1871) recognized that competition between individuals for access to mates can lead to the evolution of exaggerated ornaments or weapons when these traits influence mating success. He referred to this process as sexual selection and distinguished two mechanisms—male competition and female choice—by which it could occur. Recognition that sexual selection can also operate after mating was not widely appreciated until Parker's (1970) seminal work led to the realization that competition among mates can occur after copulation.

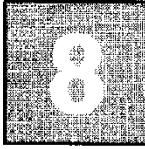
Some of the earliest and subsequently most consistent evidence for sexual selection by sperm competition has come from comparisons of testes size between species that differ in mating system. If sperm are costly to produce (e.g., Dewsbury 1982; Nakatsura and Kramer 1982; Olsson et al. 1997), and a male's probability of fertilization is proportional to the relative representation of his sperm in the female reproductive tract, as appears to be true for many mammals (Martin et al. 1974), then sexual selection should favor greater sperm production capability—that is, larger testes—when females are promiscuous. In internally fertilizing species, larger testes are predicted when females have opportunities to mate with multiple males, while smaller testes are expected in monogamous or highly polygynous species in which one male controls access to a female or group of females. These predictions have been upheld for many vertebrate groups, including primates (Harcourt et al. 1981, Short 1979), whales (Brownell and Ralls 1986), other mammals excluding bats (Kenagy and Trombulak 1986), birds (Møller 1988), and fishes (Stockley et al. 1997).

Sexual selection by sperm competition might be expected to be intense in bats for several reasons. In most other mammals, sperm are capable of fertilizing eggs for only a few days after copulation (Birkhead and Møller 1993; Gomendio et al. 1998). A short sperm lifespan sets a narrow window of time during which females must mate with more than one male for sperm competition to occur. In contrast, many female bats are capable of storing viable

sperm for up to 6 mo (Racey 1979). Although sperm storage was first observed in a hibernating temperate species (Wimsatt 1942), sperm storage is now known to occur in a variety of tropical and temperate species (Racey and Entwistle 2000). Many bats also exhibit seasonal variation in testes size (Gustafson 1979, Heideman et al. 1992; Krutzsch 1979; O'Brien 1993) with changes up to 40-fold in mass (Racey and Tam 1974). Only males in good body condition initiate spermatogenesis (Entwistle et al. 1998, Speakman and Racey 1986). These observations are consistent with an energetic cost to sperm production and suggest that sperm is limiting for males, a necessary requirement for sexual selection to operate on sperm production.

Several lines of evidence suggest that female bats also remate often enough, at least in some species, for sperm to compete. Estimates of roost aggregation size positively covary with relative testes mass across 31 microchiropteran (Hosken 1997b) and 17 megachiropteran bat species (Hosken 1998b). These results have been interpreted as indicating that testes have become larger relative to body size in those species that form large colonies because sperm competition risk increases with group size in bats (Hosken 1997b, 1998b). Although few direct observations are available, females of several species have been observed to mate with multiple males during estrus, including *Desmodus rotundus* (Wilkinson 1985), *Tadarida brasiliensis* (A. Keeley and B. Keeley, unpublished manuscript), and *Phyllostomus discolor* and *Molossus ater* (Rasweiler 1987). Females of some sperm-storing species also may mate both before and during hibernation, for example, *Corynorhinus townsendii* (Pearson et al. 1952), *Myotis lucifugus* (Thomas et al. 1979), and *Nyctalus noctula* (Gebhard 1995). Sperm genotyping has demonstrated that females of *N. noctula* may have sperm from up to five males in their uteruses prior to conception (F. Mayer, personal communication), consistent with genetic evidence for multiple paternity (Mayer 1995). Paternity also differs from observed mating patterns in at least two species, *M. lucifugus* (Watt and Fenton 1995) and *Nyctophilus geoffroyi* (Hosken 1998a), as might be expected if ejaculate size, the competitive ability of sperm, or female storage/use of sperm differs across males. Thus, there is clearly opportunity for sperm competition to occur in bats.

While there has been substantial research on bat mating systems (reviewed in McCracken and Wilkinson 2000), sperm competition has received little study in bats (Fenton 1984; Hosken 1997b, 1998b) compared to the attention it has received in other mammals (Ginsberg and Huck 1989; Gomendio et al. 1998; Møller and Birkhead 1989). As yet, no one has tested if mating system influences testes size in bats. In this chapter we compile measurements of bat testes mass from published sources, capture records made by ourselves or colleagues, or measurements of museum specimens. Because testes mass covaries with body mass in other mammals (Kenagy and Trombulak 1986), we



Bat Mating Systems

Gary F. McCracken and Gerald S. Wilkinson

8.1	Introduction	321
8.2	Mating systems in bats and other mammals	322
8.2.1	Categorizing mating systems	323
8.3	Single male/multi-female polygynous groups	330
8.3.1	Year-round harems with stable female composition	330
8.3.2	Year-round harems with less stable female composition	332
8.3.3	Seasonal single male/multi-female groups	335
8.3.4	Other single male/multi-female groups	339
8.4	Multi-male/multi-female groups	341
8.4.1	Seasonal multi-male/multi-female polygynous groups	341
8.4.2	Year-round multi-male/multi-female groups	346
8.4.3	Multi-male/multi-female groups that mate away from the roost	349
8.5	Single male/single female groups	351
8.6	Ecological determinants of mating systems in bats	353
	References	357

8.1 INTRODUCTION

Although bats are the most gregarious of mammals, most research documenting the complexity of their social interactions dates from only the last 30 years. Twenty years have passed since the last comprehensive review of this literature (Bradbury, 1977a). Bradbury documented the rich diversity of bat social systems by (1) describing the structural diversity that exists in the seasonal and long-term associations of bats, and (2) reviewing the information then available on social interactions and communication in several species. Bradbury's review and earlier papers by Dwyer (1970, 1971), refuted the then common presumptions that bats are forced to aggregate because of thermoregulatory demands or limited roost sites, and that these constraints result in interactions among individuals that are largely passive and random.

Bradbury (1977a) categorized 120 bat species (about 12% of the order) by social structure, but mating systems were described for only a fraction of these species.

**Üreme sisteminin
Yarasalarda (Chiroptera)
morfolojik ve fizyolojik farklılaşmaya
etkisi**

Üreme sisteminin evrimi

- eşeyssel seçilim ve eklojik faktörler ile açıklanmakta
- erkeklerin üreme başarısı dişilerin miktarı ile sınırlı

yani erkekler mümkün olduğu kadar çok sayıda dişiye sahip olmak ister

- Dişi dağılımı anahtar kaynakların dağılımına bağlıdır:
yani az ve dağınık ya da az ve bir arada

az ve bir arada: poligami

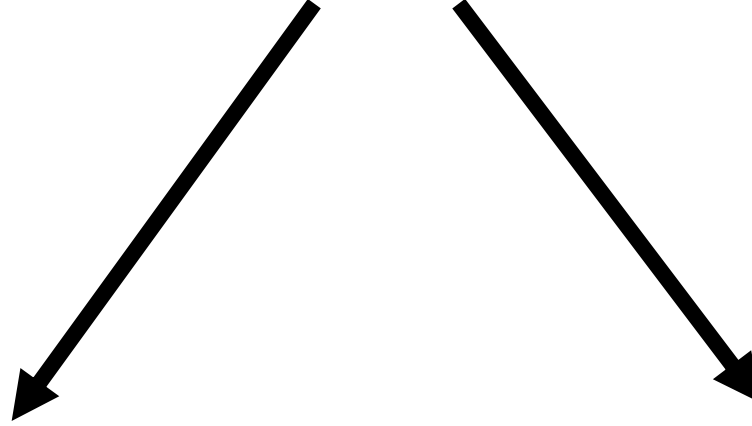
az ve dağınık : monogami

Chiroptera (Yarasalar)

- 1-Çok fazla tür çeşitliliği
- 2-Soy ağaçları çok iyi çalışılmış
- 3-Çok çeşitli üreme sistemleri
- 4-Beslenme habitatlarında Uyumsal açılım



Büyük Beyinliler



Monogami (dişiler)

? Meyve yiyiciler

Üreme Sistemleri ?

Besinler

SORU 1: Yarasalarda besin üreme sistemi ile ilişkili midir?



Insectivore



Frugivore

10 tür

5 poligami , 5 monogami

Monogamous vs. Polygamous



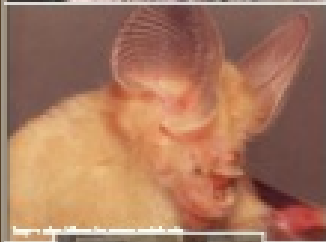
- *Lavia frons* (Megadermitidae): African Yellow-winged bat



- *Cardioderma cor* (Megadermitidae): Heart-nosed bat/ African false vampire bat

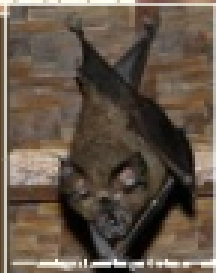


- *Saccopteryx leptura* (Emballonuridae): lesser sac-winged bat



- *Hipposideros beatus* (Rhinolophidae): Benito roundleaf bat

- *Rhinolophus sedulous* (Rhinolophidae): lesser woolly horseshoe bat



- *Hypsignathus monstrosus* (Pteropodidae): African hammerhead bat



- *Myotis sodalis* (Vespertilionidae): Indiana Bat



- *Myotis daubentoni* (Vespertilionidae): water bat/ Daubenton's bat



- *Miniopterus schreibersii* (Vespertilionidae): Schreibers's long-fingered bat



- *Balantiopteryx plicata* (Emballonuridae): gray sac-winged bat

