

Seksüel Seleksiyon

Metin SEZER^{1*}

Gazi GÖRÜR²

¹Gaziosmanpaşa Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Zootečni Bölümü, Tokat

²Niğde Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 51100 Niğde.

*Sorumlu Yazar:
e-posta: msezer@gop.edu.tr

Geliş Tarihi: 15 Eylül 2007
Kabul Tarihi: 02 Ocak 2008

Özet

Canlıların genlerini bir sonraki nesle aktarma hedefinde üreme, tek araç olarak öne çıkmaktadır. Ancak cinsiyet içi rekabet ve her iki cinsiyetin aktif olarak eş seçimi, bu hedefe bütün bireylerin ulaşmasını engellemektedir. Cinsiyet içi rekabet ve cinsiyetler arası seçim neticesinde popülasyonun genetik yapısında değişimler olabilmekte ve bazı özellikler yaygınlaşırken, diğerleri azalabilmektedir. Seksüel seleksiyonun genetik ve genetik olmayan mekanizmalarını açıklamak için çeşitli teoriler ortaya konulmuştur. Bunlardan genetik temeli esas alan teoriler Fisher'in kaçış süreci, Zahavi'nin ölçüt modeli ve duyuşal yönetim modeli olarak üç ana gruba ayrılabilir. Bunlar tercih edilen karakterin çiftleşme başarısına, yavruların genetik kalitesine veya duyuşal sistemdeki etkilerine dayanan açıklamalardır. Eş seçiminin genetik olmayan faktörleri de içine alan karmaşık bir süreç olması, sosyal çevre, kültürel aktarım ve öğrenme etkilerinin de değişik canlı gruplarıyla yapılan çalışmalarda değerlendirilmesine yol açmıştır.

Anahtar Kelimeler: Rekabet, eş seçimi, iletişim, kültürel aktarım.

Sexual Selection

Abstract

For an organism, reproduction is the only way of transmitting its genes to the next generations. Because of the inter-sexual competition to access the potential mates and intra-sexual selection of mates equipped with desired traits are the factors that limit the number of successful individuals achieving this aim. As a result of competition and mate choose, genetic structure of populations may chance and frequency of some phenotypes may increase or decrease. There are theories to describe the genetic and non-genetic mechanism of sexual selection. Among these theories, Fisher's runaway process, Zahavi's indicator model, and sensory explanation models are the genetic explanations of the phenomena, considering the affect of the preferred trait to the mating success, genetic quality of the offspring and sensory system, respectively. Because mate chose is a complicated process that includes non-genetic factors, effects of social interaction, cultural transmission and learning were also pointed out in studies with a variety of organisms.

Key Words: Competition, mate choose, communication, cultural transmission.

GİRİŞ

Doğada bütün canlıların temel amacı genlerini bir sonraki nesillere en başarılı şekilde aktarabilmektir. Bu amacı gerçekleştirmenin tek aracında üremektir. Bu temel amaca ulaşmayı popülasyon içerisindeki tüm bireylerin aynı oranda başarabildiklerini söylemek mümkün değildir. Çünkü popülasyon içerisinde yer alan dişi ve erkekler hemcinsleriyle aynı özelliklere sahip değildir. Bazen dişinin veya erkeğin sahip olduğu bir özellik, diğerlerine göre bazı avantaj veya

dezavantajlar sağlayabilir ve karakterin popülasyondaki oranında değişiklikler meydana gelebilir.

Bu nedenle eşeyli üreyen canlılarda, bir cinsiyette bulunan bazı özelliklerin diğer cinsiyet tarafından eşlerini belirlemede kullanılması seksüel seleksiyon olarak tanımlanır. Seksüel seleksiyon böcek, sürüngen, kuş, memeli, insan ve hatta bitkiler gibi çok farklı canlı gruplarında görülebilmektedir. Hayvanlar erginlik çağına gelmiş ve çiftleşmeye hazır durumdaki bireyleri ayırt edebilme yeteneğindedir. Çoğu durumda da genetik yatırımını optimize edebilmek için kendisine

has ölçütler kullanarak seçim yapar ve “potansiyel eş” alanı mümkün olduğunca daraltır. Bazı hayvan türlerinde bir cinsiyet (genellikle erkekler) tabi seleksiyon teorisi düşünüldüğünde gereksiz görülebilecek ve hatta engel (handikap) sayılacak dikkat çekici karaktere sahiptirler [1]. İkincil cinsiyet karakterleri olarak da tanımlanan bu karakterler ekstra enerji gerektirirler ve bireyin çabuk fark edilmesine yol açarak yaşama şansını düşürürler. Bu özellikler, hayvan türlerine göre farklılık gösterir ve aynı türün diğer cinsiyeti (genellikle dişileri) tarafından tercih edilirler [2, 3, 4, 5].

Seksüel seleksiyon kavramı ilk başlarda ikincil cinsiyet ve eş seçiminde kullanılan davranışsal karakterlere işaret ederken zamanla genişletilmiştir. Örneğin Arnqvist [6] çiftleşme sonrası seksüel seleksiyonun üreme organları gelişimine olan etkilerini belirlemiştir. Sperm rekabeti çalışmaları dişi seçiminin ve erkek-erkek rekabetinin, sperm dişiye transfer edildikten sonraki üreme stratejisinin bir parçası olduğu ve seksüel seleksiyonun sadece çiftleşme öncesi ile sınırlandırılmayacağını göstermiştir [7]. Maynard Smith [8] sperm rekabetinin primatlarda testis büyüklüğünde farklılığa yol açtığını göstermiştir. Dolayısıyla, bir erkek için çiftleşme başarısı sadece çiftleşip-çiftleşmediği değil, dişinin yumurtaların kendi spermi ile döleyip döleyemediğidir. Başarıya ulaşabilmek için üretilen sperm sayısını artırılması, çiftleşme süresini uzatılması, çiftleşme zamanı erkene alması, dişinin sonraki erkeklerle çiftleşme isteğini azaltıcı feromonlar salgılaması veya son çiftleşen erkeğin bir önceki erkeğin spermlerini dışarı atması kullanılan mekanizmalar arasındadır [9, 10]. Bu yüzden seksüel seleksiyon bireylerin diğer cinsiyetin gametlerine ulaşmak için rekabete girdiklerinde başladığını söylemek daha doğrudur [3].

Seksüel seleksiyon teorileri, dişinin eş seçiminden bir şekilde fayda sağladığını varsayar. Bu fayda beslenme, yüksek döllülük, yavruların yetiştirilmesine yardım, yırtıcı ve parazitlerden korunma şeklinde doğrudan kendisine olabilir [11, 12]. Dolaylı olarak ise yavruların yumurtadan yetişkinliğe kadar daha yüksek bir yaşama oranı ve daha uzun yaşamı

şeklinde faydalar sağlar. Bu şekilde seçici dişilerin yavruları için daha iyi genler sağladığı düşünülmektedir.

Seksüel seleksiyon, hayvan türüne göre değişmekte ve iki cinsiyet üzerinde de olabilmektedir. Ancak genellikle yavruların üretim ve bakımına en az katkıda bulunan cinsiyet üzerinde işlemektedir [13]. Dolayısıyla, yavru üretmek ve büyütme için harcanan çaba cinsel seçilimin yoğunluğunu belirlemektedir. Yavrular için en az enerjiyi harcayan cinsiyet daha fazla çeşitlenmeye uğramaktadır. Böylece seksüel dimorfizme (seksüel iki tipliliğe) yani erkek ve dişi eşeyler arasında vücut boyutu ve şekli, renk veya desen bakımından farklılıklara yol açmaktadır. Her iki cinsiyette de dimorfizm görülse de erkek bireylerde bu dikkat çekici boyutlardadır.

Seksüel seleksiyon aynı veya karşı cinsiyetteki bireyler arasındaki ilişkinin veya her ikisinin sonucu olabilir [14]. Seksüel seleksiyonla alakalı teorilerin dayanakları “rekabet” ve “seçim” olarak iki genel kategoriye ayrılarak incelemek mümkündür. Erkek-erkek rekabeti veya intra-seksüel (cinsiyet içi) seleksiyon, en abartılı özelliklere sahip bireyler diğerlerine göre potansiyel eşler için savaşma ve savaşı kazanabilme yeteneğinde olduğunu varsayar. İkinci yol ise bireyin diğer cinsiyetin bireyleri tarafından aktif seçimini içerir ve inter-seksüel (cinsiyetler arası) seleksiyon olarak adlandırılır. Seksüel seleksiyonda her iki cinsiyetin de belirli bir ölçüde seçim yapma özgürlüğü bulunduğu sonuça ‘en iyi’ erkeklerle ‘en iyi’ dişilerin bir araya geldiği çiftleri ortaya çıkarması beklenir.

REKABET

Rekabet, cinsiyet içindeki rakiplerin diğer cinsiyetin aramaya programlandığı özelliği ortaya çıkarmak veya eş olarak seçilmesini olanaklı kılacak bir konum elde etmek için yapılır. Genellikle erkekler arasında dişileri kontrol altında tutmak dolayısıyla da çiftleşme hakkı için sürekli bir rekabet söz konusudur. Erkekler birçok sperme sahipken dişiler genellikle tek yumurtaya sahiptir [14]. Erkek

çiftleştikten sonra birkaç dakika içinde yeniden döllemeye hazırdır. Oysa dişi döllence kurlaşma sürecinin dışına çıkar. Bunun sonucu olarak, çiftleşmeye istekli dişi sayısı sürekli azalırken, istekliliğini koruyan erkekler arasında rekabet başlar. Bu nedenlerle erkeklerde hedef daha çok dişiyi dölleyip çok fazla yavruya sahip olarak kaliteli yavru sayı ve şansını artırmaktır [14, 15]. Hemcinslerinden daha fazla dişiyi dölleyebilen erkek bir sonraki kuşakta daha fazla yavruya sahip olur. Bu durum seksüel seleksiyon açısından bir başarıdır Erkeğin sahip olduğu bu özelliklerden, doğacak yavrular da yararlanacak ve hayatta kalma şansları artacaktır. Dolayısıyla erkeğin genlerinin gelecek nesillerde varlığını devam ettirme şansı yükselir.

Erkekler asıl çabayı egemenlikleri altında bulunan bölgeyi korumak veya yiyecek sağlama yeteneklerini sergilemek maksadı ile harcarlar. Genel olarak iri cüsseler, uzun ötüşler, büyük ve gösterişli boynuzlar, mahmuzlar ve yeleler gibi ikincil cinsiyet karakterleri cinsiyet içi rekabetin bir sonucudur [16]. Rekabet için uygun ikincil cinsiyet karakterlerine sahip olmayan türlerde de (örneğin yaban tavşanı, köstebek ve sincaplarda) üreme mevsiminde şiddetli bir rekabet içerisine girerler. Rekabette kaybedilen her mücadelenin sonu ölümle sonuçlanmaz ancak eş seçme yeteneğinin kaybolmasına yani o genin pasif duruma geçmesine neden olur [17]. Çoğu kuş türünde olduğu gibi dişinin önünde tüylerini sergileyen, danslar yapan ve öten erkekler açık bir rekabet içindedirler ancak dişiyi hemen elde etme amacını pek gütmeyizler. Bazı türlerde çiftleşmede öncelik sahibi olan erkek (baskın erkek) kendisine dişilerden oluşan bir harem kurar ve tüm dişilerle çiftleşir [18]. Bu durumun ekstrem örnekleri aslanlarda gözlenir. Rekabeti kazanan erkek aslan, kendinden önceki baskın erkeğin erkek yavrularını hem dişilere devir teslimini göstermek ve hem de diğer erkeğin genetik etkilerini yok etmek için öldürebilir. Bu şekilde birinci yaşlarında öldürülen aslan yavrularının oranı %25 civarındadır [10]. Bazı türlerde ise çiftleşmeyen yani döl bırakamayan birey bir müddet sonra sürüden ayrılır ve bireyin hayatta kalma şansı azalır. Buda popülasyonun gen havuzunda daralmalara yol açabilir.

SEÇİM

Seçim, bir cinsiyetin diğer cinsiyetin bireyleri arasından sahip olduğu bazı karakterlere veya davranışlara dayanarak eş seçimi yapmasıdır. Cinsel seçimde çoğu kez erkekler dişinin dikkatini çekmeye çalışır. Seçimler üreme potansiyelinin güçlü göstergeleri olan gençlik ve sağlık üzerine kurulur. Bu nedenle seçilen seçeni cezp edecek özellikleri sergilerler. Dişiler genellikle seçen konumundadır ve potansiyel eşlerinin seçiminde özellikleri hassasiyetle değerlendirirler [19]. Çünkü dişi bireylerde, yumurta sayısı sınırlı olduğundan daha çok nitelik ile ilgilenirler ve en iyi yavruyu ortaya çıkaracak en kaliteli erkek bireyi eş olarak seçmeyi hedeflerler. Bu şekildeki bir seçim sayesinde dişiler kendi genlerini yavruları vasıtasıyla daha sonraki nesillere aktarılmasını garantiye almak, daha çok döllü yumurta üretmek, diğer türlerle melezlenmeye engel olmak ve dolayısıyla yaşama şansı düşük ya da kısır yavrular vermemekle dolaylı olarak fayda göreceklerdir [15, 20].

Cinsel seçimde etkili olan ve bu yolla geliştiği varsayılan özellikler kur yapma sesleri, performans dansları, renkli ve parlak tüyler, ikna edici hediyeler, gösterişli yuvalar veya feromon salgıları olabilir. Bütün bu özellikler başlangıçta erkeğin sağlıklı olduğunu gösterdiği için tercih unsuru olabilir ama süreç bir kere başladıktan sonra bu özellikler daha gösterişli hale gelmiştir [18]. Bu özellikler aynı zamanda hayvanlar arasındaki iletişim yollarıdır ve görsel, sessel, kokusal ve dokunsal iletişim kanalları olarak gruplandırılabilir.

SEKSÜEL SELEKSİYON TEORİLERİ

Erkekteki özellikleri ve bu özelliklere olan dişi tercihinin gelişimini genetik olarak açıklamak için, dişinin doğrudan faydasını içermeyen üç temel teori ortaya konulmuştur: Fisher'in kaçış süreci (runaway process) [21], Zahavi'nin ölçüt (indikatör) modeli [22, 23] ve sensory exploitation modeli [24].

Fisher'in kaçış süreci (runaway process)

Fisher'in teorisine göre belirli bir erkek karakteri ve bu karaktere olan dişi tercihi genetik olarak bağlantılıdır. Bu teori aynı zamanda "seksi oğul" hipotezi olarak da isimlendirilmiştir. Çünkü çekici erkekleri seçme yeteneğindeki dişiler, yine dişiler tarafından çekici bulunacak oğullara sahip olacaklardır. Bu olay kendi kendini güçlendirmektedir. Dişiler daha abartılı erkek özelliklerini seçtikçe erkekler daha büyük handikaplara sahip olacaklardır. Aynı zamanda, erkek özelliği ve bu özelliğe olan dişi tercihi arasındaki pozitif genetik korelasyon sebebiyle, dolaylı olarak dişilerde bu özelliklere talebi muhafaza edecektir. Ancak, dişilerin yalnızca bir özelliğe odaklanıp, erkeğin öteki özelliklerini göz ardı etmeleri, kaçak bir üstün olma döngüsüne yol açacaktır. Böylesi özelliklere sahip olmayan erkekler eş bulamayacak ve erkekteki handikap sürekli artacaktır. Bu süreç erkekteki handikapın ve buna olan dişi tercihinin, erkek ve dişin uygunluğunu tahammül sınırının altına düşürünceye ve handikap tabii seleksiyonla sınırlandırılıncaya kadar devam edecektir. Fisher'in bu teorisi için [25] ve Kirkpatrick [26] gibi araştırmacılar tarafından matematiksel modeller geliştirilmiştir.

Zahavi'nin ölçüt (indicator) modeli

Zahavi'nin ölçüt modeli "erkekteki özellikler dişiye erkeğin uygunluk durumu hakkında bilgiler sunar" düşüncesine dayanmaktadır. Zahavi [22, 23] erkekteki handikap onun kondisyonunun testi olduğunu ileri sürmüştür. Model erkekler için külfetli olan karakterin tabii seleksiyonla sınırlandırıldığını varsayarak, daha iyi uygunluktaki erkekler daha düşük uygunluktaki erkeklerden daha uç özellikler üretebildikleri şeklinde açıklanabilir. Seksüel olarak tercih edilen özellikler bu özelliklere sahip olan bireyin yaşama şansını düşürdüğü için ayrıntılıdır, Fisher'in kaçış teorisinde olduğu gibi eş seçiminin bir ürünü değildir. Bu yüzden, seksüel olarak tercih edilen bir karaktere sahip olan ve olmayan erkekler arasında ayırım yapan dişi, aslında testi geçen ve geçemeyen erkekler arasında bir ayırım yapmaktadır. İndikatör modeli aynı zamanda **handikap prensibi** ve onun modifiye edilmiş hali olan **iyi gen teorisi** olarak da adlandırılabilir.

İyi gen teorisi, erkekteki karakterler onun genel genetik kalitesini yansıttığını ileri sürer [15, 27]. Dolayısıyla, seksüel olarak tercih edilmemiş bir özelliğe sahip olan bireyin uygunluk ve genetik kalitesi bilinemez. Ancak, seksüel olarak tercih edilen handikap sayılacak karaktere sahip birey çiftleşecek yaşa ve duruma ulaşmışsa, genetik kalitesi kesinlikle bu karaktere sahip olmayanlardan iyi olacaktır. İndikatör modelinin uç bir varyasyonu da Hamilton ve Zuk [28] tarafından ileri sürülen **parazit modelidir**. Bu model seçilen özelliğin erkeğin parazit dayanıklılığı

bilgilerini içerdiğini varsaymaktadır. Erkeğin sahip olduğu karakterin kondisyonu, dişiye erkeğin paraziti olup olmadığını bildirir ve dişinin en dayanıklı erkeği seçmesine yardım eder. Zahavi'nin modeli "güvenilir ilan" modelinin bir alt grubu olarak düşünülmektedir. Çünkü dişilerin tercih ettiği karakterler her zaman erkek için bir risk teşkil etmemekte ve uygunluğunu düşürmemektedir. Dolayısıyla handikap terimi erkeğin kalitesinin göstergesi olarak doğrudan yaşama gücüne etki eden bir karakter olmayabilir. Dolayısıyla, güvenilir ilan modeli dişilerin seçimlerini yanıltıcı karakterler yerine güvenli olan karakterlere dayandırarak yaptıklarını ileri sürmektedir. Örneğin baskın veya sıralamada yukarıda olan bireylerin eş olarak tercih edilmesi bunu açıklamaktadır.

Fisher ve Zahavi'nin teorileri, erkekteki özellik ve dişi tercihi genetik varyasyon ve ikisi arasında genetik korelasyon olmasını gerektirir. Aralarındaki en önemli fark ise, eş seçiminin Fisher'in modeli için çiftleşme (eş bulma) başarısına, Zahavi'nin modelinde ise yavruların genetik kalitesine olan etkisidir.

Tek Yönlü Duyusal yönetim (Sensory exploitation) modeli

Kaçış ve ölçüt modellerinin tersine duyusal yönetim hipotezi dişi tercihinin erkek seksüel sinyaliyle birlikte gelişmediğini ileri sürmektedir [24]. Bu modele göre, erkekteki özellikler dişinin duyusal sisteminde önceden var olan eğilim üzerindeki güdümlü etkisinin bir sonucu olarak tercih edilmektedir. Dişi tercihindeki eğilim seksüel seleksiyonla ilgili olmayan sebeplerle gelişmiştir. Dolayısıyla erkekteki özellikler ve dişi tercihi arasında sıkı bir korelasyon olması beklenmemektedir.

Kültürel aktarım

Bu modellerin hepsi bir şekilde eş seçiminin genetik bir temeli olduğunu var saymaktadır. Ancak eş seçimi sadece genetik değil genetik olmayan faktörleri de içine alan kompleks bir süreçtir [29]. Yapılan çalışmalar, sosyal çevre ve öğrenmenin eş seçiminin şekillenmesinde etkili faktörler olduğuna işaret etmektedir [30, 31, 32]. Sosyal öğrenimin formları eş seçimini değişime götüren, genetik olmayan aktarım mekanizmaları (kültürel aktarım) arasında gösterilmektedir [29]. Dolayısıyla sosyal öğrenim, toplumsal bilgilendirme ve diğer tip öğrenimler seksüel seleksiyon sürecini de önemli şekilde etkilemektedir. Kültürel aktarım eş seçimi kopyalaması olarak da tanımlanır ve dişinin belirli bir erkeği seçiminin, başka bir dişinin onu seçtiğini görmesinden sonra gerçekleşmesine denilir [33, 34]. Genetik olmayan seksüel seleksiyona bir alternatifte seksüel mimlenmedir. Bu durumda hayatın ileriki safhalarında yapılacak olan seksüel tercihler, erken yaşlarda ebeveyn veya akrabalarıyla olan temaslar

sonucunda şekillenir ve birey böyle bireyleri eş olarak seçmeye mimlenir [35]. Birçok kuş türünde gözlenen, farklı tür veya tür içindeki farklı hatlar tarafından büyütülmeye bireyin kendisini yetiştiren ebeveynlerden birinin özelliğinde olan bireylerle eşleşmeyi tercih etmesi gösterilir [36]. Ancak bu durum kanatlılar arasında yaygın olmasına rağmen memelilerdeki örnekleri sınırlıdır [34].

İlk olarak Darwin'in tabii seleksiyon teorisindeki problemleri açıklamak için ileri sürdüğü seksüel seleksiyon çalışmaları, ekoloji, etoloji ve genetik gibi biyolojinin değişik dallarında olan ortak çalışmalarla eş seçim sistem ve mekanizmalarını daha iyi anlamaya sağlamıştır. Ritchie [37] tarafından seksüel seçilimin populasyon ayrılışlarında rol oynadığını gösteren çok sayıda sonuç derlenmiştir. Bu ve benzeri çalışmalar, bu alanda yeni teorilerin ortaya konulması ve mevcutların değerlendirilebilmesi için değişik canlı grupları üzerinde çeşitli açılardan yapılacak araştırmalar gerekliliğine işaret etmektedir.

KAYNAKLAR

- [1] **Irschick DJ**, Herrel A, Vanhooydonck B, Van Damme R. 2007. A functional approach to sexual selection.. 21:621-626.
- [2] Anderson M. 1992. Female preference for long tails in lekking Jackson's widowbirds: Experimental evidence. *Animal Behaviour*. 43:379-388
- [3] Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
- [4] Petrie M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature*. 371:598-599.
- [5] Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381:229-232.
- [6] Arnqvist G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*. 393:784-786.
- [7] Birkhead TR, Møller AP. 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, London.
- [8] Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- [9] Thornhill R, Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge, MA., Harvard University Press.
- [10] Çıplak B, Başbüyük HH, Karaytuğ S, Gündüz İ. 2002. *Evrimsel Analiz. İkinci Baskıdan Çeviri*. Palme Yayıncılık, Ankara.
- [11] Hill GE, 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339.
- [12] Moore AJ. 1994. Genetic evidence for the "good genes" process of sexual selection *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 235-241.
- [13] Schulte-Hostedde A.I., Millar J.S., and Hickling G.J. 2001. Sexual dimorphism in body composition of small mammals *Can. J. Zool.* 79: 1016-1020.
- [14] Kokko H, Jennions MD, Brooks R. 2006 Unifying and testing models of sexual selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:43-66
- [15] Hunt J, Bussiere LC, Jennions MD, Brooks R. 2004. What is genetic quality? *Trends in Ecology and Evolution* 19, 329-333.
- [16] Gill B. 1995. *Ornithology, Second Edition*. W. H. Freeman and Company, New York.
- [17] Ryan MJ. 1998. Sexual selection, receiver biases and the evolution of sex differences. *Science* 281:1999-2003.
- [18] Gamlin L. 2001. *Evrim. Tübitak Popüler Bilim Kitapları*. 7. Basım.

- [19] Sandercock BK. 2001. What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds? *Wader Study Group Bull.* 96: 64–70.
- [20] Kirkpatrick M, Ryan MJ. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350:33-38.
- [21] Fisher RA. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2nd ed. Dover, New York.
- [22] Zahavi A. 1975. Mate selection - A selection for a handicap. *J theor Biol* 53: 205-214.
- [23] Zahavi A. 1977. The cost of honesty. Further remarks on the handicap principle. *J Theor. Biol.* 67:603-605.
- [24] Ryan MJ. 1990 Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 7:156-165.
- [25] Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 78:3721–3725.
- [26] Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36: 1-12.
- [27] Kodric-Brown A, Brown JH. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist.* 124:309-323.
- [28] Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science.* 218: 384-387.
- [29] Witte K. 2006. Learning and Mate Choice, in: Brown, C. (Ed.) *Fish Cognition and Behavior*. Fish and Aquatic Resources Series, 11: pp. 70-95.
- [30] Dugatkin LA. 1996. Copying and Mate Choice. In: C. M. Heyes and B. G. Galef, Jr, Editors, *Social Learning in Animals*. Academic Press, San Diego. pp. 85–101.
- [31] Dugatkin LA, Godin JGJ. 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): Age-dependent effects. *Behav. Ecol.* 4: 289-292.
- [32] Westneat D, Walters FA, McCarthy TM, Hatch MI, Hein WK. 2000. Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Animal Behaviour* 59:467–476.
- [33] White DJ, Galef BG. 1999. Mate choice copying and conspecific cueing in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour* 57:465–473.
- [34] Aokik K, Feldman MW, Kerr B. 2001. Models of sexual selection on a quantitative genetic trait when preference is acquired by sexual imprinting. *Evolution*, 55:25–32
- [35] Todd PM, Miller GF. 1993. Parental guidance suggested: How parental imprinting evolves through sexual selection as an adaptive learning mechanism. *Adapt. Behav.* 2:5–47.
- [36] Laland KN. 1994. The evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution* 48:477–489.
- [37] Ritchie MG. 2007. Sexual Selection and Speciation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:79-102.