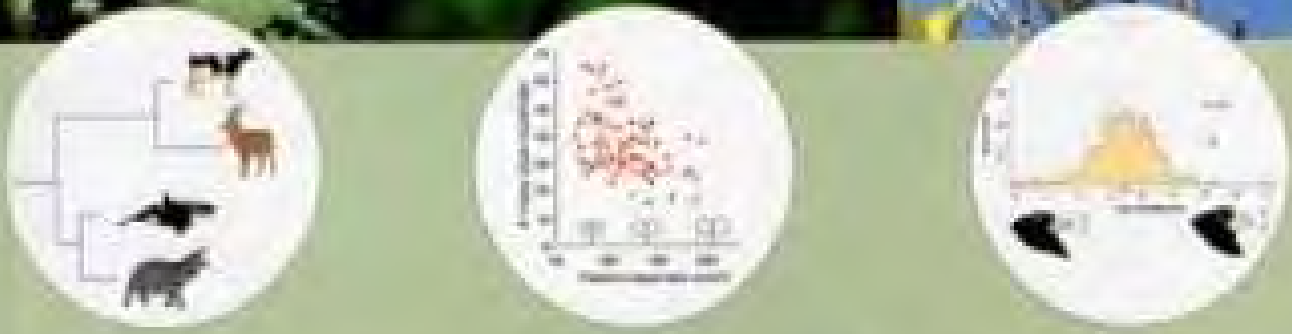
Evrimsel Analiz

İKİNCİ BASKIDAN ÇEVİRİ





Scott Freeman Jon C. Herron

ÇEVİRİ EDİTÖRLERİ

Battal Çıplak Hasan H. Başıbüyük

Süphan Karaytuğ İslam Gündüz

PALME YAYINCILIK

PALME YAYINLARI: 230

Evrimsel Analiz
Scott Freeman, John C. Herron/Çev. Ed.: Battal Çıplak, Hasan H. Başıbüyük, Süphan Karaytuğ. İslam Gündüz

Palme Yayıncılık © Ekim, 2002
ISBN: 975-8624-42-3

Kitabın Özgün Adı: **Evolutionary Analysis**
Yazarları: **Scott Freeman, John C. Herron**
Yayıncı Firma: **Prentice-Hall, Inc. (2nd Edition©1999)**
Orijinal ISBN: **0-13-017291-X**

Baskı Hazırlık: Palme Yayıncılık Ltd. Şti.
Baskı: Özkan Matbaası, Tel: 312-229 59 74

Bu kitabın Türkiye'deki her türlü yayın hakkı Palme Yayıncılık Ltd. Şti.'ne aittir, tüm hakları saklıdır. Kitabın tamamı ya da bir kısmı 5846 sayılı yasanın hükümlerine göre, kitabı yayınlayan firmanın önceden izni olmadan elektronik, mekanik, fotokopi ya da herhangi bir kayıt sistemiyle çoğaltılamaz, yayınlanamaz, depolanamaz.

GENEL DAĞITIM
PALME
YAYIN DAĞITIM PAZARLAMA İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.
A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
e-mail: palmeyayin@superonline.com

Ankara Şubesi	Olgunlar Sokak No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA	Tel: 0.312-417 95 26
Kızılay Şubesi	Bayındır Sokak No: 6/59 Adil Han Kitapçılar Çarşısı Yenişehir/ANKARA	Tel: 0.312-433 00 83
Antalya Şubesi	Anafartalar Cad. Selekler-Atıl Çarşı No: 26 ANTALYA	Tel: 0.242-247 91 37
Antalya/Üniversite Şubesi	Meltem Mah. Dumlupınar Blv. Başkent Sit. No: 4 ANTALYA	Tel: 0.242-238 32 09

Çeviri Editörlerinden

Hem insan nüfus artışının getirdiği sorunlar (gıda, sağlık, çevre sorunları vb.) hem de insanoğlunun kendisi ve genel olarak yaşama ilişkin merakı, canlı bilimlerinde bilgi üretiminin itici güçleri olarak rol oynamış ve biyolojik bilimlere özel bir nitelik kazandırmıştır. Bunun sonucunda özellikle son yıllarda canlı bilimlerinde izlenmesi güç bir hız ve hacimde bilgi üretimi gerçekleşmiş ve gerçekleşmektedir.

Evrimsel biyoloji tüm canlı bilimleri arasında, biyolojiden ziraate ve ziraatten sağlık bilimlerine kadar, harç görevi görmekte ve tümünü ilişkilendirmektedir. Diğer taraftan evrimsel biyoloji, "nereden geldik?" gibi, insanoğlunun uzun-süreli tartışma konularına eğildiğinden insanların merakına hitap etmekte ve bunların uzantısında toplumsal kültürün şekillenmesine de etki etmektedir. ... *Evrim teorisi hakkında kimler ne söylemiştir? Doğal seçilim nedir ve nasıl türlerin süreç içerisinde değişimine neden olur? Canlıların bu kadar çeşitli olmasının temelinde yatan nedenler nelerdir? Seçilimi yapay olarak uygulayarak nasıl yeni bitki veya hayvan ırkları üretebiliriz? AIDS hastalığının kökeni ve yayılması hakkında evrim bizlere neler söyleyebilir? Evrim, diğer enfeksiyonlar için bir şeyler söyleyebilir mi? Dünya üzerinde canlılık ne kadar zamandan beri var olmuştur? İnsan türü ne zamandan beri vardır ve en yakın akrabaları kimlerdir? Populasyon genetiği yok olmakta olan türlere nasıl uygulanabilir ve her zaman sonuç alınabilir mi? Soyiçi üremenin sakıncaları nelerdir?*... Bu olguların tümü, evrimsel biyolojiye disiplinler arası bir nitelik kazandırmakta ve temel bilim 'biyoloji' alanında vazgeçilmez konuma getirmektedir.

Belirtilen hususların bilincinde olarak, çok sayıda kitabın incelenmesi sonucunda, *Evrimsel Analiz* isimli bu kaynağı Türkçe'ye kazandırarak, canlı bilimleri alanında eğitim veren/gören veya konuya ilgi duyan insanlara bir hizmet götürmeyi amaçladık. Bu kitabın tercih edilmesinde üç temel neden vardı. Birincisi, okunduğunda da görüleceği gibi, kitap en yeni bilgiler kullanılarak hazırlanmıştır. İkincisi, kapsam olarak hem canlı bilimlerinde öğrenim gören/araştırma yapan hem de evrimsel biyolojiye meraklı veya entelektüel düzeyde ilgilenenlere hitap edecek şekilde hazırlanmıştır. Üçüncüsü ve belki de en önemlisi kitabın sunumudur. Adından da anlaşılacağı gibi analitik bir tarzda hazırlanan kitap, bilimsel yöntemin biyolojiye uygulamanın güzel örneklerini içermektedir ve bütün olarak dikkate alındığında evrimsel biyolojinin uğraş alanını tanımlamaktadır. ...."*Sınanmamış hipotezler, iyi bir hikaye olmaktan öte bir şey değillerdir*"..... "*Geleneksel bilgelikleri sorgulayın. Çünkü, bunlar genellikle sınanmamışlardır*".... Ayrıca, her konu için toplumsal veya uygulamaya yönelik açıklamaların verilmiş olması kitabın içeriği ve niteliğini zenginleştirmiştir.

Çeviri sırasındaki en büyük güçlük, terimlere Türkçe karşılıklar bulmaktı. Önceki Türkçe eserlerde, olduğu gibi veya Türkçe bir karşılığı ile kullanılmış ve yerleşmiş terminolojiye büyük oranda uyulmuştur. Ancak, birçok terim için yeni karşılıklar veya kullanımlar önerilmiştir. ..."*Bir canlı her hangi bir karakter için zıt seçilim baskılarının **uzlaşılarını** gösteriyor olabilir*".... "***Uyum güçleri** en yüksek olanlar bir sonraki nesli oluşturacaklardır*".... Yeni terimlerle birlikte orijinalleri verilerek kolay anlaşılmaları amaçlanmıştır. Ancak, yazarların kendi orijinal vurguları olabildiğince korunmaya çalışılmıştır.

Okuyucuları, bilimsel yöntemi canlı bilimlerdeki farklı olgulara uygulamanın, sınanabilir hipotezler kurmanın ve var olan hipotezleri alandan alana genellemenin güzel örneklerini incelemeye ve canlı bilimlerinin farklı alt disiplinlerinin bilgilerinin nasıl etkin bir şekilde ilişkilendirildiklerini keşif etmeye davet ediyoruz. Okuyucuların, öğrencilerin ve öğreticilerin öneri ve eleştirileri bizler için çok değerli olacaktır. Bu yöndeki görüşlerini çeviri editörlerine iletecek olanlara şimdiden teşekkür ediyoruz.

Battal Çıplak
Hasan H. Başıbüyük
Süphan Karaytuğ
İslam Gündüz

Ocak 2002 Antalya
Temmuz 2002 Sivas

Çeviri Kurulu

Çeviri Editörleri

Battal ÇIPLAK
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Hasan H. BAŞIBÜYÜK
Cumhuriyet Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Süphan KARAYTUĞ
Balıkesir Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

İslam GÜNDÜZ
Balıkesir Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Battal ÇIPLAK (Bölüm 8, Bölüm 15)
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Cengiz KURTONUR (Bölüm 10)
Trakya Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Fevzi BARDAKÇI (Bölüm 7)
Cumhuriyet Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Haluk KEFELİOĞLU (Bölüm 16)
Ondokuzmayıs Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Hasan H. BAŞIBÜYÜK (Bölüm 2, Bölüm 3, Bölüm 13)
Cumhuriyet Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

İslam GÜNDÜZ (Bölüm 4, Bölüm 5, Bölüm 6)
Balıkesir Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Mehmet Akif KILIÇ (Bölüm 1, Bölüm 19)
Akdeniz Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Murat BİRİCİK (Bölüm 9)
Dicle Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Murat ÖZMEN (Bölüm 11)
İnönü Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Naci DEĞERLİ (Bölüm 14, Bölüm 18)
Cumhuriyet Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Rıdvan ŞEŞEN (Bölüm 9)
Dicle Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Süphan KARAYTUĞ (Bölüm 12, Bölüm 17)
Balıkesir Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Yılmaz ÇAMLITEPE (Bölüm 10)
Trakya Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

Aydınlanmaya Bir Adım Daha...

Türkiye'nin en önemli sorunlarından birisi de analitik düşünce eksikliğidir. Analitik düşünce, kişinin yapacağı işleri ve davranışları, bilimsel temele oturtması ve her davranış ve kararının getiri ve götürüsünü doğru hesaplamasının adıdır. Analitik düşünce bir yaşam tarzıdır, ya ustalardan öğrenilir ya da doğru eğitimle kazandırılır.

Eğitim sürecinde analitik düşünce yetisini kazandıran en önemli unsurun **"Evrimsel Düşünme"** olduğu, uygar dünyanın birçok kurumu tarafından benimsenmiş ve açıklanmıştır. Analitik düşünce, doğmatik düşüncenin panzehiri olduğu için, tutucu toplumlarda, adı ne olursa olsun, lanetlenmiş ve tarih boyunca aşağılanmış; dolayısıyla kendisiyle özdeşleşen ve daha belirgin bir tavırla ortaya çıkan evrimsel düşünce de düşman ilan edilmiştir.

Her ne kadar, Anadolu toprakları birçok mitolojik öyküye yurt olmuş ise de, ne yazık ki, özellikle son bin yıl içerisinde, doğmatik düşüncenin esiri olarak, yaratıcılığını yitirmiştir. Analitik düşünce bir çeşit yasaklanma yaşamıştır.

Tarihin derinliklerinden başlayan, çeşitli kisvelere bürünerek Darwin'e kadar uzanan evrimsel düşünce, Darwin ile şekillenmiş ve Darwin ile özdeşleşmiştir. Darwin'in görüşleri zaman içerisinde yer yer, kısım kısım değişikliğe uğramış olsa da, iskelet olarak doğruluğu bilime gönül vermiş tüm çevreler tarafından tartışmasız kabul edilmiş bulunmaktadır. Artık, birçok bilimsel akademi tarafından "Evrim Kuram"ı evrenin değişmeyen tek kuramı gibi algılanmaktadır. İçeriği ilk halinden kısmen farklı olsa dahi, kendisi değişmeden kalan tek kuram evrim kuramıdır. Çünkü kuramın kendisi değişmenin ilkelerini barındırmaktadır.

Değişmeye direnen toplumları eğitmenin en iyi yolu, evrimsel düşünceyi uygun bir şekilde eğitim sürecine dahil ederek öğretmektir. Bunun için yazılı eserlere, bilim müzelerine, arşivlenmiş bilimsel materyale, en önemlisi özgür düşünen bir toplum yapısına ve bilimsel bir otoriteye gerek vardır. Bunların hepsinin Türkiye Cumhuriyeti'nde eksiksiz olarak bulunduğunu söylemek zordur. Hatta birçoğu bakımından, geri kalmış ülkelerden daha geride olduğumuz söylenebilir.

Bu açıklıkları kapatmak için sayıları çok az da olsa, uygarlık ve bilimsel düşünme çabaları için yola çıkmış bazı bilim adamları ve değerli düşünürlerin çabalarını göz ardı edemeyiz. Ancak, bu çabalar ve bu çabaları gösterenlerin sayısı, toplumu özlenen dinginliğe getirecek gücün çok altındadır.

Son zamanlarda, toplumu, evrimsel ve dolayısıyla analitik düşünceye yönlendirmek için "eğitimden sorumlu olan kuruluşların değil", ne yazık ki bazı kişilerin özel çaba sarf ettiğini görüyoruz. Bu bağlamda, lehte ve çoğunlukla da aleyhte yayınların çıktığı görülmektedir. "Statükocu" ve çıkarını cehaletten alan kesimlerin, toplumun aydınlanmasının tehlikeli olacağını anlaması uzun zaman almamış ve evrimsel düşünceye karşı koyanlar bu kesimlerce desteklenmiştir. Evrimsel düşünceyi yaymaya çalışanlar ise, "üstü kapalı ya da açık olarak" potansiyel tehlike olarak görülmeye devam edilmiştir. Çünkü evrimsel düşünce, kestirme yolu, kolaydan çözmeyi, kurnazlığı ve kaderciliği ret etmekte; başarma sırrının emekten, çalışmaktan ve bilimsel birikimden geçtiğini öğütlemektedir.

Dünyada da beğeni kazanmış, evrimsel düşünceyi en yalın ve usta bir tarzda sunan ve her biri kendi konusunda ün yapmış yazarların eseri olan bu kitabın Türkçe'ye çevrilmesi toplumu aydınlatma çabalarının yeni bir halkasını oluşturmaktadır.

Bu çeviriyi, birçok bilimsel kitabı Türkçe'ye kazandıran PALME yayıncılığın ticari bir girişiminden öte, toplumu aydınlatma bilincinin ve hedefinin bir parçası olarak gördüğümü ifade etmek isterim. PALME'nin bu çabaları gelecek kuşaklar tarafından şükranla anılacaktır.

Kitabın çevirisini üstlenen değerli meslektaşlarım da, toplumun aydınlatılması için önemli bir adım attıklarının bilincindedirler. Böyle değerli bir kitabı, toplumumuzun kullanımına sundukları için kendilerini kutluyor, toplum ve eğitim camiası adına kendilerine teşekkürlerimi sunuyorum.

Bilime yabancı bırakılmış toplumlarda bilimsel kavramların yaygın kullanımında zorlukların olduğunu, yazan ve çeviren herkes çok iyi bilir. Bu kitapta da bazı kavramların yerleşmemiş kavramlar olmasını yadırgamayalım; zaman içerisinde bu kavramların bir kısmı yerleşecek ve bir kısmı da değişime uğrayacaktır. Evrenin kurgusunu inceleyen bir konuda kitap çevirmenin bile çok büyük zorluklar taşıdığını anlamak zor değildir. Bu ekibin, büyük zorluklara rağmen bunu başardığını görmekten çok mutluyum.

Yayınevini, çevirmenleri ve editörleri tekrar kutluyorum.

Prof. Dr. Ali DEMİRSOY
25.08.2002

İçindekiler Özeti

KISIM I

GİRİŞ 1

BÖLÜM 1 Evrimsel Düşünce İçin Bir Örnek: HIV'i Anlamak *(M. Akif Kılıç)* 3

BÖLÜM 2 Evrim için Kanıtlar *(Hasan H. Başıbüyük)* 21

BÖLÜM 3 Darwinist Doğal Seçilim *(Hasan H. Başıbüyük)* 47

KISIM II

EVRİMSEL DEĞİŞİMİN MEKANİZMALARI 73

BÖLÜM 4 Mutasyon ve Genetik Varyasyon *(İslam Gündüz)* 75

BÖLÜM 5 Populasyonlarda Mendel Genetiği I: Evrimin Mekanizmaları Olarak Seçilim ve Mutasyon *(İslam Gündüz)* 109

BÖLÜM 6 Populasyonlarda Mendel Genetiği II: Göç, Genetik Sürüklenme ve Rastgele Olmayan Çiftleşme *(İslam Gündüz)* 155

BÖLÜM 7 Çoklu Lokuslarda Evrim: Bağlantı, Eşey ve Kantitatif Genetik *(Fevzi Bardakçı)* 197

KISIM III

ADAPTASYON 249

BÖLÜM 8 Adaptasyonu Çalışmak: Form ve Fonksiyonun Evrimsel Analizi *(Battal Çıplak)* 251

BÖLÜM 9 Eşeysel Seçilim *(Yılmaz Çamlıtepe, Cengiz Kurtonur)* 289

BÖLÜM 10 Akraba Seçilimi ve Sosyal Davranış *(Murat Biricik, Rıdvan Şeşen)* 331

BÖLÜM 11 Yaşlanma ve Diğer Yaşam Öyküsü Karakterleri *(Murat Özmen)* 359

KISIM IV

YAŞAM TARİHİ 401

BÖLÜM 12 Türleşme Mekanizmaları *(Süphan Karaytuğ)* 403

BÖLÜM 13 Evrimsel Ağaçların Oluşturulması *(Hasan H. Başıbüyük)* 437

BÖLÜM 14 Yaşamın Kökeni ve Prekambriyen Evrimi *(Naci Değerli)* 465

BÖLÜM 15 Kambriyen Patlaması ve Sonrası *(Battal Çıplak)* 507

BÖLÜM 16 İnsanın Evrimi *(Haluk Kefelioğlu)* 549

KISIM V

GÜNCEL ARAŞTIRMALAR—BİR ÖRNEKLEM 585

BÖLÜM 17 Gelişim ve Evrim *(Süphan Karaytuğ)* 587

BÖLÜM 18 Moleküler Evrim *(Naci Değerli)* 611

BÖLÜM 19 Evrim ve İnsan Sağlığı *(M. Akif Kılıç)* 639



İçindekiler

Çeviri Editörlerinden iii
Aydınlanmaya Bir Adım Daha... v
Önsöz xiii

KISIM I

GİRİŞ 1

BÖLÜM 1

Evrimsel Düşünce İçin Bir Örnek: HIV'i Anlamak 3

1.1 **Epideminin Doğal Tarihçesi** 4
1.2 **AZT Neden Kısa Dönemde Etkili de, Uzun Dönemde Değil?** 7
1.3 **HIV Neden Öldürücüdür?** 10
1.4 **Neden Bazı İnsanlar HIV Enfeksiyonuna Karşı Dirençlidir?** 12
1.5 **Farklı HIV Suşlarına Karşı Aşı Koruma Sağlayabilir mi?** 14
Özet 18 • Sorular 18 • Kaynak Araştırması 18 • Kaynaklar 19

BÖLÜM 2

Evrim için Kanıtlar 21

2.1 **Yaşam Formlarının Akrabalığı** 22
Kutu 2.1 Homoloji ve Model Organizmalar 25
2.2 **Zaman İçinde Değişim** 31
2.3 **Dünyanın Yaşı** 36
Kutu 2.2 Radyometrik Yaş Tayinine Yakından Bakış 40
2.4 **Veri Setleri Arasında Uyum** 41
Özet 44 • Sorular 44 • Kaynak Araştırması 45 • Kaynaklar 45

BÖLÜM 3

Darwinist Doğal Seçilim 47

3.1 **Doğal Seçilim: Darwin'in Dört Önermesi** 48
3.2 **Galapagos İspinozlarında Gaga Şeklinin Evrimi** 49
Kutu 3.1 Kalıtım Derecesinin Hesaplanmasını Karmaşıklaştıran Durumlar 52
3.3 **Doğal Seçilimin Doğası** 57
3.4 **Darwinizmin Evrimi** 62
3.5 **"Bilimsel Yaratılışçılık" Üzerine Tartışma** 65
Özet 70 • Sorular 70 • Kaynak Araştırması 71 • Kaynaklar 72

KISIM II

EVRİMSEL DEĞİŞİMİN MEKANİZMALARI 73

BÖLÜM 4

Mutasyon ve Genetik Varyasyon 75

4.1 **Yeni Aleller Nasıl Ortaya Çıkar?** 76
4.2 **Yeni Genler Nasıl Ortaya Çıkar?** 85



4.3 **Kromozom Değişimleri** 90
4.4 **Doğal Populasyonlarda Gözlenen Varyasyonların Ölçülmesi** 94
Kutu 4.1 Jel Elektroforezi 95
Özet 103 • Sorular 104 • Kaynak Araştırması 105 • Kaynaklar 106

BÖLÜM 5
Populasyonlarda Mendel Genetiği I: Evrimin Mekanizmaları Olarak Seçilim ve Mutasyon 109

5.1 **Populasyonlarda Mendel Genetiği: Hardy-Weinberg Denge Prensibi** 110
Kutu 5.1 Olasılıkların Birleştirilmesi 113
Kutu 5.2 İkiden Fazla Alel İçin Hardy-Weinberg Denge Prensibi 117
5.2 **Seçilim** 119
Kutu 5.3 Seçilim İçin Genel Bir Uygulama 122
Kutu 5.4 Resesif Genetik Bir Hastalığa Neden Olan Farklı Mutant Aleller Arasında Hardy-Weinberg Dengesi 126
Kutu 5.5 χ^2 (Khi-kare) Kullanılarak Alel ve Genotip Frekanslarının İstatistiksel Analizi 127
5.3 **Seçilim Modelleri** 129
Kutu 5.6 Gelecek Nesillerde CCR5-Δ32 Aleli Frekansının Tahmini 130
Kutu 5.7 Resesif ve Dominant Aleller Üzerinde İşleyen Seçilimin Matematiksel Hesabı 132
Kutu 5.8 Heterozigot Üstünlüğüne Bağlı Kararlı Denge Durumu ve Heterozigot Zayıflığına Bağlı Kararsız Denge Durumu 136
5.4 **Mutasyon** 142
Kutu 5.9 Evrimsel Bir Güç Olarak Mutasyonun Matematiksel Değerlendirmesi 144
Kutu 5.10 Mutasyon-seçilim Dengesi Varlığında Alel Frekansları 146
Kutu 5.11 Resesif Aleller İçin Mutasyon Oranlarının Tahmin Edilmesi 148
Özet 150 • Sorular 150 • Kaynak Araştırması 151 • Kaynaklar 152

BÖLÜM 6
Populasyonlarda Mendel Genetiği II: Göç, Genetik Sürüklenme ve Rastgele Olmayan Çiftleşme 155

6.1 **Göç** 157
Kutu 6.1 Evrimsel Bir Güç Olarak Göçün Matematiksel Hesabı 158
Kutu 6.2 Erie Gölü Su Yılanlarında Seçilim ve Göç 161
6.2 **Genetik Sürüklenme** 163
Kutu 6.3 Belirli Bir Alelin Fiksasyona Sürüklenme Olasılığı 171
Kutu 6.4 Etkin Populasyon Büyüklüğü 175
Kutu 6.5 Genetik Sürüklenme Altında Evrimsel Yer Değiştirme Oranı 179
6.3 **Rastgele Olmayan Çiftleşme** 179
Kutu 6.6 Soyiçi Üreyen Bir Populasyonda Genotip Frekansları 184
6.4 **Illinois Büyük Çayırtavuğunun Koruma Genetiği** 188
Özet 191 • Sorular 191 • Kaynak Araştırması 193 • Kaynaklar 194

BÖLÜM 7
Çoklu Lokuslarda Evrim: Bağlantı, Eşey ve Kantitatif Genetik 197

7.1 **İki Lokusta Evrim: Bağlantı Dengesi ve Bağlantı Dengesizliği** 198
Kutu 7.1 Bağlantı Dengesizliği Katsayısı 201
Kutu 7.2 İki Lokus İçin Hardy-Weinberg Analizi 202
Kutu 7.3 Eşeyli Üreme Bağlantı Dengesizliğini Düşürür 206



Kutu 7.4 CCR5-Δ32 Mutasyonunun Yaşını Hesaplamak 212
7.2 **Eşeyin Uyumsal Önemi** 213
7.3 **Kantitatif Özellikler Üzerinde Seçilim** 224
Kutu 7.5 Eklemeli Genetik Varyasyon ile Baskın Genetik Varyasyon 227
Kutu 7.6 Seçilim Gradiyenti ve Seçilim Diferansiyeli 230
Kutu 7.7 Çoklu Özellikler ve İlişkili Olan Özellikler Üzerine Seçilim 231
Özet 245 • Sorular 246 • Kaynak Araştırması 247 • Kaynaklar 248

KISIM III

Adaptation 249

BÖLÜM 8

Adaptasyonu Çalışmak: Form ve Fonksiyonun Evrimsel Analizi 251

8.1 **Tüm Hipotezler Sınanmalıdır: Zürafanın Boynu Tekrar İncelendi!** 252
8.2 **Deneyler** 255
8.3 **Gözlemsel Çalışmalar** 259
Kutu 8.1 İstatistiksel Testler Hakkında Kısa Bir Açıklama 260
8.4 **Karşılaştırmalı Metot** 265
8.5 **Fenotipik Esneklik** 268
Kutu 8.2 Filogenetik Olarak Bağımız Farklılıkların Hesaplanması 269
8.6 **Her Uyumsal Özellik Başka Bir Şeyden Evrimleşir** 271
8.7 **Uzlaşı ve Sınırlanmalar** 276
8.8 **İlginç Sorular Sormak İçin Stratejiler** 283
Özet 284 • Sorular 284 • Kaynak Araştırması 285 • Kaynaklar 287

BÖLÜM 9

Eşeysel Seçilim 289

9.1 **Eşeyli Üremede Eşitsizlikler** 292
9.2 **Erkekler Arası Rekabet: Eşeyiçi Seçilim** 295
Kutu 9.1 Erkeklerde Alternatif Çiftleşme Stratejileri 300
9.3 **Dişinin Seçimi** 302
Kutu 9.2 Eş-dışı Çiftleşmeler 306
Kutu 9.3 Sapgözlü Sineklerdeki, Denetimsiz Eşeysel Seçilim Olabilir mi? 314
9.4 **Eşeysel Rollerdeki Çeşitlilik** 317
9.5 **Bitkilerde Eşeysel Seçilim** 319
9.6 **İnsanda Vücut Büyüklüğü Yönüyle Eşeysel Dimorfizm** 322
Özet 324 • Sorular 325 • Kaynak Araştırması 327 • Kaynaklar 327

BÖLÜM 10

Akraba Seçilimi ve Sosyal Davranış 331

10.1 **Akraba Seçilimi ve Fedakarlığın Evrimi** 332
Kutu 10.1 Akrabalık Katsayısının Hesaplaması 333
Kutu 10.2 Akraba Tanıma 337
10.2 **Ösosyalliğin Evrimi** 337
Kutu 10.3 Eşey Oranının Evrimi 340
10.3 **Ebeveyn-Yavru Çatışması** 345
10.4 **Karşılıklı Fedakârlık** 349
Kutu 10.4 Mahkumun Çıkmazı: Oyun Teorisini Kullanarak İşbirliği ve Çatışmayı İnceleme 350
Özet 354 • Sorular 355 • Kaynak Araştırması 356 • Kaynaklar 357



BÖLÜM 11
Yaşlanma ve Diğer Yaşam Öyküsü Karakterleri 359

11.1 **Yaşam Öyküsü Analizlerinde Temel Konular** 361
11.2 **Organizmalar Niçin Yaşlanır ve Ölür?** 362
11.3 **Bir Birey Bir Yılda Kaç Yavru Üretmelidir?** 375
Kutu 11.1 Menapozun Evrimsel Bir Açıklaması Var Mı? 376
11.4 **Her Bir Döl Hangi Büyüklükte Olmalıdır?** 382
11.5 **Yaşam Öyküleri Arasındaki Çıkar Çatışmaları** 386
11.6 **Geniş Bir Evrimsel Kapsamda Yaşam Öyküleri** 390
Özet 396 • Sorular 396 • Kaynak Araştırması 397 • Kaynaklar 398

KISIM IV
YAŞAM TARİHİ 401

BÖLÜM 12
Türleşme Mekanizmaları 403

12.1 **Tür Kavramları** 404
Kutu 12.1 Bakterilerde Tür Kavramları 405
12.2 **İzolasyon Mekanizmaları** 409
12.3 **Farklılaşmaya Neden Olan Mekanizmalar** 414
Kutu 12.2 Parapatrik ve Simpatrik Türleşme 417
12.4 **İkincil Temas** 421
12.5 **Farklılaşma ve İzolasyonun Genetiği** 427
Kutu 12.3 NÖL Haritalaması 431
Özet 432 • Sorular 432 • Kaynak Araştırması 433 • Kaynaklar 433

BÖLÜM 13
Evrimsel Ağaçların Oluşturulması 437

13.1 **Parsimoni ve Filogeni** 438
Kutu 13.1 Kladistik Metotlar 438
13.2 **Balinaların Filogenisi** 441
Kutu 13.2 Parsimoniye Alternatifler: Maksimum Olasılık ve Genetik Uzaklık 448
13.3 **Soruları Cevaplamak İçin Filogenilerin Kullanımı** 450
Kutu 13.3 Moleküler Saat 452
Özet 459 • Sorular 460 • Kaynak Araştırması 462 • Kaynaklar 462

BÖLÜM 14
Yaşamın Kökeni ve Prekambriyen Evrimi 465

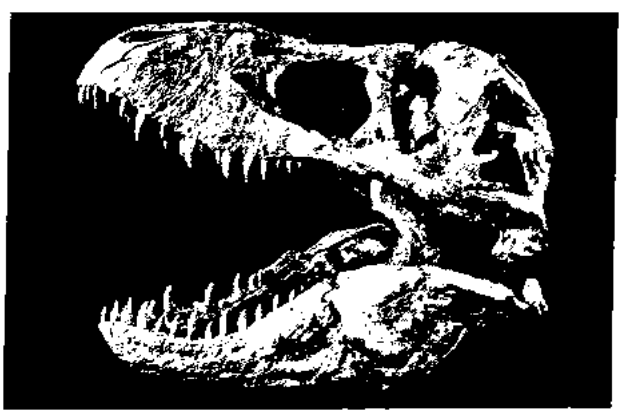
14.1 **RNA Dünyası** 467
14.2 **Geçmişe Bakış -RNA'ya Nasıl Ulaştık?** 477
Kutu 14.1 Panspermia Hipotezi 478
14.3 **Daha İleriye Bakış—Yaşam Ne Zaman Hücreleşti?** 487
Özet 501 • Sorular 501 • Kaynak Araştırması 502 • Kaynaklar 503

BÖLÜM 15
Kambriyen Patlaması ve Sonrası 507

15.1 **Fosil Kayıtların Doğası** 508
15.2 **Kambriyen Patlaması** 511
15.3 **Makro-evrimsel Modeller** 521
15.4 **Yokoluş** 527
15.5 **Son Yokoluşlar: İnsan Meteoriti** 536
Özet 543 • Sorular 543 • Kaynak Araştırması 544 • Kaynaklar 545

BÖLÜM 16
İnsanın Evrimi 549

16.1 **İnsanlar ve Günümüz İnsansı Maymunları Arasındaki Akrabalıklar** 550
16.2 **İnsanların Son Atası** 557



16.3 *Homo sapiens* Türünün Kökeni 564
16.4 İnsana Özgü Özelliklerin Evrimi 572
Kutu 16.1 Afrikalı ve Afrikalı Olmayan Populasyonların Ayrılma Zamanını Belirlemek İçin Bağlantı Dengesizliğinin Kullanılması 573
Özet 580 • Sorular 580 • Kaynak Araştırması 581 • Kaynaklar 582

KISIM V
GÜNCEL ARAŞTIRMALAR—BİR ÖRNEKLEM 585

BÖLÜM 17
Gelişim ve Evrim 587

17.1 Homeotik Genler, Model Oluşumu ve Çeşitlenme 588
17.2 Homolojinin Genetiği: Üyeler 595
17.3 Çiçekler 601
17.4 Derin Homoloji 606
Özet 607 • Sorular 607 • Kaynak Araştırması 608 • Kaynaklar 608

BÖLÜM 18
Moleküler Evrim 611

18.1 Dizi Değişiminin Miktar ve Hızı 612
18.2 DNA Dizileri Üzerinde İşleyen Doğal Seçilimin Saptanması 617
18.3 Hareketli Elementler 623
18.4 Organel Genomları 632
Özet 635 • Sorular 636 • Kaynak Araştırması 636 • Kaynaklar 637

BÖLÜM 19
Evrim ve İnsan Sağlığı 639

19.1 Evrimleşen Patojenler: Konağın İmmün Tepkisinden Kaçınma 641
19.2 Evrimleşen Patojenler: Antibiyotik Dirençliliği 647
19.3 Evrimleşen Patojenler: Virülans 651
19.4 Hücrelerin Evrimleşen Populasyonları Olarak Dokular 655
Kutu 19.1 Genetik Avcılık Medikal Bir Sırrı Çözüyor 656
19.5 Adaptasyonist Programı İnsanlara Uygulamak 659
19.6 Uyum ve Medikal Fizyoloji: Ateş 664
19.7 Uyum ve İnsan Davranışları: Ebeveynlik Yapma 669
Kutu 19.2 Kültürel Evrim Darwinist midir? 670
Özet 677 • Sorular 677 • Kaynak Araştırması 679 • Kaynaklar 679

Sözlük 681

Sözlük İndeksi 687

İndeks 689



Önsöz

Evrimsel Analiz'in amaçları ve hedef kitlesi, birinci baskıdan ikinci baskıya değişmedi. İkinci baskıda da amacımız, öğrencilere nasıl evrim çalışan bir biyolog gibi düşüneceklerini öğrenmelerine yardımcı olmaktır. Kitabın sunumu tıp, koruma biyolojisi, eğitim, bilim gazeteciliği veya araştırmacı olarak kariyer yapmaya hazırlanan biyolojik bilimleri okuyan lisans öğrencilerine göre hazırlanmıştır. Okuyucularımızın temel bilgilere sahip olduklarını ve evrimsel biyoloji ile ilgili bir dersin kişilik ve uzmanlıklarını nasıl zenginleştirebileceklerini keşfetmeye hazır olduklarını düşünüyoruz.

Yaklaşım ve felsefemiz, kitabın yeni baskısında de değişmedi. Rotamız, evrimsel biyolojinin çekirdeğini oluşturan konuları sorgulayıcı bir yaklaşım ile sunmak olacaktır. Olası her yerde, evrim çalışan biyologlarca sorulan sorularla konular güçlendirilmiştir. İnsanlar şempanzelere mi yoksa gorillere mi daha yakın akrabadır? *CCR5-Δ32* mutasyonunu taşıyan insanlar HIV ile enfeksiyona dirençli iseler, AIDS epidemisinin olduğu populasyonlarda bu alelin frekansı artar mı? Neden dinazorlar 150 milyon yıldan fazla bir süre karaların baskın hayvanları olarak kaldıktan sonra aniden ortadan kalkmışlardır? Teorik açıklamalar sıklıkla, sorulara odaklanmaya, hipotezler üretmeye ve sınanabilir öngörüler yapmaya yardımcı olacaktır. Kitapta, biyologların rakip hipotezleri sınamada kullandıkları deney ve gözlemleri tanıttıktan sonra, ortaya çıkan verileri analiz etmekte ve açık kalan hususlara değinmekteyiz. Kitap boyunca amacımız, evrimsel biyolojiyi dinamik ve gittikçe disiplinler arası bir nitelik kazanan bir girişim olarak sunmaktır.

Her ne kadar kitabın temel tanıtım ve yaklaşımı değişmemiş olsa da, kitabın organizasyonu değişmiştir.

- **Kısım I,** Giriş, evrimin neden gerçek sorunlarla ilişkili olduğunu tanıtmakta, evrim gerçeğini ortaya koymakta ve gözlemsel bir süreç olarak doğal seçilimi sunmaktadır.
- **Kısım II, Evrimsel Değişim Mekanizmaları,** mutasyon, seçilim, göç ve sürüklenmenin nasıl evrimsel değişim yarattığını keşfederek, Modern Sentezin teorik temelini oluşturmaktadır. Populasyon genetiğinin kapsamı, birinci baskıya göre oldukça genişletilmiş fakat, kutularda verilen matematiksel açıklamalarla basitleştirilmiştir. Keza, populasyon ve kantitatif genetik modellerin tıp ve koruma biyolojisi alanlarındaki gerçek problemlere nasıl uygulanabileceklerine yoğunlaşılarak, bu bölümler zenginleştirilmiştir.
- **Kısım III, Adaptasyon,** adaptasyonu çalışmakla başlayan ve eşeysel seçilim, akraba seçilimi ve yaşam öyküsü karakterleri üzerine olan seçilim ile ilgili detaylı araştırmaları sunarak devam eden yeni bir ünitedir.

- **Kısım IV, Yaşam Tarihi,** türleşme ve filogeni çıkarma metotlarının analizi ile başlamaktadır. Sonraki bölümler Prekambriyen, Fanerozoyik ve insanın evrimine odaklanmaktadır.
- **Kısım V, Güncel Araştırmalar – Bir Örneklem,** moleküler evrimin klasik ve yeni konulardaki uygulamaları ile ilgili bir bölümü kapsar. Keza, bu ünite iki yeni bölüm içermektedir. Bu bölümlerden biri, gelişim genetiği alanındaki gelişmelerden ortaya çıkan evrimsel detaylara odaklanmaktadır. Diğer bölüm, evrimsel biyolojinin epidemiyoloji, medikal fizyoloji, insan davranışları ve halk sağlığı alanlarındaki uygulamalarını ele almaktadır.

Birinci baskıdaki gibi, çoğu bölümler özel konu veya metotlar içeren, daha detaylı analizler sağlayan veya denklem türetmelerini veren kutular içermektedir. Bütün bölümler, konuları gözden geçirmek, kavramları yeni konulara uygulamak ve temel kaynakları araştırmak bağlamında öğrencileri teşvik eden bir soru setiyle bitmektedir.

Web Sayfası ve Saydamlar

Evrimsel Analiz ile eş web sayfası yeniden düzenlenmiş ve genişletilmiştir. Yeni sayfada her bir birim iki çalışma durumu içermektedir. Bu bire-bir ders sistemi öğrencileri sorular sormak, hipotezler formüle etmek, deneyler tasarlamak, verileri analiz etmek ve bunlardan sonuçlar çıkarmak durumunda bırakmaktadır. Bu birer-bir sistemde, öğrenciler, bilgisayardan indirilen simulasyonları kullanarak populasyonun genetik yapısı ile ilgili problemleri çözebilir. Keza web sayfası, seçilmiş bazı bölüm sonu sorularını cevaplamakta, kaynak araştırması için yönlendirmekte, evrimle ilgili diğer web sayfalarına bağlamakta ve kitap yazarlarına öneri ve sorularını iletme olanağı vermektedir.

Evrimsel Analiz'in web sayfasına

http://www.prenhall.com/freeman

adresinden ulaşılabilinir.

Prentice Hall'ın kitabı dört-renkli basmadaki kararlılığı, Evrimsel Analiz'deki çizim, veri grafikleri ve fotoğrafların daha kolay yorumlanmasını ve sunumun tümünü daha çekici ve anlaşılır kılmaktadır. Kitabın birinci baskısını kullanan öğreticilerin isteklerine cevaben, ikinci baskı için 100 adet tam renkli tepegöz saydam seti hazırlanmıştır. Tüm saydamlar, sınıfta kolay okunabilir büyük ve koyu harflerle yazılmıştır. Öğreticiler, yerel Prentice Hall temsilcisi veya (800) 526-0485 telefon aracılığı ile Prentice Hall fakülte servisinden sağlayabilirler.

Teşekkür

Bu kitabın ögrencilere daha iyi hizmet verebilmesi için yayınlanmış derlemeler, komisyon derlemeleri, elektronik posta önerileri, basımların paketleri ve toplantılarımızdaki diyalogları ile yapmış oldukları katkılarından dolayı tüm meslektaşlarımıza yürekten teşekkür ediyoruz. Özellikle, bu baskının ekleme ve yeniden düzenlemeleri, aşağıdaki meslektaşlarımızın düşünce ve yapıcı eleştirilerinden esinlenerek yapılmıştır:

Leticia Aviles, *University of Arizona*
Loren E. Babcock, *The Ohio State University*
David Begun, *University of Toronto*
Andrew Berry, *Harvard University*
Keith A. Crandall, *Brigham Young University*
W. Ford Doolittle, *Dalhousie University*
Jerry F. Downhower, *The Ohio State University*
Scott Edwards, *University of Washington*
Gary M. Fortier, *Delaware Valley College*
Glenys Gibson, *Acadia University*
Lonnie J. Guralnick, *Western Oregon University*
Werner G. Heim, *Colorado College*
Joel Kingsolver, *University of Washington*
Andrew H. Knoll, *Harvard University*
Robert A. Krebs, *Cleveland State University*
Catherine S. McFadden, *Harvey Mudd College*
Andrew Martin, *University of Colorado*
Arnold I. Miller, *University of Cincinnati*
Nancy A. Moran, *University of Arizona*
Stephen W. Schaeffer, *Pennsylvania State University*
Robert Sinsabaugh, *University of Toronto*
Maureen Stanton, *University of California, Davis*
Daniel B. Thompson, *University of Nevada, Las Vegas*
Sara E. Via, *University of Maryland, College Park*

Bu baskının yukarıdaki eleştirmenlerin dikkat ve yaratıcılığından ne derece yararlandığını ne kadar vurgulasak azdır. Gerçektende, bu kitap, evrim çalışmaya tutkun ve kendini öğretmeye adamış bir grubun ürünüdür.

Ayrıca, kitabın geliştirilmesi için elektronik posta ile öneriler gönderen öğrencilere de içten teşekkürlerimizi sunuyoruz. Özellikle, Puget Sound Üniversitesi'ndeki Dr. Peter Wimberger'in sınıfının yazılı eleştirileri ve Washington Üniversitesi'nde kendi öğrencilerimizin birçok yorum ve önerileri değerli katkılar getirmiştir.

Anahtar bölümlerin düzeltilmesindeki katkılarından dolayı üç meslektaşımıza ve bölüm sonu sorularının düzeltilmiş versiyonlarına yapmış olduğu katkılarından dolayı Dr. Kathleen Hunt'a özel bir minnettarlığımız vardır. Bu baskının hazırlanmasında böyle yetenekli yardımcılar bulunduğu için çok şanslıyız. Özellikle, Dalhousie Üniversitesi'nden Dr. Michael Hart, yaşam öyküsü, filogeni yorumlama ve Fanerozoyik bölümlerini düzeltti ve evrim ve gelişim bölümünün fikir babası oldu. Hart'ın literatür hakimiyeti ve evrimsel biyolojiye olan ilgisi, düzeltme sürecinde çok değerliydi; içtenliği ve bilimsel heyecanı onunla çalışmayı tamamen bir zevk haline dönüştürdü. New York State Üniversitesi'nden (Albany) Dr. Niles Lehman, yaşamın kökeni ve Prekambriyen evrimi bölümlerini düzeltti. Yaratıcılığı, tutkusu, bilgisi ve hızlı çalışması bu dinamik konudaki taze ve doğru bilgilerin öğrencilere ulaştırılmasında yaşamsaldı. Toronto Üniversitesi'nden Dr. David Begun, insanın evrimi bölümünü yeniledi. Uzmanlığı, hızla değişen bu alanda kitabın içeriğine değer biçilemez katkılarda bulundu ve kısa bir zaman kalmasına rağmen bu çalışmayı gerçekleştirmek istemesi bizleri çok memnun etti.

Prentice Hall'deki editör ve ekibinin becerileri, profesyonelliği ve kendilerini işe adamışlıkları olmasaydı bu kitap olmazdı. Paul Corey'in liderliği ve Matematik ve Bilim Editör Yöneticisi olarak kararlılığı oldukça etkili ve yararlı olmuştur. Tecrübeli Üretim Editörü Debra Wechsler, bir kitabı oluşturan binlerce ayrıntıyı mümkün olduğu kadar yanlışsız ve eksiksiz vererek olağanüstü bir iş gerçekleştirdi. Sanat Editörü Karen Branson, yetenekli bir grup sanatçıyı bir araya getirerek dört renkli resimleri hazırladı. Robin S. Manasse, kapaktaki hayvanların çizimleri de dahil olmak üzere, yeni biyolojik çizimlerin çoğunu gerçekleştirdi. Kitabın çekici tasarımını ve kapağını, Sanat Yönetmenleri Anne France, Joe Sengotta ve Jon Boylan yarattı. Web sayfasının genişletilmesi ve geliştirilmesi Andrew Stull'un sorumluluğunda gerçekleşti. Pazarlama Müdürü Jennifer Welchans, dünyanın farklı yerlerindeki öğreticile-

rin bu kitaba ulaşarak derslerinde kullanabilme şansını yakalamaları için gerekli olanakları sağlayan kişidir.

Son ve en çok, görüş ve enerjisi ile bu kitabın kaynağı olan Biyoloji Editörü Sheri Snavely'e teşekkür ederiz. Onun kitabı basmak için olan tutkusu, doğru sezgileri, esprili kişiliği ve tutkunluğu sürekli bir ilham kaynağıdır.

Scott Freeman
Jon C. Herron
Seattle, Washington



Galapagos adaları, 160 yılı aşkın zamandır evrimsel çalışmalar için doğal laboratuvar olarak hizmet vermektedir. (Frans Lanting/Minden Pictures)

GİRİŞ

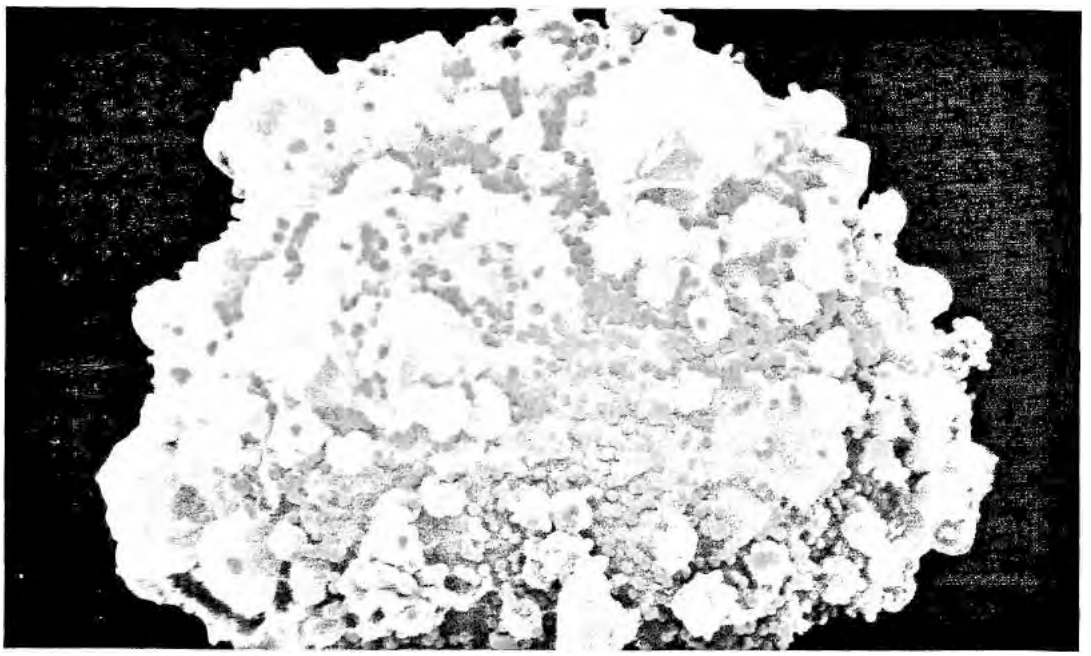
EVRİMSEL BİYOLOJİNİN EN CAN ALICI YÖNLERİNDEN BİRİ DE EVRİMİN; TEK VE organize bir mekanizmaya dayandırılmasıdır. Bu mekanizma doğal seçilimdir. Evrim çalışan bir kişinin başarması gereken ilk şey doğal seçilimi tamamen anlamak ve kavramaktır. Doğal seçilim kavram olarak basit olmasına rağmen çoğu zaman yanlış anlaşılmıştır. Sürecin nasıl çalıştığını anlamak, 'en iyi uyum sağlayan hayatta kalır' gibi sloganları aşmayı gerektirir.

Kısım I (Bölüm 1-3)'deki öncelikli amacımız, evrimsel değişim ajanı olan doğal seçilimi tanıtmak olacaktır. Bu süreci keşfe, insan immün yetmezlik virüsü (human immunodeficiency virus, HIV) ve AIDS epidemisini anlamaya ayrılan bölüm ile başlayacağız. Bunu, Bölüm 2'de yaşam tarihi boyunca bütün organizmaların zaman içinde değiştiğini veya evrimleştiğini- HIV'in son yarım yüzyılda evrimleşmesi gibi- gösteren kanıtları tekrar gözden geçirerek genişleteceğiz. Bölüm 3'de de doğal seçilimin nasıl çalıştığını daha detaylı inceleyeceğiz. Bu bölümler, Kısım II'de verilen diğer değişim mekanizmalarını anlamamız için temel oluşturacaktır.

Bu bölümlerde diğer bir amacımızda, evrim biliminde araştırmacılar tarafından kullanılan deneysel ve analitik yöntemleri tanıtmaktır. Kitap boyunca bahsedilen bu yöntemler önemlidir; çünkü, bunlar okuyucuların soru sorma, deney tasarlama, verileri analiz etme, bilimsel makaleleri eleştirebilme ve ayrıca gerçekleri kavramalarına yardımcı olacak konulardır. Detaylı örnekler, yalnızca evrimsel biyolojinin genel kavramlarını açıklamakla kalmayıp, aynı zamanda neyi nasıl bildiğimize de açıklama getirmektedir.

BÖLÜM 1

Evrimsel Düşünce İçin Bir Örnek: HIV'i Anlamak



Bu insan T hücresinden çıkan kırmızı partiküller, HIV virionlarıdır. (National Institute for Biological Standards and Control, England/Sceince Photo Library/Photo Researchers, Inc.)

BİR DERSİN BAŞINDA DURUP ŞU İKİ SORUYU SORMAK YARARLIDIR: NE TÜR BİR içerik kapsanacak? Ve bu bilginin profesyonel ve günlük yaşamıma nasıl bir katkısı olacak? Bu soruların cevaplanmasına yardımcı olmak için, insan immün yetmezlik virüsünün (human immunodeficiency virus, HIV) evrimini inceleyeceğiz. Bir patojen olan bu virüs, insan immün sistem yetmezliği sendromuna (acquired immuno deficiency syndrome, AIDS) neden olmaktadır.

Bu bölümde, evrimsel analizin faaliyet alanı, önemli bir güncel konunun detaylı bir şekilde irdelenmesiyle tanıtılacaktır. Bizim hedefimiz, evrim çalışan biyologların araştırdıkları soruları tanımlamak, evrimsel bakış açısının biyoloji bilimlerine neler sağladığını göstermek ve diğer bölümlerde detaylı bir şekilde incelenecek kavramları tanıtmaktır.

HIV, okuyucularımızın her birinin profesyonel ve kişisel yaşantılarını etkileyebilecek konular ortaya koyduğundan ele alınması gereken örnek bir çalışmadır. HIV, yayılan ve ilaç direnci hızla artan bir virüs olarak, halk sağlığı yönünden acil iki konuya örnek oluşturmaktadır. Günümüzde AIDS, insan türünün karşılaştığı en yıkıcı epidemilerden biri olarak insanlık tarihinde yerini almıştır.

Cevaplarını aradığımız sorular şunlardır:

- Neden azidotimidin (AZT) ilaç tedavisi gibi ümit verici AIDS tedavilerinin uzun dönemde etkili olmadığı gösterildi?
- Neden bazı insanlar enfeksiyona veya enfeksiyona yakalanmalarına rağmen hastalık gelişimine karşı direnç gösteriyorlar?
- HIV insanları neden öldürür?
- Bugüne kadar saptanan farklı HIV suşlarına karşı aşı koruma sağlayabilir mi?

Bir örnek olay olarak HIV, evrim çalışan biyologların adaptasyon ve çeşitlenmeyi nasıl çalıştıklarını gösterecek.

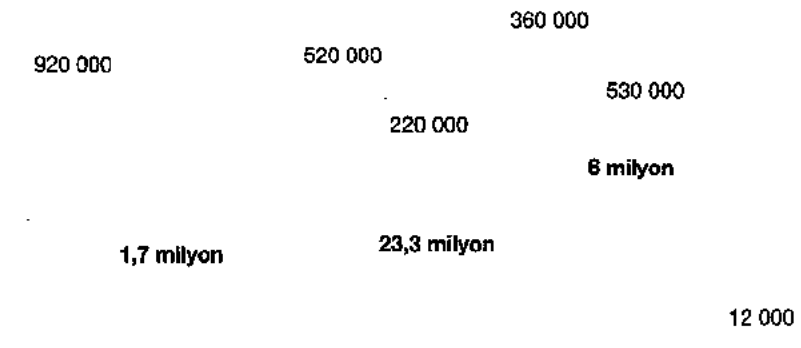
Bu soruların evrimsel biyoloji ile hiçbir ilgisi yokmuş gibi görünebilir, ancak evrimsel biyoloji kendini iki noktayı anlamaya adamış bir bilim dalıdır: (1) çevrelerinde meydana gelen değişikliklere göre populasyonlar zamana bağlı olarak nasıl değişirler ve (2) yeni türler nasıl oluşurlar. Kısaca, evrim çalışan biyolog, adaptasyon ve çeşitlilik çalışır. AIDS ve HIV hakkında sorulan sorular tam da bu bağlamda sorulmuş sorulardır. Bu soruları cevaplamaya geçmeden önce, biyolojisi hakkında biraz bilgi edinmemiz gerekiyor.

1.1 Epideminin Doğal Tarihçesi

Birleşmiş Milletler AIDS programı tarafından Aralık 1999'da yapılan hesaplamaya göre, dünya üzerinde HIV enfeksiyonuna yakalanmış yaklaşık 40 milyon insan bulunmaktadır (Piot 1998; Şekil 1.1). Epidemi günümüzde, Avrupa'yı 14. yüzyılda yerle bir eden kara vebadan daha fazla ölümlere neden olmuştur. AIDS'in 2001 yılı sonunda, insanlık tarihinde en fazla ölüme neden olan 1918 'İspanyol' gribi epidemisini geçeceğine kesin gözüyle bakılmaktadır.

HIV enfeksiyonlarının çoğu, 1980'ler ve 1990'larda ortaya çıkan birbiriyle ilişkili fakat iki farklı epidemiden kaynaklanmaktadır. Biri, Sahra Çölü'nün güneyindeki Afrika ve güney ve güneydoğu Asya'daki heteroseksüel erkek ve kadınlardan, diğeri ise Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupa'daki damar içi ilaç kullanıcıları ve homoseksüel erkeklerden kaynaklanmaktadır. Bu iki epidemi, enfeksiyona yakalanan kişilerin sayıları ve hastalığın geçiş tarzına göre tanımlanmaktadır.

AIDS vakaları, Sahra Çölü'nün güneyindeki Afrika'da önüne geçilemez boyutlardadır (bkz. Mann ve Tarantola 1998; Piot 1998). Epidemiyologlar, 23 milyondan fazla Afrikalı'nın HIV-1 enfeksiyonuna yakalandığını tahmin etmektedirler.



Şekil 1.1 HIV enfeksiyonlarının dağılımı Bu harita, HIV-1 enfeksiyonlarının coğrafi dağılımını göstermektedir. Bu haritadan çıkarılan en çarpıcı sonuç; AIDS, gelişmekte olan ülkelerin hastalığıdır. Hesaplamalara göre, HIV ile enfekte olan insanların %90'ından fazlası güney yarım kürenin yoksul ülkelerinde yaşamaktadır. Bunların üçte biri ise, Sahra Çölü'nün güneyindeki Afrika'dadır.

Bugün, Sahra Çölü'nün güneyindeki Afrika şehirlerinde, tüm yetişkin ölümlerinin %75'den fazlası AIDS kaynaklıdır. Eğer bu artış durmazsa, bazı ülkeler, iş güçlerinin 1/3'ünü bu hastalıkla kaybedeceklerdir. Bu epidemide (ve şimdilerde Hindistan ve Çin'de patlamakta olan epidemide) virüs genellikle heteroseksüel cinsel ilişki ile yeni kişilere bulaşmaktadır.

Diğer yandan, Kuzey Amerika ve Avrupa'da AIDS epidemisi, homoseksüel cinsel ilişki ile ve damar içi ilaç kullanan kişilerin iğneleri paylaşmaları nedeniyle yayılmaktadır. Gelişmiş ülkelerde populasyon geneline bakıldığı zaman enfeksiyon sıklığı düşüktür. Kuzey Amerika'da bu oran yaklaşık % 0,56'dır. Buna karşın birçok Afrika ülkesinde %10 veya daha fazladır. Bundan başka, Şekil 1.2'de görüldüğü gibi, Asya ve Afrika'da enfeksiyona yakalanma sayısında artış gözlenmesine rağmen, Kuzey Amerika ve Avrupa'da eğitimci ve araştırmacıların göstermiş olduğu çabaların karşılığı alınmaktadır. Endüstrileşmiş ülkelerde yeni HIV enfeksiyonuna yakalanma sayısında düşüş vardır.

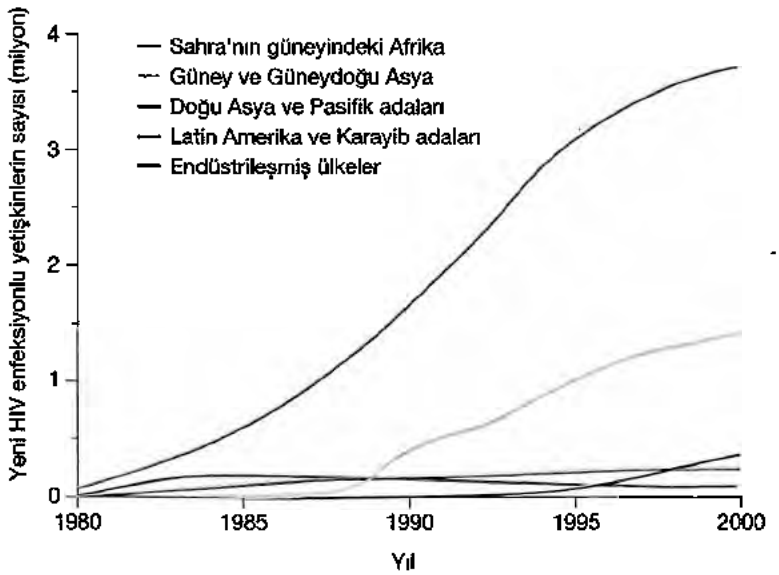
HIV Nedir?

HIV insan immün sistem hücrelerinde hasar yaratan bir parazittir.

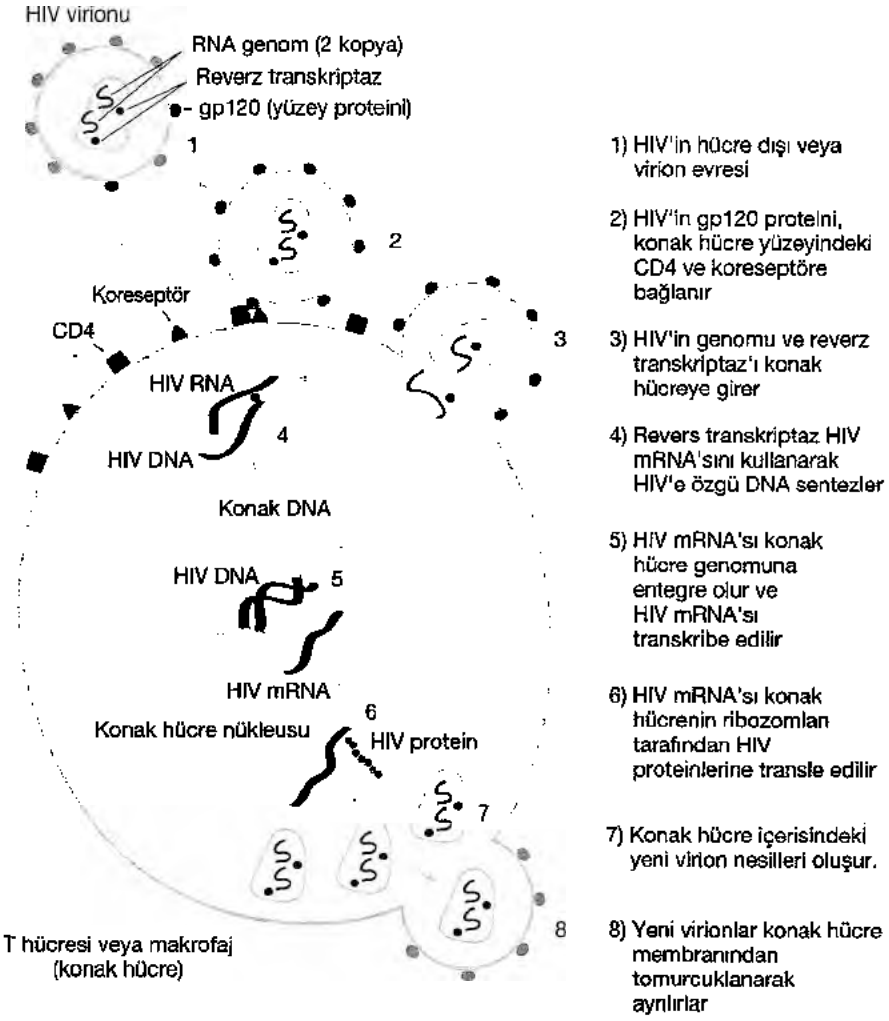
Diğer tüm virüsler gibi, HIV'de zorunlu bir hücre içi parazitidir. Yaşam döngülerini bağımsız olarak gerçekleştiremezler ve bağımlı oldukları hücre çeşidine yüksek özgüllük gösterirler. HIV, insan immün sistemi elamanlarından makrofajların ve T-lenfositlerin parazitidir. HIV'ler bulundukları hücrenin enzim sistemlerini ve enerji kaynaklarını kullanarak kendi kopyalarını yaparlar ve bu süreçte de hücreyi öldürürler.

HIV'in yaşam döngüsünün daha detaylı özeti Şekil 1.3'de verilmiştir. Basamak 1; virüsün bir konaktan diğer bir konağa aktarıldığı zaman olan hücre dışı veya bulaşıcı evreyi göstermektedir. Virüsün bu formu, virion veya partikül olarak adlandırılır. Basamak 2-8; hücre içi veya parazitik evre, yani virüsün çoğalma evresidir.

HIV'de replikasyon süreci; virionun, makrofaj ve T-lenfositlerin yüzeyinde bulunan özgül hücre proteinine (CD4 proteini) tutunması ile başlar. Hücre yüzeyine bağlanma işlemi, HIV'in hücre yüzeyinde bulunan ikinci bir proteine (koreseptör) tutunması ile tamamlanır. Bağlanma işlemi gerçekleştikten sonra, virionu saran kılıf (kapsit) ile hücre membranı arasında kaynaşma gerçekleşir (basamak 2 ve 3) ve virion içeriği hücreye girer (basamak 3). Bu içerik, virüsün diployit genomu (iki aynı RNA molekülü) ile bu genomun transkripsiyonunu gerçekleştiren, reverz transkriptaz proteinidir.



Şekil 1.2 Coğrafi alanlara göre HIV enfeksiyonu oranları Bu grafik, beş geniş coğrafi alandaki yıllık yeni HIV enfeksiyonlarının yaklaşık sayısını vermektedir. Yeni HIV enfeksiyonlarının sayısı Kuzey Amerika ve Avrupa'da düşerken, Afrika ve Asya'da sürekli artmaktadır.



Şekil 1.3 HIV'in yaşam döngüsü

Yaşam döngüsünün bir sonraki basamağı, basamak 4'de görülmektedir. Reverz transkriptaz virüs DNA'sının sentezini konak hücre içinde, konağın ATP ve nükleotidlerini kullanarak gerçekleştirir. Daha sonra, viral DNA konak hücre çekirdeğine girer ve konak genomuna entegre olur ve konak hücrenin RNA polimeraz II enzimi tarafından transkribe edilir (basamak 5). Bunun sonucunda oluşan viral mRNA, konak hücrenin ribozomları tarafından translasyona tabi tutularak proteinler üretilir (basamak 6).

HIV ve diğer 'retrovirüslerin' genetik bilgi akışı, içinde bulunduğu hücre ve diğer birçok DNA virüsünden farklıdır. Bir retrovirüs olan HIV'in genetik bilgi akışı, normalde olduğu gibi, DNA → mRNA → protein şeklinde gerçekleşmez. Bunun yerine, genetik bilgi RNA → DNA → mRNA → protein şeklinde gerçekleşir. İlk basamaktaki bu tersten bilgi akışı, retrovirüslerin 'retro' (tersten işleyen) ve reverz transkriptazın 'reverz' (ters) olarak adlandırılmasında ilham kaynağı olmuştur.

Viral proteinlerin ve RNA genom kopyalarının sentezlenmesinden sonra, yeni virionlar konak hücre sitoplazmasında oluşur (basamak 7). Basamak 8'de gösterildiği gibi, hücre döngüsü; yeni virionların hücre membranından tomurcuklanarak hücre dışına salınımı ile sonuçlanır. Daha sonra bu virionlar kan dolaşımı ile tüm vücuda yayılmaya başlar. Eğer aynı konakta CD4 yüzey reseptörüne sahip yeni bir hücreye rast gelirlerse, hayat döngüleri yeniden başlar ya da virionlar, yeni bir konağa kan transferi, iğne paylaşımı veya cinsel ilişki ile geçebilirler.

Bu yaşam döngüsünde dikkat çeken en önemli nokta; virüsün konak hücrenin enzim sistemini (konağın polimerazlarını, ribozomlarını ve tRNA'larını) hemen

hemen her basamakta kullanmasıdır. Bu nedenledir ki, viral hastalıkların tedavisi çok zordur. Virüsün yaşam döngüsünü etkileyen ilaçlar, aynı zamanda konak hücrenin enzimatik faliyetlerini de olumsuz bir şekilde etkileyebildiklerinden, bu ilaçlar halsizlik ve zayıf düşme gibi yan etkilere neden olurlar.

HIV Nasıl AIDS'e Neden Olur?

İnsan vücudu, HIV virüsüne iki yolla cevap verir: kan dolaşımında bulunan virionları yok ederek veya yeni virion partiküllerinin oluşumu ve salınımından önce kendi enfekte hücrelerini öldürerek. HIV'in enfekte ettiği hücreler (makrofaj ve T-lenfositler) immün cevabın oluşturulmasında çok önemlidirler. HIV enfeksiyonu bu hücreleri öldürdüğü için, ilerlemiş HIV enfeksiyonu immün cevabı çökertmeye başlar. İmmün sistemin çökmesi sonucu oluşan durum, AIDS olarak bilinmektedir. Bu sendrom, immün sistemi sağlam olan kişilerde nadiren problemlere neden olan bakteri ve maya patojenlerinin, fırsatçı enfeksiyonlar oluşturması ile karakterizedir. HIV ile enfekte olmuş kişilerin AIDS semptomları göstermesinden sonra, genellikle 2 yıl içinde ölüm gözlenir.

AIDS, HIV enfeksiyonunun bir seviyeye ulaşmasından sonra immün sistemin fonksiyonunu tam olarak yerine getirememesi ile başlar.

Bu bilgilerden sonra, HIV'in evrimi hakkındaki soruları keşfetmeye hazırız. Epidemiyle savaşan herkesi hayal kırıklığına uğratan birinci konu şudur: HIV ile mücadelede kullanılabilecek ilaçları geliştirmek neden bu kadar zordur? Bu konu kesinlikle bu alanda çalışmaların yapılmıyor olmasından kaynaklanmamaktadır, çünkü; hükümetler ve özel şirketler AIDS araştırmalarına ve ilaç geliştirmeye yüz milyonlarca dolarlarını harcamaktadır. İlk anti-AIDS ilaçlarından biri olan AZT'nin öyküsü, bunlara tipik bir örnektir. İlk başlarda AZT ümit verici görünmüş ama daha sonra büyük bir hayal kırıklığı yaratmıştır. Bunun neden böyle olduğunu açıklayabilmek için, doğal seçilim ile evrimleşme prensiplerini tanıtmamız gerekmektedir.

1.2 AZT Neden Kısa Dönemde Etkili de, Uzun Dönemde Değil?

Viral enfeksiyonlarla savaşmak için, araştırmacılar virüse özgü enzimleri inhibe edecek ilaçları bulmaya çalışırlar. Örneğin, reverz transkriptazın aktivitesini önleyen bir ilaç, kullanıcıda en az yan etki ile, retrovirüsü etkin ve özgül bir şekilde öldürebilmelidir. Bu tam anlamıyla azidotimidin (AZT)'in, HIV ile savaşta kullanılmasının ardındaki mantıktır.

HIV genomunun sentezi, reverz transkriptazın timin yerine AZT eklemesi sonucu durur. Bu yolla AZT, enfeksiyonunun yayılımını yavaşlatabilir veya durdurabilir.

AZT'nin adındaki *timidin* kelimesine dikkat edin: AZT bir nükleotid analoğu olup, yapı olarak normal timine benzer ve bundan dolayı da reverz transkriptazı 'aldatır'. Normalde, reverz transkriptaz, uzamakta olan (sentezi yapılan) DNA iplikçiğine timin 5'-üçfosfatı ekler. Fakat, AZT varlığında, bunun yerine yanlışlıkla AZT eklemektedir. Bu yanlış yerleştirme, reverz transkripsiyonu durdurur, çünkü; AZT, zincir uzaması için gerekli olan yeni bir nükleotidin eklenmesine izin vermeyecektir. Böylece AZT, yeni viral proteinlere ve virionlara giden yolu keserek enfeksiyonu durduracaktır.

İlk testlerde AZT fonksiyonunu yerine getirdi. AIDS hastalarında, makrofaj ve T hücre kayıplarını etkili bir şekilde durdurdu. Bunun yanında, AZT, bulunduğu hücredeki DNA polimeraz aktivitesini de bazen aldattığı ve DNA sentezini önlediği için, birçok ciddi yan etkiler ortaya çıkardı. Ancak, aynı zamanda, hastalığın inhibe edilebileceği veya en azından ilerlemesinin yavaşlatılabileceği ümidini de verdi. Fakat, 1989'da, ilacın kullanımından birkaç yıl sonra, hastalar tedaviye cevap vermeyi durdurdu ve CD4 hücrelerinin sayılarında yine azalma başladı. Neden?

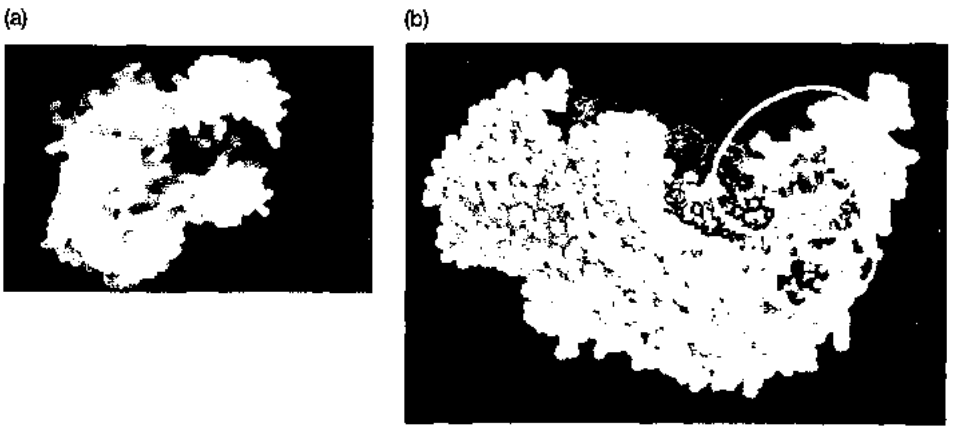
Bu soruyu cevaplamak için bir deney tasarlayalım: Eğer, AZT varlığında replike olabilen bir HIV virionu dizayn etmek istersek, ne yaparız? Bu soruya en basit ce-

vap, reverz transkriptazın aktif bölgesinde değişiklik yaparak, enzimi AZT varlığında daha az yanlış yapar hale getirmek olabilir. Pratikte, mutajenik kimyasalları veya iyonize radyasyonu kullanarak, HIV genomlarının baz dizilimlerini değiştirebilir ve amino asit dizileri değişmiş proteinleri olan HIV suşları oluşturabiliriz. Birçok mutant oluşturulursa, bu mutantların en azından birkaç tanesi normal timini tanıyan ve bağlayan bölgesinde bir değişikliğe sahip reverz transkriptaz molekülü olacaktır (Şekil 1.4a). Eğer bu değişmiş dizilimlere sahip enzimlerden birinin AZT'yi normal nükleotid ile karıştırması daha az olası ise (yani normal nükleotidi AZT'den daha iyi ayırt edebiliyorsa), mutant HIV suşu ilaç varlığında bile replikasyonuna devam edebilecektir. Böylece, AZT tedavisi uygulanan HIV virion populasyonlarında, AZT varlığında replike olamayan HIV suşlarının sayıları azalırken, yeni suş, populasyonlarda zamanla baskın hale gelecektir.

Reverz transkriptaz enziminin aktif bölgesindeki bazı mutasyonlar, timin yerine AZT eklemesini daha azaltır.

Bu teorik deneydeki basamaklar, gerçekten HIV hastalarının vücudunda oluşmuştur. Bunu nasıl biliyoruz? Araştırmacılar, AZT tedavisi gören hastalardan düzenli olarak HIV virion örnekleri aldılar. Her bir HIV virüs örneğinin reverz transkriptaz geninin baz dizilimini saptadılar. *Aynı hastalardan* tedavi öncesi alınan virüs suşlarının genetik yapısının, tedavinin ileri evrelerinde alınan virüs suşlarınınkinden farklı olduğunu buldular. Viral populasyon AZT'ye dirençli hale gelmişti. AZT direnci ile ilgili mutasyonlar hastalarda çoğu kez aynıydı (St. Clair vd. 1991; Mohri vd. 1993; Shirasaka vd. 1993), ve bu mutasyonlar reverz transkriptazın aktif merkezinde bulunmaktaydı (Şekil 1.4b). Araştırmacılar, düzinelerce AIDS hastasında AZT direncinin evrimini doğrudan olarak gözlediler. HIV genomundaki mutasyonlar, her bir bireyde, reverz transkriptazın aktif bölgesinde spesifik amino asit değişimlerine neden oluyordu. Bu genetik değişimler, mutant suşların AZT varlığında replike olabilmelerini sağladı. Burada, tasarladığımız deneyden farklı olarak, değişiklik bilinçli olarak oluşmadı. Öyleyse, viral suşlardaki bu değişiklik nasıl oluştu?

Bunun cevabı iki yönlüdür: 1) Reverz transkriptaz hata yapmaya eğilimli bir enzimdir, 2) HIV genomu, hataları düzelten enzimleri kodlayan genlere sahip değildir. (HIV, bu bağlamda diğer birçok retrovirüse benzer, ama genomu bizim gibi DNA olan organizmalardan farklıdır.) Bundan dolayı, reverz transkriptaz enzimi tarafından oluşturulan DNA transkriptlerinin yarısından fazlası en az bir yanlış veya mutasyon içerir (Hübner vd. 1992; Wain-Hobson 1993). HIV, bugüne kadar in-



Şekil 1.4 Reverz transkriptazın bilgisayarla oluşturulmuş görüntüsü (a) Bu resim, substratın (RNA'nın), reverz transkriptaz enzimine bağlandığı büyük oluğu gösterir. (b) Resimdeki kırmızı kürecikler, AZT direnci ile ilgili amino asit değişikliğinin olduğu bölgeyi gösterir. Bunların, enzimin oluğunda veya aktif bölgesinde bulunduğuna dikkat edin.(John Cohen, Lori Kohlstaed'den "AIDS Research: The Mood is Uncertain" Science, Vol. 260, May 28, 1993)

celenen virüs veya organizmalar içinde en yüksek mutasyon oranına sahip olan organizmadır. Enfeksiyon sırasında her bir hastada binlerce HIV replikasyonu gerçekleştiğinden, bir HIV suşu süreç içerisinde yüzlerce farklı reverz transkriptaz çeşidi verebilir.

Kısaca, bu reverz transkriptaz mutantlarının çokluğu nedeniyle, enzimin AZT'ye olan ilgisini azaltan amino asit değişikliğine sahip bir veya birden fazla reverz transkriptaz çeşidinin hastada bulunması olasıdır. Eğer hasta AZT kullanırsa, değişikliğe sahip olmayan HIV suşları baskılanırken, dirençli mutantlar hala bir miktar DNA sentezi gerçekleştirebilecek ve yeni virionlar verebilecektir. Dirençli olan virionlar çoğalırken, dirençli olmayanlar çoğalamayacak ve hastaların vücutlarında AZT'ye dirençli virionların sayısı zamanla artacaktır. Diğer taraftan, her bir yeni virion nesli, ek yeni mutasyonlar içerebilir. Bu ek mutasyonların bazıları AZT varlığında reverz transkriptazın fonksiyon gösterme yeteneğini artırabilir. Yeni mutantlar daha hızlı çoğalacaklarından, düşük dirençli atasal formlarına göre, sayılarında artış olacaktır.

Zamanla HIV populasyonlarının genetik yapılarında meydana gelen değişiklikler ilaç direnci artışına neden olmuştur. Bu doğal seçilim ile evrimleşmeye bir örnektir.

Süreç içerisinde viral populasyonda meydana gelen bu değişim, doğal seçilim ile evrimleşme olarak adlandırılır. AZT kullanan hastalarda bu durum o kadar sürekli olarak ortaya çıkmıştır ki, AZT'nin yalnız başına AIDS tedavisinde kullanımı yasaklanmıştır. Bunun yanında, ddI ve ddC gibi diğer nükleotit analogları, kendi başlarına veya AZT ile birlikte kullanıldıklarında, HIV populasyonlarında çoklu ilaç direnci gelişmiştir (Larder vd. 1993; Shirasaka vd. 1993; Mohri vd. 1993). Proteaz inhibitörleri denilen ilaç grubuna karşı direnç, ilaçların piyasaya çıkışından sonra iki yıl içinde oluşmuştur (Ala vd. 1997; Deeks vd. 1997).

Şimdi biraz farklı bir soru üzerine düşünelim. Şu ana kadar, farklı reverz transkriptaz genleri taşıyan virionların AZT bulunan ortamdaki (konak hücrelerdeki) akıbetini inceledik. Mutant HIV suşlarının çoğalmaları, AZT içermeyen konak hücrelerde daha mı etkindir? Cevap, 'hayır' olacaktır. AZT tedavisi başlatılıp daha sonra durdurulduğunda, AZT-dirençli virionların oranları zamanla azalmış ve AZT tedavisi başlamadan önceki seviyeye geri dönmüştür. Reverz transkriptazın orijinal amino asit dizilimini kazanmasını sağlayan geri-mutasyonlar, doğal seçilim tarafından desteklenmiştir (St. Clair vd. 1991). Doğal seçilimin ne kadar dinamik olduğuna dikkat edin: doğal seçilim, AZT yokluğunda mutant olmayan virionları teşvik ederken; AZT varlığında, mutant virionları destekler. Doğal seçilim ile evrim, tek yönlü ve geri dönüşümsüz müdür? Cevap, kesinlikle 'hayır' olacaktır.

İncelediğimiz bu süreç dört basamaktan oluşmaktadır:

1. Reverz transkriptazın neden olduğu transkripsiyon yanlışlıkları, reverz transkriptaz geninde mutasyonlara neden olur.

2. Bu mutasyonlar, virionların enzim fonksiyonlarında çeşitlenmeye neden olur.

3. Bunlardan bazıları, AZT'li ortamda, hayatta kalabilme ve çoğalma yönünden diğerlerinden daha başarılı hale gelir. Bu durum, bu virionların mutant reverz transkriptaz enzimlerindeki fonksiyonel özellikleri nedeniyledir.

4. Bu mutasyonlar da, AZT-dirençli virionların yeni döllerine aktarılmıştır.

Bu süreç sonucu, yeni virion suşları konakların HIV populasyonlarında baskın hale gelmektedir.Ve bu sürecin sonunda, HIV populasyonunun genetik kompozisyonu başlangıçtakine göre farklı hale gelmiştir. İşte bu durum, doğal seçilim ile evrimleşmedir.

1.3 HIV Neden Öldürücüdür?

Evrim çalışan biyolog olabilmenin koşullarından biri, bir organizma gibi düşünmeyi öğrenmektir. Bu bir bağlamda biyologların 'seçilim düşüncesi' dedikleri şeyin uygulanmasıdır. Örneğin, HIV açısından, konakta hastalığa neden olma eğilimi (**virülans** denilen özellik) temel olarak HIV'in çoğalma hızının bir işlevidir. Konağın hastalanması, virüsün yüksek çoğalma hızının bir yan etkisidir. Aşırı çoğalma oranı konağın ölümüne neden olur. Seçilim düşüncesine göre, HIV'in neden öldürücü olduğunu anlamanın yolu, bu kadar hızlı replike olmanın virionlar için neden avantajlı olduğunu anlamaktan geçer. Eğer HIV, ilaç tedavilerine cevap olarak bu kadar kolay farklılaşabiliyorsa, neden konağına daha az zarar veren bir virüs olma yönünde evrimleşmemiştir?

Bu gibi sorular için cevap bazen; çünkü 'evrimleşemez'dir. HIV suşları, daha yavaş çoğalsalar ve konaklarını öldürmeseler, daha fazla insanı enfekte etmek açısından belki de daha başarılı olabilirler. Reverz transkriptaz enziminin bazı özelliklerinin değiştirilemez oluşu veya CD4 hücrelerini hedef seçmeleri enfeksiyonu kaçınılmaz olarak öldürücü kıldığından bu durum gerçekleşemez. Organizmaların birçok yönden sınırlandırılmış ve zorunlu kılınmış olduklarını gözden kaçırmamalıyız. Doğal seçilim, yaşam döngüsünü her açıdan mükemmelleştiremez.

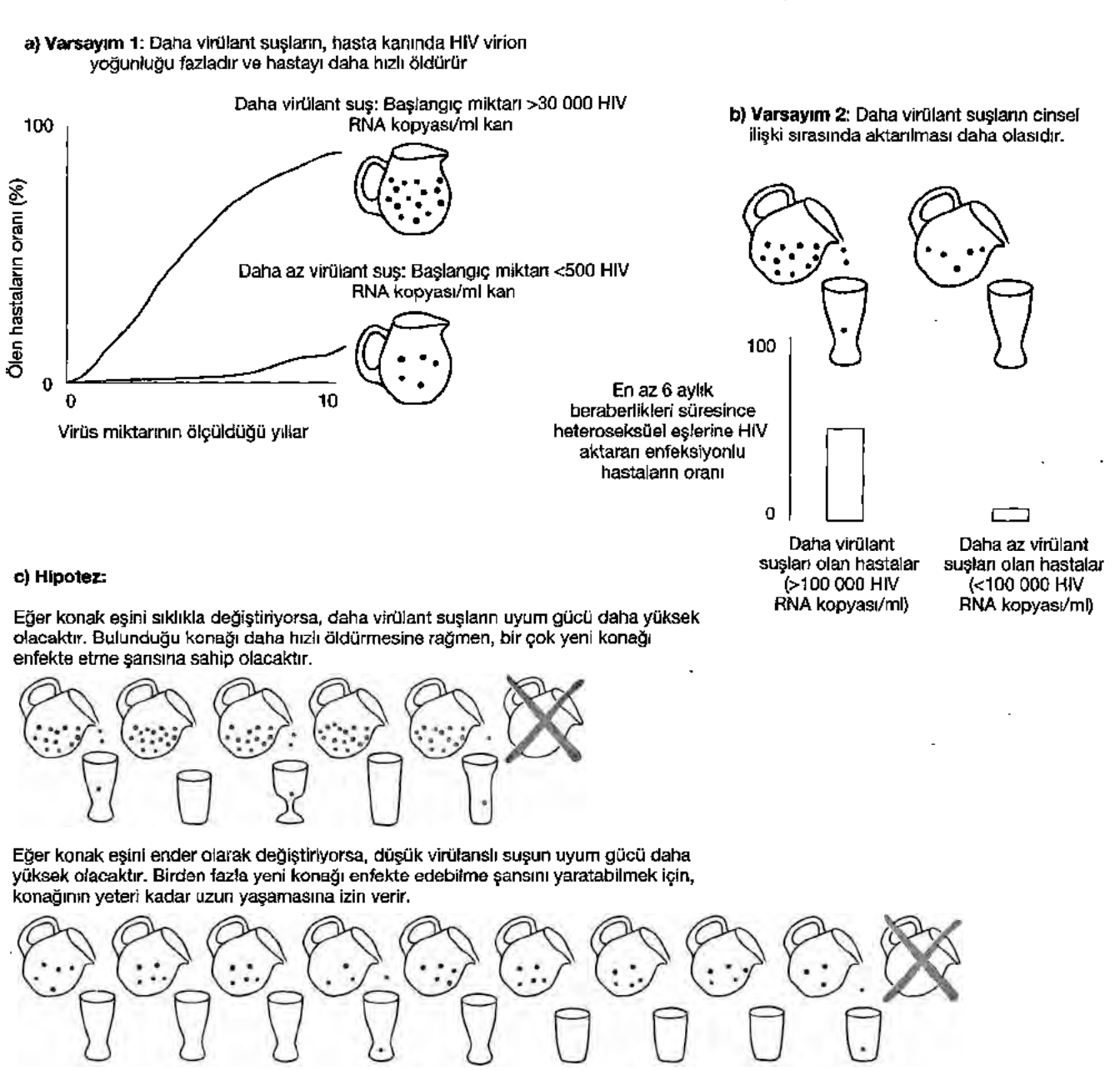
Ancak kanıtlar, sınırlamaların HIV'in yüksek virülansının nedeni olmadığını göstermektedir. Öldürücü olmayan birçok hastalık CD4 hücrelerini etkiler. Örneğin, insan herpes virüs 6, bebeklerde sadece yüksek ateş ve deride geçici döküntü yaratan rozeole benzer bir hastalığa neden olur (bkz. Culliton 1990). Başka bir örnek ise, HIV-2 virüsüdür ve bu da çoğunlukla öldürücü değildir (Ewald 1994; Marlink vd. 1994). Bu araştırmalar, birçok CD4 hücresini etkileyen hastalıkların bahsedildiği gibi yüksek virülanslı olmadığını göstermektedir.

HIV'in virülansı için diğer bir açıklama ise, virüsün virülans derecesinde çeşitlilik olmadığı için zararsız form yönünde evrimleşmenin gerçekleşmediği şeklindedir. Eğer virülans seviyesini değiştirecek mutasyonlar yoksa, virülans doğal seçilim ile evrimleşemez. Fakat üç farklı kanıt grubu, bu hipoteze karşıdır. Birincisi, enfeksiyonun geç evresinde baskın duruma geçen HIV-1 suşlarının, enfeksiyonun ilk evresindeki suşlara göre, hücre kültüründe daha hızlı çoğalmaları, geç evredeki suşların daha virülant olduğunu önermektedir (bkz. Goldsmith 1990; Ewald 1994). İkincisi, virülans artışı ile ilişkili özgül baz değişimleri saptanmıştır (bu baz değişimleri, HIV virionlarının yüzeyinde bulunan gp120 proteinini kodlayan gende görülmüştür; bkz. Deacon vd. 1995). Üçüncü hipotez ise, virülans azalışı ile ilişkili özgül genetik değişiklikler tanımlanmıştır (bu baz değişiklikleri, HIV'nin regülatör proteinlerinden birini kodlayan gende bulunmuştur, bkz. Deacon vd. 1995)

HIV'in neden öldürücü olduğunu açıklayan birçok alternatif hipotez vardır. HIV'in virülansı (1) immün sistem hücrelerini enfekte etmesinin kaçınılmaz bir sonucu olabilir, (2) genetik varyasyonun olmaması olabilir, veya (3) bir özelliğin, bazı HIV suşlarının özel çevrelerde başarılı olmasını sağlayabilmesi olabilir.

Üçüncü hipoteze göre; doğal seçilim, HIV-1'in yüksek virülanslı suşlarını desteklemiştir. Paul Ewald tarafından ortaya atılan 'aktarılma sıklığı' hipotezi (Ewald 1994), Şekil 1.5'de gösterilmiştir. Bu hipotezde, cinsel ilişki ile aktarılan hastalıkların bir konaktan yeni bir konağa geçişi sıklıkla gerçekleşiyorsa, doğal seçilimin virülans artışını destekleyeceği öngörüsünde bulunulmaktadır. Fakat yeni bir konağa geçiş seyrek ise, seçilim, daha zararsız suşların artışını destekleyecektir.

Aktarılma sıklığı hipotezindeki anahtar kavram 'uzlaşılar'dır. Evrim çalışan biyologlar uzlaşıları, rekabet içindeki stratejilerin faydaları ve zararları bağlamında analiz ederler. Buradaki stratejiler yavaş veya hızlı çoğalmadır. Bir virion için hızlı çoğalmanın kazancı, bulunduğu konağın kanındaki artış ile yaygın hale gelerek cinsel ilişki sırasında aktarılma şansını arttırmasıdır. Hızlı çoğalmanın bedeli ise, çok mik-



Şekil 1.5 Aktarılma sıklığı hipotezi Üstteki grafikler, aktarılma sıklığı hipotezininin dayandığı iki önemli varsayımı göstermektedir. (a)'daki veriler J.W. Mellors, 1998. *Scientific American 279* (July): 90'dan; (b)'deki veriler M.V. Ragni vd. *Journal of Acquired Immune Deficiency Syndromes and Human Retrovirology* 17: 42-45. Bu varsayımlara göre, cinsel ilişki ile aktarılan patojenlerin virülant suşları, eş değişim oranının yüksek olduğu populasyonlarda daha etkin bir şekilde yayılırken, zararsız suşlar, eş değişim oranının düşük olduğu populasyonlarda daha etkin bir şekilde yayılacaktır (c'ye bkz.).

tarda CD4 hücresini öldürerek konakta hastalığa neden olmak ve konağın cinsel ilişkide bulunmasını azaltmaktır.

Aktarılma sıklığı hipotezinin dayandığı mantık şimdi daha net anlaşılmaktadır: Eğer insanlar, cinsel ilişkide bulundukları eşlerini seyrek olarak değiştiriyorlarsa, her bir cinsel ilişkinin yeni bir eşle gerçekleşmesi mümkün değildir. Böyle bir ortamda, her bir cinsel ilişki ile virionun yeni bir konağa aktarılması olası değildir. Eğer, enfeksiyonlu insanlar monogomik (tek eşli) iseler, yüksek virülansa sahip HIV formları, her iki eşi de başka bir konağa aktarılma gerçekleşmeden önce öldürecektir. Eğer konak populasyonda monogami yaygınsa, yüksek virülansa sahip vi-

HIV suşları arasındaki virülans derecesi farklılıkları, rekabet eden stratejilerin zararları ve faydaları bağlamında analiz edilebilir. Hangi stratejinin başarılı olacağı çevresel koşullara (burada ise, farklı kişilerle cinsel ilişkiye girmenin derecesine) bağlıdır.

rüs formu yok olacak ve bunun yerine, yavaş üreyen HIV formlarının frekansı artacaktır. Niçin? Bu suşlar herhangi bir zamanda konağın kan dolaşımında veya semeninde daha az sayıda bulunacak, ancak bu monogomik kişiler boşanma veya eşlerinin ölümünden sonra ara sıra yeni kişilerle cinsel ilişkide bulunurlarsa, virionlar aktarılabilecektir.

Bunun tam tersi, eğer çok sayıda kişi ile cinsel ilişki kurma yaygın hale gelirse, yüksek virülansa sahip suşlar, yavaş replike olanlara oranla, yeni konaklara daha sıklıkla aktarılacaktır. Böylece, yüksek virülanslı suşların, toplam viral populasyondaki frekansı artacaktır.

Ewald'in iddiasına göre, yüksek virülanslı suşların HIV populasyonlarında baskın hale gelmelerinin nedeni; doğu ve orta Afrika'daki hetoroseksüel erkek ve kadınlar ile, Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupa'daki homoseksüel erkeklerin cinsel yaşamlarındaki davranış değişikliğidir. 1970 ve 1980'lerdeki ekonomik nedenlerden dolayı, milyonlarca Afrikalı erkek yaşadıkları kırsal kesimden, Zaire, Uganda ve Kenya'nın büyük şehirlerine çalışmak için göç etmiştir. Bununla birlikte, bu şehirlerde aniden büyük bir seks endüstrisi oluşmuş ve bazı şehirlerde bu işi yapan bir kadının bir yılda ilişkiye girdiği kişi sayısı 1000'i bulmuştur (Ewald 1994). Aynı şekilde, 1970 ve 1980'lerde Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupa'daki homoseksüel erkekler arasında eş değiştirme oranı yüksektir (altı ayda 10 eşe kadar) (Koblin vd. 1992). Aktarılma sıklığı hipotezi, aktarılma dinamiğindeki değişimlerin konak populasyonlardaki bu davranış değişikliklerinden kaynaklandığını ve bunların da vürülant HIV suşlarının evrimleşmesini güçlü bir şekilde desteklediğini öngörmektedir.

Bu hipotez aynı zamanda, konakların cinsel ilişkide bulundukları eşleri ne kadar sıklıkla değiştirdiklerine bağlı olarak, farklı populasyonlardaki insanların farklı virülans derecelerine sahip HIV suşlarını barındırabileceklerini tahmin etmektedir. Şu an devam etmekte olan iki doğal deney, bu hipotezin ne kadar geçerli olduğunu anlamamıza yardımcı olabilecektir.

- Epideminin başlamasından bu yana, Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupadaki homoseksüel erkekler asasındaki eş değiştirme sıklığı hızla düşmüş (Adip vd. 1991) ve kondom kullanma oranı artmıştır (Catania vd. 1992). Bunun tam tersine, Afrika'da kondom kullanımı ve cinsel ilişki davranışları çok az değişmişti (Editörler 1995). Aktarılma sıklığı hipotezinin tahminine göre; HIV, Kuzey Amerika ve Avrupa'da zamanla daha az öldürücü olacak, ama orta ve doğu Afrika'da ve belki Asya'da ise insanları daha kısa süreli enfeksiyonlarla öldürmeye devam edecektir.
- HIV-2, HIV-1'in yakın akrabası olup benzer hayat döngüsüne ve genetik yapıya sahiptir, ama çok daha zararsızdır (De Cock vd. 1993). HIV-2, eş değişiminin az olmasından dolayı, cinsel ilişki ile aktarılma sıklığı düşük olan Batı Afrika'dan, kısa bir zaman önce Hindistan'a geçmiştir ve aktarılma oranı Hindistan'da çok daha yüksek olabilir (Ewald 1994). Eğer araştırmacılar, daha fazla sayıda kişiyle cinsel ilişkide bulunma sonucu HIV-2'nin, Hindistan'da batı Afrika'dan daha hızlı aktarıldığını gösterirlerse, aktarılma sıklığı hipotezi yüksek virülansa sahip Asya HIV-2 suşlarının evrimleşeceğini tahmin etmektedir.

Aktarılma oranı hipotezi doğru mudur? Bunu sadece zaman ve veriler söylecektir.

1.4 Neden Bazı İnsanlar HIV Enfeksiyonuna Karşı Dirençlidir?

Doğal seçilim ile evrimleşme prensibi, HIV suşlarının neden ilaçlara dirençli hale geldiğini açıklamaktadır. Bu prensip, virüsün neden öldürücü olduğunu da açıklayabilir. Aynı prensip, bazı insanların virüsle tekrar tekrar karşılaşmalarına rağmen, neden enfeksiyona yakalanmadıklarını da açıklayabilir mi?

Virüsle karşılaşmış ama enfeksiyona yakalanmamış kişilerin varlığı, AIDS epidemisinin kontrolü için stratejiler bulma uğraşında olan araştırmacılar ve doktorlar için bir ümit ışığıdır. Virüs için eğer doğal direnç varsa ve eğer bu direncin moleküler temeli tanımlanabilirse, yeni ilaç tedavileri için bu direnç mekanizmalarının kopyalanması mümkün olacaktır.

Bu 'eğerlerin' her ikisi de şimdi saptanmıştır. 1990'ların başlarında birçok laboratuvardaki çalışmalar, bazı insanların tekrar tekrar virüsle karşılaşmalarına rağmen, enfeksiyona yakalanmadıklarını ve bazı enfekte insanların beklenenden çok daha uzun yaşadıklarını göstermiştir (bakınız Cao vd. 1995). Direncin moleküler temelinin anlaşılması, Edward Berger'in liderliğini yaptığı grubun, HIV'in makrofaj ve T-hücrelerine girmesini sağlayan koreseptör moleküllerini tanımlaması ile gerçekleştirildi (bak Feng vd. 1996; Alkhatip vd. 1996). Kısa bir süre sonra, Rong Liu ve meslektaşları (1996) ve Michel Samson ve meslektaşları (1998) dirençli bireylerin, bilinenin dışında koreseptör molekülü formlarına sahip olabileceklerini ve bu mutant proteinlerin HIV girişini engelleyebileceğini ileri sürdüler.

Bu hipotezi test etmek için, Samson ve meslektaşları, uzun süre hayatta kalan HIV enfeksiyonlu üç kişiden koreseptör CCR5 adı verilen önemli bir koreseptörü kodlayan genin baz dizilimini ortaya çıkardılar. Tahmin edildiği gibi, bu kişilerden biri bu genin mutant bir formuna sahipti. Bu mutant alel, genin normal DNA'sından 32 baz çiftlik delesyon ile farklı olduğundan, Samson ve meslektaşları bunu alel Δ32 olarak adlandırmışlardır (Δ, Yunan alfabesinde delta harfidir). Daha sonra HIV'in, yüzeylerinde CCR5'in Δ32 formu bulunan hücrelere giremediğini gösterdiler. Bu araştırma, bu alelin kişileri enfeksiyondan koruduğunu göstermiştir.

Bu sonuçların ardından, Samson ve meslektaşları Kuzey Avrupa, Japonya ve Afrika kökenli çok sayıda kişiden DNA örnekleri aldılar. Her bir bireyin CCR5 genini araştırdılar ve her bir populasyondaki normal ve Δ32 alel frekanslarını hesapladılar. Dikkat çeken bir farklılık ortaya çıktı: mutant alel %9 gibi yüksek bir frekansla Kafkasyalı'larda bulunurken, Afrika ve Asya kökenli kişilerde hiç yoktu.

Genin bir formu bir populasyonda nispeten yaygınken, neden diğer populasyonlarda bulunmuyordu? Samson ve meslektaşları olası iki açıklama önerdiler: Δ32 aleli Kafkasya populasyonunda yakın zamanda doğal seçilim ile teşvik edildi, ya da alel, genetik sürüklenme diye adlandırılan süreçle şans eseri artış gösterdi. Şimdi bu iki hipotez sınanmaktadır. Örneğin, Stephen O'Brien, doğal seçilime dayanan açıklamayı desteklemektedir. O'Brein, Avrupalı'lardaki Δ32 alel frekans artışını, 14. yüzyılda kara veba salgını sırasındaki seçilimin sağladığını savunmaktadır. O'Brien'e göre, Δ32 aleli, kişileri HIV enfeksiyonuna karşı koruduğu gibi, kara vebaya neden olan bakteri enfeksiyonuna karşı da koruyor. Eğer böyle ise, devam etmekte olan deneyler, T-hücrelerindeki CCR5 proteinin mutant formunun HIV enfeksiyonuna karşı direnç sağlaması gibi, kara vebaya neden olan bakteri enfeksiyonuna karşı da direnç sağladığını göstermelidir. Ancak, 'dirençli aleller' öyküsü yalnızca Δ32 aleli ile sınırlı değildir. Samson ve meslektaşlarının çalışmalarının yayınlanmasından hemen sonra, Luc Montagnier ve Stephen O'Brien'in grubu, HIV enfeksiyonuna direnç sağlayan veya AIDS oluşumunu yavaşlatan iki farklı mutant alel daha bulmayı başardılar (Smith vd. 1997; Quillent vd. 1998; keza bakınız Carrington vd. 1999). Bu alellerin bazıları farklı etnik guruplarda eşit frekanslarda bulunurken, diğerlerinin frekansı populasyondan populasyona değişiklik göstermektedir.

HIV direnci sağlayan aleller farklı insan populasyonlarda farklı frekanslarda bulunur. Bunun sonucu ...

Bu buluşlar iki çalışmaya ilham kaynağı olmaktadır: Bir yandan, moleküler biyologlar dirençli alellerin etkisini taklit edecek ilaçların tasarımı için uğraş verirken, diğer yandan da evrim çalışan biyologlar, farklı populasyonlarda bu alellerin ne kadar bulunduğunu ölçmeye ve epidemi devam ederken bunların frekansının nasıl değişeceğini analiz etmeye çalışıyorlar. Evrimsel bir bakış açısı ile HIV, insan popu-

... AIDS epidemisinin olduğu yerlerde dirençli alellerin frekansları doğal seçilim ile artabilir.

lasyonlarında doğal seçilim yaratmaktadır. İnsanların enfeksiyona karşı koyma yeteneklerinin farklı olmasından dolayı, insan populasyonları epidemiye cevap olarak evrimleşmelidir. Daha öznel bir ifade ile, normal koreseptör genine sahip insanlar AIDS'den ölürken, dirençli alelin frekansı populasyonda artacaktır. Eğer tahmin edilen bu genetik değişiklik insan populasyonlarında meydana gelirse, bu doğal seçilim ile evrimleşmenin en iyi bilinen örneği olacaktır.

1.5 Farklı HIV Suşlarına Karşı Aşı Koruma Sağlayabilir mi?

Viral hastalıkların (çocuk felcinden çiçek hastalığına) kontrolündeki büyük başarılar aşıların geliştirilmesi ile elde edilmiştir. Antiviral ilaçların tasarlanmasındaki zorluklar ile HIV'in ilaç direnci geliştirme hızı, aşı geliştirmeyi, araştırma merkezlerinin acil önceliklerinden biri haline getirmiştir. İnsanları, HIV'e karşı bağışık kılacak bir aşının tasarlanması mümkün müdür?

Yakın zamanda, AIDS virüsünün evrimsel geçmişi hakkında yapılan bir çalışma, aşı geliştirilmesi için bir fikir birliğinin oluşmasına katkı sağladı. Sonucu ve epidemiinin geleceği üzerine olan etkilerini anlamak için şu iki şeyi yapmamız gerekir: aşıların nasıl çalıştığını gözden geçirme ve evrimsel geçmişin tanımlanmasının ardındaki temel mantığı kavramak.

Aşıların Nasıl Çalıştığına Kısa Bir Bakış

Bakteriyal veya viral enfeksiyonlara karşı cevap oluşturulabilmesi için, immün sistem hücresi olan, T-hücrelerinin, patojendeki bir proteini 'yabancı' veya 'kendinden olmayan' bir protein olarak tanıyabilmesi gerekmektedir. Kendinden olmayan olarak tanınan yabancı proteinin bu kısmına **epitop** denir ve epitop T-hücrelerinde cevabın oluşmasını tetikler.

Aşılar, öldürülmüş virionların veya virion parçalarınının epitoplarını içerir. Aşının uygulanmasından sonra gerçek bir enfeksiyon oluşmamasına rağmen, immün sistem, sunulan epitopları tanıyan hücreleri aktive ederek cevap verir. İmmün sistem, daha sonra başlayabilecek gerçek bir enfeksiyona karşı çabuk bir cevap oluşturmak için 'programlanır'. Hemen her durumda, enfeksiyon etkeni işgalci hastalığa neden olmadan ortadan kaldırılır.

HIV tarafından immün sisteme verilen epitopların çoğu virion yüzeyini kaplayan gp120 denen proteinin türevleridir. Aşının etkili olabilmesi için, aşıda birçok farklı HIV suşunun gp120 protein epitoplarının bulunması zorunludur. Bu suşlar tam olarak ne kadar farklıdır? Bu soruyu cevaplamak için, biyologlar dünyanın her yerinden HIV genlerinin baz dizilimini analiz ettiler ve bu verileri virüsün evrimsel geçmişini tanımlamak için kullandılar.

Araştırmacılar Evrimsel Geçmişi Nasıl Oluştururlar?

Doğal seçilim yoluyla evrimleşme teorisine göre (Bölüm 2 ve 3'de detaylı olarak tartışılmaktadır), tüm organizmalar bir diğeriyle ortak bir ata ile ilişkilidirler. Yine aynı teori, bugün var olan farklı HIV suşlarının, tek bir atasal populasyondan köken aldığını öngörür. Bu nasıl bir ataydı? O atadan bugüne kadar HIV ne kadar çeşitlendi?

Bireyler arasındaki tarihsel akrabalık, onların kan bağı ilişkileri ile, populasyonlar ve türler arasındaki tarihsel akrabalık ise, onların **filogenileri** ile tanımlanır. Populasyonların veya türlerin bir grubunun evrimsel akrabalığını gösteren bu soy ağacına,

kladogram veya **filogenetik ağaç** denir. Filogenilerin oluşturulması için kullanılan yöntemler karmaşık (Bölüm 13 bu konu için ayrılmıştır), fakat araştırma programının dayandığı temel mantık basittir. Genelde, birbirine akraba türler, birbirine uzak akraba türlere oranla daha fazla ortak özelliklere sahip olmalıdır. HIV'de ise, araştırmacılar, suşlar arasındaki tarihsel akrabalığı, bu suşların genlerindeki baz dizilimlerini karşılaştırarak oluşturdular. Çalışma mantığı, oldukça benzer nükleotit dizilimine sahip suşların, çok farklı nükleotit dizilimine sahip suşlara göre, daha yakın zamana ait ortak bir atayı paylaştıkları prensibine dayanmaktadır. HIV'in evrimsel tarihi ışığında aşı geliştirme olasılıklarını değerlendirmek için, iki filogeniyi incelemeliyiz. İlk filogenetik ağaç, HIV'in, diğer primatların immün sistem, hücrelerini enfekte eden virüslerle olan akrabalıklarını göstermektedir. İkincisi ise, daha dar kapsamlı olarak, HIV suşları arasındaki akrabalıkları göstermektedir.

Filogenetik ağaç; virüsler veya organizmaların bir grubunun tarihsel akrabalığını gösterir.

HIV'in Kökeni

HIV'in tarihçesini tanımlamak için, Feng Gao ve meslektaşları (1999), insan benzeri maymunlarda immün bozukluğa neden olan birçok SIV virüsünün (simian immunodeficiency viruses, SIV) reverz transkriptaz proteinini kodlayan genin baz dizilimini saptadılar ve bu baz dizilimlerini değişik HIV suşlarının baz dizilimleri ile karşılaştırdılar. SIV virüsleri parazittir ve şempanze ve maymunların immün sistemlerinde enfeksiyon oluştururlar. Ancak, bu virüsler konaklarında ciddi bir hastalığa neden olmaz.

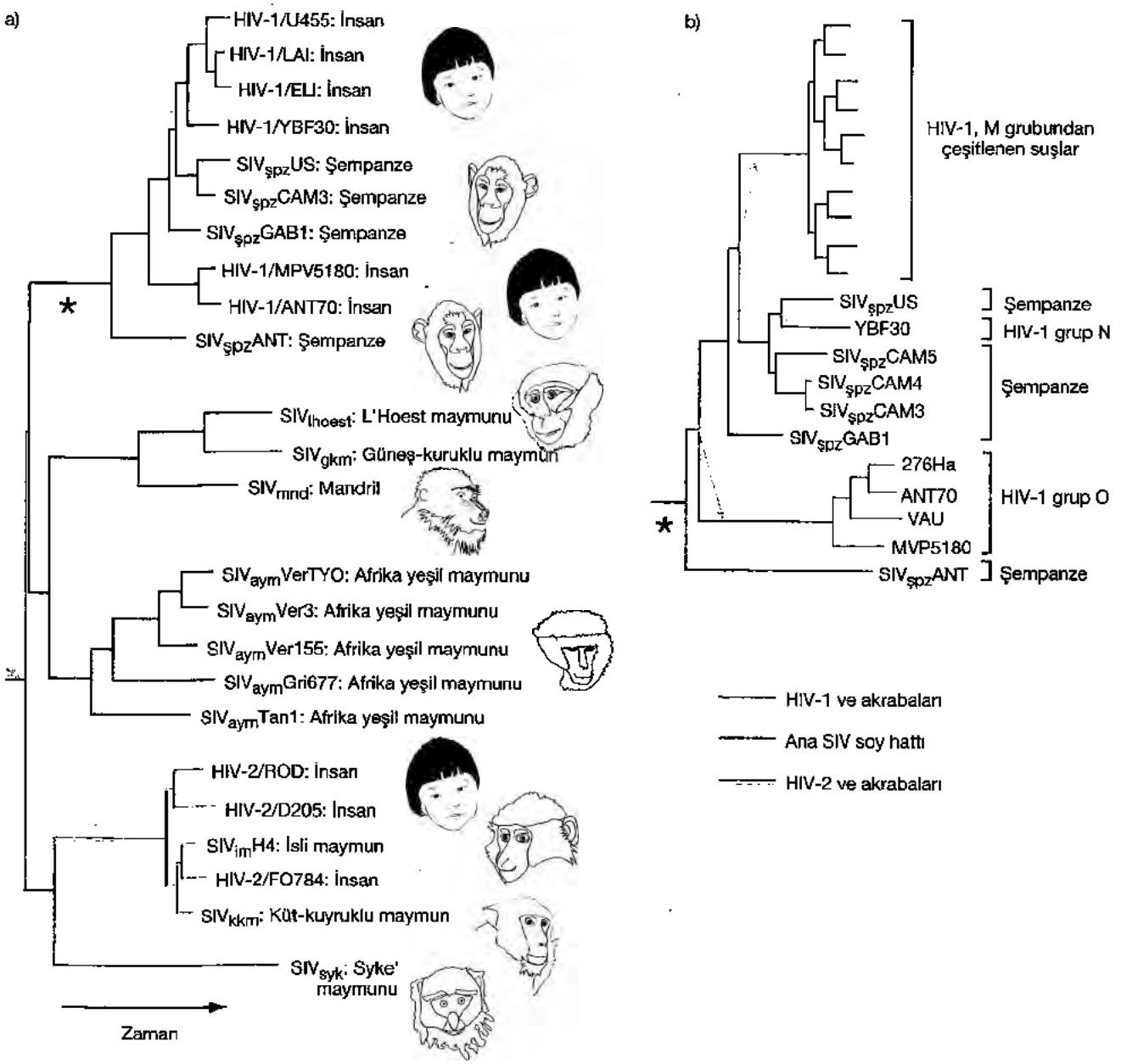
Gao ve meslektaşları, hangi virüsünlerin en yakın akraba olduğunu hesaplamak için baz dizilim verilerini kullandılar ve Şekil 1.6a'da gösterilen filogeniyi elde ettiler. Bu ağaçta, yatay çizgiler viral suşlar arasındaki baz farklılığının yüzdesini göstermektedir. Türler arasındaki dalların kısalığı, baz dizilimlerinin benzer olduğunu, dalların uzunluğu ise daha farklı olduklarını gösterir. DNA'daki baz dizilimleri, uzun yıllar boyu devam eden mutasyonlar sonucu farklılaştığı için, bu ağaçtaki yatay dalların uzunluğu kabaca zamansal bir uzunluğa da karşılık gelir (Bunun yanında, ağaçtaki dikey çizgilerin uzunluğu herhangi bir anlam ifade etmez ve bunlar yalnızca ağacın daha iyi okunabilmesi için çizilmiştir).

Ağacı okumak ve HIV'in geçmişi hakkında ne söylediğini anlamak için, sol alt köşedeki oktan başlayalım. Okun bulunduğu dallanma noktası, yani **düğüm**, ağaçta bulunan tüm virüslerin ortak atasını işaret eder. Atasal populasyondan dallanan her bir farklı grubun veya **soy hattının**, maymun veya şempanzeleri enfekte eden virüslere köken oluşturduğuna dikkat edin. Bu inceleme, HIV'in maymun ve şempanzeleri enfekte eden virüslerden köken aldığını göstermektedir. Mavi renk ile çizilen dallar, insan olmayan primatları enfekte eden virüsler olarak çeşitlenmişken, kırmızı ve yeşil renkli dallar ise, insan ve insan olmayan primatlarda parazit olan virüsleri göstermektedir.

İnsan immün yetmezliği virüsleri nereden geldi? Ağaç üzerinde, HIV-2 olarak verilen virüsü bulun ve isli maymun denen bir maymunu enfekte eden virüsün yanında yer aldığına dikkat edin. HIV-2 batı Afrika'da yaygındır ve AIDS epidemisine neden olan HIV'e göre virülansı çok daha düşüktür. İsli maymunlar batı Afrika'da besin kaynağı olarak avlandığı ve evlerde evcil hayvan olarak tutulduğu için, ve virüs ile enfekte olmuş bu maymunların gen baz dizilimlerinin HIV-2'ye çok yakın olmasından dolayı, araştırmacılar, bu virüsün insanlara kısa bir zaman önce isli maymunlardan geçtiği konusunda hemfikirdirler. İnsanları bir kez istila ettikten sonra, doğal seçilim ile evrimleşme, HIV-2 olarak bilinen suşun oluşumasını sağladı.

İki ana HIV tipi, HIV-1 ve HIV-2, insanlara farklı kaynaklardan aktarılmıştır. HIV-2 isli maymun kökenliyken, HIV-1 insanlara şempanzelerden aktarılmıştır.

Bunun aksine, ağacın en üst kısmında kırmızı ile gösterilen soy, insan ve şempanzeleri enfekte eden suşlar olarak çeşitlenmişlerdir. AIDS epidemisine neden olan HIV-1 virüsü de bu populasyonların içerisinde yer almaktadır. Şempanzeler Afri-



Şekil 1.6 **HIV ve akraba virüslerin "aile ağacı"** (a) Bu ağaç, HIV'in iki büyük formu (HIV-1 ve HIV-2) arasındaki evrimsel akrabalığı göstermektedir. Ağacın alt tarafındaki okun yanından dallanan virüslerin, maymunlarda parazitlik gösterdiklerine dikkat edin. (b) Bu ağaç, Gao ve meslektaşları (1999) tarafından daha detaylı analiz edilmiştir. (Yıldız işareti, her iki ağaçta da aynı dallanma noktasını göstermektedir.) Ağaçtaki oklar, immün yetmezlik virüsünün şempanzelerden insanlara aktarıldığı yerleri göstermektedir. Bu ağaca göre, her bir ana HIV-1 suşu, farklı bir aktarılma olayı ile konak bir şempanzeden köken almıştır. Gao vd. 1999'un Şekil 1a ve 3b'sinden modifiye edilmiştir. Copyright ©1999, Macmillan Magazines Ltd. *Nature*'in izni ile tekrar basılmıştır.

ka'da besin kaynağı olarak avlandığı için ve virüs ile enfekte olmuş bu maymunların gen baz dizilimlerinin HIV-1'e çok yakın olmasından dolayı, Gao ve meslektaşları, şempanzeleri enfekte eden SIV virüsünün (SIVşpz), şempanzelerden insanlara aktarıldığını ve insanlarda da bu virüsün HIV-1'e evrimleştiğini ortaya atmışlardır.

Gao ve meslektaşları, bu aktarılma olayına daha yakından bakabilmek için, HIV-1 ve SIVşpz virionlarının yüzeyinde bulunan proteinleri kodlayan genlerin baz dizilimlerini karşılaştırdılar. Bu verilere dayanarak hazırlanan ağaç (Şekil 1.6b), bu virüsler arasındaki akrabalıkları daha detaylı göstermektedir. HIV suşlarının ayırt edilebilir üç grup halinde kümeleştiklerine dikkat edin. HIV araştırmacıları, bunları

M, N, ve O alt grupları olarak adlandırmışlardır. Her bir HIV altgrubu, farklı bir SIVşpz suşuna yakın akrabadır. Gao ve meslektaşlarına göre bu durum, virüsün şempanzelerden insanlara ayrı ayrı üç kez "sıçradığına" dair bir kanıttır. Gao ve meslektaşlarının iddialarına göre, HIV-1 şempanzelerden yalnızca bir defa değil, birçok defa aktarılmıştır.

Her bir ana HIV-1 alt grubu virüsün insanlara şempanzelerden bağımsız aktarılmasından köken almıştır.

Ormanı Görmek İçin Evrimsel Ağaçları Kullanma

Biomedikal araştırmacılar, halk sağlığı uzmanları ve doktorlar, HIV'in filogenisini analiz ederek birçok genel çıkarsama yapabilirler.

- SIVşpz, HIV-1'e çok yakın akraba olduğundan, şempanzeler bu açıdan çalışma için önemli hayvanlardır. SIVşpz doğada ne kadar yaygındır ve nasıl aktarılır? Bu virüs neden şempanzeleri hasta etmez?
- Virüsün şempanzelerden insanlara bağımsız aktarılması sonucu ortaya birçok farklı HIV-1 altgrupları çıkmıştır. HIV suşlarının bu çeşitliliği, aşı geliştirilmesine meydan okumaktadır. Bundan başka, SIV'ların insanlara aktarımı geçmişte birçok defa gerçekleştiğine göre, gelecekte de devam etmesi mümkündür.
- Şekil 1.6b'deki dal uzunlukları, HIV'in altgrupları arasında bile baz dizilim farklılığının yüksek olduğunu göstermektedir. Bunu daha da netleştirmek için, Tuofo Zhu ve meslektaşları, Kongo'lu bir erkekten 1959'da alınan kan örneğinde bulunan HIV virüsü genlerinin baz dizilimini ortaya çıkardılar. Bu örnek, bugüne kadar saptanmış olan ilk HIV enfeksiyonudur. Zhu ve meslektaşlarının analizleri, 1959 örneğinin bugünkü suşlardan belirgin bir şekilde farklı olduğunu göstermiştir. Araştırmacıların kendi ifadelerine göre (sayfa 596), "HIV'in son 40-50 yılda göstermiş olduğu çeşitlenme, gelecek 10 yıllarda göstereceği daha yüksek viral çeşitlenmenin göstergesidir". HIV'in hızlı evrimi, grip ve soğuk algınlığı virüslerinde sıklıkla görülen hızlı genetik değişiklikte olduğu gibi, aşı tasarımını zorlaştırmaktadır.

HIV, o kadar hızlı evrimleşmekte ki, etkili bir aşı bulmaya çalışmak belki de boşuna kürek çekmek.

Evrimsel Biyolojinin, AIDS Epidemisini Durdurma Yolları Hakkında Söyleyebilecek Neyi Vardır?

Evrimsel biyolojiyi anlama, HIV'e karşı savaşta, az da olsa, yardımcı olabilir.

İlk olarak, bu alanda çalışan birçok araştırmacı AIDS aşısı için yapılan çalışmaları boşuna bulmaktadır (Korber vd. 1998; Letvin 1998; Baltimore ve Heilman 1998). HIV'in mutasyon oranı çok yüksek olduğundan, virüs hızla çeşitlenmektedir. Sonuç olarak, bu farklı suşlar insan immün sistemine birçok farklı epitop sunmakta ve aşı tasarımını, imkansız değilse de, zorlaştırmaktadır.

İkinci olarak, dirençli aleller bulunmaktadır ve bu alellerin frekansları insan populasyonunda epidemi devam ettikçe artacaktır. Direnç alelleri olmayan insanlar, enfeksiyon riskininin en yüksek olduğu kişilerdir.

Üçüncü olarak, eğer aktarılma sıklığı hipotezi doğru ise, HIV'e karşı en iyi korunma hiç kuşkusuz eğitim ve davranışta yapılacak değişikliklerdir. Kondom kullanımında artış, cinsel bağlılık ve arzulardan uzak durma ve temiz iğne kullanma, aktarılma sıklığını doğrudan düşürmekle kalmayacak, aynı zamanda daha az virülant parazitin evrimleşmesini sağlayarak, doğrudan olmasa da, epideminin durdurulmasına yardım edecektir. Aktarılma sıklığı hipotezi, aktarılma oranlarındaki yavaşlamanın, hastalığın oluş derecesini *ve* şiddetini düşürerek, epideminin durdurulmasında çoklu bir etkiye sahip olacağını ileri sürmektedir.

Son olarak, HIV, hiç kuşkusuz, viral ilaçlara karşı direnç kazanmaya devam edecektir. Bugünlerde doktorlar, dirençli suşların evrimleşmesini yavaşlatabilmek için hastalarına "kombine ilaçlar" (birçok ilacın birlikte kullanımı) yazmaktadırlar. Burada amaç, yeni ilaçların geliştirilmesi için zaman kazanmaktır.

Özet

Bu bölümde bir virüsün adaptasyonu ve çeşitlenmesi üzerine yoğunlaştık ve kitabın tümünde karşılaşılacak konular olan, mutasyon ve varyasyon, rekabet, doğal seçilim, filogeni oluşturma, soy farklılaşması, ve evrimsel teorinin bilim ve insana ilişkin problemlere uygulanmalarını tanıttık. Şimdi amacımız, tanıttığımız bu konuları genişletmek ve evrimsel biyolojiyi oluşturan teori, deney ve model çeşitliliğini tanıtmaktır.

Bu öykü, Bölüm 2'de evrim gerçeği ile başlıyor. Türlerin zamanla değiştiğini ve günümüz organizmalarının geçmişte yaşamış formlardan köken aldığını anlaması, Darwin'i açıklayıcı bir mekanizma aramaya yöneltmiştir: Zaman içinde değişim yaratabilen bir süreç. Öyle ise, evrim gerçeği için kanıtlar nelerdir?

Sorular

1. AIDS temelde genç yetişkinlerin hastalığıdır. Böyle bir hastalık insan populasyonlarının büyüklüğünü, yaş dağılımını ve büyüme oranını zaman içerisinde nasıl etkiler?
2. Araştırmacılar, 1990'ların başlarında enfeksiyona yeni yakalanmış ve kesinlikle AZT tedavisi görmemiş hastalarda, AZT'ye dirençli HIV-1 suşları bulmaya başladılar. Bu nasıl olabilir?
3. Bu bölümde iki çeşit seçilim tartıştık: farklı virüs suşlarının bir konakta seçilimi ve konaktan konağa kendilerini aktarabilen suşların seçilimi. Varsayalım ki bir doktor, HIV'in virülant suşuna sahip olduğunu düşünen ve bundan dolayı endişe duyan bir hastası ile konuşuyor. Doktor hastasına, 'üzülme' diyor, 'eğer sen HIV'in virülant suşunu bile taşıyorsan, monogomik olduğun sürece virülant suş yok olacaktır'. Aktarılma sıklığı hipotezini doktor nasıl yanlış yorumlamıştır?
4. Aktarılma sıklığı hipotezine alternatif oluşturan ve geleneksel olarak biyomedikalciler tarafından daha rağbet gören bir hipotez de şudur; konağın immün sistemi, hastalık etkeni ajanlara karşı daha etkili bir cevap oluşturmak için evrimleşirken, hastalığa neden olan ajanlarda 'doğal' olarak daha zararsız formlara evrimleşir. Bu 'birlikte evrimleşme (coevolution) hipotezi', HIV virülansının Amerika Birleşik Devletleri- Afrika ve Afrika-Güney Asya'daki evrimi hakkında hangi tahminlerde bulunur. Hangi veriler sizin, aktarılma sıklığı hipotezinin mi yoksa birlikte evrimleşme hipotezininin mi doğru olduğuna karar vermenizde yardımcı olur? Bu hipotezler, HIV araştırma ve eğitimi için harcanan sınırlı bütçenin daha farklı harcanmasının yollarını öneriyor mu?
5. 'Star Trek' karakteri Mr. Spock'un söylediği şu sözlere cevap verin: "Tamamen başarılı bir parazit, konmensal olandır, yani konağı ile dostça yaşayan ve hatta konağına avantajlar sağlayandır. Termitlerin sindirim sisteminde yaşayan protozoonlar buna bir örnektir, çünkü bunlar termitlerin yediği odun parçalarını sindirirler. Konağı daima ve kaçınılmaz olarak öldürülen bir parazit uzun süre var olamaz, evrimsel anlamda parazit müthiş bir hızda çoğalmadıkça ... yaşam için avantaj değildir".
6. Bu bölüm, insan populasyonlarının, AIDS epidemisine cevap olarak evrimleşeceğini iddia etmektedir, çünkü HIV enfeksiyonuna karşı direnç sağlayan alelerin frekansı zaman içerisinde insan populasyonlarında artacaktır. Bu tahmine katılıyor musunuz? Bunu test edecek bir çalışmayı nasıl tasarlardınız?
7. Varsayalım ki, HIV, SIV'ların atasıydı (tam tersi olmasına rağmen). Eğer immün yetmezlik virüsleri, insanlardan maymunlara ve şempanzelere aktarılsaydı, Şekil 1.6a nasıl olmalıydı?

Kaynak Araştırması

8. İlaç direnci birçok farklı virüs, bakteri ve diğer parazitlerde evrimleşti. Aşağıdaki makaleler, grip ve hepatit B virüslerinde ve tüberküloz etkeni olan bakteri populasyonlarında ilaç direncinin gelişimine dair verileri sunmaktadır.

Bishai, W.R., N.M.H. Graham, S. Harrington' C. Page, K. Moore-Rice, N. Hooper, and R.E. Chaisson. 1996. Rifampin-resistant tuberculosis in a patient receiving rifabutin prophylaxis. *New England Journal of Medicine* 334:1573-1576.

Carman, W., H. Thomas' and E. Domingo. 1993. Viral genetic variation: Hepatitis B virus as a clinical example. *Lancet* 341:349-353

9. Aktarılma sıklığı hipotezini, diğer organizmalarda test etmek için şu makalelere bakın:

   Herre, E.A. 1993. Population structure and the evolution of virulence in nematode of fig wasps. *Science* 259:1442-1445.

   Lipsitch, M., S. Siller, and M.A. Nowak. 1996. The evolution of virulence in pathogens with vertical and horizontal transmission. *Evolution* 50:1729-1741.

Kaynaklar

Adib, S. M., J. G. Joseph, D. G. Ostrow, M. Tal, and S. A. Schwartz. 1991. Relapse in sexual behavior among homosexual men: A 2-year follow-up from the Chicago MACS/CCS. *AIDS* 5: 757-760.

Ala, P. J. et al. 1997. Molecular basis of HIV-1 protease drug resistance: Structural analysis of mutant proteases complexed with cyclic urea inhibitors. *Biochemistry* 36: 1573–1580.

Alkhatib, G., C. Combadiere, C.C. Broder, Y. Feng, P. E. Kennedy, P. M. Murphy, and E. A. Berger. 1996. CC CKR5: A RANTES, MIP-1α, MIP-1β receptor as a fusion cofactor for macrophage-tropic HIV-1. *Science* 272: 1955–1952.

Baltimore, D. and C. Heilman. 1998. HIV vaccines: prospects and challenges. *Scientific American* 279 (July): 98-103.

Cao, Y., L. Qin, L. Zhang, J. Safrit, and D. D. Ho. 1995. Virologic and immunologic characterization of long-term survivors of human immunodeficiency virus type 1 infection. *New England Journal of Medicine* 332: 201–208.

Carrington, M. et al. 1999. *HLA* and HIV-1: Heterozygote advantage and *B*35-Cw*04* disadvantage. *Science* 283: 1748–1752.

Catania, J. A., T. J. Coates, R. Stall, H. Turner, J. Peterson, N. Hearst, M. M. Dolcini, E. Hudes, J. Gagnon, J. Wiley, and R. Groves. 1992. Prevalence of AIDS-related risk factors and condom use in the United States. *Science* 258: 1101–1106.

Culliton, B. 1990. Emerging viruses, emerging threat. *Science* 247:279-280.

De Cock, K. M., G. Adjorlolo, E. Ekpini, T. Sibailly, J. Kouadio, M. Maran, K. Brattegaard, K. M. Vetter, R. Doorly, and H. D. Gayle. 1993. Epidemiology and transmission of HIV-2. *Journal of the American Medical Association* 270: 208–2086.

Deacon, N. J., et al. 1995. Genomic structure of an attenuated quasi species of HIV-1 from a blood transfusion donor and recipients. *Science* 270: 988–991.

Deeks, S. G., M. Smith, M. Holodniy, and J. O. Kahn. 1997. HIV-1 protease inhibitors. *Journal of the American Medical Association* 277: 145–153.

Editorial staff. 1995. Death by denial. *The Lancet* 345: 1519-1520.

Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford: Oxford University Press.

Feng, Y., C. C. Broder, P. E. Kennedy, and E. A. Berger. (1996). HIV-1 entry cofactor: Functional cDNA cloning of a seven-transmembrane, G protein-coupled reactor. *Science* 272: 872–877.

Gao, F., E. Bailes, D. L. Robertson, Y. Chen, C. M. Rodenburg, S. F. Michael, L. B. Cummins, L. O. Arthur, M. Peeters, G. M. Shaw, P. M. Sharp, and B. H. Hahn. 1999. Origin of HIV-1 in the chimpanzee *Pan troglodytes troglodytes*. *Nature* 397: 436–441.

Goldsmith, M. F. 1990. Science ponders whether HIV acts alone or has another microbe's aid. *Journal of the American Medical Association* 264: 665–666.

Groenink, M., R. A. M. Fouchier, S. Broersen, C. H. Baker, M. Koot, A. B. van't Wout, H. G. Huisman, F. Miedema, M. Tersmette, and H. Schuitemaker. 1993. Relation of phenotype evolution of HIV-1 to envelope V2 configuration. *Science* 260:1513–1515.

Hübner, A., M. Kruhoffer, F. Grosse, and G. Krauss. 1992. Fidelity of human immunodeficiency virus type 1 reverse transcriptase in copying natural RNA. *Journal of Molecular Biology* 223: 595–600.

Koblin, B. A., J. M. Morrison, P. E. Taylor, R. L. Stoneburner, and C. E. Stevens. 1992. Mortality trends in a cohort of homosexual men in New York City, 1978–1988. *American Journal of Epidemiology* 136: 646-656.

Korber, B., J. Theiler, and S. Wolinsky. 1998. Limitations of a molecular clock applied to considerations of the origin of HIV-1. *Science* 280: 1868-1870.

Larder, B. A., P. Kellam, and S. D. Kemp. 1993. Convergent combination therapy can select viable multidrug-resistant HIV-1 in vitro. *Nature* 365: 451–453.

Letvin, N. L. 1998. Progress in the development of an HIV-1 vaccine. *Science* 280: 1875–1880.

Liu, R. et al. 1996. Homozygous defect in HIV-1 coreceptor accounts for resistance of some multiply-exposed individuals to HIV-1 infection. *Cell* 86: 367–377.

Mann, J. M. and D. J. M. Tarantola. 1998. HIV 1998: The global picture. *Scientific American* 279 (July): 82–83.

Marlink, R., P. Kanki, I. Thior, K. Travers, G. Eisen, T. Siby, I. Traore, C-C. Hsieh, M. C. Dia, E-H. Gueye, J. Hellinger, A. Gueye-Ndiaye, J-L. Sankalé, I. Ndoye, S. Mboup, and M. Essex. 1994. Reduced rate of disease development after HIV-2 infection as compared to HIV-1. *Science* 265:1587–1590.

Mohri, H., M. K. Singh, W. T. W. Ching, and D. D. Ho. 1993. Quantitation of zidovudine-resistant human immunodeficiency virus type 1 in the blood of treated and untreated patients. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90:25–29.

Piot, P. 1998. The science of AIDS: A tale of two worlds. *Science* 280: 1844–1845.

Quillent, C. et al. 1998. HIV-1-resistance phenotype conferred by combination of two separate inherited mutations of CCR5 gene. *The Lancet* 351: 14–18.

St. Clair, M. H., J. L. Martin, G. Tudor-Williams, M. C. Bach, C. L. Vavro, D. M. King, P. Kellam, S. D. Kemp, and B. A. Larder. 1991. Resistance to ddI and sensitivity to AZT induced by a mutation in HIV-1 reverse transcriptase. *Science* 253:1557–1559.

Samson, M. et al. 1996. Resistance to HIV-1 infection in caucasian individuals bearing mutant alleles of the CCR-5 chemokine receptor gene. *Nature* 382: 722–725.

Shirasaka, T., R. Yarchoan, M. C. O'Brien, R. N. Husson, B. D. Anderson, E. Kojima, T. Shimada, S. Broder, and H. Mitsuya. 1993. Changes in drug sensitivity of human immunodeficiency virus type 1 during therapy with azidothymidine, didieoxycytidine, and dideoxyinosine: An in vitro comparative study. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 562–566.

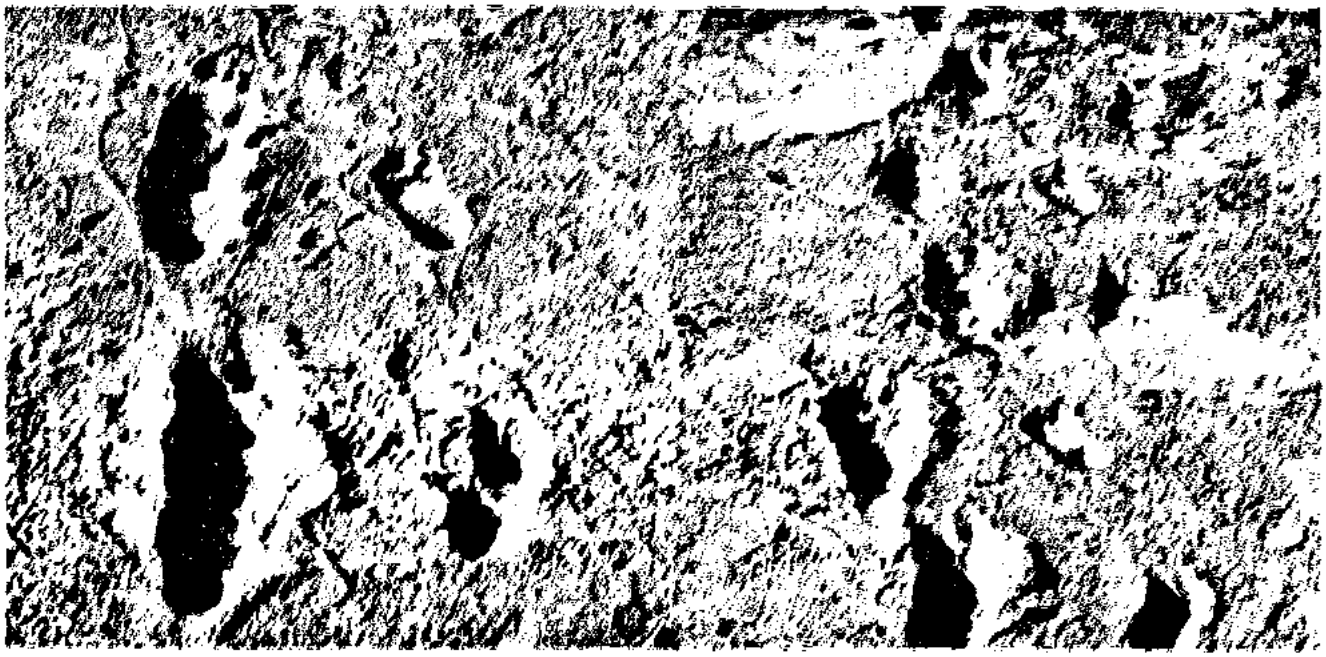
Smith, M. W. et al. 1997. Contrasting genetic influence of CCR2 and CCR5 variants on HIV-1 infection and disease progression. *Science* 277: 959–965.

Wain-Hobson, S. 1993. The fastest genome evolution ever described: HIV variation in situ. *Current Opinion in Genetics and Development* 3: 878-883.

Zhu, T., B. T. Korber, A. J. Nahmias, E. Hooper, P. M. Sharp, and D. D. Ho. 1998. An African HIV-1 sequence from 1959 and implications for the origin of the epidemic. *Nature* 391: 594–597.

BÖLÜM 2

Evrim İçin Kanıtlar



Bu ayak izleri modern insana akraba bir tür olan *Australopithecus afarensis* tarafından bırakılmıştır. Fosiller Laetoli, Tanzanya'dan olup, 3,6 milyon yaşındadır. İki bireyin yan yana yürüdüğüne dikkat ediniz (John Reader/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.)

EVRİMSEL BİYOLOJİ DÜNYA HAKKINDA TEMEL SORULARA CEVAP ARAR. Canlılık nereden gelmektedir? Neden bu kadar çok farklı çeşitte organizma vardır? Yiyecek bulma, eş edinme, hastalıklarla savaşma ve avcılardan korunma gibi işleri nasıl bu kadar ustalıkla yapma yeteneği kazanmışlardır?

İngiliz bir doğa bilimci olan Charles Darwin, yaşamını bu soruları yanıtlamaya adamıştır. Bir kolej öğrencisi olarak 1820'li yılların başlarında biyoloji üzerine ciddi biçimde çalışmaya başladığı zaman, Avrupa'da türlerin kökeni konusunda başlıca açıklama Ayrı Yaratılış Teorisi idi. Bu teori İncil'in Yaratılma 1:1-2:4 kısmında tanımlandığı gibi bütün organizmaların Tanrı tarafından, altı günlük yaratma eylemi süresince yaratıldığını ileri sürmektedir. Adem ve Havva'yı da içine alan bu özel yolla oluşturulmuş ideal tipler bugün yaşayan bütün organizmaların atalarıdır. Bu teori türlerin yaratıldıklarından buyana değişmediklerini, yani sabit olduklarını ve her bir tip içindeki varyasyonun çok sınırlı olduğunu söylemekteydi. Yaratılış olayının ise yakın zamanda olduğuna inanılmaktaydı: 1664'te, İrlanda Protestan Kilisesi Başpiskopos'u James Ussher; Yeryüzü yaşının tam olarak 5668 olduğunu, Eski Ahit'in soyağaçlarını kullanarak hesapladı. Şöyle yazdı: "Cennet ve Yeryüzü, Merkez ve madde zamanın aynı anında oluşturuldu ve su dolu bulutlar ve insan İ.Ö. 4004 yılının 26 Ekim Sabahı saat 9:00'da Teslis tarafından yaratıldı"

Ancak Darwin 1830'lar da bu problem üzerine çalışmaya başladığı dönemlerde Ayrı Yaratılış Teorisi konusunda tatminsizlik büyümeye başlamıştı. Biyoloji ve jeoloji bilimleri araştırmaları hızla gelişmekte ve buradan elde edilen veriler yaratılışçılığın temel ilke ve öngörüleri ile çelişmekteydi.

Bilimsel teoriler çoğunlukla iki bileşene sahiptirler. Birincisi doğal dünyada mevcut model konusunda bir rapor; ikincisi bu modeli açıklayan bir süreçtir.

Darwin'in ele aldığı sorunu anlamak için, bilimsel teorilerin çoğu kez iki bileşeni olduğunu kabul etmek önemlidir. İlk bileşen bir durum saptaması —yani doğal dünyada mevcut bir model üzerine bir iddiadır. İkinci öğe ise bu modelin ortaya çıkmasından sorumlu süreçleri tanımlamaktır. Örneğin, Ayrı Yaradılış Teorisi üç durum saptaması yapmaktadır: (1) Türler birbirlerinden bağımsız olarak yaratılmışlardır, (2) Zaman içerisinde değişmezler ve (3) Yakın zamanda yaratılmışlardır. Ayrı Yaradılış Teorisi'ne göre, bu modelin oluşmasından sorumlu süreç özel ya da doğaüstüdür; yani Tanrı'nın bir yaratma eylemidir.

Bu bölümün amacı, Darwin'in "modifikasyon yoluyla türeme" olarak adlandırdığı ve daha sonra **evrim** olarak bilinen, alternatif bir savı destekleyen kanıtları gözden geçirmektir. Darwin'e göre türler zaman içinde değişmekteydi ve ortak bir atadan köken almaktaydılar. Bölüm 3, Darwin'in bu modelin oluşmasından sorumlu ana etken olarak önerdiği **doğal seçilim** olarak adlandırılan süreci tanıtmaktadır.

Bu bölümün ilk üç seksiyonu Ayrı Yaratılış Teorisi'nin saptamaları olan —türler bağımsız, değişmez ve yakın zamanda yaratılmıştır— iddialarıyla çelişen verileri ortaya koymaktadır. Son seksiyon da ise bilimsel araştırmaların farklı alanlarından, birbirlerini doğrulayan ve **doğal seçilim yoluyla evrim teorisi** tarafından ileri sürülen öngörüyü destekleyen veri setleri tanıtılmaktadır.

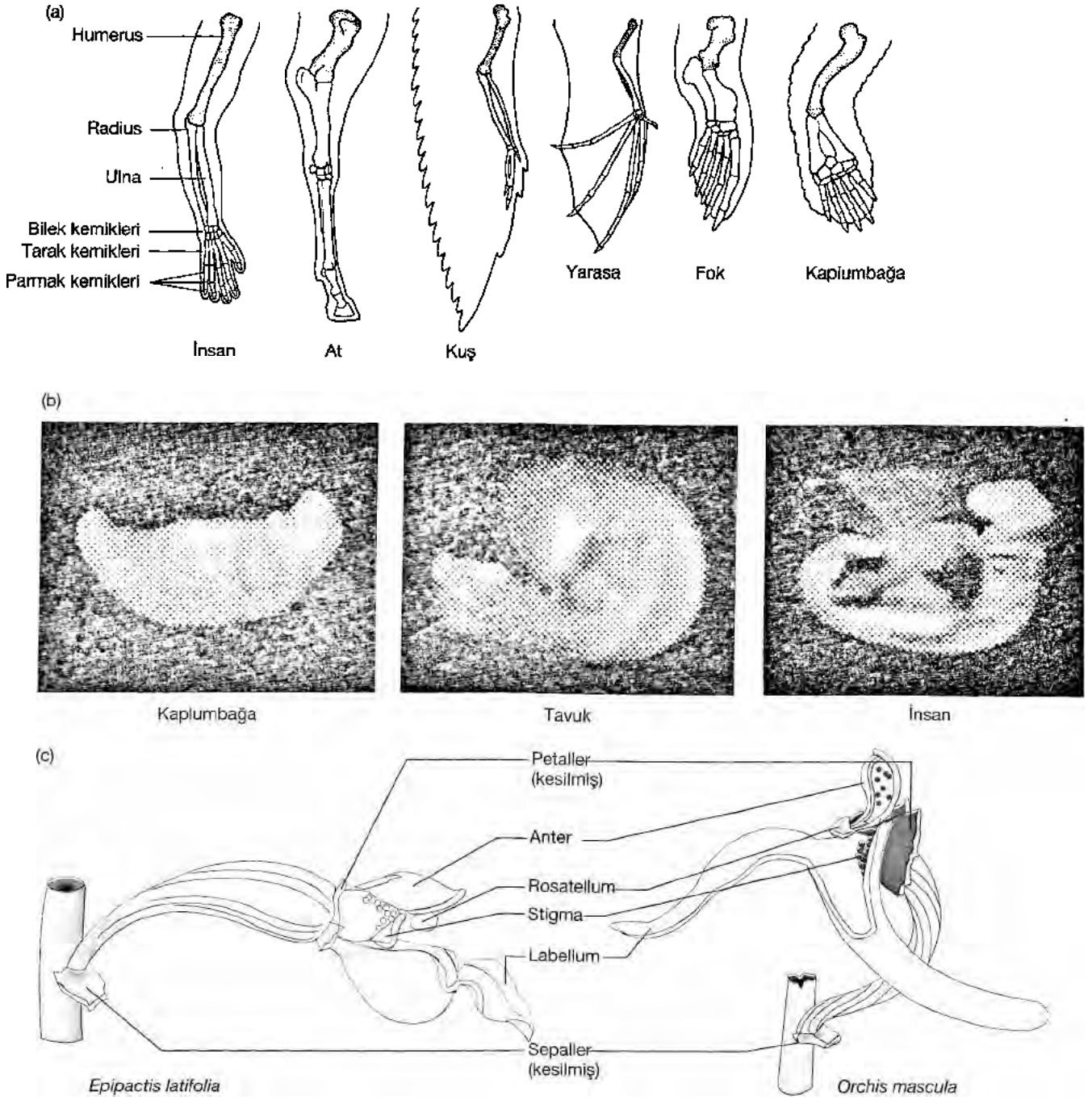
2.1 Yaşam Formlarının Akrabalığı

Genellikle Darwin'in adı Evrim Teorisi ile anılmakla birlikte, teorinin model bileşenlerini tanımlayan ilk kişi değildir. Evrim olgusu, Comte de Buffon, Erasmus Darwin (Charles'ın büyükbabası) ve büyük Fransız biyologu Jean-Baptiste Lamarck'ın da aralarında bulunduğu birçok araştırmacı tarafından 1700'lü yılların sonları ile 1800'lü yılların başlarında ortaya konulmuştur (Eiseley 1958; Desmond ve Moore 1991). Teorinin bu eski taraftarları her bir türün bağımsız yaratıldığı hipotezine karşı çıktılar ve türlerin ortak ata yoluyla akraba olduklarını savundular. Darwin bu sonucu destekleyen kanıtların çoğunu 1859'da yayınlanan *Doğal Seçilim Yoluyla Türlerin Kökeni Üzerine* adlı kitabında toplayarak bir senteze vardı. Bu verilerin doğası nedir?

Ayrı Yaratılış Teorisi her türün bağımsız olarak yaratıldığını iddia eder. Bunun aksine, Evrim Teorisi organizmaların ortak ata yoluyla akraba olduklarını ileri sürer.

Homoloji

1800'lü yılların başlarında karşılaştırmalı anatomi ve karşılaştırmalı embriyoloji alanları geliştiğinde, ortaya çıkan en çarpıcı sonuçlardan birisi, ana benzerliklerin türler arasındaki belirgin fiziksel farklılıklara temel oluşturmasıydı. Eski araştırmacılar bu fenomeni **homoloji**—sözlük anlamı ile benzerliklerin bilimi olarak adlandırdılar. Örneğin, Britanyalı ünlü anatomist Richard Owen, karşılaştırmalı anatominin kurucusu Parisli Baron Georges Cuvier omurgalı iskelet ve organları arasında çok sayıda homoloji tanımladılar. Bunlardan birkaçı Şekil 2.1a'da gösterilmiştir. Darwin bunların çalışmalarına atıfta bulunarak (1859, s.434) şunları yazdı, "Kavrama için şekillenmiş insan eli, kazma için şekillenmiş köstebek ön üyesi, at ön bacağı, yunusbalığı küreği ve yarasa kanadının hepsinin aynı modele göre yapılmış olması



Şekil 2.1 Yapısal homolojiler (a) Bu omurgalı ön üyeleri farklı işlevler için kullanılır, fakat kemikleri aynı sıra ve düzene sahiptirler. Bu resimde homolog kemikler için aynı renk ya da desen kullanılmış olup kemik adları insan kolunda gösterilmiştir. (b) Farklı omurgalıların embriyoları özellikle de gelişimin erken evrelerinde benzerdirler. Burada resimlenmiş embriyolar kuyruk tomurcuğu evresindedirler. (c) Orkide çiçekleri büyüklük ve yapı olarak çeşitlilik gösterirler, ancak yapı ve konumlanma olarak benzer olan elemanlardan meydana gelirler.

ve aynı kemikleri aynı göreli pozisyonda bulundurmalarından daha garip ne olabilir?" Darwin'in dikkat çektiği nokta, bu yapıların görev ve görünüşlerinde çok farklı olmalarına rağmen her birinin temel tasarımının benzer oluşuydu. Bu gözleme dayanarak, Darwin bu yapıların bağımsız olarak yaratılmadıkları, ancak bir ortak ata yoluyla ilişkili oldukları sonucuna vardı. Darwin'in muhakemesine göre, bilinçli bir mühendis kavrama, kazma, koşma, yüzme ve uçma için aynı yapısal elementler setini aynı düzende kullanarak araçlar tasarlamazdı. Darwin'e göre, homoloji evrim teorisini desteklemektedir.

Bununla beraber, veriler sadece omurgalılar ya da ergin formlar ile de sınırlı değildi. Doğa bilimci Louis Agassiz'te diğer birçok araştırmacı gibi balıktan insana kadar omurgalı embriyolarının, özellikle de gelişmenin erken evresinde, çarpıcı biçimde benzer olduklarını gözledi (Şekil 2.1b). Darwin'in (1862) kendisi orkide çiçeklerinin anatomisini inceledi ve şekilsel olarak farklı olmalarına rağmen, gerçekte aynı parça setinin bileşimi olduklarını gösterdi. Omurgalı ön üyelerinde olduğu gibi, Şekil 2.1c'deki her bir çiçek aynı parçayı aynı göreli pozisyonda taşır.

Yapısal homolojiler paylaşılan gelişimsel yolların bir ürünüdür.

Bu benzerliklerin nedeni nedir? Agassiz, Owen, Cuvier ve diğer eski araştırmacılar, erginlerdeki homolog yapıların, embriyodaki homolog hücre gruplarından geliştiğini kabul ettiler. Bunun bir sonucu olarak, homoloji esasen, paylaşılan gelişim yoluna bağlı benzerlik olarak tanımlandı. Peki neden bazı organizmalar gelişim yollarını paylaşmalıdır? Darwin ortak bir atadan türemenin en mantıklı açıklama olduğunu ileri sürdü. Darwin Şekil 2.1c'deki embriyoların, bütün omurgalılar aynı ortak atadan evrimleştikleri için benzer olduğunu ve bazı gelişim evrelerinin balık, çiftyaşamlı, sürüngen ve memelilerde, zaman içerisinde çeşitlendikleri halde, aynı kaldığını ileri sürdü.

Benzer gelişimsel basamaklar homolog genetik programların bir ürünüdür.

Bugün, biyologlar gelişimsel ve yapısal homolojilere genetik homolojilerin neden olduğunu kabul etmektedirler. Türler arasındaki embriyonik ve ergin yapıların benzer oluşları, bu yapıları şifreleyen genlerin benzer olması nedeniyledir. Örneğin, Şekil 2.2 gözün gelişiminden sorumlu olan bir genin şifrelediği amino asit dizisini göstermektedir. Rebecca Quiring ve meslektaşları (1994), meyve sineğindeki bu proteinin dizisini omurgalılarınki ile karşılaştırdıklarında, belli segmentlerdeki amino asitlerin %90'ından fazlasının aynı olduğunu buldular. Buna benzer genetik homolojilerin, hayvanlardaki ışık toplama organlarının benzerliklerden sorumlu olduğunu ileri sürdüler.

Homolog genetik programlar ortak atanın bir ürünüdür.

Moleküler genetikteki ilerlemeler organizmalar arasındaki diğer temel benzerlikleri açığa çıkarmıştır. Bunlar arasında en önemlisi genetik şifredir. Birkaç küçük istisna dışında, bugüne kadar çalışılan tüm organizmalarda aynı nükleotit üçlüleri, ya da **kodonlar**, aynı amino-asit-taşıyıcı transfer RNA'ları tanımlamaktadır. Biyologlar bu benzerlikleri yaşayan tüm organizmaların aynı genetik şifreyi kullanan ortak bir atadan köken aldıklarına kanıt olarak yorumlarlar. Kutu 2.1, aynı evrimsel mantığın biyomedikal ve ilaç deneme çalışmalarında model organizmaların kullanılmasına temel oluşturduğuna işaret etmektedir.

Türler Arasında Akrabalık İlişkileri

Darwin'in paylaşılan soy yoluyla akrabalık ilişkisini tanımlaması, homolojiden başka fenomenlere de uygulandı. Darwin'in Galapagos Adalarına yaptığı gezinin, türler arası ilişkiler konusundaki düşünceleri üzerine güçlü etkisi oldu. Darwin, haritalama ve inceleme görevi ile beş yıl boyunca bulunduğu H.M.S. Beagle gemisindeki seyahati süresince karşılaştığı fauna ve florayı topladı ve kataloglad. Galapagos'taki çalışmaları sırasında birkaç adanın farklı populasyonlara sahip oluşu nedeniyle özellikle alaycı kuşlardan etkilendi. Hepsi renk, büyüklük ve şekil olarak benzer olmakla birlikte—yani açıkça birbirleri ile akrabadırlar—her alaycı kuş populasyonu ayrı bir tür olarak sınıflandırılacak kadar farklı görünmekteydi. Bu durum, Darwin'in İngiltere'ye dönüşünden sonra, taksonomist bir meslektaşı tarafından da doğrulandı. Darwin ve başkaları bu sonuçtan hareketle devam ettirdikleri çalışmalarında, Galapagos kaplumbağaları ve ispinoz kuşları için de aynı modeli buldular: Çeşitli adalar farklı fakat, yakın akraba türleri bulundurmaktaydı (bkz. Desmond ve Moore 1991).

(a)

Birinci baz	İkinci baz: U			C			A			G			Üçüncü baz
U	UUU	Fenilalanin	F	UCU	Serin	S	UAU	Tirozin	Y	UGU	Sistein	C	U
	UUC	Fenilalanin	F	UCC	Serin	S	UAC	Tirozin	Y	UGC	Sistein	C	C
	UUA	Lösin	L	UCA	Serin	S	UAA	Dur		UGA	Dur		A
	UUG	Lösin	L	UCG	Serin	S	UAG	Dur		UGG	Triptofan	W	G
C	CUU	Lösin	L	CCU	Prolin	P	CAU	Histidin	H	CGU	Arjinin	R	U
	CUC	Lösin	L	CCC	Prolin	P	CAC	Histidin	H	CGC	Arjinin	R	C
	CUA	Lösin	L	CCA	Prolin	P	CAA	Glutamin	Q	CGA	Arjinin	R	A
	CUG	Lösin	L	CCG	Prolin	P	CAG	Glutamin	Q	CGG	Arjinin	R	G
A	AUU	İzolösin	I	ACU	Treonin	T	AAU	Asparajin	N	AGU	Serin	S	U
	AUC	İzolösin	I	ACC	Treonin	T	AAC	Asparajin	N	AGC	Serin	S	C
	AUA	İzolösin	I	ACA	Treonin	T	AAA	Lizin	K	AGA	Arjinin	R	A
	AUG	Başlama(Metionin	M)	ACG	Treonin	T	AAG	Lizin	K	AGG	Arjinin	R	G
G	GUU	Valin	V	GCU	Alanin	A	GAU	Aspartik Asit	D	GGU	Glisin	G	U
	GUC	Valin	V	GCC	Alanin	A	GAC	Aspartik Asit	D	GGC	Glisin	G	C
	GUA	Valin	V	GCA	Alanin	A	GAA	Glutamik Asit	E	GGA	Glisin	G	A
	GUG	Valin	V	GCG	Alanin	A	GAG	Glutamik Asit	E	GGG	Glisin	G	G

Kodon — Amino asit — Kısaltmalar

(b)

insan	LQRNRTSFTQEQIEALEKEFERTHYPDVFARERLAAKIDLPEARIQVWFSNRRAKWRREL
fare	·····
bıldırcın	·····
zebrabalığı	·····
meyve sineği	·····ND··DS·····G··G·····

Şekil 2.2 Genetik homolojiler (a) Çalışılmış olan hemen her organizmada, aynı nükleotit üçlüleri, yani kodonlar, aynı amino asit taşıyıcısı transfer RNA'ları belirler. (b) Bu çizelge gözün gelişmesinden sorumlu bir proteinin, homeodomain olarak bilinen bölümündeki amino asit dizisini göstermektedir (Quiring vd. 1994). Noktalar bir yukarıdaki ile aynı olan amino asiti temsil etmektedir.

KUTU 2.1 Homoloji ve model organizmalar

Homoloji soyut bir kavram olarak görünmekle beraber, gerçekte çoğu biyomedikal araştırmanın arkasındaki rehber prensiptir. Homoloji, medikal araştırmacıların yeni bir ilacın güvenirliliğini farelerde sınadıklarında ya da bir hastalığın moleküler temelini sıçanlarda çalıştıklarında, elde edebilecekleri geçerli sonuçların nedenidir. Sonuçlar, eğer çalışılan fenomenin moleküler ya da hücresel temeli homolog ise insana uygulanabilir.

Araştırmacılar belli bir işlem veya hastalığı çalışmak için gerekli homoloji derecesini temel alarak bir deney organizma —"model" organizma olarak da bilinir— seçerler. Örneğin, psikiyatri ve davranış bilimlerinde, davranış ve beyin yapıları bakımından insanlarınki ile homolog oldukları için, tercih edilen deney hayvanları çoğunlukla maymunlar ve insansı maymunlardır. Bazı genler, hücre döngüsü gibi daha temel işlemlerde görev aldıkları için, uzak akrabalar arasında bile homologturlar; araştırmacılar insanda neden yanlış çalışan belli genlerin kansere sebep olduklarını araştırmak için hamur mayasını (*Saccharomyces cerevisiae*) kullanabilirler. Daha da temel bir düzeyde, DNA tamirinde rol alan genler insan ve bir bakteri olan *Escherichia coli*'de homologturlar. Primatlar, mayalar ve bakteriler bu karakteristikleri, ortak bir atadan miras aldıkları için, insanla paylaşırlar.

Birbirlerine oldukça benzer türler coğrafik olarak kümelenme eğilimindedirler. Bu onların bağımsız yaratılmadıkları fakat aynı alanda yaşayan ortak bir atadan türediklerini gösterir.

Bu modeli açıklamak için, Darwin küçük bir alaycı kuş populasyonunun Galapagos'a Güney Amerika'dan yıllar önce gelip yerleştiğini varsaydı. Darwin'in tezi bu populasyonun yeni habitatında genişlediği ve bunun sonucunda da altpopulasyonların gruptaki farklı adaları sonradan işgal ettiği şeklindeydi. Bir kez alaycı kuş populasyonları birbirlerinden fiziksel olarak bu yolla yalıtıldıklarında, ayrı türler olmaya yetecek kadar farklılaştılar. Yapısal homolojiler gibi, yakın akraba formların ada grubunda bulunuşu da modifikasyon yoluyla türeme düşüncesinin mantıksal bir sonucudur.

Buna zıt olarak, her iki model de organizmaların bağımsız olarak yaratıldıkları öngörüsünde bulunan Ayrı Yaratılma ile uyumlu değildir. Ayrı Yaratılma teorisine göre organizmaların tasarım veya coğrafik ilişkileri konusunda belli bir model beklenmemektedir.

Ağaç Düşüncesine Giriş

Bu seksiyonda gözden geçirilen verilerin bir önemli mesajı vardır: Türler bağımsız değil, fakat ortak bir atadan türeme yoluyla ilişkilidirler. Bu, türlerin bir insan bireyinin soy ağacına analog şekilde kanbağı ilişkisine sahip oldukları anlamı taşır. Bölüm 1'de, bir grup türün kanbağı ilişkisine filogeni denildiğini ve bu ilişkinin grafik gösteriminin filogenetik ağaç ya da kladogram olarak adlandırıldığına işaret etmiştik.

Bölüm 13, evrim çalışan biyologların evrimsel ilişkiyi yapılandırmak ve filogenetik ağacın şeklini ortaya çıkarmak için kullandıkları teknikleri tanıtacaktır. Burada daha temel sorular soruyoruz: Filogeniler nasıl okunur ve yorumlanırlar? Biyologlar, evrim konusundaki soruları yanıtlamak için bunlardan nasıl yararlanırlar?

Bir Ağacı Okumak

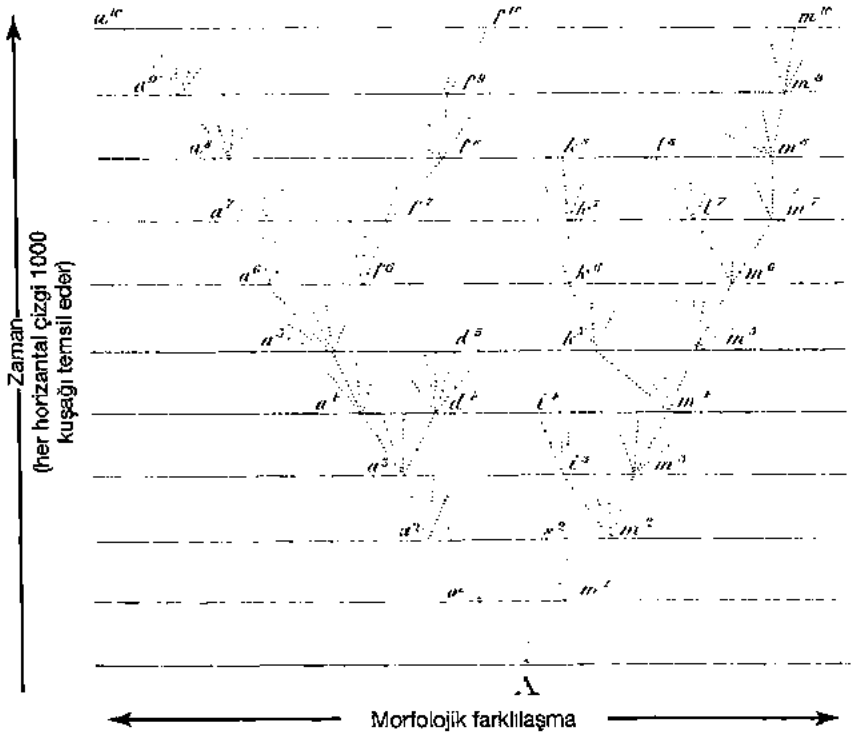
Darwin'in 490 sayfalık *Türlerin Kökeni* adlı kitabında tek şekil, türlerin zaman içerisinde nasıl değiştiği düşüncesini sunduğu bir diyagramdı. Çizim, hipotetik olmakla birlikte, günümüz filogenilerde bulunan üç önemli öğeyi içermekteydi: **dal-uçları, dallar** ve **düğümler.** Dal-uçları, yok olmuş veya bugün yaşayan, türleri ifade eder. Dallar, bu türlerin atasal populasyonlarının zaman içerisindeki durumlarını gösterir. Düğümler ise bir türün iki veya daha fazla türev populasyona ayrıldığı noktaya karşılık gelir.

Darwin'in diyagramının bir kısmı Şekil 2.3'te yeniden çizilmiştir. Bu diyagramda dikey eksenin zamana, yatay eksenin ise morfolojik farklılaşmaya karşılık geldiğine dikkat ediniz. Ağacı okumak için, A ile işaretli populasyondan başlayınız ve yukarıya doğru devam ediniz. Şekle göre, A türü hemen altı altpopulasyona ayrılmaktadır. Bunlardan dördü çabucak ortadan kalkmakta, ancak a^1 ve m^1 ile işaretli populasyonlar Zaman I'e kadar yaşamaktadırlar. Bu populasyonlar zaman içerisinde farklılaşmaya ve yeni altpopulasyonlar oluşturmaya devam etmektedir. Bu yeni populasyonlardan birçoğu X zamanı içerisinde yok olmakla birlikte, atasal tür A sonuçta a^{10}, f^{10} ve m^{10}'la etiketli üç yeni türe dönüşmüştür.

Filogenetik ağaçlar türlerin ortak bir atadan türemeleri yoluyla akraba oldukları gerçeğinin görsel sunumlarıdırlar.

Bu diyagramı oluşturmak ile, Darwin türlerin ortak bir atadan farklılaşan döller yoluyla nasıl ilişkili olduklarını tasvir eden bir teknik icat ediyordu. Bugün bilimsel literatürde yayınlanan ağaçlar, bu grafik aracın doğrudan türevleridir.

Şekil 2.4a, günümüzde filogeniler çizmenin bir yolunu göstermektedir. Bu ağaçta Takson 1'den Takson 6'ya kadar işaretlenen dal-uçları önemli bir noktayı açıklamaktadır: Bir filogeni üzerinde dal-ucu, dal veya düğümler populasyondan veya türden, şube ya da aleme kadar herhangi bir taksonomik düzeydeki canlı populas-



Şekil 2.3 Darwin'in hipotetik ağacı Açıklama için metine bakınız. President and Fellow of Harvard College'nin izniyle yeniden çizilmiştir.

yonlarını temsil edebilir (**Takson** populasyon, cins ya da familya gibi isimlendirilmiş herhangi bir organizma grubudur).

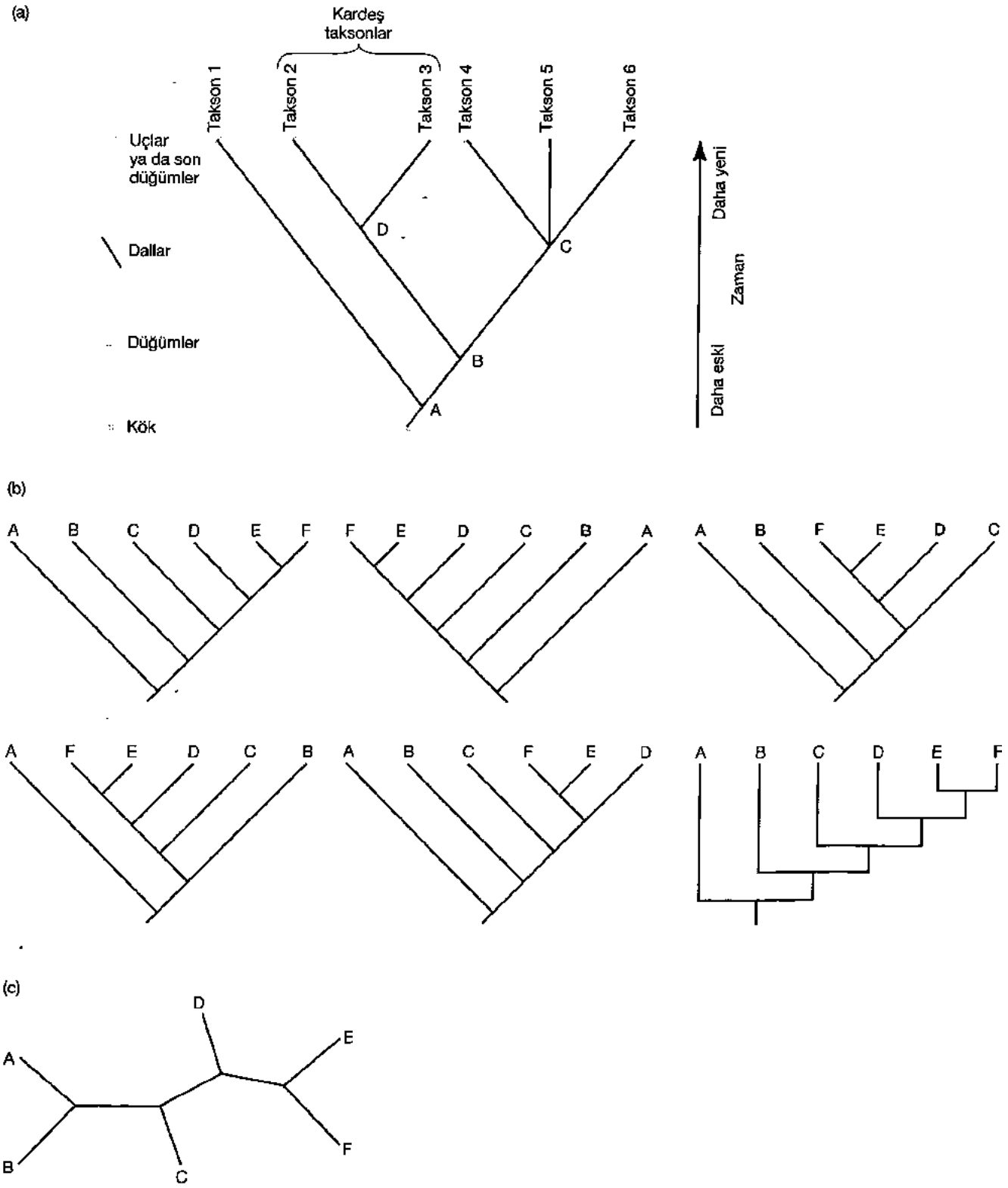
Ağaç okumanın diğer bir anahtarı, ağaçların kökleri tabanda, uçları tepede vertikal olarak ya da kökleri solda uçları sağda horizontal olarak konumlanabileceklerini bilmektir. Dallar diyagonal ya da içi boş çizgilerden oluşabilir (Şekil 2.4b). Eğer dal uzunlukları zaman ya da taksonların ayrılmasından sonraki genetik değişim miktarı ile orantılıysa, bir ölçek ya da etiketli eksen verilir. Diğer türlü, dal uzunluğu keyfi olup okumayı kolaylaştırmak için çizilirler.

Son olarak evrimsel ağaçlar köklü ya da köksüz olabilirler. Köklü ağaçlar inceleme altındaki soy hattının nereden köklendiğini tanımladığı için ayrılma olaylarının açığa çıkma sırasını da ortaya koyarlar. Köksüz ağaçlar, bunun tersine, türler arasındaki ilişkiyi ortaya koymakla birlikte, hangi düğüm ya da dalların tarihte önce ya da sonra açığa çıktıklarına işaret etmezler (bkz. Şekil 2.4c).

Filogenilerin Kullanımı

Filogeninin oluşturulması ve okunması için harcanan emeğin karşılığı, bir ağaç araştırmacılara türlerin zamanla nasıl değiştiklerine ilişkin soruları yanıtlamasına olanak verdiği zaman alınmış olur. "Ağaç düşüncesi" yoluyla sağlanan bilgiye bir örnek olarak balıklarda yüzme kesesinin evrimini göz önüne alalım.

Hava keseleri balıkların batmamalarına yardım eden organlardır. Kas ve kemikler sudan daha ağır olduklarından devamlı olarak batmayı önlemek için, çoğu balık



Şekil 2.4 Bir filogenetik ağacı okuma (a) Bu ağacı okumak için en alttan başlayıp yukarıya doğru devam ediniz. A ile gösterilen düğümde bulunan populasyon 1-6 taksonlarının ortak atasıdır. Bu gruplardan biri Takson 1'e evrimleşmiş; diğeri ise 1-5 taksonlarının ortak atası olan düğüm B'de ki populasyona evrimleşmiştir. C ve D düğümlerindeki populasyonlar neleri temsil etmektedirler ve B düğümündeki populasyonla ilişkileri nedir? (b) Bu diyagramlar, aynı evrimsel ilişkileri temsil eden altı farklı yolu göstermektedir. Burada tüm ağaçlar vertikal olarak konumlanmış olup, bazal taksonlar aşağıda, türemiş olanlar ise uca doğru yer alırlar. Bunlar 90° açıyla yerleştirilerek horizontal olarak ta gösterilebilirler (Mayden ve Wiley 1992'den). (c) Bu köksüz ağaç (b) kısmında çizilmiş olan ağaçların taksonları arasındaki aynı ilişkiyi göstermektedir. Ancak bir kökü yoktur, yani evrimsel süreçte hangi dalın önce hangisinin sonra açığa çıktığı konusunda bilgi vermez.

yüzme kesesi olarak adlandırılan hava ile dolu bir odacık bulundururlar. Yapısal olarak bu organlar balık ve tetrapodlarda (Tetrapod ya da "dört üyeliler" çift yaşamlılar, sürüngenler ve memelileri içerir) bulunan akciğerler ile homologdurlar. Gelişimsel olarak, akciğer ve yüzme keselerinin her ikisi de bağırsağın dışa kesecik yapmasından köken alırlar.

Darwin'in akciğer ile yüzme kesesi arasındaki homolojiden haberdar oluşunu, daha önceki araştırmacıların çabalarına borçluyuz. Balıklar fosil kayıtlarda tetrapodlardan daha önce görüldüğünden ve hava keseleri balıklarda akciğerden çok daha yaygın olduklarından, Darwin, akciğerlerin hava kesesinden türemiş olmaları gerektiği sonucuna vardı. Bu doğru mudur?

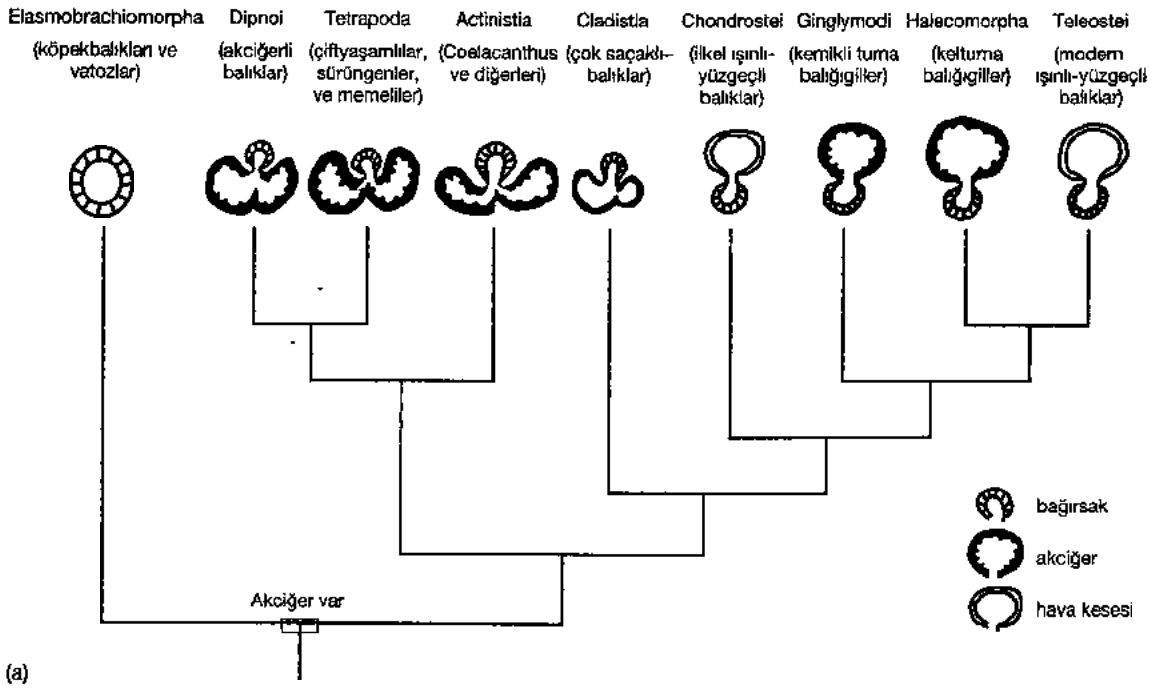
Tetrapodlar ve balıkların büyük gruplarını kapsayan, akciğer ve hava keseleri dışındaki özelliklerin analizlerine dayalı bir filogeni Şekil 2.5a'da sunulmuştur. Akciğerlerin, şekilde gösterilen bütün grupların ortak atasını temsil eden ağaç tabanındaki populasyonda mevcut olduğuna dikkat ediniz. Karl Liem, Placodermi olarak adlandırılan eski bir çeneli balık grubunda akciğer bulunmasından dolayı bu iddiada bulunmuştur. Quebec'in Gaspé yarımadası kayaçlarında *Bothriolepis* olarak adlandırılan yaygın placoderm örneklerinden biri, farinksten açılan iyi gelişmiş bir çift akciğere çok açık biçimde işaret eden izler taşımaktadır (Liem 1988; Colbert ve Morales 1991). Akciğer ya da hava keseleri, köpek balıkları ve vatozlar (elasmobranch) hariç filogenideki her türev grupta görülmektedir. Ancak yüzme keseleri sadece iki türev grupta görülmektedir: Üsttakım Chondrostei (eski bir ışınlı-yüzgeçli balık grubu) ve Teleostei (ışınlı yüzgeçli balıkların çoğu modern formlarını içeren bir grup).

Akciğer ve yüzme keselerinin evrimsel süreçler boyunca nasıl değiştiğine karar vermek için Liem, **tutumluluk** (=parsimoni) olarak bilinen mantıksal bir prensibe bel bağladı. Evrimsel biyolojide tutumluluğu uygulamak demek, evrimsel süreçte neler olduğuna ilişkin sonuca varılırken, araştırmacının karmaşık yerine basit açıklamaları yeğlemesi demektir. Başka bir deyişle, araştırmacı açığa çıkan evrimsel değişmenin miktarını azaltan veri yorumlarını tercih eder. Bu prensip, nadir açığa çıkan olaylar irdelendiğinde uygundur. Örneğin, Şekil 2.5b'de, hava keselerinin nasıl evrimleştiklerine ilişkin iki çelişen hipotez gösterilmiştir. Hipotez 1, yüzme kesesinin eski bir zamanda ortaya çıktığını ve daha sonra dört kez akciğere değiştiğini (Dipnoi ve diğer gruplar, Cladistia, Ginglymodi ve Halecomorpha'ya giden soy hattında) ileri sürmektedir. Hipotez 2'de ise, yüzme keselerinin daha sonraki bir süreçte fakat birbirinden bağımsız olarak iki kez açığa çıktığını ileri sürmektedir (Chondrostei ve Teleostei giden soy hatlarında). Tutumluluk prensibine göre, dört yerine sadece iki değişim gerektirdiği için Hipotez 2'nin çok daha olası olduğunu kabul ederiz.

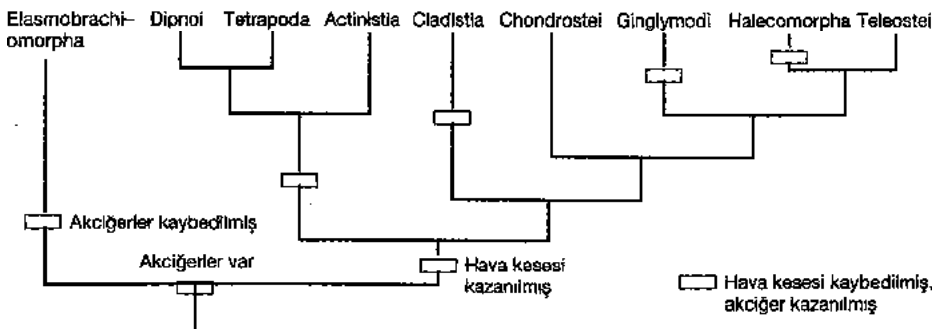
Öyle ise, filogenetik analiz, akciğerlerin ağacın tabanında var olduklarını, köpek balıkları ve vatozlara giden soy hattında akciğerlerinin tamamen ortadan kalktıklarını, iki farklı balık soy hattında ise akciğerin hava kesesine değiştiklerini göstermektedir. Bu son sonuç, yani Chondrostei ve Teleostei'de hava kesesinin farklı biçimde geliştikleri, yapılan gözlemlerle de desteklenmektedir. Chondrosteilerde hava kesesi midenin dışarıya cep yapmasından oluşurken Teleostei'de özefagus dışarıya cep yapar (Liem 1988).

Analizin bütünsel çıkarsaması göz alıcıdır: Balıklar iyi yüzücü olmadan önce iyi hava solunumu yapan canlılardı. Darwin ve daha birçok araştırmacıyı yanıltan kabul, çoğu yaşayan ve pek çok fosil balığın yüzme kesesine sahip oluşu nedeniyle, atasal formların yüzme keseleri olması gerektiğiydi. Yaygın özelliklerin atasal olması bir zorunluluk değildir. Yüzme keselerinin evrimini filogenetik bir bakışla incelemek, değişimin gerçek yönünü açığa çıkarmıştır. Ağaç düşüncesi yaşam tarihini anlamada güçlü bir araçtır.

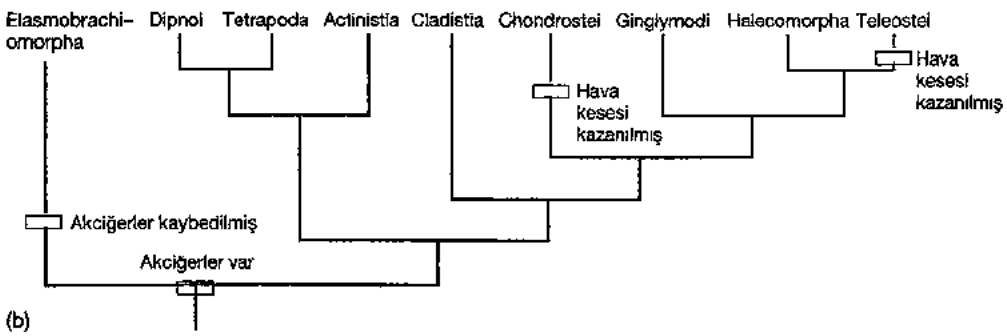
Evrim Teorisi sınanabilir yeni düşünceler önerdiği ve yeni bir anlayışlara yol açtığı için güçlülüğü kabul edilir. Balıklarda yüzme kesesinin kökeninin çözümlenmesi bu anlayışlara bir örnektir. Bu çözümleme türlerin ortak ata yoluyla akraba oldukları kabulünü temel almıştır.



Hipotez 1: Hava kesesi önce evrimleşmiştir



Hipotez 2: Hava kesesi sonra evrimleşmiş



Şekil 2.5 Akciğer ve hava kesesinin evrimsel tarihi (a) Bu diyagram günümüzde yaşayan temel omurgalı grupları arasındaki akrabalık ilişkisinin bir tahminini göstermektedir. Her grubun üstündeki çizimlerde, kalın içi dolu çizgiler akciğeri, içi boş çizgiler yüzme keselerini, küçük çizgili keseler ise sindirim kanalını temsil etmektedir. Her bir çizimde, hayvanın dorsal kısmı üstte, ventral kısmı alt taraftadır. (Bir hayvan vücudunda dorsal taraf yukarı, ventral taraf aşağı bakar.) (b) Bu ağaçlar akciğer ve hava keseleri üzerine iki zıt evrimsel hipotezi göstermektedir. Taksonlar arasındaki ilişkinin kısmı (a)'da gösterilenle aynı olduğuna dikkat ediniz. Açıklama için metine bakınız.

2.2 Zaman İçinde Değişim

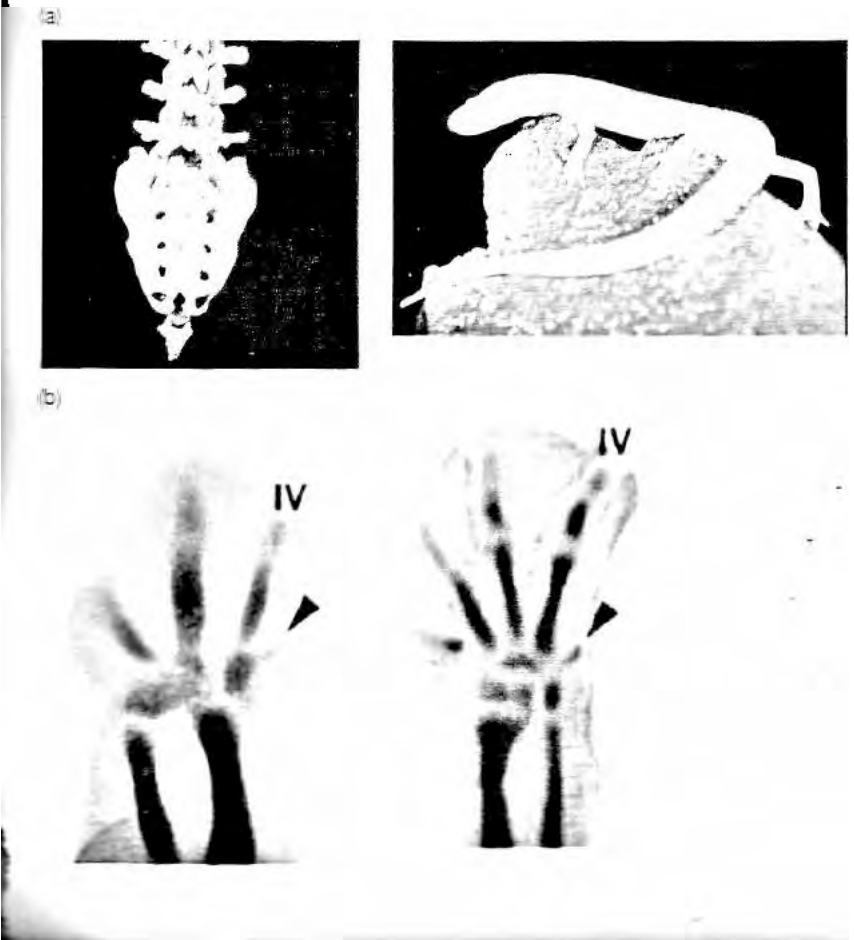
Ayrı Yaratılış Teorisinin temel ilkelerinden biri türlerin bir kez yaratıldıktan sonra değişmez olduklarıydı. Bu iddia organizmaların zaman içerisinde değiştiği alternatif hipotezini destekleyen birçok kanıt dizisi tarafından çürütülmüştür. Burada derlenen veriler yaşayan türlerden olduğu kadar, fosil kayıtlarda bulunan soyu tükenmiş formlardan elde edilmiştir.

Yaşayan Türlerden Elde Edilen Kanıtlar

Darwin "tür problemi" üzerine çalışmaya başladığı zaman, karşılaştırmalı anatomistler **körelmiş yapılar** olarak adlandırılan bir seri ilginç özellik tanımlamışlardı. Körelmiş bir yapı, yakın akraba türlerde önemli bir işleve sahip vücut parçasına homolog olan, işlevsiz ya da indirgenmiş yapıdır. Birkaç örnek Şekil 2.6a'da gösterilmiştir. Bazı kör, mağara balıkları göz çukuruna sahip, fakat gözleri yoktur; uçamayan kuş ya da böcekler indirgenmiş kanatlara sahiptir: bazı yılanlar küçücük kalça ve arka üyelere sahiptir; insanda indirgenmiş kuyruk sokumu bulunur. İnsanlarda, birey üşüdüğü ya da heyecanlandığı zaman vücut kıllarının dikleşmesini sağlayan kaslar vardır. Bu fenomen diğer memelilerdeki alarm ya da saldırı niyeti sırasında kürkün kabartılması ile homologdur. İnsanlarda, homolog cevap kaz şişinmesi olarak bilinen bu kalıntı özellikle sonuçlanır.

Körelmiş Özellikler Üç Düzeyde Tanımlanabilirler

Seksiyon 2.1'de tanımlanan homolojiler gibi, körelmiş özellikler yapısal, gelişimsel ve genetik düzeylerde gözlenebilirler. Şekil 2.6b, kalıntı bir özelliğin kuşların "el" ve ayaklarının embriyonik gelişim sürecinde açığa çıktığını gösterir. Ergin tavuklar



Şekil 2.6 Körelmiş özellikler Körelmiş yapılar ve gelişimsel evreler yaygındır. (a) İnsanlarda kuyruksokumu olarak bilinen gelişmemiş kuyruk kemikleri omurga sütununun tabanında bulunur (Vincent Zuber/Custom Medical Stock Photo). Mağaralarda yaşayan birçok hayvan, bu mağara semenderi gibi (*Typhlotriton spelaeus*), göz bölgesinde işlevsiz bir doku yumrusu bulundurur (Nathan W. Cohen/Visuals Unlimited) (b) Ergin tavuklar kanatlarında üç, ayaklarında ise dört parmağa sahiptirler. Ancak embriyonik gelişim sırasında "elde" (solda) ve "ayakta" (sağda) fazladan bir parmak görünür (A.C. Burke/Alan Feduccia 1997)

kanatlarında üç, ayaklarında ise dört parmak tarağına sahiptirler. Ancak, tavuk embriyoları kemik gelişimini başlatan dokularını belirlemek için boya ile işaretlendiğinde, ek bir parmak —şekilde ok ile gösterilen— açığa çıkar ve sonra kaybolur. Neden? Darwin böyle kalıntı özelliklerin ayrı yaratılılış ile açıklanamayacağını savundu. Ancak evrim teorisi altında kolayca yorumlanabilirler. Sözü edilen örnekte yaşayan ve fosil tetrapodların çoğunda, hem ön hem de arka üyelerde beş parmak bulunması anahtar gözlemdir. Öyle ise, kuşların atasının da her üyede beş parmak taşıdığını öne sürmek mantıksaldır. Evrimsel hipotez, kuşların evrimi süresince parmak sayısının üç ya da dörde indirgendiğini ve bir körelmiş "kayıp parmağın" embriyonik gelişim sırasında hala kısa bir süre için gözüktüğünü ileri sürer.

Benzer bir fenomen moleküler düzeyde **yalancı genler** (pseudogenes) olarak bilinen DNA dizini formunda da bulunurlar. Bu "yalancı genler" işlevsel RNA ya da protein ürünleri için şifreleme yapmazlar. Bir örnek olarak, hemoglobin adlı oksijen taşıyıcısı proteini şifreleyen genleri alalım. İnsanlar hemoglobin alt-birimlerinin polipeptidlerini şifreleyen geniş bir lokus ailesine sahiptirler. Bu lokuslardan üç tanesi yapı ve dizi olarak işlevsel genlere benzerler, fakat bir ürün üretmezler. Bunlardan biri ψα (psi-alpha) lokusu olarak bilinir ve normal α lokusuna benzer, ancak içerdiği bir mutasyon nedeniyle normal transkripsiyonu engellenir. Buna benzer işlevsiz yalancı genler bulunuşu Ayrı Yaratılış Teorisi altında şaşkınlık yaratır, ancak Evrim Teorisi altında kolayca anlaşılabilirler. Evrimsel açıklama, geçmişte bir zamanda bir mutasyonun normal dizinin ortasında bir dur kodonu oluşturduğunu ve fiilen lokusu özürlü kıldığı şeklindedir. Bu yalancı gen normal bir özelliğin, moleküler kalıntısı olarak varolmaya devam etmiştir. Organizmaların zaman içinde değiştiklerine de kanıt oluşturmaktadır.

Körelmiş yapılar zaman içinde değişmenin bir göstergesidirler.

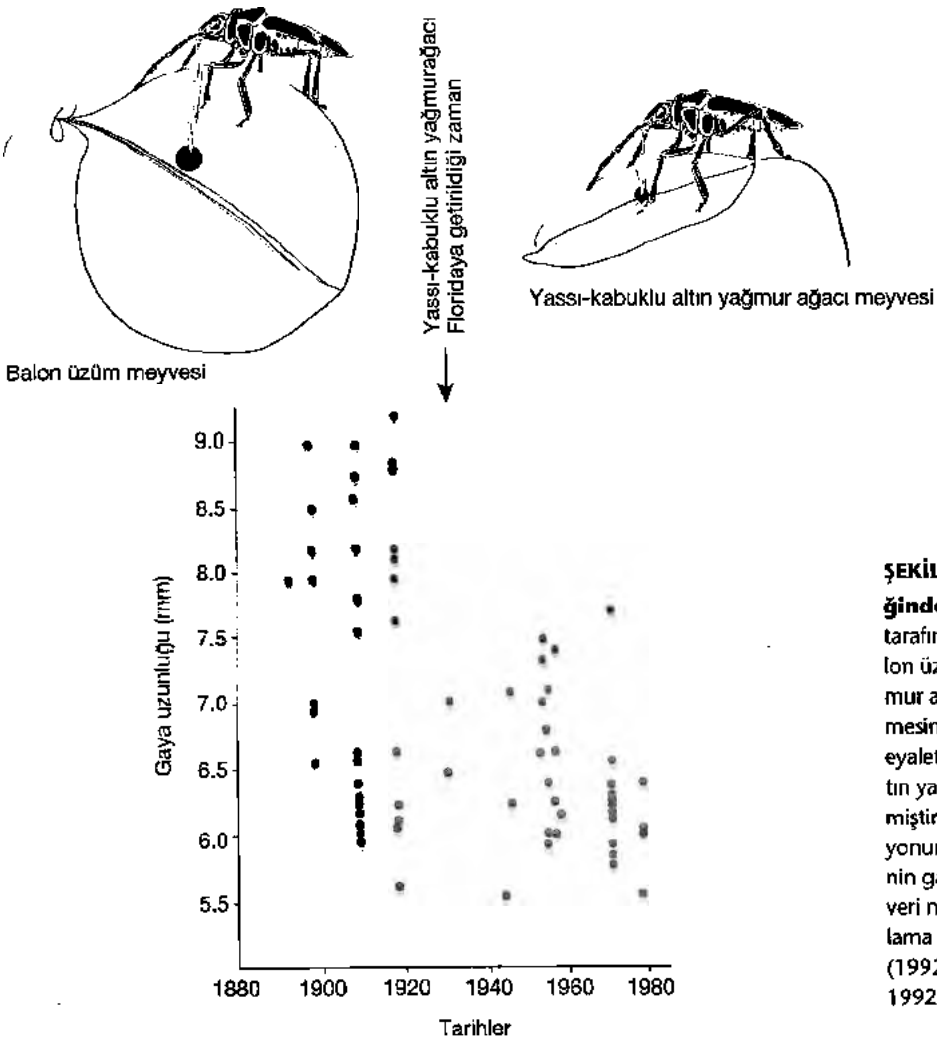
Zaman İçinde Değişimin Doğrudan Gözlenmesi

Zaman içinde değişim doğrudan da gözlenebilmektedir. Son 60 yıl boyunca, biyologlar yüzlerce farklı türde evrimsel değişmeleri belgelendirmişlerdir. Bir örnek olarak Birleşik Devletlerin güneyinde, yerli bir böcek olan bir tür sabunağacı böceği üzerine yayınlanmış günümüz çalışmalarını ele alalım.

Bu böcek, gaga şeklindeki ağız parçaları ile konak bitkilerinin meyvelerini delerek beslenir. Şekil 2.7'de gösterildiği gibi, meyvenin içindeki tohuma erişmek için meyve kabuğunu delerler ve sonra meyve içeriğini emerler. Şekil 2.7'deki veriler, 20. yüzyılın ilk yarısında Florida'dan toplanan ve müze koleksiyonlarında korunan böceğin gagalarının oldukça uzun olduğu göstermektedir. Bu mantıklıdır; çünkü bu dönemde, böceğin en önemli konak bitkisi, şekilde gösterildiği gibi, büyük meyveli balon üzümüydü. Ancak 20. asrın ortalarında, Florida'da ki sabun ağacı böceğinin çoğu populasyonları, Asya'dan yeni getirilen yassı-kabuklu altın yağmur ağacı olarak bilinen, küçük meyveli bir ağaç meyveleri üzerinde beslenmeye başladı. Şekilde görüldüğü gibi, konak bitkinin değişiminden sonra toplanan böceklerin eski populasyonlara göre çok daha küçük gagaları olma eğiliminde oldukları gözlendi. Böceğin karakteristikleri değişmez değildir. Aksine, zaman içinde dramatik bir şekilde değişmektedirler.

Fosil Kayıtlardan Elde Edilen Kanıtlar

Bir **fosil**, geçmişte yaşamış herhangi bir organizmanın bir kalıntısıdır. Dünya üzerinde farklı enstitü ve kişiler arasında dağılmış halde bulunan fosil koleksiyonları toplamına **fosil kayıt** adı verilir.



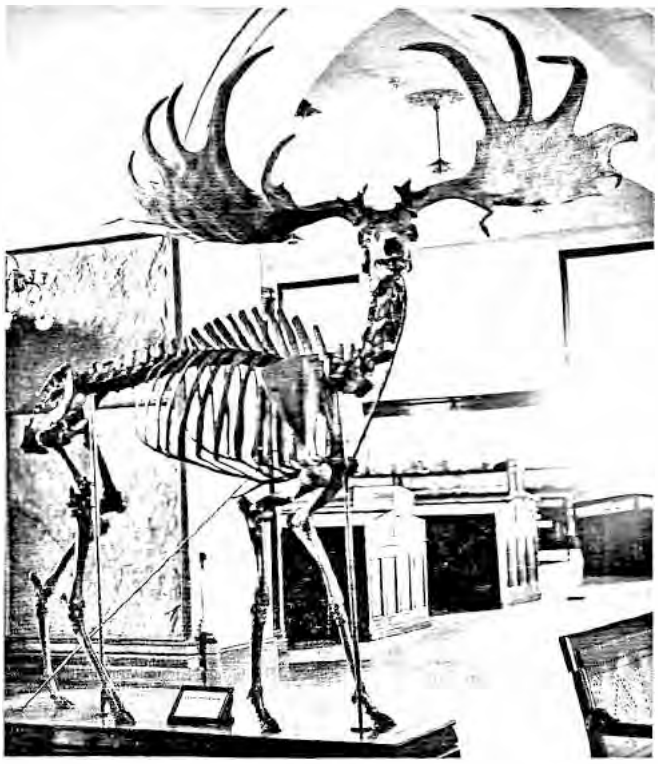
ŞEKİL 2.7 Şekil 2.7 Sabunağacı böceğinde evrimsel değişmeler Bu şeklin üst tarafındaki çizimler sabunağacı böceğinin balon üzüm (solda) ve yassı kabuklu altın yağmur ağacı (sağda) meyveleri üzerinde beslenmesini göstermektedir. Balon üzüm Florida eyaletinin yerli bir bitkisiyken, yassı kabuklu altın yağmur ağacı 1920'lerde Asya'dan getirilmiştir. Dağılım grafiği, Florida müze koleksiyonunda bulunan sabunağacı böceği dişilerinin gaga uzunluklarını göstermektedir (her bir veri noktası bir bireyi temsil etmektedir). Açıklama için metine bakınız. Carroll ve Boyd (1992)'nin Şekil 1 ve 6'sından, Copyright © 1992 Evolution. İzinle basılmıştır.

Fosillerin mevcut oldukları temel gerçeği ve fosillerin önemli bir kısmının bugün yaşayan türlere benzemeyen formda olmaları, yaşamın zaman içinde değiştiğini ispat etmektedir. Fosil kayıtlar üzerine dört spesifik gözlem Darwin ve diğer 19. yüzyıl bilim adamlarının bu noktayı açıklamasına olanak vermiştir.

Yokoluş Gerçeği

Karşılaştırmalı anatomici Baron Georges Cuvier 1801'de artık yaşamayan 23 türün bir listesini yayınladı. Bu makale yaygın biçimde kabul gören fosil kayıtlardaki alışılmamış formların, Avrupalı bilim insanlarının bir kez dünyanın her tarafını gezdiklerinde, bugün yaşayan türler arasında en sonunda bulunacağı hipotezine doğrudan bir karşı çıkıştı. Bu liste, mastodonları ve Paris havzası kayaçlarından çıkarılan diğer büyük yaratıkları içerdiğinden bu hipotezin sorgulanmasına yol açtı. Bu türler o kadar iri cüsseliydiler ki, gözden kaçırılmış olmaları olasılığı oldukça düşüktü.

Yokoluş gerçeği üzerine yapılan tartışmalar Cuvier'in, Şekil 2.8'de gösterilen, büyük bir buzul dönemi geyiği olan İrlanda geyiği fosili üzerine yaptığı dikkatli bir incelemesini 1812'de yayınlamasından sonra sona erdi. Bu geyiğin fosilleri Avru-



Şekil 2.8 İrlanda geyiği yokoluş gerçeğini doğrular Cuvier büyük bir buzul çağı geyiği olan İrlanda Geyiği fosilinin ortadan kalkmış bir tür olduğunu ortaya koymuştur (Neg. No. 22581 Photo AMNA. American Museum of Natural History. Dept. of Library Sevices'in izniyle)

pa'nın kuzeyi boyunca ve Britanya adalarında bulunmuştu. Cuvier'in analizi bunun yok olmuş bir tür olduğunu ve sadece o bölgede yaşayan türün büyük bir formu olmadığını ortaya koydu.

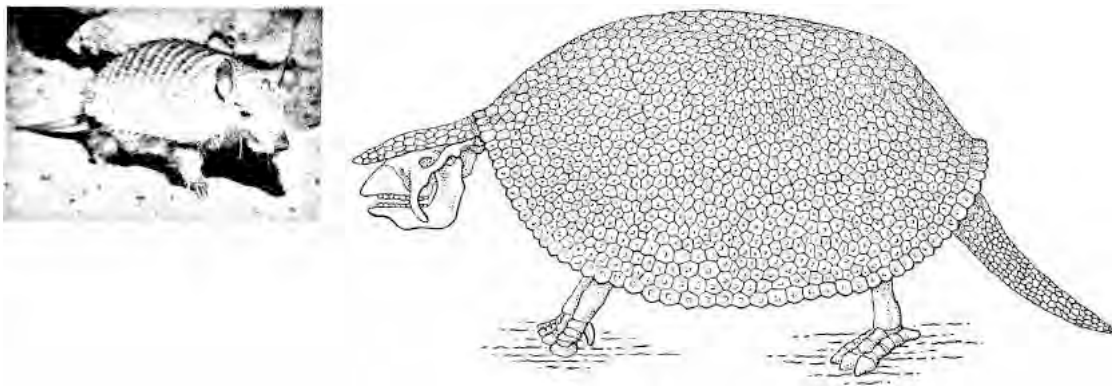
Darwin'in *Türlerin Kökeni Üzerine* adlı eserini yazdığı zamana kadar, birçok yok olmuş bitki ve hayvan, çok çeşitli zaman ve yerlerde oluşmuş kayaç tabakalarında bulunmuştu. Yaratılışçılar, İncil'de söz edilen Nuh zamanında olana benzer biçimde bir seri tufanın bu türleri ortadan kaldırdığını iddia ettiler. Bunun aksine, Darwin ve diğer biyologlar yok olmuş türleri yaşayan organizmaların akrabaları olarak yorumladılar. Yokoluş gerçeğinin Dünya faunа ve florasının zaman içinde değiştiğine ek kanıtlar oluşturduğuna işaret ettiler.

Ardışıklık Yasası

Bir 18. yüzyıl başları paleontologu olan William Clift, daha sonra Darwin tarafından doğrulanan ve genişletilen bir gözlemi yayınlayan ilk kişidir (Darwin 1859, Eiseley 1958): Aynı coğrafik bölgede bulunan fosil ve yaşayan organizmalar birbirleri ile akrabadırlar ve diğer alanlarda bulunan organizmalardan belirgin biçimde farklıdırlar. Clift, Avustralya'nın ortadan kalkmış marsupial (keseli memeliler) faunası üzerinde çalıştı ve bugün yaşayan formlarla yakın akrabalık ilişkilerini tespit etti. Darwin, Arjantin armodillerini ve yine oradan çıkarılığı gliptodon fosilleri ile olan akrabalık ilişkilerini analiz etti (Şekil 2.9). Fosil ve yaşayan formlar arasındaki bu genel benzerlik **ardışıklık yasası** olarak anılmaya başlandı. Tarihsel göre belli bir alanda bulunan fosil türler, yaşayan benzer türler tarafından devam ettirilmektedirler. Bu sonuç, çok çeşitli lokasyon ve taksonomik grubun analizi tarafından desteklenmiş olup, zaman içinde değişime güçlü kanıtlar sağlamıştır.

Geçiş Formları

Darwin, türlerin zaman içinde değiştiklerini ve fosillerin temsil ettikleri popülasyonların bugün yaşayan türlere ata olduklarını öne sürdü. Eğer bu doğru ise, fosil kayıtların büyük organizma grupları arasındaki geçiş formlarını bulundurması ge-



Şekil 2.9 "Ardışıklık Yasası" Erken dönem araştırmacıları, rutin olarak aynı coğrafik alanda yaşayan ve fosil türler yanında ardışık kayaçlarda bulunan fosiller arasında o kadar çok yakın akrabalık ilişkisi gözlemlediler ki bu model Ardışıklık Yasası olarak bilinmeye başlandı. Darwin Arjantin'in günümüz küçük armodillo (*Zaedygus pichiy*) (solda) ve fosil glyptodont (sağda) arasında benzerlikler saptadı (Photo by Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.).

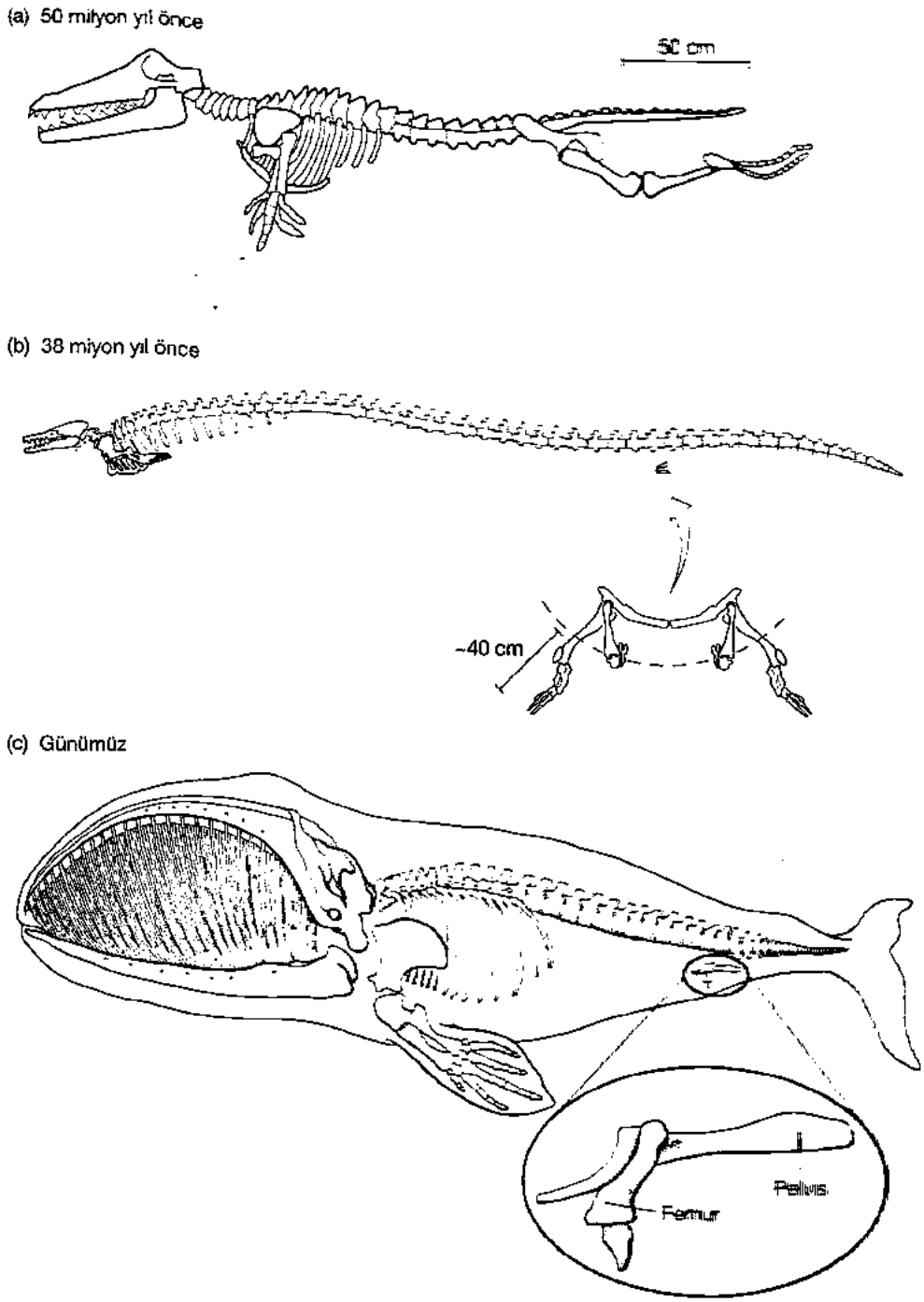
rekir. Bu öngörü şudur; geçiş türleri, türev türlerde gözlenen yeni özellikler yanında, atasal populasyonlardan da karakteristiklere sahip olmalıydılar. İyi bir örnek, fosil kayıtlardaki en eski kuş örneği *Archaeopteryx*'tir. Teleklerin bulunuşu açık biçimde bu türün kuş olduğunu tanımlar, ancak iskelet o kadar çok dinazor benzeridir ki bir keresinde bir örnek yanlışlıkla bir tetrapod dinazor olan *Compsognathus* olarak tanımlanmıştır. *Archaeopteryx*, atasal dinazor populasyonları ve onların türevleri olan kuşlar arasında bir geçişi gösterir.

Ömrü süresince böyle birkaç geçiş formun keşfedilmiş olması Darwin'e, bunların fosil kayıtlarda nadir olması gerektiğini kitabının "Teorinin Zorlukları" başlıklı bölümünde açıklamak acı vermiştir. Ancak daha sonraki yıllarda, çok sayıda böyle geçiş formu bulunmuştur. Şekil 2.10'da resimlenen fosil balinayı göz önüne alalım. En eski memeli fosilleri karasal türlerce temsil edildiği için biyologlar balina atalarının da karada yaşadığını ve işlevsel üyelere sahip oldukları sonucuna vardılar (Şekilde görüldüğü gibi bazı modern balinalar hâlâ kalıntı üyelere sahiptirler.) Öyleyse, bu atasal gruplar ile modern balinalar arasında işlevsel üyelere sahip oldukları kadar, onların denizsel türler olduklarını tanımlayan özellikler taşıyan ara formlar bulunmalıdır. Şekilde böyle iki geçiş formu gösterilmiştir. *Ambulocetus natans* olarak bilinen ilki, J.G.M. Thewissen ve arkadaşları tarafından bulunmuş ve tanımlanmıştır (1994). Bu fosilin yaklaşık 50 milyon yaşında olduğu hesaplanmıştır. İkincisi, yaklaşık 38 milyon yıl önce yaşamış olan ve Philip Gingerich ve meslektaşları (1990) tarafından çözümlenen bir fosil türü olan *Basilosaurus isis*'tir. Öngörüldüğü gibi, bu fosil türler üyeli ataları ile üyesiz türevleri arasında geçiştirler. Bacakların vücut ile nasıl bağlandıkları çözümlemesinden, Thewissen vd. *Ambulocetus*'un su samurlarına benzer biçimde bacaklarına yüzmede kullandıklarını öne sürdüler. Gingerich ve grubu ise, *Basilosaurus*'da görülen bacaklarını yüzme işlevinde kullanılabilmesi için çok küçük olduklarını, bunun yerine çiftleşme sırasında kavrama organı olarak görev yaptıklarını iddia ettiler. Üyelerinin işlevi ne olursa olsun, bu fosiller önemli bir evrimsel geçişe işaret ederler.

Fosil kayıtlarda, geçiş formları önemli karakteristiklerin zaman içinde kazanım ve kaybını kaydederler.

Çevresel Değişim

Şekil 2.10'da gösterilen balina fosilleri, Mısır çölleri ve Pakistan yükseltilerinde istiridye, salyangoz ve diğer deniz türlerinin yanında bulunmuşlardır. Darwin zamanında denizsel organizmalara ait fosiller Güney Amerika'daki Andes, Avrupa Alpler ve kurak güneybatı Amerika'nın Büyük Kanyon bölgelerinden bulunmuşlardı. Bu



Şekil 2.10 (a) *Ambulocetus natans* (kelime anlamı olarak "yüzücü-yürüyen balina") fosili yaklaşık 50 milyon yaşındadır. Muhtemelen yüzmek için kürek gibi kullandığı işlevsel arka bacaklara sahiptir. Thevissen vd. (1994)'den (b) *Basilosaurus isis* yaklaşık 38 milyon yıl yaşındadır. İndirgenmiş ve muhtemelen yüzmede kullanılmayan arka bacaklara sahiptir. Bunun yerine, bacaklar çiftleşme sırasında kavrama organı olarak kullanılmış olabilir. Gingerich vd. (1990)'dan (c) Bazı günümüz balinaları kalıntı femur ve pelvise sahiptirler. Copyright © 1990, 1994, American Association for Advancement of Science. İzinle basılmıştır.

gözlemler, dünyanın kendisinin zaman içinde değişmiş olabileceğine işaret etmektedir. Darwin, bu verileri çevresel koşulların durağan olmadığına kanıt olarak yorumladı. Aksine, habitatların hem konum, hem de karakterlerinde tarih boyunca değiştiğini öne sürdü. Kara oluşumları ve habitatların, tıpkı türler gibi, devamlı olarak değiştiğini iddia etti.

2.3 Dünya'nın Yaşı

Darwin, türlerin kökeni üzerine çalışmaya başladığı zaman, genç bir bilim olan jeolojiden sağlanan veriler Ayrı Yaratılış Teorisi'nin bir temel dayanağını oluşturuyor bu Dünya yaşının yaklaşık 6000 yıl olduğu iddiasıydı. Kanıtlar Dünya'nın çok eski olduğunu destekliyordu.

Bu kanıtların çoğu 1700'lerin sonunda James Hutton tarafından ilk kez ortaya atılan **üniformitarianizm (aynı biçimdelik)** olarak bilinen bir prensibin temellerini oluşturmaktaydı. Üniformitarianizm, bugün gözlenen jeolojik işleyişlerin geçmişte de benzer biçimde çalıştıkları iddiasıdır. **Katastrofizm** olarak bilinen hipoteze doğrudan karşıt bir hipotez olarak önerilmiştir. Bu bugünkü jeolojik oluşumların, dinsel kitaplardaki tufan gibi geçmişte ortaya çıkan ölçüde bu gün asla gözlenmeyen, katastrofik olaylar sonucu olduğu önerisiydi.

Uniformitarianizmin kabulü ve katastrofizmin reddi Hutton ve daha sonra Charles Lyell'in Dünya'nın insanın hayal edemeyeceği kadar eski olduğu sonucuna varmasına yol açtı. Bu sonuç verilerden çıkarılmaktaydı. Bu eski jeologlar deniz kıyısı ve nehir deltalarında çamur, kum, çakıl çökelleri ve denizsel kabukların (kireç taşı öncülleri) birikimi gibi süreçlerden devam eden kayaç oluşumu oranlarını ölçtüler. Bu gözlemler temelinde, bu araştırmacılar tarafından Britanya Adaları ve Avrupa'da haritası çıkarılmış geniş kayaç formasyonlarının oluşabilmesi için, çok geniş bir zaman aralığına ihtiyaç olduğu çok açıktı.

Jeolojik Zaman Cetveli

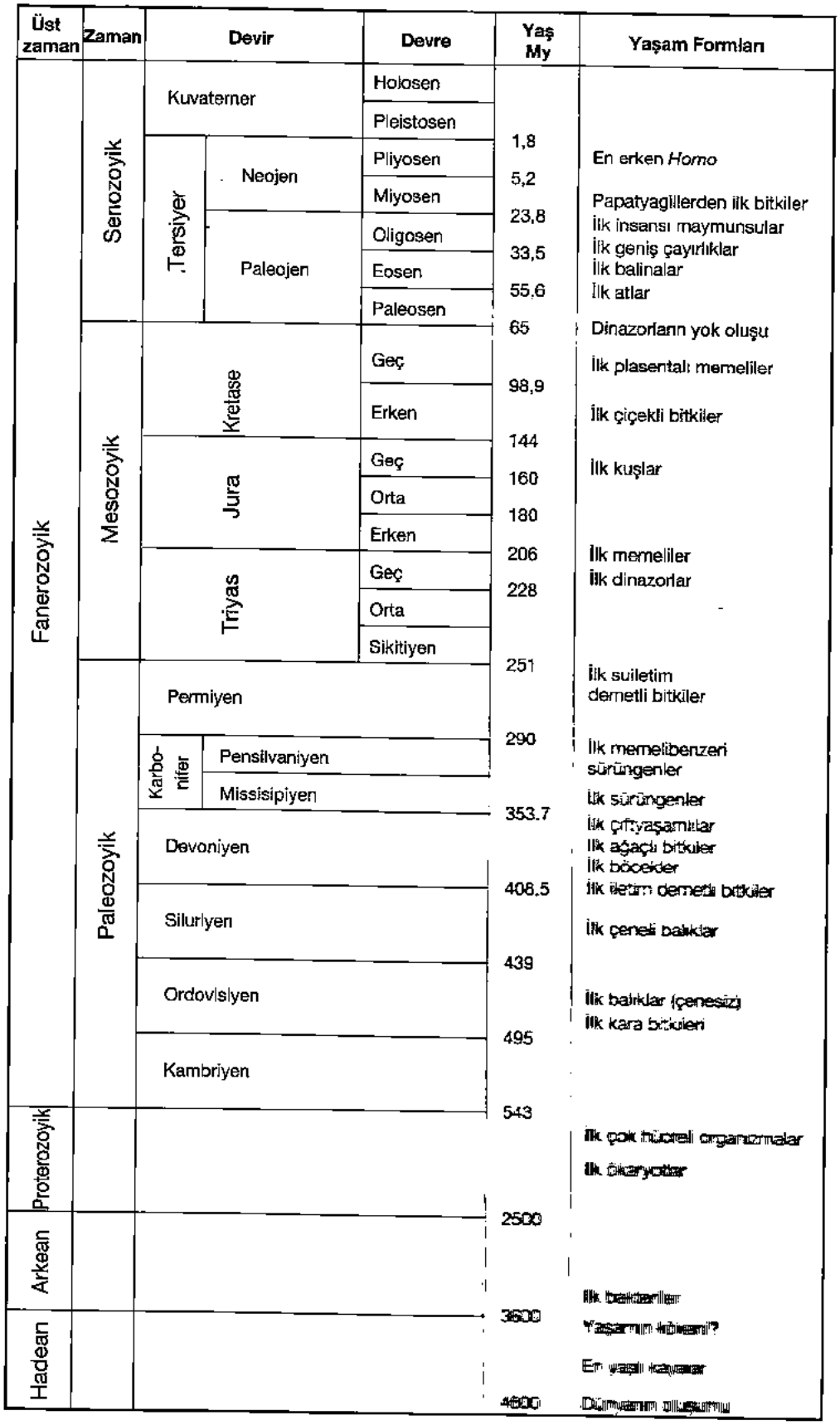
Darwin çalışmasına başladığında, Hutton ve takipçileri 50 yıl sürecek olan, Avrupa'nın önemli kayaç formasyonlarını ve fosil bulunduran tabakalarını gençten yaşlıya doğru sıraya koyma çalışmalarının halihazırda ortasındaydılar. Bu teknik her kayaç formasyonunun diğerlerine oranla ne kadar yaşlı olduğunu belirlemek amacı güttüğünden **oransal yaş tayini** olarak bilinmekteydi. Oransal yaş tayini aşağıdaki varsayımlara dayanan bir mantık ekzersiziydi:

- Daha genç kayaçlar daha yaşlı kayaçların üzerine yığılırlar (bu süperpozisyon prensibi olarak bilinir).
- Kumtaşı, kireçtaşı ve çamurtaşı gibi lav ve çökelti kayaçlar orijinal olarak horizontal bir pozisyonda uzandılar. Sonuç olarak bu tip kayaçlardaki herhangi bir eğilme ya da bükülme olayı, yığılmadan sonra açığa çıkmış olmalıdır (orijinal horizontalite prensibi).
- Damar, ya da set olarak diğer kayaçlar arasına giren kayaçlar, ana kayaçlarından daha gençtirler (enine-kesme ilişkisi prensibi).
- Bir kayaçta bulunan çakıl taşı, parke taşı ya da diğer fragmentler ana kayaçtan daha yaşlıdırlar (içerme prensibi).
- Erken fosil yaşam formları yakın zaman formlarından daha basittir ve yakın zaman formları günümüz formlarına çok benzerdir (faunal ardışıklık prensibi)

Bu prensipleri kullanarak jeologlar, **jeolojik zaman cetveli** olarak bilinen oransal yaş kronolojisini ortaya koydular (Şekil 2.11). Ayrıca birleşik kayaç tabakalarının yaşlıdan gence doğru sıralanması temelinde Dünya'nın bir jeolojik tarihi olan **jeolojik sütun** kavramını oluşturdular. (Dünya'nın hiçbir yerinde zaman içinde oluşmuş tüm kayaç tabakalarının hala bulundukları bir yer yoktur. Aksine, her zaman bazı tabakaların bütünüyle aşınıp yok olduğu aralıklar bulunur. Ancak, farklı bölgelerden verilerin bir araya getirilmesiyle jeologlar jeolojik tarihin tam bir kaydını bir araya getirebilmektedirler)

Üniformitarianizm prensibi, jeolojik zaman ölçeği ve jeolojik sütun çok eski bir Dünya için etkileyici kanıtlar sağladı. Jeologlar, Darwin'in modifikasyonlar yoluyla türeme ve zaman içinde değişim üzerine düşüncelerini yayınlamasından çok önce, birkaç bin yıl yerine, onlarca milyon yıllık zaman ölçeği üzerinde çalışmaya başlamışlardı. Bu veriler evrim teorisi için önemliydi. Ayrı Yaratılış, bir anda olan bir işlemdir, fakat evrimsel değişim bugün gözlenen yaşam çeşitliliğinin oluşması için uzun zaman periyotları gerektirir.

Genç Jeoloji bilimi Dünyanın çok eski zamanlarda açığa çıktığını doğruladı. Evrim zamana bağlı bir süreçtir, fakat ayrı yaratılış değildir.



Şekil 2.11 Jeolojik zaman cetveli Bu diyagramın sol kısmında gösterilen üstzaman, zaman, devir ve devrelerin sırası oransal yaş tayini tekniği ile ortaya konulmuştur. İsim verilmiş her bir zaman aralığı, farklı fosil fauna ve floralar ile ilişkilendirilmiştir. Burada verilen mutlak yaşlara çok daha sonra radyometrik yaş tayini sistemi ortaya çıktığında ilave edilmiştir. Kısaltma My, milyon yıl önce anlamında kullanılmıştır.

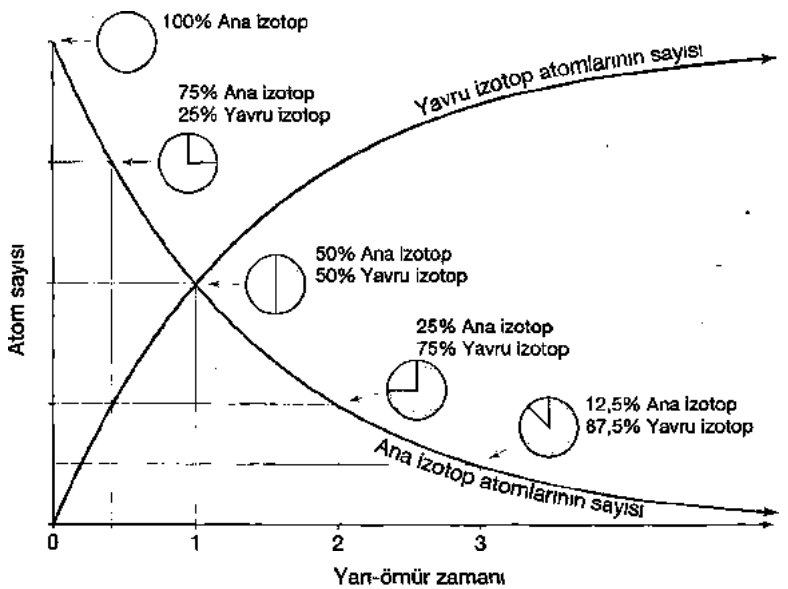
Radyometrik Yaş Tayini

19. yüzyıl ortalarına gelindiğinde Hutton, Lyell ve takipçileri kuşku götürmez bir biçimde Dünya'nın yaşlı olduğunu ortaya koydular. Ancak kaç yaşındaydı? Dünya üzerinde yaşam başladığından bu yana ne kadar zaman geçmişti?

Marie Curie'nin 1900'lu yılların başlarında radyoaktiviteyi keşfi, bilim adamlarına bu soruları yanıtlamaları için çığır açtı. **Radyometrik yaş tayini** olarak bilinen bir tekniğin kullanılmasıyla fizikçi ve jeologlar, jeolojik zaman ölçeğinin oransal yaşlarına kesin tarihler koymaya başladılar.

Radyometrik yaş tayini tekniği, doğal olarak bulunan elementlerin kararsız izotoplarını kullanır. Bu izotoplar bozunur; yani ya farklı elementlere ya da aynı elementlerin farklı izotoplarına değişirler. Her izotop, yarılanma ömürü olarak bilinen bir birim ile ölçülen belirli ve sabit bir oranda bozunur. Bir yarı ömür, mevcut ana izotopun % 50'sinin yavru izotoplarına bozunması için gerekli zaman miktarıdır (Şekil 2.12). Bir kaya parçasında zaman içinde gözlenen bozunma olaylarının sayısı sadece kaç tane radyoaktif atomun bulunduğuna bağlıdır. Bozunma oranı sıcaklık, nem ve diğer herhangi bir çevresel faktörce etkilenmez. Sonuç olarak, radyoaktif izotoplar doğal bir saat gibi işlev görürler. Daha fazla ayrıntı için Kutu 2.2'ye bakınız.

Uzun yarılanma ömürlerinden dolayı, Dünya yaşını belirlemek için potasyum-argon ve uranyum-kurşun sistemleri tercih edilen izotoplardır. Bu sistemler yardımıyla, hangi kayaçları test ederek Dünya'nın ilk oluşum zamanını belirleyebiliriz? Dünya'nın oluşumu üzerine günümüz modelleri, bu soruyu yanıtlamayı zorlaştıran, gezegenimizin erken tarihinin çoğu kısmında eriyik halde bulunduğunu öngörür. Ancak, güneş sistemimizin bütün bileşenlerinin aynı zamanda meydana geldiklerini kabul edersek, Dünya'nın orijin yaşını belirlemek için iki sınıf aday kayaç mevcut olur: ay kayaçları ve meteorlar. Uranyum-kurşun ve potasyum-argon yaş tayini sistemlerinin her ikisi de Apollo astronotları tarafından getirilen ay kayaçlarının yaşlarının 4,53 milyar yıl olarak tespit etmektedir. Ayrıca, Dünya'da bulunan her meteorun tayin edilen yaşı 4,6 milyar olarak ortaya çıkmaktadır. Bu nedenle, bilim insanları gezegenimizin 4,6 milyar yaşında olduğu sonucuna varabilirler.



Şekil 2.12 Radyoaktif bozunma Birçok radyoaktif izotop kararlı bir yavru izotop oluşuncaya kadar bir seri ara formdan geçer. Araştırmacılar kayaçtaki ana izotopun yavru izotopa oranını ölçerler, sonra ölçülen oranları harcanan yarılanma-ömrü sayılarına çevirebilmek için buna benzer bir grafik kullanırlar. Bir yarılanma-ömrü için harcanan yıl sayısının yarılanma-ömrü sayısıyla çarpımından elde edilen değer bir kayacın mutlak yaşı olan değeri verir.

KUTU 2.2 Radyometrik yaş tayinine daha yakından bakış

Radyometrik yaş tayini jeologların kayaçlara kesin bir yaş vermelerine izin verir. Şimdi tekniğin nasıl çalıştığına bakalım: İlkönce, bir radyoaktif izotopun yarılanma-ömrü zaman içinde bozunma olaylarının sayısını kaydeden bir alete, bir örnek koymak yoluyla belirlenir. Şüphesiz, uzun-ömürlü izotopların yarılanma-ömürlerini belirlemek için araştırmacılar, kısa bir zaman aralığı süresince toplanmış verileri esas alarak tahmin yapmak zorundadırlar. Daha sonra, bir kayaç örneğinde, çoğunlukla kütle spektrometresi denilen bir alet yardımıyla, ana izotopların yavru izotoplara oranı ölçülür. Bir kez ana izotopun yarılanma-ömrü ile mevcut ana ve yavru izotop oranı bilindiğinde, kayacın oluşumundan buyana geçen yılların sayısı hesaplanabilir.

Buradaki kritik sanı, kayaç oluştuğu zaman ana izotopun yavruya oranının bilindiğidir. Bu sanı test edilebilir. Örneğin, potasyum-argon yaş tayini volkanik kökenli kayaç yaşlarının belirlenmesinde önemli bir sistemdir. Başlangıçta, yavru izotop argon-40'ın sıfır olacağını varsayabiliriz. Çünkü, argon-40 bir gaz olup akışkan kayaçtan kabarcıklar halinde çıkar ve sadece katılaştıktan sonra birikmeye başlar. Günümüz lav akıntılarının incelenmesi bunu doğrulamıştır: Yüzde oranı olarak ifade edilirse, yeni sönmüş bazalt, lav ve küllerde, öngörüldüğü gibi, potasyum-40'ın argon 40'a oranı 100:0 dır (bkz. Damon 1968, Faure 1986).

Yer kabuğunda mevcut birçok radyoaktif atomdan, Tablo 2.1'de listelenen izotoplar en kullanışlı olanlardır. Sadece, yeterince yaygın oldukları için ölçülebilir miktarda olmaları değil, aynı zamanda ilk oluşumlarından sonra kayacın içine veya dışına göçleri bakımından da kararlıdırlar. Eğer bu moleküller taşınsalardı, bulundukları kayaçların yaşı konusundaki tahminlerimiz boşa çıkardı.

Belli bir yaştaki kayaç ya da fosilin yaş tayini için uygun bir izotopu seçmek, jeokronologlar ve paleontologlar yarılanma-ömrü yavru izotopun ölçülebilir bir miktarının birikmesine izin verecek kadar kısa, fakat ana izotopun ölçülebilir bir miktarının halen kalmasını sağlayacak kadar uzun, bir izotop ararlar. Birçok durumda, aynı kayaç ya da fosil üzerinde, yaşın bağımsız bir kontrolünü sağlamak için birden çok izotop sistemi kullanılabilir.

Tablo 2.1 Radyometrik yaş tayininde kullanılan ana ve yavru izotoplar

Metod	Ana izotop	Yavru izotop	Ana izotopun yarılanma ömrü (yıl)	Etkili yaş aralığı (yıl)	Yaygın olarak yaş tayini yapılan materyal
Rubidyum-stronsiyum	Rb-87	Sr-87	47 milyar	10 milyon–4,6 milyar	Biyotit, potasyum, muskovit, feldispar ve hornblent gibi potasyumca zengin mineraller; volkanik ve metamorfik kayaçlar
Uranyum-kurşun	U-238	Pb-206	4,5 milyar	10 milyon–4,6 milyar	Zirkonlar, uraninit ve pitchblent gibi uranyum cevherleri; volkanik ve metamorfik kayaçlar
Uranyum-kurşun	U-235	Pb-207	713 milyon	10 milyon–4,6 milyar	Yukarıdaki gibi
Toryum-kurşun	Th-232	Pb-208	14,1 milyar	10 milyon–4,6 milyar	Zirkonlar, uraninit
Potasyum-argon	K-40	Ar-40	1,3 milyar	100 000–4,6 milyar	Biyotit, muskovit, potasyum feldispar gibi potasyumca zengin mineraller; volkanik kayaçlar
Karbon-14	C-14	N-14	5,730	100–100 000	Kemik, ağaç, kabuk, kömür, elbise, kağıt ve hayvan pisliği gibi karbon taşıyan her materyal

Bu, Dünya üzerinde yaşamın ne zamandan bu yana evrimleşe geldiği sorusuna yol açar. Bugüne kadar bulunmuş olan en eski fosil organizma Batı Avustralya'nın 3,5 milyar yıllık kayaçlarında keşfedilen bakteriyel hücre izleridir (Schopf 1993). Yaşama ilişkin en eski kimyasal kanıt 3,7 milyar yıldan daha yaşlı Grönland kayaçlarında bulunmuştur. Bu kimyasal kanıt karbon izotopları ^{13}C ve ^{12}C'nin farklı oranlarına sahip karbon granüllerinden oluşmaktadır. Canlı hücreler, tercihen ^{12}C kullanırlar ve Grönland kayaçlarında bulunan karbon, bu iki izotopun doğada bulunan gerçek bolluklarından çok daha fazla ^{12}C ve çok daha az ^{13}C bulundurur. Bunun bir sonucu olarak, araştırmacılar bu karbon granüllerinin canlı hücrelerin kalıntılarını temsil ettiklerini çıkaramaktadırlar. (Mojzsis vd 1996; Rosing 1999). Bu veriler Dünya'nın yaklaşık 900 milyon yıl kadar yaşamsız olduğunu ve evrimin yaklaşık 3,7 milyar yıldır devam ettiğini önermektedir.

Oransal yaş tayini, 19. yüzyılda, Dünya yaşının Piskopos Ussher tarafından 6000 yıl olarak tahmin edilenden çok daha eski olduğunu gösterdi. 20. yüzyılda kesin yaş tayini canlılığın Ayrı Yaratılış Teorisince önerilenden 600 000 kez daha uzun süredir var olduğunu doğruladı.

2.4 Veri Setleri Arasında Uyum

Bu bölümde ele alınan veriler türlerin bağımsız yaratıldıkları, türlerin değişmez oldukları ve Dünya'nın genç olduğu önermelerine ters düşmektedir. İroni olarak, Darwin'in bu hipotezleri çürütmek için kullandığı verilerin çoğu yaratıcılık teorisinin ateşli savunucuları olan Cuvier, Agassiz ve Owen gibi araştırmacılar tarafından toplanmıştı. Bu bilim adamları yapısal ve gelişimsel homolojiler, kalıntı özellikler, yokoluş, ardışıklık yasası ve jeolojik zaman ölçeği üzerine gözlemleriyle katkıda bulundular.

Evrim için o kadar çok ikna edici kanıt olmasına rağmen, tek bir büyük deneyin Ayrı Yaratılış Teorisi inancını ortadan kaldırmamış ve yeni bir teoriye kapı açmamış olduğunu not etmek önemlidir. Yapısal ve gelişimsel homolojiler gibi gözlemler ayrı yaratılışı tamamen yalanlamamıştır. Ancak, sadece evrim verileri açıklamada çok daha güçlüydü.

Günümüzde evrimin doğrudan gözlenmesi, zaman içinde değişim için ezici çoğunlukta kanıtlar sundu. Ancak, evrim teorisinin model bileşenlerini de destekleyen başka bir tip veri daha vardır. Bu, yaşam tarihi ve Dünya tarihi üzerine bağımsız veri kaynaklarının uyumudur. Burada özetlenen örneklerde, Dünya manyetik alanında, radyometrik yaş tayini ve fosil kayıtlardan elde edilen verilerin analizi, zaman içinde değişim üzerine bütünleyici bir hikaye söylemektedir.

Jeolojik Değişim ve Plaka Hareketi

Jeologlar, Dünya tarihini Plaka Tektoniği Teorisi yoluyla yorumlarlar. Bu hipotezler seti 1960'lardan bu yana jeolojik bilimlerin temel bir bütünleştirici prensibi olarak hizmet etmektedir. Bu teorinin model bileşenleri, Dünya kabuğunun plakalara kırıldığı ve bu plakaların konumlarının —kıta ve okyanusların yerlerinin— zaman içerisinde değiştiğini ileri sürmektedir. Bu modelin oluşmasından sorumlu süreç, belli kayaçların genleşmesi sonucu plaka hareketini oluşturan Dünya iç ısısının eşit olmayan dağılımıdır (bu teorinin nasıl geliştiği ve sınandığı konusunda daha fazla bilgi edinmek için Chernicoff 1995'ye bakınız).

Jeologlar Dünya manyetik alanları tarihi üzerine verileri kullanarak kıtaların zaman içerisinde nerelere taşındığını izleyebilirler. Bu mümkündür; çünkü manyetik

mineraller yeteri kadar ısıtıldıklarında manyetikliklerini kaybederler. Demanyetik mineraller volkanik olaylar sonucu Dünya yüzeyine ulaştıklarında soğur ve Dünya'nın manyetik alanınca belirlenen yönde yeniden manyetize olurlar. Bu yolla, manyetik alanlar volkanik kayaçlarda donarlar. Bu kayaçları içeren plakalar hareket ettiklerinde, "donmuş" manyetik alanların yönleri Dünya'nın o zamanki manyetik alanından farklılaşmaya başlar. Donmuş manyetik alanlar değişmediğinden, Dünya tarihinde belli bir plakanın ne tür bir hareket gösterdiğini güvenilir biçimde kayıt ederler. Aynı plakada farklı zamanlarda oluşmuş olan volkanik kayaçların toplanması ve bu eski manyetik alanların her birini oluşturmak için plakanın nerede bulunması gerektiğinin çözülmesiyle, jeologlar plaka hareketi tarihini ortaya koyabilirler. Şekil 2.13 sonuçta ortaya çıkan harita tiplerini göstermektedir. Burada sunulan haritalar son 90 milyon yıl boyunca kıtaların pozisyonlarını göstermektedir.

Keseli Memelilerin Tarihi

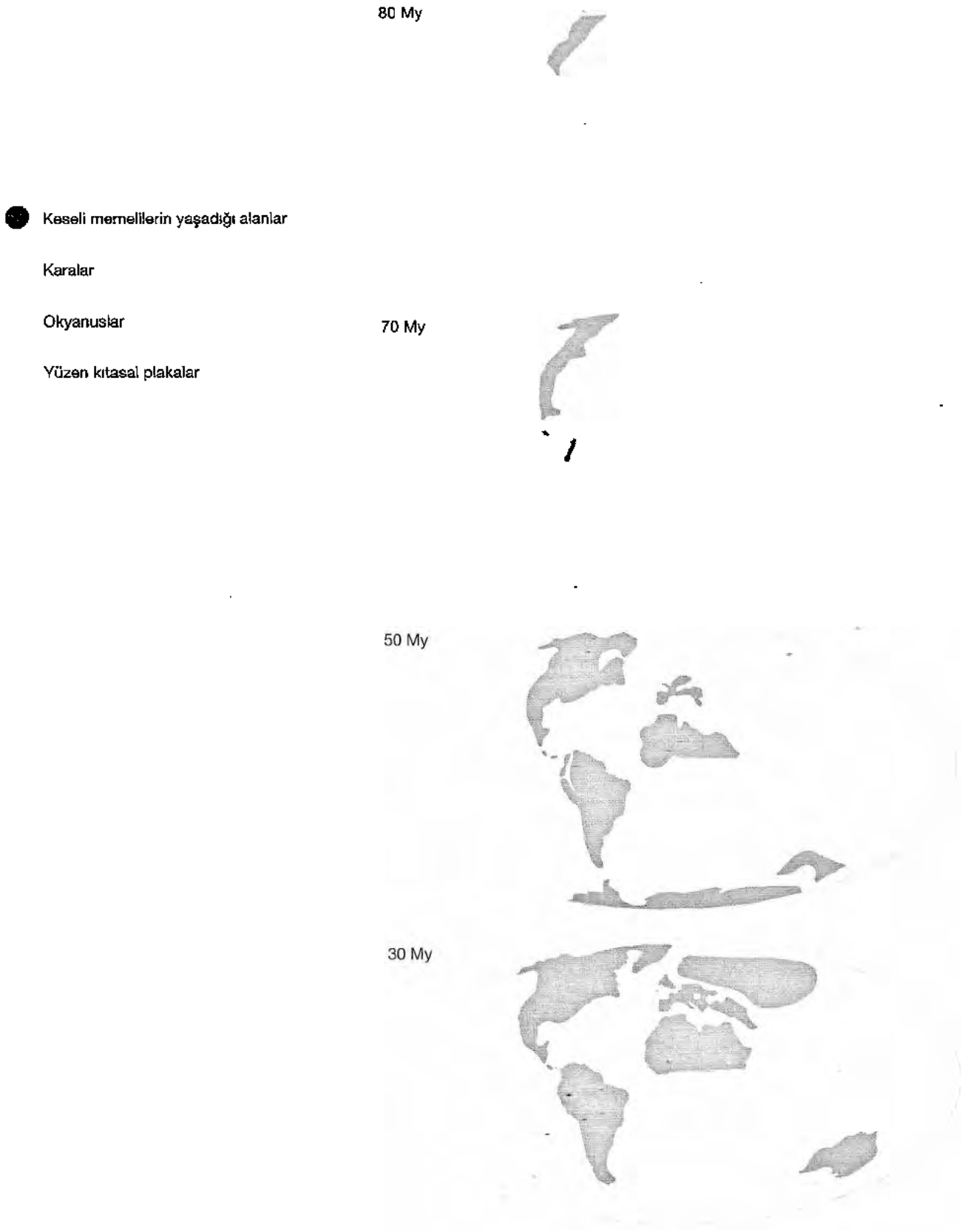
Plaka hareketi üzerine veriler, evrimin model bileşenlerini nasıl desteklemektedir? Jeolojik veriler, radyometrik yaş tayini ve fosil kayıtlardan elde edilen veriler birleştirildiklerinde, zaman içinde değişimi tanımlayan bir fotoğraf ortaya çıkar. Örneğin, keseliler olarak bilinen memeli grubunun yaşam tarihine bakalım. Keseli memeliler üreme şekilleri ile ayırt edilirler: Kısa bir hamilelikten sonra, ana küçücük yavruyu doğurur ve yavru gelişmesini devam ettireceği keseye tırmanır. Keseliler Avustralya'da baskın olarak bulunan memeli tipidir; birkaç türü hala Güney Amerika'da bulunur ve bir tür de, opossum (keseli sıçan), Kuzey Amerika'da yaşar.

Plaka tektoniği, radyometrik yaş tayini ve fosil kayıtlardan gelen veriler keseli memelilerin bir kıtadan diğerine zaman içinde nasıl yayıldıklarını ortaya koymak için birleştirilebilir.

Ancak, fosil kayıtlar bir zamanlar keselilerin tüm Dünya üzerinde yaşadığını göstermektedir. Şekil 2.13'te gösterildiği gibi, keselilerin ilk olarak 80 milyon yıl önce Kuzey Amerika'da açığa çıkmış olduklarına dikkat ediniz. Yaklaşık 10 milyon yıl sonra, Güney Amerika'nın kuzeyindeki fosil kayıtlarda bulunmaya başlamışlardır. Yaşları yaklaşık 56 milyon yıl olarak belirlenen kayaçlarda, keseli fosilleri Antarktika'da olduğu gibi Avrupa ve Kuzey Afrika'da da mevcuttur. Bir zaman sonra ise, keseli fosilleri Avustralya'da ortaya çıkmıştır. Yaklaşık 30 milyon yıl öncesine gelindiğinde, keseliler Asya, Kuzey Afrika, Avrupa ve Antarktika'nın fosil kayıtlarından kayboldular. Bu arada, Avustralya, Antarktika ile bağlantısını koparmış ve bir ada kıta halini almıştı.

Buradaki anahtar nokta, üç bağımsız veri kaynağı keseli türlerinin zaman, yön ve kıtalar arasındaki bağlantıların bulunması açısından mantıklı olan hareketlerini tanımlamaktadır. Veri setlerinin birleştirilmesi, Dünya ve üzerinde yaşayan formların zaman içinde değiştiklerini doğrulayıcı, güçlü kanıtlar sunmuştur.

Evrimsel değişim nasıl ortaya çıkar? Bu soruyu Bölüm 3'te ele alacağız.



Şekil 2.13 Keseli memelilerin evrimsel tarihi Açıklama için metine bakınız.

Özet

Evrim Teorisinin model bileşenleri, türlerin zaman içinde değiştiklerini ve birbirleri ile ortak bir atadan türeme yolu ile akraba olduklarını ileri sürer. Darwin, 1859'da yayınlanan, *Türlerin Kökeni Üzerine* adlı kitabında bu teoriyi güçlü biçimde ortaya koydu. Bu dönemde, yaşam tarihi için başta gelen bir açıklama, türlerin bağımsız olarak ve yakın zamanda yaratıldıklarını ve zaman içerisinde değişmediklerini ileri süren, Ayrı Yaratılış Teorisi idi.

Birçok kanıt dizisi, türlerin bağımsız olarak yaratılmadıklarını ispat etmektedir. Örneğin, organizmalar arasında çok sayıda yapısal, gelişimsel ve genetik homolojiler bulunur. Bu benzerlikler en mantıklı biçimde ortak bir atadan türemenin ürünleri olarak açıklanırlar. Benzer biçimde, Darwin'in Galapagos adalarında alaycıkuşlar, ispinozlar ve kaplumbağalarda gözlediği gibi, aynı coğrafik alandaki yakın akraba tür grupları, kolaylıkla geçmişte bu alanı işgal etmiş populasyonların torunları olarak yorumlanırlar.

Yaşayan ve fosil türlerden elde edilen veri setleri, türlerin zaman içinde değişmediği hipotezini çürütmektedir. Günümüz organizmalarında indirgenmiş yapılar, geçişsel gelişim evreleri ve kalıntı DNA dizilerinin bulunması, kolayca, zaman içinde değişmenin bir sonucu olarak anlaşılır. Sabunağacı böceğinin gaga uzunluğu gibi önemli karakteristiklerde değişim, yüzlerce farklı türde doğrudan gözlenmiştir. Zaman içinde değişim, ayrıca fosil kayıtlarla belgelenen toplu yokoluş, "ardışıklık yasası" ve geçiş formları tarafından da desteklenir.

18. yüzyıl ortalarına gelindiğinde, üniformitarianizmin prensipleri ve jeolojik zaman cetvelinin tamamlanması ile Ayrı Yaratılış Teorisi tarafından ileri sürülen Dünya'nın birkaç bin yıldan çok daha yaşlı olduğu konusunda çoğu bilim adamı ikna olmuştu. Bu sonuç, 1900'lü yılların başlarında radyometrik yaş tayini ile de doğrulandı. En iyi mevcut veriler Dünya'nın yaklaşık 4,6 milyar yıl önce oluştuğunu önermektedir. Yaşam için ilk fosil kanıt 3,7 milyar yaşındadır.

Birçok durumda, Dünya'nın tarihi ve yaşamın tarihi üzerine bağımsız veri setleri zaman içinde değişimin bütünsel bir resmini oluşturmak için birleştirilir. Keseli memelilerin tarihi bir örnektir. Keselilerin fosil kayıtları, radyometrik yaş tayini ve kıta hareketlerinin zaman içerisinde haritasının bir araya getirilmesi ile, biyologlar grubun Kuzey Amerika'da nasıl oluştuğunu ve sonra –doğuda Avrupa ve Asya'ya ve güneyde Güney Amerika, Antarktika ve en sonunda Avustralya'ya yayıldığını ortaya koymuşlardır

Evrim Teorisi çok çeşitli gözlemler için mantıksal bir açıklama sağladığı ve sınanabilir ve doğrulanabilir öngörülerde bulunduğu için başarılıdır.

Sorular

1. Analoji ve homoloji, türleri karşılaştırmakta kullanılan önemli kavramlardır. Eğer özellikler evrimsel ve gelişimsel olarak, aynı kaynak yapıdan türemişlerse homologturlar. Eğer benzer işlevlere sahip, fakat evrimsel ve gelişimsel olarak farklı kaynak yapılardan türemişlerse, analogturlar. Analog yapıların klasik bir örneği böcek kanadı ile yarasa kanadıdır. Aşağıdaki yapı çiftlerinin hangileri analog, hangileri homologtur?
   a. Yunusbalığı ve som balığının dorsal yüzgeçleri.
   b. Uğurböceği ve kızılgerdan kuşunun eklemli bacakları.
   c. Siamang insansı maymununun kuyruğu ve insan kuyruk sokumu.
   d. Atatürk çiçeğinin parlak kırmızı çiçek yaprakları (değişmiş yaprak) ve bir gülün yeşil yaprakları.
   e. Atatürk çiçeğinin parlak kırmızı çiçek yaprakları ve bir gülün kırmızı petalleri.
2. Radyometrik yaş tayini, 20. yüzyıl başlarında, jeologların çoğu fosil taşıyan tabakaların kesin yaşlarını belirlemelerine izin verdi. Kesin yaşların, 19. yüzyıl başlarında yapılan oransal yaş tayini ile bütünüyle uyumlu olduğu ortaya çıktı. Bu sonuç, sayfa 37'de listelenen oransal yaş tayininin arkasında bulunan varsayımlar konusunda ne söylemektedir?
3. Seksiyon 2.1-2.3'de çözümlenen evrim için kanıtları gözden geçiriniz. Darwin döneminde mevcut olan kanıt kaynakları ve sonradan ortaya çıkanları listeleyiniz. Hangi kanıtların güçlü, hangilerinin zayıf olduğunu düşündüğünüzü belirtiniz. Nedenlerini açıklayınız?
4. İstediğiniz beş yaşayan tür arasındaki akrabalıkları gösteren basit bir filogenetik ağaç çiziniz. Sonra, en yaşlı nesilden başlayıp en gence devam eden kendi ailenizi veya arkadaşınızın ailesinin bir soyağacını çiziniz. Diyagramın her bir parçasını etiketleyiniz. Filogenetik ağaçlar ve pedigriler hangi açılardan benzerdirler? Hangi açılardan farklıdırlar?
5. Şekil 2.5'te gösterilen alternatif hipotezleri inceleyiniz. Yüzme keselerinin akciğerlerden evrimleştiklerini çıkarsamak mı, yoksa tersi mi geçekten en tutumlu (parsimonik) açıklamadır? Açıklayınız.

Kemikli turnabalıkları, çok saçaklı balıklar, ve kelturnabalıklarının biyolojileri hakkında hiçbir şey bilmediğimizi varsayalım. Akciğerlerin mi yoksa yüzme keselerinin mi önce evrimleştikleri üzerine farklı bir sonuca varır mıydınız? Neden?

6. Genetik, gelişimsel ve yapısal homolojiler arasındaki ilişkiyi gösteren bir grafik çiziniz. Eğer iki organizma homolog bir yapıyı paylaşıyorlarsa, buna karşılık gelen homolog gen(leri) paylaşmak zorunda olduklarını düşünüyor musunuz? Eğer homolog bir gen paylaşıyorlarsa, buna karşılık gelen homolog bir yapı ya da proteini paylaşmak zorunda olduklarını düşünüyor musunuz?
7. Yokoluşlara İncil'de tanımlanan tipte tüm dünyayı kapsayan katastrofik tufanların neden olduğu varsayımına dayanarak, Ayrı Yaratılış Teorisi fosil kayıtların doğası hakkında hangi öngörülerde bulunur? Evrim Teorisi fosil kayıtların doğası hakkında hangi öngörülerde bulunur?
8. Metinde özellikle bağımsız veri setleri arasındaki uyuşmanın evrim için güçlü kanıtlar sağladığı söylenmektedir. Bu iddiaya katılıyor musunuz? Fosil kayıtlar, radyometrik yaş tayini ve kıta konum haritaları hangi anlamda bağımsızdırlar?

Kaynak Araştırması

9. Morfolojik veriden elde edilen filogeniler, moleküler veriden elde edilen filogeniler, radyometrik yaş tayini ve fosil kayıtlar bir evrimsel yaşam tarihi görüşünü desteklemek için birleştirilmiş birer bağımsız veri setleri takımını temsil ederler. Tetrapodların evrimi üzerine bir araştırma kombine veri setlerine iyi bir örnektir. Aşağıdaki kaynaklar bu literatüre başlamanıza yardım edecektir:

   Ahlberg, P. E. and Z. Johanson. 1998. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. *Nature* 395: 792–794.

   Hedges, S. B. and L. L. Poling. 1999. A molecular phylogeny of reptiles. *Science* 283: 998–1001.

   Shubin, N. 1998. Evolutionary cut and paste. *Nature* 394: 12–13.

   Zardoya, R. and A. Meyer. 1996. Evolutionary relationships of the coelacanth, lungfishes, and tetrapods based on the 28S ribosomal RNA gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 5449–5454.

10. Darwin'in bir araya getirdiği verilerin güçlülüğüne dayanarak, 1870'lerden buyana evrim gerçeği üzerine çok az, ya da hiç, tartışma olagelmiştir. Ancak, biyologlar evrim için kanıtları bilim insanı olmayanlarla tartışmaya devam etmektedirler. Bu tartışmaya katılmak için http://www.talkorigins.org internet sitesini inceleyiniz.

Kaynaklar

Burke, A. C. and A. Feduccia. 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278: 666–668.

Carroll, S. P. and C. Boyd. 1992. Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history. *Evolution* 46: 1052–1069.

Chernicoff, S. and R. Venkatakrishnan 1995. *Geology: An Introduction to Physical Geology.* New York: Worth Publishers.

Colbert, E. H. and M. Morales. 1991. *Evolution of the Vertebrates.* New York: Wiley-Liss.

Damon, P. E. 1968. Potassium-argon dating of igneous and metamorphic rocks with applications to the basin ranges of Arizona and Sonora. In Hamilton, E. I., and R. M. Farquhar, eds. *Radiometric Dating for Geologists* London: Interscience Publishers.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection.* London: John Murray.

Darwin, C. 1862. *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilized by Insects.* London: John Murray.

Desmond, A. and J. Moore. 1991. *Darwin.* New York: W.W. Norton.

Faselev, L. 1958. *Darwin's Century* Garden City, NY: Anchor Books.

Faure, G. 1986. *Principles of Isotope Geology.* New York: John Wiley & Sons.

Gingerich, P. D., B. H. Smith, and E. L. Simons. 1990. Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 249: 154–156.

Liem, K. F. 1988. Form and function of lungs: the evolution of air breathing mechanisms. *American Zoologist* 28: 739–759.

Mayden, R. L. and E. O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. Pp. 114–185 in R. L. Mayden, ed. *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes.* Stanford, CA, Stanford Univ. Press.

Mojzsis, S. J., G. Arrhenius, K. D. McKeegan, T. M. Harrison, A. P. Nutman, and C. R. L. Friend. 1996. Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago. *Nature* 384: 55–59.

Quiring, R., U. Walldorf, U. Kloter, and W. J. Gehring. 1994. Homology of the *eyeless* gene of *Drosophila* to the *small eye* gene in mice and *aniridia* in humans. *Science* 265: 785–789.

Richardson, M. K., J. Hanken, M. L. Gooneratne, C. Pieau, A. Raynaud, L. Selwood, and G. M. Wright. 1997. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anatomy and Embryology* 196: 91–106.

Rosing, M. T. 1999. ^{13}C-depleted carbon microparticles in >3700-Ma sea-floor sedimentary rocks from West Greenland. *Science* 283: 674–676.

Scotese, C. R. 1998. Paleomap project. http://www.scotese.com.

Schopf, J. W. 1993. Microfossils of the early archean apex chert: New evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640–646.

Szalay, F. S. 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters.* New York: Cambridge University Press.

Thewissen, J. G. M., S. T. Hussain, and M. Arif. 1994. Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in archaeocete whales. *Science* 263: 210–212.

BÖLÜM 3

Darwinist Doğal Seçilim



Bu orta boy yerispinozu erkeğinin mavi ayak bantları onu çalışma için işaretlemektedir. Araştırmacılar Galapagos adalarındaki bu türü çalışarak doğal seçilimin iş başında olduğunu gözlemişlerdir. (Peter R. Grant, Princeton Universty)

TÜRLERİN KÖKENİ ÜZERİNE'NİN GİRİŞİNDE, DARWİN (1859, s.3): "ORGANİK varlıkların ortak benzerlikleri, embriyonik ilişkileri, coğrafik yayılışları, jeolojik ardışıklıkları ve benzeri diğer gerçekler üzerine düşünen bir doğa bilimci, türlerin bağımsız olarak yaratılmadıkları fakat diğer türlerden ... türedikleri sonucuna varabilir. Bununla beraber, böyle bir sonuç iyi bir şekilde desteklenmiş olsa bile, bu dünyayı işgal eden sayısız türün *nasıl* değiştikleri gösterilene kadar doyurucu olmayacaktır ..." (vurgulama eklendi).

Bu saptamayla, Darwin bilimsel bir teorinin model (**pattern**) ve süreç (**process**) bileşenleri arasındaki ilişkiye işaret etmiştir. Erken dönem evrimcileri önemli bir fenomen keşfetmişlerdi. Artan sayıda kanıt, fosil ve yaşayan organizmaların ortak bir atadan türediklerine işaret etmekteydi. Darwin'in bu hipotezi desteklemek için topladığı veriler dolaylıydı, ancak 1870'lerin ortalarına gelindiğinde evrim teorisinin model bileşenleri üzerine bilimsel tartışmaları tamamen bitirecek kadar ikna ediciydi. Darwin ve onun entelektüel kapasitesi sayesinde evrim, ortaya iyi konulmuş bir gerçeklik durumuna gelmiştir.

Fakat, evrim olarak bilinen modeli üretebilen süreç nedir? Doğada bir model üreten mekanizmayı anlamak, bir bilimsel açıklamanın kalbi ve ruhudur. Bölüm 2'de modifikasyon yoluyla türeme olarak bilinen model için kanıtlar üzerinde odak-

lanıldı; bu bölümde bu modeli üreten ve doğal seçilim olarak adlandırılan bir süreç tanıtılacaktır.

3.1 Doğal Seçilim: Darwin'in Dört Önermesi

Doğal seçilim, Darwin'in *Doğal Seçilim Yoluyla Türlerin Kökeni Üzerine*'nin girişinde ortaya koyduğu dört önermenin mantıksal bir sonucudur. Kitabının geri kalan kısmını, bunların desteklenmesi üzerine "bir uzun tartışma" olarak ele aldı (Darwin 1859, s.459). Bu önermeler aşağıdaki gibidir:

1. Türler içindeki bireyler varyasyon gösterirler.
2. Bu varyasyonlardan bazıları döllere aktarılır.
3. Her nesilde, yaşayabilecek olandan daha fazla döl üretilir.
4. Bireylerin üreme ve hayatta kalmaları rastgele değildir: Hayatta kalan ve üremeye katılan bireyler, ya da üremeye en fazla katkısı olanlar, en verişli varyasyonlara sahip olanlardır. Bunlar doğal olarak seçilmişlerdir.

Doğal seçilim modifikasyon yoluyla türeme, ya da evrim üreten bir süreçtir.

Bu sürecin bir sonucu olarak, populasyonların karakteristikleri bir nesilden bir sonrakine değişir. Mantık açıktır: Eğer bir populasyondaki bireyler arasında döllere aktarılabilen varyasyon varsa ve bu bireyler arasında hayatta kalma ve/veya üreme açısından farklı başarı durumları mevcutsa, bu durumda bazı özellikler diğerlerine göre daha yüksek sıklıklarda aktarılacaklardır. Bunun sonucunda populasyonun karakteristikleri her ardışık nesilde biraz değişecektir. İşte bu Darwinist evrimdir: populasyonun zaman içinde tedricen değişmesi. Populasyondaki değişimler bireyler üzerine olan doğal seçilimin sonucudur.

Bu noktayı anlamak için Bölüm 1'de tanımlanan HIV virionlarını hatırlayınız. Aynı konaktaki virionların her biri AZT varlığında DNA sentezleme yetenekleri bakımından, revers transkriptaz aktif bölgesi amino asit dizisi farklılıkları nedeniyle, çeşitlilik göstermekteydiler. AZT bağlama olasılığı az revers transkriptaz formuna sahip virionlar, AZT ile hemen bağlanan forma sahip virionlardan daha fazla çoğalmaktaydılar. Bir sonraki nesilde revers transkriptazların değişmiş formuna sahip olan virionların oranı bir önceki nesildekine göre daha yüksektir. Bu doğal seçilim ile evrimdir.

Darwin bu kavgayı kazanan (nadiren kafa-kafaya bir döğüştür) ve bir sonraki nesilde yavruları populasyonun daha büyük bir yüzdesini oluşturan bireyleri daha fit (uyan) olarak tanımladı. Bunu yaparken günlük dilde kullanılan İngilizce "fit" (uyan) ve "fitness" (uyum gücü) kelimelerine yeni bir anlam kazandırdı. **Darwinist uyum gücü** bireylerin bulundukları ortamda hayatta kalma ve çoğalma yeteneğidir.

Bir adaptasyon bu özelliğe sahip olmayan bireyle karşılaştırıldığında sahip bireyin uyum gücünü arttıran bir karakteristiktir.

Uyum gücünün önemli bir tarafı göreli doğasıdır. Uyum gücü, aynı türün diğer bireyleri ile karşılaştırıldığında, bir bireyin hayatta kalma başarısı ve kaç yavru ürettiğine gönderme yapar. Biyologlar **uyum (adaptasyon)** kelimesini, transkriptazın değişmiş bir formunda olduğu gibi, bu özelliğe sahip olmayan bireylere oranla sahip bireylerin, uyum güçlerini arttıran bir özellik ya da karakteristiğine işaret etmek için kullanırlar.

Aynı teori, Darwin'in bir meslektaşı olan Alfred Russel Wallace tarafından tesadüfen, bağımsız olarak geliştirilmiştir. Wallace, Malezya'da doğa tarihi ile ilgili örnekleri özel koleksiyonculara satarak yaşamını kazanmaktaydı. Bir sıtma nöbeti sırasında, 1858'de doğal seçilimi açıklayan bir taslak yazdı ve Darwin'e gönderdi. Bu konu üzerinde ilk taslağını 1842'de yazan ancak, hiçbir zaman yayınlamayan Dar-

win, Wallace'in kendisi ile aynı teoriyi bağımsız olarak formüle ettiğini hemen anladı. Darwin ve Wallace tarafından hazırlanan kısa makaleler, Londra Linne Derneği önünde birlikte okundu ve sonrasında Darwin hızla *Türlerin Kökeni Üzerine*'yi yayına hazırladı (ilk taslağı yazıldıktan 17 yıl sonra...). Bugün Darwin isminin Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi ile birlikte anılmasının iki belirgin nedeni vardır: Bu konuyu ilk kez açık biçimde düşünmüş olması ve çok sayıda veri ile birlikte, kitabının bu düşünce üzerine tam bir açıklama getirmesidir.

Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi sınanabilir.

Darwin-Wallace teorisinin en çekici yanlarından biri, dört önermenin her birinin -ve bunların mantıksal sonuçlarının- birbirinden bağımsız olarak doğrulanabilir oluşudur. Yani bu teori sınanabilirdir. Ne gizlenen varsayımları, ne de sorgulanmadan kabulü istenen bir şeyi vardır. Bir sonraki seksiyonda Ekvador açıklarında bulunan Galapagos Adalarındaki ispinoz kuşları üzerine süregelen çalışmaları göz önünde tutarak, bu dört iddiayı incelemeye çalışacağız. Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi, katı bir şekilde doğrudan gözlem yoluyla sınanabilir mi?

3.2 Galapagos İspinozlarında Gaga Şeklinin Evrimi

Peter Grand ve Rosemary Grand ile meslektaşları, Galapagos ispinozlarının birkaç türünü, Galapagos takımadalarının çeşitli adalarında ve devamlı olarak 1975'ten bu yana çalışmaktadırlar. Adalarda bulunan 14 ispinoz türü büyüklük ve renk bakımından benzerdirler. Boyları 10-15 cm arasında, renkleri ise kahverengi ile siyah arasında değişmektedir. Ancak, iki özellikleri türler arasında çarpıcı biçimde varyasyon göstermektedir: gagalarının şekli ve büyüklüğü.

Gaga, kuşların beslenmek için kullandıkları temel araç olduğundan, Galapagos ispinozlarının gaga morfolojilerindeki büyük çeşitlilik yedikleri besinlerin de ne kadar çeşitli olduğunun bir göstergesidir (Şekil 3.1). Ötücü ispinoz (*Certhidea olivacea*) böcekler, örümcekler ve nektarla beslenir; ağaçkakan ve mangrov ispinozları (*C. pallida* ve *C. heliobates*) bir çubuk veya kaktüs dikenini kuru ağaç kütüklerinden termit ya da böcek larvası çıkarmada bir araç olarak kullanırlar; *Geospiza* cinsindeki birkaç yer ispinozu, tohumlarla beslenmelerine ek olarak iguana ve kaplumbağalar üzerinden keneleri toplayarak; vejeteryan ispinoz (*Platyspiza crassirostris*) ise yaprak ve meyvelerle beslenir.

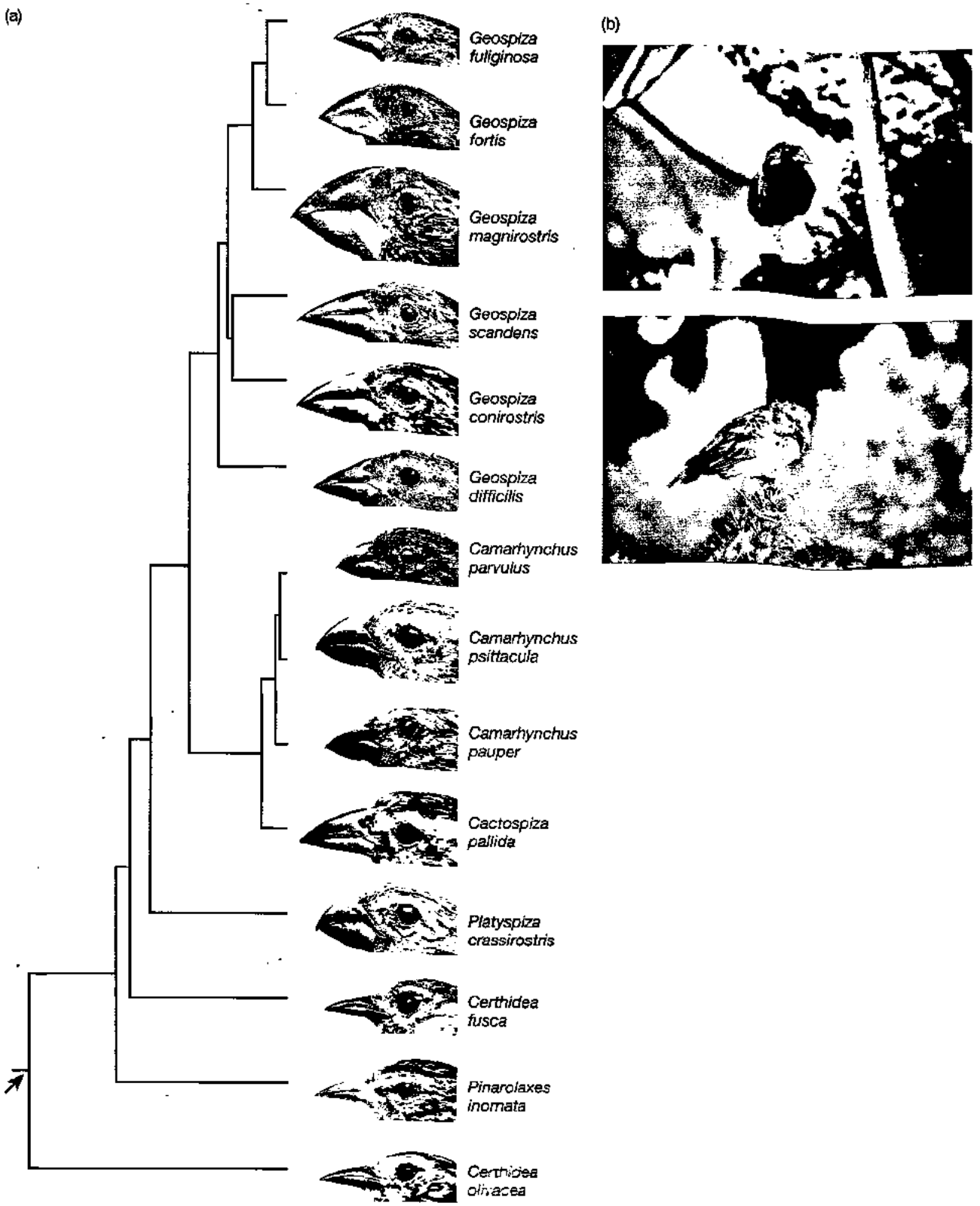
Besin edinmekte kullanılan en önemli özellik olduğu için, bir kuş gagasının şekli ve büyüklüğü, uyum gücü açısından önemli sonuçlar doğurur.

Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisini sınamak için Grant ile meslektaşlarının Daphne Major Adası'nda yaşayan orta boy yer ispinozu *Geospiza fortis* üzerine topladıkları verilere odaklanıyoruz.

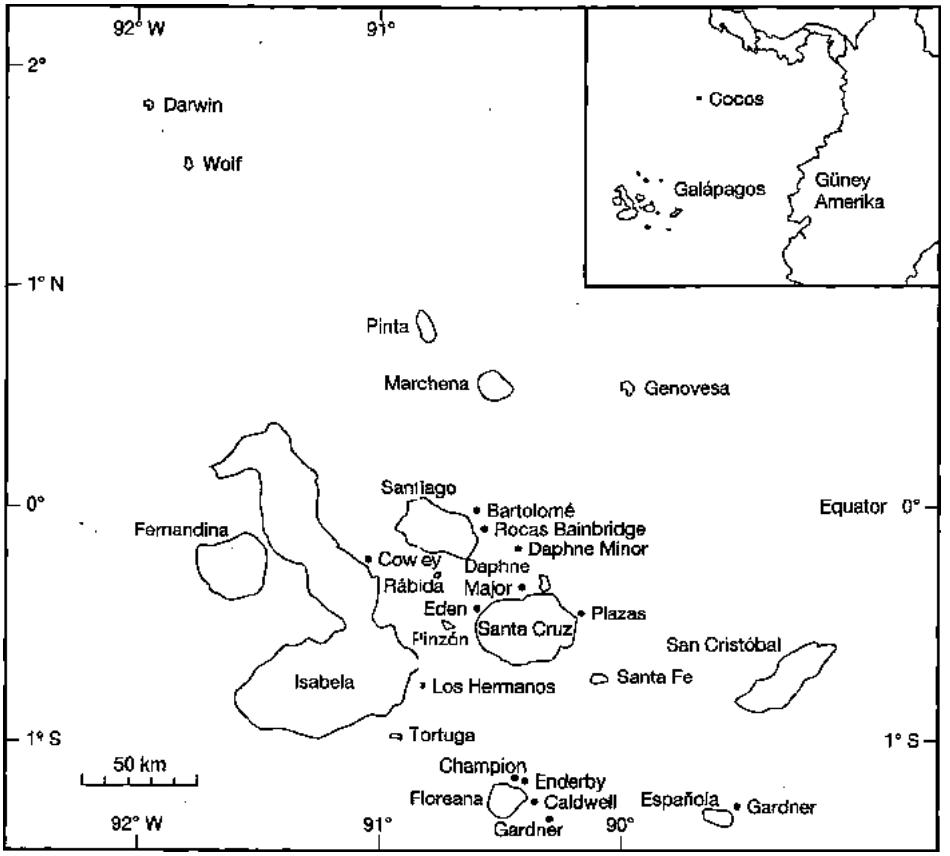
Daphne Major'un büyüklük ve konumu onu olağanüstü bir doğal laboratuvar yapar. Bu ada küçücüktür. Alanı 40 hektardan daha küçük olup (yaklaşık 80 futbol sahası büyüklüğünde), maksimum yüksekliği 120 metredir. Galapagos'daki diğer tüm adalar gibi bir volkanın tepesidir. Konumu ekvatoral olmasına rağmen, iklimi mevsimseldir (Şekil 3.2). Ocaktan mayısa kadar daha sıcak ve yağışlı bir sezon, hazirandan aralığa kadar süren daha soğuk ve kurak bir sezonla değişir. Vejetasyon birkaç kaktüs türünün bulunduğu kurakçıl orman ve çalılardan oluşur.

Daphne Major'daki *Geospiza fortis* ideal bir çalışma populasyonu oluşturur, çünkü göç yoluyla sadece birkaç ispinoz adaya gelir ya da adadan ayrılır ve populasyon ayrıntılı biçimde çalışılabilecek kadar küçüktür. Ortalama bir yılda, adada yaklaşık 1200 kadar ispinoz bireyi bulunur. Grant ve Grant'ın ekibi, 1977'ye gelindiğinde populasyonun yarıdan fazlasını yakalamış ve işaretlemişti; 1980'den bu yana populasyonun neredeyse % 100'ü işaretlenmiştir.

Orta boy yer ispinozu birincil olarak bir tohum yiyicidir. Kuş, tohumu gagasının tabanı ile kavrar ve sonra güç uygulayarak kırar. Grant ve meslektaşları ispinoz türleri içinde ve arasında gaga büyüklüğünün, beslenilen tohumun büyüklüğü ile kore-



Şekil 3.1 Galapagos ispinozları ve orta boy yer ispinozu *Geospiza fortis* (a) Bu filogeni Kenneth Petren ve meslektaşları (1999), tarafından DNA dizisindeki benzerlik ve farklılıklardan hesaplanmıştır ve Darwin ispinozlarının 14 türü arasındaki evrimsel ilişkiyi göstermektedir. Fotoğraflar türler arasında gaga büyüklüğü ve şeklindeki geniş varyasyonu göstermektedir. Petren ve[illegible] (b) Bir erkek (üstte) ve bir dişi (altta) orta boy yer ispinozu (Fotoğraflar: Peter R. Grant, Princeton University)



Şekil 3.2 Galapagos adaları Galapagos'ta 14 ispinoz türü yaşamaktadır ve bir tür Cocos'ta bulunur. Bu haritada, Daphne Major adası Santa Cruz ve Santiago adaları arasında küçücük bir noktadır.

lasyon gösterdiğini ortaya koydular. Genel olarak, daha büyük gagalı kuşlar daha büyük tohumlarla, daha küçük gagalı kuşlar ise daha küçük tohumlarla beslenirler. Çünkü, farklı gaga büyüklüğüne sahip kuşlar farklı büyüklükteki tohumları daha etkili bir biçimde kavrama yeteneğindedirler (Bowman 1961; Grant vd. 1976; Abbott vd. 1977; Grant 1981b).

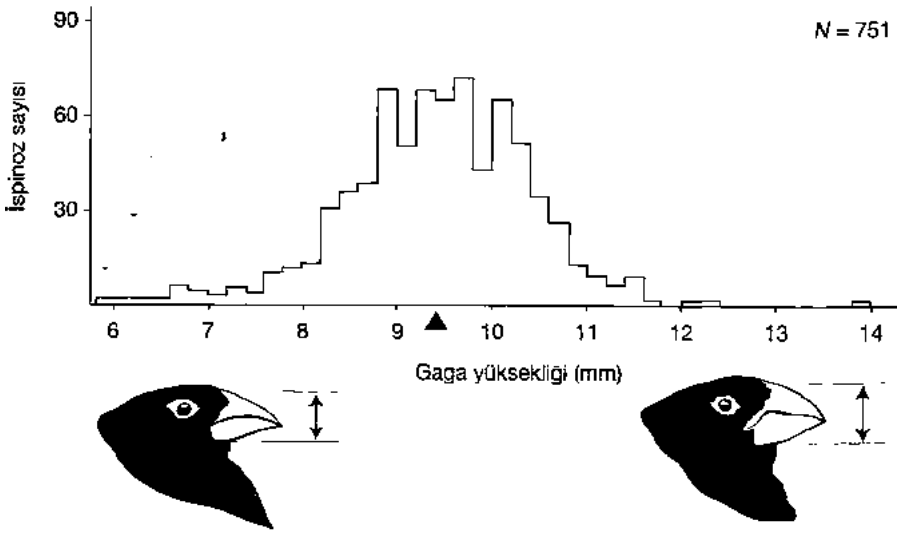
Önerme 1'in Sınanması: Populasyonlar Varyasyon Gösterir mi?

Araştırmacılar yakaladıkları her ispinozu bacaklarına renkli bir alüminyum bant takmak yoluyla işaretlerler. Bantlama onlara her bir kuş bireyini arazide tanıma olanağı verir. Bilim insanları, ayrıca her ispinozun ağırlığını tartmakta ve kanat boyu, kuyruk boyu, gaga eni, gaga yüksekliği ve gaga uzunluğunu ölçmektedirler. İnceledikleri tüm bu özellikler değişkendir. Örneğin, Grant ve Grant, Daphne Major Adası'ndaki *G. fortis* populasyonunun gaga yüksekliği ölçümlerini bir grafiğe yerleştirdiklerinde, veriler gaga yüksekliğinin değişken olduğuna işaret etti (Şekil 3.3). İspinozların ölçülen bütün karakterleri Darwin'in ilk önermesini açık biçimde doğrulamıştır. Bölüm 4'de göreceğiniz gibi, populasyonların bireyleri arasında varyasyon gerçekte evrenseldir.

Önerme 2'nin Sınanması: Bireyler Arasında Varyasyonların Bazıları Kalıtsal mıdır?

Bazı Geospiza fortis bireyleri, diğerlerinin sadece yarısı kadar yüksekliği olan gagalara sahiptirler.

Bir populasyon içinde, ispinoz bireyleri gaga yüksekliğinde varyasyon gösterirler. Çünkü ya yaşadıkları ortamlar, ya genotipleri ya da her ikisi farklıdır. Şekil 3.3'de kaydedilen gaga yüksekliğindeki varyasyona neden olabilecek ortam farklılıkları birkaç şekilde olabilir. Kuş bireylerinin civcivken aldıkları besin miktarındaki farklılık, ergin bireyler arasında gaga yüksekliği varyasyonuna yol açabilir. Sert tohum ya da taşlar nedeniyle aşınma veya yaralanmalar da gaga şekli ve büyüklüğünü etkileyebilir.



Şekil 3.3 Orta boy yer ispinozunda gaga yüksekliği Bu histogram Grant'ın çalışmasına başladığı 1976 yılında, Daphne Major'daki orta boy yer ispinozları gaga yüksekliğinin dağılımlarını göstermektedir. Birkaç kuş gaga yüksekliği 8 mm'den daha az, sığ gagaya sahiptir. Çoğu kuş 8-11 mm yükseklikteki orta boy gagaya sahiptir. Birkaç kuş ise 11 mm'den daha yüksek gagaya sahiptir. (*N* örnek sayısını gösterir; *x ekseni* üzerindeki mavi ok ortalamaya işaret eder.)
Organizmaların karakteristiklerindeki varyasyon grafiğe yerleştirildiğinde, bu histogramdaki gibi bir çan eğrisi gözlemek yaygındır. Özelliklerdeki varyasyonun büyüklüğü, nedeni ve doğası Bölüm 4 ve Bölüm 7'nin konusudur.

KUTU 3.1 Kalıtım derecesinin hesaplanmasını karmaşıklaştıran durumlar

Kalıtım dereceleri, yakın akraba bireyler arasında özellik benzerliklerinin ölçülmesiyle hesaplanırlar. Fakat, akrabalar ortamlarını paylaştıkları gibi genlerini de paylaşırlar ve paylaştıkları ortama bağlı olan her korelasyon kalıtım derecesi hesabını kabartır. Örneğin, kuşların, yavruyken bol yiyecek buldukları zaman daha büyük olma eğiliminde oldukları iyi bilinmektedir. Ancak, yiyecekçe en zengin üreme alanları sıklıkla populasyondaki en büyük erginlerce kazanılır ve savunulur. Bu alandaki yavrular, bir sonraki nesilde en büyük erginler olma eğilimindedirler. Sonuç olarak, bir araştırmacı ebeveyn ve döllerin gaga ve vücut büyüklükleri arasında güçlü bir ilişki ölçebilir ve gerçekte böyle bir ilişki yokken bu özelliklerin yüksek bir kalıtım derecesi olduğunu ileri sürebilir. Bu durumda, gerçek ilişki, her bir ebeveyn ve döllerinin civciv olarak yaşadıkları ortamlar arasındadır.

Birçok türde, bu problem çapraz-yetiştirme, kalıtsallık veya resiprokal-transplant olarak bilinen deneme yöntemleri yoluyla aşılabilir. Kuşlarda, bu denemeler orijinal yuvalarından yumurtaları alarak, rastgele seçilen bir üvey ailenin yuvalarına bırakmak şeklinde uygulanır. Yavrular tamamen büyüdüklerinde ölçümleri alınır ve daha sonra biyolojik ailelerinin verileri ile karşılaştırılır. Bu deneysel işlem, ebeveyn ve döllerin aynı ortamda yetişmeleri nedeneyle analizde yaratılan her türlü sapmayı ortadan kaldırır. Maalesef, çapraz-yetiştirme denemeleri bile yumurta veya tohumların besin depolarındaki farklılıklara bağlı olarak ortaya çıkan çevresel etkileri ortadan kaldıramaz. Sadece, anadan gelen bu etkinin, sonuçları ciddi biçimde yönlendirmek için çok küçük olduğunu kabul etmek zorundayız.

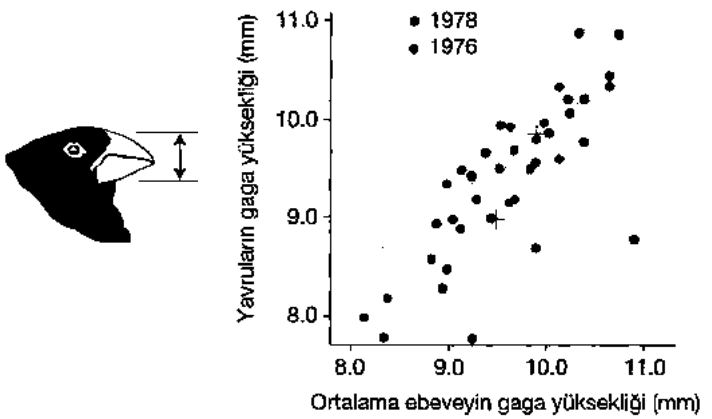
Çok sayıda değişik kuş türünde çapraz-yetiştirme denemeleri, analiz edilen morfolojik karakterlerin hepsi ya da çoğunun yüksek kalıtım derecesi olduğunu doğrulamıştır. Ancak, bu kritik deneyi Galapagos ispinozları üzerinde yapmak, Boag ve Grant (1978) için mümkün olmamıştır. Galapagos bir ulusal park olduğu için, yakalamak ve işaretlemek dışında bireyleri yönlendiren denemeler yasaktır. Bu sınırlamayı aşmak için, Peter Grant (1991) erginliğe ulaştıklarında benzer bir çevrede üreyip üremeyeceklerini görmek için, besince fakir ve besince zengin alanlarda büyüyen bireyleri karşılaştırmıştır. Veriler bir kuşun yetiştiği çevrenin kalitesi ile yavrusunu yetiştirdiği çevrenin kalitesi arasında bir korelasyon göstermemiştir. Bu sonuç, gaga boyutları gibi yüksek kalıtım derecesi hesaplanan ispinoz özelliklerinin gerçek olduğunu ve ebeveyn ve döllerin benzer bir çevreyi paylaşmalarının bir etkisi olmadığını desteklemektedir.

İspinoz gagaları arasındaki çeşitliliğin en azından bir kısmının genetik temelli, yani atadan yavruya geçme yeteneğinde olduğunu belirlemek için, Peter Grant ve Rosemary Grant'ın Peter Boag isimli bir meslektaşları, **kalıtım derecesi** olarak bilinen bir niceliği hesapladı.

Kalıtım derecesi, bir populasyonda genlerin etkisindeki varyasyona bağlı olarak gözlenen varyasyon oranıdır. Kalıtım derecesi bir oran olduğundan 0 ile 1 arasında değişir. Kalıtım derecesinin nasıl hesaplandığının arkasındaki teoriyi çok daha ayrıntılı olarak Bölüm 7'de geliştireceğiz. Şimdilik, sadece genellikle akraba çiftler arasındaki benzerliği ölçmek yolu ile hesaplandığına işaret edelim. Bu geçerli bir yaklaşımdır, çünkü karakterler arasındaki benzerliğe, en azından kısmen, paylaştıkları aleller neden olur (daha çok ayrıntı için kutu 3.1'e bakınız). Veriler, genellikle kardeşlerden ya da ata ve döllerden toplanır.

Boag, *G. fortis*'in yavrularının ergin büyüklüklerine ulaştıktan sonraki gaga yüksekliklerini ana ve babalarının gaga yüksekliği ortalaması ile karşılaştırdı ve akrabalar arasında güçlü bir uyumluluk buldu. Veriler, Şekil 3.4'deki grafiğe yerleştirildiklerinde görüleceği gibi, yüksek gagalı atalar yüksek gagalı yavrulara sahip olma, sığ gagalı atalar ise sığ gagalı civcivlere sahip olma eğilimindedirler. Burada gaga yüksekliğinde gözlenen varyasyonun büyük bir kısmının genetik olduğu ve yavrulara aktarılabildiği kanıtlanmıştır (Boag ve Grant 1977; Boag 1983). Bu sonuç benzer yüzlerce çalışma ile uyumludur. Çoğu organizmanın çoğu özelliğinde, populasyonda mevcut varyasyonun önemli bir miktarı bireylerin genetik yapısındaki varyasyonların sonucudur.

İspinozlarda, ebeveyn ve döllerin gaga yükseklikleri benzerdir. Bu gözlem bazı alellerin yüksek olmayan gaga, diğerlerinin yüksek gaga oluşturmaya eğilimli olduğunu göstermektedir.



Şekil 3.4 ***Geospiza fortis*'de gaga yüksekliğinin kalıtım derecesi** Grafik, ebeveyn ve yavruların gaga yükseklikleri arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Ortalama ebeveyn değeri ana ve baba ölçümlerinin ortalamasıdır. *G. fortis* erkekleri dişilerinden büyük olduğu için, bu değeri kullanmak önemlidir.

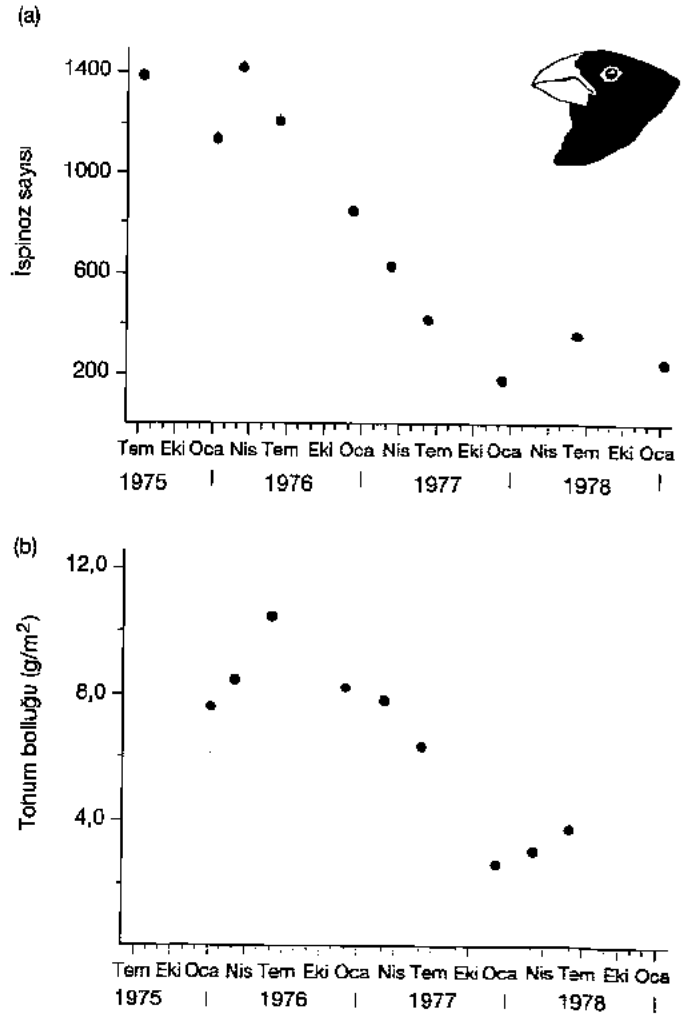
Grafikteki eğriler regresyon analizi olarak bilinen bir istatistiksel prosedürün sonuçlarıdırlar. Burada kullanılan regresyon tipinde, eğriler grafikteki her nokta ile eğri arasındaki vertikal uzaklıkların kareleri toplamını en aza düşüren şekilde yerleştirilmiştir. Bu tam-uyum eğrisi olarak bilinir. Eğer bu eğrinin eğimi, yatay, yani 0 ise, grafiğe konulan iki değişken arasında bir ilişki yoktur -bireyler arasındaki bütün varyasyonlara yaşadıkları ortamlardaki farklılıklar neden olmuştur- anlamı çıkar. Eğer eğim 1 ise, bu durumda bireyler arasındaki bütün varyasyonlara genotipleri neden olmuştur.

Kırmızı eğri ve daireler 1978 verilerinden, mavi eğri ve daireler 1976 verilerinden elde edilmiştir. Her ikisi de ebeveyn ve döllerinin gaga yüksekliği arasında güçlü bir ilişkiyi göstermektedir. Bu ilişkinin paylaşılan genlerin bir ürünü olduğu sonucuna varabiliriz. Boag (1983)'dan.

Önerme 3' ün Sınanması: Bir Döl Fazlalığı Var Mıdır? Eğer Varsa Sadece Bazı Bireyler Mi Üreme Yaşına Kadar Hayatta Kalır?

Daphne Major'daki kuraklık dramatik bir seçilim olayı oluşturmuştur.

Yer ispinozlarını birkaç yıl boyunca rutin olarak gözlendikleri için, araştırmacılar, dramatik bir olayı izleme olanağı buldular. Çalışma sahasında, 1977'de, çok ciddi bir kuraklık gözlendi. Yağışlı sezonda normal değer olan 130 mm yağış, sadece 24 mm olarak gerçekleşti. Yirmi aylık bir süre içerisinde, Daphne Major'daki Darwin'in orta boy yer ispinoz populasyonunun % 84'ü ortadan kalktı (Şekil 3.5a). Ekip çoğunun açlıktan öldüğü sonucuna vardı: Populasyon büyüklüğü ile tohum mevcudiyeti arasında güçlü bir paralellik vardı (Şekil 3.5b); 38 adet bir deri bir kemik kuş gerçekten de ölü bulundu ve kaybolan kuşlardan hiçbiri sonraki yılda gözlenmedi. Populasyonun sadece bir kısmının üreme yaşına kadar yaşayabildiği açıktır. Bu tür mortalite alışılmamış değildir. Örneğin, Rosemary Grant *Geospiza conirostris* bireylerinin % 89'unun üremeden öldüklerini göstermiştir (Grant 1985). Trevor Prize ve meslektaşları (1984), Daphne Major'daki *G. fortis* bireylerinin ek bir % 19 ve % 25'lik kısmının daha sonra sırayla 1980 ve 1982'de ortaya çıkan kuraklıklarda öldüklerini saptadılar.



Şekil 3.5 1977 kuraklığında, yer ispinozu populasyonunda azalma ve tohum varlığı (a) Grafik kuraklıktan önce, kuraklık sırasında ve kuraklıktan sonra Daphne Major'da bulunan yer ispinozları sayısını göstermektedir. Her veri noktasından geçen vertikal çizgiler standart hata olarak bilinen bir değeri temsil etmekte olup, sayım tahminlerindeki varyasyon miktarına işaret etmektedir. Bu grafikteki eğriler, eğilimi daha kolay görmek için basitçe bir noktadan diğerine çizilmişlerdir.

(b) Bu grafik kuraklıktan önce, kuraklık sırasında ve kuraklıktan sonra Daphne Major'daki tohum bolluğunu göstermektedir. Boag ve Grant (1981)'den izinle basılmıştır. Copyright © 1981, American Association for the Advancement of Science.

Doğal seçilim açığa çıkar, çünkü (1) sadece yavruların bir kısmı üreme yaşına kadar hayatta kalır ve (2) üreyen bireylerden bazıları diğerlerinden çok daha başarılıdırlar.

Gerçektende, çalışılan bütün doğal populasyonlarda, her nesilde üreme yaşına kadar yaşayabilenden çok yavru üretilir. Eğer bir populasyonun büyüklüğü artmıyorsa, bu durumda her bir ebeveyn tüm yaşamı boyunca, üreme yaşına kadar yaşayabilen ortalama bir yavru bırakmışlardır. Ancak, organizmaların üreme kapasiteleri (veya biyotik potansiyel) şaşırtıcıdır (Tablo 3.1).

Benzer biçimde, veriler çoğu populasyonda bazı bireylerin çiftleşme ve yavru vermede diğerlerinden daha başarılı olduklarını göstermektedir. Üreme başarısındaki varyasyon, hayatta kalma başarısındaki varyasyon gibi, seçilim için bir fırsat oluşturur.

Önerme 4'ün Sınanması: Hayatta Kalma ve Çoğalma Rastgele Değil midir?

Darwin'in dördüncü iddiası hayatta kalan ve çoğalmaya katılan, ya da en çok çoğalan bireylerin belli elverişli varyasyonlara sahip olan bireyler olduğu idi. Rastgele olmayan ya da seçilmemiş yer ispinoz populasyonunun bir alt seti mi 1977 kuraklığında hayatta kalmıştır? 1976'da ölçtükleri özelliklerin aynısını, 1978 başlarında hayatta kalan kuşların geniş ve rastgele örnekleminde tekrar ölçen Grant'ın ekibi, populasyonun belli bir alt setinin hayatta kalmada en başarılı olduğunu buldu: bunlar en yüksek gagalı olanlardı (Şekil 3.6). Hayatta kalan bir ortalama birey, ölen ortalama bireye göre daha yüksek bir gagaya sahip olduğu için ortalama gaga büyüklüğü populasyonda değişmiştir.

Kuraklık süresince, büyük ve yüksek gagalı ispinozların avantajı vardı.

Yüksek gaga hangi açıdan avantajlıdır? Ekolojik nedenler ile evrimsel etkileri ilişkilendirebilir miyiz? Cevap evettir: sadece sayıları değil, mevcut tohum tipleri de 1977 kuraklığı sırasında dramatik biçimde değişti (Şekil 3.7). Özelliklede, tek yıllık bir bitki olan *Tribulus cistoides*'in büyük ve sert meyveleri anahtar yiyecek haline geldi. Bu tohumlar normal yıllarda büyük ölçüde görmezden gelinirdi, fakat kuraklık süresince küçük ve yumuşak tohum varlığı hemencecik sona erdi. Sadece yüksek ve dar gagalı büyük kuşlar *Tribulus* meyvelerini başarılı bir şekilde kırabilir ve yiyebilirler. Buna ek olarak, büyük kuşlar besin kaynağını bir kavga sırasında daha başarılı bir biçimde savunabilirler. Büyük vücut ve yüksek gaga pozitif korelasyon gösterdiklerinden, her iki özellik seçilime birlikte cevap verdi.

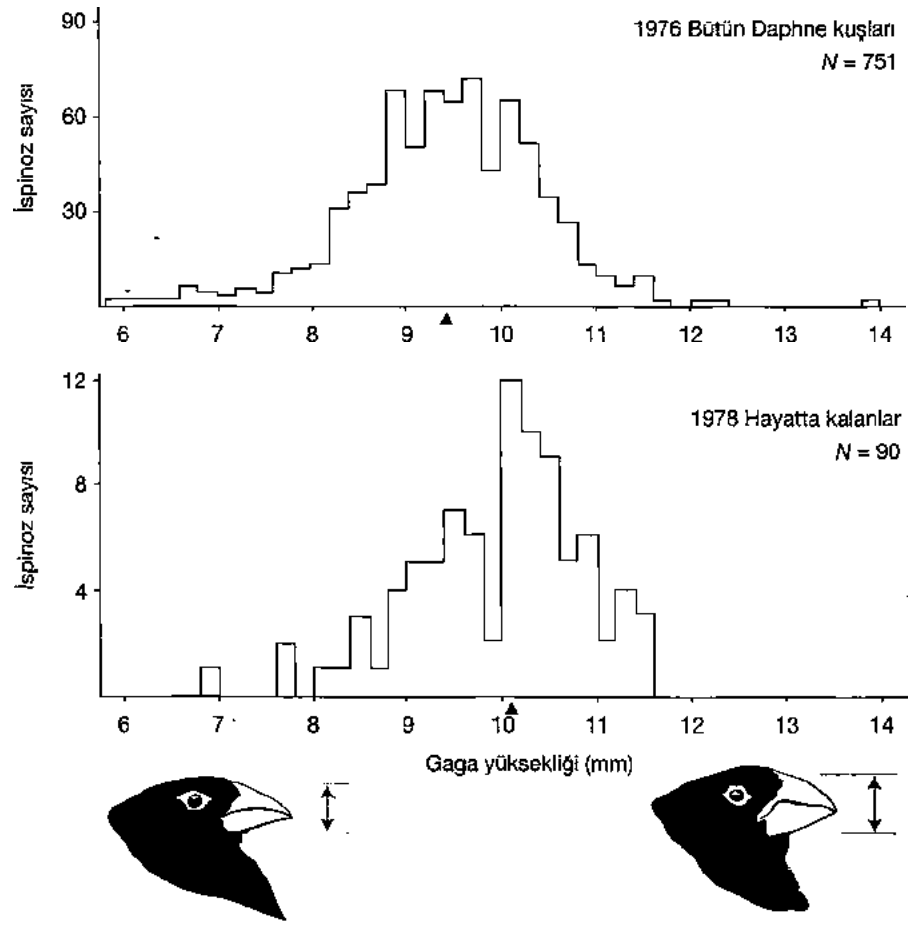
1977-1978 seçilim olayı, ne kadar çok dramatik olursa olsun, hiç karşılaşılmayan yalıtılmış bir olay değildi. 1980 ve 1982'de benzer kuraklıklar olmuş ve yine seçilim büyük vücutlu ve yüksek gagalı bireyler lehine sonuçlanmıştı (Price vd. 1984). Daha

Tablo 3.1 Çoğalma potansiyeli

Bu tablo belli zaman aralıklarında, bütün döllerin üreme yaşına kadar yaşadıklarını kabul ederek, bir tek bireyin (ya da eşeyli türlerde bir çift bireyin) optimum koşullar altında üretebileceği yavru sayısını vermektedir.

Organizma	Çoğalma potansiyeli	Kaynak
Aphis fabae (bir yaprakbiti)	Bir yılda 524 milyar	Gould 1977
Fil	750 yılda 19 milyon	Darwin 1859
Karasinek	Beş ayda 191×10^{18}	Keeton 1972
Mycophila speyeri (mantarlar üzerinde beslenen bir sinek)	35 günde yaklaşık 20 000 m^2	Gould 1977
Staphylococcus aureus (bir bakteri)	48 saatte hücreler Dünya'yı 2 metre kalınlığında bir örtüyle kaplayabilir	Audesirk ve Audesirk 1993
Denizyıldızı	16 yılda 10^{79}*	Dodson 1960

*10^{79} görünür evrende tahmin edilen elektron sayısı.



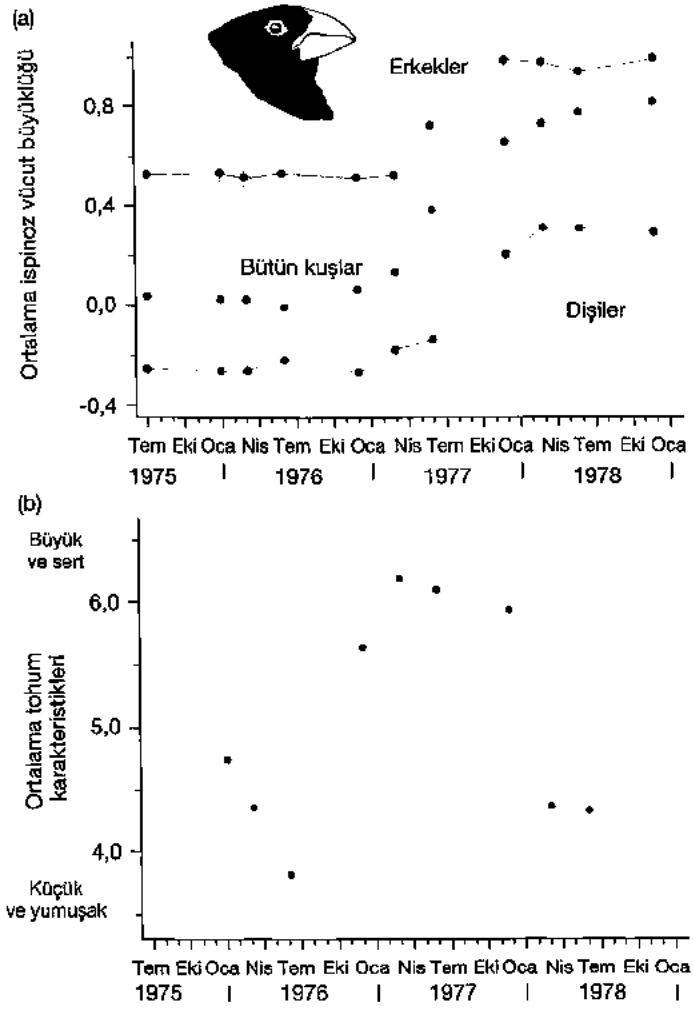
Şekil 3.6 Doğal seçilimden önce ve sonra gaga yüksekliği Bu histogramlar, 1977 kuraklığından önce ve sonra Daphne Major'daki orta boy yer ispinozlarının gaga yükseklik dağılımlarını göstermektedir (Grant 1986). Copyright © 1986, Princeton University Press. Princeton University Press'in izniyle basılmıştır.

sonra, 1983'te El Niño olarak bilinen Güney Amerika kıyılarının sıcak bir yüzey suyu akımı, Daphne Major'da 1359 mm yağmura sebep olan yağışlı bir sezon oluşturdu. Bu dramatik çevresel değişim (1977'deki yağmurun neredeyse 5 katı kadar), küçük yumuşak tohumların aşırı bolluğuna ve buna bağlı olarak ta küçük vücutlular lehine kuvvetli bir seçilime yol açtı (Gibbs ve Grant 198). Yağışlı yıllardan sonra, küçük tohumlarla beslenmekte daha etkin olan sığ gagalı küçük kuşlar, yüksek gagalı ve büyük kuşlara göre hayatta kalmada ve üremede daha başarılı oldular. Büyük kuşlar kurak koşullarda avantajlıyken, küçük kuşlar yağışlı yıllarda avantajlıydılar. Doğal seçilim –Bölüm 1'de HIV'in evrimini analizimizde işaret ettiğimiz gibi—dinamiktir.

Seçilim nesiller içinde olur; evrim nesiller arasında açığa çıkar.

Evrim Gerçekleşti mi?

İspinoz gagalarında gözlenen değişmeler, doğal seçilimin iş başında olduğuna örneklerdir. Fakat, daha önce evrimin seçilime bir cevap –yani bir populasyonun karakteristiklerinde bir nesilden diğerine değişime—olduğunu söyledik. Seçilim, bir nesildeki özellik dağılımında belli bir değişim yaratır; evrim ise nesiller arasında özellik dağılışındaki değişimdir. Galapagos ispinozlarında evrim olmuş mudur? Cevap evettir: Tablo 3.2'de görüldüğü gibi, 19 kuraklığında hayatta kalan döller, kuraklıktan önceki populasyondan ortalama olarak önemli ölçüde büyüktüler.



Şekil 3.7 Yer ispinozlarının vücut büyüklüğü ve tohum karakteristiklerinde değişmeler (a) Bu eğriler kuraklıktan önce, kuraklık sırasında ve kuraklıktan sonra Daphne Major'de yakalanan ispinozların vücut büyüklüklerini göstermektedir. (Eksende bir birim verilmemiştir, çünkü vücut büyüklüğü temel bileşenler değeri olarak bilinen bileşik bir ölçüm olarak hesaplanmıştır.) "Bütün kuşlar" eğrisi, dişi ve erkeklerin ortalamasına karşılık gelmektedir. Şekil 3.5'te olduğu gibi, veri noktaları populasyon ortalamasını, vertikal çizgiler standart hatayı temsil etmekte olup, horizontal eğri eğilimi daha kolay görmek için basitçe veri noktaları arasında çizilmiştir. (b) Bu grafik kuraklıktan önce, kuraklık sırasında ve kuraklıktan sonra Daphne Major'da bulunan tohumların sertliğindeki değişmeyi göstermektedir. *y-eksenine* konulan sertlik indeksi Boag ve Grant (1981) tarafından oluşturulan özel bir ölçüdür. İzinle basılmıştır. Copyright © 1981, American Association for the Advancement of Science.

3.3 Doğal Seçilimin Doğası

Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi özet olarak ortaya konulabilir, doğal populasyonlarda katı biçimde sınanabilir ve doğrulanabilir ise de, bütünüyle anlaşılması zor olabilir. Bunun bir nedeni temelde istatistiksel bir süreç olmasıdır: yani populasyonların özellik dağılımlarındaki bir değişmedir. İstatistiksel düşünce çoğu insan için doğal bir yetenek olmayıp, doğal seçilim üzerine geniş biçimde paylaşılan birçok düşünce yanlıştır. Bu bölümdeki amacımız seçilimin nasıl çalıştığı ve nasıl çalışmadığı konusunda bazı anahtar noktaları ortaya koymaktır.

Doğal Seçilim Bireyler Üzerine Çalışır, Fakat Sonuçları Populasyonda Ortaya Çıkar

HIV suşları AZT'ye maruz bırakılarak seçildiklerinde veya ispinoz populasyonları tohum mevcudiyetindeki değişmeye bağlı olarak seçildiklerinde, seçilen bireylerin hiçbiri (virionlar veya ispinozlar) hiçbir biçimde değişmediler. Seçilim sürecinde diğerleri ölürken sadece bunlar yaşadılar ya da rekabet ettikleri virionlar veya kuşlara göre daha fazla çoğaldılar. Seçilim sonucunda değişen şey, etkilenen bireylerin kendileri değil, virion ya da ispinoz populasyonlarının karakteristikleridir. Spesifik

Tablo 3.2 Seçilime Evrimsel Yanıt

Bu veri, 1976-1977 kuraklığından önce ve sonra, *Geospiza fortis* populasyonunda vücut ve gaga özellikleri ortalamasındaki değişmeleri özetlemektedir. "SH" standart hata için bir kısaltma olup ortalama değer civarındaki varyasyon miktarını ifade eder. Delta (Δ) sütunu nesiller arası farklılığı göstermektedir.

	Seçilim Öncesi 1976		Sonraki nesil 1978		
Özellik	**Ortalama**	**SH**	**Ortalama**	**SH**	**Δ**
Ağırlık (g)	16.06	0.06	17.13	0.13	+1.07
Kanat uzunluğu (mm)	67.88	0.10	68.87	0.20	+0.99
Tarsus uzunluğu (mm)	19.08	0.03	19.29	0.07	+0.21
Gaga uzunluğu (mm)	10.63	0.03	10.95	0.06	+0.32
Gaga yüksekliği (mm)	9.21	0.03	9.70	0.06	+0.49
Gaga genişliği (mm)	8.58	0.02	8.83	0.05	+0.25
Örnek sayısı	634		135		

Kaynak: Grant ve Grant 1995

Doğal seçilim bireylerin karakteristiklerini değiştirmez. Populasyonun karakteristiklerini değiştirir.

olarak, populasyondaki HIV virionlarının daha yüksek bir oranı AZT varlığında replike olabilmekteydi ve ispinozların daha büyük bir kısmı yüksek gagaya sahipti.

Bu noktayı başka bir şekilde söylersek, *Tribulus* tohumlarını kırmak için harcanan çaba ispinoz gagasının daha yüksek ve vücutlarının daha büyük olmasına yol açmadı. Aynı şekilde, AZT varlığında RNA trankripsiyonu yapma çabası revers transkriptazın aktif bölgesinin amino asit kompozisyonunu değiştirmedi. Bunun yerine, küçük ispinozlar büyüklerine göre daha fazla öldükleri için, ispinoz populasyonunda ortalama gaga yüksekliği ve vücut büyüklüğü arttı ve yine ortalama revers transkriptazın aktif bölge dizisi, bazı mutantlarda yeni virion oluşturmada daha iyi iş gördükleri için değişti.

Doğal Seçilim Fenotip Üzerinde Çalışır, Fakat Evrim Alel Sıklığındaki Değişmelerden Oluşur

Populasyondaki bütün varyasyonlar çevresel kaynaklı olsalardı bile (yani, kalıtım derecesinin sıfır olması), büyük vücutlu ve yüksek gagalı ispinozlar kuraklık süresince avantajlı olacaklardı. Ancak, hiçbir evrimleşme olmayacaktı. Seçilimden önce ve sonra gözlenen fenotip sıklığı değişebilecekti, fakat bir sonraki nesilde fenotip dağılımı seçilimden önceki haline geri dönecekti.

Evrim seçilime bir cevap olduğu için, sadece seçilen özellikler genetik bir temele sahipse açığa çıkar. İspinoz populasyonunda seçilimin üzerinde işlediği varyasyon, genetik bir temele sahiptir. Bunun bir sonucu olarak, bir sonraki nesilde fenotip dağılımı değişmiştir.

Doğal Seçilimin Yüzü Arkaya Dönüktür, İleriye Değil

Her nesil, bir önceki nesil üzerinde etkin olan çevre koşullarınca oluşturulan seçilimin bir ürünüdür. HIV virion ve ispinozların doğal seçilime uğrayan dölleri, sırasıyla AZT ve kuraklık tarafından baskılanmış çevreye, kendi atasal nesillerinin gös-

terdiklerinden daha iyi uyum gösterirler. Ancak, eğer çevre bu döllerin yaşamları süresince yeniden değişirse, bu yeni koşullara uyum göstereceklerinin garantisi yoktur.

Organizmaların gelecekteki koşullara uyum sağlayacakları ya da seçilimin gelecekteki nesillerin yaşamları süresince, çevresel değişmeleri sezmek anlamında ileriyi gördüğü şeklinde yaygın bir yanlış kanı vardır. Bu mümkün değildir. Evrim daima çevredeki her değişimden bir nesil geridedir.

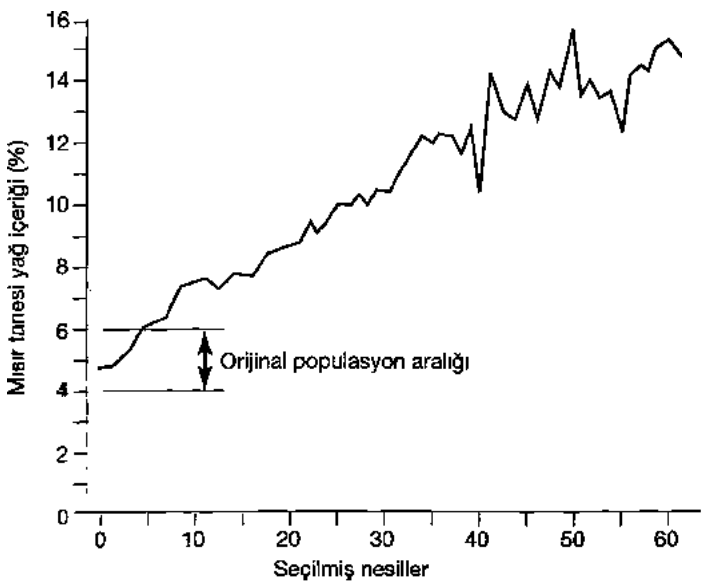
Doğal seçilim populasyonları geçmişte hakim olan koşullara uydurur, gelecekte ortaya çıkabilecek koşullara değil.

Doğal Seçilim Mevcut Özellikler Üzerinde İşlemekle Birlikte Yeni Özellikler Üretir

Doğal seçilim sadece halihazırda bir populasyonda mevcut varyasyonlardan seçebilir. Seçilim; örneğin aniden *Tribulus* meyvelerini kırmak için yeni ve optimal bir gaga meydana getiremez. Sadece, populasyonda zaten bulunan gaga serisinden seçer.

Ancak, doğal seçilim zamanla yeni özellikler *üretebilir*. Sürecin sadece mevcut özellikler üzerine çalıştığı düşünüldüğünde, bu durum paradoksal görünür. Yeni özelliklerin evrimi, her bir nesilde mutasyonların yeni varyantlar, yani seçilimin üzerine işleyeceği mevcut özelliklerin yeni bir takımını oluşturması nedeniyle mümkündür. Bunun neden önemli olduğunu anlamak için Illinois Üniversitesinde yürütülen bir yapay seçilim deneyi sonuçlarını ele alalım (Leng 1962). Bir araştırma grubu her birinin tanelerindeki yağ içeriğini araştırdığı 163 mısır koçanı ile işe başladı ve tanelerdeki yağ miktarının %4-6 oranında olduğunu buldu. Bunlardan bir sonraki nesile ata olacak, en yüksek yağ içeriğine sahip 24 koçanı seçtiler ve yetiştirdikleri döllerin, tane yağ içeriklerine baktılar. Yeniden gelecek döle ata olacak en yüksek yağ içeriğine sahip bireyleri seçtiler. Bu seçilim rejimini altmış yıl boyunca devam ettirmek yoluyla, araştırmacılar yağ içeriği yaklaşık % 16 olan tanelere sahip mısır bitkileri üretmeyi başardılar (Şekil 3.8). Atasal ve döl populasyonların yağ içeriği dağılımları arasında bir örtüşme yoktur. Evrim yeni bir özellik değeri üretmiştir.

Doğal seçilim tamamen yeni bir karakterin ortaya çıkmasına da yol açabilir. Seçilim mevcut davranışlar, yapılar veya genleri yeni işlevler için "yeniden amaçlandırmak" yeteneğine sahiptir. Dev pandanın baş parmağı iyi bir örnektir (Gould 1980).



Şekil 3.8 Devamlı seçilim özelliklerde dramatik değişmelerle sonuçlanabilir Açıklama için metine bakınız. Leng (1962)'den değiştirilmiştir. Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH'nin izniyle basılmıştır.

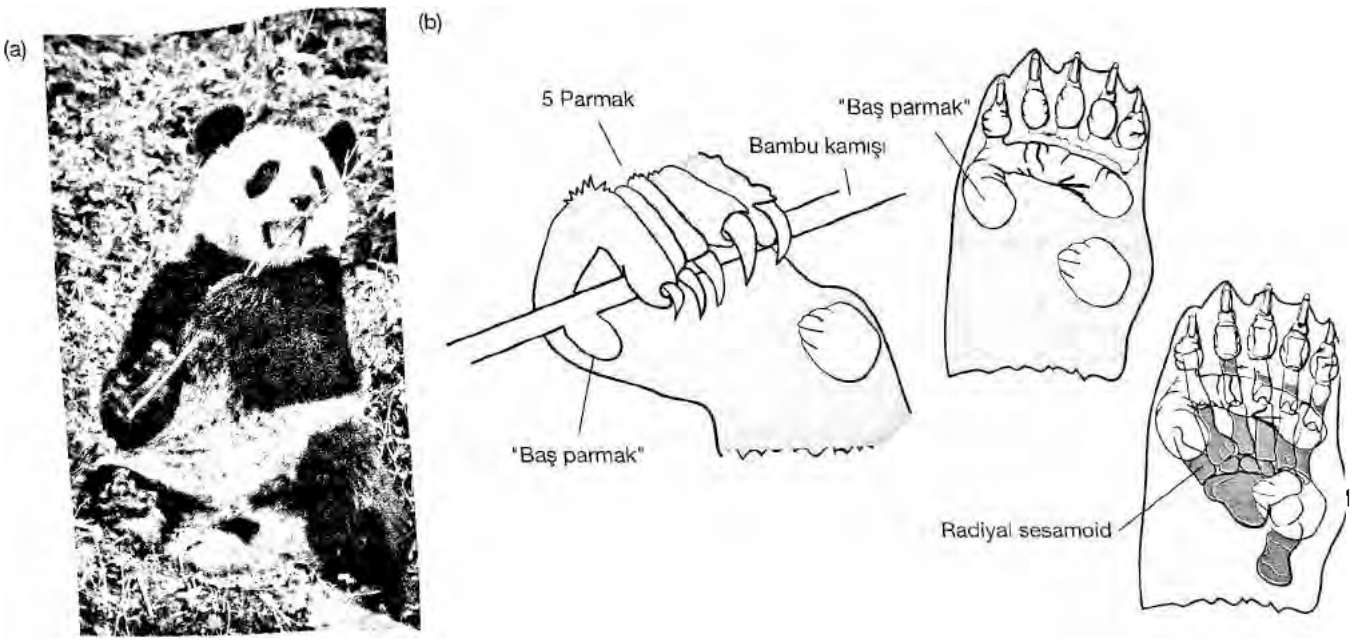
Pandalar bu yapıyı favori yiyecekleri olan bambuyu yerken altıncı ve bir baş parmak gibi kullanırlar. Şekil 3.9'da gösterildiği gibi, yapraklarını yolmak ve yedikleri sürgünü açığa çıkarmak için kamışı, baş parmak ile diğer beş parmağın arasındaki kertikten geçirirler. Ancak bu altıncı parmağın gerçek baş parmakla hiçbir ilgisi yoktur. Anatomik olarak, "baş parmağı" yapan kemik oldukça değişmiş radiyal sesamoid olup, yakın türlerde bileğin bir parçasıdır. Günümüz populasyonlarında doğal seçilimin nasıl çalıştığı bilindiğinden, panda populasyonları ilk kez bambu tüketmeye başladıklarında, bireyler arasında radiyal sesamoid kemiğin boyu açısından varyasyon olduğunu sanmaktayız. Nesiller boyunca devamlı ve güçlü bir seçilimin sonucu olarak, kemiğin ortalama uzunluğu populasyonda, bugünkü oranına ulaşana kadar artmıştır.

Atasal pandanın radiyal sesamoidi gibi, yeni bir amaç için kullanılan ve sonunda seçilim yoluyla tamamen yeni bir yapıya dönüşen bir özellik **preadaptasyon** olarak bilinir. Preadaptasyonlar konusunda önemli bir nokta bir rastlantıyı temsil ettikleridir. Bir preadaptasyon, bir bireyin uyum gücünü —doğal seçilimin bilinçli oluşu ya da ileriyi görerek davranması nedeniyle değil— kaza ile geliştirir.

Doğal Seçilim "Mükemmel" Değildir

Bir önceki paragrafta doğal seçilimin devamlı biçimde adaptasyonu geliştirdiği vurgulandı. Bu doğru olmakla beraber, evrimin "mükemmel" özelliklerle sonuçlanmadığının farkına varmak eşit derecede önemlidir.

Bu noktayı açıklamak için, Boag ve Grant'ın 1977 kuraklığından sonra ispinozların hayatta kalmalarıyla ilgili verilerini analiz ettiklerinde, göreli olarak daha dar gagalı bireylerin daha iyi hayatta kaldıklarını gözlediklerini de dikkate alalım. Bu anlamlıdır, çünkü ispinozlar *Tribulus* meyvalarını kırarken iki taraftan da aşağı doğru bastırırlar ve daha dar gaga bu bükümlü kuvveti yoğunlaştırarak daha etkili olmasını sağlar. Fakat gaga genişliği, gaga yüksekliği ve vücut büyüklüğü ile pozitif korelasyon gösterir. Bunun sonucu olarak, aşağı doğru kuvvet uygulamakta iyi olan yüksek gagalı kuşlar, aynı zamanda bükümlü kuvvet uygulamakta daha az etkili olan daha geniş gagalı olma eğilimindedirler. Muhtemelen, aynı genler gaga genişliği,



Şekil 3.9 Pandanın başparmağı (a) Dev pandalar bambu yapraklarını kamışı, ellerinden geçirerek yolarlar. (Bill Kamin/Visual Unlimited) (b) Bu çizim panda "başparmağının" bambu kamışının içinden geçmesi için nasıl bir kertik oluşturduğunu göstermektedir. Endo vd. 1999'a göre.

yüksekliği ve genel vücut büyüklüğü özelliklerinin üçünün birlikte ya daha küçük ya da daha büyük olmasını belirledikleri için, böyle bir korelasyon görülür. Dar gaga avantajlı olmuş olmasına rağmen, büyük vücut ve yüksek gaga için seçilim geniş gagalılık ile sonuçlanmıştır.

Bu önemli bir noktadır. Karakterler arasındaki genetik korelasyonlar nedeniyle, doğal seçilim ilişkili tüm özellikleri en yararlı şekilde kullanmamıştır. Doğal seçilim mükemmellikle değil, adaptasyonla sonuçlanır.

Doğal Seçilim Rastgele Değildir, Fakat İlerletici de Değildir

Doğal seçilim yoluyla evrim, zaman zaman rastgele ya da şansa bağlı bir süreç olarak karakterize edilmektedir, ancak bunun gerçekle ilgisi yoktur. Doğal seçilim yoluyla evrim çevreye adaptasyonu artırdığı için rastgele değildir.

Ancak HIV, ispinoz ve panda örneklerinin gösterdiği gibi, rastgele olmayan seçilim süreci her varlığın bilinçli çabasından tamamen bağımsızdır. Aslında Darwin, seçilim kelimesinin insanlara, bazı varlıklar tarafından bilinçli bir hareket ya da tercih ima ettiğini düşündürdüğü için "doğal olarak seçilmiş" deyimini önermekten pişman olduğu bir noktaya gelmişti. Böyle bir şey olmamaktadır.

Ayrıca, evrim zaman içinde karmaşıklığı, organizasyon derecelerini ve organizasyonların özelleşmesini artırma eğiliminde olmakla birlikte, önceden belirlenmiş bazı amaçlara ulaşmak anlamında ilerletici değildir. Evrim organizmaları sadece çevrelerine uyumlarını artırmak anlamında "daha iyi" yapar. Daha gelişmiş yaşam formları yönünde direten hiçbir eğilimi yoktur. Örneğin, günümüz kıl kurtları bir sindirim sistemine sahip değildirler ve bu yönleriyle gerçekte atalarından daha basit formlara evrimleşmişlerdir. Yılanlar bacakları olan atalardan evrimleşmişlerdir. Fosil kayıtlardaki eski kuşlar dişlere sahiptirler.

Yüksek veya düşük bitki ya da hayvan gibi bir şey yoktur.

Maalesef, ilerletici bir evrim görüşü zor ölür. Darwin bile evrimsel akrabalık ilişkilerini tartışırken "asla yüksek ve düşük kelimelerini kullanma" öğüdünü kendi kendisine hatırlatmak zorunda kalmıştır. Bazı organizmaların eski soy hatlarının türevleri, bazılarının ise daha yeni soy hatlarının türevleri oldukları doğrudur, ancak fosil kayıtlarındaki ve günümüzde yaşayan bütün organizmalar çevrelerine uymuşlardır. Hepsi yaşamak ve çoğalmak yeteneğindedirler. Hiçbiri diğerinden "yüksek" ya da "düşük" değildir.

Uyum Gücü Kısırdöngü Değildir

Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi çoğu kez -biyolog olmayanlar tarafından- uslamlamasında kendi kendini tekrar eden ya da bir kısırdöngü olmakla eleştirilir. Yani, Darwin'in dört önermesini gözden geçirdikten sonra, birisi: "Şüphesiz lehte varyasyonlar taşıyan bireyler hayatta kalan ve çoğalanlardır, çünkü teori lehte olmayı hayatta kalmak ve çoğalmak olarak tanımlamaktadır" şeklinde iddiada bulunabilir.

Bu konuyu çözmenin anahtarı "lehte" kelimesinin, uygun bir sözcük olmakla birlikte, yanlış anlaşıldığının farkına varılmasında yatmaktadır. Doğal seçilimin işlemesi için tek gereklilik, rastgele varyantların aksine, belli bazı varyantları diğerlerinden ayırmasıdır. Populasyonun rastgele olmayan bir alt seti, daha iyi hayatta kaldığı ve daha çok döl verdiği sürece, doğal seçilim devam edecektir. Analiz ettiğimiz örneklerde, araştırma sadece bir seçilim olayında rastgele olmayan grupların hayatta kaldıklarını belirlememiş, bu grupların neden seçildiklerini de ortaya koymuştur.

Ayrıca, Darwinist uyum gücünün soyut bir nicelik olmadığı şimdiye kadar anlaşılmış olmalıdır. Uyum gücü doğada ölçülebilir. Bu bir bireyin ömrü boyunca üret-

tiği dölleri saymak ya da bireylerin bir seçilim olayında hayatta kalma yeteneklerini gözlenmek ve her bir bireyin performansının populasyondaki diğer bireylerle karşılaştırmak yoluyla yapılır. Bunlar uyum gücü değerini belirlemenin bağımsız, ölçülebilir ve objektif kriterlerdir.

Doğal Seçilim Gruplar Üzerinde Değil, Bireyler Üzerinde Çalışır

Bireyler şeyleri türlerinin iyiliği için yapmazlar. Kendi uyum güçlerini arttıracak şekilde davranırlar.

Doğal seçilim ile ilgili en inatçı yanlış kanılardan biri, özellikle de hayvan davranışları konusunda, bir organizma bireyinin türünün iyiliği için hareket edeceğidir. Kendisini kurban etme ya da fedakarlık eylemi doğada gözlenen bir durumdur. Çayır köpekleri avcılar yaklaştığında alarm çağrısı vererek dikkati üzerine çekerler. Ana aslan bazen kendisinin olmayan yavrulara bakıcılık yapar. Ancak seçilim, yarıştığı bireylere oranla taşıyıcının uyum gücünü arttırmadığı sürece, özellikler lehine işlemez. Eğer ortaya çıkan bir alel tam bir fedakarlık davranışı üretiyorsa— yani bu davranış taşıyıcının uyum gücünü azaltıyor ve diğerlerinin uyum gücünü artırıyorsa— güçlü biçimde aleyhte seçilime uğrayacaktır. Bölüm 10'da göreceğimiz gibi, detaylı olarak çalışılmış her bir fedakarlık davranışının, fedakarın uyum gücünü, ya davranıştan yarar sağlayanların yakın genetik akrabalar oluşları (Çayır köpeklerindeki gibi) ya da yararın karşılıklı (bakıcı aslanlarda olduğu gibi) oluşundan dolayı, artırmaktadır.

Ancak, hayvanların kendi türlerinin iyiliği için bir şeyler yapacakları düşüncesi o kadar kök salmıştır ki, aynı noktaya ikinci kez değineceğiz. Yeniden aslanları gözönüne alalım. Aslanlar küme olarak bilinen sosyal gruplarda yaşarlar. Erkek koalisyonları kümeye hakim olmak için kavga ederler. Eğer erkeklerin yeni bir grubu çarpışmada mevcut küme erkeklerini yenilgiye uğratırsa, yeni gelenler kümenin bakıma muhtaç bütün yavrularını çabucak öldürürler. Bu yavrular kendilerinin akrabaları değildirler. Yavruları öldürmek yeni erkeklerin uyum gücünü artırır. Çünkü, sürünün dişileri bir süre sonra yeniden fertil hale gelecek ve yeni erkeklerin yavrularına hamile kalacaklardır (Packer ve Pusey 1983, 1984). Yavru öldürme hayvanlarda yaygın bir durumdur. Açıkça, buna benzer davranışlar türün iyiliği için ortaya çıkmamaktadır. Daha ziyade, belli koşullar altında, bu davranışı gösteren bireylerin uyum gücünü, göstermeyene oranla arttırdığı için yavru öldürme görülür.

3.4 Darwinizmin Evrimi

Doğal seçilim yoluyla evrim, canlı sistemlerin genel bir bütünleyici özelliği olması nedeniyle, Darwin'in teorisi entelektüel tarihte en büyük düşüncelerden biri olarak yer alır. Biyolojideki etkisi, Newton yasalarının fizikte, Copernicus'un güneş merkezli Evren Teorisinin astronomide, Plaka Tektoniği Teorisinin jeolojide yarattığı etkisiyle özdeştir. Evrimsel genetikçi Theodosius Dobzhansky (1973)'nin kendi ifadesiyle: "Evrimin ışığı olmaksızın biyolojide hiçbir şey bir anlam taşımaz."

Tüm bu gücüne rağmen, Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi ilk önerildiğinden 70 yıl sonrasına kadar, biyologlar arasında evrensel olarak kabul görmemiştir. Darwin tarafından orijinal olarak formüle edilmiş hali ile mevcut üç ciddi problemin çözülmesi gerekmekteydi.

1. Darwin mutasyon hakkında hiçbir şey bilmediği için, populasyonda çeşitliliğin nasıl oluştuğuna ilişkin hiçbir fikri yoktu. Bunun bir sonucu olarak, populasyondaki çeşitlilik miktarının kesin sınırları olduğu ve çeşitlilik tüketildiğinde doğal seçilimin işlemeyeceği eleştirilerine cevap veremedi. Biyologların mutasyonun evrensel doğası ve devamlılığını anlamaya başlamaları, 1900'lü yılların başlarında, Thomas Hunt Morgan gibi genetikçilerin meyve sineği ile denemeler yapmalarıyla başladı. Morgon ve meslektaşları mutasyonların her nesil ve her özellikte ortaya çıktığını gösterdi.

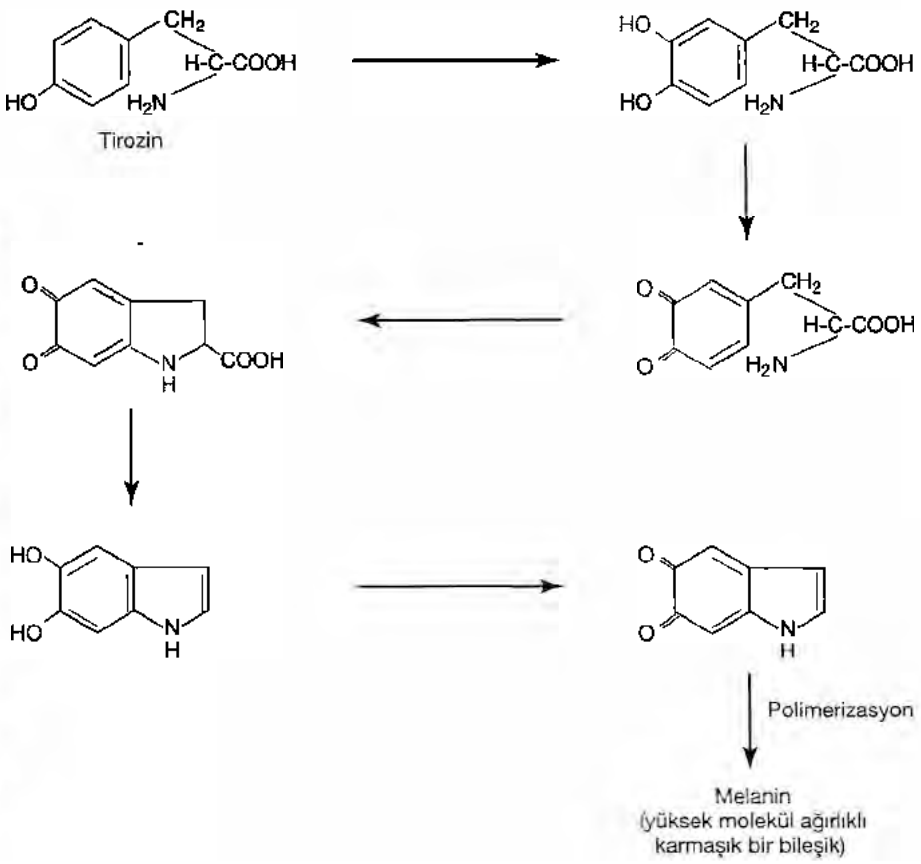
2. Darwin genetik hakkında hiçbir şey bilmediğinden varyasyonların dölle-re nasıl aktarıldıkları konusunda hiçbir fikri yoktu. Biyologların atasal özelliklerin yavrulara nasıl geçtiğini anlamaları için, orijinal yayınından 35 yıl sonra, Mendel'in bezelyelerle yaptığı deneylerin yeniden keşfi ve doğrulanması gerekti. Mendel'in ayrılma ve bağımsız düzenlenme yasası populasyonda gözlenen bazı varyasyonların kalıtsal olduğunu söyleyen önerme 2'nin gerisindeki mekanizmayı doğruladı.

Bu zamana kadar, birçok biyolog genlerin boyadaki pigmentler gibi davrandığını kabul etmekteydi. **Harmanlanma kalıtımı** olarak bilinen bu hipotezin savunucuları, lehte mutasyonların mevcut özelliklerle kaynaşacağı ve kaybolacaklarını savunmaktaydılar. Fleeming Jenkin adında İskoçyalı bir mühendis, 1867'de açık derili ve koyu derili insanların çocukları konusundaki ünlü düşünsel deneyi ile birlikte harmanlanma kalıtımının matematiksel bir incelemesini yayınladı. Örneğin, eğer koyu derili bir denizci açık derili insanların yaşadığı bir ekvator adasında mahsur kalırsa, Jenkins'in modeli koyu-deri ne kadar avantajlı olursa olsun (örneğin cilt kanserini azaltması) deri rengi gibi özellikler harmanlandığı için populasyonun hiçbir zaman koyu derili hale gelmeyeceğini öngörmekteydi. Eğer koyu derili denizci açık derili bir kadından çocuk sahibi olursa, çocuklarının kahverengi-derili olması beklenir. Eğer, bu çocuklar yine açık derili insanlardan çocuk yaparlarsa, bu kez bu çocuklar açık kahverengi derili olacak ve böyle devam edecektir. Bunun aksine, eğer açık derili bir denizci koyu derili insanların yerleşik olduğu kuzeydeki bir adada mahsur kalırsa harmanlama kalıtımı, açık derililiğin avantajı ne olursa olsun (örneğin, UV'den D vitamini sentezinin gerçekleştirilmesi), populasyonun hiç bir zaman açık derili olmayacağını ileri sürer. Harmanlama kalıtımına göre ölçülebilir bir etki bırakana kadar, yeni varyantlar kaybolur, yeni mutasyonlar seyreltilir. Doğal seçilimin çalışması için lehte yeni varyasyonların yavrulara bütün geçmesi ve ayrı kalması gerekir.

Biz bugün şüphesiz deri rengi gibi bazı özelliklerde, fenotiplerin karıştığını biliyoruz. Ancak, genotipler asla karışmazlar. Gerçekte, eğer seçilim güçlü ve melanin üretiminden sorumlu genlerde değişim yoluyla mutasyonlar, sürekli olarak koyu ya da daha açık derili varyantları populasyona ekliyorsa, Jenkins'in hipotetik populasyonu, artan biçimde daha koyu ya da daha açık derili olacaktır (Şekil 3.10).

Darwin'in kendisi kalıtım problemi ile uğraştı ve en sonunda Jean-Baptiste Lamarck'ın çalışmalarına dayalı bütünüyle yanlış bir görüşü benimsedi. Lamarck, türlerin, bireylerde ortaya çıkan değişmelerin kalıtımı ile evrimleştiklerini öneren, 19. yüzyıl başlarının büyük bir Fransız biyologuydu. Lamarck'ın düşüncesi iki nedenden dolayı bir başarıydı: Türlerin zamanla değiştiğini kabul etmekte ve değişmenin olabilmesi için bir mekanizma önermekteydi. Ancak, teorisi yanlıştı; çünkü yavrular ebeveyn tarafından kazanılan fenotipik değişiklikleri almazlar. Eğer, insanlar ağırlık çalışarak kas yaparlarsa, yavruları daha güçlü olmaz; eğer zürafalar ağaçların tepesindeki yapraklara ulaşmak için boynunu uzatırsa yavrularının boyun uzunluğu üzerinde hiçbir etkisi yoktur.

3. Lord Kelvin, ünlü 19. yüzyıl fizikçisi, 1960'larda Dünya'nın maksimum yaşını 15-20 milyon yıl olarak hesapladığı bir seri önemli makale yayınladı. Kelvin'in analizleri, Güneş ısısı ve günümüz Dünya sıcaklığı ölçümlerini temel almaktaydı. O zamanda, ateş ısının bilinen tek kaynağı olduğundan, Kelvin Güneş'in büyük bir kömür yığını gibi yandığını varsayıyordu. Bu Güneş'in tedricen yanarak tükendiğini ve her geçen bin yılda giderek daha az ısı saldığı anlamına gelmekteydi. Aynı biçimde, hem jeologlar ve hem de fizikçiler, Dünya yüzeyinin giderek soğuduğuna inanmaktaydılar. Bu katı Dünya'nın eriyik durumdan katı duruma, atmosfere



Şekil 3.10 Harmanlanma kalıtımı neden açığa çıkmaz Bu diyagram insan derisindeki koyu pigment, melaninin biyokimyasal yolunu göstermektedir. Bu yolda, diyette yaygın bulunan amino asitler olan fenilalanin veya tirozin ile başlayan bir seri basamak işe karışır. Şekilde gösterilen her reaksiyonun katalizlenmesinden sorumlu enzimler birkaç farklı gen tarafından şifrelenirler. Bu genlerin farklı alelleri farklı aktivite düzeyine sahip olduklarından ve melanine kadarki yolda birçok basamak işe karıştığından, deri rengi birçok gen ve alellin aktivitesinin bir ürünüdür. Bu yolda, genlerin aksiyonları fenotipi oluşturmak için harmanlanır. Ancak, her bir alel ayrı olduğundan, her enzimin biyokimyasal yol üzerine etkisi döllere bütün olarak geçer. İşte harmanlanma kalıtımı diye bir şey olmaması bu nedenledir.

ısı salmak yoluyla, değiştiği varsayımına dayanmaktaydı. Bu varsayım maden yatakları derinleştikçe ölçülen sıcaklığın giderek artığı gözlemi ile desteklenir görünmekteydi. Bu veri Kelvin'e radiant soğuma oranını hesaplama olanağı verdi.

Sonuç olarak Kelvin'in hesapları, yaşamın Dünya üzerinde olası olduğu zamanın, Güneşin ve Dünyanın sıcaktan soğuğa geçişi sırasındaki dar bir zaman penceresine karşılık geldiğini göstermekteydi. Bu pencere açıkça, Darwinizmin öne sürdüğü tedrici değişmelerin birikimine izin vermek için çok dardı ve güçlü biçimde adaptasyon ve çeşitliliği açıklamada ani ve ayrı yaratılmanın rolünü desteklemekteydi.

20. yüzyıl başlarında radyoaktif izotopların keşfi bunların tümünü değiştirdi. Kelvin'in hesaplamaları kesindi ancak, varsayımları çok yanlıştı. Jeolog ve fizikçiler Dünya ısısının radiant soğumanın değil, radyoaktif bozunmaların ve Güneş enerjisinin; yanmanın değil, çekirdek bileşmelerinin bir ürünü olduğunu doğruladılar.

Modern Sentez

Modern Sentez doğal seçilim yoluyla evrimin geçerliliği üzerine on yıllarca devam eden tartışmaları çözdü.

Çeşitlilik, kalıtım ve zamanı anlamak o kadar zordu ki, evrimsel biyolojinin ilk 70 yılı kargaşa olarak karakterize edilmektedir (bkz. Provine 1971; Mayr 1980, 1991). Fakat 1932 ve 1953 arasında, genetiği Darwin'in dört önermesi ile başarılı bir biçimde ilişkilendiren bir seri dönüm noktası kitap yayımlandı ve bu durum Evrim Teorisinin yeniden formüle edilmesine yol açtı. Modern Sentez ya da Evrimsel Sentez olarak bilinen bu yeni yorum iki öneriye dayanan bir anlaşmaydı:

- Tedricen evrim doğal seçilimin üzerine çalıştığı küçük genetik değişmelerden ortaya çıkar.
- Türlerin ve yüksek taksonların kökeni, ya da makroevrim, doğal seçilimin bireyler, ya da mikroevrim, üzerine çalışması bakımından açıklanabilir.

Sentez ile, Darwin'in orijinal dört önermesi—ve sonuçları—izleyen satırlardaki gibi yeniden şekillendirilebilir:

1. Yeni aleller üreten mutasyonlar ve ayrılma ve bağımsız düzenleme ile karışan alellerin yeni kombinasyonların bir sonucu olarak, populasyonlar içindeki bireyler hemen tüm özellikleri bakımından değişkenlik gösterirler.
2. Bireyler döllerine alellerini bütün olarak aktarırlar.
3. Çoğu nesilde, yaşayabilecek olandan fazla döl üretilir.
4. Hayatta kalan ve üremeye katılan ya da en fazla çoğalan bireyler, onları çevrelerine en iyi adapte eden aleller ya da alellik kombinasyonlarına sahip olan bireylerdir.

Sonuç şudur: Yüksek uyum gücü ile ilişkili alellerin bir nesilden diğerine frekansları artar.

Yaşam Görüşü

Darwin Türlerin Kökeni Üzerine'nin ilk baskısının girişini, halen evrimsel biyologların uzlaştıkları görüşü temsil eden şu sözlerle bitirdi (Darwin 1859, s.6): "Doğal seçilim modifikasyonun temel fakat tüm sebebi değildir". Biz şimdi modifikasyonu gaga yüksekliği ve AZT dirençliliği gibi özelliklerden sorumlu alellerin sıklığındaki değişme anlamında düşünmekteyiz. Doğal seçilime ek olarak evrimsel değişmelere neden olan diğer süreçlerden iyi biçimde haberdarız (Bölüm 4-6 bu süreci ayrıntılı olarak anlatmaktadır). Ancak, yaşama ilişkin Darwinist görüş, hayatta kalma ve çoğalma yeteneği farklılığına sahip bireyler arasında bir yarışma olarak, hemen her ayrıntısında doğruluğu kanıtlanmıştır.

Darwin'in sonuç cümlesinde yazdığı gibi (1859, s.490): "Birkaç gücü nedeniyle, bu yaşam görüşünde bir ihtişam vardır; başlangıçta birkaç ya da bir form olarak yaşıyorken, bu gezegen çekimin şaşmaz yasalarına göre döndükçe, bunlar çok basit olan bu başlangıçtan sonsuz sayıda en güzel ve en harika formlara evrimleştiler ve evrimleşmektedirler."

3.5 "Bilimsel Yaratılışçılık" Üzerine Tartışma

Yaratılışçılar, Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisine karşı geçerliliği yüzyıldır ret edilmiş olmasına rağmen, Ayrı Yaratılma Teorisinin kamu okullarında öğretilmesini istemektedirler.

Evrim gerçeği üzerine bilimsel tartışmalar, sadece Bölüm 2'de gözden geçirilen kanıtlar, eleştirilerin üstesinden geldiği için 1800'lü yılların sonunda bitmiştir. Doğal seçilimin, adaptasyon ve çeşitliliğin her ikisinden de sorumlu birincil süreç olup olmadığı ise, modern sentezin Darwin'in dört önermesine mekanistik bir temel sağladığı ve mikro ile makroevrimi birleştirdiği zaman olan 1930'lara kadar tartışıla gelmiştir. Doğal seçilim ile evrim, günümüzde biyolojideki en büyük bütünleştirici düşünce olarak görülmektedir. Doğal seçilim ile evrimin geçerliliği üzerine bilimsel tartışmalar yarım-yüzyıldan çok önce sona ermiş olmasına rağmen, politik ve felsefi tartışmalar Birleşik Devletler ve Avrupa da halen devam etmektedir (Holden 1995; Kaiser 1995). Bu tartışma nedir ve neden yapılmaktadır?

Tartışmanın Tarihi

1925'te Scopes'un Maymun Davası muhtemelen Darwin'in ilk yayınından bu yana hiddetlenen dinsel tartışmanın en ünlüsüdür (bkz. Gould 1983, deneme 20). Bir biyoloji öğretmeni olan John Scopes, kamu okullarında evrimi okutmayı yasaklayan kanununun Tennessee Eyaleti Butler Yasası'nı ihlal ederek Darwinizm okuttu. Ünlü bir politikacı ve tutucu bir hatip olan William Jenning Bryan soruşturmanın avukatıydı; neslinin en ünlü savunma avukatı olan Clarence Darrow ise Scopes'i temsil etmekteydi. Scopes suçlu bulunup 100 dolar para cezasına çarptırılmasına rağmen, dava geniş ölçüde evrim lehine büyük bir zafer olarak algılandı, çünkü Bryan, tanıklık kürsüsünde "Yaratma" 1:1-2:4'te tanımlanan yaratılışın altı gününün her birinin 24 saatten daha fazla sürmüş olabileceğini ileri sürdü. Bu yaratılışçı bakış açısı bütünlüğünün dağılması ve ciddi tutarsızlığı olarak görüldü. Ancak, A.B.D okullarında evrim okutma üzerine tartışmaları sonlandırmaktan çok uzak olan Scopes davası sadece yoldaki bir duraktı.

Butler Yasası, gerçekte 1967'ye kadar kitaplarda da kaldı; *Epperson v. Arkansas* A.B.D. Anayasa Mahkemesi'nin evrim öğretimi yasağı konusundaki yasayı kaldırması 1968'den önce değildir. Gerekçeli karar, A.B.D. Anayasası'ndaki kilise ve devletin ayrımına dayandırıldı. Buna cevap olarak, Birleşik Devletlerdeki tutucu din çevreleri kendi argümanlarını "yaratıcılık bilimi" adı altında yeniden formüle ettiler ve türlerin kökenine alternatif bir teori olduğunda ısrar ettikleri bir teorinin okutulması için eşit zaman talep ettiler. 1970 sonlarına gelindiğinde, 26 eyalet yasama meclisi eşit-zaman yasasını tartışmaktaydı (Scott 1994). Arkansas ve Louisiana'nın böyle bir yasayı geçirmesi, sadece eyalet mahkemesinde iptal edilmesinden başka bir işe yaramadı. Louisiana yasası temyiz yoluyla A.B.D Anayasa Mahkemesine kadar geldi. Mahkeme 1987'de (*Edwards v. Aquillard*) yaratışçılığın temelde dinsel bir düşünce olduğunu bu nedenle kamu okullarında okutulmasının yerel mahkemenin ilk düzeltme kararının ihlali olacağına karar verdi. Ancak, iki yargıç, resmi olarak yine de öğretmenlerin evrime alternatif teorileri de sunmalarının kabul edilebileceğini yazdılar (Scott 1994).

Evrim karşıtlarının buna yanıtı, literatürlerinden yaratılma ve yaratıcı gibi sözcükleri çıkarmak veya evrimin olmadığı üzerine ya da yaratıcının varlığını günümüz organizmalarının uyumundaki mükemmellikten dolayı ima eden Akıllı Tasarım Teorisi olarak bilinen (Scott 1994; Schmidt 1996) bir önerinin okutulması için eşit zaman talep ettiler. Organizmaların mükemmel ve karmaşık oluşları, aslında doğal seçilim yoluyla evrime verilmiş zaman-ayrıcalıklı bir itiraz konusudur. Darwin bunun farkındaydı; *Orijin*'de "Teorinin Zorlukları" adlı bölümde bir seksiyonu ayırdığı başlık "Aşırı mükemmel organlar" idi. Doğal seçilim, genomdaki rastgele değişimleri seçmek yoluyla omurgalı gözü gibi kusursuz ve tam bir özelliği nasıl oluşturabilir?

Doğada Mükemmellik ve Karmaşıklık

1802'de yazan İngiliz rahip William Paley, Ayrı Yaratılma Teorisini günümüzde klasik olan bir argüman ile desteklemiştir. Eğer bir kişi bir saat bulur ve özellikle kompleks ve tam bir enstrüman olduğunu keşfederse, bunun doğal olarak oldukça yetenekli bir saatçi tarafından yapılmış olduğuna hükmedecektir. Paley, böylece saat ile omurgalı gözünün mükemmelliği arasında bir paralellik kurdu ve okurlarına amaçlı ve mükemmel bir Yaratıcının varlığı sonucunu çıkarmaya çağırdı. Organizmaların o kadar iyi-yapılmış olmalarından dolayı, bilinçli bir tasarımcının işi olmak zorunda oldukları iddiasında bulundu. Bu mantık bugün bile yaratılışçılar tarafından kullanılmakta olup, Tasarım Argümanı olarak bilinir (Dawkins 1986).

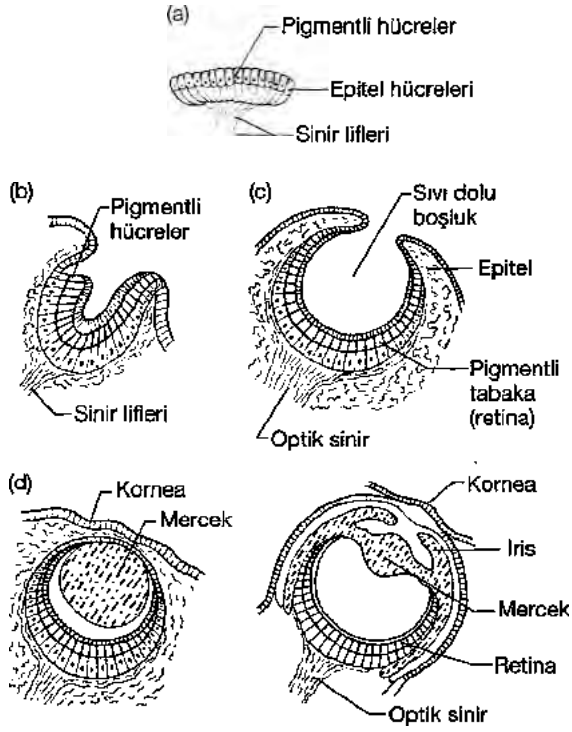
Tasarım Argümanı adaptasyonların bilinçli bir varlığın işi olması gerektiğini öne sürer.

Doğal dünyayı mükemmel ve karmaşık olarak algıladığımız için, doğal seçilim yoluyla evrim inanışa meydan okuyor gibi gelebilir. Gerçekte, burada iki kaygı vardır. Bir tanesi rastgele değişmenin nasıl düzene yol açtığıdır. Mutasyonlar şans olaylarıdır, öyle ise populasyonda varyasyonların oluşması rastgeledir. Ancak bu varyant ya da mutantların seçilimi rastgele değildir: Uyum gücünü artırmak anlamında yönlüdür. Bizim doğal Dünyü'da oldukça düzenli, kompleks ve hatta mükemmel olarak algıladığımız adaptasyonlar—yani uyum gücünü, artıran yapı ya da davranışlar—dır. Ancak süreçle ilgili olarak hiçbir şey bilinçli ya da akıllıca değildir. Biyolog Richard Dawkins bu noktayı, doğal seçilime "kör saatçi" şeklinde atıfta bulunarak çok iyi yakalamıştır.

İkinci ve diğeriyle yakından ilişkili kaygı, omurgalı gözü gibi kompleks ve oldukça tam yapıların, Darwin'in belirttiği küçük değişmelerin tedricen birikimi yoluyla, nasıl oluşabildikleridir? Her evrimsel adım populasyondaki bireylerin uyum gücünü artırmak zorunda olmalıdır. Örneğin, Micheal Behe adlı bir yaradılışçı (1996), biyokimyasal yollar gibi biyolojik sistemlerin "parçalanamaz biçimde kompleks" olduklarını ve bunların doğal seçilimle ortaya çıkmalarının mümkün olmadığını ileri sürmüştür. Darwinizm, aksine, kompleks yapıların bir seri ara aşamalar ya da dereceli formlar yoluyla evrimleştiğini öne sürer. Bu doğru mudur? Örneğin, göz gibi bir yapıyı ele aldığımızda, bazılarının diğerlerinden daha kompleks olduğu bir form çeşitliliği bulmakta mıyız?

Bu sorunun cevabı evettir. Bazı tek hücreli türlerde gerçektende görevleri göze analog olan hücre organelleri bulunur. Örneğin, euglenoid olarak bilinen bir grup protozoanın göz lekeleri, bir tarafları bir grup pigmentle sarılmış ışık-soğuran moleküller içerir. Bu moleküller ışığı soğurduklarında yapısal değişmelere uğrarlar. Işık sadece bir taraftan ulaştığı için, ışık-soğuran moleküllerde meydana gelen değişmeler, ışığın nereden geldiği konusunda yararlı bilgiler verir. Bazı dinoflagellatlar ise pigment çanağı üzerine ışığı yoğunlaştırabilen mercek-benzeri hücre organellerine de sahiptirler. Ancak bu tek-hücreli protistlerin sinirsel işleyiş kapasiteleri olmadığı için, görüntü oluşturabilmeleri olası değildir. Daha çok, bu gözler muhtemelen su sütununda hücrenin bulunduğu derinlik konusunda bilgi sağlamada işlev görerek, hücrenin yön bulması ve ışığa doğru yüzmesine yardım ederler.

Daha kompleks gözler fotoreseptör olarak adlandırılan bir temel üniteye sahiptirler. Bu tip göz ışık soğurmaya yarayan bir pigment içeren bir hücredir. Çok hücreli gözün en basit tipi, birkaç fotoreseptör hücreyi bir çanak ya da çanak benzeri düzende bulundurur ve Şekil 3.11a ve 3.11b'de gösterilmiştir. Bu tip göz yassı kurtlar, poliketler (Annelida filumuna ait solucanlar), bazı krustaseler (karides, yengeç ve benzerleri) ve bazı omurgalıları da içeren çok çeşitli taksonlarda bulunmaktadırlar. Bu organlar yön bulma ve gün uzunluğunu belirlemede kullanılırlar (Willson 1984; Brusca ve Brusca1990). Şekil 3.11c'de gösterilenler gibi, biraz daha kompleks gözler bir mercek gibi işlev gören, dar aralıklı bir optik çukura sahiptirler ve en azından bazı türlerde görüntü oluşturma yeteneğinde olabilirler. Bunlar birkaç nemertinde (şerit kurtlar) ve annelidlerde (halkalı solucanlar), kopepod krustaseler ile abalone ve nautiloidlerde (Mollusca filumu üyeleri) bulunur. En kompleks göz (Şekil 3.11d), omurgalı ve ahtapot gözünde olduğu gibi fotoreseptör hücrelerin konkav bir retinada ya da böcekler ve diğer arthropodların bileşik gözlerinde olduğu gibi konveks bir retinada dizilmesi temelinde iki fonksiyonel kategoriye ayrılırlar (Goldsmith 1990). Bu gözler merceklere sahip olup, birçok durumda görüntü oluşturma yeteneğindedirler.



Şekil 3.11 Yumuşakça gözlerinde varyasyon (a) Bir pigment lekesi; (b) basit bir pigment çanağı; (c) abalone basit optik çanağı; (d) ahtapot ve *Littorina* olarak bilinen bir deniz salyangozunda kompleks mercekli gözler. Pigmentli hücreler renkli olarak gösterilmiştir.

Ancak, burada gözden geçirdiğiniz daha basit gözlerin daha gelişmiş yapılara giden yolda geçiş formlarını temsil etmediklerini bilmek önemlidir. Yaşayan canlılarda bulunan göz lekesi, pigment çanakları ve optik çanak ışığın algılanması problemine günümüzdeki adaptasyonlardır. Atasal formlar değildir. Ancak, burada tartışılan göz tiplerinin evrimsel bir yol oluşturduklarını ileri sürmek mantıklıdır (Gould 1983, deneme 1). Yani omurgalı, ahtapot ve böceklerde bulunan kompleks gözlerin evriminde, buna benzer gözlerin geçiş evrelerini oluşturduğu akla uygundur. Bu Darwin'in aynen "oldukça mükemmel organlar" bölümünde tartıştığı şeydir (gözlerin evrimi konusunda daha fazla bilgi için bkz. Salvini-Plawen ve Mayr 1977; Nilsson ve Pelger 1994; Quiring vd. 1994; Dawkins 1994).

Diğer İtirazlar

Yaratılışçıların devamlı olarak kullandıkları dört argüman daha bulduk ve evrimsel perspektiften cevaplarımızı ekledik (bkz. Gish 1978; Kitcher 1982; Futuyma 1983; Gould 1983 deneme 19, 20, 21; Dawkins 1986; Swinney 1994):

1. Doğal seçilim yoluyla evrim çürütülemeyen ve sınanabilir öngörülerde bulunmadığı için bilimsel değildir. Darwin'in dört önermesinden her biri bağımsız olarak sınanabilir; öyle ise teori, düşüncelerin bilimsel kabul edilmeleri için çürütülebilir olması gerektiği klasik kriterine uymaktadır. Ayrıca, evrim çalışan biyologların önermelerde bulunmadıkları iddiası doğru değildir. Paleontologlar rutin olarak (ve doğru biçimde) hangi tabakanın, belli fosil tiplerini bulunduracağını önceden bildirirler (muhteşem bir örnek keseli memelilerin Antarktika'da bulunacaklarıydı); Peter Grant ve Rosemary Grant evrimsel teori temelinde istatistiksel yöntemler kullanarak, 1980 sonları ve 1990 başlarındaki seçilim olayı sırasında ispinoz karakteristiklerinin değişme miktarı ve yönünü doğru biçimde önceden tahmin ettiler (Grant ve Grant 1993, 1995). Ancak, bilimsel yaratılışçılığın önder savunucularından Dr. Duane Gish (1978, s 42) ifadesiyle bir oxymorona dayanır: "Bilimsel inceleme ile Tanrı tarafından kullanılan yaratma süreçleri hakkında hiçbir şey keşfedemeyiz."

2. Dünya 6000-8000 yıl gibi kısa bir süre önce yaratıldığından, Darwinist evrimin adaptasyon ve yaşayan canlılardaki gözlenen çeşitliliği üretmek için yeterli zamanı olmamıştır. Yaratılış bilimcileri genç-Dünya teorileri sunarlar ve çoğu jeolojik yer şekilleri ve tabakaların Nuh zamanındaki tufan sırasında oluştuğunu iddia ederler (Örneğin, bkz. Gish 1978 ve Swinney 1994). Bu sadece, radyometrik yaş tayininin arkasındaki varsayımlara inançsızlık ve verinin geçerliliğini rettir. Yer şekilleri ve yaşamın evrimindeki uniformitarianizm varsayımları da Yaratılış bilimcileri tarafından ret edilir. Yine Gish (1978, s 42)'e atıfta bulunalım: "Tanrının nasıl yarattığını, hangi süreçleri kullandığını bilmiyoruz, *Tanrının kullandığı süreçler, şimdi doğal evrenin hiçbir yerinde işlememektedir*" (vurgu orijinal).

3. Organizmalar basit formdan daha kompleks formlara doğru geliştiklerinden, evrim termodinamiğin ikinci yasasını ihlal eder. İkinci Yasa, 19. yüzyıl formülasyonundan bu yana çeşitli biçimlerde tanımlanmış olmakla beraber, en geçerli versiyonu şöyledir: "Doğal süreçler daha büyük düzensizlik durumuna doğru gitmek eğilimindedir" (Giancoli 1995). İkinci Yasa, entropi kavramına odaklanmıştır. Entropi, bir sistemdeki düzensizlik durumunu ölçen bir niceliktir. İkinci Yasa entropi açısından yeniden tanımlanırsa "İzole bir sistemin entropisi asla azalmaz. Sadece aynı kalabilir ya da artabilir" (Giancoli 1995).

İkinci Yasanın evrime uygunluğunu anlamanın anahtarı "izolasyon" kelimesidir. İkinci Yasa sadece kapalı sistemlerde geçerlidir. Halbuki organizmalar açık bir sistemde yaşarlar: Dünya, fotosentetik yaşam formlarının güneşin radiant enerjisini yakaladıkları, kendileri ve diğer organizmaların kullanabilecekleri kimyasal enerjiye çevirdikleri bir yerdir. Enerji canlı sistemlere devamlı olarak eklendiği için, ikinci yasa evrimlerine uygulanamaz.

4. Hiç kimse yeni bir türün oluştuğunu hiçbir zaman görmemiştir, öyle ise evrim ispatlanamaz. Evrimciler türleşmenin doğrudan gözlenebilmek için çok yavaş olduğunu söylediklerinden, evrim ispatlanabilir değildir, yani inanç temelindedir. Türleşme yavaş bir süreç olmasına rağmen olagelmektedir ve çalışılabilir. Bölüm 12'de en iyi çalışılmış örneklerden birini; elma meyve kurdunun farklı konak ırklarına göre farklılaşmasını açıklayacağız. Bu sineğin iki formu, yumurtalarını, kurtçukları için besin kaynağı olarak hizmet veren farklı meyvelere bırakırlar. Besin tercihi ve üreme zamanı gibi özellikleri üzerine işleyen farklı doğal seçilim modellerinin bir sonucu olarak, iki populasyon arasında belli genetik farklılıklar doğmaya başlar. Bu organizmalar üzerine araştırmalar, bir türün ikiye bölünmesi sürecinin başlangıcındaki anahtar olayları ortaya koymaktadır.

On milyonlarca böcek türü bulunduğundan ve çoğu böcekler özelleşmiş bitki yiyicisi olduğundan, elma sinek kurdunda olan şey genel bir ilgi uyandırır: Belki de bunlar evrim sürecinde birçok kez açığa çıkmış olan bir süreçten şimdi geçmektedirler. Bölüm 12 "türleşme iş başında" üzerine diğer deneysel ve gözlemsel çalışmaları da tanıtmaktadır.

Çatışmayı Motive Eden Nedir?

Doğal seçilim yoluyla evrim, on yıllarca biyolojik bilimlerde en iyi belgelenmiş ve en başarılı teorilerden biri olarak kabul edilmiştir. Birçok bilim adamı evrim ile dinsel inanç arasında bir uyuşmazlık görmez (Easterbrook 1997; Scott 1998) ve birçok Hıristiyan aynı fikirdedir. Örneğin, 1996'da Papa II John Paul, Darwinist evrimin

iyi biçimde ortaya konulmuş bir bilimsel sonuç olduğunu tanımış ve Darwinizmi kabul etmenin geleneksel Hıristiyan Tanrı anlayışı ile uyumlu olduğunu beyan etmiştir.

Eğer evrim gerçeği ve doğal seçilimin doğruluğu tamamen çatışmasız ise ve evrime inanmak Tanrı inancı ile uyuşmakta ise, neden yaratılışçı tartışma devam etmektedir?

Evrim üzerine materyalin lise kitaplarına konulup konulmaması konusunda bir tartışmada, David Byers isimli Alabama Eyaleti Okul Kurulunun bir üyesi "çocuklara kim oldukları ve buraya nasıl geldiklerinin öğretildiğine inanmak için aptal ve saf olmak gerekir; bu öğretinin çocuklara neden burada oldukları ve eğer gerçekte görevleri varsa, görevlerinin ne olduğu ve nasıl yaşamaları gerektiği sonucunu çıkarmaları ile bir ilgisi var mıdır" demiştir (National Public Radio 1993). Bu saptama, bazı yaratılışçılar için, ihtilafın bilimsel kanıtların geçerliliği ya da din ile uyumluluğu konusunda olmadığını göstermektedir. Bunun yerine, endişe evrimin insan ahlakı ve davranışı için ne anlama geldiği konusundadır.

Yaratılışçılar ve evrimciler, çocuklar eğitilirken moral olarak sorumlu erginler olarak yetişmeleri gerektiği arzusunu paylaşırlar. Yaratılışçılar evrimle savaşır, çünkü moral olarak tehlikeli olduğuna inanırlar. Diğer taraftan evrim çalışan biyologlar, canlı şeylerin nasıl oluştukları konusunda bilimin ne dediğini çocukların öğrenmeleri gerektiğini ve moral etkisini, eğer varsa, kendilerinin çözmesi gerektiğine inanır.

Özet

Darwin türlerin orijini üzerine çalışmaya başlamadan önce, birçok bilim adamı türlerin zamanla değiştiğine ikna olmuşlardı. Darwin ve Wallace tarafından yapılan biricik katkı, Darwin'in modifikasyonla türeme olarak tanımladığı, doğal seçilimin bu model için bir mekanizma oluşturduğunun farkına varmalarıydı.

Doğal seçilim yoluyla evrim dört saptamanın mantıksal bir sonucudur: (1) bireyler çoğu ya da bütün özelliklerinde farklıdırlar; (2) bu varyasyonlardan bazıları genetik temellidir ve döllere aktarılabilirler; (3) üreme yaşına kadar yaşayabilenden daha fazla döl verilir ve bu bunlardan bazıları üremede diğerlerinden daha başarılıdır ve (4) en fazla çoğalan bireyler genel populasyonun rastgele olmayan ya da daha uyumlu, bir alt setidir. Bu seçilim süreci zaman içinde populasyonların genetik yapısında değişmelere, yani evrime neden olur.

Sorular

1. Günlük kullanımda, adaptasyon "çevre koşullarına uyum" anlamına gelir. Adaptasyon evrimsel açıdan günlük kullanımdaki tanımından nasıl farklıdır?
2. İspinoz gaga verilerinin Darwin'in dört önermesini nasıl kanıtladığı üzerine düşününüz
   - Eğer gaga yükseklikleri değişken olmasaydı Şekil 3.3 nasıl görünecekti?
   - Gaga yüksekliği değişken fakat varyasyon kalıtsal olmasaydı Tablo 3.2'deki veriler nasıl görünecekti?
   - Şekil 3.4'teki, *y*-ekseni üzerindeki eğrilerden, kuraklıktan sonra 1978 verisi için çizilen eğri, kuraklık öncesi 1976 verisi için çizilen eğriden neden daha yukardadır?
3. Metine göre "populasyon büyüklüğü ile tohum mevcudiyeti arasında güçlü bir korelasyon olduğu" için, 1977 kuraklığında çoğu ispinozun açlıktan öldüğünü öne sürmek akla yakındır. Bu hipotezi kabul ediyor musunuz? Eğer kabul ediyorsanız, Şekil 3.5'deki veri, tohum varlığının düşmeye başladığı zaman ile populasyon büyüklüğünün düşmeye başladığı zaman arasında neden tam bir korelasyon göstermez?

4. Küçük izole bir adada, tek yıllık çiçekli bir bitki populasyonları üzerine uzun süreli bir çalışma yapmaya başlayacağımız varsayalım. Okuduğunuz bazı yeni makaleler sizi küresel ısınmanın gerçek olduğuna ve bunun adanızın aldığı yağış miktarında önemli ve uzun süreli bir değişikliğe sebep olacağına inandırdı. Doğal seçilimin, sizin araştırma sürenizce çalışma populasyonunuz üzerinde etkili olup olmadığını belgelendirmek için gerek duyacağınız gözlem ve deneyleri planlayınız. Hangi özellikleri ölçersiniz? Neden?

5. Krontiris (1995, s. 1683), DNA dizisindeki değişken ardıl tekrar sayısı (DATS) mutasyonlarının, hastalıkla ne şekilde ilişkili olduğu üzerine olan bir makalesinin sonunda "DATS mutasyon süreci, gerçekte pozitif olarak seçilmiş olabilir; orta yaş ve sonrasında olanlarımızı ayırmakla, evrim türümüzü döğüş düzenine sokmaktadır" diye yazmıştır. Bu araştırmacı doğal seçilimin insanda, yaşamın göreli olarak daha erken evresinde ölen bireyler lehine işlediğini önermektedir. Onun mantığına göre, DATS mutasyonlarından ölme özelliği yararlıdır ve yayılmalıdır, çünkü sonuçta populasyon bir bütün olarak, daha genç ve sağlıklı hale dönüşecektir. Seçilimin bireyler üzerine etkili olduğu kabul edildiğinde, bu hipotez doğru olabilir mi? Açıklayınız.

6. Birçok aktif bilim insanı, göreli olarak alanlarının tarihiyle fazla ilgili değillerdir. Şekil 3.4'te verilen Darwinizm'in tarihsel gelişimi teoriyi daha iyi anlamamıza yardımcı oldu mu? Cevabınız evetse neden, hayır ise neden? Aktif bilim insanlarının tarih çalışmaya zaman ayırmalarının önemli olduğunu düşünüyor musunuz?

7. Yakın zamanda Alabama Okul Kurulu, biyoloji kitaplarını inceledikten sonra, şu tekzibin kabul edilen ders kitabının ön kapağının arkasında bulunması istemini oyladı (National Public Radio 1995):

   > Bu kitap bazı bilim insanlarının bitkiler, hayvanlar ve insanlar gibi canlı varlıkların orijini konusunda bilimsel bir açıklama olarak sundukları tartışmalı bir teoriyi, evrimi tartışmaktadır. Dünya'da yaşam ilk açığa çıktığında hiç kimse bulunmuyordu: bu yüzden yaşamın orijini konusunda her açıklama gerçek değil, teori olarak değerlendirilmelidir.

   Bu açıklamadaki son cümleyi kabul ediyor musunuz? İlgili görüş açısı Hücre Teorisi, Atom Teorisi, Plaka Tektoniği Teorisi, Mikrobik Hastalıklar Teorisi gibi diğer bilimsel teoriler içinde geçerli midir?

8. A.B.D.'de 1991'de yapılan bir kamuoyu yoklamasında, reşit bireylerin %47'si Tanrı'nın insanları son 10.000 yıl içerisinde yarattığına inandıkları şeklinde cevap verdiler (Root-Bernstein, 1995). Doğal seçilim yoluyla evrim konusunda kanıtlar düşünüldüğünde, neden Birleşik Devletlerde az sayıda kişi tarafından kabul gördüğü konusunda görüş bildiriniz.

Kaynak Araştırması

9. Son 50 yıl içinde, yüzlerce virüs, bakteri, fungus ve böcek ilaç, herbisit, fungusit ve pestisitlere karşı direnç evrimleştirmişlerdir. Bunlar evrimin iş başında olduğunu gösteren önemli örneklerdir. Bu olayların birkaçında, işe karışan evrimsel değişimin moleküler mekanizmasını biliyoruz. Bu konuyu daha iyi incelemek için aşağıdaki makalelere bakınız. Bu çalışmalardan elde edilen kanıtlar ile Darwin'in ispinozları ve HIV'in evrimindeki kanıtların nasıl karşılaştırılacakları üzerine düşününüz.

   Anthony, R. G., T. R. Waldin, J. A. Ray, S. W. J. Bright, and P. J. Hussey. 1998. Herbicide resistance caused by spontaneous mutation of the cytoskeletal protein tubulin. *Nature* 393: 260–263.

   Cohen, M. L. 1992. Epidemiology of drug resistance: Implications for a post-antimicrobial era. *Science* 257: 1050–1055.

   Davies, J. 1994. Inactivation of antibiotics and the dissemination of resistance genes. *Science* 264: 375–382.

   Van Rie, J., W. H. McGaughey, D. E. Johnson, B. D. Barnett, and H. Van Melleart. 1990. Mechanism of insect resistance to the microbial insecticide *Bacillus thuringiensis*. *Science* 247: 72–74.

10. "Grubun iyiliği için" özelliklerin seçilimi olası görünmemektedir. Ancak, evrim çalışan bazı biyologlar, belirli durumlarda fedakarlık davranışlarının grup seçiliminin gerçekten olası olabileceğini iddia ederler. Bu konuda daha fazla bilgi edinmek için aşağıdaki makalelere bakınız.

    Avilés, L., and P. Tufino. 1998. Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *American Naturalist* 152: 403–418.

    Morell, V. 1996. Genes vs. Teams: Weighing group tactics in evolution. *Science* 273: 739–740. (News perspective.)

    Wilson, D. F., and E. Sober. 1994. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral Brain Sciences* 17: 585–609.

    Wilson, D. S., and L. A. Dugatkin. 1997. Group selection and assortative interactions. *American Naturalist* 149: 336–351.

Kaynaklar

Abbott, I., L. K. Abbott, and P. R. Grant. 1977. Comparative ecology of Galápagos ground finches (*Geospiza* Gould): Evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. *Ecological Monographs* 47: 151–184.

Audesirk, G., and T. Audesirk. 1993. *Biology: Life on Earth*. New York: Macmillan.

Behe, M. 1996. *Darwin's Black Box: The Biochemical Challenge to Evolution*. New York: Free Press/Simon and Schuster.

Boag, P. T. 1983. The heritability of external morphology in Darwin's ground finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos. *Evolution* 37: 877–894.

Boag, P. T., and P. R. Grant. 1978. Heritability of external morphology in Darwin's finches. *Nature* 274: 793–794.

Boag, P. T., and P. R. Grant. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science* 214: 82–85.

Bowman, R. I. 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galápagos finches. *University of California Publications in Zoology* 58: 1–302.

Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sunderland, MA: Sinauer.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.

Dawkins, R. 1986. *The Blind Watchmaker*. Essex: Longman Scientific.

Dawkins, R. 1994. The eye in a twinkling. *Nature* 368: 690–691.

Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher* 35: 125–129.

Dodson, E. O. 1960. *Evolution: Process and Product*. New York: Reinhold Publishing.

Easterbrook, G. 1997. Science and God: A warming trend? *Science* 277: 890–893.

Endo, H., D. Yamagiwa, Y. Hayashi, H. Koie, Y. Yamaya, and J. Kimura. 1999. Role of the giant panda's 'pseudo-thumb.' *Nature* 397: 309–310.

Futuyma, D. J. 1983. *Science on Trial: The Case for Evolution*. New York: Pantheon.

Giancoli, D. C. 1995. *Physics: Principles with Applications*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.

Gibbs, H. L., and P. R. Grant. 1987. Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature* 327: 511–513.

Gish, D. T. 1978. *Evolution:The Fossils Say No!* San Diego: Creation-Life Publishers.

Goldsmith, T. H. 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Quarterly Review of Biology* 65: 281–322.

Gould, S. J. 1977. *Ever Since Darwin: Reflections in Natural History*. New York: W.W. Norton.

Gould, S. J. 1980. *The Panda's Thumb*. New York: W.W. Norton.

Gould, S. J. 1983. *Hen's Teeth and Horse's Toes*. New York: W. W. Norton.

Grant, B. R. 1985. Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on Isla Genovesa, Galápagos. *Evolution* 39: 523–532.

Grant, B. R., and P. R. Grant. 1989. *Evolutionary Dynamics of a Natural Population*. Chicago: University of Chicago Press.

Grant, B. R., and P. R. Grant. 1993. Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 251: 111–117.

Grant, P. R. 1981a. Speciation and adaptive radiation on Darwin's finches. *American Scientist* 69: 653–663.

Grant, P. R. 1981b. The feeding of Darwin's finches on *Tribulus cistoides* (L.) seeds. *Animal Behavior* 29: 785–793.

Grant, P. R. 1991. Natural selection and Darwin's finches. *Scientific American* October: 82–87.

Grant, P. R. 1999. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*, 2nd ed. Princeton: Princeton University Press.

Grant, P. R., and B. R. Grant. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241–251.

Grant, P. R., B. R. Grant, J. N. M. Smith, I. J. Abbott, and L. K. Abbott. 1976. Darwin's finches: Population variation and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 73: 257–261.

Holden, C. 1995. Alabama schools disclaim evolution. *Science* 270: 1305.

Kaiser, J. 1995. Dutch debate tests on evolution. *Science* 269: 911.

Keeton, W. T. 1972. *Biological Science*. New York: W. W. Norton.

Kitcher, P. 1982. *Abusing Science: The Case Against Creationism*. Cambridge, MA: MIT Press.

Krontiris, T. G. 1995. Minisatellites and human disease. *Science* 269: 1682–1683.

Leng, E. R. 1962. Results of long-term selection for chemical composition in maize and their significance in evaluating breeding systems. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 47: 67–91.

Mayr, E. 1980. Prologue. In Mayr, E., and W. B. Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Mayr, E. 1991. *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

National Public Radio. 1995. Evolution disclaimer to be placed in Alabama textbooks. Morning Edition, Transcript #1747, Segment #13.

Nilsson, D.-E., and S. Pelger. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proceedings of the Royal Academy of London*, Series B 256: 53–58.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1983. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *American Naturalist* 121: 716–728.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1984. Infanticide in carnivores. Pp. 31–42 in G. Hausfater and S. B. Hrdy, eds. *Infanticide*. New York: Aldine Publishing Company.

Petren, K., B. R. Grant, and P. R. Grant. 1999. A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA length variation. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 266: 321–329.

Price, T. D., P. R. Grant, H. L. Gibbs, and P. T. Boag. 1984. Recurrent patterns of natural selection in a population of Darwin's finches. *Nature* 309: 787–789.

Provine, W. B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago: University of Chicago Press.

Quiring, R., U. Walldorf, U. Kloter, and W. J. Gehring. 1994. Homology of the *eyeless* gene of *Drosophila* to the *small eye* gene in mice and *aniridia* in humans. *Science* 265: 785–789.

Root-Bernstein, R. S. 1995. "Darwin's Rib." *Discover* (September) 38–41.

Salvini-Plawen, L. v., and E. Mayr. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology* 10: 207–263.

Schmidt, K. 1996. Creationists evolve new strategy. *Science* 273: 420–422.

Scott, E. C. 1994. The struggle for the schools. *Natural History* 7: 10–13.

Scott, E. C. 1998. Two kinds of materialism. *Free Inquiry* 18: 20.

Swinney, S. 1994. "Evolution: Fact or Fiction." Kansas City, MO: 1994 Staley Lecture Series. KLJC Audio Services.

Willson, M. F. 1984. *Vertebrate Natural History*. Philadelphia: Saunders.



Her ne kadar renkleri farklıysada, bu fotoğraftaki denizyıldızlarının çoğu aynı türe aittir. Bu ünitedeki bölümler, zaman içerisinde populasyonların karakteristiklerinde değişiklik oluşturmak için evrimsel süreçlerin, genetik varyasyonlar üzerinde nasıl işlediklerini incelemektedir. (Carr Clifton/Minden Pictures)

EVRİMSEL DEĞİŞİMİN MEKANİZMALARI

KISIM I BOYUNCA, EVRİMSEL DEĞİŞMENİN BİR MEKANİZMASI OLARAK DOĞAL SEÇİLİM üzerine odaklandık. Bölüm 3'ün sonuna gelindiğinde, evrimi populasyonlar içindeki alel sıklığının değişimi olarak tanımladık ve doğal seçilimin evrimsel değişmenin bir aracı olarak nasıl işlediğini araştırdık.

Ancak, doğal seçilim alel sıklığını değiştiren tek yol değildir. Üç tane evrimsel güç daha vardır: mutasyon, göç ve genetik sürüklenme.

Genetik varyasyon olmaksızın, dört evrimsel güçten hiç biri işleyemeyeceği için, Kısım II'yi populasyonlara devamlı olarak yeni aleller ve bazen de yeni genler katan bir süreç olan—mutasyona adanan bir bölümle açıyoruz. Matematiksel modeller ve deneysel testlerin bir kombinasyonunu kullanarak, Bölüm 5 ve 6'da seçilim, mutasyon, göç ve sürüklenmenin evrimsel değişim üretmek için, bu varyasyonlar üzerinde nasıl işlediği açıklanmaktadır. Bölüm 6, ayrıca kendilenme ve rastgele olmayan diğer döllenme biçimlerinin populasyondaki alellerin kaderini nasıl etkilediğini incelemektedir. Bölüm 7, dört kuvvetin etkilediği lokuslar arasında ortaya çıkan etkileşimler üzerine odaklanarak ve çok sayıda gen tarafından şekillendirilen özelliklerdeki evrimsel değişmenin, biyologlarca nasıl çalışıldığını açıklayarak, üniteyi sonuçlandırmaktadır.

Bu ünitenin genel amacı evrimsel süreçler üzerine geniş bir perspektif sunmaktır. Bu dört bölüm evrimin neden ve nasıl açığa çıktığı konusunda sağlam bir kavrayış sağlamak ve evrimin üretmiş olduğu, adaptasyon ve zaman içinde değişime derinlemesine bakmak için bir temel çalışma ortaya koyacaktır. Bunlar Kısım III ve Kısım IV'ün konularıdır.

BÖLÜM 4

Mutasyon ve Genetik Varyasyon



Bu birey her iki elinde de altı parmağın gelişmesine neden olan bir mutasyona sahiptir (Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.)

MUTASYONLAR EVRİMİN HAM MADDESİDİR. MUTASYON OLMAKSIZIN, NE yeni genler, ne de yeni aleller ortaya çıkar ve sonuçta da evrimleşme olmaz. Mutasyonlar, doğal seçilim ve diğer evrimsel süreçlerin üzerinde işledikleri kalıtılabilir varyasyonların temel kaynaklarıdır.

Bu bölümün iki amacı vardır: yeni alellerin ortaya çıkmasından sorumlu olan mekanizmaları incelemek ve biyologların doğal populasyonlarda var olan genetik varyasyonları nasıl belirlediklerini ortaya koymak. Bu konuya DNA dizisinde tek baz mutasyonlarının ve küçük çaptaki diğer değişmelerin nasıl meydana geldiğini derleyerek başlayacağız. Bu süreçler yeni alelleri üretir. Bölümün daha sonraki kısmında, bir türdeki kromozom takımını veya tek bir kromozomun genetik organizasyonunu değiştiren ve yeni genlerin ortaya çıkmasını sağlayan daha büyük çaplı değişimler ele alınacaktır. Bu bölüm, bir tür içinde bulunan genetik varyasyonların araştırmacılar tarafından nasıl analiz edildiği anlatılarak sonlandırılacaktır.

Bununla birlikte, burada sunulanlar gen dizileri ve organizasyonunu etkileyen tüm mutasyonların ansiklopedik bir derlemesini amaçlamamaktadır. Çünkü, mutasyon tiplerinin sayısı, özellikle de kromozom düzeyindeki mutasyonlar, çok geniştir. Dolayısıyla burada, en büyük evrimsel etkiye sahip bir dizi mutasyon tipi üzerinde durulacaktır (Tablo 4.1).

Tablo 4.1 Önemli evrimsel etkilere sahip mutasyon tipleri

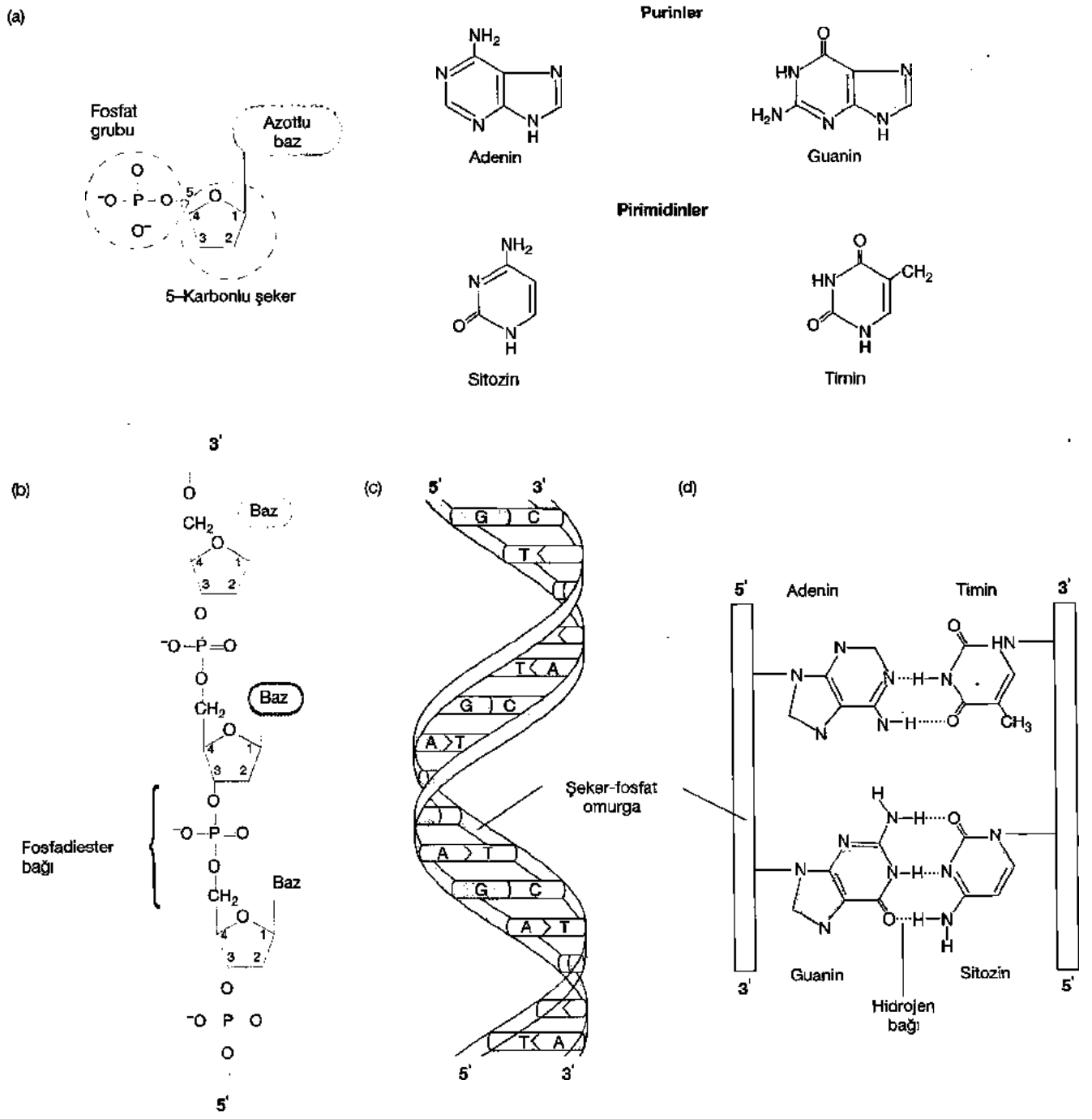
Bu tablo, bu bölümde incelenen mutasyon tiplerini özetlemektedir.

Mutasyon Adı	Tanımı	Nedeni	Önemi
Nokta mutasyon	DNA dizisindeki baz çifti değişimi	DNA sentezi veya zarar görmüş DNA'nın onarımı sırasında rastgele meydana gelen hatalar	Yeni alel üretir
Kromozom inversiyonu	Kırılma sonucu bir kromozom segmentinin pozisyon değiştirmesi, sonuç olarak kromozom üzerindeki genlerin sırası değişebilir.	Radyasyonca neden olunan DNA kırıkları	İnversiyona uğrayan parça içindeki aleller bir araya gelebilir
Gen duplikasyonu	Kısa bir DNA ipliğinin duplikasyona uğraması, söz konusu genin ilave bir kopyasını oluşturur	Mayoz sırasında eşit olmayan krossing over (bkz. Şekil 4.3)	Meydana gelen fazla gen mutasyona uğramak ve muhtemelen yeni bir fonksiyon kazanmak için bağımsızdır
Poliployidi	Tam bir yeni kromozom takımının eklenmesi	Mayoz sırasında veya (bitkilerde) mitoz sırasındaki hatalar	Yeni türlerin ortaya çıkmasını sağlayabilir

4.1 Yeni Aleller Nasıl Ortaya Çıkar?

Bir organizmanın nasıl oluşacağı ve nasıl işleyeceğine ilişkin gerekli tüm bilgiler, onun kalıtsal materyali olan ve deoksiribonükleik asit (DNA) denen molekülünde kodlanmıştır. Şekil 4.1a'da gösterildiği gibi DNA, deoksiribonükleotidler denen daha küçük moleküllerden yapılmıştır. DNA'nın yapısında bulunan dört deoksiribonükleotid yapısal olarak birbirine benzerdir: Her bir deoksiribonükleotid, deoksiriboz olarak adlandırılan 5-karbonlu bir şeker, bir fosfat grubu ve azot içeren ayırt edici bir bazdan oluşur. DNA'nın yapısına giren dört baz farklı iki kimyasal gruba aittir: Sitozin ve Timin primidinler; Adenin ve Guanin ise purinler olarak adlandırılırlar. Bu dört deoksiribonükleotid adet olunduğu üzere C, T, A ve G kısaltmaları ile kullanılır.

Şekil 4.1b, bir deoksiribonükleotidin 5′ karbonu ile diğer deoksiribonükleotidin 3′ karbonu arasında oluşturulan fosfodiester bağları aracılığı ile, dört deoksiribonükleotidin nasıl uzun bir DNA iplikçiğine dönüştüğünü göstermektedir. Sonuçta, tek iplikçikli bir DNA molekülü bir şeker-fosfat 'omurgaya' bağlı bir baz dizisinden oluşur. Ancak, hücrelerde normal olarak DNA iki iplikçikten oluşur. Şekil 4.1c'de gösterildiği gibi, çift-sarmal oluşturacak şekilde bir birinin etrafında dönerler. Bu yapı her bir iplikçikte bulunan bazlar arasında oluşturulan hidrojen bağları ile kararlı bir hale getirilir. Bazların geometrisi ve sarmal içinde kalan alanın büyüklüğüne bağlı olarak, söz konusu hidrojen bağları ancak ve ancak karşıt iplikçiklerde adenin ile timin (A—T) veya guanin ile sitozin (G—C) karşı karşıya gelince oluşur. Bu şekilde ortaya çıkan purin-primidin kombinasyonu komplementer baz çiftleri olarak adlandırılırlar. Şekil 4.1d'de gösterildiği gibi, G—C arasıda üç hidrojen bağı oluşurken, A—T arasında iki hidrojen bağı oluşur.



Şekil 4.1 Genetik materyalin yapısı (a) Sol taraftaki diyagram bir nükleotidin genel şeklini göstermektedir. Şekerin yapındaki her bir karbonun numaralanmış olduğuna ve bu karbonlara bağlı olan hidrojen ve oksijen atomlarının şekilde gösterilmediğine dikkat ediniz. Sağ tarafta bulunan diyagram ise azot içeren dört bazın yapısını göstermektedir. (b) bir nükleotidin 5' karbonu ile diğer nükleotidin 3' karbonu arasında oluşan fosfodiester bağları sayesinde nükleotidler uzun zincir oluşturacak şekilde bir birine bağlanırlar. (c) Karşılıklı DNA iplikçikleri üzerinde bulunan komplementer bazlar, aralarında hidrojen bağları oluşturduklarında, DNA molekülü şekilde gösterildiği gibi kendi etrafında dönerek çift-sarmal halini alır. (d) Adenin ve timin arasında iki hidrojen bağı, sitozin ve guanin arasında ise üç hidrojen bağı oluşur.

Mutasyonun Doğası

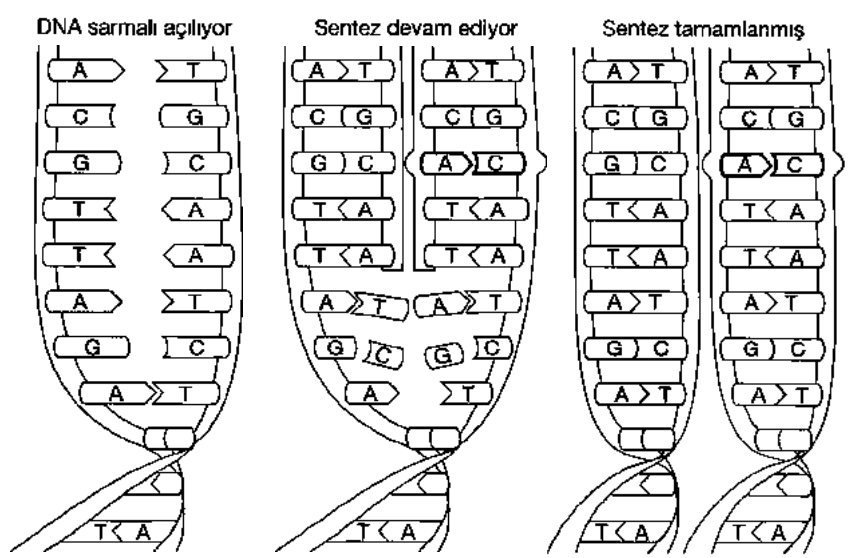
James Watson ve Francis Crick (1953), Şekil 4.1c'de gösterilen DNA'nın çift-sarmal yapısını ortaya koyduklarında, bu araştırmacılar DNA'daki komplementer baz eşleşmesinin kalıtsal materyalin kopyalanması için gerekli mekanizmayı sağladığını da fark ettiler. Şekil 4.2'nin gösterdiği gibi, DNA'nın her iplikçiğin biri diğer iplikçiğin kopyalanması için kalıp görevi görür. İlk olarak 1960 yılında Arthur Korngberg, hücrelerde DNA'nın kopya edilmesinden sorumlu proteinlerden biri olan ve DNA polimerazlar olarak adlandırılan proteinlerin izolasyonunu başardı.

Bilindiği gibi, 1950'lerin sonlarında ve 1960'ların başlarında yapılan bir dizi deneysel çalışma ile, DNA baz dizisinin gerekli genetik bilgiyi nasıl kodladığını ve bu genetik bilginin hücrelerin oluşumu ve çalışması için gerekli proteinlere nasıl transfer edildiğine ilişkin açıklama başarıldı. Bu çalışmalardan ortaya çıkan temel sonuç, DNA'nın önce mesajcı RNA (mRNA)'ya transkribe edildiği ve daha sonrada bu bilginin protein sentezi için kullanıldığıdır (Şekil 4.3a). Araştırmacılar genetik kodun, kodon olarak adlandırılan üçlü bazlar (tripletler) şeklinde okunduklarını ortaya çıkardılar. Keza bu çalışmalar, 64 farklı kodondan her birinin hangi amino asiti kodladığını da ortaya koymuştur (Şekil 4.3b). Kodlanacak sadece 20 amino asit bulunduğundan genetik kod oldukça fazladır— bu da aynı amino asidin birden fazla kodon tarafından kodlanabileceğini anlamına gelir.

Bir mutasyon, DNA baz dizisinde meydana gelen bir değişimdir.

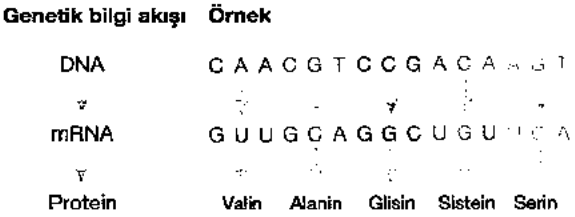
Yukarıda verilen bulgular, mutasyon ve gen konusunda net bir moleküler bakış açısı sağlamıştır. Şöyle ki, genler farklı bir RNA veya bir protein ürünü kodlayan DNA zinciri olarak tanımlanmaya başlanmıştır. Aleller ise aynı genin baz dizilimi bakımından farklı varyasyonları olarak tanımlanmaya başlanmıştır. Mutasyonlar ise DAN baz diziliminde meydan gelen değişmeler olarak anlaşılmıştır.

Mutasyon kavramını anlamak için, moleküler düzeyde iyi bir şekilde tanımlanmış ilk mutasyon olan ve bazen ölümcül hastalık orak-hücre anemisi ile sonuçlanan insan hemoglobinindeki değişmeyi inceleyelim. Bilindiği gibi, hemoglobin kırmızı kan hücrelerinde bulunan ve oksijen taşıyan bir proteindir. Linus Pauling adlı araştırmacının laboratuvarından, 1949 yılında, orak-hücre anemisi olan hastaların hasta olmayan normal insanlardan farklı bir hemoglobin formuna sahip oldukları bildirildi. 1958 yılı Vernon Ingram adlı araştırmacı normal ve orak-hücrelerdeki hemoglobin faklılığının, normalde 146 amino asit uzunluğunda olan hemoglobinin protein zincirinde 6. pozisyonunda meydan gelen ve tek bir amino asit değişimine neden olan bir mutasyondan kaynaklandığını gösterdi. Şöyle ki, normalde 6. pozisyonda bulunması gereken glutamik asit yerine, orak hücre hemoglobini valin amino asiti içermektedir. Mutant alel, 6. amino asitin sentezi için gerekli kodonun 2. nükleotidinde timin yerine adenin bazını



Şekil 4.2 DNA kendi sentezi için bir kalıp görevi görür Komplementer baz eşleşmesi nedeniyle, DNA molekülündeki her bir iplik diğer komplementer ipliğin sentezlenmesi için bir kalıp görevi görür. Eğer sentez sırasında DNA polimeraz enzimi zincire yanlış bir baz yerleştirir ise (en sağdaki DNA molekülünde olduğu gibi), bu durum yanlış bir baz eşleşmesine neden olur ki, bunun onarılması gerekir.

(a)



(b)

Birinci baz	İkinci baz: U		İkinci baz: C		İkinci baz: A		İkinci baz: G		Üçüncü baz
U	UUU	Fenilalanin	UCU	Serin	UAU	Tirozin	UGU	Sistein	U
	UUC	Fenilalanin	UCC	Serin	UAC	Tirozin	UGC	Sistein	C
	UUA	Lösin	UCA	Serin	UAA	Dur	UGA	Dur	A
	UUG	Lösin	UCG	Serin	UAG	Dur	UGG	Triptofan	G
C	CUU	Lösin	CCU	Prolin	CAU	Histidin	CGU	Arjinin	U
	CUC	Lösin	CCC	Prolin	CAC	Histidin	CGC	Arjinin	C
	CUA	Lösin	CCA	Prolin	CAA	Glutamin	CGA	Arjinin	A
	CUG	Lösin	CCG	Prolin	CAG	Glutamin	CGG	Arjinin	G
A	AUU	İzolösin	ACU	Treonin	AAU	Asparajin	AGU	Serin	U
	AUC	İzolösin	ACC	Treonin	AAC	Asparajin	AGC	Serin	C
	AUA	İzolösin	ACA	Treonin	AAA	Lizin	AGA	Arjinin	A
	AUG	Dur (Metionin)	ACG	Treonin	AAG	Lizin	AGG	Arjinin	G
G	GUU	Valin	GCU	Alanin	GAU	Aspartik asit	GGU	Glisin	U
	GUC	Valin	GCC	Alanin	GAC	Aspartik asit	GGC	Glisin	C
	GUA	Valin	GCA	Alanin	GAA	Glutamik asit	GGA	Glisin	A
	GUG	Valin	GCG	Alanin	GAG	Glutamik asit	GGG	Glisin	G

Kodon — Amino asit

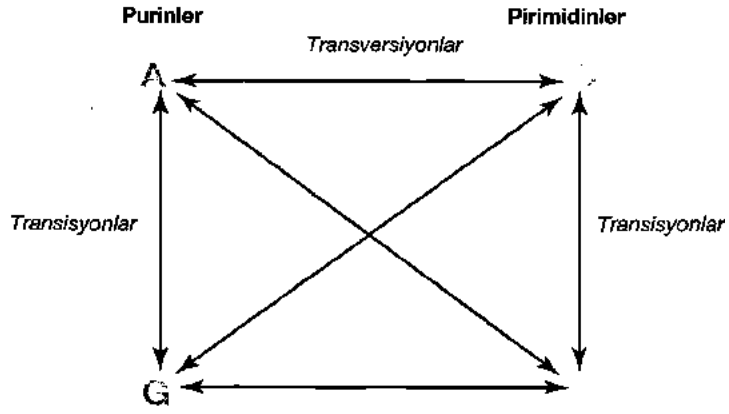
Şekil 4.3 Organizmalarda genetik bilgi akışının yönü DNA → RNA → Protein şeklinde ortaya çıkar (a) Hücrelerde DNA'daki baz dizilimi, mesajcı RNA (mRNA)'daki baz dizilimine dönüştürülür (transkripsiyon). Daha sonrada bu baz dizilimi bir proteindeki amino asit sırasını belirlemek için kullanılır (translasyon). RNA molekülünde timinin (T) yerini diğer bir azotlu baz olan urasil (U)'in aldığına dikkat edin. Buna göre, DNA molekülündeki bir adenin RNA molekülündeki bir urasilli belirler. (b) Bu tablo genetik kodu göstermektedir. Burada gösterilen 64 mRNA kodonundan her biri, bir amino asiti veya bir transkripsiyon olayının başlama veya bitimini belirler. Çoğu durumlarda, kodonun 3. bazında meydana gelen bir baz değişiminin, mRNA tarafından taşınan mesajı değiştirmediğine ve yine aynı amino asiti kodladığına dikkat edin.

taşımaktadır. Bu şekilde ortaya çıkan ve bir genin baz diziliminde tek bir noktayı değiştiren mutasyonlar **nokta mutasyon (point mutation)** olarak adlandırılırlar.

Nokta Mutasyonlar

Tek baz değişimleri olan nokta mutasyonlar, DNA sentezi sırasında ya da kimyasal mutajenler veya yüksek-enerjili radyasyonların neden olduğu DNA'daki hasarlı bölgelerin tamir edilmesi esnasında rastgele hataların bir sonucu olarak ortaya çıkar. Her iki şekilde de değişimler, DNA polimeraz enziminin katalizlediği reaksiyonlar sonucu ortaya çıkar.

Eğer DNA polimeraz, normal sentez veya hasarlı DNA'nın tamiri sırasında bir hata yapar ve bir purin (A veya G) yerine yine diğer bir purini ya da bir primidin (T veya C) yerine yine diğer bir primidini bağlar ise, bu şekilde ortaya çıkan nokta mutasyonlar **transisyon (transition)** olarak adlandırılır (Şekil 4.4). Diğer taraftan eğer bir purin (A veya G) bir pirimidine (T veya C) veya bir primidin bir purine değiştirilirse, bu tür nokta mutasyonlar **transversiyon (transversion)** olarak adlandırılır. Bu iki nokta mutasyondan transisyon, transversiyona göre daha fazla oranda, genellikle iki katı sıklıkla, ortaya çıkar. Bu gözlemle ilgili önde gelen hipotez, transisyonların DNA sentezi sırasında sarmal oluşumunda çok daha az kesintiye neden olduk-



Şekil 4.4 Transisyon ve transversiyonlar

ları ve dolayısıyla bu mutasyonların hata olarak algılanması ve derhal düzeltilmesi olasılığının daha az olduğudur.

Eğer transisyon veya transversiyon bir genin kodlama yapan bölgesinde ortaya çıkar ise, bu mutasyon DNA'yı kalıp olarak kullanıp RNA'yı sentezleyen RNA polimeraz adlı enzim tarafından okunan kodonu değiştirir. Örneğin, hemoglobin geninde ortaya çıkan ve T yerine A'nın gelmesini sağlayan mutasyon bir transversiyondur ve bu mutasyon 6. kodondaki mesajın değişmesine neden olur. Tekrar Şekil 4.3b'de verilen genetik kod tablosuna bakın ve bir kodonun 1. veya 2. pozisyonunda meydana gelen değişmenin mRNA tarafından belirlenen amino asiti her zaman değiştirdiğine dikkat edin. Ancak, kodon sayısının fazla olması nedeniyle kodonun 3. pozisyonunda meydana gelen değişim sıklıkla amino asit dizisinde hiç bir değişime neden olmaz.

Nokta mutasyonlar, DNA'daki tek baz değişimini ifade eden değişimlerdir ve iki şekilde sınıflandırılırlar: transisyonlar ve transversiyonlar olarak ya da suskun ve değiştirici baz değişimleri olarak ...

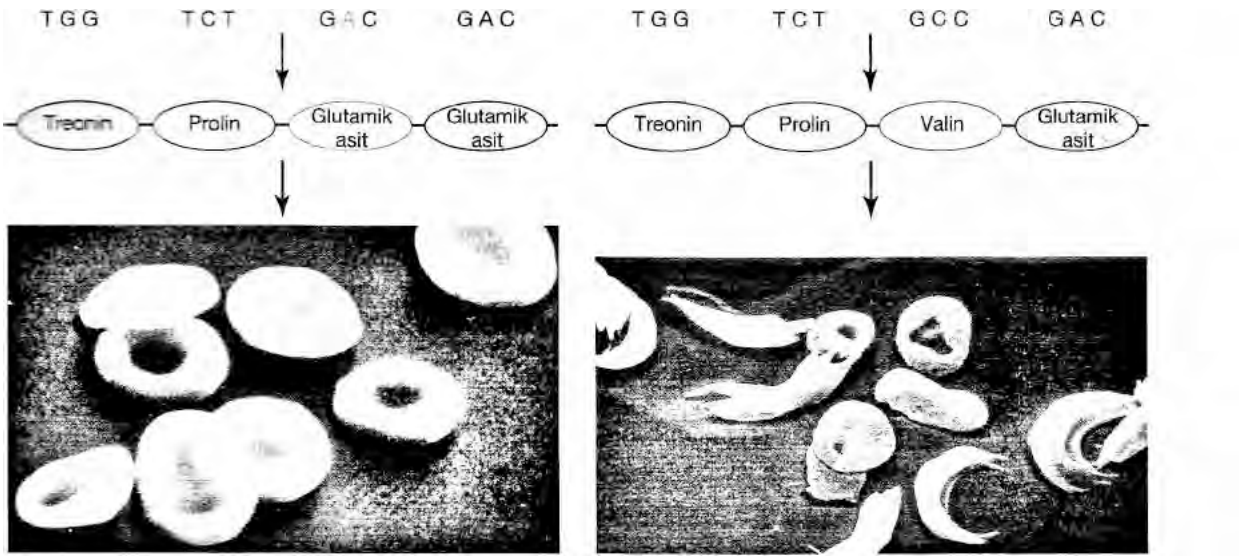
Buna göre, eğer meydana gelen nokta mutasyonlar bir amino asit değişimi ile sonuçlanıyor ise bu tür mutasyonlar **değiştirici baz değişimleri** *veya* **sinonim olmayan baz değişimleri (replacement substitution** *veya* **nonsynonymous substitution)**, eğer bir amino asit değişimi ile sonuçlanmıyor ise **suskun baz değişimleri** *veya* **sinonim baz değişimleri (silent substitution** *veya* **synonymous substitution)** olarak adlandırılırlar. Her iki şekilde ortaya çıkan mutasyonlar yeni alellerin ortaya çıkmasını sağlar. Bu noktada, ortaya çıkan bu yeni alellerin bir organizmanın **uyum gücünü (fitness)** nasıl etkileyeceği sorusu sorulabilir.

Mutasyonların Uyum Gücü Etkileri

DNA'da ortaya çıkan suskun baz değişimleri gen ürünlerini değiştirmediklerinden organizmanın fenotipini etkilemezler. Sonuç olarak, suskun baz değişimi mutasyonları protein veya RNA fonksiyonuna bağlı bir doğal seçilime maruz kalmazlar. Bir organizmanın uyumu yönünden hiçbir etkiye sahip olmayan aleller ise **nötral (neutral)** aleller olarak adlandırılırlar.

Proteinlerin yapısında değişmeye *neden olan* değiştirici baz değişimleri söz konusu ise durum ne olur? Değiştirici baz değişimleri organizmanın fenotipinde değişime neden olduklarından, bu mutasyonlar doğal seçilim ile yüz yüze kalırlar. Örneğin, orak-hücreye yol açan mutasyon, bireylerin fenotipinde büyük değişmelere neden olur. Şöyle ki, mutant hemoglobin molekülleri uzun fibriller oluşturacak şekilde kristalize olma eğilimindedirler. Bilindiği gibi, hemoglobin molekülleri kırmızı kan hücreleri içinde yer alırlar. Eğer hemoglobin molekülleri kristalize olurlarsa, normalde disk şeklindeki kırmızı kan hücrelerinin orak şeklinde bükülmesine neden olurlar (Şekil.4.5). Orak şeklindeki hücreler kapiler damarlarına yapışıp kalma eğilimindedir. Bu durum, kan akışını bloke ederek dokuların oksijenden yoksun kalmasına ve şiddetli ağrılara neden olur. Orak şeklini almış kırmızı kan hücreleri, aynı zamanda normal hücrelere göre daha narin olup, daha çabuk parçalanırlar. Böylece kırmızı kan hücrelerinin sürekli kaybı anemiye neden olur.

Kırmızı kan hücrelerinin orak şeklini alması ve anemi, bu mutant alel için homozigot olan insanlarda yaygındır, çünkü böyle bireylerin hemoglobinlerinin tamamı



Şekil 4.5 İnsan kırmızı kan hücrelerine ait normal ve orak hücre formları Soldaki diyagram normal hemoglobine ait DNA ve amino asit diziliminin başlangıcındaki küçük bir kısmı göstermektedir. Soldaki fotoğraf ise normal kırmızı kan hücrelerini göstermektedir. Sağdaki diyagram mutant bir hemoglobine ait DNA ve amino asit dizisindeki aynı bölgeyi, sağdaki fotoğraf ise bu mutasyon sonucu ortaya çıkan orak şeklinde kırmızı kan hücrelerini göstermektedir.

kristalleşmeye eğilimlidir. Heterozigot insanlar, özellikle kanlarındaki çözülmüş oksijen konsantrasyonu azaldığında, biraz orak şeklinde kırmızı kan hücrelerine sahip olurlar. O halde, bu alel bireylerin uyum gücü üzerinde olumsuz yönde kuvvetli bir etkiye sahip görülüyor. Doğal seçilim hızlı bir şekilde bu mutant alelleri populasyondan ayıklamalıdır.

Ancak, durum o kadar da basit değildir. Normal ve mutant alellerin birer kopyasını bulunduran insanlar beklenmedik bir yarar sağlarlar: Bu insanlar sıtmaya karşı dirençlidirler. Anlaşıldığına göre, heterozigotlarda, sıtma etkeni parazitini taşıyan kırmızı kan hücreleri, paraziti taşımayan hücrelere göre, orak hücre halini almaya karşı daha da dayanıklı olduklarından bu dirençlilik ortaya çıkmaktadır.

Bu durum sıtma parazitini taşıyan kırmızı kan hücrelerinin seçici olarak yok edildiği anlamına gelir. Sıtmanın yaygın olduğu ortamlarda sıtmaya karşı dayanıklı olmak o kadar önemlidir ki, heterozigotlar her iki homozigota göre daha yüksek uyum gücüne sahiptirler. Bu nedenle, söz konusu mutant alel sıtmanın yaygın olduğu ortamlarda faydalı, sıtmanın nadir olduğu bölgelerde ise zararlıdır. Orak-hücre anemisinin genetik temeli heterozigot üstünlüğüne iyi bir örnek oluşturmaktadır. Heterozigot üstünlüğünü Bölüm 5'de daha detaylı olarak tartışacağız.

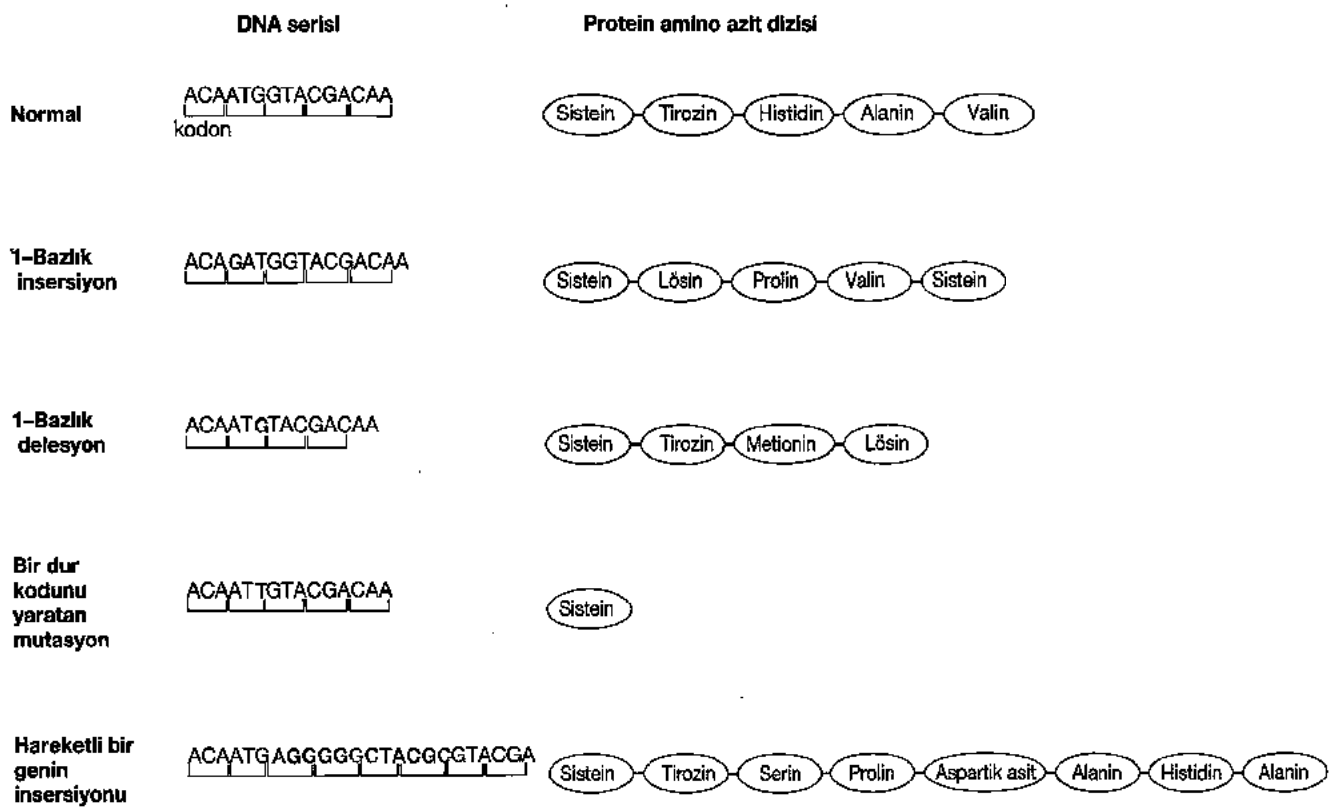
Özetlersek, orak-hücre mutasyonu bazı bölgelerde yararlı ve bazı bölgelerde ise zararlı olan yeni bir alelin ortaya çıkmasını sağlar. Değiştirici baz değişimlerinin büyük çoğunluğu, uyum gücü üzerinde çok azdan hiçe kadar değişen etkiye sahip yeni allelerin ortaya çıkmasını sağladığından, bu durum alışılmış bir durum değildir (Keighley ve Cabellero 1997; García-Dorado 1997). Çoğu proteinler milyonlarca yıllık bir seçilim süzgecinden geçerek günümüze ulaşmış olduklarından, proteinlerin amino asit dizisinde meydana gelen rastgele değişmelerin çoğunun, bu proteinlerin fonksiyonunu güçlendirecek yönde etki göstermemesi şaşırtıcı değildir. Bir bilgisayarda bir devrenin rastgele değiştirilmesinin o bilgisayarın performansını ne kadar artırmasını beklersek, rastgele bir değişmenin de bir proteinin fonksiyonunu o kadar artırmasını bekleriz. Yine de, hem değiştirici hem de suskun baz değişimlerinin uyum gücü üzerinde geniş oranda değişen (yüksek derecede zararlıdan, nötre ve yararlıya kadar) etkili sonuçlar doğurduğunu ve alellerin uyum gücü etkilerinin onların çevrelerine bağlı olduğunu bilmek önemlidir. Bu noktalara Bölüm 5 ve 18'de tekrar döneceğiz.

Kodlama yapan bir bölgede meydana gelecek değiştirici baz değişimlerinin uyum gücü etkileri, çok zararlıdan faydalıya kadar geniş bir yelpaze gösterir. Çoğu mutasyonlar uyum gücü üzerinde çok küçük etkilere sahiptirler.

Mutasyon Oranları

Yeni aleller hangi sıklıkta ortaya çıkar? Mutasyon oranıyla ilgili sahip olduğumuz en iyi veriler, **fonksiyon-kaybı mutasyonlar (loss-of-function mutations)** olarak bilinen mutasyon sınıfına aittir. Bu tip mutasyonlarda, normal protein ürün eksikliği kolaylıkla tanınabilen bir fenotipin ortaya çıkmasına yol açar. Örneğin, araştırmacılar büyük bir insan populasyonunu inceleyerek, Achondroplasia (cücelik) gibi otozomal-dominant bir sendroma veya Hemofili A (kanın pıhtılaşmaması durumu) gibi X-kromozomu bağlantılı resesif bir hastalığa sahip bireylerin sayısını belirleyebilirler. Temel fikir, belirlenmesi kolay ve kalıtsal aktarım mekanizması araştırmacılara yeni mutasyonu ayırt etme imkanı verecek bir özelliği seçmektir. Örneğin, ne ana ne de babası, fakat kendisi Achondroplasia'ya sahip bir birey yeni bir mutasyonu temsil ediyor olmalıdır. Araştırmacılar bu şekildeki verilerden mutasyon oranını bir nesilde bir gende meydana gelen mutasyon miktarı olarak tanımlanır.

Bu metotla ilgili problem, fonksiyon-kaybı mutasyonların bir genin inaktivasyonuna neden olan herhangi bir süreçten kaynaklanıyor olmasıdır. Şekil 4.6'da gösterildiği gibi, zincir sonlanmasına neden olan kodon üretimi veya fonksiyonel olmayan amino asit dizilimine neden olan baz çifti değişimleri, genleri devre dışı bırakılabilirler. Yine, hareketli bir genetik elementin insersiyonu (genoma dahil olması) kromozomal yeniden düzenlenmeler veya bir veya iki bazın eklenmesi ya da çıkarılması (bunlar çerçeve kayması mutasyonlar = frameshift mutations olarak adlandırılır) ile kodon okunmasındaki bir kesinti de genleri devre dışı bırakabilir. Ayrıca, araştırmacılar yeni döllerin fenotiplerini saptarken, bazı ilginç mutasyonlar (örneğin, çoğu değiştirici baz değişimleri), etkileri fonksiyon-kaybı bir mutasyonun etkisinden daha az belirgin olduğundan belirleyemezler. Sıralanan bu güçlükler nedeniyle, mutasyon oranları ile ilgili mevcut veriler ciddi olarak mutasyonların gerçekte hangi oranda oluştuğunu yansıtmaktan uzaktır.



Şekil 4.6 Fonksiyon-kaybı mutasyonları Nakavt (knock-out) mutasyonlar, bir geni inaktive eden herhangi bir olay sonucu meydana gelebilir. Bir bazlık bir insersiyon veya delesyonun, gendeki daha sonraki kodonları değiştirdiğine ve sonuçta fonksiyonsuz bir protein meydana getirdiğine dikkat edin.

Mutasyon oranın belirlenmesindeki bu zorluklara karşın, bu konuda bazı ilginç şeyler söyleyebiliriz. Örneğin, fonksiyon-kaybı mutasyonların ve önemli etkilere sahip diğer değişmelerin oranı ve sıklığı üzerine Tablo 4.2'deki verileri ele alalım. Gen başına rapor edilen mutasyon oranları çok düşüktür. Ancak, organizmalarda o kadar çok sayıda lokus (örneğin insanda en az 60 000 tane) vardır ki, muhtemelen tüm gametlerin en az %10'nu fenotipik olarak belirlenebilen bir mutasyon taşır. Rapor edilen oranların, değiştirici baz değişimlerinin sayısını ve dolayısıyla yeni alelleri eksik hesapladığı ger-

Tablo 4.2 Genler ve türler arası mutasyon oranlarında varyasyonlar

(a) Mısır bitkisi genlerinde resesif fenotiplerle ilgili mutasyon oranları. L.J.Stadler (1942), çok sayıda mısır ırkını çaprazlamış ve meydana gelen yeni dölleri bir dizi resesif durum için incelemiştir.

Gen	İncelenen gamet sayısı	Bulunan mutasyon sayısı	Her milyon gamette kaydedilen ortalama mutasyon sayısı	Mutasyon oranı (gamet başına mutasyon frekansı)
$R \rightarrow r$	554 786	273	492,0	$4,9 \times 10^{-4}$
$I \rightarrow i$	265 391	28	106,0	$1,1 \times 10^{-4}$
$Pr \rightarrow pr$	647 102	7	11,0	$1,1 \times 10^{-5}$
$Su \rightarrow su$	1 678 736	4	2,4	$2,4 \times 10^{-6}$
$Y \rightarrow y$	1 745 280	4	2,2	$2,2 \times 10^{-6}$
$Sh \rightarrow sh$	2 469 285	3	1,2	$1,2 \times 10^{-6}$
$Wx \rightarrow wx$	1 503 744	0	0,0	0,0

(b) Bir dizi gen ve tür için mutasyon oranlarını özetleyen bu veriler R. Sager ve F.J. Ryan, *Heredity*. New York: John Wiley, 1961'den alınmıştır.

Organizma	Mutasyon	Değer	Ünite
Bakteriyofaj T2 (bakteri virüsü)	Lizis engelleyici $r \rightarrow r^+$	1×10^{-8}	*Oran:* gen replikasyonu başına mutant genler
	Konak çeşidi belirleyici $h^+ \rightarrow h$	3×10^{-9}	
Escherichia coli (bakteri)	Laktoz fermantasyonu $lac \rightarrow lac^+$	2×10^{-7}	
	Histidine ihtiyaç duyma $his^- \rightarrow his^+$	4×10^{-8}	
	$his^+ \rightarrow his^-$	2×10^{-6}	*Oran:* hücre bölünmesi başına mutan hücre sayısı
Chlamydomonas reinhardtii (alg)	Streptomsine duyarlılık $str^s \rightarrow str^r$	1×10^{-6}	
Neurospora crassa (mantar)	Inositole'e ihtiyaç duyma $inos^- \rightarrow inos^+$	8×10^{-8}	*Frekans:* aseksual spor başına
	Adenin gerekliliği $ad^- \rightarrow ad^+$	4×10^{-8}	
Drosophila melanogaster (meyve sineği)	Göz rengi $W \rightarrow w$	4×10^{-5}	
Fare	Zayıflık $D \rightarrow d$	3×10^{-5}	
İnsan			
otozomal dominant olanlar	Huntington korea	1×10^{-6}	
	Neil-patella sendromu	2×10^{-6}	
	Epiloyia (bir çeşit beyin tümörü gelişimine eğilim)	$4–8 \times 10^{-6}$	*Frekans:* eşeysiz başına
	Kalın barsakta çoklu polip	$1–3 \times 10^{-5}$	
	Achondroplasia (cücelik)	$4–12 \times 10^{-5}$	
	Norofibromatozis (sinir sistemi tümörlerine yatkınlık)	$3–25 \times 10^{-5}$	
X-kromozom bağlantılı resesif olanlar	Hemofili A	$2–4 \times 10^{-5}$	
	Duchenne tipi kas distrofisi	$4–10 \times 10^{-5}$	
kemik iliği doku kültüründe	Normal → azaguanine bağışıklık	7×10^{-4}	*Oran:* hücre bölünmesi başına mutant hücre sayısı

çeği göz önüne alınırsa, bu yüzde oldukça yüksek bir orandır. Bu veri setinden çıkarılacak mesajlardan biri, mantıksal olarak veya hatta muhtemelen, yeni döllerin büyük bir kısmının genomlarının herhangi bir yerinde en azından yeni bir alel taşıdıklarıdır.

İkinci mesaj mutasyon oranlarındaki varyasyon ile ilgilidir. Fenotipik olarak saptanabilir mutasyonların oranı, tür içinde genler arasında 500 katına kadar (Tablo 4.2a) ve türler arasında ise 100.000 varan oranda (Tablo 4.2b) değişkenlik gösterir. Net bir soru: Neden?

Neden Mutasyon Oranları Değişkendir ?

Yeni alellerin hangi oranda üretildiği üç seviyede farklılık gösterir: populasyonlar içi bireyler arası farklılıklar, bireylerin sahip oldukları genler arası farklılıklar ve türler arasındaki farklılıklar. Şu ana kadar yapılan çalışmalar ışığında, her seviyede gözlenen varyasyonlardan farklı mekanizmaların sorumlu olabileceği görülmektedir.

Bireyler Arası Varyasyon

Mutasyon oranı bireyler arasında, iki nedenden dolayı değişkenlik gösterir: DNA polimeraz alelleri hata yapma oranları bakımından farklılık gösterirler ve hasarlı DNA'nın tamiriyle ilişkili aleller etkinlikleri bakımından farklılık gösterirler.

Frances Gillin ve Nancy Nassal (1976a,b), DNA polimerazların hata tamir yetenekleri yönünden faklılık gösterdiğini belgeleyen araştırmacılardır. Bu araştırmacılar, söz konusu sonuçları T4 bakteriyofajında (bakteriyi parazitleyen bir virüs) ortaya çıkan tek-baz değişimlerini inceleyerek elde ettiler. Gillin ve Nassal'ın izole ettikleri bazı mutasyonlar, DNA replikasyonu sırasında polimerazın hata yapma oranını azaltmış ve toplam mutasyon oranını düşürmüştür. DNA polimeraz ile ilgili diğer mutasyonlar hata oranını artırmış ve ortalama mutasyon oranını yükseltmiştir. Anahtar bir bulgu olarak, araştırmacılar aynı zamanda fazla hata yapma eğilimindeki mutant polimerazların, enzimin hatasız çalışan formuna göre önemli oranda daha hızlı olduklarını belirlediler. Bu bulgu, DNA replikasyonunun doğruluğu ile hızı arasında bir **uzlaşı (trade-off)** olduğunu ifade eder.

DNA polimeraz ve DNA tamiri ile ilgili lokuslarının baz dizilerindeki varyasyonlar nedeniyle, mutasyon oranı bireyler arasında değişiklik gösterir.

Nokta mutasyon oranları, aynı zamanda hataların hangi etkinlikte düzeltildiklerine de bağlıdır. Komplementer iplikçiklerdeki yanlış baz eşleşmesi, ya sentez sonrası ya da DNA molekülü kimyasal mutajenler veya radyasyon ile hasara uğradıktan sonra ortaya çıkabilir. Yaşlanma ve belirli kanser tiplerinin gelişimi ile ilişkilendirildiğinden, yanlış baz eşleşmesinin onarılması ile ilgili mekanizmalar üzerindeki çalışmalar yoğun olmuştur. Yanlış baz eşleşmelerinin onarılması ile ilgili çeşitli mekanizmalar vardır ve memelilerde en az 30 protein bu tamir mekanizmaları ile ilişkilidir (Mellon vd. 1996). Tamir sistemlerinin en azından bazıları, evrimsel süreçte fazla değişime uğramadan kalmıştır; insanda yanlış baz eşleşmelerini tamir mekanizmalarından sorumlu genler ilk defa maya ve *Escherichia coli* bakterisinde bulunan genlerle olan homolojileri sayesinde belirlenmiştir (Friedberg vd. 1995). *E. coli* ve *Salmonella enteritidis*'de, tamir mekanizması ile ilgili lokuslarda meydan gelen mutasyonlar, normal soylara göre 100-1000 katından daha fazla mutasyon oranına sahip soylar üretir (LeClerc vd. 1996). Bu çalışmalardan çıkan genel mesaj, aynen DNA polimerazın hata yapma oranında olduğu gibi, yanlış baz eşleşmelerini onarım etkinliğinin de varyasyona sahip kalıtılabilir bir karakter olduğudur.

Türler Arası Varyasyon

Tablo 4.2b'deki değerler, mutasyon oranının türler arasında farklılık gösterdiğini ileri sürmektedir. Örneğin, meyve sinekleri, fareler ve insanlar, virüs ve bakterilere göre daha düşük mutasyon oranına sahip görünmektedir. John Drake (1991) mutasyon oranının virüsler, bakteriler ve mayalar arasında büyük oranda değişkenlik gösterdiğine işaret eden benzer veriler yayınlamıştır. Ancak, bu yönde yapılan çalış-

malar ile ilgili bir problem, bu çalışmaların homolog genler için mutasyon oranlarını doğrudan karşılaştırmamalarıdır. Dolayısı ile, gözlenen farklılıkların genler arası mı yoksa türler arası varyasyon oranından kaynaklandığı açık değildir.

Edward Klekowski ve Paul Godfrey (1989), söz konusu problemi tropikal bir bitki olan mangrov (*Rhizophora mangle*) türünde albinizm ile ilgili mutasyon oranını belirleyip ve bunu yoğun şekilde çalışılmış kültür bitkileri olan arpa ve esmer buğdaydaki albinizm mutasyon oranı ile karşılaştırarak çözdüler. Bitkilerde albinizm, klorofil sentezinden sorumlu genlerde ortaya çıkar ve fonksiyon-kaybı mutasyonlardan kaynaklanır. Klekowski ve Godfrey, oldukça uzun bir ömre ve nadir bir özelliğe (fideler ana bitki üzerinde köklenmeye başlar) sahip bir ağaç olduğundan, mangrov bitkisini çalışma materyali olarak özellikle seçmişlerdir. Böylece, araştırmacılar mutasyon oranını tahmin etmek için normal ana bitkiler üzerinde gelişen albino bitkileri kolaylıkla sayabilmişlerdir. Araştırmacıların verileri, mangrovdaki albinizm ile ilgili mutasyon oranın, daha önce arpa ve esmer buğday için hesaplanan albinizm mutasyon oranın 25 katı kadar olduğunu ortaya koymuştur.

Bu farklılığın nedeni nedir? Bu farklılık ile ilgili Klekowski ve Godfrey'in açıklaması, bitkilerde üreme hücreleri farklılaşmasının gelişimin ileri safhalarında ortaya çıktığı gerçeğinden esinlendi. (Hayvanlarda üreme ve soma hücreleri gelişimin erken dönemlerinde ayrılır. Dolayısı ile, hayvanların vücut hücrelerinde ortaya çıkan mutasyonlar gelecek nesillere aktarılmaz.) Mangrov gibi büyük yapılı ve uzun bir ömre sahip bitkilerde, gövde ve sürgünlerdeki vücut hücreleri üreme hücrelerine farklılaşıp mayoz geçirme özelliği kazanmadan önce bir birini takip eden mitoz bölünmeler sırasında oluşan mutasyonları biriktirirler. Dolayısı ile, uzun ömürlü bitkiler kısa ömürlü bitkilere göre, nesil başına daha yüksek mutasyon oranına sahip olmalıdır. Klekowski ve Godfrey'in verileri, bu tahmin ile uygunluk göstermektedir. Çünkü, arpa ve esmer buğday yıllık bitkiler olup, yapı olarak da küçüktürler. Bu sonuç, ilginç bir genellemeyi göstermektedir: Nesil verme süresi, türler arası mutasyon oranlarındaki varyasyonu etkileyen ana faktör olabilir.

Gamet oluşumu öncesinde meydana gelen hücre bölünme sayısındaki farklılıklardan dolayı, mutasyon oranı türler arasında değişiklik gösterebilir.

Genler arası varyasyon

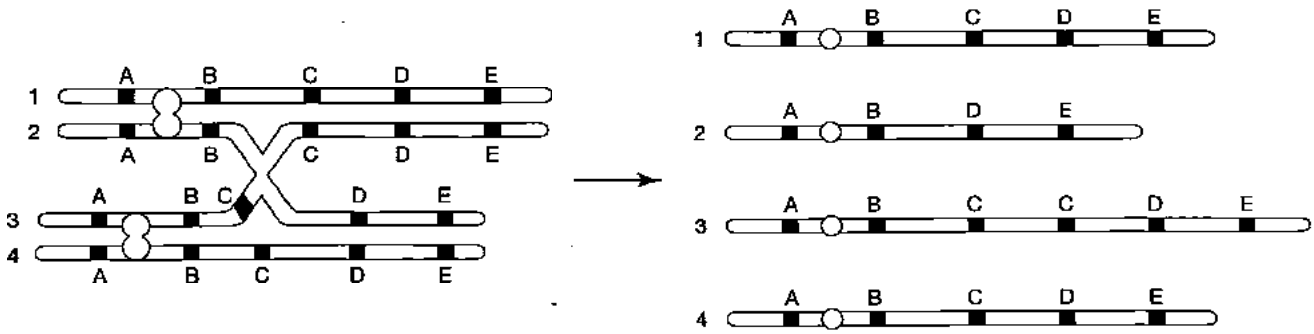
Bireyler arası ve türler arası varyasyonlarla karşılaştırıldığında, mutasyon oranlarının genler arasında neden değiştiği konusunda bildiklerimiz daha azdır. Böyle olmasına karşın, DNA tamir sistemi üzerine çalışmalardan iki güçlü genelleme ortaya çıkmıştır: Kodlama yapan bölgeler, yapmayan bölgelere göre daha etkili bir şekilde tamir edilirler (Bohr vd 1985) ve bir dizi tamir sistemi sadece aktif olarak transkripsiyona uğrayan genler üzerinde çalışır. Sonuç olarak, tamir sırasındaki hassaslık derecesi, mutasyonların daha fazla hasara yol açabileceği bölgelerde daha yüksektir.

Transkripsiyon yönünden en aktif olan genler en etkili şekilde tamir edildiklerinden, mutasyon oranı lokuslar arasında farklılık gösterir.

4.2 Yeni Genler Nasıl Ortaya Çıkar?

Yeni alellerin meydana getirilmesi oldukça basit bir olaydır, fakat yeni genler nasıl ortaya çıkar? Yeni alellerin ortaya çıkması gibi, bir dizi mutasyon çeşidi yeni genlerin ortaya çıkmasını sağlayabilir. Bunların sadece bazılarına değinilecektir. **Gen duplikasyonları** muhtemelen en önemli yeni gen kaynağıdır. Şekil 4.7'de gösterildiği gibi, duplikasyon **eşit olmayan kross-over (unequal cross-over)** olarak bilinen bir olay sonucu ortaya çıkar. Eşit olmayan kross-over, mayoz sırasında rekombinasyon (krossing-over) olayının yürütülmesine katılan proteinler tarafından ortaya çıkarılan şansa bağlı bir hatadır.

Şekil 4.7'de görüldüğü gibi, eşit olmayan kross-overin ürünlerden biri fazla bir DNA parçasıdır. Bu durumda genom, duplikasyona uğramış segment kısmında fazladan bir DNA kopyasına sahiptir. Atasal kopya halen normal ürün üretebildiğinden, fazla DNA fenotipte bir değişime neden olmaksızın rahatlıkla yeni mutasyonlar biriktirmek üzere serbesttir. Bu durumda, ortaya çıkan yeni DNA zamanla fonk-



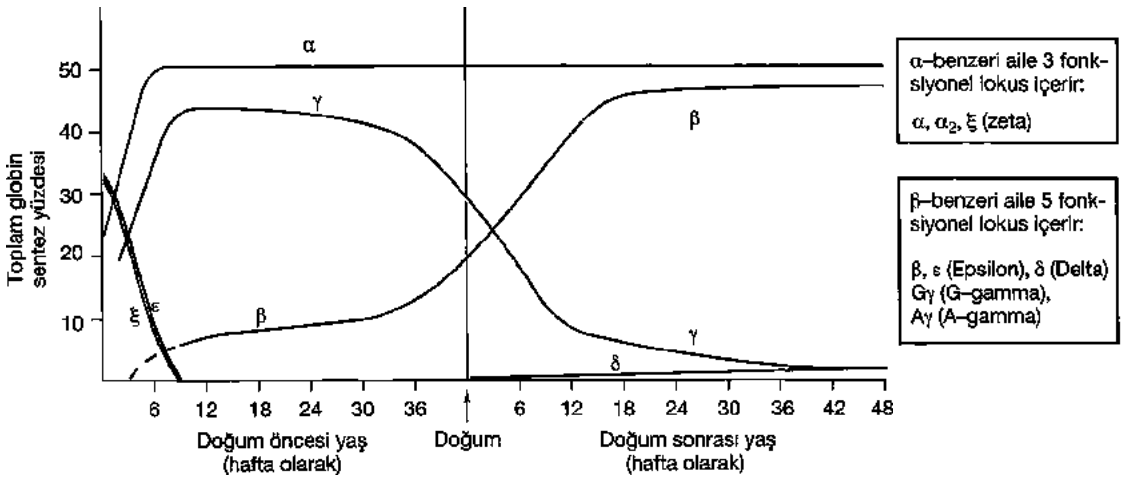
Şekil 4.7 Eşit olmayan kross-over ve gen duplikasyonlarının kökeni Şekilde her kromozom üzerinde verilen harfler ve barlar lokusları, daireler ise sentromerleri göstermektedir. Sol tarafta gösterilen kromozomlar sinaps yapmış durumdadır. Fakat, kross-over olayı sinaps yapmış bu kromozomların homolog olmayan noktalarında oluşur. Sonuç olarak, kross-over ürünlerinden biri C geninin bir duplikasyonunu taşırken, diğeri C geni bakımından eksiktir. Bu şekilde ortaya çıkan eşit olmayan kross-over olayı, gen duplikasyonları yaratan en yaygın mekanizma olarak düşünülmektedir.

siyonunu değiştirip, dolayısıyla da yeni bir lokus halini alabilir. Bu önemli bir husustur. Gen duplikasyonu ilave DNA yaratığından, bu mekanizma, gen fonksiyonu ile ilgili tamamen yeni olasılıklarla sonuçlanan hesaba katılacak mekanizmaların başında gelir. Globin gen ailesi, duplikasyona uğrayan genlerin fonksiyonel olarak nasıl faklılaşacağı konusunda harika bir örnek oluşturmaktadır.

Globin Gen Ailesinde Gen Duplikasyonu Olayları

İnsanda globin gen ailesi, hemoglobinin iki protein altünitesini kodlayan iki ana lokus kümesinden oluşur. Bu gruplar 16. kromozomda bulunan α-benzeri küme ve 11. kromozomda bulunan β-benzeri kümedir (α ve β simgeleri Yunaca harfler olup alfa ve beta anlamındadır). Tam bir hemoglobin molekülü, dört protein altünitesi tarafından çevrilmiş demir-bağlayıcı bir hem grubundan oluşmuştur. Bu dört protein altünitesinin ikisi α-benzeri kümeye ait lokus, ikisi ise β-benzeri kümeye ait lokus tarafından kodlanır.

Şekil 4.8'de sunulan veriler, α ve β ailesi lokusların her birinin, gelişimin farklı evrelerinde ifade edildiklerini göstermektedir. Örneğin, üç aylık bir insan embriyo-



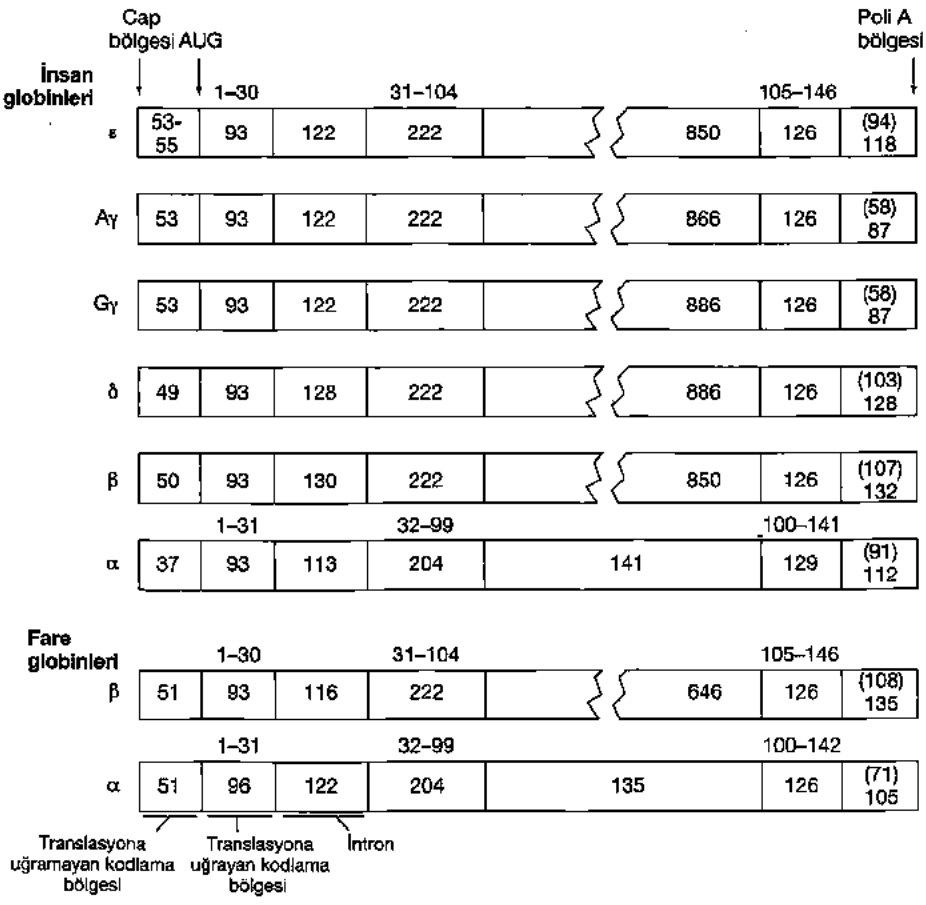
Şekil 4.8 İfade edilme zamanı, globin gen ailesi üyeleri arasında farklılık gösterir Bu grafik insanda hamilelik sırasında ve doğum sonrasında α'dan β'ya doğru olan globin genlerinin ifade edilmelerindeki değişimleri göstermektedir. Embriyoda hemoglobin, α-benzeri gen kümesinden oluşan ζ-globin ve β-benzeri gen kümesinden oluşan ε-globinden meydana gelir. Fetusta, hemoglobin α-benzeri gen kümesinden oluşan α-globin ve β-benzeri gen kümesinden oluşan δ-globinden meydana gelir. Erginlerde, hemoglobin, α-benzeri gen kümesinden oluşan α-globin ve β-benzeri gen kümesinden oluşan β-globinden meydana gelir. Bu hemoglobinlerden her biri önemli fonksiyonel farklılıklara sahiptir.

sunda hemoglobin molekülü iki ζ (zeta) ve iki de ϵ (epsilon) zincirinden oluşmuşken, ergin insan hemoglobini iki α ve iki de β zincirinden oluşur (orak-hücre mutasyonunun bu β zincirlerinin birinde ortaya çıktığını hatırlayınız). Globin polipeptidlerinin farklı kombinasyonları, önemli işlev farlılıklarına sahip hemoglobin moleküllerinin oluşması ile sonuçlanır. Örneğin, fetal hemoglobin, ergin hemoglobine göre oksijen moleküllerine karşı daha yüksek bir affiniteye sahiptir. Fetal hemoglobinin bu özelliği, anadan embriyoya oksijen transferini artırır.

Globin ailesi lokuslarının gen duplikasyonu olayları sonucu ortaya çıktıkları düşünülmektedir. Bu konudaki hipotez, Şekil 4.9'da şematize edilen ekzon ve intronların yeri ve uzunluklarındaki çarpıcı ilişki de dahil, bu lokuslara ait transkripsiyon üniteleri arasındaki yüksek benzerliklerle desteklenmektedir. Bu iddianın gerisindeki mantık, lokuslar yakın ortak bir ata paylaşmadığı sürece, böylesi yüksek derecede yapısal benzerliklerin oluşma olasılığının son derece düşük olduğudur. Duplikasyon hipotezi, globin lokusları arasındaki fonksiyonel benzerliğe ilaveten, yüksek derece dizi benzerliği ile de desteklenmektedir.

Bu durumda, genel model omurgalıların evrimsel seyrinde bu lokuslara ait atasal dizinin birkaç kez duplikasyona uğradığıdır. Bu yeni lokusların birçoğunda ortaya çıkan mutasyonlar ise bu lokuslar tarafından oluşturulan protein ürünlerinin fonksiyonunu, bir şekilde doğal seçilimce desteklenmiş olan bir yönde, değiştirmiş ve bu yolla bu gen ailesi oluşmuştur. α ve β benzeri kümeler aynı zamanda yalancı genler **(pseudogen)** adı verilen fonksiyonsuz ve transkripsiyona uğramayan lokuslar da içerdiklerinden, biyologlar duplikasyona uğramış bu lokuslardan bazılarının mutasyonlar tarafından fonksiyon dışı bırakıldıkları çıkarsamasını yapmaktadırlar.

Duplikasyona uğramış lokuslar (1) orijinal fonksiyonlarını kaybetmeden kalabilirler ve sadece atasal lokuslara ilave kopyalar sağlarlar, (2) mutasyon ve seçilim aracılığı ile yeni bir fonksiyon kazanırlar veya (3) fonksiyonsuz yalancı genler halini alırlar.



Şekil 4.9 Globin gen ailesindeki transkripsiyon üniteleri Bu diyagramdaki sarı-portakal rengi kutular translasyona uğramayan kodlama bölgelerini, yeşilimsi kutular translasyona uğrayan kodlama bölgelerini ve beyaz segmentler ise intronları belirtmektedir. Kutuların içindeki rakamlar, asıl transkripsiyon ürünündeki nükleotid sayısını ifade ederken, kutuların üzerindeki numaralar ise oluşan polipeptidlerdeki amino asitlerin pozisyonlarını ifade etmektedir. AUG başlama kodonudur. α ve β kümeleri boyunca, lokuslardaki intron ve ekzonların uzunlukları ve pozisyonları hemen hemen aynıdır.

Tablo 4.3'de listelenen gen aileleri, globin lokusları ile bir dizi önemli ortak özelliği paylaşır: Bu gen aileleri, aynı kromozom üzerinde birlikte kümelenmiş ve nadir de olsa bir yalancı gen ile birlikte bulunan benzer fonksiyona sahip yapısal olarak homolog genler içerir. Bu arada, her gen duplikasyon olayının farklı fonksiyona sahip lokuslarla sonuçlanmayacağını belirtmek gerekir. rRNA genlerinde olduğu gibi, önemli bazı durumlarda aynı genin çok sayıdaki kopyası tamamen ya da hemen hemen aynı baz dizisine sahiptirler ve aynı fonksiyona sahip ürünler üretirler.

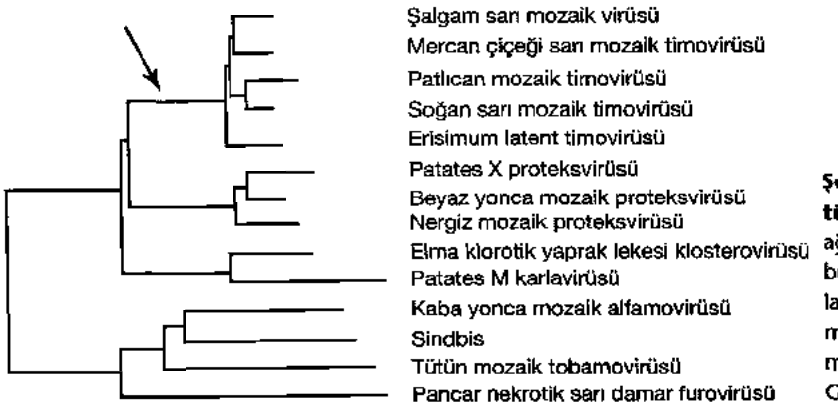
Yeni Genlerin Oluşumunu Sağlayan Diğer Mekanizmalar

Duplikasyona ek olarak, yeni genler üretebilen veya duplike olmuş genler için tamamen yeni fonksiyonlar sağlayabilen başka mekanizmalar da vardır. Bunlara bir örnek **fazladan yazılım (overprinting)** adını alır ve yeni başlama kodonları ve translasyon için yeni üçlü okuma sıraları üreten nokta mutasyonlar sonucu ortaya çıkar. Paul Keese ve Adrian Gibbs (1992), bu olayı timovirüsler denen ve değişik bitkilerde mozaik hastalığına neden olan virüslerde incelediler. Şalgam mozaik virüsü denen bir çeşit timovirüsün oldukça küçük olan genomu üç genden oluşur. Bunların ikisi üst üste çakışır, yani bunlar aynı nükleotid dizisinde, farklı üçlü okuma sıraları ile translasyona uğrarlar. Keese ve Gibbs, replikaz proteininin amino asit dizilerine dayalı olarak beş timovirüs ve yakın akraba diğer dokuz virüs arasındaki filogenetik ilişkiyi incelediler (Şekil 4.10) ve filogenetik ağaçta, timovirüslerin birlikte ayrı bir grup oluşturduklarını buldular. Aynı zamanda timoviruslar filogenide, replikaz geni üzerine fazladan yazılım meydana getiren çakışan bir gene sahip tek gruptur.

Tablo 4.3 Bazı gen aileleri

Bu tabloda, "Duplike genlerin sayısı" sütunu değişik gen ailelerindeki lokusların sayısını ifade etmektedir. Bu lokusların duplikasyon olayları sonucu meydana geldikleri tahmin edilmektedir. Bu lokuslar, yüksek oranda dizi homolojilerine sahiptirler, oldukça benzer fonksiyonlara sahip ürünleri kodlarlar ve sıklıkla aynı kromozom üzerinde bir birine yakın olarak kümelenirler.

Gen sınıfı	Dublike genlerin sayısı
Birçok organizmada bulunan lokuslar	
Aktinler	5–30
Tubulinler (*a* ve *b*)	5–15
Miyozin, ağız zincir	5–10
Histonlar	100–1000
Keratinler	> 20
Sıcaklık şoku proteinleri	3
Böcekler	
Yumurta kabuğu proteinleri (ipek böceği ve meyve sineği)	> 50
Omurgalılar	
Globinler (birçok tür)	
α-benzeri	1–5
β-benzeri	≥ 50
Ovalbümin (tavuk)	3
Vitollojenin (kurbağa ve tavuk)	5
İmmunoglobulinler, değişken bölgeler (birçok tür)	> 500
Transplantasyon antijenleri (fare ve insan)	50–100



Şekil 4.10 Timovirüs ve yakın akraba diğer türler arasındaki filogeni Şekildeki filogenetik ağaçta temsil edilen türlerden sadece timovirüs grubu fazladan yazılımlı genlere sahiptir. Bu durum, fazladan yazılımlı genin ortaya çıkmasına neden olan mutasyonun, şekilde okla gösterilen dalda bir yerde meydana gelmiş olduğunu ifade eder. Keese ve Gibbs (1992)'den alınmıştır.

Bu verilere dayanarak Keese ve Gibbs, replikaz geninin atasal gen olduğunu ve çakışan genin timovirüslerin ortak atasında ortaya çıktığını ileri sürmektedirler. Bu araştırmacıların hipotezi, mutasyonun replikaz proteinini kodlayan nükleotid dizisindeki farklı bir çerçevede yeni bir başlama kodonu yarattığıdır. Çakışan proteinin fonksiyonunu arttıracak herhangi bir mutasyon replikaz proteini fonksiyonu için muhtemelen zararlı olabileceğinden, araştırmacılar, yeni lokustaki evrimsel değişimin büyük olasılıkla olumsuzluklar yaratacağını vurgulamaktadırlar. Araştırmacılar, viral genomlara ait literatür verilerini değerlendirerek, fazladan yazılım olayını virüslerin evrim seyrinde yeni genler yaratan yaygın bir mekanizma olarak önermektedirler.

Charles Langley ve meslektaşları yeni genlerin orijinleri ile ilgili olarak diğer bir mekanizmayı araştırdılar. Bu araştırmacıların çalıştıkları atasal gen *Drosophila* cinsine ait meyve sineklerinde bulunur ve alkol dehidrogenaz (*Adh*) enzimini kodlar. Bu lokus 2. kromozom üzerinde yer alır. Langley ve meslektaşları (1982), sadece ve sadece *D. teissieri* ve *D. yakuba* adlı iki türde 3. kromozom üzerinde yer alan benzer bir lokusu keşfettiler. Jeffs ve Ashburner (1991) 3. kromozomda yer alan lokusun dizi analizini yaptı ve bu lokusun, 2. kromozom üzerinde yer alan *Adh* lokusunda bulunan intronları içermediğini buldular. Jeffs ve Ashburner, 3. kromozom üzerinde yer alan yeni lokusun, *Adh* genine ait mRNA'nın reverse transkripsiyona uğraması ve oluşan komplementer DNA'nın (cDNA) 3. kromozoma dahil olması sonucu oluştuğunu ileri sürerler. Bölüm 18'de de göreceğimiz gibi, bu şekildeki gen duplikasyonu anormal bir durum değildir. Reverse transkripsiyon olayı ökaryot hücre nükleuslarında oldukça yaygındır.

Pek çok genomda, mRNA'nın reverse transkripsiyonu ve oluşan DNA'nın genoma yeni bir bölgeden dahil olması yeni genlerin meydana gelmesinde önemli bir kaynaktır.

Bu durumda sorulması gereken soru, yeni lokus bir fonksiyona sahip midir yoksa bu lokus sadece bir yalancı gen midir? Long ve Langley (1993), yeni lokusta nokta mutasyon ile ortaya çıkan alelleri incelemek amacıyla, *D. teissieri* ve *D. yakuba* türlerine ait birçok bireyde 3. kromozomdaki lokusun DNA dizi analizini yaptılar. Araştırmacılar, alellerden çoğunun birbirlerinden sadece suskun baz değişimleri ile farklılık gösterdiklerini buldular. Bu bulgular, doğal seçilimin yeni lokus tarafından kodlanan proteinlere ait amino asit dizisini koruma yönünde işlediğini ifade etmektedir. Bunun aksine, yalancı genlerde gözlenen genel durum, değiştirici baz değişimlerinin suskun baz değişimleri kadar yaygın olduğudur. Sonuç olarak, Long ve Langley yeni lokusun fonksiyonel bir gen olduğu sonucuna vardılar. Araştırmacılar söz konusu geni, Çin reenkarnasyon efsanesindeki baş kahramandan esinlenerek *jingwei* geni olarak adlandırdılar.

Long ve Langley, *jingwei* geninden transkribe edilen mRNA'yı izole etmeyi başardılar. Bu mRNA'nın baz dizilimini incelediklerinde, atasal *Adh* geninde bulunmayan ilave ekzonlar buldular. Öyle görülüyor ki, bu fazla ekzonlar, *Adh* reverse transkripsiyonu sonucu oluşan DNA'nın ilavesinden sonra, 3. kromozom üzerinde-

ki bitişik bir bölgenin de eklenmesi ile oluşmuştur. Bu nedenle *jingwei* geni, iki farklı kromozom üzerinde bulunan gen parçalarının bir araya gelmeleri sonucu oluşan hibrit bir lokustur. Her ne kadar bu gen duplikasyon mekanizması ilginç görülse de, bu olay çok genel bir noktaya işaret eder: Genomlar dinamiktir. Yani, genetik materyalin miktarı, yerleşimi ve yapısı zaman içerisinde değişir.

4.3 Kromozom Değişimleri

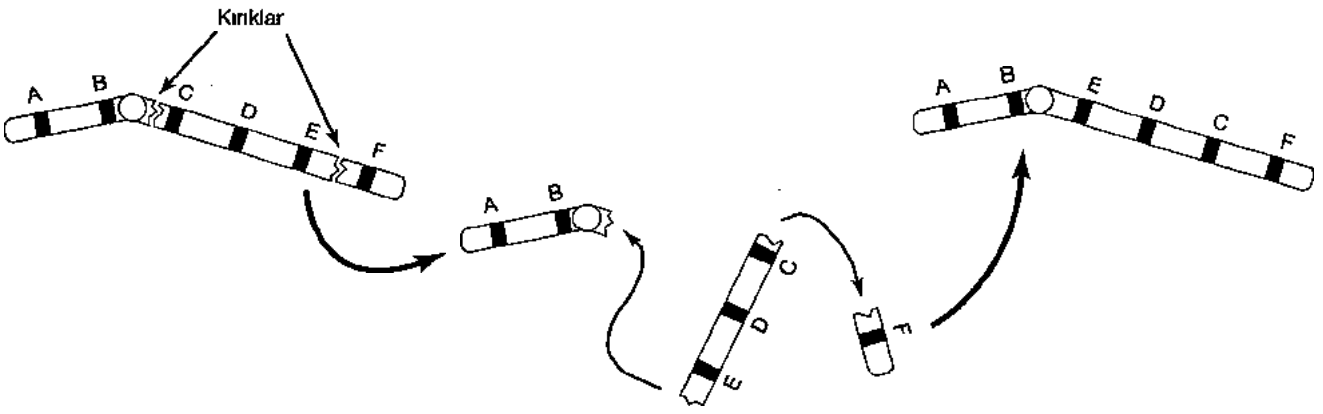
Kromozomların kaba morfolojilerinde bir dizi değişim meydana gelebilir. Kromozom mutasyonlarının bazıları sadece gen sırasını ve organizasyonunu etkilerken, bazıları da toplam genetik materyali etkileyecek delesyonlar veya duplikasyonlar meydana getirir. Keza, bu değişimler tüm DNA molekülü veya sadece DNA segmentleri ile ile ilgili olabilir. Biz burada, evrimde özellikle önemli olan iki kromozom değişimi üzerine yoğunlaşmaktayız.

İnversiyonlar

Kromozom inversiyonları, Seksiyon 4.1 ve 4.2'de ela alınan mutasyon tiplerine göre daha büyük bir DNA bölgesini ilgilendiren değişmeleri içerir. İnversiyonlar, aynı zamanda çok farklı sonuçların ortaya çıkmasına neden olurlar. İnversiyon olayı, bir kromozomda iyonize edici radyasyonca neden olunan DNA iplikçiğinde çift zincir kırılmaları ile başlayan çok adımlı bir sürecin sonunda ortaya çıkar. Kırılma sonrasında, bir kromozomal segment ayrılır, ters döner ve orijinal bölgesine tekrar yerleşir. Şekil 4.11'de gösterildiği gibi, inversiyon sonrası kromozom üzerindeki gen sırası değişir.

İnversiyon olayının evrimsel açıdan önemi nedir? İnversiyon olayı genetik **bağlantı (linkage)** adı verilen bir olayı etkiler. Bağlantı, farklı genlerin alellerinin mayoz sırasında birlikte ayrılma eğilimlerini ifade eder. Elbette ki, aynı kromozom üzerinde bulunan genler, farklı kromozomlar üzerinde bulunan genlere göre daha sıkı bağlantılı olma eğilimindedirler (yani, bunların birlikte kalıtılma olasılıkları daha yüksektir). Benzer şekilde, aynı kromozom üzerinde yer alan genler bir birlerine ne kadar yakın iseler bağlantıları da o derece sıkıdır. Diğer taraftan, mayoz sırasında ortaya çıkan krossing-over alel kombinasyonlarını bozar ve bağlantıyı azaltır (bkz. Bölüm 7).

İnversiyona uğramış diziler, mayoz sırasında normal homologları ile tam sinaps yapamadıklarından, inversiyona uğramış parça içerisinde meydana gelecek bir krossing-over olayı, kromozom bölgesinin duplikasyonu veya kayıp olması ile sonuçlanır ve dolayısıyla fonksiyonsuz gametlerin oluşmasına neden olurlar. İnversiyonlar heterozigot olduğunda, başarılı krossing-over olayları çok nadirdir. Bunun sonucu olarak, inversiyon bölgesi içindeki aleller o derece sıkı bir şekilde bağlantılıdırlar ki, bunlar tek bir "süpergen" olarak beraberce kalıtılırlar.



Şekil 4.11 Kromozom inversiyonu İnversiyon olayı, bir kromozom segmenti iki bölgeden kırılıp, kırılan parça ters dönüp kırıldığı bölgeye tekrar yerleştiğinde ortaya çıkar. İnversiyon sonrası, C, D ve E ile gösterilen genlerin sırasının değiştiğine dikkat edin.

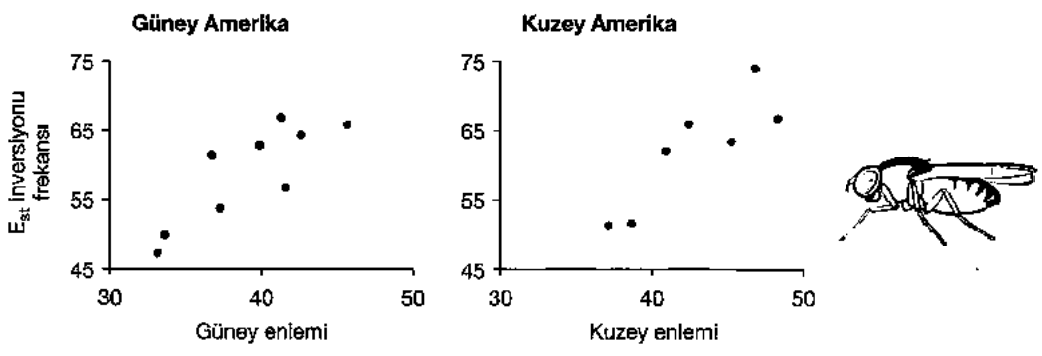
İnversiyonlar, böcekler içerisinde oldukça yoğun ve titiz bir şekilde çalışılmış olan *Drosophila*'da yaygındır. İnversiyon evrimde önemli midir? *Drosophila subobscura* populasyonlarında bulunan bir dizi inversiyon olayını ele alalım. Bu meyve sineği Batı Avrupa, Kuzey Afrika ve Orta-Doğu'da bulunur ve altı kromozoma sahiptir. Bu altı kromozomdan beş tanesi, en az bir inversiyon bakımından polimorfiktir (Prevosti vd 1988), yani aynı kromozomun hem inversiyona uğramış formu hem de inversiyona uğramamış formu bulunur. Biyologlar, 1960'lı yıllardan beri, bu inversiyonların sıklığının yükseklik ve iklime bağlı olarak değiştiklerini bilmektedirler. Bir alel veya bir inversiyonun belli bir coğrafik bölgedeki düzenli değişimi **klin** (**cline**) olarak adlandırılır. Birçok yazar farklı inversiyonların, soğuk ve yağışlı bölgelerde veya sıcak ve kurak bölgelerde beraberce iyi işleyecek alel kombinasyonları taşımaları gerektiğine inanmaktadır. Acaba klin gerçekten süpergen üzerinde işleyen doğal seçilimin sonucu mudur? Ya da bu olay uzun zaman önceki kurucu populasyonlarda var olan farklılıklardan kaynaklanan tarihsel bir rastlantı olabilir mi?

İnversiyon olayı gen sırasını değiştirir ve krossing-over frekansını azaltır...

Doğal bir deney bu olayı açıklığa kavuşturmuştur. *Drosophila subobscura* populasyonları, Yeni Dünya'da ilk olarak 1978 yılında Puerto Montt'da (Şili), dört yıl sonra da ABD'nin Washington eyaletinde bulunan Port Angeles'de görülmüştür. Elde edilen birçok kanıt, Kuzey Amerika populasyonlarının Güney Amerika populasyonlarından köken aldıklarına işaret etmektedir. Örneğin, Eski Dünya populasyonlarında bulunan 80 inversiyondan tamamen aynı 19 altünite hem Şili hem de Washington eyaleti populasyonlarında da bulunur. Ayrıca, *Drosophila* meyve ile beslenen bir gruptur. Bilindiği gibi, Şili önemli bir meyve ihracatçısıdır, Porto Angeles ise önemli bir liman şehridir. Her bir kıtaya ulaştıktan sonraki birkaç yıl içinde, *D. subobscura* populasyonları her iki sahil boyunca yayılışlarını genişletmiş ve Eski Dünya populasyonlarında var olan inversiyonların frekansları bakımından aynı klinleri oluşturmuşlardır (Şekil 4.12). Bundan da öte, Eski Dünya populasyonlarında olduğu gibi, bu yeni yayılış alanlarında da klinleşme genel iklimsel değişimlerle paralellik gösterecek şekilde; nemli denizsel ortamlardan Akdeniz tipi iklime, oradan çöl ve kuru step habitatlara olacak şekilde, gerçekleşmiştir (Prevosti vd 1988; Ayala vd. 1989). Bu bulgu, klinleşmenin tarihsel tesadüflerden (kurucu etkisi gibi) ziyade, doğal seçilimin bir sonucu olarak ortaya çıktığına dair sağlam kanıttır.

...sonuç olarak, inversiyona uğramış kromozom segmenti içinde bulunan aleller tek bir ünite halinde kalıtılma eğilimi gösterirler.

İnversiyonlarda hangi genler bir araya getirilir ve bunlar iklimsel değişime olan adaptasyonu nasıl etkiler? Laboratuarda, *D. subobscura*'ya ait stoklar küçük boyutlu bireyler elde etmek için üretildiklerinde, bunlar aynı zamanda, türün dağılış alanının daha kurak ve sıcak kısımlarında bulunan inversiyonlar için de homozigot olma eğilimindedirler (Prevosti 1967). Yakın zamanda yapılan çalışma, Kuzey Amerika ve Avrupa'daki sinek populasyonlarında vücut büyüklüğü ile ilgili benzer ve belirgin klinlerin varlığını doğrulamıştır (Huey vd. 2000). Bu sonuçlar inversiyona uğramış kromozom bölgesinde bulunan allellerin vücut büyüklüğünü etkilediğini ve doğal seçilimin soğuk ve nemli bölgelerde iri vücutlu bireyler, sıcak ve kuru alanlarda küçük vücutlu bireyler lehine işlediğini göstermektedir. Bu konu ile ilgili doğada yapılan çalışmalar devam etmektedir. Bu arada, meyve sinekleri ile ilgili çalışma, inversiyonlar hakkındaki anahtar bir noktaya işaret etmektedir: İnversiyonlar önemli bir mutasyon sınıfıdır, çünkü bunlar belli alel grubu üzerine olan doğal seçilimi etkilerler. Çoklu lokus sistemleri üzerine olan seçilim ile ilgili konuya Bölüm 7'de tekrar döneceğiz.



Şekil 4.12 *Drosophila subobscura*'da gözlenen inversiyon frekansları klinler oluşturur Bu grafikler *Drosophila subobscura* türüne ait Güney ve Kuzey Amerika populasyonlarında bulunan ve E_{st} adı verilen bir inversiyonun frekansını göstermektedir. Prevosti vd 1988'den alınmıştır.

Poliploydi

Burada inceleyeceğimiz son mutasyon tipi olası en büyük çapta ortaya çıkar: tam kromozom takımı. Haployit (n) veya diployit ($2n$) olma yerine, **poliployit** organizmalar tetraployit ($4n$), oktoployit ($8n$) veya daha fazla sayıda kromozom takımına sahip olabilirler.

Poliploydi bitkilerde yaygın, hayvanlarda ise nadirdir. Eğreltilerin büyük bir kısmı poliployit olduğu gibi, angiospermlerin (kapalıtohumlular) yaklaşık yarısı poliployittir. Ancak, hayvanlarda poliploydi nadir. Hayvanlarda poliploydi, hem erkek hem de dişi gonadları bulunduran ve dolayısı ile kendi kendini dölleyebilen (böylesi türler kendi kendini dölleyen hermafroditler olarak adlandırılır) bireyleri olan toprak solucanları ve yassı solucanlar gibi bazı gruplarda görülür. Keza poliploydi, partenogenez adı verilen ve döllenme olmadan döl verebilme yeteneğinde olan bazı hayvan gruplarında da görülür. Bazı kınkanatlı böceklerde, tespih böceklerinde, güvelerde, karideste, kırmızı balıkta ve semenderlerde kromozom takımının iki katına çıktığı bir çeşit partenogenez görülür.

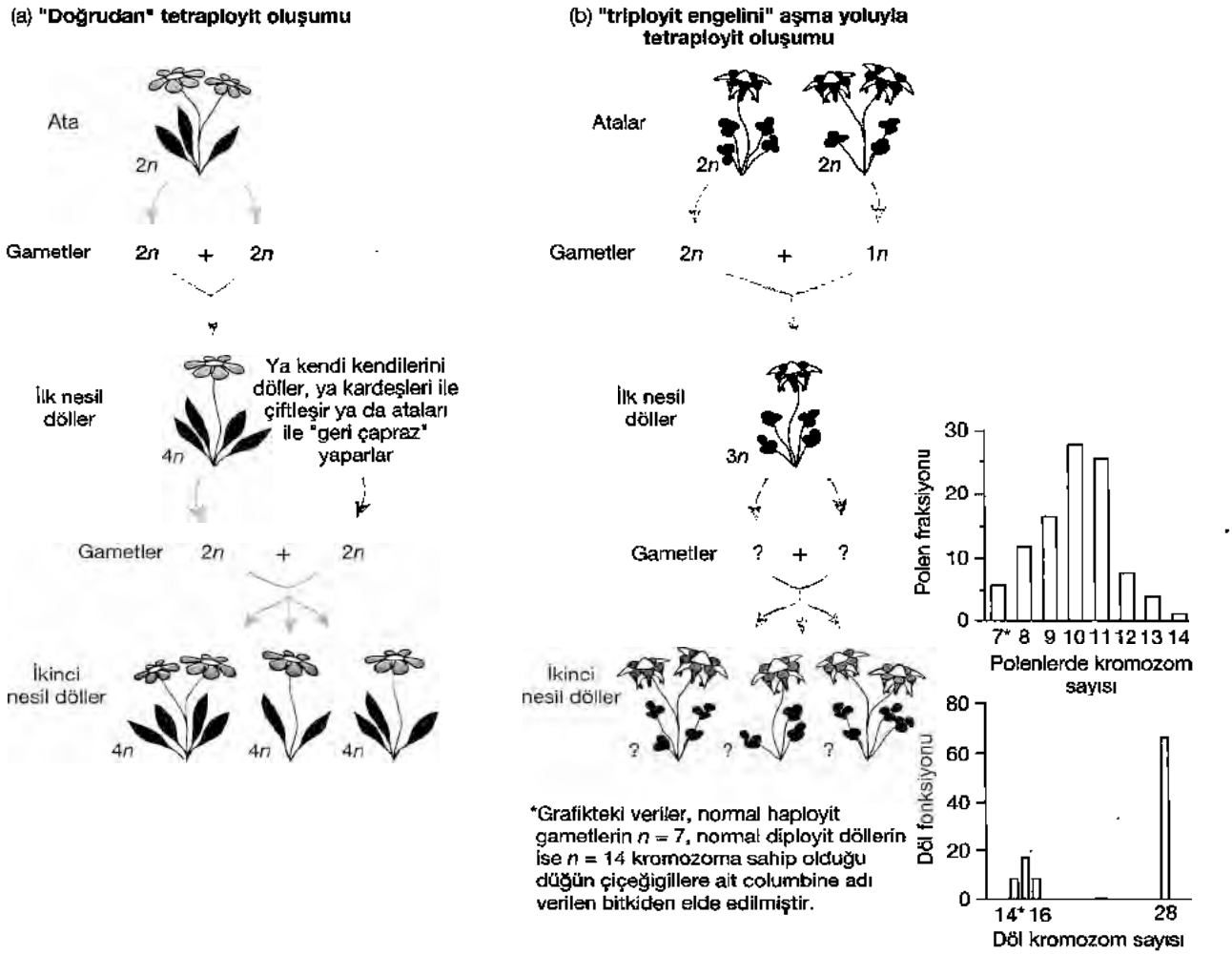
Bitkilerde poliploydi, birkaç farklı olay sonucu ortaya çıkabilir. Belki en sık olanı, mayoz sırasında diployit gamet oluşumu ile sonuçlanan hatalardır (Ramsey ve Schemske 1998). Bitkiler diployit gamet oluşturduklarında, şu iki şeyden birisi gerçekleşir. Eğer diployit gamet oluşturan bireyler hem erkek hem de dişi üreme organlarına sahiplerse ve kendi kendini dölleyebiliyorlarsa, sonuç olarak tetraployit ($4n$) döller oluşabilir (bkz. Şekil 4.13a). Eğer bu yeni döl erginleştiğinde kendi kendini döller veya kendisi gibi tetraployit olup da diployit bir gamet oluşturan bir kardeş ile çiftleşirse tetraployit bir populasyon oluşturulabilir.

Ya da, diployit gametler veren bireyler, haployit gametler veren normal bireylerle çiftleşebilir. Şekil 4.13b'de gösterildiği gibi, bu tip bir çiftleşme triployit bir dölün oluşumu ile sonuçlanabilir. Ancak, triployit bireylerde üretkenlik zayıftır. Triployit bireylerde homolog kromozomlar eş sayılarda olmadıklarından (bir kromozomun eşleşebileceği iki kromozom vardır) mayozda doğru sinaps yapamazlar. Sonuç olarak, triployit bireyler tarafından meydana getirilen gametlerin çoğu yanlış sayıda kromozoma sahip olurlar (Şekil 4.13b'de verilen üst diyagrama bakınız). Diğer taraftan, Şekil 4.13b'de verilen alt diyagramın gösterdiği gibi, eğer triployit bireyler kendi kendilerini döllerlerse, meydan gelen yeni döllerin çoğu tetraployittir. Bu veriler "triployit engelini" aşabilen birkaç bireyin yaşayabilir tetraployit populasyonlar oluşturmak üzere yoluna devam edebileceğini göstermektedir.

Poliployid bireylerden oluşan populasyonlar sıklıkla kendi ata türlerinden genetik olarak izoledirler.

Poliploydi önemlidir, çünkü bu olay yeni türlerin oluşması ile sonuçlanabilir. Poliploydi yolu ile yeni türlerin nasıl oluştuğunu anlamak için, yukarıda açıklanan herhangi bir mekanizma ile meydana gelmiş bir tetraployit populasyona ait bireyler ile diployit atasal populasyona ait bireyler arasında meydana gelecek bir çiftleşmenin sonucunun düşünün. Eğer bu iki populasyona ait bireyler aralarında çiftleşirlerse, bunların meydan getireceği triployit döller yarı-sterildir. Fakat, eğer tetraployit bireyler kendi kendini döllemeye devam eder veya kendi aralarında çiftleşirlerse, tam olarak üretken tetraployit döller oluşacaktır. Bu durumda, doğal seçilim üreme bakımından atasal populasyonlarından izole olmuş poliployitler lehine işliyor olmalıdır. Eğer, diployit ve tetraployit populasyonlar genetik olarak da bir birlerinden izole olurlarsa, artık bu populasyonlar farklı türler olarak değerlendirilebilecektir.

Bu bölümde daha önce incelenen duplikasyona uğramış bir gende olduğu gibi, iki katına çıkmış kromozom takımlarının da mutasyon ve doğal seçilim sonucu yeni bir fonksiyon kazanmak için serbest olduklarını bilmek gerekir. Duplike olmuş yüzlerce hatta binlerce lokus oluşturduğundan, poliploydi önemli bir genetik varyasyon kaynağıdır.



Şekil 4.13 Bitkilerde tetraployit oluşumuna neden olan mekanizmalar Açıklama için metne bakınız.

Bitkilerde poliployidi tipi mutasyon oranı nedir? Justin Ramsey ve Douglas Schemske (1998), yukarıda değinilen iki temel tetraployit oluşum mekanizmasının hangi sıklıkta oluştuğunu hesaplayarak bu soruyu cevapladılar. Araştırmacılar, tetraployit döller oluşturmak üzere diployit gametlerin hangi sıklıkta birleştiklerini (Şekil 4.13a'da sunulan poliployit oluşum yolu) tahmin etmek için, çiçekli bitkilerde diployit gamet oluşum oranı üzerine yayınlanmış çalışmaları incelediler. Literatür verileri, çoğu çiçekli bitkide ortalama diployit gamet üretme frekansının 0,00465 olduğunu gösterdiğinden, diployit gamet oluşum yoluyla tetraployit oluşum frekansı $0{,}00465 \times 0{,}00465 = 2{,}16 \times 10^{-5}$ olmalıdır. Buna göre, tipik bir çiçekli bitki türünün üreteceği her 10 000 dölden 2 sinde bu mekanizma ile poliployitleşme meydana gelir. Ramsey ve Schemske, triployit döllerin hangi frekansta oluştuğu ve daha sonra tetraployit nesiller meydana getirdiğini (bu durum Şekil 4.13b'de sunulan poliployit oluşma yoludur) hesaplamak için aynı stratejiyi izlemişlerdir. Bu mekanizma ile poliployit oluşumuna yol açan olaylar dizisindeki her aşamanın oluşma frekansı ile ilgili yayınlanmış veri setlerini kullanarak, bu iki araştırmacı, her nesilde tetraployitlerin üretilme frekansının en az $1{,}16 \times 10^{-5}$ olduğunu hesapladılar.

Bitkilerde poliployidi, önemli bir mutasyon tipi olarak değerlendirilecek kadar yeterli sıklıkta meydana gelir.

Ramsey ve Schemske'nin çalışmalarından çıkarılacak genel mesaj çarpıcıdır: Çiçekli bitkilerde, poliployit oluşumu yaklaşık tek lokusta meydana gelen nokta mutasyonlarla aynı sıklıkta meydana gelir. Poliployidi olayı, değiştirici baz değişimleri, gen duplikasyonu ve kromozomal inversiyonlar ile birlikte, doğal populasyonlarda önemli bir genetik varyasyon kaynağıdır.

4.4 Doğal Populasyonlarda Gözlenen Varyasyonların Ölçülmesi

Bu bölümün ilk üç seksiyonunda, yeni aleller, yeni genler ve yeni kromozomlar üreten mekanizmaları tartıştık. Bu mekanizmalar evrim için ham madde olan genetik varyasyonların oluşmasını sağlar. Bu son seksiyonda, biyologlar tarafından doğal populasyonlarda bulunan genetik varyasyonların miktarını ölçmek için kullanılan metotlar üzerinde durmaktayız.

Geleneksel olarak, biyologlar populasyonlardaki alelik varyasyonların sınırlı olduğunu düşünmüşlerdir...

Burada tek bir lokusta gözlenen alelik varyasyonu hesaplamaya yoğunlaşacağız. Ancak, populasyonlarda gözlenen genetik varyasyonlara bakmadan önce, populasyonlarda ne kadar varyasyon bekleyebileceğimizi ele almak yerinde olacaktır. Bu konudaki klasik görüş, populasyonların az derecede varyasyona sahip olduğu şeklindeydi. Bu görüşün gerisindeki çıkarsama, herhangi bir lokustaki olası alellerden birinin diğerlerine göre daha iyi olacağıdır. Doğal seçilim hayatta kalma ve üremeye katkısı daha fazla olan aleli korumalı ve diğerlerini elemelidir. En iyi alel **yabanıl tip (wild type)**, diğer aleller ise mutant tipler olarak değerlendirilir.

...fakat araştırmalar alelik varyasyonların aslında fazla olduğunu göstermektedir.

Daha sonra göreceğimiz gibi, genetik varyasyonların incelenmesi ile ilgili modern metotlar yukarıda belirtilen klasik görüşün yanlış olduğunu ortaya koymuştur. Harris (1966) ve Lewontin ve Hubby (1966)'in öncü çalışmalarından bu yana, evrim çalışan biyologlar hem aleller tarafından kodlanan proteinleri hem de alellerin kendilerini DNA seviyesinde incelemektedirler. Biyologlar derinlere indikçe, varyasyonların da o derece fazla oldukları bulunmuştur. Bugün, evrim çalışan biyologlar doğal populasyonların önemli derecede varyasyona sahip olduklarını bilmektedirler.

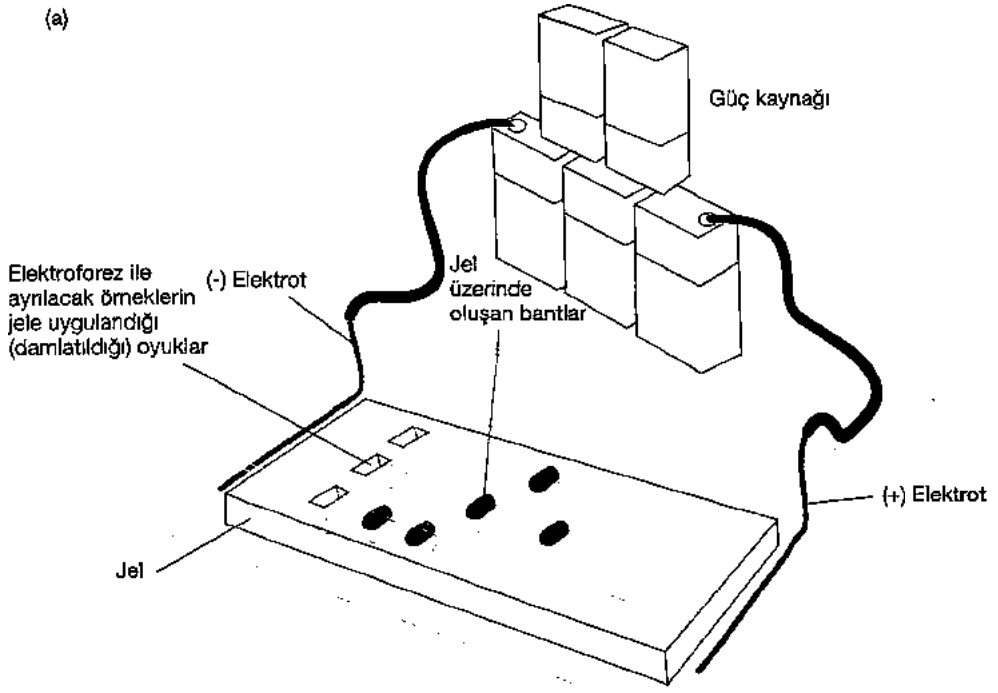
Genotiplerin Belirlenmesi

Belirli bir lokustaki alel çeşitliliğini ölçmek için bireylerin genotiplerini belirlememiz gerekir. Bazı lokuslar için, bireylerin fenotiplerine bakarak genotiplerini belirlemek mümkündür. Örneğin, bağırsak şistosomiasisi *Schistosoma mansoni* olarak adlandırılan parazitik bir yassı solucan tarafından oluşturulan bir hastalıktır. Bir dizi kanıt *S. mansoni* ile enfekte olma duyarlılığının 5. kromozom üzerinde bulunan ve SM1 adını alan tek bir lokus tarafından belirlendiğini göstermektedir (Detaylı bilgi için http://www.lcbi.nlm.nih.gov/omim/ internet adresindeki Online Mendelian Inheritance in Man 1999 adlı sayfaya bakınız). Laurent Abel ve meslektaşları (1991), Brezilyalı 20 ailenin pediğri analizini yaptılar ve kendi verilerinin SM1 lokusunun 2 kodominant alele sahip olduğu şeklindeki model ile uyumlu olduğunu buldular. Bu alellerden birisi için homozigot olan bireyler söz konusu hastalığa karşı duyarlı, diğer alel için homozigot olan bireyler ise dirençlidir. Heterozigotlar ise orta derecede bir dirençliliğe sahiptirler. *S. mansoni* ile kontamine olmuş suların kullanıldığı bölgelerde, kişilerin gösterdikleri enfeksiyon şiddetine bakarak, onların genotiplerini büyük bir doğrulukla tahmin etmek mümkündür. Abel ve meslektaşları, incelemiş oldukları Brezilya populasyonunda insanların yaklaşık olarak %60 homozigot dirençli, %5'nin homozigot duyarlı ve %35'inin de heterozigot olduklarını tahmin etmişlerdir.

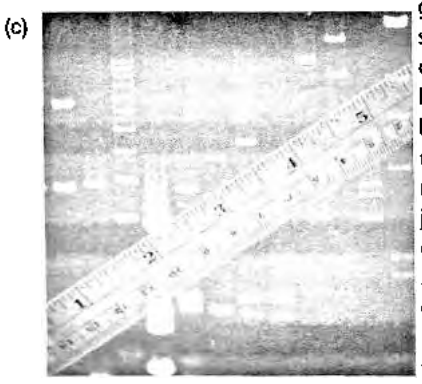
SM1 lokusunun aksine, diğer pek çok lokus için fenotiplerine bakarak bireylerin genotiplerini tahmin etmek zor ya da imkansızdır. Bu nedenle alelik çeşitliliği çalışan biyologların çoğu, ya doğrudan aleller tarafından kodlanan proteinlere ya da bu alellerin bizzat DNA'larına bakarlar. Bunları yapmak için pek çok metot vardır ve bu metotların çoğu jel elektroforezi adı verilen teknikle ilgilidir. Jel elektroforez tekniğinde, molekülleri büyüklük, kütle ve elektriksel yüklerine göre ayırmak için levha şeklideki jelatin benzeri bir yürütme ortamı ve bir elektriksel alan kullanılır (bkz. Kutu 4.1).

KUTU 4.1 Jel elektrofezi

Jel elektroforezi populasyonlardaki genetik varyasyon miktarını hesaplamak için yaygın olarak kullanılan bir tekniktir. Özetle elektroforez, molekülleri birbirinden ayırmada kullanılan bir tekniktir. Temel bir elektroforez seti Şekil 4.1-a'da görüldüğü gibidir. Jelin kendisi nişasta, agar veya poliakrilamid gibi bileşenlerin birinden yapılmış olan jelatin benzeri gözenekli bir levhadır. Jelin bir ucunda veya bazen de ortasında, örneklerin jele uygulandığı kertik veya oyuklar bulunur. Araştırmacı ayrıştırılacak molekül karışımını







Şekil 4.14 ***Jel elektroforezi*** (a) Bu diyagram bir elektroforez sistemi için gerekli asgari ekipmanları göstermektedir. Burada gösterilen düzenekte yer alan güç kaynağı basit olarak 5 tane 9 voltluk pilden oluşur. Bu piller yaklaşık 49 voltluk bir güç kaynağı oluştur. Araştırmacılar, güç kaynağı olarak genellikle voltaj ve zaman ayarlamasını olası kılan değişik güç kaynakları kullanırlar. (b) Bu diyagram bir protein elektroforezi sonuçlarını göstermektedir. Fotoğraftaki jel PGM enzimi için boyanmıştır. Eğer bir birey enzimin iki formuna da sahipse jel üzerinde aynı hizada iki bant gözükür. Enzime ait alternatif formları farklı alellerin birer ürünleri olarak kabul ettiğimizden (Feder vd. 1989a), jel üzerinde iki banda sahip olan bir bireyin heterozigot olduğunu çıkarsayabiliriz. Şekilde verilen jel, üç farklı alelin bulunduğunu ve bu örnekteki 20 sinekten 8'inin PGM lokusu için heterozigot olduğunu göstermektedir (Jeff Feder, University of Notre Dame). (c) Bu fotoğraf DNA fragmentleri elektroforezinin sonuçlarını göstermektedir. Jeldeki DNA fragmentleri etidyum bromid ile boyanmıştır. Etidyum bromid, ultraviyole ışığına tabi tutulduklarında DNA fragmentlerinin bantlar şeklinde görünmelerini sağlar. DNA fragmentleri ne kadar küçük ise, jelin dip kısmına o kadar yakın bantlar oluştururlar (National Institutes of Healt/Custom Madical Stock Photo, Inc.).

KUTU 4.1 Devamı

içeren solüsyonu pipet aracılığıyla bu oyuklara doldurur. Araştırmacı daha sonra, ıslak kalmasını ve elektrik akımını iletmesini sağlamak için, jeli bir tampon çözelti içerisine yerleştirir. Elektrotlara bağlanmış olan bir güç kaynağı jel ortamında bir elektriksel alanın oluşmasını sağlar.

Proteinler ve DNA dahil, çoğu biyolojik moleküller çözeltilerde elektriksel olarak yüklüdürler. Elektriksel olarak yüklü olduklarından, bu moleküller elektriksel alanın etkisi ile jelde hareket ederler. Örneğin, negatif yüklü moleküller pozitif elektrota doğru hareket ederler. Bir molekülün jelde hareket etme hızı bir takım etkenlerle belirlenir. Bunların bazıları;

1. Molekülün elektrik yükünün, molekülün kütlesine olan oranı. Elektriksel yükü yüksek, kütlesi küçük olan moleküller daha hızlı hareket ederler.
2. Molekülün fiziksel büyüklüğü. Küçük moleküller jeldeki gözeneklerden daha kolaylıkla geçerler ve dolayısıyla daha hızlı hareket ederler.

Eğer jel üzerindeki oyuklara uygulanan karışım farklı yük-kütle oranları ve/veya farklı büyüklüklere sahip moleküller içeriyorsa, bu moleküller jelde farklı hızlarda hareket edeceklerinden birbirlerinden ayrılacaklardır.

Protein elektroforezi

Bir lokusta bir enzimi kodlayan iki alelin olduğunu varsayın. Enzimlerin protein olduklarını ve proteinlerin de amino asit dizilerinden meydana geldiğini hatırlayın. Birkaç pozisyonda farklı amino asit bulunduran enzim varyasyonlarını kodlayan iki alelimiz olduğunu farz edin. Aynı lokustaki aleller tarafından kodlanan bir enzimin farklı versiyonları **allozimler** (**allozymes**) olarak adlandırılır. Eğer bir allozim negatif yüklü, diğeri nötr veya pozitif yüklü amino asitlere sahip ise, bu durumda söz konusu proteinin iki varyasyonu farklı net elektrik yüküne sahip olacaktır.

Çalıştığımız enzim lokusu için bir bireyin genotipini saptamak amacıyla, bireyin söz konusu proteinlerini elde edebilir ve bu proteinleri elektroforez jeli üzerinde ayırma işlemine tabi tutabiliriz. Sonra jeli, içerisinde söz konusu enzim tarafından katalizlenen substrat ve oluşacak kimyasal reaksiyon ürününe bağlanacak bir boyanın bulunduğu bir küvete yerleştiririz. Belirtilen bileşenleri içeren bu küvet, jeli sadece çalışılan enzimin substratla reksiyona girdiği noktalarda boyayacaktır. Eğer jel tek bir boyama noktasına (bant) sahipse, çalıştığımız birey bu enzimin sadece bir versiyonuna sahiptir. Dolayısıyla, bu birey homozigot olmalıdır. Diğer taraftan, eğer jel üzerinde iki boyanmış nokta (bant) meydana gelmişse, birey söz konunu enzimin iki versiyonuna sahiptir, yani birey heterozigottur. Birçok bireyden alınan protein örneklerini jel üzerinde yan yana yürüterek, aynı hizada meydana gelen boyanma noktalarını, yani bantları, birbirleriyle karşılaştırabiliriz (Şekil 4.14b).

DNA elektroforezi

Yine bir lokusta iki alelin bulunduğunu varsayın. Başka bir ifade ile, bu aleller farklı DNA dizilerine sahiptir. Bu durumda farklı genotiplere sahip bireyleri birbirinden ayırt etmemizi sağlayacak elektroforeze dayalı bir dizi metot vardır. Bu metotların hepsi, farklı dizilere sahip aleller farklı büyüklükte DNA fragmentleri oluşturacak şekilde DNA'yı hazırlama yöntemine dayanır.

DNA molekülü, öncelikle her bir nükleotidte bulunan fosfat grubu nedeniyle solüsyon içinde negatif yüklüdür. Uzunlukları ne olursa olsun, tüm DNA molekülleri yaklaşık aynı yük/kütle oranına sahiptirler. Ancak, küçük DNA molekülleri elektroforez jelinde daha hızlı hareket ederler. Eğer bir jel üzerinde değişik uzunluğa sahip DNA fragmentleri içeren bir karışım yürütülürse, bu DNA fragmentleri büyüklüklerine göre birbirinden ayrılır. Eğer jel üzerindeki bantları boyar veya floresans hale getirerek görünür kılarsak, bu bantları fragment büyüklüğüne göre ayırt edebiliriz (Şekil 4.14c). Farklı bireylerden izole edilmiş olan DNA'ları aynı jel üzerinde yan yana yürütebiliriz. Farklı genotiplere sahip bireyler farklı bantlanma modelleri meydana getirecektir. Örnek için ana metne bakınız.

Araştırmacıların, genotipleri belirlemek için elektroforezi nasıl kullandıklarına dair örneğimiz insanlarda *CC-CKR-5* olarak adlandırılan gen ile ilgilidir. Bu gen 3. kromozom üzerinde yer alır ve sıklıkla CCR5 olarak kısaltılan C—C kemokin reseptör-5 adlı proteini kodlar. CCR5 akyuvar hücrelerinde bulunan bir yüzey proteinidir. Adından da anlaşılacağı gibi, CCR5'in fonksiyonu diğer immün sistemler tarafından salınan ve kemokinler olarak adlandırılan sinyal moleküllerini bağlamaktır. Bir akyuvar hücresi kendi yüzeyindeki reseptöre bağlanan kemokinler tarafından

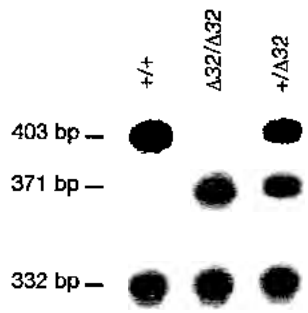
uyarıldığında, bu hücre enfeksiyonla mücadele etmek için iltihaplı dokuya hareket eder. CCR5'i ilginç kılan özelliklerden birisi de bunların, çoğunlukla cinsel ilişki ile bulaştırılan HIV-1 suşları tarafından ko-reseptör olarak kullanılmasıdır.

Bölüm 1'de de bahsedildiği gibi, HIV-1 virionları konak hücreye girmek için kendilerine ait Env adlı proteinini kullanırlar. Env proteini önce bir hücre yüzey proteini olan CD4'e daha sonra da CCR5'e bağlanmak suretiyle çalışıyor gibi görünmektedir. Env, CCR5'e bağlandığında viral kılıfın konak hücre zarı ile birleşmesini başlatır. Bu birleşme viral özün konak hücre stoplazmasına aktarılmasını sağlar.

Rong Liu ve meslektaşları, 1996 yılında, eşeysel yolla bulaştırılan HIV-1 suşlarınca oluşturulan enfeksiyona karşı duyarlılığı etkileyen CCR5 lokusunda varyasyon bulunduğunu keşfettiler. Liu ve meslektaşları, HIV-1 pozitif oldukları bilinen kişilerle hiçbir koruma önlemi almadan birçok kez cinsel ilişkiye girmiş fakat, hastalığa yakalanmamış iki kişiyi çalıştılar. Araştırmacılar, söz konusu iki kişinin CCR5 geninin kodlama yapan bir bölgedeki 32-baz çiftlik bir delesyon için homozigot olduklarını keşf ettiler. Delesyon nedeniyle, kodlanan protein oldukça kısa ve fonksiyonsuzdur. Böylece, yüzeylerinde CCR5 bulundurmayan, delesyon için homozigot olan hücreler bir enfeksiyon başlatmak için CCR5'e bağlanmak zorunda olan HIV-1 virionlarına hiç bir yardım sunmazlar.

Fonksiyonel aleli *CCR5*-+, ya da sadece + ve 32 baz çiftlik delesyona sahip olan aleli de *CCR5*-Δ32, ya da sadece Δ32, olarak adlandıracağız. + / + genotipine sahip bireyler HIV-1 enfeksiyonuna duyarlıdır; heterozigot + / Δ32 genotipine sahip bireyler de duyarlıdırlar. Fakat, bunlarda AIDS çok yavaş bir şekilde gelişir; Δ32 / Δ32 genotipine sahip bireyler ise çoğunlukla eşeysel yolla bulaşan virüs suşlarına karşı dirençlidirler.

CCR5-Δ32 alelinin varlığını öğrenir öğrenmez, AIDS çalışan araştırmacılar hemen bu alelin ne kadar yaygın olduğunu bilmek istediler. Aynı aleli birinci araştırma grubundan bağımsız olarak keşfeden Michel Samson ve meslektaşları (1996), şu şekilde çalışan bir genotip belirleme testi geliştirdiler: Araştırmacılar, önce test edilmek istenen bireye ait hücrelerden DNA elde ettiler. Sonra araştırmacılar, bu genin 32 bazçiftlik delesyonu bulunduran birkaç yüz bazçifti uzunluğundaki bölgesinin çok sayıda kopyasını elde etmek için "polymerase chain reaction" (PCR) denen tekniği kullandılar. (PCR tekniği, DNA polimerazı sadece ilgilenilen DNA bölgesine yönlendiren spesifik primerlerin de var olduğu bir tüp içi DNA replikasyon sistemini kullanarak, hedef DNA bölgesinin pek çok kopyasını üretir). Daha sonra araştırmacılar, kesici enzimler kullanılarak çoğaltılmış DNA dizilerini kestiler ve ortaya çıkan DNA fragmentlerini elektroforez jel üzerinde yürüttüler. Sonuçlar Şekil 4.15'te gösterilmektedir. İki alelin her biri iki DNA fragmenti meydana getirir. *CCR5*-+ alelinin meydana getirdiği fragmentler 332- ve 403- baz çifti uzunluğundadır. Bir *CCR5-Δ32* alelinin meydana getirdiği fragmentler ise 332- ve 371- bazçifti uzunluğundadır. Jel üzerinde, homozigotlar kendi kulvarında sadece iki banda sahip iken, heterozigotlar üç banda sahiptir.



Şekil 4.15 DNA elektroforezi kullanılarak *CCR5* genotiplerinin belirlenmesi Bu jel üzerindeki her bir dikey sıra, birer bireyden elde edilmiş olan *CCR5* alellerinin DNA fragmentlerini içermektedir. Jel üzerinde koyu benek veya bantların yeri DNA fragmentlerin büyüklüğüne işaret etmektedir. Görüldüğü gibi, her genotip özgül bir bantlanma şekli gösterir. Samson vd. (1996)'dan alınmıştır. Nature © 1996, Macmillan Magazines Ltd.'in izniyle basılmıştır.

Birçok laboratuar, dünya çapında değişik yerel populasyonlarda *CCR5* genotiplerinin araştırmasını tamamlamışlardır. Jeremy Martinson ve meslektaşları (1997) tarafından yürütülen bir araştırmadan alınan veriler Tablo 4.4'te görülmektedir.

Alel Frekanslarının Hesaplanması

Yukarıda *CCR5-Δ32* aleli ile ilgili bir soru sormuştuk: Bu alel ne kadar yaygındır? Bu soruyu tam olarak cevaplamak için, *Δ32* alelinin incelenen değişik populasyonlardaki frekansını hesaplamak amacıyla Tablo 4.4'de genotiplerle ilgili verilen verileri kullanmamız gerekir. Bir alelin frekansı, o alelin belli bir populasyonda bulunan tüm aleller içindeki temsil payıdır.

Tablo 4.4 Değişik populasyonlarda *CCR5* genotipleri çeşitliliği

		Genotiplere göre birey sayısı			Alel frekansı (%)	
Populasyon	**İncelenen birey sayısı**	**+/+**	**+/Δ32**	**Δ32/Δ32**	***CCR5-+***	***CCR5-Δ32***
Avrupa						
Ashkenazi	43	26	16	1	79,1	20,9
İzlanda	102	75	24	3	85,3	14,7
İngiltere	283	223	57	3		
İspanya: Bask	29	24	5	0		
İtalya	91	81	10	0		
İrlanda	44	40	4	0		
Yunanistan	63	60	3	0		
Orta Doğu						
Kafkasya: Dağıstan	110	96	14	0		
Sudi Arabistan	241	231	10	0		
Yemen	34	34	0	0		
Asya						
Rusya: Udmurtia	46	38	7	1		
Pakistan	34	32	2	0		
Penjab	34	33	1	0		
Bengal	25	25	0	0		
Hong Kong	50	50	0	0		
Filipinler	26	26	0	0		
Moğolistan	59	59	0	0		
Tayland	101	100	1	0		
Borneo	151	151	0	0		
Afrika						
Nijerya	111	110	1	0		
Orta Afrika Cumhuriyeti	52	52	0	0		
Kenya	80	80	0	0		
Ivory Sahilleri	87	87	0	0		
Zambia	96	96	0	0		
Kalahari San	36	36	0	0		
Okyanusya						
Yeni Gine Sahilleri	96	96	0	0		
Fransız Polinezyası	94	94	0	0		
Aborjin Avustralyası	98	96	2	0		
Guam	59	58	1	0		
Fiji	17	17	0	0		
Amerikalılar						
Nuu-Chah-Nulth	38	37	1	0		
Meksika (Huicholes)	52	52	0	0		
Brezilya Yerlileri	98	98	0	0		
Jamaika	119	119	0	0		

Martinson vd. (1997)'den alınmıştır. Copyright © 1997. Nature Genetics. Nature Publishing Group. New York. NY.'nin izniyle basılmıştır.

Bir populasyondaki genetik varyasyonu belirlemek için, araştırmacılar bu populasyonda bulunan her bir alelin frekansını hesaplarlar.

Örnek olarak, Tablo 4.4'ün birinci satırında verilen verileri kullanılarak, Avrupa'da yaşayan Ashkenazi populasyonunda *Δ32* alelinin frekansını hesaplayacağız. Alel frekansını hesaplamada en basit yöntem, ilgili alelin kaç kopyasının bulunduğunu saymaktır. Martinson ve meslektaşları 43 bireyi incelediler. Her birey 2 alel kopyası taşır, dolayısıyla, araştırmacılar toplam olarak 86 alel kopyası incelemişlerdir. Bu 86 alel kopyasından 18 tanesi *Δ32* aleli kopyası idi: 16 tanesi heterozigotların her birinden ve 2 tanesi ise tek bir homozigottan. Buna göre, *Δ32* alelinin Ashkenazi populasyonundaki frekansı:

$$\frac{18}{86} = 0{,}209$$

ya da %20,9 dur. + alelinin frekansını hesaplayarak bu sonucun doğruluğunu kontrol edebiliriz. Bu da,

$$\frac{(52 + 16)}{86} = 0{,}791$$

ya da %79,1 dir. Eğer hesaplamalarımız doğruysa, iki alelin frekansının toplamı bir etmelidir ve ediyor da.

Ashkenazi populasyonundaki alel frekanslarını sayısallaştırmanın alternatif bir metodu, genotip frekanslarını kullanarak hesaplamaktır. Martinson ve meslektaşları 43 bireyi incelemişlerdir. Dolayısıyla genotip frekansları şöyledir:

+/+	*+/Δ32*	*Δ32/Δ32*
$\frac{26}{43} = 0{,}605$	$\frac{16}{43} = 0{,}372$	$\frac{1}{43} = 0{,}023$

Δ32 alelinin frekansı, *Δ32/Δ32* genotip frekansı ile *+/Δ32* genotip frekansının yarısının toplamıdır:

$$0{,}023 + \frac{1}{2}(0{,}372) = 0{,}209$$

Bu değer birinci metot ile bulunan değer ile aynıdır.

Değişik populasyonlarda alel frekanslarının belirlenmesi ilginç modeller ortaya çıkarabilir.

Tablo 4.4'ün ilk iki satırında yer alan populasyonlar için alel frekansları hesaplanmıştır. Tabloda verilen diğer populasyonlar için alel frekanslarının hesaplanmasını ve değişik populasyonların bulundukları yerlerin bir dünya haritası üzerinde gösterilmesini okuyuculara bırakıyoruz. Bu çalışmayı yapan okuyucular, bu allelerin dünya üzerinde yayılışı ile ilgili ilginç bir model keşfedeceklerdir. *CCR5-Δ32* aleli, %21'e varan bir frekans ile Kuzey Avrupa kökenli populasyonlarda oldukça yaygındır. Kuzey Avrupa'dan doğuya ve güneye gidildikçe, *Δ32* alelinin frekansı düşer. Orta Doğu ve Batı Asya gibi Avrupa'nın dışındaki bölgelerde *Δ32* aleli hemen hemen yoktur. Bölüm 5 ve 7'e bu dağılış modeline tekrar döneceğiz.

Tipik Bir Populasyonda Ne Kadar Genetik Çeşitlilik Vardır?

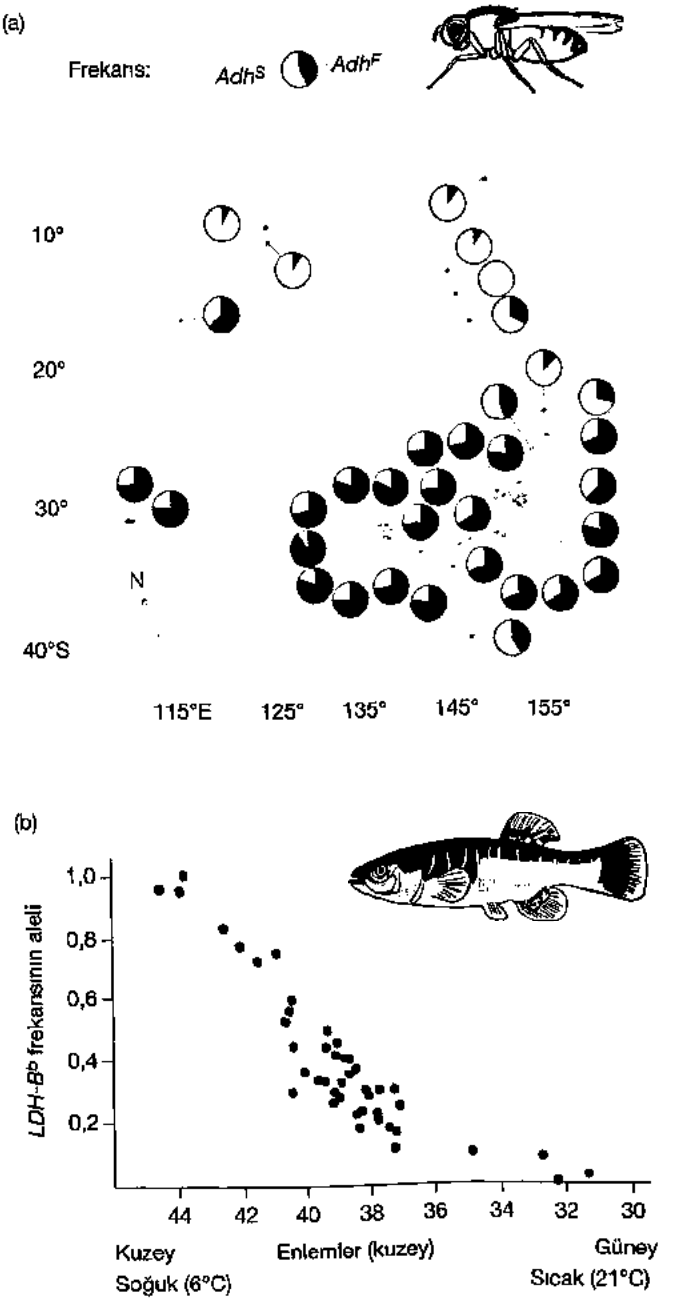
Evrim çalışan biyologlar 1960'ların ortalarından bu yana, yüzlerce bitki ve hayvan türüne ait populasyonda genetik çeşitliliği hesaplamak için enzim-jel elektroforezini kullandılar. İki çalışmadan edinilen veriler Şekil 4.16'da verilmektedir.

J.G. Oakeshott ve meslektaşları (1982), meyve sineğinde alkol dehidrogeneaz lokusundaki alelik çeşitliliği incelemişlerdir. Alkol dehidrogenaz, ya da Adh, şarap ve birada bulunan zehirleyici aktif bileşik olan etanolu parçalar ve meyveleri çürüttüğünden meyve sinekleri için çok daha önemlidir. Elektroforetik olarak ayırt edilebilen iki Adh allozimi vardır: Adh^F ve Adh^S. Buradaki F hızlı, S ise yavaş anlamında kullanılmış olup, allozimlerin bir elektroforez jelindeki hareket hızını ifade eder.

Eğer bir lokusta birden fazla alel var ise, populasyonun bu lokus için polimorfik olduğu söylenir.

Oakeshott ve meslektaşları, 34 Avustralya sinek populasyonlarında iki Adh allozi-minin frekanslarını belirlediler (Şekil 4.16a). Bu çalışma hemen hemen tüm meyve sineği populasyonlarının Adh lokusu için **polimorfik** olduklarını gösterdi. Yani, yaklaşık tüm populasyonlar iki aleli de bulundurmaktadırlar. Şekil 4.16a'da verilen harita, Avrupa ve Kuzey Amerika'da da tekrarlanan bir modeli ortaya koymaktadır: Adh^S aleli genellikle daha düşük enlemlerde (yani ekvatora yakın) daha yüksek frekansta iken, Adh^F aleli yüksek enlemlerde daha yüksek frekanstadır. Bu dağılış şeklinin neden böyle olduğu kesin değilse de, bunun Adh^S'in yüksek sıcaklıklarda daha kararlı olduğu gerçeği ile ilişkili olabileceği sanılmaktadır.

Dennis Powers ve meslektaşları (1991, 1998), Kuzey Amerika'nın Atlantik sahilleri boyunca yer alan koy, körfez ve haliçlerde yaşayan, bir dişli sazancık türü



Şekil 4.16 Enzim jel elektroforezi doğal populasyonlarda alelik çeşitliliği ortaya koyar (a) Bu harita üzerindeki pasta dilimi diyagramlar, alkol dehidrogenaza ait iki alelin meyve sineğinin Avustralya populasyonlarındaki frekanslarını göstermektedir: Adh^F (siyah) ve Adh^S (beyaz) Oakeshott vd (1982)'den alınmıştır. İzin alınarak basılmıştır. Copyright © 1991 Evolution. (b) Bu dağılım grafiği Amerika Birleşik Devletlerinin doğu sahilleri boyunca yayılış gösteren dişli sazancık (*Fundulus heteroclitus*) populasyonlarında, enlemin bir fonksiyonu olarak $Ldh\text{-}B^b$ alel frekansını göstermektedir. $Ldh\text{-}B^b$, laktat dehidrogenaz-B'nin elektroforetik olark ayırt edilebilen iki alelinden biridir; diğeri alel $Ldh\text{-}B^a$'dır. Powers vd. (1991)'in izni ile basılmıştır. Copyright © 1991, by Annual Reviews, www. AnnualReviews.org.

(*Fundulus heteroclitus*) populasyonlarında laktat dehidrogenaz-B lokusundaki alelik çeşitliliği çalıştılar. Laktat dehidrogenaz-B, veya Ldh-B piruvatı laktata dönüştüren önemli bir enzimdir. Bu durum hem glikoz üretiminde hem de aerobik metabolizmada önemlidir. Ldh-B'nin elektroforetik olarak ayırt edilebilen iki allozimi vardır: $Ldh\text{-}B^a$ ve $Ldh\text{-}B^b$. Powers ve meslektaşları, Maine'den Georgia'ya kadar olan dişli sazan populasyonlarında Ldh-B allozimlerinin frekanslarını saptadılar. Bu araştırma çoğu populasyonların polimorfik olduklarını göstermiştir. Ayrıca, Şekil 4.16b'deki dağılış grafiğinin gösterdiği gibi, güçlü bir coğrafik model vardır: $Ldh\text{-}B^a$ güney populasyonlarında daha yüksek frekansta bulunurken, $Ldh\text{-}B^b$ kuzey populasyonlarında daha yüksek frekansta bulunur. Bu dağılış modeli anlamlıdır, çünkü $Ldh\text{-}B^b$ düşük sıcaklıklarda daha yüksek katalitik aktiviteye sahipken, $Ldh\text{-}B^a$ yüksek sıcaklıklarda daha yüksek katalitik aktiviteye sahiptir.

Yukarıdaki iki paragrafta ele alınan çalışmalara benzer araştırmalardan genel bir sonuç çıkarmak için, populasyonlardaki lokuslarda var olan alelik çeşitlilik ile ilgili verilerin bir özetini yapmamız gerekir. Yaygın olarak kullanılan iki özetleyici istatistik metodu vardır: Ortalama heterozigotluk ve polimorfik olan lokus yüzdesi. Ortalama heterozigotluk iki eş yolla yorumlanabilir: tüm lokus için heterozigotların ortalama frekansı olarak, ya da ortalama birey genotipinde heterozigot olan lokusların fraksiyonu olarak. Polimorfik lokusların yüzdesi ise, bir populasyonda en az iki alel bulunduran lokusların oranını ifade eder.

Enzim elektroforez çalışmaları doğal populasyonların önemli derecede genetik varyasyonlara sahip olduklarını göstermiştir. Şekil 4.17, omurgalı ve omurgasız hayvanlar ve bitkilerden elde edilen ortalama heterozigotluk verilerini özetlemektedir. Kaba bir genelleme ile, tipik bir doğal populasyonda enzim lokuslarının %33 ile %50'i polimorfiktir ve ortalama olarak birey lokuslarının %4-15'i için heterozigottur (Mitton 1997).

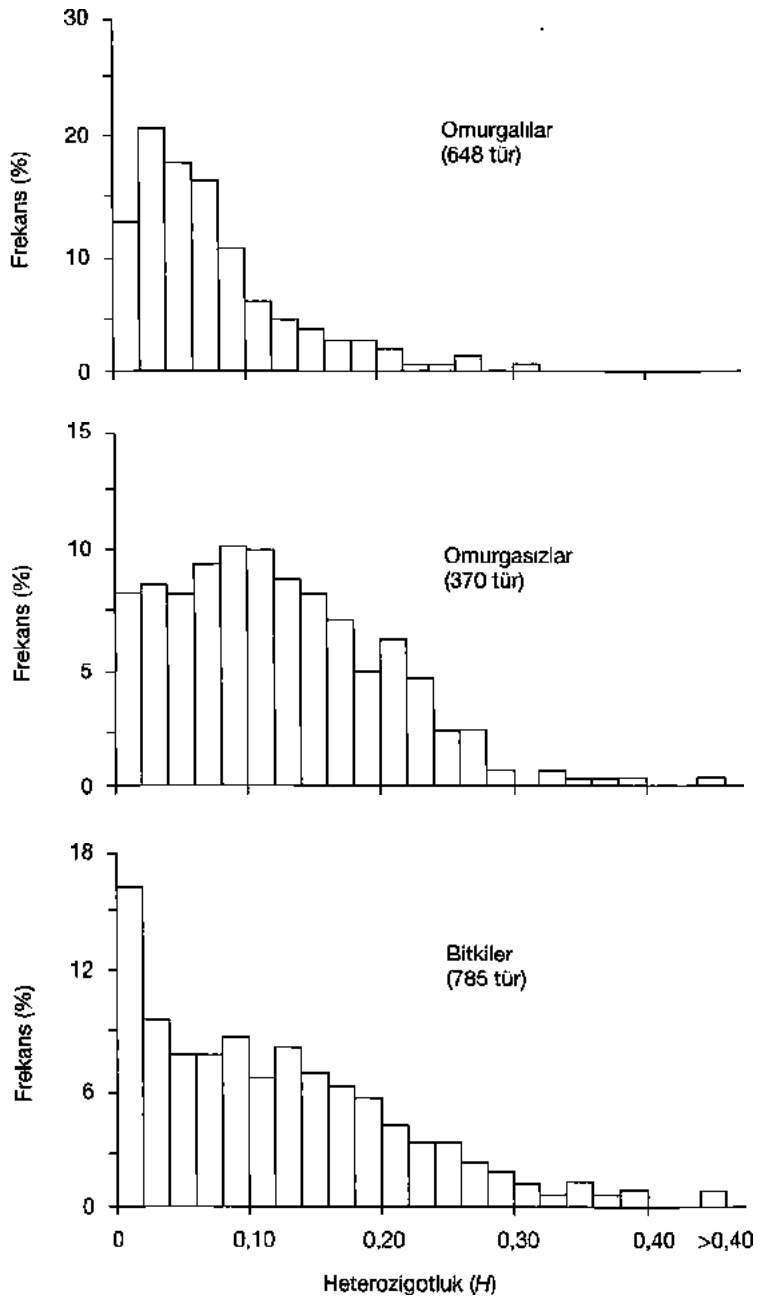
Protein varyasyon analizleri, tipik bir populasyonda kodlama yapan tüm lokusların üçte biri ile yarısı arasında polimorfik olduklarını göstermektedir...

Doğrudan alellerin DNA'larını analiz eden metotlar genetik çeşitliliğin ortaya konulmasında daha da güçlüdürler. Bunun nedeni, bir lokustaki DNA dizisinde meydana gelen her değişimin elektroforetik olarak kolaylıkla saptanabilen bir protein oluşturmamasıdır. Günümüze kadar en yoğun şekilde çalışılmış lokuslardan birisi, insanlarda kistik fibrozis (cystic fibrosis) ile ilişkili genin lokusudur. Kromozom 7 üzerinde yer alan bu lokus, "cystic fibrosis transmembrane conductance regulator (CFTR)" denen bir proteini kodlar. CFTR, akciğer ve barsakları astarlayan mukus membranlarda açığa çıkarılan bir yüzey proteinidir. Gerald Pier ve meslektaşları (1997), CFTR proteininin önemli fonksiyonlarından birinin akciğeri astarlayan hücrelere *Pseudomonas aeruginosa* bakterisini sindirme ve yok etme yeteneği sağlamak olduğunu göstermişlerdir. CFTR geninde fonksiyon kaybına neden olan mutasyonlar için homozigot olan bireyler kistik fibrozise sahiptirler. Bu hastalar, sonuçta şiddetli akciğer hasarına yol açan kronik *P. aeruginosa* enfeksiyonundan muzdariptirler. Moleküler genetikçiler 15.000'den fazla kistik fibrozis hastasından elde ettikleri, toplam 30.000'den fazla CFTR alelinin DNA dizilerini çalışmışlardır. Araştırmacılar, bu tek lokusta, 500'den fazla fonksiyon-kaybı mutasyonu keşf etmişlerdir (Şekil 4.18). Bölüm 5'te CFTR genine tekrar döneceğiz.

... oysa doğrudan DNA dizisi varyasyonları ile ilgili ilk çalışmalar, polimorfizmin daha da fazla olabileceğini göstermektedir.

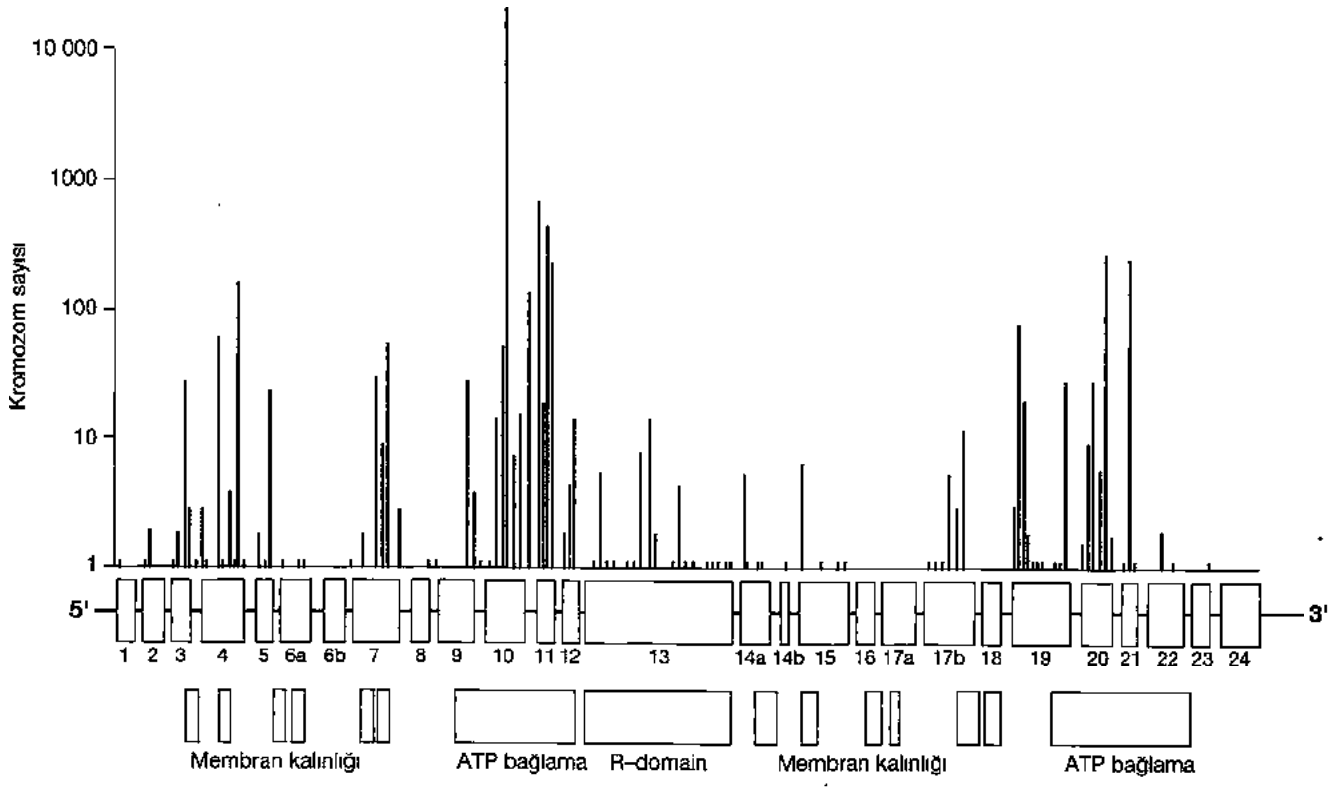
Neden Populasyonlar Genetik Olarak Çeşitlidir?

Bu seksiyonun başında işaret ettiğimiz gibi, çoğu populasyonlarda genetik çeşitliliğin az olmasını bekleyen klasik görüş yanlıştır. O halde, populasyonlarda var olan zengin çeşitlilik nasıl açıklanabilir? İki modern görüş klasik görüşün yerini almıştır.



Şekil 4.17 Enzim elektroforezleri, çoğu populasyonların önemli derecede genetik çeşitliliğe sahip olduklarını göstermektedir Bu histogramlar hayvan ve bitki türleri arasında enzim heterozigotluklarının dağılışını göstermektedir. Örneğin, tüm bitki türlerinin yaklaşık %7'si; 0,08 ile 0,10 arası bir heterozigotluğa sahiptir. Heterozigotluk iki şekilde izah edilebilir: ya lokus başına heterozigot olan bireylerin ortalama yüzdesi olarak, ya da birey başına heterozigot olan lokusların ortalama yüzdesi olarak. Avis (1994) s. 19, Şekil 2.2'den alınmıştır. © Chapman and Hall. Kluwer Academic Publishers'ın izni ile basılmıştır.

Denge ya da seçilimci (selectionist) teoriye göre, genetik çeşitlilik— nadir bireyleri, heterozigotları veya farklı zaman ve mekanlarda farklı alelleri koruyan —doğal seçilim tarafından korunur. Nötral teoriye göre ise, çoğu polimorfik lokuslardaki allelerin çoğu fonksiyonel olarak ve seçilim yönünden eşittir. Buna göre, genetik çeşitlilik seçilim tarafından elemine edilmediği için sürdürülür. Seçilimci ve nötral teorileri daha detaylı olarak Bölüm 5, 7 ve 18'de tekrar ele alacağız.



Şekil 4.18 DNA dizi analizi çalışmaları, insanlardaki kistik fibrozis lokusunda önemli derecede genetik çeşitlilik varlığını ortaya koymuştur Bu grafik kistik fibrozis lokusunda hastalık nedeni olan 30.000'in üzerinde alelin çalışılması ile saptanan fonksiyon-kaybı mutasyonların miktarı ve yerleşimini göstermektedir. Histogramlar, bulunan her bir mutant alel kopyasının sayısını göstermektedir. Histogramların altındaki lokus haritası (buradaki kutular ekzonları temsil eder), her bir mutasyonun CFTR genindeki yerleşimini göstermektedir. Her kutu ekzonları belirtmektedir. Grafiğin dibindeki kutular, genin kodlama yapan bölgelerinin fonksiyonlarını belirtmektedir. Tsui (1992)'deki s. 395, Şekil 2'den alınmıştır. Copyright © 1992, Elsevier Science'ın izniyle basılmıştır.

Özet

Mutasyonlar, tek bir baz değişiminden tüm kromozom takımının duplikasyonuna ve etki bakımından hiç bir amino asitin değişmemesinden tek bir amino asit değişimine, yeni bir genin yaratılmasına ve genomun duplikasyonuna kadar geniş bir yelpazeyi içerir.

Nokta mutasyonlar, DNA sentezi sırasında DNA polimerazın yaptığı hatalar veya kimyasal mutajenler ya da radyasyon ile hasara uğratılmış DNA zincirlerinin tamiri sırasında tamir enzimleri tarafından yapılan hatalar sonucu ortaya çıkar. Kodonların birinci ve ikinci pozisyonundaki nokta mutasyonlar sıklıkla proteinlerin amino asit dizisinde değişime neden olan değiştirici baz değişimleri ile sonuçlanırlar. Kodonun üçüncü pozisyonundaki mutasyonlar genellikle proteinlerin amino asit dizisinde değişimlere neden olmayan suskun baz değimleri ile sonuçlanır. Nokta mutasyonlar yeni aleller oluşturur.

Mutasyon oranı hem genomu oluşturan genler hem de türler arasında değişkenlik gösterir. Hem DNA polimeraz hem de yanlış baz eşleşmesi tamir mekanizması ile ilişkili birçok lokus kalıtılabilir varyasyonlar gösterirler. Bunun sonucunda mutasyon oranı, doğal seçilim ve diğer evrimsel süreçlere cevap verebilen bir özelliktir.

En yaygın yeni gen kaynakları krossing-over sırasında ortaya çıkan duplikasyon olaylarıdır. Duplikasyon sonucu oluşan bir gen kendi atasal geninden farklılaşarak, farklı fonksiyona sahip yeni bir lokus ya da fonksiyonsuz bir yalancı gen halini alabilir. Keza, mRNA'lar reverse-transkripsiyona uğrayıp genoma yeni bir bölgeden dahil olduğunda da yeni genler ortaya çıkabilir.

Kromozom değişimleri geniş bir mutasyon sınıfını oluşturur. İnversiyona uğramış bölge içerisinde kalan lokuslar arasındaki rekombinasyon frekansını düşürdüklerinden, kromozom inversiyonları şaşırtıcı evrimsel etkilere sahiptirler. Bunun sonucunda, inversiyona uğramış bölge içerisinde kalan aleller bağımsız kalıtılma yerine bir grup halinde kalıtılma eğilimindedirler. Poliploidi tam bir kromozom setinin duplikasyona uğra-

masıyla karakterize edilen bir durumdur. Poliploydi bitlilerde yaygın olup, poliployit bireyler kendilerini veren populasyondan genetik olarak izole olduklarından önemlidir.

Evrim çalışan biyologlar, doğrudan alel tarafından kodlanan proteinlere veya bizzat alellerin kendi DNA'larına bakmak için jel elektroforezini kullanarak populasyonlardaki alelik çeşitliliği hesaplarlar. Bu tür çalışmalar, doğal populasyonların önemli derecede genetik çeşitlilik bulundurduklarını göstermiştir.

Buraya kadar verilenler ışığında, alel ve genlerin nereden geldikleri ve çoğu populasyonlarda var olan genetik çeşitlilik hakkında bir şeyler biliyor olduğumuzdan, odaklanmamızı değiştirmeye ve farklı bir soruyu sormaya hazırız: Bir populasyondaki bu yeni alel ve genlerin akıbetini ne belirler? Bu konu, Bölüm 5 ve 6'nın konusudur.

Sorular

1. Evrim çalışan bir biyolog olan Graham Bell (1997) şöyle demiştir: "Çoğu mutasyonlar fazla zararlı değildir. Adapte olabilirlik üzerine olan saldırı, öldüren veya sakat bırakan mutasyonların hücumundan ziyade, daha çok, yavaş bir şekilde ortaya çıkan ve sağlık ve dinçlik üzerine çok az ya da hemen hemen hiç etkisi olmayan mutasyonların saldırısı ile oluşturulur" (Bell 1997). Bu saptama, meyve sineğinde ve diğer bazı organizmalarda yapılmış olan klasik deneylerle desteklenmektedir. Ancak, en çok bilinen insan mutasyonları ciddi hastalıklara neden olurlar (örnek olarak Tablo 4.2b'ye bakınız). İnsanlardaki mutasyonların, nitelik olarak diğer canlılardaki mutasyonlardan farklı olması mümkün müdür? Ya da, mutasyonların oldukça zararlı olduğu şeklindeki anlayışımız, insan mutasyonlarının küçük bir seti üzerindeki yoğun çalışmalardan mı etkilenmiştir? β-globin gibi bir gen için, küçük etkilere sahip mutasyonların hangi sıklıkta ortaya çıktığını belirlemek için nasıl bir yol izlerdiniz?
2. Schlager ve Dickie (1971) faredeki kürk rengi mutasyon oranını belirlemek için yola koyuldular. Bu araştırmacılar altı yıl harcayarak, 28 akraba ırka ait binlerce kız-erkek kardeş çiftleşmesinden elde edilen yedi milyondan fazla farede beş kürk rengi genini incelediler. Her bir gen için iki mutasyon oranını çalıştılar: (1) bir genin fonksiyon kaybı ile sonuçlanan, başka bir forma dönüşmesi ile ilgili mutasyon oranı ve (2) mutant bir genin geri mutasyon ile tekrar normal formuna dönüşme oranı. Örneğin, 67 395 test çaprazlamasında, normal (renklenmeyi sağlayan) genden fonksiyonsuz "albino" genine sadece üç kez, $44{,}5 \times 10^{-6}$'lık bir mutasyon oranını ile dönüşüm olmuştur. İlginçtir ki, tüm kürk rengi genlerinde geriye mutasyonların (örneğin albinodan normal renge dönüşüm) oranları tipik olarak $2{,}5 \times 10^{-6}$ civarındadır ve fonksiyon kaybına neden olan orandan hemen her zaman daha düşük olarak tesbit edilmiştir. Genin tekrar fonksiyon kazanmasını sağlayabilecek mutasyonlara karşılık, tek bir genin fonksiyon kaybına neden olabilecek farklı tüm mutasyonları düşünün. Fonksiyon kaybı-mutasyonların oranı neden fonksiyonun tekrar kazanılmasını sağlayan geri mutasyonların oranından her zaman daha yüksektir?
3. Voelker, Schaffer ve Mukai (1980), belli tip bir protein ile ilgili mutasyon oranını belirlemek amacıyla, 1000 sinek soyunu 220 nesil çalıştılar. 3 111 598 çaprazlamada, bu proteinde yeni değiştirici baz değişimine (proteinin elektrik yükündeki çok küçük bir değişim ile belirlenen) sahip 16 sinek bulmuşlardır. Bu sonuç $5{,}1 \times 10^{-6}$'lık bir mutasyon oranın işret eder. Bununla birlikte, bu mutasyonların sadece 4 tanesi gerçekte protein fonksiyonunu değiştirmiştir; geri kalan 12 mutasyon ise protein fonksiyonu üzerine saptanabilen bir etki yapmamıştır. Eğer Voelker ve arkadaşları fonksiyon kaybı-mutasyonların oranını hesaplasalardı, belirlemiş oldukları mutasyon oranı daha düşük mü yoksa daha yüksek mi olurdu? Eğer bu araştırmacılar suskun baz değişimi oranını da hesaplayabilmiş olsalardı, belirledikleri mutasyon oranı daha düşük mü yoksa daha yüksek mi olurdu? Sadece protein yükünde meydana gelen değişimi ölçerek, bu araştırmacıların meydana gelmiş olan tüm değiştirici baz değişimlerini hesaplayabildiklerini düşünüyor musunuz? Mutasyon oranını belirlemede en etkili yolun ne olabileceği hakkında düşünceniz nedir?
4. Bu bölümde, iki tür özelikte mutasyonların sonuçlarını tanıttık: hemoglobin yapısında olduğu gibi fenotipik özellik ve mutasyon oranının kendisi. Bu iki özellik çeşidi arasındaki ayrımı netleştirmek için aşağıdaki listeyi inceleyiniz. Bu proteinlerin hangileri mutasyon oranını etkileyebilir? Bu proteinlerin hangileri mutasyon oranını etkilemez, ancak bunun yerine organizmanın başka özelliklerini etkiler?

Protein	*Proteinde meydana gelen mutasyon örneği*
• β-globin	• Orak hücreye dönüşme eğilimini artırır
• Yanlış baz eşleşmesini onarıcı proteinler	• Hasar görmüş DNA tamirini artırır
• Melanin (kürk-rengi proteini)	• Siyah kürk yerine kırmızı kürk oluşumunu sağlar
• Büyüme hormonu	• Cücelik veya devlik
• DNA polimeraz	• DNA replikasyonu sırasında hızı artırır ve etkinliği azaltır

5. "Fazladan yazılım" mekanizmasının keşfedilmiş olması bir DNA parçasının tamamen farklı ve fonksiyonel iki proteini kodlamasının olası olabileceğini göstermektedir. İmkansız gibi görülen bu olayı daha detaylı olarak açıklayalım. Üç amino asit uzunluğunda küçücük bir polipeptidi kodlayan 12 baz uzunluğunda küçücük bir gen keşfettiğimizi varsayın.

- DNA ACUGCUGUCUAA
- Amino asit tri-ala-val-dur

Şimdi, bu gene sahip bir organizmanın lös-lös-ser amino asitlerinden oluşan diğer bir küçük polipeptitten yarar sağladığını varsayın. Eğer organizma gen transkripsiyonunu ikinci bazdan başlatmış olsa idi, bu mümkün olur muydu? Daha iyi anlamak için Şekil 4.3b'deki genetik koda tekrar bakınız. Varsayalım ki bu organizma lös-lös-ser yerine pro-lös-ser bulunduğunda daha fazla yarar sağlıyor olsun. Bu değişimin sağlanması için ne tür mutasyonlar gereklidir ve bu mutasyonlar yukarıda verilen orijinal proteinin amino asit dizisini bozar mıydı? Genel olarak, orijinal proteini değiştirmeyecek, ancak 'fazladan yazılım' ile meydana gelen diğer proteinde amino asit değişimini sağlayacak ne tür mutasyonlar oluşabilir?

6. Kırmızı ve yeşil renk görme pigmenti genlerince kodlanan amino asit dizileri insanlarda %96 aynıdır (Nathans vd. 1986). Bu iki lokus X-kromozomu üzerinde bir birine yakın bulunurken, mavi pigmentle ilgili lokus kromozom 7 üzerinde bulunur. Primatlar arasında sadece Eski Dünya maymunları, büyük insansı maymunlar ve insan üçüncü bir pigment genine sahiptirler. Yeni Dünya maymunları X-kromozomu bağlantılı tek bir pigment genine sahiptir. Buna göre şu üç hipotezi yorumlayınız:
   - X-kromozomu üzerinde bulunan iki görme pigmenti lokusundan biri, bir gen duplikasyonu olayı sonucu meydana gelmiştir.
   - Gen duplikasyonu olayı, Yeni ve Eski Dünya maymunları iki görme pigment genine sahip bir ortak atadan ayrıldıktan sonra meydan gelmiştir.
   - Kırmızı ya da yeşil pigment geninin mutant bir formunu taşıyan erkekler, erkek primat atalarımız ile aynı renk görme şekline sahiptirler.
7. Kromozom sayıları tam kromozom takımının duplikasyonundan ziyade küçük çaplı değişmeler ile evrimleşebilir. Örneğin, evcil at diployit takımında 64 kromozoma sahip iken, bir Asya alttürü olan Przewalski atı diployit takımında 66 kromozoma sahiptir. Przewalski atının $2n = 64$ kromozoma sahip bir atadan evrimleştiği düşünülmektedir. Soru şudur: Fazla kromozom çifti nereden köken almıştır? Przewalski atında tamamen yeni bir kromozom çiftinin ortaya çıkmış olması imkansız gibi görünmektedir. Przewalski atındaki yeni kromozomun kökenini açıklayacak bir hipotez geliştirmek için yandaki şekli inceleyiniz. Çizim, Przewalski atı ile evcil at çaprazlandığında meydana gelen hibritlerde belli kromozomların nasıl sinaps oluşturduklarını göstermektedir (Short vd. 1974). Diğer kromozomlar normal bire bir eşleşme gösterirler.

   Sizce, kromozom sayısındaki bu tür tedrici değişimler mevcut tüm genlerin sayısında ortaya çıkan bir değişim ile mi, yoksa sadece aynı sayıdaki genin yeniden düzenlenmesi ile mi ilgilidir?
8. Eğer şimdiye kadar yapmadıysanız, her populasyondaki CCR5-+ ve CCR5-Δ32 alellerinin frekansını hesaplayarak Tablo 4.4'ü tamamlayınız. CCR5-Δ32 alelinin global dağılışını açıklamak için herhangi bir hipotez öncrebilir misiniz? Tabloda sunulan bilgilerle başka hangi sorular sorulabilir? Yapabildiğiniz kadar fazla sayıda soru içeren bir soru listesi hazırlayınız. Daha sonra, bu sorulardan birini seçiniz ve soruyu cevaplayacak bir araştırma projesi tanımlayınız.
9. Bitkilerde nesil verme süresinin yeni döllerdeki mutasyon oranını etkilediğini gördük: uzun ömürlü bitkilerin meyveleri, kısa ömürlü bitkilerin meyvelerine göre daha fazla mutasyona sahiptirler. Bunun açık nedeni, bitkilerde gamet oluşumu öncesinde çok sayıda somatik hücre bölünmesinin meydana gelmesidir.
   a. Aynı durumun hayvanlar için de geçerli olabileceğini düşünüyor musunuz? Yani, nesil verme süresi hayvanların bireysel olarak ürettiği gametlerde mutasyon birikimi üzerine etkili olabilir mi? Neden evet, ya da neden hayır?
   b. Memelilerde, sperm hücreleri spermatogonia adı verilen ve ömür boyunca hücre bölünmesi geçiren ana hücreler tarafından üretilirken, yumurta hücreleri sadece fetal gelişim esnasında üretilirler. Gamet başına ortalama mutasyon sayısının erkekler ve dişilerde farklı olduğunu düşünüyor musunuz? Neden evet ya da neden hayır? Şu literatüre bakınız:

Shimmin, L. C., B. H.-J. Chang, W.-H. Li. 1993. Male-driven evolution of DNA sequences. *Nature* 362:745–747.

Kaynak Araştırması

10. Yönlendirilmiş-mutasyon hipotezi, son zamanlarda mutasyon üzerine yapılan çalışmaların en çok tartışılan konusunu olmuştur. *Escherichia coli* üzerinde yapılan deneysel çalışmalardan esinlenen bu hipotez, organizmaların belirli çevresel zorluklara tepki olarak spesifik tipte mutasyonlar ürettiğini savunmaktadır. Örneğin, hipotez göre, eğer çevresel sıcaklık zamanla artarsa, organizmalar yüksek sıcaklıkla mücadeleye ilişkin genlerinde spesifik mutasyonlar meydana getirerek tepki verecektir. Bu durum mutasyonların rastgele oluşmayacağı, ancak çevre tarafından yönlendirildiği anlamına gelir. Bu tartışma hakkında daha detaylı bilgi edinmek için şu literatürlere bakınız:

Cairns, J., J. Overbaugh, and S. Miller. 1988. The origin of mutants. *Nature* 335: 142–145.

Foster. P. L.. and J. M. Trimarchi. 1994. Adaptive reversion of a frameshift mutation in *Escherichia coli* by simple base deletions in homopolymeric runs. *Science* 265: 407–409.

Galitski, T., and J. R. Roth. 1995. Evidence that F plasmid transfer replication underlies apparent adaptive mutation. *Science* 268: 421–423.

Radicella, J. P., P. U. Park, and M. S. Fox. 1995. Adaptive mutation in *Escherichia coli:* A role for conjugation. *Science* 268: 418–420.

Rosenberg, S. M., S. Longerich, P. Gee, and R. S. Harris. 1994. Adaptive mutations by deletions in small mononucleotide repeats. *Science* 265: 405–407.

Sniegowski, P. D., and R. E. Lenski. 1995. Mutation and adaptation: The directed mutation controversy in evolutionary perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 553–578.

11. Evrim çalışan bazı, mutasyonların zararlı sonuçlarını minimum düzeye indirmek için, genetik kodun doğal seçilim tarafından şekillendirildiğini savunmaktadırlar. Bu konu ile ilgili şu literatür bakınız:

Knight, R. D., S. J. Freeland, and L. F. Landweber. 1999. Selection, history and chemistry: The three faces of the genetic code. *Trends in Biochemical Sciences* 24: 241–247.

Freeland S. J., and L. D. Hurst. 1998. Load minimization of the genetic code: History does not explain the pattern. *Proceedings of the Royal Society London*, Series B 265: 2111–2119.

Freeland S. J., and L. D. Hurst. 1998. The genetic code is one in a million. *Journal of Molecular Evolution* 47: 238–248.

Kaynaklar

Abel, L., F. Demenais, et al. 1991. Evidence for the segregation of a major gene in human susceptibility/resistance to infection by *Schistosoma mansoni*. *American Journal of Human Genetics* 48: 959–970.

Avise, John C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman & Hall.

Ayala, F. J., L. Serra, and A. Prevosti. 1989. A grand experiment in evolution: The *Drosophila subobscura* colonization of the Americas. *Genome* 31: 246–255.

Bell, G. 1997. *Selection: The Mechanism of Evolution*. New York: Chapman & Hall.

Bohr, V. A., C. A. Smith, D. S. Okumoto, and P. C. Hanawalt. 1985. DNA repair in an active gene: Removal of pyrimidine dimers from the DHRF gene of CHO cells is much more efficient than in the genome overall. *Cell* 40: 359–369.

Drake, J. W. 1991. A constant of rate of spontaneous mutation in DNA-based microbes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88: 7160–7164.

Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G. L. Bush. 1989. Inheritance and linkage relationships of allozymes in the apple maggot fly. *Journal of Heredity* 80: 277-283.

Friedberg, E. C., G. C. Walker, and W. Siede. 1995. *DNA Repair and Mutagenesis*. Washington D.C.: ASM Press.

García-Dorado, A. 1997. The rate and effects distribution of viability mutation in *Drosophila:* minimum distance estimation. *Evolution* 51: 1130–1139.

Gillin, F. D., and N. G. Nossal. 1976a. Control of mutation frequency by bacteriophage T4 DNA polymerase I. The ts CB120 antimutator DNA polymerase is defective in strand displacement. *Journal of Biological Chemistry* 251: 5219–5224.

Gillin, F. D., and N. G. Nossal. 1976b. Control of mutation frequency by bacteriophage T4 DNA polymerase II. Accuracy of nucleotide selection by L8 mutator, CB120 antimutator, and wild type phage T4 DNA polymerases. *Journal of Biological Chemistry* 251: 5225–5232.

Harris, H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of the Royal Society London*, Series B 164: 298–310.

Huey, R. B., G. W. Gilchrist, M. L. Carlson, D. Berrigan, and L. Serra. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science* 287: 308–309

Ingram, V. M. 1958. How do genes act? *Scientific American* 198: 68–76.

Jeffs, P., and M. Ashburner. 1991. Processed pseudogenes in *Drosophila*. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 244: 151–159.

Keese, P. K., and A. Gibbs. 1992. Origins of genes: "Big bang" or continuous creation? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 9489–9493.

Keightley, P. D., and A. Caballero. 1997. Genomic mutation rates for lifetime reproductive output and lifespan in *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 3823–3827.

Klekowski, E. J., Jr., and P. J. Godfrey. 1989. Aging and mutation in plants. *Nature* 340: 389–391.

Langley, C.H., E. Montgomery, and W.F. Quattlebaum. 1982. Restriction map variation in the *Adh* region of *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 78: 5631–5635.

LeClerc, J. E., B. Li, W. L. Payne, and T. A. Cebula. 1996. High mutation frequencies among *Escherichia coli* and *Salmonella* pathogens. *Science* 274: 1209–1211.

Lewontin, R. C., and J. L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natrual populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 595–609.

Liu, R., W. A. Paxton, et al. 1996. Homozygous defect in HIV-1 coreceptor accounts for resistance in some multiply-exposed individuals to HIV-1 infection. *Cell* 86: 367–377.

Long, M., and C. H. Langley. 1993. Natural selection and the origin of *jingwei*, a chimeric processed functional gene in *Drosophila*. *Science* 260: 91–95.

Martinson, J. J., N. H. Chapman, et al. 1997. Global distribution of the CCR5 gene 32-base-pair deletion. *Nature Genetics* 16: 100–103.

Mellon, I., D. K. Rajpal, M. Koi, C. R. Boland, and G. N. Champe. 1996. Transcription-coupled repair deficiency and mutations in the human mismatch repair genes. *Science* 272: 557–560.

Mitton, J. B. 1997. *Selection in Natural Populations*. Oxford: Oxford University Press.

Nathans, J., D. Thomas, and D. S. Hogness. 1986. Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green, and red pigments. *Science* 232: 193–202.

Oakeshott, J. G., J. B. Gibson, et al. 1982. Alcohol dehydrogenase and glycerol-3-phosphate dehydrogenase clines in *Drosophila melanogaster* on different continents. *Evolution* 36: 86-96.

Online Mendelian Inheritance in Man, OMIM(TM). 1999. Johns Hopkins University. Baltimore, MD. MIM Number: 181460. World Wide Web URL: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/omim/

Pauling, L., H. A. Itano, S. J. Singer, and I. C. Wells. 1949. Sickle-cell anemia, a molecular disease. *Science* 110: 543–548.

Pier, G. B., M. Grout , and T. S. Zaidi. 1997. Cystic fibrosis transmembrane conductance regulator is an epithelial cell receptor for clearance of *Pseudomonas aeruginosa* from the lung. *Proceedings of*

the National Academy of Science, U.S.A. 94: 12088–12093.

Powers, D. A., T. Lauerman, et al. 1991. Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annual Review of Genetics* 25: 629–659.

Powers, D. A., P. M. Schulte, D. Crawford, and L. DiMichele. 1998. Evolutionary adaptations of gene structure and expression in natural populations in relation to a changing environment: A multidisciplinary approach to address the million-year saga of a small fish. *The Journal of Experimental Zoology* 282: 71–94.

Prevosti, A. 1967. Inversion heterozygosity and selection for wing length in *Drosophila subobscura*. *Genetical Research Cambridge* 10: 81–93.

Prevosti, A., G. Ribo, L. Serra, M. Aguade, J. Balaña, M. Monclus, and F. Mestres. 1988. Colonization of America by *Drosophila subobscura:* Experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 85: 5597–5600.

Ramsey, J., and D. W. Schemske. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 467–501.

Samson, M., F. Libert, et al. 1996. Resistance to HIV-1 infection in caucasian individuals bearing mutant alleles of the CCR5 chemokine receptor gene. *Nature* 382: 722–725.

Schlager, G., and M.M. Dickie. 1971. Natural mutation rates in the house mouse. Estimates for 5 specific loci and dominant mutations. *Mutation Research* 11: 89–96.

Short, R. V., A.C. Chandley, R. C. Jones, and W. R. Allen. 1974. Meiosis in interspecific equine hybrids. II. The Przewalski horse/domestic horse hybrid. *Cytogenetics and Cell Genetics* 13: 465–478.

Stadler, L. J. 1942. Some observations on gene variability and spontaneous mutation. Spragg Memorial Lectures. East Lansing: Michigan State College.

Tsui, L.-C. 1992. The spectrum of cystic fibrosis mutations. *Trends in Genetics* 8: 392–398.

Voelker, R. A., H. E. Schaffer, and T. Mukai. 1980. Spontaneous allozyme mutations in *Drosophila melanogaster:* Rate of occurrence and nature of the mutants. *Genetics* 94: 961–968.

Watson, J. D., and F. H. C. Crick 1953. A structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171: 737–738.

BÖLÜM 5

Populasyonlarda Mendel Genetiği I: Evrimin Mekanizmaları Olarak Seçilim ve Mutasyon



Yeni doğmuş, genç ve ergin bireyleri içeren bir fare populasyonu. (C. C. Lockwood/Animals Animals/Earth Scenes)

ÇOĞU İNSANLAR HIV'E DUYARLIDIR. ENFEKSİYONDAN KAÇINMAK İÇİN umutları, virüsle temastan kaçınmaktır. Bununla birlikte, defalarca virüse maruz kaldıkları halde, enfekte olmamış az sayıda birey vardır. AIDS çalışan araştırmacılar, 1996 yılında, HIV'e duyarlılıktaki varyasyonların, en azından bazılarının, genetik bir temele dayandığını keşfetmişlerdir (bkz. Bölüm 1 ve 4). Bu varyasyondan sorumlu olan gen, CCR5 adı verilen hücre yüzey proteinini kodlar. CCR5, çoğunlukla eşeysel yolla bulaştırılan HIV-1 suşlarınca akyuvarlara girme aracı olarak kullanılır. CCR5 geninin, sentezlediği proteinin fonksiyon görme yeteneğini yok eden 32-bazlık bir delesyona sahip, *CCR5-Δ32* adı verilen mutant bir aleli vardır. Bu mutant alelin iki kopyasına sahip bireyler, akyuvarlar yüzeyinde hiçbir CCR5 proteini bulundurmaz ve bu nedenle bu bireyler HIV-1'e karşı yüksek derecede dirençlidirler. *CCR5-Δ32* için homozigot olan bireylerin AIDS'e yakalanma olasılıklarının oldukça düşük olması gerçeği şu soruyu akla getirmektedir: AIDS salgını, insan populasyonlarında *Δ32* alel frekansının artmasını sağlayacak mıdır?

Şu soruyu da dikkate alın. 1927 yılındaki *Buck v. Bell* olayında, Amerika Birleşik Devletleri Yüksek Mahkemesi, Virjinia eyaleti kısırlaştırma yasasını 8'e karşı bir oyla kabul etti. **Ögeniklerin (Eugenics)** tavsiyeleri doğrultusunda hazırlanan bu yasa, kalıtsal delilik, geri zekalılık ve diğer zihinsel bozukluklara sahip bireylerin zorla kısırlaştırılmalarına izin vererek, gelecek nesillerin genetik kalitesini geliştirmeyi amaçlamaktaydı. *Buck v. Bell* duruşmasındaki mahkeme kararı, 1907 yılına dayanan zorunlu kısırlaştırma hareketini tekrar canlandırmıştır (Kevles 1995). 1940'a gelindiğinde otuz eyalet kısırlaştırma yasası kanunlaştırmış ve 1960'lara kadar 60.000'in üzerinde insan, kendi rızaları olmadan kısırlaştırılmıştır. (Reilly 1991; Lane 1992). Bu insanların kalıtsal hastalıklardan muzdarip olduğuna ilişkin kanıtların çok zayıf olduğu sonradan fark edildi. Eğer genetik varsayımlar doğru olsaydı, kısırlaştırma işlemi, istenmeyen özelliklerin seyreltilmesi için etkili bir yol olur muydu?

Son olarak şu soruyu dikkate alın. Kistik fibrozis (cysic fibrosis), yaklaşık yeni doğan 2500 çocuktan 1'inin etkilendiği, Avrupa kökenli insanlar arasında görülen en yaygın genetik hastalıklardan biridir. Kistik fibrozis, otozomal resesif bir özellik olarak kalıtılır (bkz. Bölüm 4). Hastalıklı bireyler, *Pseudomonas aeruginosa* bakterisince oluşturulan kronik enfeksiyonlara yakalanır ve sonuçta şiddetli akciğer hasarlarına maruz kalırlar (Pier vd. 1997). Günümüzde, kistik fibrozise sahip bireyler 30-40'larına kadar yaşar (Elias vd. 1992), fakat yakın geçmişe kadar bu insanların sadece birkaçı üreme dönemine kadar hayatta kalmıştır. Kistik fibrozis insanlık tarihinin büyük bir kısmında öldürücü bir hastalık olarak bilinse de, bazı insan populasyonlarında bireylerin %4 kadarı taşıyıcıdır. Genetik bir hastalığa neden olan aleller nasıl bu derece yaygın kalabilirler?

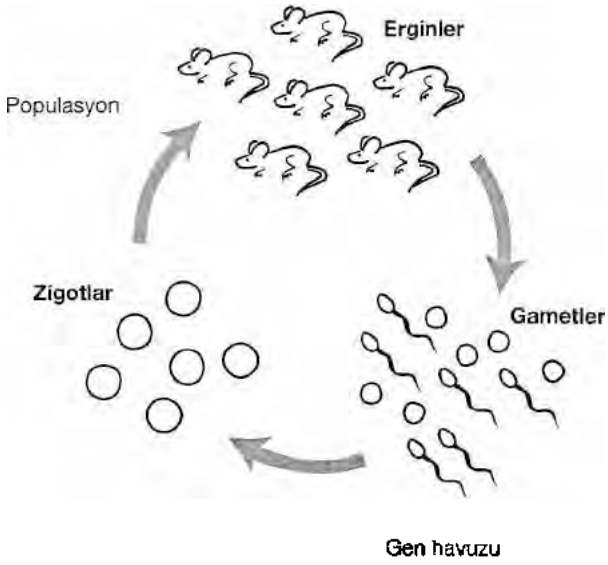
Yukarıdaki paragraflarda arz edilen soruların hepsi, populasyonlarda alellerin frekanslarını etkileyen güçlerle ilişkilidir. Bu şekildeki sorular **populasyon genetiği** araçları kullanılarak cevaplanabilir. Bölüm 5 ve 6'nın konularını oluşturan populasyon genetiği, Darwin'in doğal seçilim yoluyla evrim teorisi ile Mendel genetiğini bütünleştirir (tarihsel bilgi için bkz. Provine 1971). Populasyon genetiğinin can alıcı perspektifi, bir populasyondaki özelliklerin oransal bolluğundaki değişimlerin, bu özellikleri etkileyen alellerin oransal bolluğundaki değişimler ile ilişkilendirilebilirliğidir. Populasyon genetiği perspektifine göre evrim, alel frekanslarının nesiller boyunca değişimidir. Populasyon genetiği, evrim hakkındaki modern anlayışımızın büyük kısmı için teorik bir temel sağlar.

5.1 Populasyonlarda Mendel Genetiği: Hardy-Weinberg Denge Prensibi

Populasyon genetiği, ideal bir populasyonda alel ve gen frekanslarına ne olacağını gösteren bir model ile işe başlar. İdeal bir populasyonda Mendel genlerinin nasıl davrandıklarını bilirsek, bu genlerin gerçek populasyonlarda nasıl davranacağını anlama imkanına sahip olabiliriz.

AIDS salgınının, insan populasyonlarında *CCR5-Δ32* alelinin frekansını arttırıp arttıramayacağını tahmin etmeyi ummadan önce, AIDS salgını olmaksızın bu alelin nasıl davranacağını anlamamız gerekir. Başka bir ifade ile, genlerin populasyonlardaki davranışları için teorik bir model geliştirmemiz gerekir. Bu model, en basit olası varsayımlara göre, nesiller boyunca alel ve genotip frekanslarının ne olacağını söylemelidir. Bu model sadece insanlara değil, hem diployit hem de eşeyli üreyen herhangi bir organizma populasyonuna uygulanabilir olmalıdır.

Bir populasyon, kendi aralarında üreyebilen bireyler ve bunların döllerinden oluşur (Şekil 5.1). Bir populasyonun yaşam döngüsündeki hayati olaylar şunlardır: Erginler gamet üretir, bu gametler birleşerek zigotları meydan getirir ve bu zigotlar bir sonraki neslin erginlerini oluşturmak üzere gelişirler. Biz böyle bir populasyondaki Mendel genlerinin nesiller boyunca kaderlerini izlemek istiyoruz. Yine,



Şekil 5.1 Populasyon genetiği konusundaki gelişmelerimiz için önemli olacak aşamaları öne çıkaran, hayali bir fare populasyonunda yaşam döngüsü.

belirli alel ya da genotiplerin zaman içinde daha yaygın hale mi yoksa daha nadir hale mi geleceklerini ve bunun nedenini öğrenmek istiyoruz.

Şekil 5.1'de verilen farelerin genomlarında, iki aleli (*A* ve *a*) olan belirli bir lokusa (A lokusu) sahip olduklarını düşünün. Bu alelleri yaşam döngüsündeki herhangi bir noktadan başlayarak izleyebiliriz. Sonra, frekanslarının değişip değişmediğini görmek için, bu alelleri tam bir yaşam döngüsünde (bir nesilden diğerine) izleyeceğiz.

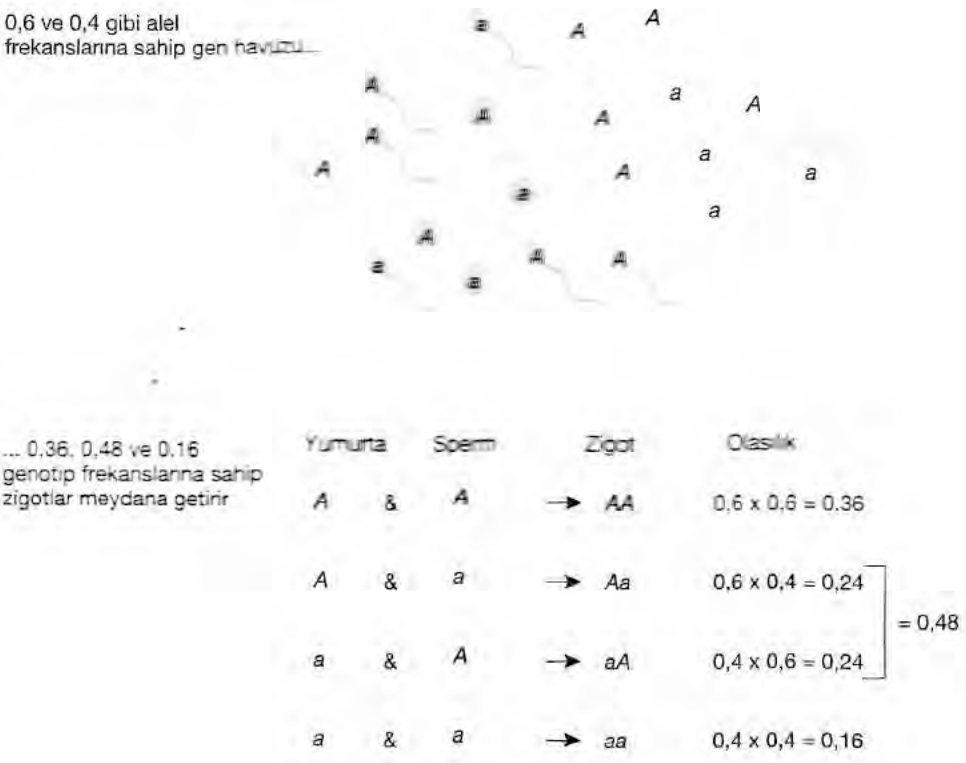
Sayısal Bir Örnek

Erginler tarafından, çiftleştiklerinde üretilen gametler ile işe başlarsak, alelleri izlemedeki amacımız sadeleşecektir. Erginlerin eşlerini rastgele seçtiklerini kabul edeceğiz. Bu şekilde gerçekleşen rastgele bir çiftleşme sürecini şekilleştirmek, yararlı bir kurnazlık olacaktır: Populasyondaki tüm erginlerlerce üretilen tüm yumurta ve sperımleri toplar ve bir fıçı içersinde karıştırırız. Bu fıçı **gen havuzu (gene pool)** olarak bilinir. Bu durumda her bir sperm, zigot meydana getirmek için bir yumurta ile karşılaşana kadar rastgele yüzecektir. Böyle bir olay gametlerini sadece akıntılara bırakan deniz kestanesi ve diğer denizel organizmalarda gerçekten görülür. Böyle bir olay, fare ve insan gibi organizmalar için, açık bir basitleştirmedir.

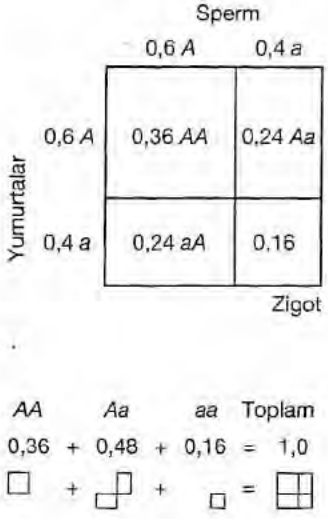
Fare populasyonumuzdaki erginler diployittir, dolayısıyla her biri A lokusu için iki alel taşır. Fakat, bu erginler sperm ve yumurtalarını mayoz ile oluştururlar. Mendel'in ayrılma yasasına göre, her bir gamet A lokusu için sadece bir alel alır. Yumurta ve spermlerin %60'nın *A* alelini, %40'nın ise *a* alelini aldıklarını varsayalım. Diğer bir ifade ile, gen havuzunda *A* alelinin frekansı 0,6, *a* alelinin frekansı ise 0.4'tür (Şekil 5.2).

Modelimiz, gen havuzunu oluşturan spermler ve yumurtalardan başlayarak, zigotlardan erginlere ve oradan bir sonraki neslin gen havuzuna kadar alelleri izlemektedir.

Yumurtalar spermler ile birleştiklerinde ne olur? Örneğin, bunların ürettikleri zigotların ne kadarı *AA* genotipinde olacaktır? Şekil 5.2, yumurta ve spermlerin olası dört kombinasyonunu, ürettikleri zigotları ve her birinin olasılıklarını belirten bir hesaplamayı göstermektedir. Örneğin, rastgele seçilmiş bir yumurtanın *A* genoti-



Şekil 5.2 Model fare populasyonumuzun gen havuzunda, rastgele çiftleşmeler tahmin edilebilir genotiplerde zigotlar üretir.



Şekil 5.3 Rastgele çiftleşme sonucu üretilen genotip frekanslarının geometrik gösterimi Kutunun solunda ve üstünde verilen oranlar, *A* ve *a* alelleri taşıyan yumurta ve spermlerin gen havuzundaki frekanslarını göstermektedir. Kutu içinde verilmiş oranlar ise, gen havuzundaki gametlerin rastgele birleşmesi sonucu oluşan zigotların genotip frekanslarını temsil etmektedir.

pinde olma şansı %60'tır. Bu yumurtayı döllemek için gelecek bir spermin *A* genotipinde olma şansı %60'tır. Dolayısıyla, *AA* genotipinde bir zigotun oluşma olasılığı

$$0{,}6 \times 0{,}6 = 36$$

(bkz. Kutu 5.1)

Eğer tüm zigotların oluşumunu izlersek, bunların %36 sının *AA* genotipinde olacağını görürüz. Şekil 5.2'de verilen hesaplamalar gen havuzundaki rastgele çiftleşmelerin aşağıda verilen oranlarda zigot üreteceğini göstermektedir:

AA	***Aa***	***aa***
0,36	0,48	0,16

(*Aa* kategorisi, ya *A* taşıyan bir yumurtanın *a* taşıyan bir sperm ile ya da *a* taşıyan bir yumurtanın *A* taşıyan bir spermle birleşmesi sonucu üretilen heterozigotları içermektedir). Buna göre,

$$0{,}36 + 0{,}48 + 0{,}16 = 1$$

olduğuna dikkat edin. Bu sonuç, tüm zigotları hesaba kattığımızı doğrulamaktadır. Şekil 5.3, aynı hesaplamanın geometrik bir sunumunu göstermektedir.

Şimdi zigotların erginleşmelerine ve sonraki neslin gen havuzunu oluşturmak için gamet meydana getirmelerine izin verelim. Yeni gen havuzunda *A* ve *a* allelerinin frekansı önceki frekanslarından farklı olacak mıdır?

A alelinin yeni gen havuzundaki frekansını şu şekilde hesaplayabiliriz: *AA* genotipine sahip erginler populasyonun %36'sını oluşturduklarından, bu erginler gametlerin %36'sını oluşturacaklardır. Bu gametlerin hepsi *A* aleli taşır. Aynı şekilde, *Aa* genotipine sahip erginler populasyonun %48'ini ve bunlar da gametlerin %48'ini oluşturacaklardır. Bu gametlerin %50'si *A* aleli taşır. Buna göre, gen havuzunda *A* alelini taşıyan gametlerin toplamdaki oranı

KUTU 5.1 Olasılıkların birleştirilmesi

İki bağımsız olayın aynı anda meydana gelme olasılığı, bu olayların ayrı ayrı meydana gelme olasılıklarının çarpımına eşittir. Örneğin, ellibin liralık bir metal para havaya atıldığında tura gelme olasılığı $\frac{1}{2}$ dir. Aynı şekilde, yüzbin liralık bir metal para havaya atıldığında da tura gelme olasılığı da $\frac{1}{2}$ dir. Buna göre, aynı anda her iki metal para havaya atıldığında ikisinin de tura gelme olasılığı

$$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$$

tür.

Karşılıklı olarak bağımsız olan iki olayın birlikte olasılıkları, bunların bağımsız olarak meydana gelme olasılıklarının toplamına eşittir. Tek tavla zarını attığımızda, bir veya iki gelebilir (diğer olasılıklar arasında) fakat hem bir hem de iki aynı anda gelemez. Buna göre ya bir ya da iki gelme olasılığı

$$\frac{1}{6} + \frac{1}{6} = \frac{1}{3}$$

tür.

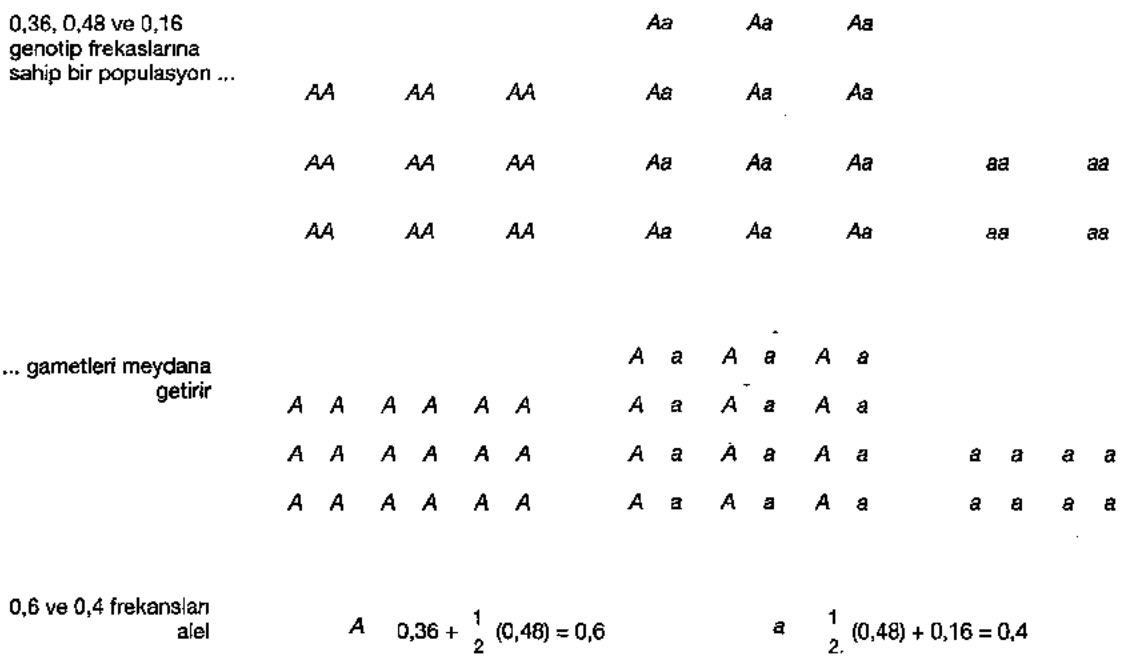
$$0{,}36 + \left(\frac{1}{2}\right)0{,}48 = 0{,}6$$

dır. Şekil 5.4, bu hesaplamayı grafiksel olarak göstermektedir. Bu şekil, aynı zamanda gen havuzunda *a* aleli taşıyan gametlerin oranının 0.4 olduğu hesaplamasını da göstermektedir. Sonuç olarak

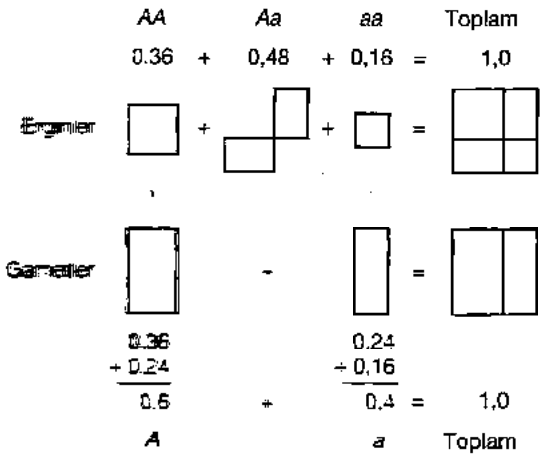
$$0{,}6 + 0{,}4 = 1$$

olduğuna dikkat edin. Bu değer tüm gametleri hesaba kattığınızı doğrulamaktadır. Şekil 5.5, aynı hesaplamaların geometrik gösterimidir.

Bir yaşam döngüsünü tamamladık ve tam olarak başladığımız noktaya tekrar döndük. Populasyonumuzun gen havuzunda, *A* için %60 ve *a* için %40 alel frekans-



Şekil 5.4 Model fare populasyonumuzdaki erginler gamet verdiklerinde, bunlar alel frekansları bir önceki başlangıç populasyonunun gen havuzundakiler ile aynı olan bir gen havuzu oluşturur.



Şekil 5.5 Model populasyonumuzdaki erginler gamet verdiklerinde üretilen alel frekanslarının geometrik gösterimi Her kutunun alanı, ergin bir birey ya da gamet genotipinin frekansını temsil etmektedir. Ağ ergin bireylerince üretilen gametlerin yarısının *A* ve diğer yarısın da *a* aleli taşıdıklarına dikkat edin.

Sayısal örnekler, ideal populasyonumuzda alel frekanslarının bir nesilden diğerine değişmeden kaldığını gösterir.

ları ile işe başladık. Alelleri, zigotlar ve erginlerde bir sonraki neslin gen havuzuna kadar izledik. Yeni gen havuzundaki alel frekansları halen %60 ve %40'tır. Dolayısıyla, populasyonumuzda *A* ve *a* alellerinin frekansları dengededir: yani alel frekansları bir nesilden diğerine değişmez. Populasyon evrimleşmez.

Teorik bir populasyonda, bir nesilden diğerine Mendel alellerinin izlendiği sayısal bir örnek üzerinde çalışan ilk biyolog, 1902 yılında Udny Yule idi. Yule, iki alelin frekanslarının 0,5 ve 0,5 olduğu bir gen havuzu ile başladı ve bir sonraki neslin gen havuzunda alel frekanslarının hala 0,5 ve 0,5 olduğunu gösterdi (Okuyucular bir alıştırma olarak bu hesaplamayı tekrar yapmalıdırlar).

Aynen bizim gibi, Yule hayali populasyonundaki alel frekanslarının dengede olduğu sonucuna vardı. Yule'un çıkarsaması sarsıcı ve doğruydu, fakat Yule bu sonucu fazlasıyla harfi harfine aldı. Yule, sadece bir örneği çalışmış ve 0,5 ve 0,5 alel frekanslarının, iki alelli bir sistem için tek olası denge durumunu temsil ettiğine inanmıştır. Örneğin, Yule, gen havuzu sadece *a* alellerinden oluşan bir populasyonda, mutasyon sonucu tek bir *A* aleli ortaya çıkarsa, bu yeni alelin gen havuzunun yarısını oluşturacak şekilde otomatik olarak frekansını artıracağına inanıyordu. Yule, 1908 yılında R.C. Punnett (Punnet-karesi ile tanınır) tarafından verilen bir konuşma sonrasındaki bir tartışma sırasında, bu iddiayı öne sürmüştür. Punnett, Yule'un yanlış olduğunu düşünmüş, fakat bunu nasıl ispat edeceğini bilememiştir.

Şüphesiz, Punnet'in Yule'un iddiasını ret etmekte nedenli haklı olduğunu az önce gösterdik. Hesaplamalarımız, 0.6 ve 0.4 alel frekanslarına sahip bir populasyonun da dengede olduğunu göstermiştir. Bununla birlikte, Punnett'in yapmak istediği şey genel bir ispattır. Bu ispat, alel frekansları toplamı 1 olduğu sürece, herhangi bir orandaki alel frekanslarının bir nesilden diğerine değişmeden kalacağını göstermelidir.

Punnett problemi, matematikçi arkadaşı G.H. Hardy'e götürdü ve Hardy bunu çok çabuk ispatladı (Hardy 1908). Hardy, Yule'un varsaydığı spesifik alel frekansları yerine değişkenleri kullanarak, Yule'un hesaplamalarını tekrarladı. Hardy'nin yapmış olduğu genel durum hesaplamaları, gerçekten de alel frekanslarının dengede olabileceğini gösterdi.

Yumurta		Sperm		Zigot	Olasılık	
A_1	&	A_1	→	A_1A_1	$p \times p = p^2$	
A_1	&	A_2	→	A_1A_2	$p \times q = pq$	$= 2pq$
A_2	&	A_1	→	A_2A_1	$q \times p = qp$	
A_2	&	A_2	→	A_2A_2	$q \times q = q^2$	

Şekil 5.6 Model fare populasyonumuzun gen havuzundaki rastgele çiftleşme için genel durum

Genel Durum

Şu anda yapmak istediğimiz şey, sayısal örneğimizde özel bir durumun olmadığını cebirsel olarak ispatlamaktır. Herhangi değerdeki alel frekansları da nesilden nesile değişmeden sabit kalacaktır.

Hardy'in genel durumu versiyonumuz için, tekrar hayali bir populasyon üzerinde çalışacağız. Biz A_1 ve A_2 olarak adlandırdığımız iki alelli tek bir lokusla ilgileneceğiz. Burada alelleri büyük harfle ve yanında alt simge ile göstereceğiz. Çünkü hesaplamalarımızın alelelerin dominant ve resesif oldukları durumlara ek olarak, kodominant oldukları durumları da kapsamasını istiyoruz. Buna göre, olası üç farklı genotip A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 dir.

Sayısal örneğimizde olduğu gibi, gen havuzu ile başlayacak ve tam bir yaşam döngüsü boyunca alelleri izleyeceğiz. Gen havuzu biraz A_1 gametlerinin frekansını, biraz da A_2 gametlerinin frekansını içerecek. Gen havuzundaki A_1 aleli frekansını p ve A_2 aleli frekansını q olarak adlandıracağız. Populasyonda sadece iki alel vardır. Buna göre,

$$p + q = 1$$

dir.

İlk aşama, zigot oluşturmak için gen havuzundaki gametlerin bir araya gelmelerine izin vermektir. Şekil 5.6, dört olası sperm ve yumurta kombinasyonu, bunların ürettiği zigotları ve her birinin olasılıklarını belirten bir hesaplamayı göstermektedir. Örneğin, rastgele bir yumurta seçersek, bu yumurtanın A_1 genotipinde olma şansı p'dir. Bu yumurtayı döllemek için gelecek, bir spermin A_1 genotipine sahip olma şansı yine p'dir. Dolayısıyla, A_1A_1 genotipine sahip bir zigot üretme olasılığı

$$p \times p = p^2$$

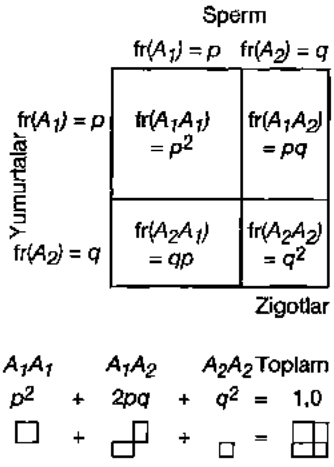
dir. Eğer tüm zigot oluşumlarını inceleyecek olursak, bu zigotlar p^2 oranında A_1A_1 genotipine sahip olacaklardır. Şekil 5.6'da verilen hesaplama, gen havuzumuzdaki rastgele çiftleşmnin şu oranlarda zigot oluşumu sağlayacağını göstermektedir:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
p^2	$2pq$	q^2

Şekil 5.7, aynı hesaplamanın geometrik olarak gösterilmesidir. Keza, şekil göstermektedir ki:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

dir. Bu sonuç, tüm zigotları hesaba kattığımızı doğrulamaktadır. Aynı sonuç, $p^2 + 2pq + q^2$ formülünde, q yerine $(1 - p)$ 'nin konulması ve daha sonrada sadeleştirme yapılması ile cebirsel olarak da gösterilebilir.



Şekil 5.7 Rastgele çiftleşme sonucu üretilen genotip frekanslarının genel durumunun geometrik gösterimi
Tablonun üst ve sol tarafında verilen değişkenler, A ve a yumurta ve spermlerin gen havuzundaki frekanslarını temsil etmektedir. Kutular içindeki ifadeler, gen havuzundaki gametlerin rastgele birleşmesi sonucu oluşan zigotların genotip frekanslarını göstermektedir.

Biz, gen havuzundaki alel frekanslarından, zigotlar arasındaki genotip frekanslarına gelmiş bulunuyoruz. Şimdi, zigotların gelişip ergin hale gelmelerine ve bu ergin bireylerin de bir sonraki gen havuzunu oluşturmak için gamet üretmelerine izin verelim.

Yeni gen havuzunda A_1 alelinin frekansını şu şekilde hesaplayabiliriz. A_1A_1 genotipi populasyonun p^2'lik kısmını meydan getirdiği için, bu genotipler gametlerin p^2'lik kısmını meydana getireceklerdir. Bu gametlerin tümü A_1 aleli taşır. Aynı şekilde, A_1A_2 genotipine sahip erginler populasyonun $2pq$'lük kısmını meydana getirirler ve gametlerin $2pq$'lük kısmını oluştururlar. Oluşturulan bu gametlerin bir yarısı A_1 aleli taşır. Buna göre, gen havuzunda A_1 aleli taşıyan gametlerin toplam olarak oranı,

$$p^2 + \left(\frac{1}{2}\right)2pq = p^2 + pq$$

dür. Formülün sağ tarafındaki $(1 - p)$'nin yerine q'yu koyup formülü sadeleştirebiliriz. Bu bize şunu verir:

$$\begin{aligned} p^2 + pq &= p^2 + p(1 - p) \\ &= p^2 + p - p^2 \\ &= p \end{aligned}$$

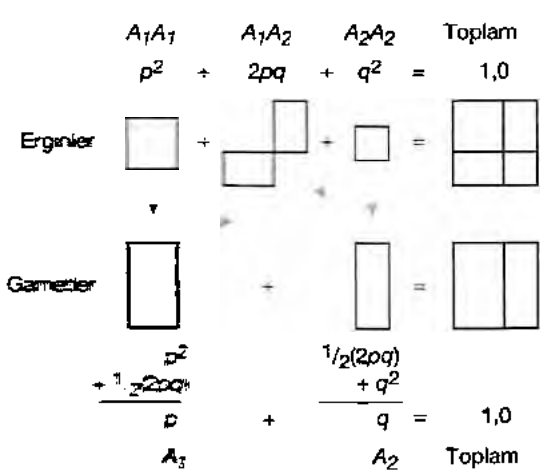
Şekil 5.8, bu hesaplamayı grafiksel olarak göstermektedir. Söz konusu şekil aynı zamanda, gen havuzunda, A_2 aleli taşıyan gametlerin oranının q olduğuna ilişkin bir hesaplamayı da göstermektedir. Başlangıçta, p ve q'nün toplamının 1'e eşit olduğunu kabul etmiştik. O halde, tüm gametleri hesaba katığımızı biliyoruz.

Modelimiz ideal populasyonumuzun evrimleşmeyeceğini göstermektedir. Bu sonuç, Hardy-Weinberg denge prensibi olarak bilinir.

Bir kez daha yaşam döngüsünü tamamlayıp başladığımız yere geri döndük. Populasyonumuzun gen havuzundaki p ve q alel frekansları ile işe başladık. Alelleri, zigotlarda ve erginlerde izleyerek bir sonraki neslin gen havuzuna ulaştık. Yeni gen havuzundaki alel frekansları hala p ve q dür. Toplamları 1'e eşit olduğu sürece p ve q ile ifade edilen alel frekanslarının değeri 0 ile1 arasında herhangi bir değerde değişmeden kalır. Diğer bir ifade ile, Yule'un düşündüğü gibi $p = q = 0{,}5$ değil, *her hangi alel frekansları* dengede olacaktır.

Bu çok derin bir sonuçtur. Bölümün başında evrimi, populasyonlardaki alel frekanslarında değişim olarak tanımlamıştık. Yukarıda yaptığımız hesaplamalar, basit bir ifade ile, Mendel genetiği kurallarına uyan populasyonlarda, alel frekanslarının değişmediğini göstermektedir.

Bu bulguları Hardy (1908)'in çalışması olarak sunduk. Aynı bulgular, bağımsız olarak Wilhelm Weinberg (1908) tarafından da bulunmuş ve birlikte



Şekil 5.8 Model populasyonumuzdaki erginler gamet ürettiklerinde oluşan alel frekanslarının genel durumunun geometrik olarak gösterimi Kutular şeklinde gösterilen her bölge bir ergin ya da gametin genotip frekansını temsil etmektedir.

Hardy-Weinberg denge prensibi olarak anılmaya başlanmıştır (Evrim çalışan bazı biyologlar, Hardy-Weinberg-Castle denge prensibi olarak da adlandırırlar. Çünkü, Hardy ve Weinberg genel durumu kesin olarak ortaya koymadan beş yıl önce, William Castle [1903] sayısal bir örnek üzerinde çalışmış ve genel denge prensibini matematiksel olmayan bir şekilde belirtmiştir [bkz. Previne 1971]). Hardy-Weinberg denge prensibi iki temel sonucu ortaya koyar:

- **Sonuç 1:** Bir populasyondaki alel frekansları nesilden nesile değişmeden kalır.
- **Sonuç 2:** Eğer bir populasyondaki alel frekansları p ve q olarak ifade edilirse, genotip frekansları p^2, $2pq$ ve p^2 olarak verilecektir.

Eğer burada verilen analizi, iki alelli lokus değil de çok sayıda alel bulunduran bir lokus için uygulayacak olursak benzer sonuçları elde ederiz (bkz. Kutu 5.2).

Hardy-Weinberg Denge Prensibi Ne İşe Yarar?

Hardy-Weinberg denge prensibi ideal populasyonumuz için sunduğumuz koşulların bir listesini yaptığımız zaman yararlı bir hale gelir. Evrimin olmayacağı bir dizi kesin koşulun listesini yapmak suretiyle, Hardy-Weinberg analizi gerçek populasyonlarda evrime neden olan güçleri tanımlar.

Evrim ile ilgili olan bu kitapta, açıkça evrimin olmadığını gösteren kanıtlara bu kadar yer ayırmamız şaşırtıcı gözükebilir. Ancak, Hardy-Weinberg prensibini kullanışlı kılan şey, bu prensibin basit koşul setine dayanıyor olmasıdır. Bu koşullardan bir veya daha fazlası bozulduğu an, Hardy-Weinberg sonuçları artık geçerli olmaz.

Mendel alellerinin, populasyonlarda nasıl davranacaklarına ilişkin modelimizi geliştirirken çoğu koşullara hiç değinmedik. Şimdi bu koşulları açıkça belirtebiliriz. Can alıcı koşullar şunlardır:

1. **Seçilim yoktur.** Model populasyonumuzun tüm bireylerinin hayatta kalmaları eşit orandaydı ve eşit miktarda gamet ile gen havuzuna katkıda bulundular. Eğer bu koşul bozulacak olursa— yani bazı genotiplere sahip bireyler diğerlerine göre daha yüksek oranda hayatta kalır ve daha yüksek oranda gamet üretirlerse— alel frekansları bir nesilden diğerine değişebilir.
2. **Mutasyon yoktur.** Model populasyonumuzda mevcut alellerin hiç biri mutasyon ile var olan diğer bir alele dönüşmedi ve yeni bir alel yaratılmadı. Bu koşul

KUTU 5.2 İkiden fazla alel için Hardy-Weinberg denge prensibi

Çok sayıda alele sahip bir lokusu düşünün. Bu alelleri A_i, A_j ve A_k v.b. olarak adlandırabiliriz. Yine bu alellerin gen havuzundaki frekanslarını p_i, p_j ve p_k gibi değişkenlerle ifade edebiliriz. A_iA_i genotipine sahip bir zigotun oluşumu bir A_i yumurta ile bir A_i spermin birleşmesini gerektirir. Buna göre, herhangi bir homozigot A_iA_i genotipinin frekansı p_i^2'dir. A_iA_j genotipine sahip bir zigotun oluşması ya bir A_i yumurtanın bir A_j sperm ile birleşmesini ya da bir A_j yumurtanın bir A_i sperm ile birleşmesini gerektirir. Buna göre, herhangi bir heterozigot A_iA_j genotipinin frekansı $2p_ip_j$'dir.

Örneğin,

$$p_1 + p_2 + p_3 = 1$$

olacak şekilde p_1, p_2 ve p_3 frekanslarına sahip üç alel var ise, bu durumda genotip frekansları şu şekilde verilir:

$$(p_1 + p_2 + p_3)^2 = p_1^2 + p_2^2 + p_3^2 + 2p_1p_2 + 2p_1p_3 + 2p_2p_3$$

ve alel frekansları nesilden nesile değişmeden kalır.

bozulduğunda, örneğin bazı aleller diğerlerine göre daha yüksek bir mutasyon oranına sahip olurlarsa, alel frekansları bir nesilden diğerine değişir.

3. **Göç yoktur.** Model populasyonumuzdan hiç bir birey ayrılmadı ve dışardan populasyona hiç bir birey katılmadı. Bu koşul bozulduğunda, yani bazı alellere sahip bireyler diğer bireylere göre, populasyondan daha yüksek oranlarda ayrılırlarsa veya populasyona dahil olurlarsa, alellerin frekansları bir nesilden diğerine değişir.
4. **Bazı genotiplere sahip bireylerin, diğer genotiplere göre, bir sonraki nesle daha fazla alel aktarmalarını sağlayacak şansa bağlı hiç bir olay yoktur.** Şansa bağlı bir sapma olmaksızın, model populasyonumuzun gen havuzundaki sperm ve yumurtaların gerçek p ve q frekanslarında birbirlerini bulduklarını kabul ederek, bu tip bir şans eseri durumdan kaçındığımızı varsaydık. Diğer bir ifade ile, model populasyonumuz çok büyüktü. Populasyonun çok büyük olma koşulu bozulduğunda ve şans eseri bazı bireyler sonraki nesle daha fazla alel ile katılırlarsa, alel frekansları bir nesilden diğerine değişecektir. Alel frekanslarında bu şekilde meydana gelen değişimler genetik sürüklenme (genetic drift) olarak adlandırılır.
5. **Bireyler eşlerini rastgele seçerler.** Model populasyonun gen havuzunu basitçe gametlerin birbirini rastgele bulabilecekleri şekilde tasarladık. Yukarıda verilen dört koşulun aksine, eğer eşlerin birbirlerini rastgele seçmeleri koşulu bozulacak olursa —örneğin, bireyler kendi genotiplerindeki bireylerle çiftleşmeyi tercih ederlerse— alel frekansları bir nesilden diğerine değişmez. Ancak, genotip frekansları değişebilir. Genotip frekansındaki böylesi bir değişme, yukarıdaki dört koşuldan birinin değişimi ile birlikte gerçekleşirse, populasyonun evriminde etkili olabilir.

Sağlandıklarında populasyonların evrimleşmeyecekleri spesifik ideal koşulların bir listesini vererek, **Hardy-Weinberg denge prensibi** gerçek dünyada evrime neden olabilecek güçlerin bir setini tanımlar. Hardy-Weinberg denge prensibini bir **sıfır model (null model)** haline getiren budur. Biyologlar doğada alel ve genotip frekanslarını ölçebilir ve Hardy-Weinberg sonuçlarının sağlanıp sağlanmadığını belirleyebilirler. Yukarıda belirtilen Sonuç 1 ve Sonuç 2'yi sağlayan bir populasyonun **Hardy-Weinberg dengesine** sahip olduğu söylenir. Eğer bir populasyon Hardy-Weinberg dengesinde değilse —yani alel frekansları bir nesilden diğerine değişiyorsa ya da alel frekanslarının çarpımı ile genotip frekansları hesaplanamıyorsa— bu durumda Hardy-Weinberg modelinde belirtilen koşullardan bir veya daha fazlası bozuluyor demektir. Böyle bir sonucun keşfedilmiş olması tek başına, hangi koşulun bozulduğunu vermez, fakat yeni çalışmaların ilginç sonuçlarla ödüllendirileceğine dair bir şeyler söyler.

Bölüm 5'in bundan sonraki seksiyonlarında, varsayım 1 ve 2'nin bozulmasının Hardy-Weinberg'in iki sonucunu nasıl etkileyeceğini ele alacağız ve evrimsel güç olarak seçilim ve mutasyon ile ilgili deneysel araştırmaları inceleyeceğiz. Bölüm 6'da ise 3., 4. ve 5. koşullardaki bozulmaları ele alacağız.

CCR5-Δ32 Alellinin Frekansındaki Değişmeler

Bu bölüme, insan populasyonlarında *CCR5-Δ32* alel frekansının değişip değişmeyeceğini sorarak başlamıştık. Şimdi Mendel alellerinin populasyonlarda nasıl davrandıklarına ilişkin hipotetik bir model geliştirdiğimize göre, bu soruya kısmen cevap verebiliriz. CCR5 genotipine sahip bireyler, diğerleri ile, eşit oranda yaşayıp

ürediği sürece, hiç bir mutasyon bazı CCR5 alellerinin diğerlerine dönüşmesine yol açmadığı sürece, hiç bir birey bir populasyondan diğer bir populasyona göç etmediği sürece, populasyonlar sonsuz derecede büyük ve insanlar eşlerini rastgele seçiyorlarsa, bu durumda hayır, *CCR5-Δ32* alelinin frekansı değişmeyecektir.

Şüphesiz bu cevap tam olarak tatmin edici değildir. Tatmin edici değildir, çünkü yukarıda belirtilen koşulların hiç biri gerçek bir populasyon için sağlanamaz. Soruyu en başta net olarak sorduk, çünkü *Δ32-Δ32* genotipine sahip bireylerin, diğer iki genotipe sahip bireylere göre, AIDS salgını durumunda daha yüksek hayatta kalma oranına sahip olmalarını bekleriz. Bundan sonraki iki seksiyonda sınanan modelimizin, Hardy-Weinberg denge prensibinin, hayatta kalma başarısındaki farklılıkların ne derece önemli olduğuna dair genel bir çatı oluşturduğunu göreceğiz.

Bizim ideal populasyonumuz hakkında hazırlamış olduğumuz koşullar listesinin başında, bireylerin eşit oranlarda hayatta kalacakları ve eşit üreme başarılarına sahip olacakları vardı. Şimdi, bu koşul bozulduğunda alel frekanslarına ne olacağını detaylı bir şekilde inceleyelim.

5.2 Seçilim

Model bir populasyonu kullanarak Hardy-Weinberg denge prensibini göstermeye çalıştığımızda, hazırladığımız koşullar listesinin başında tüm bireylerin hayatta kalabilirliklerinin aynı olduğu ve gen havuzuna eşit sayıda gamet ile katkıda bulundukları koşulu vardı. Bu koşulun sistematik olarak bozulduğu durumlar **seçilim (selection)** ile neden olunan durumlardır. Belirli fenotiplere sahip bireyler, diğer fenotiplere sahip olanlara göre, daha yüksek oranda üreme yaşına kadar hayatta kalır veya belirli fenotiplere sahip bireyler diğer fenotiplere sahip olanlara göre üreme sırasında daha fazla döl verirlerse seçilim meydana gelir. Her iki seçilim çeşidinde de temel nokta farklı üreme başarısıdır: Bazı bireyler, diğer bireylere göre, daha fazla döle sahiptirler. Üreme yeteneğinde farklılıklara neden olan fenotipler kalıtıldığında — yani, belirli fenotipler belirli genotipler ile ilişkili olduklarında— seçilim evrime neden olabilir.

Populasyon genetikçileri, fenotiplerin sadece genotipler tarafından belirlendiklerini kabul ederler. Örneğin, populasyon genetikçileri bezelye bitkilerinin uzun ya da kısa boylu olacağını ve *TT* ve *Tt* genotipine sahip bezelyelerin uzun ve *tt* genotipine sahip olanların kısa boylu olacağını düşünebilirler. Böyle bir görüş, bu bölümde kullandıklarımızda dahil, bazı özellikler için aşağı yukarı geçerlidir.

Fenotipler, sadece genotipler tarafından belirleniyor gibi farklı sınıflara ayrılıyorsa, o zaman seçilimin doğrudan genotipler üzerine işlediğini düşünebiliriz. Bu durumda, her bir genotip için, yaşamı boyunca sahip olabileceği bir üreme başarısı düzeyi belirleyebiliriz. Gerçekte, çoğu fenotipik özellik doğrudan ve sadece genotipler tarafından belirlenmez. Örneğin, *TT* genotipine sahip bezelye bitkileri boy uzunluğu bakımından kendi içinde bir birlerinden farklılık gösterirler. Bu varyasyon diğer lokuslardaki genetik farklılıklardan ve bezelye bitkilerinin yetiştiği ortamın farklılıklardan kaynaklanır. Böylesi karmaşık durumlara Bölüm 7'de değineceğiz. Şimdilik basit durumları ele alacağız.

Seçilim, sanki doğrudan genotipler üzerinde işliyor şeklinde düşündüğümüzde belirtilmek istenen şey, bazı genotiplerin diğer genotiplere göre, gelecek nesillere daha fazla alel aktararak katkıda bulunduklarıdır. Diğer bir ifade ile, uyum gücü bakımından genotipler arasında farklılıklar vardır.

Bu seksiyonda bizim amacımız, seçilim ile Hardy-Weinberg analizini ilişkilendirmektir. Seçilimin, gen havuzundaki alel frekanslarını bir nesilden diğerine değiştirip değiştirmeyeceğini sorarak işe başlayacağız. Yani, seçilim olmayacak koşulu bozulacak olursa, bu durum Hardy-Weinberg denge prensibinin daha önce belirtilen sonuç 1'in geçerli olmamasına yol açabilir mi?

Seçilimin Hardy-Weinberg Analizine Eklenmesi: Alel Frekanslarındaki Değişmeler

Seçilimin gerçekten alel frekanslarını değiştirebileceğini gösteren bir sayısal örnekle işe başlayalım. Fare populasyonumuzda bireylerin hayatta kalma olasılıklarını etkileyen bir B lokusunun var olduğunu farz edin. Şekil 5.2'deki A lokusu için yaptığımız gibi, gen havuzunda B_1 aleli frekansının 0,6 ve B_2 aleli frekansının 0,4 olduğunu varsayın (Şekil 5.9). Rastgele çiftleşme sonrasında, B_1B_1, B_1B_2 ve B_2B_2 genotipleri için sırası ile 0,36, 0,48 ve 0,16 genotip frekanslarını elde ederiz. Eğer zigot populasyonunun sınırlı sayıda olduğunu kabul edersek, hesaplamanın geri kalan kısmı basitleşecektir. Örneğin, zigot sayısının 1 000 olduğunu varsayalım:

B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
360	480	160

Bu zigotlar şekilde sütün grafikler ile gösterilmiştir. Biz, bu zigotlardan gelişecek bireyleri, ergin olana kadar izleyeceğiz. Bunlardan hayatta kalanlar bir sonraki gen havuzunu oluşturmak için üreyeceklerdir.

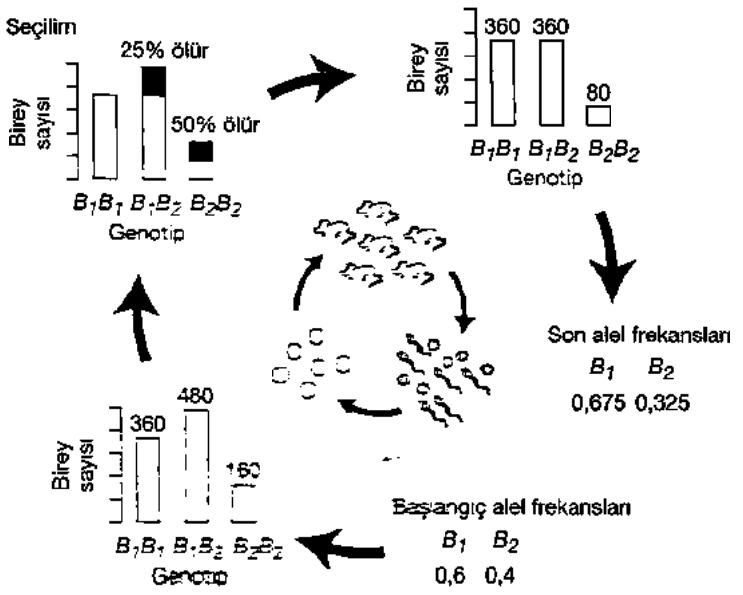
Genotiplerin hayatta kalma oranları bakımından farklılık gösterdikleri yargısıyla seçilim faktörünü işe katarız. Şöyle ki, B_1B_1 bireylerin tümü, B_1B_2 bireylerin %75'i ve B_1B_2 %50'si hayatta kalmaktadır. Şekil 5.9'da gösterildiği gibi şu anda populasyonda 800 birey kalmıştır:

B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
360	360	80

Erginler arasında üç genotipin frekansı şu şekilde olacaktır:

B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
360/800	360/800	80/800
= 0,45	= 0,45	= 0,1

Bu erginler gamet ürettiklerinde, yeni gen havuzundaki B_1 alelinin frekansı hayatta kalanlar içindeki B_1B_1 genotipi frekansı ile B_1B_2 genotipi frekansının yarısının toplamına eşittir. B_1 ve B_2 alellerinin frekanslarının hesaplanması şu şekildedir:



Şekil 5.9 Seçilim, takip eden nesillerde alel frekanslarında değişmelere neden olabilir Bu şekil, bir neslin gen havuzundan sonraki neslin gen havuzuna, model fare populasyonumuzun izlenmesini göstermektedir. Çubuk grafikler herhangi bir zamanda, her bir genotipe sahip bireylerin populasyondaki sayısını göstermektedir. Genç bireyler arasında hayatta kalmadaki farklılık şeklindeki seçilim, B_1 aleli frekansında artmaya neden olur.

$$\underset{0{,}45 + \binom{1}{2}0{,}45}{B_1} \qquad \underset{\binom{1}{2}0{,}45 + 0{,}1}{B_2}$$

$$= 0{,}675 \qquad = 0{,}325$$

Görüldüğü gibi B_1 alelinin frekansı %7,5 oranında artmıştır. B_2 alel frekansı ise yine aynı oranda düşmüştür.

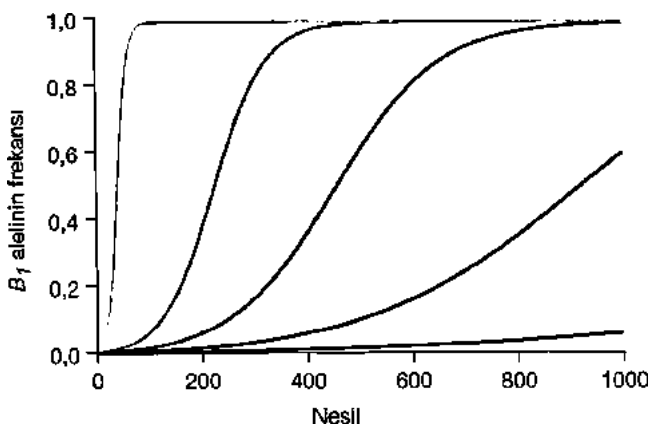
Seçilim olmaması koşulunun bozulması, Hardy-Weinberg analizindeki sonuç 1'in artık geçerli olmaması ile sonuçlanmıştır. Populasyon **seçilime cevap (response to selection)** olarak evrimleşmiştir.

Sayısal örneğimizde, gerekli noktayı vurgulamak için güçlü bir seçilim kullandık. Tek bir nesilde, bu derece büyük alel frekansı değişikliğine neden olacak bu denli farklı yaşama kabiliyeti doğal populasyonlarda nadirdir. Bununla birlikte, seçilim birçok nesilde devam edecek olursa, her nesilde alel frekanslarında meydan gelecek küçük değişimler, uzun vadede kapsamlı değişikliklere neden olacak şekilde bir birine eklenebilir. Şekil 5.10, seçilim tarafından meydan getirilen eklemeli alel frekansı değişimini göstermektedir. Bu şekil, yukarıdaki sayısal örnektekine benzer model bir populasyona dayandırılmaktadır, fakat farklı olarak B_1 ve B_2 alellerinin başlangıçtaki frekansları sırası ile 0,01 ve 0,99'dur. Şekildeki sarı çizgi yaşama oranı B_1B_1 için %100, B_1B_2 için %90 ve B_2B_2 için %80 olduğu durumda alel frekanslarındaki değişmeleri göstermektedir. B_1 alelinin frekansı daha 100 nesle gelmeden 0,01 den 0,99'a yükselmiştir. Daha zayıf seçilim şemalarında, B_1 alel frekansı daha yavaş bir şekilde artar, fakat bu artış hala devamlıdır (seçilimi Hardy-Weinberg analizine katan genel bir cebirsel uygulama için Kutu 5.3'e bakınız).

Sayısal bir örnek, bazı genotiplere sahip bireyler diğer genotiplere sahip bireylere göre daha yüksek oranda hayatta kalırlarsa, alel frekanslarının bir nesilden diğerine değişebileceğini göstermektedir. Diğer bir ifade ile, modelimiz doğal seçilimin evrime neden olabileceğini göstermektedir.

Seçilim ile Neden Olunan Alel Frekansı Değişimi Üzerine Deneysel Çalışma

Douglas Cavener ve Michael Clegg (1981), meyve sineği (*Drosophila melanogaster*) üzerine yapmış oldukları laboratuvar bağımlı bir doğal seçilim deneyi ile, çok sayıda nesilde eklemeli alel frekansı değişmelerini belgelemişlerdir. Meyve sineği, diğer hayvanların çoğundaki gibi, bira, şarap ve çürüyen meyvelerdeki zehirli aktif madde olan etanolu parçalayan alkol dehidrogenaz (ya da ADH) adı verilen bir enzime sahiptir. Cavener ve Clegg, ADH lokusunda iki alel (Adh^F ve Adh^S alelleri) taşıyan meyve sinekleri populasyonları ile çalışmışlardır (Buradaki *F* ve *S* harfleri, bu aleller tarafından kodlanan proteinlerin elektroforez jelinde, sırasıyla hızlı ve yavaş hareket ettiklerini belirtmektedir [bkz. Kutu 4.1, Bölüm 4]).



Seçilim şeması	% hayatta kalma		
	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Güçlü			
———	100	90,0	80,0
———	100	98,0	96,0
———	100	99,0	98,0
———	100	99,5	99,0
———	100	99,8	99,6
Zayıf			

Şekil 5.10 Devamlı seçilim zamanla alel frekanslarında önemli değişimlere neden olabilir Grafikteki her bir eğri, belirli bir seçilim yoğunluğunda alel frekanslarında zamanla meydan gelen değişmeleri göstermektedir.

KUTU 5.3 Seçilim için genel bir uygulama

Burada, ilk nesildeki alel frekanslarını ve farklı genotiplerin uyum güçlerini vererek bir sonraki nesilde alel frekanslarını tahmin eden eşitlikler geliştirmekteyiz. Gen havuzunda, A_1 alel frekansı p ve A_2 alel frekansı q olan bir populasyon ile işe başlayalım. Gametlerin p^2, $2pq$ ve q^2 frekansları ile A_1A_1; A_1A_2 ve A_2A_2 genotiplerine sahip zigotları oluşturmak için rastgele eşleşmelerine izin verelim.

A_1A_1 zigotların w_{11} oranında, A_1A_2 zigotların w_{12} oranında ve A_2A_2 zigotların da w_{22} oranında erginlik çağına kadar hayatta kaldıklarını varsayarak seçilimi işe katıyoruz. Hayatta kalan bireyler eşit sayıda döl vermektedirler. Buna göre, bir genotipin hayatta kalma oranı, genotipin tüm yaşam boyu üreme başarısı, ya da uyum gücü ile orantılıdır. Bu nedenle biz hayatta kalma oranlarını uyum gücü olarak tanımlamaktayız. Tüm populasyon için ortalama uyum gücü, $\bar{w}$, şu formül ile verilir:

$$\bar{w} = p^2w_{11} + 2pqw_{12} + q^2w_{22}$$

[Bu formülü anlamak için 1, 2, 2, ve 3 şeklinde verilecek sayıların ortalamasını $\frac{(1 + 2 + 2 + 3)}{4}$ ya da $(\frac{1}{4} \times 1) + (\frac{1}{2} \times 2) + (\frac{1}{4} \times 3)$ olarak hesaplayabileceğimize dikkat edin. Ortalama uyum gücünü hesaplama yöntemimiz ikinci biçimdeki gibidir: Önce her bir genotipin uyum gücünü o genotipin populasyondaki frekansı ile çarpar ve daha sonra da sonuçları toplarız.]

Şimdi hayatta kalan erginler arasında genotip frekanslarını hesaplıyoruz (kendi gametleri gen havuzuna katılmadan hemen önceki aşamada). Genotiplerin yeni frekansları şu şekildedir:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$\frac{p^2w_{11}}{\bar{w}}$	$\frac{2pqw_{12}}{\bar{w}}$	$\frac{q^2w_{22}}{\bar{w}}$

(Yeni genotip frekansları toplamının halen 1 ettiğine emin olmak için, elde edilen genotip frekanslarını her seferinde ortalama uyum gücüne bölmek zorundayız).

Sonunda da erginlerin üremelerine izin veriyor ve gen havuzundaki alel frekanslarını hesaplıyoruz:

- A_1 aleli için: A_1A_1 bireyleri $\frac{p^2w_{11}}{\bar{w}}$ oranında gametle katkıda bulunurlar ve bu gametlerin hepsi A_1 taşır; A_1A_2 bireyler ise $\frac{2pqw_{12}}{\bar{w}}$ oranında gametle katkıda bulunurlar ve bu gametlerin yarısı A_1 taşır. Buna göre A_1 alelinin yeni frekansı

$$\frac{p^2w_{11} + pqw_{12}}{\bar{w}}$$

dir.

- A_2 aleli için: A_2A_2 bireyler $\frac{2pqw_{12}}{\bar{w}}$ oranında gametle katkıda bulunurlar ve bu gametlerin hepsi A_2 taşır; A_1A_2 bireyler ise $\frac{q^2w_{22}}{\bar{w}}$ oranında gametle katkıda bulunurlar ve bu gametlerin yarısı A_2 taşır. Buna göre A_2 alelinin yeni frekansı

$$\frac{pqw_{12} + q^2w_{22}}{\bar{w}}$$

dir. Okuyucular yeni A_1 ve A_2 alel frekansları toplamının 1 ettiğini doğrulamalıdırlar.

A_1 alel frekansında bir nesilden diğerine meydana gelen değişimi hesaplamak yararlı olacaktır. Alel frekansında meydana gelen değişim değeri Δp ile ifade edilir ve bu A_1 alelinin yeni frekansı ile A_1 alelinin eski frekansının farkı bulunarak elde edilir:

$$\begin{aligned}\Delta p &= \frac{p^2w_{11} + pqw_{12}}{\bar{w}} - p \\ &= \frac{p^2w_{11} + pqw_{12}}{\bar{w}} - \frac{p\bar{w}}{\bar{w}} \\ &= \frac{p^2w_{11} + pqw_{12} - p\bar{w}}{\bar{w}} \\ &= \frac{p}{\bar{w}}(pw_{11} + qw_{12} - \bar{w})\end{aligned}$$

En son verilen denklem oldukça kullanışlıdır, çünkü bu ifade A_1 alelinin frekansındaki değişimin $(pw_{11} + qw_{12} - \bar{w})$ ile orantılı olduğunu göstermektedir. Diğer aleller ile rastgele eşleştiğinde, $(pw_{11} + qw_{12})$ ve populasyonun ortalama uyum gücü $(pw_{11} + qw_{12} - \bar{w})$ farkı alındığında, $(pw_{11} + qw_{12} - \bar{w})$ ifadesi A_1 alelinin ortalama uyum gücüne eşittir. Diğer bir ifade ile, eğer A_1 taşıyan bireylerin ortalama uyum gücü populasyonun ortalama uyum gücünden daha yüksek ise, A_1 aleli frekansı artacaktır.

Bir nesilden diğerine A_2 alel frekansındaki değişme şu şekildedir:

$$\begin{aligned}\Delta q &= \frac{pqw_{12} + q^2w_{22}}{\bar{w}} - q \\ &= \frac{q}{\bar{w}}(pw_{12} + qw_{22} - \bar{w})\end{aligned}$$

Bu araştırmacılar, iki deneysel meyve sineği populasyonunu etanol eklenmiş gıdalar üzerinde, iki kontrol populasyonunu da etanol eklenmemiş normal gıdalar üzerinde yetiştirdiler. Araştırmacılar, her nesilde çiftleşecek bireyleri rastgele aldılar. Bu durum, neden bir doğal seçilim projesi dediğimizi açıklar: Cavener ve Clegg populasyonları için farklı çevre şartları oluşturmuşlar, fakat, sinek bireylerinin hayatta kalma veya üreme başarısını etkileyecek bir değişiklik yapmamışlardır.

Meyve sinekleri üzerine yapılan deneysel çalışmalar, doğal seçilimin alel frekanslarında değişmeye neden olacağı şeklindeki çıkarsamamızla uyuşmaktadır.

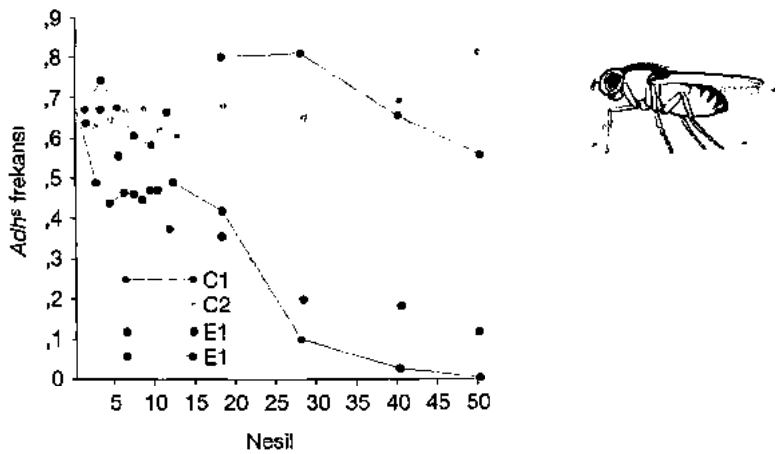
Cavener ve Clegg, çok sayıda neslin her birinde, her bir populasyondan rastgele sinek almış, bu bireylerin ADH genotiplerini belirlemiş ve alel frekanslarını hesaplamışlardır. Edinilen sonuçlar Şekil 5.11'de gösterilmektedir. Kontrol populasyonları, Adh^S aleli frekansında büyük ya da uzun süreli düzenli bir değişim göstermemiştir. Aksine, deneysel populasyonlar Adh^S aleli frekansında hızlı ve büyük oranda düzenli bir azalma (ve elbette ki Adh^F alel frekansında da bağlantılı bir artış) göstermişlerdir. Hardy-Weinberg'in Sonuç 1'i kontrol populasyonları için sağladığı, ancak deneysel populasyonlar için sağlamadığı görülmektedir.

Hardy-Weinberg analizindeki hangi koşulların bozulmakta olduğunu kesin olarak belirleyebilir miyiz? İki tip populasyon arasındaki tek fark, deneysel populasyonların besinlerinde etanol bulunmasıdır. Bu durum, seçilim olmayacak koşulunun deneysel populasyonlar için bozulmuş olduğunu gösterir. Besinlerde etanol bulunduğunda, Adh^F aleline sahip sinekler, Adh^S aleline sahip sineklere göre daha fazla üreme başarısına (yani daha yüksek uyum gücüne) sahip görülmektedir. Cavener ve Clegg, bu sonucun Adh^F için homozigot olan bireylerden izole edilen alkol dehidrogenazın, Adh^S için homozigot olan bireylerden elde edilen alkol dehidrogenaz enzimine göre, etanolu parçalamada iki kat daha aktif olduğu gerçeği ile paralellik gösterdiğini belirtmişlerdir. Yine de, Adh^F aleline sahip bireylerin daha yüksek uyum gücüne sahip olmalarının, bunların daha fazla hayatta kalma oranına sahip olmalarından mı yoksa daha fazla döl veriyor olmalarından mı kaynaklandığı kesin değildir.

Seçilimin Hardy-Weinberg Analizine Eklenmesi: Alel Frekanslarındaki Değişmeler

Yukarıda tartıştığımız hesaplamalar ve örneklemeler seçilimin nesilden nesle alel frekansında değişmeye neden olabileceğini göstermektedir. Seçilim, Hardy-Weinberg analizinin sonuç 1'i hükümsüz kılar. Şimdi seçilimin Hardy-Weinberg analizinin sonuç 2'nin nasıl etkilediğini ele alalım. Seçilim varlığında bir populasyonda alel frekanslarını çarpmak suretiyle genotip frekanslarını hesaplamak halen mümkün müdür?

Genellikle mümkün değildir. Daha önce yaptığımız gibi, hayatta kalmayı etkileyen B_1 ve B_2 gibi iki aleli olan bir lokusa sahip bir populasyonu kullanalım. Her bir



Şekil 5.11 50 nesil boyunca izlenen dört meyve sineği populasyonunda Adh^S aleli frekansları Kırmızı ve sarı renkteki nokta ve çizgiler normal besinlerle yetiştirilen kontrol populasyonlarını göstermektedir; mavi ve yeşil renkteki noktalar ve çizgiler ise etanol eklenmiş besinlerde yetiştirilen deneysel populasyonları göstermektedir. Cavener ve Clegg (1981)'den alınmıştır. Copyright © Evolution. İzin alınarak basılmıştır.

alelin gen havuzundaki başlangıç frekansının 0,5 olduğunu kabul edelim (Şekil 5.12). Rastgele çiftleşme sonrası, B_1B_1, B_1B_2 ve B_2B_2 genotipleri için genotip frekansları, sırası ile 0,25, 0,5 ve 0,25 olacaktır. Eğer zigot populasyonunu, örneğin 1000 zigotun olduğu bir populasyon gibi, belirli bir sayıda tutarsak geriye kalan hesaplamalar oldukça basittir:

B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
250	500	250

Bu zigotlar Şekil 5.12'de verilen sütün grafikler ile de gösterilmiştir. Bu zigotlardan gelişip ergin olan bireyleri izleriz. Bu bireylerden hayatta kalanlar bir sonraki neslin gen havuzunu oluşturmak üzere üreyeceklerdir.

Genotiplerin hayatta kalma oranları bakımından farklılık gösterdiklerini kabul ederek seçilimi işe katarız. B_1B_1 bireylerinin %50'si, B_1B_2 bireylerin tümü ve B_2B_2 bireylerin de %50'si hayatta kalsın. Şekil 5.12'de gösterildiği gibi, şu anda populasyonda 750 birey vardır:

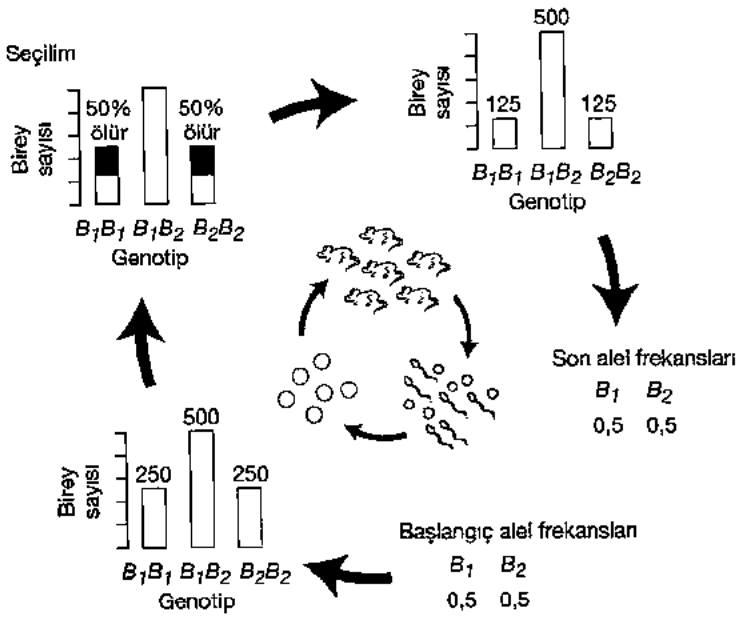
B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
125	500	125

Erginler arasında üç genotipin frekansı şu şekildedir:

B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
125/750	500/750	125/750
= 0,167	= 0,667	= 0,167

Bu bireyler gamet ürettiklerinde iki alelin yeni gen havuzundaki frekansları şöyledir:

B_1	B_2
$0{,}167 + \left(\frac{1}{2}\right)0{,}667$	$\left(\frac{1}{2}\right)0.667 + 0.167$
= 0,5	= 0,5



Şekil 5.12 Seçilim genotip frekanslarını değiştirebilir, dolayısıyla artık fenotip frekansları çarpılarak genotip frekansları hesaplanamaz Populasyondaki homozigotların yarısı öldüğünde alel frekansları değişmez. Fakat, hayatta kalanlar arasında heterozigotların oranı, Hardy-Weinberg dengesine göre hesaplanandan daha fazladır.

Homozigotlara karşı olan güçlü seçilime karşın alel frekansları değişmedi, yani populasyon evrimleşmemiştir.

Ancak, seçilim olmayacak koşulunun bozulmuş olmasının Hardy-Weinberg analizindeki sonuç 2'nin hükümsüz kalması ile sonuçlandığına dikkat edin. Artık, alel frekanslarını çarparak hayatta kalanlar için genotip frekanslarını hesaplayamayız. Yani,

Doğal seçilim, Hardy-Weinberg denge prensibine göre tahmin edilen genotip frekans değerlerinden sapmalara neden olabilir.

$$\underset{0,167}{B_1B_1 \text{ Frekansı}} \neq \underset{(0,5)^2 = 0,25}{(B_1 \text{ Frekansı})^2}$$

Gerekli noktayı vurgulamak için, buradaki sayısal örnekte güçlü bir seçilim kullandık. Gerçekte, tek bir nesilde Hardy-Weinberg analizindeki sonuç 2'de büyük sapmaya neden olacak, bu denli güçlü bir seçilimin olması nadirdir. Seçilim bu denli güçlü olsa bile, bir seferlik rastgele çiftleşme genotip frekanslarını tekrar Hardy-Weinberg dengesine geri döndürecektir. Yine de, araştırmacılar bazen, seçilime bağlı olarak Hardy-Weinberg'in sonuç 2'sinde meydana geliyor gibi görünen bozulmalar bulmaktadırlar.

Seçilim ve Genotip Frekansları Üzerinde Deneysel Çalışma

Örneğimiz, Jaeken sendromu (keza karbonhidrat noksanlığı olan glikoprotein tip 1 sendromu olarak ta bilinir) olarak bilinen ve insanlarda görülen önemli bir genetik hastalıkla bir araştırmadan edinilmiştir. Jaeken sendromlu hastalar, iskelet bozuklukları ve anormal derialtı yağ dağılışları olan, gelişime bağlı önemli sakatlıklara sahip kişilerdir (Matthijs vd. 1998). Bu hastalarda karaciğer fonksiyon yetmezliği vardır ve hastaların %20'si daha beş yaşına varmadan ölürler.

Jaeken sendromu, otozomal resesif olarak kalıtılır. Çoğu durumlarda hastalık, 16. kromozom üzerinde bulunan bir gende meydana gelen fonksiyon kaybı mutasyonu sonucu ortaya çıkar. *PMM2* olarak adlandırılan gen, fosfomannomutaz (PMM) denen bir enzimi kodlar. Biyokimyasal olarak, indirgenmiş PMM aktivitesi, glikoprotein oluşturmak için, proteinlere karbonhidrat bağlama etkinliğinin zayıflaması ile sonuçlanır.

PMM2 geninde Jaeken sendromuna neden olabilen ve fonksiyon kaybına yol açan en az 24 mutasyon vardır. Mutasyonlar değiştirici mutasyonlardır; bunlardan bir tanesi tek baz çifti delesyonudur. Jaak Jaeken'in önderlik ettiği bir araştırmada, Gert Matthijs ve meslektaşları (1998), fonksiyon kaybı mutasyonların bazılarının diğerlerine göre daha ciddi sonuçlar doğurup doğurmadıklarını incelediler. Bu araştırmacılar, mutasyonlardan bazılarının PMM'in katalitik aktivitesinde daha yüksek oranda kayba neden olacaklarını ve bu nedenle de daha şiddetli sonuçlar doğuracaklarını varsaymışlardı.

Araştırmacılar, hipoztezlerini Hardy-Weinberg denge prensibine dayalı bir test ile sınadılar. Sınamanın mantığı şu şekilde işlemektedir. Jaeken sendromuna sahip bireylerin hepsi homozigottur, yani bu bireyleri hepsi iki mutant alel taşır. Ancak, bu bireylerin çoğu fonksiyon kaybına neden olan iki farklı mutasyon taşır. Taşıdıkları spesifik hastalık alelleri bakımından, hasta bireylerin homozigot ya da heterozigot olarak düşünebiliriz. Bir populasyondaki hasta bireyler arasında, farklı hastalık alellerinin birbirlerine göre Hardy-Weinberg dengesinde olmaları beklenir (bkz. Kutu 5.4). Eğer belli bir hastalık aleli özellikle önemli fonksiyon kaybına neden olursa, bu alel için homozigot olan bireyler, yaşayamayacakları kadar düşük PMM aktivitesine sahip olurlar. Seçilim, hastalıklı populasyondan bu tür homozigotları ayıklayacağı için, homozigotların populasyondaki frekansı farklı hastalık alellerinin frekansları çarpılarak hesaplanacak değere göre daha düşük olmalıdır.

KUTU 5.4 Genetik bir hastalığa neden olan farklı resesif mutant aleller arasında Hardy-Weinberg dengesi

Otozomal resesif bir genetik hastalık düşünün. Analizin ilk aşamasında, *D* ve *d* olarak adlandırdığımız iki alel bulunsun. *DD* ve *Dd* genotipine sahip bireyler fenotipik olarak normal iken *dd* genotipine sahip bireyler hastadır. Burada *p D*'nin alel-frekansını ve *z* de *d*'nin alel frekansını temsil etsin ve $p + z = 1$ olduğunu kabul edelim. Hardy-Weinberg dengesindeki taşıyan bir populasyonda genotip frekansları şöyle olacaktır:

DD	*Dd*	*dd*
p^2	$2pz$	z^2

Şimdi gerçekte iki farklı hastalık alelinin bulunduğunu var sayalım ve bunları d_1 ve d_2 ile gösterelim. Diğer bir ifade ile, hasta olan *dd* bireyleri d_1d_1, $d_1d_2$ya da d_2d_2 genotipine sahip olabilirler. Burada, *q*'nün d_1 alel frekansını ve *r*'in de d_2'nin alel frekansını temsil ettiğini kabul edelim. Alel *d*'nin d_1 ve d_2 olmak üzere olası iki versiyonu olduğundan, biliyoruz ki

$$z = q + r$$

dir. Dolayısıyla, hasta bireylerin frekansı şu şekilde ifade edilebilir:

$$\text{Frekansı } dd = z^2$$
$$= (q + r)^2$$
$$= q^2 + 2qr + r^2$$

Bu ifadedeki terimler, sadece d_1 ve d_2 frekanslarının çarpımıyla Hardy-Weinberg denge prensibine göre, tahmin edilen frekanslardır. Diğer bir ifade ile, hastalıklı bireyler populasyonunda, farklı hastalık alelleri bir biri ile Hardy-Weinberg dengesindedir.

Bir populasyonda genotip frekanslarının Hardy-Weinberg dengesinde olmadıklarının belirlenmesi, doğal seçilimin iş başında olduğuna ilişkin bir ip ucu olabilir.

Araştırmacılar, Jaeken sendromlu 54 Kafkasya kökenli hastada mevcut olan hastalık alel çeşitlerini belirlemişlerdir. Araştırmacıların buldukları en yaygın mutasyon, bir amino asit değişimine neden olan *R141H* denen mutasyondu. Eğer hastalık alellerini *R141H* alelleri ve diğerleri diye iki gruba ayıracak olursak, hasta 54 bireyden oluşan bir populasyonda alel frekansları şöyle olacaktır:

Diğerleri	*R141H*
0,6	0,4

Eğer populasyon Hardy-Weinberg dengesinde ise, bu alel frekanslarını kullanarak genotip frekanslarını hesaplayabiliriz. Buna göre genotip frekansları şu şekilde olacaktır:

Diğerleri/Diğerleri	*Diğerleri/R141H*	*R141H/R141H*
0,36	0,48	0,16

Oysa hasta bireyler arasındaki gerçek genotip frekansları şöyledir:

Diğerleri/Diğerleri	*Diğerleri/R141H*	*R141H/R141H*
$\frac{11}{54} = 0,2$	$\frac{43}{54} = 0,8$	0

Hasta bireyler arasındaki alel ve genotip frekansları, Hardy-Weinberg analizi sonuç 2'yi bozmaktadır. Önemli derecede homozigot, özelliklede *R141H* homozigotları, azalması vardır. Homozigotlardaki bu eksilme istatistiksel olarak anlamlıdır (bkz. Kutu 5.5).

Jaeken ve ekibine göre, *R141H* homozigotlarının bulunmayışı ile ilgili en mantıklı yorum, *R141H*'in özellikle ciddi fonksiyon kaybına neden olan bir mutasyon olduğu idi. Bu hipoteze göre, *R141H / R141H* genotipindeki zigotlar Hardy-Weinberg denge prensibine göre tahmin edilen oranda üretilirler, fakat bu zigotlardan gelişen bireyler doğumdan önce veya hemen sonrasında ölürler. *Diğerleri / Diğerleri* homozigotlarının sayısındaki azalma, kalan aleller arasında ciddi fonksiyon kaybına neden olan mutasyonların varlığından kaynaklanıyor olabilir.

KUTU 5.5 χ^2 (Khi-kare) kullanılarak alel ve genotip frekanslarının istatistiksel analizi

Burada, genotip frekanslarının Hardy-Weinberg dengesine göre beklenecek olan değerden önemli bir sapma gösterip göstermediklerinin belirlenmesinde kullanılacak bir metodu göstermek için Matthijs ve meslektaşları (1998)'dan alınan verileri kullanacağız. Bu araştırmacılar Jaeken sendromlu 54 birey incelemişlerdir. Her bir genotipteki birey sayısı şöyledir:

Diğerleri/Diğerleri	*Diğerleri/R141H*	*R141H/R141H*
11	43	0

Bu sayılardan yararlanarak *Diğerleri* ve *R141H* alellerinin frekanslarını hesaplayacağız ve gözlenen genotip frekanslarının Hardy-Weinberg prensibine göre beklenen frekanslar olup olmadıklarını belirleyeceğiz. Bu işlem için beş aşama vardır:

1. Alel frekanslarını hesaplayın. 54 bireylik bir örneklem aynı zamanda 108 alellik bir örneklemi ifade eder. *Diğerleri / Diğerleri* genotipine sahip 11 birey tarafından taşınan 22 alelin tümü ve *Diğerleri / R141H* genotipine sahip 43 bireyin tarafından taşınan alellerin 43 tanesi Diğerleri'dir. Buna göre *Diğerleri* alellerinin frekansı

$$\frac{(22 + 43)}{108} = 0{,}6$$

dır. Ve *R141H* alel frekansı da

$$\frac{(43 + 0)}{108} = 0{,}4$$

2. Aşama 1'de hesaplanan alel frekanslarını kullanarak Hardy-Weinberg prensibine göre beklenen genotip frekanslarını hesaplayın. Hardy-Weinberg denge prensibine göre, eğer iki alellin frekansları p ve q ise, o zaman genotip frekansları p^2, $2pq$ ve q^2 olacaktır. Buna göre, Jaeken sendromlu bireylerden oluşan bir populasyonda beklenen genotip frekansları şu şekilde olacaktır:

Diğerleri/Diğerleri	*Diğerleri/R141H*	*R141H/R141H*
$(0{,}6)^2$	$2(0{,}6)(0{,}4)$	$(0{,}4)^2$
$= 0{,}36$	$= 0{,}48$	$= 0{,}16$

3. Hardy-Weinberg dengesine göre, her bir genotipte beklenen birey sayısını hesaplayın. Bu işlem basitçe, her bir genotipin beklenen frekansının örneklemdeki toplam birey sayısı (54) ile çarpımıdır. Buna göre beklenen değerler şöyledir:

Diğerleri/Diğerleri	*Diğerleri/R141H*	*R141H/R141H*
(0,36)(54)	(0,48)(54)	(0,16)(54)
= 19,44	= 25,92	= 8,64

Beklenen birey sayısı, gerçekte gözlenen birey sayısından (11, 43 ve 0) farklıdır. Gerçek örneklem, beklenene göre daha fazla heterozigot ve daha az homozigot içermektedir. Beklenen ile gözlenen arasındaki böylesi bir büyük farkın şansa bağlı olarak ortaya çıkmış olması olası mıdır? Ya da, bu fark istatistiksel olarak önemli midir? Sıfır hipotezimiz bu farkın sadece şansa bağlı olarak ortaya çıktığı şeklindedir.

4. İstatistiksel Test değerini hesaplayın. 1900 yılında Karl Pearson tarafından geliştirilmiş olan bir istatistiksel testi kullanacağız. Bu istatistiki test χ^2 (Khi-kare) olarak adlandırılır. Khi-kare şu şekilde tanımlanır.

$$\sum \frac{(\text{gözlenen} - \text{beklenen})^2}{\text{beklenen}}$$

bu formüldeki Σ işareti, ele alınacak tüm sınıfların toplanacağını ifade eder. Bizim verimizde üç sınıf vardır: bunlar üç genotip sınıfıdır. Bizim veri setimiz için:

$$\chi^2 = \frac{(11 - 19{,}44)^2}{19{,}44} + \frac{(43 - 25{,}92)^2}{25{,}92} + \frac{(0 - 8{,}64)^2}{8{,}64} = 23{,}56$$

5. İstatistiki testten elde edilen değerin istatistiksel anlamda önemli olup olmadığını belirleyin. Khi-kare testi temel mantığına göre, beklenen ile gözlenen arasındaki fark arttıkça khi-kare değeri de artar. Buna göre, şans eseri 23,56 büyüklüğünde bir Khi-kare değeri elde etmemiz ne derece olasıdır? Çoğu istatistik kitabında cevabı içeren bir tablo bulunur. Zar (1996)'ın kitabında " Khi-kare dağılımı için kritik değerler" tablosu olarak verilmiştir.

Bu tabloyu kullanabilmek için, öncelikle teste özgü, serbestlik derecesi adı verilen bir sayıyı hesaplamamız gerekir. Khi-kare için serbestlik derecesi değeri, sınıf sayısından beklenen değerleri belirlemede kullandığımız verilerden hesaplanmış bağımsız değişken sayıların çıkarılmasına eşittir. Khi-kare testimizde üç sınıf vardır: üç genotip. Biz beklenen değerlerin belirlenmesinde kullanılan verilerden iki değer hesapladık:

KUTU 5.5 Devamı

toplam birey sayısı ve *R141H* alel frekansı (Biz aynı zamanda *Diğerleri* alel frekansını da hesapladık, fakat bu *R141H* alel frekansından bağımsız değildir. Çünkü *Diğerleri* alel frekansı *1–R141H* alel frekansı'na eşittir). Buna göre, örneğimiz için serbestlik derecisi 1'dir. (Hardy-Weinberg dengesi ile ilgili yapılacak khi-kare testinde, serbestlik derecesini hesaplanmak diğer bir formül şudur:

$$df = k - 1 - m$$

bu formülde k sınıf sayısı, m ise verilerden tahmin edilen bağımsız alel frekanslarının sayısıdır).

İstatistik kitabındaki tabloya göre, bir serbestlik derecesi ve $P = 0,05$ seviyesi için verilen kritik c^2 değeri 3,841'dir. Bu sonuç sıfır hipoteze göre $\chi^2 \geq 3,841$ elde edilmek için %5'lik bir şans vardır. Dolayısıyla, sıfır hipoteze göre $\chi^2 \geq 23,56$ gibi değerinin elde edilme olasılığı %5'den (önemli derecede) daha azdır. Bu durumda sıfır hipotezi ret ederiz ve khi-kare değerimizin $P < 0,05$ seviyesinde (aslında buradaki durumda $P < 0,00001$ seviyesinde) istatistiksel olarak önemli olduğunu ileri sürereiz.

Ki-kare testi bize, Jaeken sendromlu bireyler populasyonunda *PMM2* lokusundaki alellerin Hardy-Weinberg dengesinde olmadıklarını söyler. Bu durum, Hardy-Weinberg analizinin koşullarından bir veya birkaçının sağlanmadığına işaret eder. Ancak, bu şekliyle koşullardan hangisinin ve nasıl bozulduğu konusunda bize bir şey söylemez.

Jaeken sendromu ile ilgili bu örnek, populasyon genetiği analizlerinin, potansiyel olarak önemli bir medikal keşfe olanak sağladığını gösteren bir örnektir. Bu analiz, yaşamak için bir miktar PMM aktivitesinin gerekli olduğunu göstermektedir. Buna ek olarak, bu analiz her ikisi *R141H* mutasyonu için taşıyıcı olan ebeveynlerin (farklı hastalık alelleri taşıyan ebeveynlere göre) çocukları arasında farklı bir fenotip dağılışı bekleyebileceklerine de işaret etmektedir.

Doğal seçilim ile ilgili açıklamalarımız, insan populasyonlarının geleceğine ilişkin tahminlerde bulunmada kullanabileceğimiz araçlar sağlar.

CCR5-Δ*32* Aleli Frekansındaki Değişmelerin Tekrar Ele Alınması

Şu anda, bu bölümün başında ortaya attığımız tıbbi soruya daha tatmin edici bir cevap verecek durumundayız: AIDS salgını *CCR5*-Δ*32* aleli frekansının insan populasyonda artmasına neden olacak mı? Prensip olarak, AIDS salgını bu alelin frekansının hızlı bir şekilde artmasına neden olabilir. Fakat, böyle bir artışın, gerçek herhangi bir populasyonda meydana gelme olasılığı şu an için az gözükmektedir. Bu çıkarsama Şekil 5.13'de gösterilen üç model populasyona dayanmaktadır (Cebirsel hesaplamalar için Kutu 5.6'ya bakınız). Verilen her bir model, *CCR5*-Δ*32* alelinin başlangıçtaki frekansı ve HIV enfeksiyonunun şiddeti ile ilgili farklı koşullara dayandırılmaktadır. Her bir grafik, 40 nesilde ya da yaklaşık 1000 yıllık bir evrim sürecinde Δ*32* aleli frekansında meydana gelen tahmini değişikliği göstermektedir.

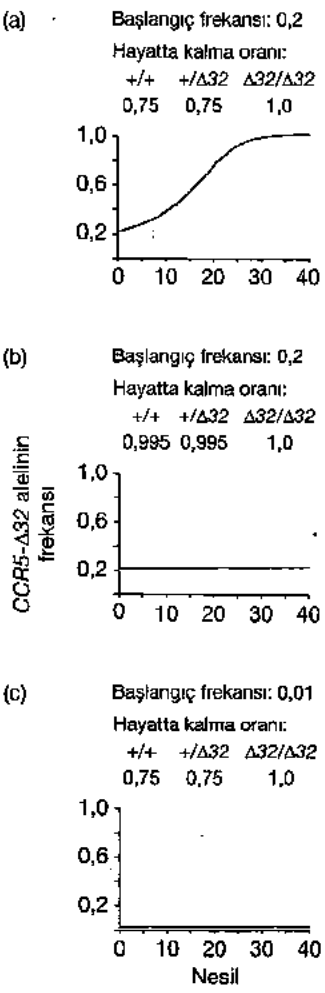
Şekil 5.13a'da gösterilen model populasyon, Δ*32* aleli frekansının hızlı bir şekilde nasıl artabileceğine dair bir senaryo önermektedir. Bu senaryoda, *CCR5*-Δ*32* alelinin başlangıç frekansı %20'dir. + / + veya + / Δ*32* genotiplere sahip bireylerin dörtte biri AIDS'e yakalanır ve üremeden ölürlerken, Δ*32* / Δ*32* genotipine sahip bireylerin tümü hayatta kalır. Burada, Δ*32* aleli için verilen %20'lik başlangıç frekansı, en yüksek frekansın rapor edildiği herhangi bir populasyon için, örneğin Martinson vd. (1997) tarafından çalışılan Ashkenazi Yahudi populasyonu, verilen değere yaklaşık olarak eşittir. Ölüm oranı, 15-49 yaş arası bireylerin yaklaşık %25'inin HIV ile enfekte olduğu Botswana, Namibia, Swaziland ve Zimbabwe'deki durumlara yakındır (UNAIDS 1998). Bu model populasyonda, Δ*32* aleli frekansı

her nesilde yaklaşık yüzde birkaç derece artmaktadır. Kırk nesil sonunda, alel frekansı hemen hemen %100'dür. Bu nedenle, kaydedilmiş en yüksek *Δ32* frekansı ile kaydedilmiş en yüksek enfeksiyon oranını birlikte bulunduran insan populasyonlarında, AIDS salgını *Δ32* aleli frekansının hızlı bir şekilde artmasına neden olabilir.

Ancak, günümüzde hem en yüksek *Δ32* frekansı hem de en yüksek HIV enfeksiyon oranını birlikte bulunduran bir populasyon bilinmemektedir. Kuzey Avrupa'daki birçok populasyon 0,1–0,2 oranında bir *Δ32* aleli frekansına sahiptir (Martinson vd. 1997; Stephens vd. 1998). Fakat, bu populasyonlardaki HIV enfeksiyon oranı %1'in çok altındadır (UNAIDS 1998). Bu koşulları yansıtan model bir populasyon Şekil 5.13b'de gösterilmektedir. *Δ32* alelinin başlangıç frekansı 0,2'dir ve + / + ve + / *Δ32* bireylerin %0,5'i AIDS yakalanıp üremeden ölürler. Bu durumda *Δ32* aleli frekansı neredeyse değişmez.

Afrika'nın Sahra'nın güneyindeki kısımlarında, üreme yaşındaki bireylerin dörtte biri kadarı HIV ile enfekte olmuşlardır. Ancak, *Δ32* aleli bu populasyonlarda neredeyse hiç yoktur (Martinson vd. 1997). Bu durumu yansıtan model bir populasyon Şekil 5.13c'de gösterilmektedir. Bu modele göre, *Δ32* alelinin başlangıç frekansı 0,01'dir ve + / + ve + / *Δ32* bireylerin %25'i AIDS yakalanır ve üremeden ölürler. Görüldüğü gibi, yine *Δ32* alel frekansı neredeyse hiç değişmez. *Δ32* alel frekansı düşük olduğu zaman, bu alel kopyalarının çoğu heterozigotlarda bulunur. Heterozigotlar enfeksiyona duyarlı olduklarından, bu kopyalar seçilimden saklanır.

Az önce tanımladığımız analiz, bir dizi basitleştirilmiş tahminlere dayandırılmaktadır. Örneğin, HIV ile enfekte olmuş tüm bireylerin üremeden öldüklerini ve heterozigotların, + / + genotipindeki homozigotlarla aynı ölüm oranına sahip olduklarını kabul ettik. Gerçekte, heterozigotlar HIV enfeksiyonuna karşı duyarlı oldukları halde, bunlar daha yavaş AIDS gelişim seyrine sahip görünmektedirler (Dean vd. 1996). Sonuç olarak, heterozigotların uyum gücü gerçekten + / + genotipindeki homozigotların uyum gücünden daha yüksek olabilir. Basitleştirdiğimiz koşulların, tahmin edilen evrim seyrini ne derece etkilediğini görmeleri için, farklı seçilim şemalarında insan populasyonlarının evrimini keşif etmeyi okuyucularımıza bırakıyoruz.



Şekil 5.13 Farklı üç senaryoya göre, AIDS salgınına bağlı olarak, CCR5 lokusunda bulunan allellerin tahmini frekans değişmeleri (a) *CCR5-Δ32* alelinin başlangıç frekansı yüksek ve populasyonun büyük bir kısmı HIV ile enfekte olduğunda, alel frekansı hızlı bir şekilde değişebilir. Ancak, her iki koşula birlikte sahip gerçek bir insan populasyonu yoktur. (b) Avrupalı populasyonlarda alel frekansları yüksektir, fakat bireylerin oldukça küçük bir kısmı enfekte olmuştur. (c) Afrika'nın bazı kısımlarında enfeksiyon oranı yüksektir, fakat alel frekansları düşüktür.

5.3 Seçilim Modelleri

Bu bölümün başında zorunlu bir kısırlaştırma kanununun, genetik hastalıkların sıklığını azaltma şeklindeki ögenik amaçlarını başarıp başaramayacaklarını sormuştuk. Bu soruyu cevaplamaya kalkışmadan önce, belli bir lokustaki Mendel genetiği detaylarının evrimsel seyri nasıl etkileyeceğini irdelemek faydalı olacaktır. Örneğin, belli bir alele karşı olan seçilime cevap olarak ortaya çıkan evrimin hızı, bu alelin dominant veya resesif olmasına bağlı mıdır?

Dominant ve Resesif Aleller Üzerine İşleyen Seçilim

Peter Dawson (1970) tarafından edinilen veriler resesiflik ve dominantlığın, evrimin seyrini nasıl etkileyeceğini göstermektedir. Dawson bir unkurdu (*Tribolium castaneum*) laboratuar kolonisi ile çalışmış ve bizim burada l lokusu olarak adlandıracağımız bir lokus tanımlamıştır. Bu lokus + ve *l* olmak üzere iki alele sahiptir. + / − veya − / *l* genotipine sahip bireyler fenotipik olarak normal iken, *l* / *l* genotipine sahip bireyler yaşayamazlar. Yani, *l* resesif lethal bir aleldir.

Dawson, yetiştirdiği unkurdu kolonilerinden heterozigot bireyler topladı ve bunları iki yeni deneysel populasyon oluşturmak için kullandı. Yeni populasyonu

KUTU 5.6 Gelecek nesillerde *CCR5-Δ32* aleli frekansının tahmini

Şu anki nesilin *CCR5-Δ32* aleli frekansını q_g ile gösterelim. Kutu 5.3'de verilen bilgilere dayanarak, her bir genotipin hayatta kalma (uyum gücü) tahmini değerleri verildiğinde, bir sonraki nesilde alel frekanslarını verecek bir eşitlik yazabiliriz. Bu eşitlik şöyledir:

$$q_{g+1} = \frac{(1 - q_g)q_g w_{+\Delta} + q_g^2 w_{\Delta\Delta}}{(1 - q_g)^2 w_{++} + 2(1 - q_g)q_g w_{+\Delta} + q_g^2 w_{\Delta\Delta}}$$

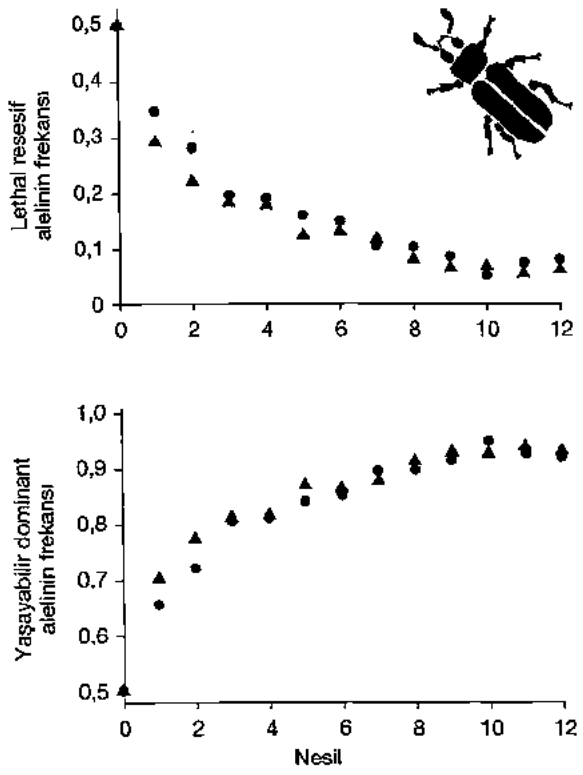
Bu eşitlikteki q_{g+1} alelinin bir sonraki nesildeki frekansı, w_{++} normal alel için homozigot bireylerin uyum gücü, $w_{+\Delta}$ heterozigotların uyum gücü ve $w_{\Delta\Delta}$ aleli için homozigot olan bireylerin uyum gücüdür.

CCR5-Δ32 alelinin frekansı için bir başlangıç değeri seçtikten sonra, bu değeri ve tahmini uyum değerlerini, bir nesil sonrasındaki *CCR5-Δ32* alel frekansını hesaplayabilmek için eşitlikte yerine koyarız. Daha sonra, elde edilen bu yeni değeri eşitlikte tekrar yerine koyarak iki nesil sonraki alel frekansını hesaplarız. Bu işlem bu şekilde tekrarlanır.

Unkurdu üzerinde yapılan deneysel çalışma, populasyon genetiği modelleri ile yapılan tahminlerin, en azından laboratuvar koşullarında, doğru olduğunu göstermektedir.

oluşturan kurucu bireylerin tümü heterozigot olduklarından, her iki alelin populasyonlardaki başlangıç frekansları 0,5'di. *I / I* bireylerin uyum değerleri sıfır olduğu için, Dawson, populasyonlarının daha düşük *I* aleli frekansına ve daha yüksek + aleli frekansına sahip olma yönünde evrimleşeceklerini bekledi. Dawson, evrimin seyri hakkında sayısal bir tahmin yapabilmek için Kutu 5.3'te türetilen formülü ve Kutu 5.6'da tanımlanan metodu kullandı. Sonra Dawson, her iki populasyonu da yaklaşık bir düzinelik nesil boyunca evrimleşmeye bıraktı ve her nesilde iki alelin frekanslarını ölçtü.

Edinilen sonuçlar Şekil 5.14'de gösterilmektedir. Dawson'un deneysel verileri, teorik tahminleri ile büyük oranda örtüşmektedir. Birincisi, resesif lethal alelin frekansı hızlı bir şekilde düşmüştür (Şekil 5.14a). İkinci nesille birlikte resesif lethal



Şekil 5.14 Unkurdunun laboratuar populasyonlarındaki evrimi (a) Resesif lethal alelin (kırmızı semboller) frekansındaki düşüş, teorik olarak tahmin edilen (gri eğri) düşüş ile hemen hemen tam olarak uyuşmaktadır. Alel nadir hale geldikçe, evrimin hızı önemli derecede yavaşlar (b) Bu grafik, ilişkili dominant alelin frekansındaki artışı göstermektedir. Dawson (1970)'dan tekrar çizilmiştir.

alelin frekansı 0,5'den 0,25 civarına düşmüştür. Diğer taraftan, evrim ilerledikçe, lethal alelin frekansında sonraki azalma hızı düşmüştür. Onuncu ile 12. nesiller arasında lethal alelin frekansı neredeyse hiç değişmemiştir. Dawson'un deneyi, basitleştirilmiş koşullarda bile, populasyon genetiği teorisinin —en azından kontrollü laboratuar şartlarında— evrimin seyrini doğru bir şekilde tahmin etmemizi sağladığını göstermektedir.

Yaygın resesif aleller (ve nadir dominant aleller) üzerine etki ettiği zaman, doğal seçilim evrime neden olan en kuvvetli güçtür.

Bu deney aynı zamanda, evrimin hızını belirleyecek şekilde dominantlık ve alel frekanslarının etkileştiklerini göstermektedir. Resesif bir alel yaygın (ve dominant alel nadir) olduğunda, doğal seçilimin neden olduğu evrim hızlıdır. Buna karşın, resesif alel nadir ve dominant alel yaygın olduğu zaman ise doğal seçilimin neden olduğu evrimin hızı yavaştır.

Hardy-Weinberg denge prensibi bunun neden böyle olduğunu açıklar. Önce, yaygın bir resesif alel olduğunu var sayalım: Bu alelin frekansı 0,95 olsun. Buna göre dominant alelin frekansı 0,05 olacaktır. Alel frekanslarını çarpmak suretiyle genotip frekanslarını hesaplayabiliriz:

AA	*Aa*	*aa*
$(0,05)^2$	$2(0,05)(0,95)$	$(0,95)^2$
$= 0,0025$	$= 0,095$	$= 0,9025$

Kabaca populasyondaki bireylerin %10'u dominant fenotipe sahip iken, %90'ı resesif fenotipe sahiptir. Görüldüğü gibi her iki fenotip de belirli bir oranda temsil edilmektedir ve eğer bu fenotipler uyum gücü bakımından farlı iseler, bir sonraki nesilde alel frekansları oldukça farklı olabilir. Şimdi nadir bir resesif alelin var olduğunu varsayalım. Bu alelin frekansı 0,05 olsun. Buna göre, dominant alelin frekansı 0,95 olacaktır. Buna göre genotip frekansları şöyledir:

AA	*Aa*	*aa*
$(0,95)^2$	$2(0,95)(0,05)$	$(0,05)^2$
$= 0,9025$	$= 0,095$	$= 0,0025$

Yaklaşık olarak, populasyonun %100'ü dominant fenotipe sahip iken, %0'ı resesif fenotipe sahiptir. Fenotipler uyum gücü bakımından büyük oranda farklılıklar gösterdiği halde, azınlık durumundaki fenotip oldukça düşük olduğundan, bir sonraki nesilde alel frekanslarında çok küçük bir değişim olacaktır. Rastgele çiftleşen bir populasyonda, nadir resesif bir alelin kopyalarının çoğu, fenotipik olarak heterozigot bireylerde maskelenmiş durumdadır. Resesif ve dominant aleller üzerinde işleyen doğal seçilimin cebirsel hesaplanması için Kutu 5.7'ye bakınız.

Heterozigotlar ve Homozigotlar Üzerinde İşleyen Seçilim

Alellerden biri resesif ve diğeri dominant olduğu zaman, heterozigotların uyum gücü homozigotlardan birinin uyum gücüne eşittir. Ebette ki başka senaryolar da olasıdır. Sıklıkla, heterozigotların uyum gücü homozigotların uyum değerleri arasında bir yerde bulunur. Bu durum evrimin oranını değiştirebilir, fakat sonucunu değiştirmez. Sonuçta alellerden birisi populasyonda **fikse olur (fixation)** ve diğer alel yok olur. Şekil 5.10, bir dizi örneği göstermektedir.

Keza, heterozigotların uyum gücünün, homozigotlardan birinin uyum gücüne oranla daha üstün veya daha zayıf olması da olasıdır. Heterozigot üstünlüğü veya zayıflığı birbirinden tamamen farklı sonuçlar doğurur.

İlk örneğimizi Terumi Mukai ve Allan Burdick (1959) tarafından meyve sineği (*Drosophila melanogaster*)'nin laboratuar populasyonları üzerine yapılan çalışma oluşturmaktadır. Dawson gibi, Mukai ve Burdick de iki alelli bir lokustaki evrimi çalışmışlardır. Alellerden biri için homozigot olan bireyler yaşabilmekteyken, diğer alel için homozigot olanlar yaşayamamaktadırlar. Araştırmacılar, başlangıç alel fre-

KUTU 5.7 Resesif ve dominant aleller üzerinde işleyen seçilimin matematiksel hesabı

Burada resesif ve dominant alel üzerinde işleyen seçilimin farklılıklarını aydınlatmak için bir eşitlik geliştireceğiz. İki alele sahip tek bir lokus bulunduğunu varsayın. *A* alelinin frekansı *p*, ve *a* alelinin frekansı ise *q* olsun.

Resesif alel üzerinde işleyen seçilim

Genotiplerin uyum güçleri aşağıdaki gibi olsun:

w_{AA}	w_{Aa}	w_{aa}
1	1	1 + s

burada verilen *s* **seçilim katsayısı (selection coefficient)** olarak adlandırılır ve diğer genotiplere göre homozigot resesifler üzerinde işleyen seçilimin gücünü gösterir. Pozitif *s* değeri, resesif alel lehine işleyen bir seçilimi ifade ederken, negatif *s* değeri resesif alele karşı işleyen bir seçilimi ifade eder.

Şimdiki neslin *a* aleli frekansı ve her üç genotipin uyum güçleri verildiğinde, Kutu 5.3'de verilenlere dayanarak, aşağıdaki eşitlik yardımı ile *a* alelinin bir sonraki nesildeki frekansını (q') hesaplayabiliriz:

$$q' = \frac{pqw_{Aa} + q^2w_{aa}}{\bar{w}} = \frac{pqw_{Aa} + q^2w_{aa}}{p^2w_{AA} + 2pqw_{Aa} + q^2w_{aa}}$$

Formüldeki uyum gücü oranları yerine yukarıda verilen değerleri ve *p* yerine de $(1 - q)$'i koyar ve formülü sadeleştirirsek bize şunu verir:

$$q' = \frac{q(1 + sq)}{1 + sq^2}$$

Eğer *a* resesif lethal bir alel ise, bu durumda $s = -1$'dir. Bu değer yukarıdaki formülde yerine konulduğunda şunu verir:

$$q' = \frac{q(1 - q)}{1 - q^2} = \frac{q(1 - q)}{(1 - q)(1 + q)} = \frac{q}{(1 + q)}$$

Küçük bir deneme, resesif bir alel bir kere nadir hale geldiğinde, bu alelin frekansında sonra meydana gelecek azalma hızının yavaş olacağını gösterir. Örneğin, eğer *a* alelinin frekansı şimdiki nesilde 0,01 ise, bu alelin bir sonraki nesildeki frekansı 0,0099 olacaktır.

Dominant alel üzerine seçilim

Genotiplerin uyum güçleri aşağıda verildiği gibi olsun:

w_{AA}	w_{Aa}	w_{aa}
1 + *s*	1 + *s*	1

Aynı şekilde, *s* burada seçilim katsayısını ifade etmekte olup, bu değer homozigot resesiflere göre dominant aleli taşıyan genotipler üzerinde işleyen seçilimin gücünü gösterir. Pozitif *s* değeri dominant alel avantajına işleyen bir seçilimi ifade ederken, negatif *s* değeri dominant alele karşı işleyen bir seçilimi ifade eder.

Şimdiki neslin *A* aleli frekansı ve üç genotipin uyum güçleri verildiğinde, Kutu 5.3'de verilen bilgilere dayanarak *A* alelinin bir sonraki nesildeki frekansı, p' tahmin edeceğimiz bir eşitlik yazabiliriz:

$$p' = \frac{p^2w_{AA} + pqw_{Aa}}{\bar{w}} = \frac{p^2w_{AA} + pqw_{Aa}}{p^2w_{AA} + 2pqw_{Aa} + q^2w_{aa}}$$

Tablodan uyum güçleri ve *q* yerine $(1 - p)$ formülde yerlerine konur ve formül sadeleştirilirse şu elde edilir:

$$p' = \frac{p(1 + s)}{1 + 2sp - sp^2}$$

Eğer *A* lethal dominant bir alel ise, bu durumda $s = -1$'dir. Bu değerin yukarıdaki eşitlikte yerine konması, lethal dominant bir alelinin tek bir nesilde populasyondan eleneceğini gösterecektir.

Resesif ve dominant alel üzerinde işleyen seçilimlerin karşılaştırılması

Resesif alel üzerinde işleyen seçilim ve dominant alel üzerinde işleyen seçilim bir madalyonun iki yüzü gibidir. Bir resesif alele karşı olan bir seçilim, dominant alel lehine olan bir seçilim, ya da tersi demektir.

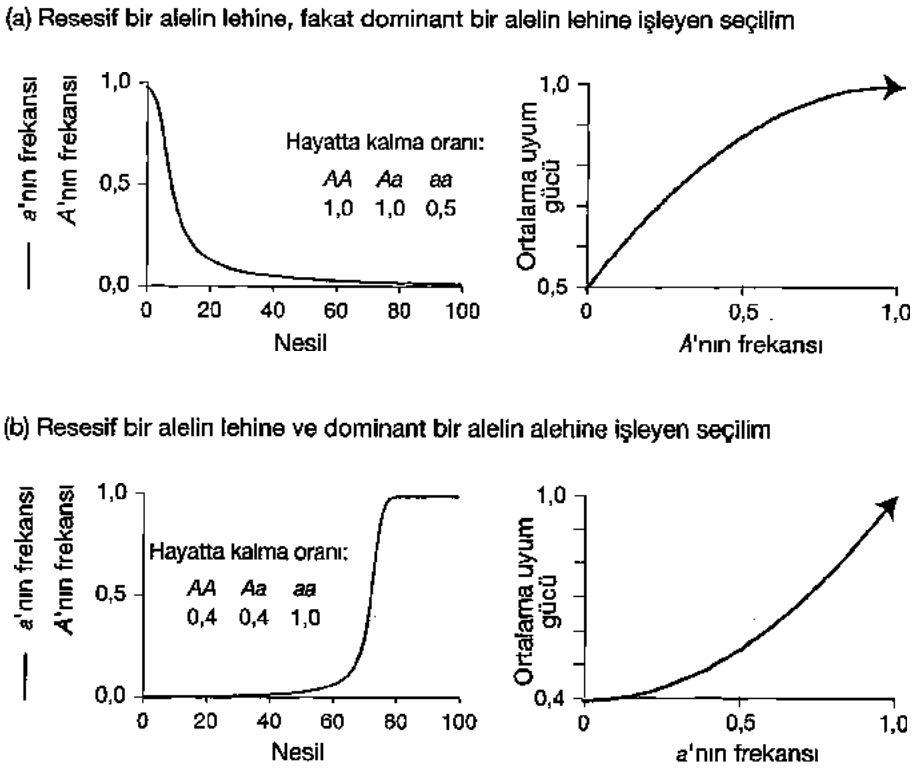
Şekil 5.15a (sol taraf) resesif alele karşı, ancak dominant alel lehine işleyen bir seçilimin olduğu model bir populasyondaki 100 nesillik evrimleşmeyi göstermektedir. Başlangıçta, alel frekansları hızlı bir şekilde değişmektedir. Fakat, resesif alel nadir hale geldikçe evrimin hızı önemli bir oranda yavaşlamaktadır. Resesif alel nadir olduğu zaman, populasyondaki çoğu kopyalar heterozigot bireylerde taşınır ve böylece resesif aleller büyük oranda doğal seçilimden gizlenirler.

Şekil 5.15a (sağ taraf) dominant alelin bir fonksiyonu olarak populasyonun ortalama uyum gücünü (bkz. Kutu 5.3) göstermektedir. Dominant alel nadir durumdan yaygın duruma geçtikçe, populasyonun ortalama uyum gücü artar. Seçilim tarafından korunan alelin frekansı %100'e ulaştığı zaman, populasyonun ortalama uyum gücü maksimum değere ulaşır. Alel frekansının bir fonksiyonu olarak, ortalama uyum gücü grafikleri sıklıkla **adaptif topoğrafya (adaptive landscape)** olarak adlandırılır.

KUTU 5.7 Devamı

Şekil 5.15b (sol taraf) resesif alel lehine, fakat dominant alel alehine işleyen bir seçilim altında, model bir populasyondaki 100 nesillik evrimleşmeyi göstermektedir. Alel frekansındaki değişim başlangıçta yavaştır. Resesif alel nadir ve kopyalarının çoğu heterozigot bireylerde bulunur, seçilim bunları göremez. Ancak, resesif alel önemli bir homozigot fraksiyonu oluşturacak kadar arttıkça, evrimin hızı önemli derecede artar. Evrimin adımları bir kez hızlanacak olursa, seçilim tarafından korunan resesif alelin frekansı %100'e ulaşmayı başarır. Yani, resesif alel populasyonda artık fikse hale gelir.

Şekil 5.15b (sağ taraf) aynı zamanda, resesif alelin bir fonksiyonu olarak populasyonun ortalama uyum gücünü (bkz. Kutu 5.3) göstermektedir. Resesif alel nadir durumdan yaygın duruma geçtikçe, populasyonun ortalama uyum gücü artar. Korunan alelin frekansı %100'e ulaştığında populasyonun ortalama uyum gücü en yüksek seviyeye ulaşır.

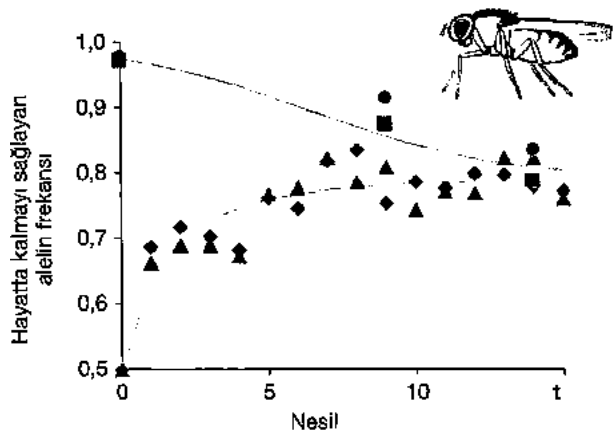


Şekil 5.15 Resesif ve dominant aleller üzerinde işleyen bir seçilimin olduğu model populasyonlardaki evrim Sol taraftaki grafikler zamanla alel frekanslarında meydana gelen değişmeleri göstermektedir. Sağ taraftaki grafikler, alel frekanslarının bir fonksiyonu olarak populasyonun ortalama uyum gücünde meydana gelen değişmelerin gösterdiği adaptif topoğrafyalardır.

kansları 0,5 olan iki deneysel populasyon oluşturmak için, kurucu olarak heterozigot bireyleri kullanmışlardır. Araştırmacılar, daha sonra bu populasyonları 15 nesil evrimleşmeye bırakmış ve her bir nesildeki alel frekanslarını ölçmüşlerdir.

Mukai ve Burdick'in sonuçları (kırmızı sembollerle gösterilmekte) Şekil 5.16'da verilmektedir. Beklendiği gibi, hayatta kalmayı sağlayan alelin frekansı ilk birkaç nesilde boyunca hızlı bir şekilde artmıştır. Fakat, evrimin hızı, hayatta kalmayı sağlayan alelin frekansı 1,0'e ulaşmadan çok daha önce yavaşlamıştır. Öyle ki, hayatta kalmayı sağlayan alelin frekansı 0,79 civarında bir yerde dengeye veya sabit duruma ulaşmıştır.

Bu durumu daha ayrıntılı incelemek için Mukai ve Burdick, hayatta kalmayı sağlayan alelin başlangıç frekansı bu sefer 0,975 olan iki populasyon daha oluşturmuşlardır. Bu iki populasyondaki evrim Şekil 5.16'da mavi sembollerle gösterilmektedir. Hayatta kalmayı sağlayan alelin frekansı 1'e doğru artacağı yerde takrar 0,79 civarında bir dengeye ulaşacak şekilde düşmüştür.



Şekil 5.16 Meyve sineğinin dört laboratuvar populasyonunda evrim Homozigot durumda, allellerden biri yaşamayı sağlarken diğeri lethaldir. Yine de, populasyonların dördü, her iki aleli sürdürecek şekilde bir dengeye doğru evrimleşmiştir. Bu durum için olası açıklama, heterozigotların her iki homozigota göre daha üstün bir uyum gücüne sahip olduklarıdır. Mukai ve Burdick (1958)'de verilen verilerden yararlanarak çizilmiştir.

Meyve sineği üzerinde yapılan çalışmalar, doğal seçilimin her iki aleli de dengede tutacak şekilde işleyebileceğini göstermektedir. Bunun gerçekleşme yollarından biri heterozigotların üstün uyum gücüne sahip olmasıdır.

Hayatta kalmayı sağlayan alel için, 0,79'luk bir denge durumunun lethal alel için de 0,21'lik bir denge durumunu ifade ettiğine dikkat edin. Doğal seçilim bu populasyonda böyle bir lethal alelin bu denli yüksek frekansta kalmasını nasıl sürdürür? Mukai ve Burdick, en olası açıklamanın **heterozigot üstünlüğü** (**heterozygote superiority** *veya* **overdominance**) olduğunu ileri sürmüşlerdir. Bu hipoteze göre, heterozigotlar, homozigotların her ikisine göre daha yüksek bir uyum gücüne sahiptirler. Denge durumunda, lethal alelin heterozigot durumda iken sağladığı seçilim avantajı ile homozigot durumda iken karşı karşıya kaldığı seçilim dezavantajı, adeta birbirini dengeler. Şekil 5.16'da verilen kırmızı ve mavi çizgiler, üç genotipin uyum güçleri aşağıdaki gibi olduğunda, model bir populasyondaki evrimi temsil etmektedir (*V* hayatta kalmayı sağlayan aleli ve *L* de lethal aleli temsil etmektedir):

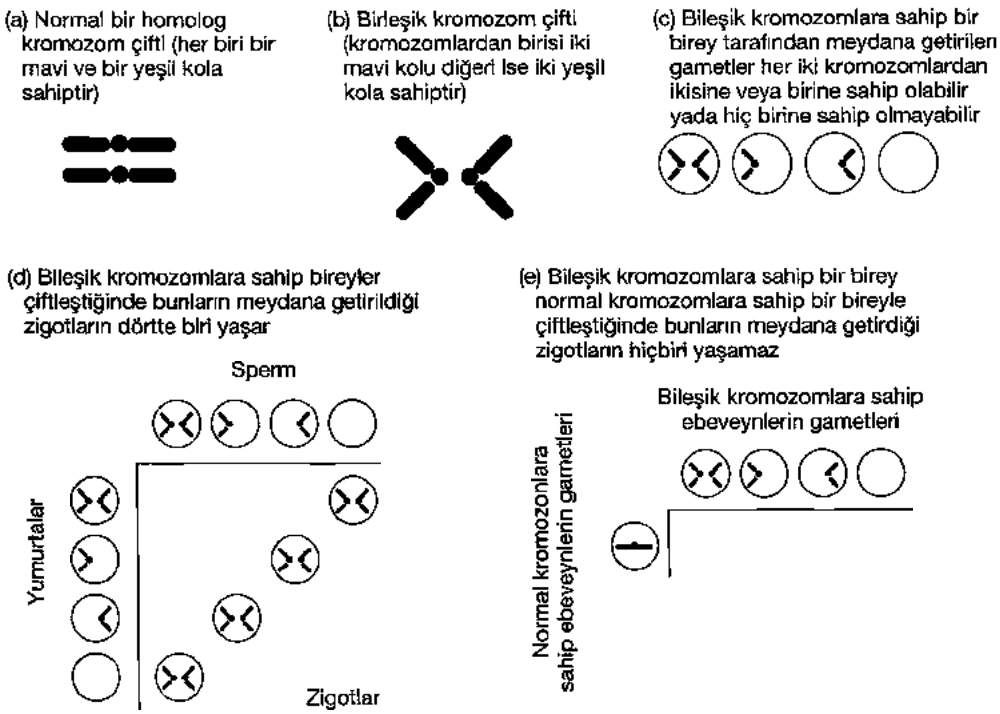
VV	*VL*	*LL*
0,735	1,0	0

Teorik eğriler, verilerle yakından uyuşmaktadır. Bir populasyon her iki aleli de bulunduracak şekilde dengede tutulduğunda, heterozigot üstünlüğü genetik çeşitliliğin korunmasını sağlayabilir. Heterozigot üstünlüğünün cebirsel uygulanması için Kutu 5.8'e bakınız.

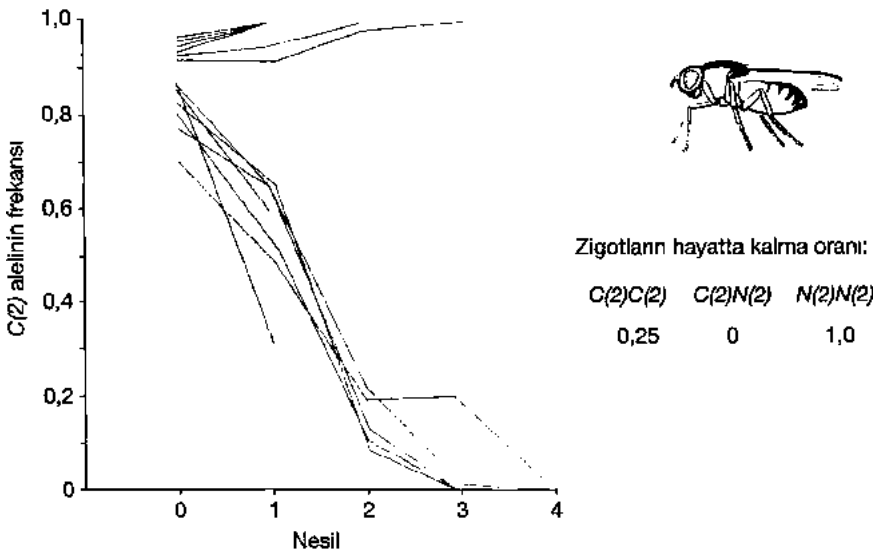
Heterozigotların daha düşük uyum gücüne sahip olmaları da mümkündür.

İkinci örneğimiz, G.G. Foster ve meslektaşlarının (1972), heterozigotların, homozigotların her ikisine göre daha düşük uyum gücüne sahip olduklarında, populasyonların nasıl evrimleşeceğini gösteren çalışmalarından alınmıştır. Foster ve arkadaşları bileşik kromozomlara sahip meyve sineklerini kullanmışlardır. Bileşik kromozomlar, homolog kromozomlardan birinin homolog kollardan birinin aynı iki kopyasına sahip, diğer homolog kromozomun diğer homolog kolun aynı iki kopyasına sahip olacak şekilde bütün halde kollarını karşılıklı değiştirmiş kromozomlardır (Şekil 5.17a,b). Mayoz esnasında, bileşik kromozomlar ayrılabilir veya ayrılamazlar. Bunun sonucu olarak, şu dört gamet çeşidi eşit sayıda üretilir: her iki homolog kromozoma sahip gametler, homolog kromozom çiftinin yalnız birine sahip gametler, homolog kromozom çiftinin diğerine sahip gametler ve homolog kromozom çiftinin hiç birine sahip olmayan gametler (Şekil 5.17c). Bileşik kromozomlara sahip iki sinek çiftleştiğinde, oluşan zigotların dörtte biri normal miktarda kromozom kollarına sahiptirler ve bu sinekler yaşayabilirdirler. Zigotların kalan dörtte üçü ise, her bir kromozom kolunun ya fazla ya da eksik kopyasını bulundururlar ve bu zigotlar yaşayamazlar (Şekil 5.17d). Bileşik kromozomlara sahip sinekler normal kromozomlara sahip sineklerle çiftleştiklerinde, bunların meydana getirdiği zigotların hiç biri yaşayamaz (Şekil 5.17e).

Foster ve meslektaşları, kurucu bireylerden bazılarının bileşik ikinci kromozoma [*C(2)*] ve diğerlerinin normal ikinci kromozoma [*N(2)*] sahip olduğu laboratuar po-



(f) İkinci bileşik kromozomları [*C(2)*] ve ikinci normal kromozomları [*N(2)*] bir karışım halinde bulunduran 13 *Drosophila melanogaster* populasonun evrimi, *C(2)*'nın başlangıç frekansı 0,7 ile 0,96 arasında idi.



Şekil 5.17 Heterozigotlar, her iki homozigota oranla daha düşük uyum gücüne sahip oldukları zaman populasyonun nasıl evrimleşeceğini göstermek amacıyla düzenlenmiş bir deney Bu deneysel tasarım birleşik kromozomların zekice kullanımlarını göstermektedir. Foster vd. (1972)'in izniyle tekrar çizilmiştir. Copyright © 1972, American Association for the Advancement of Science.

pulasyonları oluşturdular. Analizlerde kolaylık sağlaması amacıyla, her kromozomu tek bir alelmiş gibi ele alacağız. Buna göre, kurucular *C(2)C(2)* homozigotlar ve *N(2)N(2)* homozigotlardan oluşmuştur. Zigotların hayatta kalma durumları ile ilgili az önce verilen bilgiler doğrultusunda, karışım halindeki populasyonda genotiplerin uyum güçleri şöyle olacaktır:

C(2)C(2)	*C(2)N(2)*	*N(2)N(2)*
0,25	0	1,0

Başka bir ifade ile, genotipler güçlü bir **heterozigot zayıflığı** (**heterozygote inferiority** *veya* **underdominance**) göstermektedirler.

KUTU 5.8 Heterozigot üstünlüğüne bağlı kararlı denge durumu ve heterozigot zayıflığına bağlı kararsız denge durumu

Burada heterozigot üstünlüğü ve heterozigot zayıflığı durumları için bir lokusta meydana gelecek evrimi analiz etmek amacıyla cebirsel ve grafiksel metotlar geliştireceğiz. A_1 alel frekansının p ve A_2 alel frekansının da q olduğu bir populasyon varsayın. Kutu 5.3'de seçilim varlığında, bir nesilden diğerine p'de meydana gelecek değişimi tanımlayan bir eşitlik geliştirmiştik:

$$\Delta p = \frac{p}{\bar{w}}(pw_{11} + qw_{12} - \bar{w})$$

$$= \frac{p}{\bar{w}}(pw_{11} + qw_{12} - p^2w_{11} - 2pqw_{12} - q^2w_{22})$$

Formülde parantez içinde verilen birinci ve üçüncü ifadelerdeki p'nin yerine $(1 - q)$ koyduğumuzda:

$$\Delta p = \frac{p}{\bar{w}}((1 - q)w_{11} + qw_{12} - (1 - q)^2w_{11} - 2pqw_{12} - q^2w_{22})$$

formül sadeleştirilir ve q dışarıya alınırsa, ifade şu hale gelir:

$$\Delta p = \frac{pq}{\bar{w}}(w_{12} + w_{11} - qw_{11} - 2pw_{12} - qw_{22})$$

Bu durumda, ifadeye göre $\Delta p = 0$ olduğu zaman, A_1 alel frekansı dengededir. Yukarıdaki eşitlik $p = 0$ veya $q = 0$ olduğunda $\Delta p = 0$ olacağını göstermektedir. Bu iki denge durumu şaşırtıcı değildir. Alellerden biri veya diğeri populasyonda yok olduğu zaman bu denge durumları ortaya çıkar. Yukarıdaki eşitlik aynı zamanda, denge için üçüncü bir durumunu da vermektedir. Şöyle ki,

$$w_{12} + w_{11} - qw_{11} - 2pw_{12} - qw_{22} = 0$$

Buradaki q yerine $(1 - p)$'nin konması ve bu eşitliğin p için çözülmesi, şu denklemi verir:

$$\hat{p} = \frac{w_{22} - w_{12}}{w_{11} - 2w_{12} + w_{22}}$$

$\hat{p}$ ifadesi A_1 alelinin denge durumundaki frekansıdır. Şimdi son olarak, genotip uyum değerleri aşağıdaki gibi olsun:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$1 + s$	1	$1 + t$

Seçilim katsayıları olan s ve t'nin alacağı pozitif değerler heterozigot zayıflığını, negatif değerler ise heterozigot üstünlüğünü ifade eder. Bir önceki eşitlikte, uyum güçlerini yerine koyar ve formülü sadeleştirirsek sonuç şöyle olur:

$$\hat{p} = \frac{t}{s + t}$$

Örneğin, $s = -0{,}4$ ve $t = -0{,}6$ olduğu zaman, heterozigotlar üstün bir uyum gücüne sahiptirler ve denge durumundaki A_1 alelinin frekansı 0,6'dır. Ancak, $s = 0{,}4$ ve $t = 0{,}6$ olduğunda heterozigotlar düşük bir uyum gücüne sahiptirler ve denge durumundaki A_1 alel frekansı 0,6'dır.

Denge durumunu analiz etmek için kullanışlı diğer bir metot, p'nin bir fonksiyon olarak Δp'yi bir grafikte göstermektir. Şekil 5.18a, az önce hesapladığımız iki sayısal örnek için çizilmiş böyle bir grafiği göstermektedir. Bu grafikteki iki eğri de $p = 0$, $p = 1$ veya $p = 0{,}6$ olduğu zaman $\Delta p = 0$ olduğunu göstermektedir.

Şekil 5.18a'da verilen eğri, aynı zamanda, denge durumunun kararlı mı yoksa kararsız mı olduğunu belirlememize de olanak sağlar. Grafikteki kırmızı eğriye bakın; eğri heterozigot üstünlüğüne sahip bir lokusu tanımlamaktadır. Buna göre, p'nin değeri 0,6'dan büyük olduğu zaman Δp'nin negatif olduğuna dikkat edin. Bunun anlamı, A_1 alelinin frekansı denge durumundaki kendi değerini aştığı zaman, populasyon bir sonraki nesilde tekrar denge durumundaki değere doğru geri döner. Aynı şekilde, p'nin değeri 0,6'dan az olduğu zaman Δp pozitiftir. A_1 aleli frekansı denge durumundaki kendi değerinin altında olduğu zaman, populasyon bir sonraki nesilde denge durumundaki değere doğru döner. Buna göre, heterozigot üstünlüğü gösteren bir lokus için "iç (internal)" denge kararlıdır.

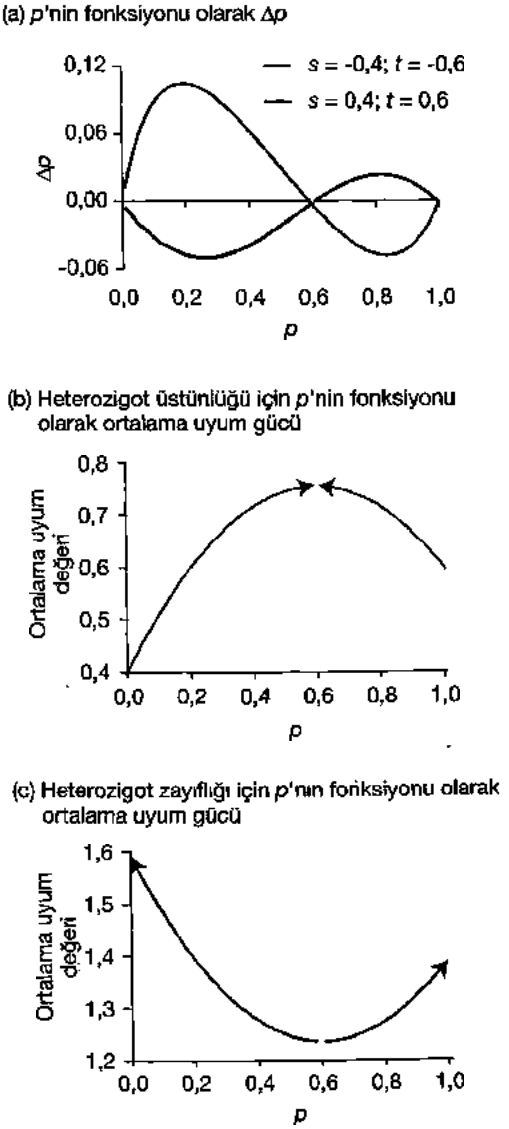
Şekil 5.18b heterozigot üstünlüğü olan bir lokus için bir adaptif topoğrafyayı göstermektedir. Şekildeki grafik, A_1 alel frekansının bir fonksiyonu olarak ortalama uyum gücünü göstermektedir. A_1 aleli olmadığında ortalama uyum gücü düşük iken, fikse halde geldiğinde ortalama uyum gücü nispeten düşüktür. Alel frekansı kararlı denge değerinin sağına veya soluna doğru kaydığında, populasyonun ortalama uyum gücü de maksimuma ulaşır.

Şimdi de Şekil 5.18a'da verilen mavi eğriye bakın. Bu eğri heterozigot zayıflığı olan bir lokusu tanımlamaktadır. Eğer p, biraz da olsa 0,6'nın üzerine çıkarsa, sonraki nesillerde 1,0'e doğru artmaya devam edecektir. Eğer p, biraz da olsa 0,6'nın altına düşerse, sonraki nesillerde 0'a doğru düşmeye devam edecektir. Buna göre, heterozigot zayıflığı gösteren bir lokus için "iç" denge kararlı değildir.

KUTU 5.8 Devamı

Şekil 5.18c, heterozigot zayıflığı olan bir lokus için adaptif topoğrafyayı göstermektedir. A_1 aleli frekansı kararsız iç denge değerinde olduğu zaman, populasyonun ortalama uyum gücü en düşük değerdedir. Alel frekansı dengeden sağa ya da sola doğru uzaklaştıkça ortalama uyum gücü artar.

Şekil 5.18c'da verilen adaptif topoğrafya ile Şekil 5.18b ve Şekil 5.15'de verilen adaptif topoğrafyaların karşılaştırılması değerli bilgiler verir. Bir populasyon seçilime cevap olarak evrimleştikçe, populasyondaki bireylerin ortalama uyum gücü artma eğilimindedir. Bununla birlikte, genel anlamda, seçilim her zaman ortalama uyum gücünün maksimum hale gelmesini sağlamaz. Şekil 15.8c'de gösterilen populasyon, başlangıçtaki alel frekansına bağlı olarak, A_1 alelinin ya fikse olması ya da yok olması yönünde evrim geçirebilir. Eğer alel fikse olursa populasyon kararlı bir dengede olacaktır; ancak, bu durumda populasyonun ortalama uyum gücü, bu alelin yok olması durumundaki ortalama uyum gücünden önemli derecede daha düşük olacaktır.



Şekil 5.18 Heterozigot üstünlüğü ve heterozigot zayıflığı gösteren lokuslarda kararlı ve kararsız denge durumunun grafiksel analizi (a) p'nin bir fonksiyonu olarak belirlenen Δp. (b) ve (c) Adaptif topoğrafyalar.

Kutu 5.8'de tanımlanan cebirsel analizlere göre, *C(2)* aleli frekansı tam olarak 0,8 olduğu zaman, karışık bir populasyon her iki alele sahip şekilde genetik dengede olacaktır. Fakat, bu denge kararlı değildir. Eğer *C(2)* alelinin frekansı 0,8'i biraz geçerse, bu sefer frekans hızlı bir şekilde 1,0'e ulaşacaktır. Aynı şekilde, eğer *C(2)* alelinin frekansı 0,8'nın biraz altına düşerse, bu sefer de hızlı bir şekilde sıfıra düşer.

Sezgisel olarak, böyle bir öngörünün nedeni şudur. Heterozigotlar yaşayamazlar, dolayısıyla populasyondaki tüm erginler homozigottur. İlk olarak *C(2)C(2)* bireylerin yaygın ve *N(2)N(2)* bireylerin de nadir olduklarını varsayın. Eğer sinekler rastgele çiftleşirlerse, bu durumda çiftleşmelerin hemen hemen hepsi ya *C(2)C(2)* sineklerin kendi aralarında ya da *C(2)C(2)* sinekler ile *N(2)N(2)* sinekler arasında olacaktır. Çok nadir olarak *N(2)N(2)* genotipindeki sinekler birbirleri ile çiftleşebi-

leceklerdir. Sonuç olarak, çoğu *N(2)N(2)* sinekleri sıfır üreme başarısına sahip olacaklar ve *C(2)* alelinin frekansı 1,0'e tırmanacaktır. Şimdi de, *kendi aralarında çiftleşen* yeterli sayıda *N(2)N(2)* sineklerin bulunduğunu varsayın. Bu çiftleşmeler sonucunda *N(2)N(2)* sinekleri, *C(2)C(2)* bireylerinin kendi aralarında çiftleştiklerinde verdikleri döl sayısının dört katı kadar döl vereceklerdir. Bunun sonucunda *N(2)* alelinin frekansı 1,0'e tırmanacak ve *C(2)* alelinin frekansı ise sıfıra düşecektir.

Heterozigotlar zayıf bir uyum gücüne sahip oldukları zaman, bir alel fikse olma diğer alel kayıp olma eğilimindedir. Ancak, farklı populasyonlar farklı alelleri kaybedebilir.

Foster ve meslektaşları, *C(2)* frekansı 0,71 ile 0,96 arasında değişen 13 karışık sinek populasyonu kurdular ve dört nesil boyunca evrimini gözlediler. Sonuçlar Şekil 5.17'de görülmektedir. Nitelik olarak, elde edilen sonuçlar teorik olarak beklenen sonuçlar ile iyi bir şekilde uyuşmaktadır. *C(2)* aleli başlangıç frekansının yüksek olduğu populasyonlarda, *C(2)* frekansı fikse olmak üzere hızla artmış, *C(2)* aleli başlangıç frekansının düşük olduğu populasyonlarda ise *C(2)* aleli hızla yok olmuştur. Sabit olmayan denge bölgesi 0,8 yerine yaklaşık 0,9'a değişmiştir. Foster ve meslektaşları, çalıştıkları *C(2)C(2)* sineklerin, biyologlar tarafından tanımasını kolaylaştırmak amacıyla, çaprazlamalar ile oluşturdukları resesif belirteçler (markers) bulundurduklarını belirtmişlerdir. Bu araştırmacılar, söz konusu resesif belirteçlerin, çalıştıkları *C(2)C(2)* sinekleri için, sadece bileşik kromozomlar esas alınarak tahmin edilen 0,25'lik nispi uyum gücünün daha da düşmesine neden olduklarını ileri sürmüşledir. Foster ve meslektaşlarının deneyi, heterozigot zayıflığının populasyon içi genetik çeşitlilik kaybına neden olduğunu göstermektedir. Diğer taraftan, heterozigot zayıflığı, farklı populasyonlarda farklı alelleri fiksasyona sürükleyerek populasyonlar arası genetik çeşitliliğin korunmasına yardımcı olabilir.

Frekans-Bağımlı Seçilim (Frequency-Dependent Selection)

Şimdiye kadar seçilimin zaman içinde sürekli olduğu örnekleri inceledik. Seçilim sürekli olarak belli bir alel yararına işlediği zaman, populasyon direngen şekilde bu aleli koruma ve diğer alelleri ise kayıp etme yönünde evrimleşir. Seçilim sürekli olarak heterozigotlar yararına işlediği zaman, populasyon her iki aleli de bulunduracak şekilde bir denge durumuna doğru evrimleşir. İnceleyeceğimiz son senaryoda, populasyonda alel frekansları bir dengeye yakın kalır, fakat bunun nedeni seçilim yönünün dalgalanma göstermesidir. Şöyle ki, seçilim önce bir aleli, sonra diğerini korur. Bu senaryo **frekans-bağımlı seçilim** olarak adlandırılır.



Şekil 5.19 Tanganyika Gölü'ndeki pul yiyen balık (*Perissodus microlepis*) Üsteki resim ağzı sağa dönük (dextral) bir balığı her iki taraftan göstermektedir. Bu fenotipte balığın ağzı, balığın sağına dönüktür. Alttaki resim ağzı sola dönük (sinistral) bir balığın her iki tarafını göstermektedir. Bu fenotipte balığın ağzı, balığın soluna doğru dönüktür. Resimde gösterilen iki birey de aynı türün aynı populasyonun üyeleridir. (Dr. Michio Hori, Kyoto University Kyoto, Japan).

Frekans-bağımlı seçilim ile ilgili örneğimiz, Michio Hori (1993) tarafından Afrika'nın Tanganyika Gölü'nde yaşayan pul yiyen balık (*Perissodus microlepis*) üzerinde yapılan çalışmadan alınmıştır. İsminden de anlaşılacağı gibi, pul yiyen balıklar diğer balıkların pullarını yiyerek yaşamlarını sürdürürler. Pul yiyiciler arkadan saldırır, yandan kurbanının pullarını kapar ve sonra hızla uzaklaşır. Daha da ilginci, bu tür (*P. microlepis*) içinde hem ağızları sağa doğru (dextral) hem de ağızları sola doğru (sinistral) kıvrılmış bireyler bulunur (Şekil 5.19). Hori, balıklarda ağzın sağa veya sola kıvrılmasının iki alelli bir lokus tarafından belirlendiğini aşağı yukarı göstermiştir. Sağa kıvrılma, sola kıvrılmaya dominantır.

Hori, pul yiyici balıkların midelerinden çıkardığı pulları incelemeye ek olarak, taklit olarak yapılmış balıkları yem gibi kullanarak bunlara yapılan saldırıları da gözlemiştir. Bu gözlemler, ağızları sağa dönük balıkların, kurbanlarına her zaman sol taraftan, ağızları sola dönük balıkların ise her zaman sağ taraftan saldırdıklarını göstermiştir (Okuyucular kendi dudaklarını sağa ve sola kıvırıp, anlatılan durumu canlandırabilir, sonra bir balığın yan tarafından pul ısırmaya çalıştıklarını hayal edebilirler). Kurban olarak seçilen balıklar her zaman için uyanık ve tetiktedirler ve pul yiyen balıklar, ancak saldırılarının %20'si kadarında başarılıdırlar.

Hori, eğer ağzı sağa dönük balıklar, sola dönük balıklara göre daha bol olsalardı, kurban durumundaki balıkların sol taraftan gelecek saldırılara karşı daha uyanık olacakları çıkarsamasını yaptı. Bu durum, kurbanlarına sağ taraftan saldıran ağızları sola

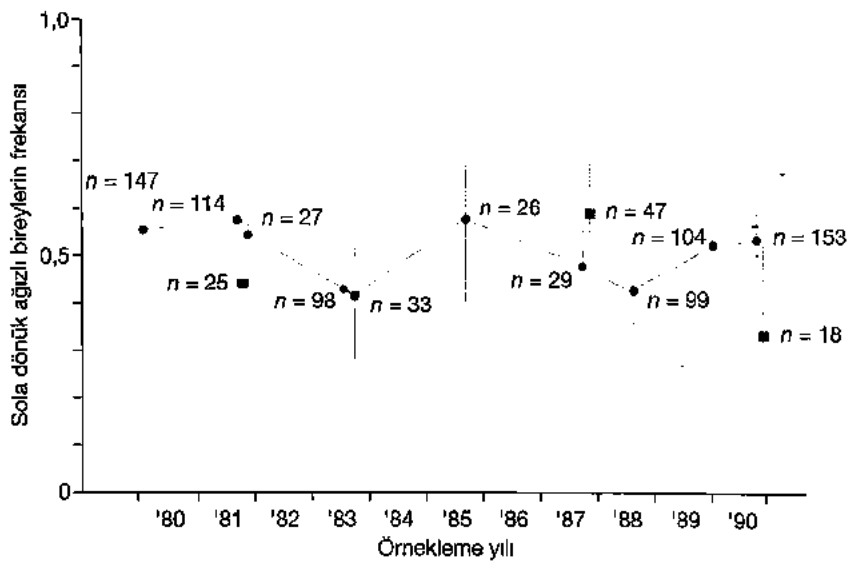
dönük pul yiyici balıklara, avlarına habersizce saldırma çabalarında bir avantaj sağlayacaktı. Böylece, ağızları sola dönük pul yiyen balıklar, ağızları sağa dönük balıklara göre daha fazla besin edinebilecek, daha fazla döl verecek ve sola dönük ağız fenotipinin oluşumunu sağlayan genlerini daha fazla oranda gelecek nesillere aktaracaklardı. Bu da populasyondaki sola dönük ağızlı pul yiyicilerin frekansını artıracaktı.

Sola dönük ağızlı pul yiyiciler, sağa dönük ağızlılara göre daha bol hale geldiğinde, bu sefer kurban balıklar sağ taraftan gelecek saldırılara karşı daha uyanık hale gelmeye başlayacaklar. Bu durum, soldan saldıran sağa dönük ağızlı balıklar için avantaj sağlayacaktır. Bu sefer sağa dönük ağızlılar, sola dönük ağızlılara göre daha fazla besin elde edecek, daha fazla döl verecek ve populasyonda sağa dönük ağızlıların frekansı artacaktır.

Eğer iki alelden her biri nadir bulundukları zaman bir avantaj sağlıyorlarsa, bu durumda seçilim iki alelin de populasyonda var olmaları yönünde işleyebilir.

Sonuç olarak, verilen herhangi bir zamanda, sağa dönük ağızlı ve sola dönük ağızlı balıkların populasyondaki sayısının yaklaşık eşit olması gerekir. Ağzın sağa dönük olmasını sağlayan dominant alelin frekansı 0,3'ün hemen altında bir değerde ve ağzın sola dönük olmasını sağlayan resesif alelin frekansı ise 0,7'nin hemen üstünde bir değerde tutuluyor olması gerekir. Hardy-Weinberg denge prensibine göre bu alel frekansları 0,5 ve 0,5 fenotip frekanslarını verir. Nadir fenotipin doğal seçilim tarafından korunduğu bu olgu, frekans-bağımlı seçilime bir örnek teşkil etmektedir.

Hori'nin balıklar hikayesi seçkin bir hipotezdir, fakat doğru mudur? Bunun doğru olup olmadığını belirlemek için Hori, bir ağ kullanarak 11 yıl boyunca her yıl ya da iki yılda bir Tanganyika gölünden pul yiyen balık örnekleri toplamıştır. Her iki fenotipin frekansları gerçektende 0,5 civarında dalgalanır gibiydi (Şekil 5.20). Bazı yıllarda, balıkların yarıdan biraz fazlasını sola dönük ağızlılar oluşturmaktaydı. Değişmeksizin, bir veya iki yıl sonra, olay tam tersine dönmekte ve balıkların yarıdan biraz fazlasını sağa dönük ağızlılar oluşturmaktaydı. İki fenotipik formun frekanslarının 0,5 civarında tutulması seçilimden ziyade, sadece rastgele sürüklenme ile ortaya çıkmış olabilir mi? Hori, üç farklı yılda, dalgıç bilim adamları tarafından kuluçka sırasında yakalandıklarından üremekte oldukları bilinen ergin balıkları çalıştı. Bu örnekler arasında da, ağzı sağa veya sola dönük olanların frekansı dalgalanma göstermekteydi. Fakat, üremekte olan bireyler arasında en fazla olan form tüm populasyonda bol olan formun tersi idi (Üremekte olan balıklar Şekil 5.20'de karelerle gösterilmektedir). Diğer bir ifade ile, belirli bir zamanda, populasyondaki nadir bireyler daha fazla ürüyor gibi gözükmektedir. Bu durum Hori'nin frekans-bağımlı seçilim hipotezi ile uyuşmaktadır.



Şekil 5.20 Sola dönük (sinistral) ağızlı balıkların zamana göre frekansları Şekildeki daireler ağ yardımıyla yakalanan pul yiyen balıkları temsil etmektedir; kırmızı ve mavi daireler farklı lokalitelerde yakalanan balıkları temsil etmektedir. Kareler (1981, 1987 ve 1990 yıllarında) dalgıç bilim adamları tarafından seçici bir şekilde yakalanan üremekte olan ergin bireyleri temsil etmektedir. Sayılar (*n*) örneklem büyüklüğünü göstermektedir. Hori (1993)'den alınan izinle basılmıştır. Copyright ©, American Association for the Advancement of Science.

Bunlara ek olarak, Hori, seçilim mekanizmasına ilişkin hipotezi ile ilgili bir takım kanıtlara sahiptir. Bu araştırmacı, sola dönük ağızlı balıkların yaygın olduğu 1980 yılında ve sağa dönük ağızlı balıkların yaygın olduğu 1983 yılında kurbanlar üzerindeki ısırılma yaralarını inceledi. Her iki yılda da, hangi form nadirse onun ısırma izleri daha fazla idi. Bu durum, gerçekten, pul yiyen balıkların hangi formu daha yaygınsa, av durumundaki balıklar da buna göre yaygın formdan gelecek saldırılar için daha tetikte olduğu görüşü ile uyuşmaktadır. Öyle görülüyor ki, Hori'nin hipotezi doğrudur ve uzun vadede pul yiyenbalıklardaki alel, genotip ve fenotip frekansları frekans-bağımlı seçilim tarafından değişmez tutulacaktır. Heterozigot üstünlüğü gibi, frekans-bağımlı seçilim de populasyon içi genetik çeşitliliğin sürdürülmesini sağlar.

Ögenik kısırlaştırmaların hedeflenen amaçlarını gerçekleştirip gerçekleştiremediğini ve özelliklerin kalıtımı ile ilgili varsayımlarının doğru olup olmadığını değerlendirmek için populasyon genetiği modellerini kullanabiliriz. Verilecek cevap, ilgilenilen allellerin frekanslarına ve başarı kriterlerine bağlıdır.

Zorunlu Kısırlaştırma

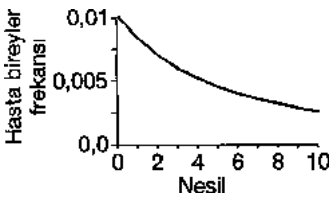
Değişik seçilim modellerini tartıştıktan sonra, şimdi ögenik bir zorunlu kısırlaştırmanın evrimsel sonuçlarını ele alabiliriz. Ögenik zorunlu kısırlaştırmayı savunan insanlar, belli genotiplerin uyum güçlerini sıfıra düşürerek, istenmeyen fenotiplerin oluşumunu sağlayan allellerin frekanslarını azaltmanın peşindeydiler.

Ögeniklerin dikkatlerini en çok çeken fenotipik özellik, geri zekalılık fenotipi idi. İngiltere'deki Kraliyet Fizik Koleji geri zekalı birey tanımını şu şekilde yapmıştır: "Geri zekalı belli şartlarda geçimini sağlayabilen biridir, fakat doğuştan veya ilk yaşlarda kalan zihinsel bozukluklar nedeniyle (a) yaşıtları olan normal bireyler kadar verimli değildir (b) kendilerini ve yaptıkları işleri kontrol etme basiretinden yoksundurlar" (bkz. Goddard 1914). New Jersey eyaletindeki Zeka Özürlü Kız ve Erkek Çocuklar Eğitim Okulu (Training School for Feebleminded Girls and Boys in Vineland)'daki araştırmaları yöneten Henry H. Goddard, 1914 yılında sunduğu kanıtlar ile, birçok ögeniği akıllılık derecesinin basit bir Mendel özelliği gibi davrandığı yönünde inandırdı. Normal zekalılığın dominant, geri zekalılığın ise resesif olduğuna inanılıyordu.

Hastalıklı kişilerin kısırlaştırılmasıyla, resesif bir aleli elimine etmeyi hedeflemek ümit verici bir program değildir. Şekil 5.14 ve 5.15'in gösterdiği gibi, güçlü bir seçilim baskısı altında bile nadir resesif allellerin frekansı yavaş bir şekilde düşer. Diğer taraftan, ögenikler geri zekalılık fenotipinin özellikle nadir olduğuna inanmıyorlardı. Edward M. East (1917) geri zekalılık frekansını binde üç olarak tahmin etmişti. Henry H. Goddard ise New York öğrencileri arasında %2'lik bir frekans bildirmiştir. Birinci Dünya Savaşı sırasında, Amerikalı beyaz askerler arasında yapılan bir teste göre, gerizekalılık frekansını yaklaşık %50 kadar olduğu savunulmuştur.

Burada geri zekalılık için %1'lik bir frekans var sayıp, R.C. Punnett (1917) tarafından bildirilen ve daha sonra R. A. Fisher (1924) tarafından tekrar ele alınan bir hesaplamayı yineleyeceğiz. Örneğimizde *f* geri zekalılığı ifade eden alel ve *q* da bu alelin frekansı olsun. Eğer populasyonun %1'lik kısmı *ff* genotipine sahipse, Hardy-Weinberg denge prensibine göre *f* alelinin başlangıç frekansı şudur:

$$q = \sqrt{0{,}01} = 0.1$$



Şekil 5.21 Homozigot resesif bireyleri üremekten mahrum bırakan ögenik bir kısırlaştırma durumunda, geri zekalılıktan sorumlu olduğu kabul edilen farazi bir alel için homozigotların frekansında tahmini değişme.

Eğer hastalıklı tüm bireyler kısırlaştırılacak olursa, bu durumda *ff* genotipinin uyum gücü sıfır olacaktır (ya da diğer bir ifade ile *ff* genotipi için olan seçilim katsayısı −1 olacaktır). Kutu 5.7'de geliştirilen eşitliği kullanarak, izleyen nesillerdeki *q* değerini ve sonra bu *q* değerinden *ff* genotipinin frekansını hesaplayabiliriz.

Bu hesaplamalar ile ilgili sonuçlar Şekil 5.21'de görülmektedir. On nesil sonra, yaklaşık 250 yıl, hastalıklı bireylerin frekansı 0,01'den 0,0025'e düşer.

Bir genetikçinin bu hesaplamayı cesaret verici ya da umut kırıcı görmesi, adeta onun yarıya kadar dolu bir bardağı dolu ya da boş olarak görmesine benzer. Bu sayılara bakan bazıları, geri zekalılığın tamamen elimine edilmesinin çok uzun süre alacağını ve zorunlu kısırlaştırmanın çaba harcamaya değmeyen ümitsiz bir çözüm olduğunu düşünebilirler. Diğer taraftan, Fisher'in yaptığı gibi, bazıları bu çıkarsamayı "insan-ıslahı karşıtı propaganda" olarak değerlendirebilirler. Fisher, sadece bir nesil sonrasında, hastalıklı birey frekansının 100/10 000'den 82,6/10 000'e düşeceğini bildirmiştir. Fisher, kendi ifadesi ile "tek bir nesilde geri zekalılık hastalığının neden olduğu toplumsal maliyet ve kişisel dertler %17'nin üzerinde azalır" demiştir. Keza Fisher, geri zekalılığa neden olan alelin çoğu kopyalarının, hastalardan çok taşıyıcı heterozigotlarda bulunduğunu da belirtmiştir. East, Punnett ve diğer bazı araştırmacılarla birlikte Fisher, taşıyıcıları belirlemeye yönelik metodların araştırılmasını istemişlerdir. Günümüz standartları ile Goddard'ın geri zekalılık genetiği üzerindeki araştırmasını eleştirmek çok adil olmaz. Çünkü, o dönemlerde Mendel genetiği emekleme aşamasında idi. Yine de, yaklaşık bir asır sonra dönüp geriye bakıldığında, Goddard'ın kanıtları sakattı.

Birincisi, Goddard'ın üzerinde çalıştığını bildirdiği bireyler oldukça değişken gruplardandı: Bazıları Down sendromuna sahipti; bazıları ise diğer bazı zihinsel yetersizliklere sahipti. En azından biri sağırdı ve açık şekilde yetersiz eğitim kurbanı imiş gibi görünüyor. Bazıları, ikinci kez evlenmeye hazırlanan dul babaların kendilerine eş bulmada problem yaratacaklarını düşündükleri için Goddard'ın okuluna gönderilen çocuklarmış gibi görünüyor. Bazıları ise, sadece okul yöneticilerinin düşündüklerinden farklı davranışlar sergilemiş çocuklar olabilir. Goddard, ilk vakayı sonuçlandırırken kitabında, yedi yıldan beri okulda bulun 16 yaşındaki bir kızın durumunu tanımlamak için şöyle yazmaktadır:

> "Gertrude, kendi başına buyruk ve fazla problem yaratan kızlara iyi bir örnektir. Güzelliği, çekiciliği ve nispeten [akıllı oluşu] onun her yerde kendini normal bir çocuk gibi kabul ettirmesini sağlar, ancak yine de, o kendi kendini kontrolden aciz olup, kolaylıkla yoldan çıkarılabilir. Kızın bu şekilde gözetim altında tutulması toplum için bir şanstır."

İkincisi, Goddard'ın veri toplama metotları sapmaya müsaitti. Goddard, yetiştirme yurdunda bulunan öğrencilerin aile pedigrilerini edinmek için vaka çalışan kişiler görevlendirmiştir. Ailelerden bilgi toplayan vaka çalışan insanlar, çoğu çoktan ölmüş olan aile üyelerinin akıl durumları konusunda yargıya varmak için, çoğu kez söylenti ve subjektif değerlendirmelere güvenmişlerdir.

Üçüncüsü, Goddard'ın analiz metodu ile edinen veriler, kendi çıkarsaması lehine hileli idi. Goddard, önce 327 vakayı bir dizi kategoriye ayırdı: kesinlikle kalıtsal olan vakalar; muhtemelen kalıtsal olan vakalar; kazaların neden olduğu vakalar; ve herhangi bir nedene bağlanamayan vakalar. Goddard'ın, sadece kardeşleri, yakın ataları veya diğer yakın akrabaları geri zekalı olan insanları "kesinlikle kalıtsal olan vakalar" kategorisine koyduğu açıktır. Goddard daha sonra geri zekalılığın bir Mendel özelliği olarak kalıtılıp kalıtılmadığını belirlemek için yaptığı analizlerde sadece "kesinlikle kalıtsal olan vakalar" kategorisine ait verileri kullanmıştır. Verileri önceden nasıl seçtiği göz önüne alınırsa, bu araştırmacının geri zekalılığı bir Mendel özelliği şeklinde yorumlamış olması hiç de sürpriz değildir.

Her ne kadar geri zekalılık dahil değilse de, birçok genetik hastalığın basit mendel özellikleri olarak kalıtıldıkları bu gün bilinmektedir. Yine de, ögenik kısırlaştırmayı savunanlar oldukça azdır. Bunun nedenlerinden biri, çoğu ciddi genetik hastalığın resesif olarak kalıtılması ve nadir olmasıdır; dolayısıyla hastalıklı bireylerin kısırlaştırılması hastalıklı yeni doğumların frekansı üzerine çok az etkili olacaktır.

İkinci neden, üreme hakkı ile ilgili tutumlar, toplumsal baskınlık yerine kişisel özgürlük lehine değişmiştir (Paul ve Spencer 1995). Üçüncü bir neden ise, bundan sonraki seksiyonda tartışacağımız gibi, heterozigot üstünlüğü nedeniyle, populasyonlarda korundukları tahmin edilen veya bilinen hastalık aleli listesi gittikçe kabarmaktadır. Bu durumda, bu hastalıklı kişilerin üremelerini engelleyerek bu tür alellerin frekanslarının düşürülmesini önermek, boş ve yanlış olacaktır.

5.4 Mutasyon

Hardy-Weinberg denge prensibi ile ilgili koşullar listesinin ikincisi hiçbir mutasyonun olmamasıydı. Şimdi, bu koşul bozulduğunda alel frekanslarının ne olacağını inceliyoruz.

Bölümün başlangıcında sorulan üç sorudan sonuncusu oldukça zararlı olan bir alelin, sözgelimi kistik fibrozise neden olan alel gibi, nasıl olup ta populasyonda nispeten yüksek bir frekansta kaldığı idi. Bir önceki seksiyonda üzerinde durduğumuz heterozigot üstünlüğü olası cevaplardan biridir. Diğer bir potansiyel cevap, yeni hastalık alellerinin sürekli olarak mutasyonlar yoluyla populasyona dahil edilmesidir. Herhangi bir hastalık alelinin varlığını sürdürebilmesinde bu iki durumun ne kadar önemli olduğunu açıklamaya geçmeden önce, mutasyon kavramını daha detaylı bir şekilde incelemek zorundayız.

Bölüm 4'de mutasyonu yeni alel ve genlerin kaynağı olarak sunmuştuk. Tüm genetik varyasyonların esas kaynağı olma kapasitesi nedeniyle, mutasyonlar evrim için ham madde sağlar. Burada, mutasyonları evrimsel güç olarak ele alacağız. Mutasyon, süreç içerisinde alel frekanslarını değiştirmede ne derece etkilidir? Mutasyon, Hardy-Weinberg analizi sonuçları üzerinde ne kadar etkilidir?

Mutasyonun Hardy-Weinberg Analizine Eklenmesi: Evrimsel Bir Güç Olarak Mutasyon

Genellikle, mutasyonun kendisi etkili bir evrimsel güç değildir. Neden böyle olduğunu görmek için, tekrar model fare populasyonumuza dönelim. Başlangıç frekansları sırasıyla 0,9 ve 0,1 olan *A* ve *a* olarak adlandırdığımız iki alele sahip bir lokus varsayın. *A* aleli yabanıl tip ve resesif *a* aleli ise bir fonksiyon kaybı mutasyonudur. Ayrıca, her nesilde *A* alelinin 10 000 kopyasından 1'inin mutasyon ile yeni *a* aleli kopyalarına dönüştüğünü düşünün. Bu mutasyon oranı oldukça yüksek bir oran olsa da, yine de bilinen mutasyon oranları sınırları içinde kalır (bkz. Bölüm 4, Tablo 4.2). Tekrar fonksiyon kazandıracak geri mutasyon oranı, fonksiyon kaybına neden olan mutasyon oranından çok daha düşüktür. Bu nedenle, burada *a* kopyalarını yeni *A* kopyalarına dönüştürecek mutasyonları ihmal edeceğiz. Son olarak, tüm mutasyonların gametler gen havuzunda iken meydana geldiğini varsayın.

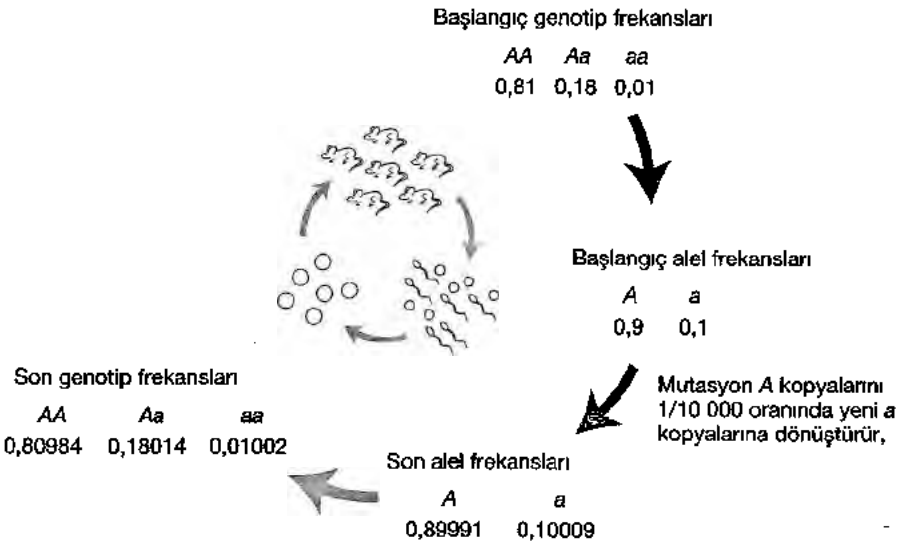
Şekil 5.22, bir neslin erginlerinden bir sonraki neslin zigotlarına kadar, gen havuzunda genotip ve alel frekanslarının izlenmesini göstermektedir. Ergin genotipleri Hardy-Weinberg oranlarındadır:

AA	*Aa*	*aa*
0,81	0,18	0,01

Erginler gamet oluşturdukları zaman gen havuzundaki alel frekansları şöyle olur:

A	*a*
0,9	0,1

Şimdi, *A* alelinin her onbin kopyasından biri, mutasyon ile yeni bir *a* aleli kopyasına dönüşsün. Buna göre, *A* alelinin yeni frekansı bu alelin eski frekansından mutasyon ile kaybedilen oranın çıkartılması ve *a* alelinin yeni frekansı ise bu alelin eski frekansına mutasyon ile kazanılan oranın eklenmesi ile bulunur. Yani,



Şekil 5.22 Mutasyon zayıf bir evrimsel güçtür Model populasyonumuzun tek bir neslinde, mutasyon alel ve genotip frekanslarında hemen hemen hiçbir değişim yaratmaz.

$$\underset{0.9 - (0.0001)(0.9)}{A} \qquad \underset{0.1 + (0.0001)(0.9)}{a}$$
$$= 0.89991 \qquad = 0.10009$$

Sonuçta, gametler zigot oluşturmak için rastgele birleştiklerinde, zigot genotipleri yeni Hardy-Weinberg oranlarına sahip olur:

AA	*Aa*	*aa*
0,80984	0,18014	0,01002

Hardy-Weinberg analizi mutasyonun zayıf bir evrimsel güç olduğunu göstermektedir.

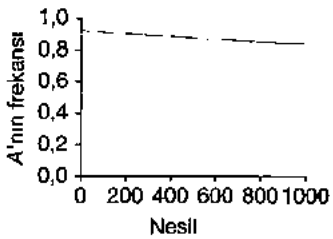
Yeni alel ve genotip frekanslarının ve eski alel ve genotip frekanslarının hemen hemen aynı olduğuna dikkat edin. Evrimsel bir güç olarak, mutasyon hemen hemen hiçbir etkiye sahip olmamıştır.

Fakat, hemen hemen hiçbir etkiye sahip olmamak, hiçbir etkiye sahip olmamak ile aynı anlama gelmez. *A*'nın *a*'ya dönüşüm mutasyonu, her nesilde 10 000 kopyada 1 kopya oranında birçok nesil boyunca devam edecek olursa, sonunda bu durum alel frekanslarında fark edilebilir bir değişme ile sonuçlanabilir mi? Şekil 5.23'deki grafik cevabı vermektedir (Matematiksel uygulama için Kutu 5.9'a bakınız). Bin nesil sonra, *A* alelinin model populasyonumuzdaki frekansı yaklaşık olarak 0,81 olacaktır. Mutasyon alel frekanslarında önemli değişmelere neden olabilir, fakat bunu oldukça yavaş bir şekilde gerçekleştirir.

Model populasyonumuzdaki gibi, nesil başına 1/10 000 şeklinde devam eden mutasyon oranı oldukça yüksek bir değerdir. Çoğu genler için, mutasyon alel frekansını değiştirmede etkisi daha az olan bir mekanizmadır.

Mutasyon ve Seçilim

Her ne kadar mutasyon tek başına alel frekanslarında fark edilebilir bir değişime neden olmasa da, bu durum mutasyonun evrimde önemli olmadığı anlamına gelmez. Seçilim ile beraber işlediğinde mutasyon etkili evrimsel bir güç haline gelir. Bu durum Richard Lenski'nin laboratuarında yürütülen bir araştırma ile (Lenski ve Travisano 1994; Elena vd. 1996) gösterilmiştir. Lenski ve meslektaşları rekombinasyon yeteneğinden (burada rekombinasyon terimi konjugasyon ve hücreler arasındaki DNA alış verişi anlamındadır) yoksun bir *Escherichia coli* suşunun evrimini çalışmışlardır. Bu *E. coli*'nin suşu için tek genetik varyasyon kaynağı mutasyondur. Araştırmacılar, bu bakteri için uygun bir ortam olan glikoz sınırlı, minimal mineral-



Şekil 5.23 Çok uzun vadede, sonuçta mutasyon alel frekansında fark edilebilir bir değişim yaratabilir.

KUTU 5.9 Evrimsel bir güç olarak mutasyonun matematiksel değerlendirmesi

İki alelli bir lokus düşünün: Yabanıl tip A aleli ve fonksiyon kaybı mutasyonu ifade eden resesif a aleli. A'dan a'ya olan mutasyon oranı μ ile gösterelim. ve a'dan A'ya geri mutasyonun ihmal edilebilir olduğunu varsayın. Eğer şimdiki nesilde A alelinin frekansı p ise, bu alelin bir sonraki nesildeki frekansı şu formülle verilir:

$$p' = p - \mu p$$

Eğer şimdiki nesildeki a aleli frekansı q ise, bu alelin bir sonraki nesildeki frekansı şöyle olacaktır:

$$q' = q + \mu p$$

Bir nesilden diğerine p'deki değişim şöyledir:

$$\Delta p = p' - p$$

bu sadeleştirilirse:

$$\Delta p = -\mu p$$

n nesil sonra A alelinin frekansı yaklaşık olarak şöyle olur:

$$p_n = p_0 e^{-\mu n}$$

burada p_n, n sayıdaki nesilde A alelinin frekansını, p_0 ise 0'ıncı nesildeki A alelinin frekansını ve e ise doğal logaritma tabanını göstermektedir.

Matematikle ilgilenen okuyucularımız son eşitliği aşağıdaki gibi türetebilirler. Öncelikle, tek bir neslin sonsuz derece kısa bir süre aldığını varsayarak, böylece $\Delta p = -\mu p$ eşitliği şu şekilde tekrar yazılabiliriz:

$$\frac{dp}{dg} = -\mu p$$

Şimdi iki tarafı p'ye böler ve yine iki tarafı dg ile çarparsak şunu elde ederiz:

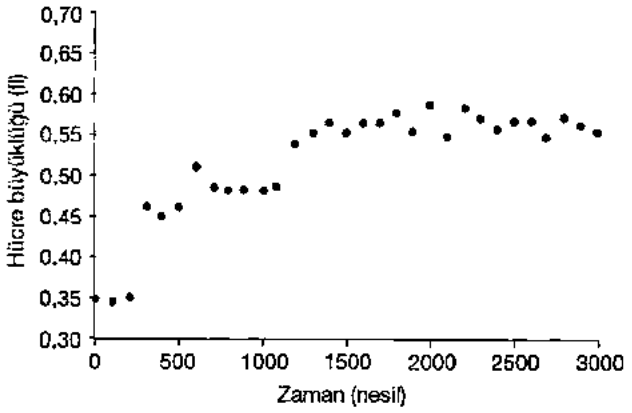
$$\left(\frac{1}{p}\right) dp = -\mu dg$$

Son olarak, bu eşitlikte sol tarafı p_0 frekansdan p_n'e kadar ve sağ yanı 0'ıncı nesilden n nesline kadar integralleyin ve p_n için çözün (burada dp, p'nin diferansiyelini ve dg bir nesillik süreyi ifade eden g'nin diferansiyelidir).

li besi ortamında yetiştirilen ve tek bir hücreden çoğaltılan 12 kültür populasyonu ile başlamışlardır. Her bir kültür yaklaşık 5×10^8 hücre olacak şekilde çoğaldıktan sonra, Lenski ve meslektaşları bir kısmını (yaklaşık 5 milyon hücre içeren) ayırmış ve bunları taze besi ortamına aktarmışlardır. Araştırmacılar bu aktarma işlemini 1500 gün boyunca, ya da yaklaşık 10 000 nesil, günlük olarak yapmışlardır.

Araştırmacılar, deney esnasında aralarda taze besi ortamına aktarılan hücrelerden örnekler alıp bunları dondurdular. Dondurma işlemi ile *E. coli* canlı kalarak saklanabildiği için, Lenski ve meslektaşları atasal hücreleri dondurucudan çıkararak bunları türemiş populasyonlardan alınan eşit sayıdaki hücreler ile aynı kültür kabında yetiştirebilmişlerdir. Bu denemeler araştırma ekibine, rekabet halinde olan atasal ve türemiş populasyonların büyüme oranlarına bakılarak iki populasyonun nispi uyum gücünü belirleme olanağı vermiştir. Bu yolla zamana bağlı olarak, uyum gücünde meydana gelecek değişimin gözlenebilmesi yanında, Lenski ekibi hücre büyüklüklerini de ölçebilmişlerdir.

Çalışma seyrinde hem uyum gücü hem de hücre büyüklüğü doğal seçilime cevap olarak önemli derecede artmıştır. Amacımıza hizmet edecek anahtar husus, bu artışların sıçrama şeklinde ortaya çıkmış olmasıdır (Şekil 5. 24). Sıçramalar şeklinde ortaya çıkan bu model basit bir sürecin sonucudur: populasyonda hızlı bir şekilde artan yararlı mutasyonların ortaya çıkması. Her yeni mutasyon kendisini taşıyan bakterinin daha hızlı bir şekilde bölünmesini sağlamıştır. Populasyonun diğer üyelerini üreme dışı bıraktıkça, mutantların frekansı hızla artmıştır. Sonuçta, her yeni mutasyon populasyonda fikse hale gelmiştir. Her bir mutasyonun ortaya çıkma zamanı ile fikse olma zamanı arasındaki süre bir şekil üzerinde gösterilemeyecek kadar kısaydı. Yararlı mutasyonların çoğu, hücrelerin daha büyük olmasına neden olmuştur. Dolayısıyla, zamana göre hücre büyüklüğü grafiği de ani sıçramalar göstermektedir. Ya-



Şekil 5.24 Deneysel *E. coli* populasyonlarında, zaman içinde hücre büyüklüğünde meydana gelen değişmeler Grafikteki her nokta 12 kültür populasyonundaki ortalama hücre büyüklüğünü temsil etmektedir. Dikey çizgiler hata payıdır: gözlemlerin %95'i bu çizgilerle gösterilen aralıklar içinde kalmıştır. Elena vd. (1996)'ın izniyle basılmıştır. Copyright © 1996, American Association for the Advancement of Sicience.

rarlı bir mutasyonun ortaya çıkışı ile sonrakinin ortaya çıkışı arasındaki sürede 12 kültür populasyonu da halen varlıklarını sürdürmekteydiler. Besince fakir laboratuar şartlarında büyük hücreye sahip olmanın neden faydalı olduğu, sürmekte olan araştırmaların yoğunlaştığı bir konudur (Mongold ve Lenski 1996; Lenski vd. 1998).

Lenski ve meslektaşları tarafından yapılan deney Bölüm 4'te verilen mesajlardan birini güçlendirmektedir. Mutasyon olmaksızın evrim yavaş yavaş ama sonunda dururdu. Mutasyon genetik varyasyonun esas kaynağıdır.

Bakterilerle yapılan araştırmalar mutasyonun kendisinin tek başına zayıf bir evrimsel güç olduğunu göstermiştir. Yine de, mutasyon doğal seçilimin üzerinde işleyeceği ham materyali sağlar.

Mutasyon-Seçilim Dengesi

Lenski ve meslektaşlarının *E. coli* populasyonlarında hücre büyüklüğü ve uyum gücünü arttıran mutasyonların küçük bir kısmının aksine, çoğu mutasyonlar zararlıdır. Seçilim böylesi mutasyonları populasyondan elimine etme yönünde işler. Yine de, zararlı mutasyonlar populasyonlarda mevcuttur, çünkü devamlı olarak bunların yenileri meydana getirilir. Seçilim tarafından zararlı bir alellin kopyalarının populasyondan uzaklaştırılma oranı, mutasyon ile yeni kopyaların meydana getirilme oranına tam olarak eşit olduğu zaman, alel frekansı dengededir. Bu durum **mutasyon-seçilim dengesi** olarak adlandırılır.

Denge durumunda zararlı bir alelin frekansı nedir? Eğer alel resesif ise, bu alelin denge durumundaki frekansı olan $\hat{q}$, şu ifade ile verilir:

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

bu eşitlikte μ mutasyon oranını, s ise 0 ile 1 arasında değişen ve alele karşı olan seçilim gücünü ifade eden seçilim katsayısıdır (Bu formülün nasıl türetildiğini görmek için Kutu 5.10'a bakınız). Eğer seçilim katsayısı küçük (yani alel sadece orta derecede zararlı ise) ve mutasyon oranı da yüksek ise, alelin denge durumundaki frekansı nispeten yüksek olacaktır. Eğer seçilim katsayısı büyük (yani alel fazlasıyla zararlı ise) ve mutasyon oranı düşük ise, alelin denge durumundaki frekansı düşük olacaktır.

Seçilim zararlı alelleri bir populasyondan elerken, mutasyon da eş zamanlı olarak populasyonda yeni alel kopyalarının oluşumunu sağlar. Bazı durumlarda, mutasyon ve seçilim arasındaki bu denge zararlı allellerin neden populasyonlarda kaldıklarını açıklayabilir.

Brunhilde Wirth ve meslektaşları (1997) tarafından spinal kas atrofisine sahip hastalar üzerinde yapılan araştırma mutasyon-seçilim dengesine iyi bir örnek oluşturur. Spinal kas atrofisi istemli kaslarda yıkım ve zayıflıkla karakterize olan nörodejeneratif bir hastalıktır. Bu hastalık, 5. kromozom üzerinde bulunan ve telomerik yaşamsal motor nöron geni *(telSMN)* adı verilen gende meydana gelen delesyon sonucu ortaya çıkar. Bazı durumlarda, bu genin yanında bulunan diğer bir gende

KUTU 5.10 Mutasyon-seçilim dengesi varlığında alel frekansları

Burada, mutasyon-seçilim dengesi olması durumunda zararlı alellerin denge frekanslarını tahmin etmede kullanılacak eşitlikler geliştireceğiz. A_1 ve A_2 ile ifade edilen iki alelli bir lokus bulunduğunu ve bu alellerin frekanslarının sırası ile p ve q olduğnu varsayın. A_1 yabanıl tip alel; A_2'de zararlı aleldir. Mutasyon ile A_1 aleli kopyalarının A_2 aleline dönüşüm oranı μ olsun. Geriye mutasyon oranının ihmal edilebileceğini varsayın.

Bir taraftan, seçilim A_2 alel kopyalarını sürekli olarak populasyondan uzaklaştırırken, diğer taraftan mutasyon yeni alel kopyalarını oluşturmaya devam edecektir. Biz bu iki sürecin birbirini karşıladığı noktada A_2 alel frekansını hesaplamak istiyoruz. Felsenstein (1997)'inin yolunu izleyerek, ancak biraz dolambaçlı bir şekilde hesaplayacağız. A_1 aleli için mutasyon-seçilim dengesini tanımlayan p terimi için bir eşitlik geliştireceğiz. Sonra, A_2'nin denge frekansını elde etmek amacıyla eşitliği q için çözeceğiz. Bu yaklaşım ters görünebilir, fakat cebirsel işlemleri büyük oranda basitleştirir.

Zararlı resesif bir alel için mutasyon–seçilim dengesi

Genotiplerin uyum güçleri aşağıdaki gibi olacak şekilde, A_2'nin zararlı resesif bir alel olduğunu varsayın:

w_{11}	w_{12}	w_{22}
1	1	$1 - s$

burada seçilim katsayısı olan s, A_2'ye karşı olan seçilimin gücünü ifade etmektedir.

İlk olarak, eşitliği seçilim tamamlandıktan sonra, fakat mutasyon meydana gelmeden önceki durumda, A_1 alel frekansını ifade eden p^* için yazacağız. Kutu 5. 3'teki bilgilere göre bu eşitlik şöyledir:

$$p^* = \frac{p^2 w_{11} + pq w_{12}}{p^2 w_{11} + 2pq w_{12} + q^2 w_{22}}$$

Yukarıda genotipler için verilen uyum güçlerini ve q yerine de $(1 - p)$ yazarak sadeleştirme yaparsak aşağıdaki eşitliği elde ederiz:

$$p^* = \frac{p}{1 - s(1 - p)^2}$$

Sonra, mutasyonlar meydana geldikten sonraki durumda A_1 aleli frekansı olan p' için bir ifade yazacağız. Bu mutasyonlar, μ kadar A_1 aleli kopyasını A_2 aleline dönüştürerek geride $(1 - \mu)$ oranında A_1 aleli kopyasının kalmasını sağlar. Buna göre,

$$p' = (1 - \mu)p^* = \frac{(1 - \mu)p}{1 - s(1 - p)^2}$$

Sonuç olarak, mutasyon ve seçilim dengede olduğu zaman $p' = p$ dir. Yani, p' bizim hesaplama işlemine başlarken kullandığımız A_1 aleli frekansı olan p'ye eşittir:

$$\frac{(1 - \mu)p}{1 - s(1 - p)^2} = p$$

Bu eşitlik şu şekilde sadeleştirilebilir:

$$(1 - p)^2 = \frac{\mu}{s}$$

Bu eşitlikteki $(1 - p)$'nin yerine q'yu koyar ve eşitliği q için çözersek, bize mutasyon-seçilim dengesi altında A_2 alelinin denge frekansı olan $\hat{q}$ için şu eşitliği verir:

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

Eğer A_2 resesif lethal bir alel ise, $s = 1$ dir ve A_2'nin denge frekansı mutasyon oranının kare köküne eşittir.

Lethal dominant bir alel için mutasyon-seçilim dengesi

Genotiplerin uyum güçleri aşağıdaki gibi olacak şekilde, A_2'nin lethal bir dominant alel olduğunu varsayın:

w_{11}	w_{12}	w_{22}
1	0	0

Bu durumda p^* için verilen ifade şu şekilde basit hale gelir.

$$p^* = 1$$

Bu ifade bir anlam taşımaktadır. Çünkü, tanımlamaya göre lethal dominant A_2 alelinin tüm kopyaları seçilim tarafından populasyondan uzaklaştırılmaktadır. Bu durumda, p' için ifade şöyledir:

$$p' = 1 - \mu$$

ve denge durumu ise aşağıdaki gibidir:

$$1 - \mu = p$$

p yerine $(1 - q)$ konulur ve sadeleştirilirse,

$$\hat{q} = \mu$$

dür. Yani, A_2'nin denge frekansı mutasyon oranına eşittir.

meydana gelen başka mutasyonlar nedeniyle hastalık daha da ciddi bir hal alabilir. Spinal kas atrofisi. Kafkasya kökenli insanlarda kistik fibrozisten sonraki ikinci en yaygın lethal otozomal resesif hastalıktır (McKusick vd. 1999).

Ortalama olarak, *telSMN* geninin fonksiyon kayıplı alel frekansı Kafkasyalı populasyonunda yaklaşık olarak 0,01'dir. Wirth ve meslektaşları seçilim katsayısının 0,9 kadar olduğunu tahmin etmektedirler. Bu alellere karşı olan bu derece yüksek bir seçilim ile alelin yavaş fakat önlenemez bir şekilde populasyonda yok olmasını bekleriz. O halde, nasıl oluyor da bu alel 1/100 gibi bir frekansta kalabiliyor?

Olasılıklardan biri hastalık alelinin, mutasyon ve seçilim arasındaki denge nedeniyle populasyonda tutulmasıdır. Eğer sayfa 145'de verilen eşitlikte, $\hat{q}$ ve s'nin alel frekansını ve seçilim katsaysını koyar ve bu eşitliği de μ için çözersek, bu senaryo için nesil başına her *telSMN* aleli için yaklaşık $0{,}9 \times 10^{-4}$'lük bir mutasyon oranı gerektirdiğini görürüz. Wirth ve meslektaşları spinal kas atrofisi olan 340 hasta ile bunların ebeveynlerinin ve diğer aile üyelerinin kromozomlarını analiz ettiler. Araştırmacılar, bu 340 hasta bireyin 7'sinin, ana babalarında bulunmayan yeni bir mutasyon taşıdıklarını buldular. Edinilen bu sayılar araştırmacılara, doğrudan *telSMN* lokusundaki mutasyon oranını belirleme olanağı vermiştir (bkz. Kutu 5.11). Araştırmacıların tahmin ettikleri mutasyon oranı $1{,}1 \times 10^{-4}$'tür. Doğrudan hesaplanan bu mutasyon oranı, mutasyon-seçilim dengesi hipotezine göre tahmin edilen oran ile iyi bir şekilde uyuşmaktadır. Wirth ve meslektaşları, mutasyon-seçilim dengesinin spinal kas atrofisi alellerinin varlıklarını sürdürmesi ilgili olarak yeterli bir açıklama sağladığı fikrindedirler.

Kistik Fibrozise Neden Olan Alel, Mutasyon ile Seçilim Arasındaki Bir Denge ile Mi Korunmaktadır?

Kistik fibrozis (Cystic fibrosis) 7. kromozomda bulunan ve CFTR (cystic fibrosis transmembrane conductance regulator) adlı proteini kodlayan lokusta ortaya çıkan resesif, fonksiyon kaybı mutasyonu sonucu meydana gelmektedir. CFTR akciğer ve bağırsakları astarlayan mukus membranlarda sentezlenen bir hücre yüzey proteinidir. Gerald Pier ve arkadaşları (1997), CFTR'nin anahtar fonksiyonlarından birinin akciğeri astarlayan hücrelere, *Pseudomonas aeruginosa* bakterisini tutup ve parçalama yeteneği sağlamak olduğunu göstermişlerdir. Bu bakteri, kistik fibrozise sahip insanlarda kronik akciğer enfeksiyonlarına neden olur ve sonuçta ciddi akciğer hasarlarına yol açar (Şekil 5.25). Kistik fibrozisten sorumlu alele karşı olan seçilim güçlü görünmektedir. Yakın zamana kadar, hastalıklı çok az insan üreme yaşına kadar ya-



Şekil 5.25 Normal bir akciğer (sol) ile kistik fibrozis ve bakteriyel enfeksiyon ile hasara uğramış akciğerin (sağ) karşılaştırılması (Fotoğraflar G. Allan Johnson tarafından, Duke University Medical Center; *Scientific American* June 1999, sayfa 34).

KUTU 5.11 Resesif aleller için mutasyon oranlarının tahmin edilmesi

Burada, Brunhilde Wirth ve meslektaşları (1997) tarafından resesif aleller için mutasyon oranlarının tahmin edilmesinde kullanılan metodu sunacağız. Gerekli anahtar bilgi, yeni ortaya yeni çıkan mutant bir aleli taşıyan bireylerin oranlarının bilinmesidir. Günümüz moleküler teknikler ile bu alelleri taşıyan bireylerin ve akrabalarının kromozomları incelenerek bu oran elde edilebilir.

Burada q fonksiyon kayıplı alel olan a'nın frekansını belirtsin. Ortaya yeni çıkmış iki mutant kopyayı bulundurabilecek oldukça nadir sayıdaki bireyleri ihmal edersek, *aa* genotipine sahip olarak doğmanın iki yolu vardır:

1. Bir birey iki taşıyıcının dölü olabilir. Herhangi bir doğum için böyle bir durumun ortaya çıkma olasılığı yine şu olasılıkların bir sonucudur: (a) iki taşıyıcının dölleri olarak hastalıklı olma olasılığı; (b) ananın bir taşıyıcı olma olasılığı ve (c) babanın bir taşıyıcı olma olasılığı. Buna göre söz konusu olasılık şu şekilde verilir:

$$\left[\frac{1}{4}\right] \times [2q(1-q)] \times [2q(1-q)]$$

2. Birey, biri taşıyıcı diğeri homozigot dominant ebeveynlerin dölü olabilir *ve* bu birey *a* alelinin birini hastalıklı bir ebeveynden ve *a* alelinin yeni bir mutant kopyası olabilecek diğerini de sağlam ebeveynden alabilir. Böyle bir sonucun gerçekleşme şansı yine şu olasılıklar ile belirlenir: (a) bir taşıyıcı dölünün o taşıyıcıya ait mutant aleli alma olasılığı; (b) ananın bir taşıyıcı olma olasılığı; (c) babanın bir homozigot dominant olma olasılığı; ve (d) mutasyon oranı *artı* babanın taşıyıcı ve ananınnin homozigot dominant olması durumdaki olasılık:

$$\left\{\left[\frac{1}{2}\right] \times [2q(1-q)] \times [(1-q)^2] \times [\mu]\right\} + \left\{\left[\frac{1}{2}\right] \times [2q(1-q)] \times [(1-q)^2] \times [\mu]\right\} = [2q(1-q)] \times [(1-q)^2] \times [\mu]$$

Bu olasılıklar ile, yeni mutant aleli taşıyan hasta bireylerin oranını ifade eden r için bir eşitlik yazabiliriz. Bu oran ikinci olasılığın, birinci ve ikinci olasılıkların toplamına bölünmesi şeklindedir. Küçük bir sadeleştirme ile şunu elde ederiz:

$$r = \frac{2q(1-q)(1-q)^2\mu}{2q(1-q)(1-q)^2\mu + q(1-q)q(1-q)}$$

Daha da sadeleştirme şunu verir:

$$r = \frac{2(1-q)\mu}{2(1-q)\mu + q}$$

Son olarak, $(1-q)$ yaklaşık 1 olacak şekilde, q'nün küçük olduğunu varsayın. Bu kabul bize şunu verir:

$$r = \frac{2\mu}{2\mu + q}$$

bu eşitlik μ için çözümlenebilir:

$$\mu = \frac{rq}{2 - 2r}$$

Spinal kas atrofisi için mutasyon oranı

Kafkasya kökenli populasyonlarda, spinal kas atrofisi yeni doğan bebeklerin yaklaşık 1/10 000'inde görülmektedir. Bu orana göre söz konusu mutant alelin frekansı şu şekilde olur:

$$q = \sqrt{0{,}0001} = 0{,}01$$

Wirth ve meslektaşları, hastalıklı 340 bireyin ve bunların akrabalarının kromozomlarını incelemişlerdir. Araştırmacılar inceledikleri 340 hastadan 7'sinin ebeveynlerinin ikisinde de bulunmayan yeni mutasyonlara sahip olduklarını keşfetmişlerdir. Buna göre,

$$r = \frac{7}{340} = 0{,}021$$

verilen eşitlikte q ve r için bu değerleri yerine koyarsak, bize μ için şöyle bir tahmin verir:

$$\mu = \frac{(0{,}021)(0{,}01)}{2 - 2(0{,}021)} = 0{,}00011$$

Kistik fibrozis için mutasyon oranı

Kafkasya kökenli populasyonlarında, kistik fibrozis hastalığı yeni doğan bebeklerin yaklaşık 1/2500'inde görülür. Wirth ve meslektaşları, diğer araştırmacıların verilerine dayanarak, çalışılan 30 000 kadar kistik fibrozis hastasından sadece 2'sinin kendi ebeveynlerinde bulunmayan yeni mutasyonlara sahip olduklarını belirlemişlerdir. Buna göre, tahmini mutasyon oranı:

$$\mu = 6{,}7 \times 10^{-7}$$

şayabilmiştir; yaşayanlar da genelde kısırdır. Yine de, kistik fibrozise neden olan alelin Avrupa kökenli insanlardaki toplam frekansı yaklaşık 0,02'dir.

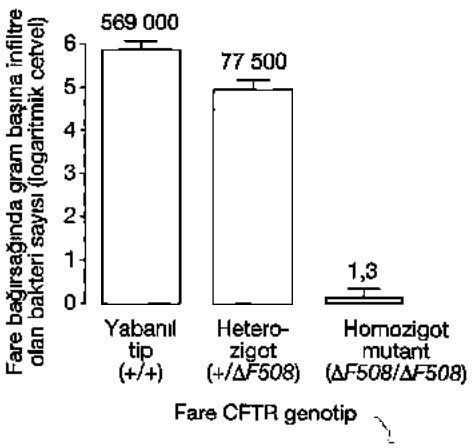
Diğer durumlarda, zararlı bir mutant alelin frekansı mutasyon-seçilim dengesi ile açıklanamayacak kadar yüksek olabilir. Bu durum, heterozigotların üstün uyum gücüne sahip olduklarına dair bir ip ucu olabilir.

Kistik fibrozis alelileri mutasyon-seçilim dengesi nedeniyle, 0,02 gibi bir frekansta kalıyor olabilir mi? Eğer seçilim katsayısının 1 olduğunu varsayar ve Kutu 5.10'da türetilen eşitliği kullanırsak, yeni hastalık alelleri yaratan mutasyon oranı 4×10^{-4} olmalıdır. Kistik fibrozis alelleri için gerçek mutasyon oranı, bu değerden önemli derecede daha düşüktür: yaklaşık olarak $6{,}7 \times 10^{-7}$ (bkz. Kutu 5.11). Buna göre, yeni mutasyonlar ile kistik fibrozis alellerinin düzenli olarak oluşturulmasının, kistik fibrozis alellerinin 0,02 gibi bir frekansta kalmalarını tek başına açıklayamayacağı sonucuna varabiliriz.

Heterozigot üstünlüğü ile ilgili tartışmamız alternatif bir açıklama önermektedir (Şekil 5.16 ve Kutu 5.8). Belkide, kistik fibrozis alelleri homozigot olduklarında uyum gücü yönüyle ödenen bedel bu aleller heterozigot olduklarında uyum gücü avantajı ile sağlanan yararla dengelenmektedir.

Gerald Pier ve meslektaşları (1998) kistik fibrozis için heterozigot olan bireylerin ateşli tifoya karşı dirençli oldukları ve bu nedenle daha üstün bir uyum gücüne sahip oldukları hipotezini öne sürmüşlerdir. Ateşli tifo *Salmonella typhi* bakterisi tarafından meydan getirilir. Bu bakteri bağırsakları döşeyen epitel hücre tabakasını delerek enfeksiyonu başlatır. Pier ve meslektaşları, *S. typhi* bakterisinin CFTR proteinlerini giriş noktaları olarak kullanarak bağırsaklara yerleşebildiklerini ileri sürmüşlerdir. Eğer böyle ise, hücreleri yüzeyinde daha az sayıda CFTR kopyaları bulunduran heterozigot bireyler, bakteri girişi için saldırıya daha az açık olmalıdırlar.

Pier ve meslektaşları, şu üç farklı CFTR genotipine sahip fare hücreleri hazırlayarak hipotezlerini sınamışlardır: homozigot yabanıl tip hücreler; biri fonksiyonel CFTR aleli ve diğeri insanlarda en yaygın kistik fibrozis mutasyonu olan tek baz çifti delesyonuna sahip *ΔF508* adlı aleli içeren heterozigot hücreler ve *ΔF508* için homozigot olan hücreler. Daha sonra araştırmacılar, bu üç hücre çeşidine de *Salmonella typhi* uyguladılar ve her bir genotipde hücrelere giren bakteri sayısını hesapladılar. Sonuçlar çok şaşırtıcıydı (Şekil 5.26). Araştırmacıların tahmin ettiği gibi, homozigot *ΔF508* hücreler *S. typhi*'nin girişine karşı neredeyse tam olarak dirençli iken, homozigot yabanıl tip hücreler oldukça hassastılar. Heterozigot hücreler kısmen dirençliydiler: bunlar homozigot yabanıl tip hücrelere göre %86 daha az bakteri almışlardır. Bu sonuçlar, ateşli tifo salgını sırasında heterozigotlar daha yüksek uyum gücüne sahip oldukları için kistik fibrozis hastalığına neden olan aleller insan populasyonlarında varlığını sürdürürler şeklindeki hipotez ile uyuşmaktadır. Pier ve meslektaşlarının bu araştırmaları evrimsel bir analizin biyomedikal araştırmalardaki değerini kanıtlayan başka bir örnektir.



Şekil 5.26 Kistik fibrozis için heterozigot olan fare kültür hücreleri ateşli tifoya neden olan bakterilerin hücrelere girişine karşı önemli derecede direnç gösterirler İnsanlarda en yaygın olarak görülen hastalık aleli için homozigot olan hücreler neredeyse tam olarak dirençlidirler. Pier vd. (1998)'den alınmıştır. *Nature* 393: 79-82. © 1998, Macmillan Magazines'den izin alınarak basılmıştır.

Özet

Populasyon genetiği, Mendel genetiği ve Darwinist evriminin bir sentezini temsil eder ve bir nesilden diğerine alel frekanslarının değişmesine neden olan mekanizmalar ile ilgilenir. Hardy-Weinberg denge prensibi sıfır bir model olup populasyon genetikçileri için bir kavramsal iskelet oluşturur. Hardy-Weinberg denge prensibine göre, eğer şu basit koşullar sağlanıyorsa alel frekansları değişmez: seçilim olmayacak, mutasyon olmayacak, göç olmayacak, genetik sürüklenme olamayacak ve çiftleşmeler rastgele olacak. Ayrıca, eğer bu koşullar sağlanıyorsa, genotip frekanslarından alel frekansları hesaplanabilir.

Belirtilen bu koşulların ilk dördünden herhangi birisi bozulacak olursa, bu durumda alel frekansları nesilden nesle değişir. Bu nedenle, seçilim, mutasyon, göç ve genetik sürüklenme dört evrimsel mekanizmayı oluşturur. Rastgele olmayan çiftleşme alel frekanslarında değişmeye neden olmaz, bu nedenle evrimsel bir mekanizma değildir. Ancak, rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını değiştirebilir ve dolayısıyla da evrimin seyrini etkileyebilir.

Populasyon genetikçileri, gerçek populasyonlardaki alel ve genotip frekanslarını hesaplayabilirler. Böylece, biyologlar alel frekanslarının nesilden nesle değişip değişmediğini ve genotip frekanslarının Hardy-Weinberg beklentilerine uyup uymadığını sınayabilirler. Eğer Hardy-Weinberg analizinin iki sonucundan birisi bozuluyorsa, bu durum Hardy-Weinberg dengesi için gerekli koşullardan bir veya daha fazlasının sağlanmadığı anlamına gelir. Hardy-Weinberg eşitliğinde meydana gelecek sapmanın doğası, tek başına hangi koşulun bozulduğunu belirlemez. Fakat, çalışılan populasyonun diğer karakteristiklerine bakarak hangi evrimsel mekanizmaların iş başında olduğunu genellikle tahmin edelebiliriz.

Farklı genotiplere sahip bireyler, kendi gen kopyalarını gelecek nesillere aktarmadaki yetenekleri bakımından farklılık gösterdiklerinde, seçilim meydana gelir. Seçilim oldukça etkin bir evrimsel güçtür. Seçilim, alel frekanslarının nesilden nesle değişmesine ve genotip frekanslarının Hardy-Weinberg dengesinden sapmasına neden olabilir. Bazı seçilim tipleri bazı alelleri fikse olmaya ve diğer alelleri kaybolmaya sürükleyebilir. Diğer bazı seçilim çeşitleri ise, populasyonlardaki alel çeşitliliğini sürdürme yönünde çalışır.

Tek başına mutasyon zayıf bir evrimsel güçtür. Yine de, mutasyon evrim için ham materyal olan varyasyonları üretir. Bazı durumlarda, sürekli olarak yeni mutant alellerin meydana gelmesi bu alellere karşı olan seçilimi dengeler ve alel frekanslarının dengede kalmasını sağlar.

Sorular

1. Atlarda siyah renk A lokusundaki resesif bir alel tarafından belirlenir. *AA* ve *Aa* bireyler doru gibi siyah olmayan renklere sahipken, *aa* atlar tamamen siyahtır (Diğer lokuslar A lokusunun etkisini baskılayabilir fakat bu tür komplikasyonları ihmal edeceğiz). Birkaç yıl önce, Usenet haber grubu okuyucularından bir jokey, Arap ırkı atlar arasında neden siyah atların nispeten daha az sayıda olduğunu sordu. Bu soruya verilen cevaplardan biri "Siyah renk nadirdir, çünkü bu renk resesiftir. Çoğu Arap atları doru veya gridir, çünkü bu renkler dominanttır" şeklindeydi. Bu açıklamada yanlış olan nedir? (*A* ve *a* allellerinin Hardy-Weinberg dengesinde olduğunu farz edin, muhtemelen denge durumu söz konusu bu tartışmanın geçtiği sırada doğru idi). Genel anlamı ile, Hardy-Weinberg modelinin bir alelin dominantlık ve resesiflik özelliğinin alelin frekansı üzerine ne gibi bir etki yapacağı konusunda bize söylediği şey nedir? Bir alel sırf dominant (veya resesif) olduğu için daha yaygın (veya daha nadir) hale gelmeli midir?

2. İnsanlarda, COL1A1 lokusu kemikte bulunan belli bir kollojen proteini kodlar. Bu lokustaki normal alel *S* ile gösterilir. Resesif alel *s* hem *Ss* hem de *ss* genotipinde kadınlarda, kemikte mineral yoğunluğunda azalma ve kemik kırılma riskinde artış ile ilişkilidir. Yakınlarda 1778 kadın üzerinde yapılan bir çalışma, bu kadınlardan 1194'ünün *SS*, 526'sının *Ss* ve 58'inin de *ss* genotipinde olduğunu göstermiştir (Uitterlinden vd. 1998).

   Bu populasyonda söz konusu iki alel Hardy-Weinberg dengesinde midir? Bunu nasıl bilebilirsiniz? Bir sonraki nesilde bu allellerin Hardy-Weinberg dengesinde olup olmadıklarını belirlemek için ne tür bir bilgiye ihtiyacınız vardır?

3. Şekil 5.11'i, bir alelin (meyve sineğindeki Adh^s) frekansının seçilime uğramamış (kontrol) populasyonlarda değişmediğini, fakat seçilime cevap olarak değiştiğini göstermek için örnek olarak kullandık. Şimdi bu şekilde bir seçilime uğramamış kontrol soylarına tekrar bakın. Görüldüğü gibi, iki kontrol populasyonunda Adh^s alel frekansı az da olsa, azalıp çoğalarak, değişmiştir. Hardy-Weinberg modelindeki koşulların hangisinin bozulmuş olması daha olasıdır? Eğer bu deney tekrar edilmiş olsa idi, kurulacak deney setinde yapılacak nasıl bir değişiklik Hardy-Weinberg dengesinden sapma oranını azaltabilirdi?

4. Çoğu hayvan populasyonları 50:50 oranında erkek ve dişi bireye sahiptirler. Fakat bu her zaman böyle değildir; ebeveynlerin daha fazla erkek döller veya daha fazla dişi

döller üretmesi teorik olarak olasıdır. Erkek ağırlıklı eşey oranına sahip, sözgelimi %70 erkek ve %30 dişi, monogamik bir populasyon olduğunu düşünün. Eşeylerden hangisi daha kolay eş bulur? Bunun sonucu olarak, hangi eşeyin daha yüksek ortalama uyum gücüne sahip olması olasıdır? Daha fazla erkek döl veren ebeveynler mi yoksa daha fazla dişi döl veren ebeveynler mi daha yüksek uyum gücüne sahip olacaktır? Şimdi de, aynı soruyu dişilerin daha yüksek oranda üretildiği bir populasyonun için cevaplayın. Ne tür bir seçilim çoğu populasyonlarda görülen 50:50 eşey oranın korunmasını sağlar?

5. Aşağıda verilen, son zamanlarda meydan gelen aşağıdaki gelişmelerin her birinin kistik fibrozis (KF) hastalığına neden olan alel frekanslarını nasıl etkileyeceğini tartışınız.
   a. Günümüzde KF'li kadınların çoğu çocuk sahibi olabilecek kadar uzun yaşamaktadır (KF üreme kanallarında problemlere neden olur, fakat KF'li kadınlar yine de çocuk doğurabilir. KF'li erkekler genellikle kısırdır).
   b. Gelişmiş toplumlarda ateşli tifo oranı 1900'lü yıllardan beri çok düşük bir seviyeye inmiştir.
   c. Günümüzde, bazı populasyonlarda, çocuk sahibi olmak isteyen çiftler en aygın KF alelleri için düzenli olarak taranmaktadırlar.
   d. Son zamanlarda, ilaca dirençli ateşli tifo gelişmekte olan birçok ülkede görülmeye başlamıştır.
6. Bir aleli dominant ya da resesif yapan unsurları düşünün. Düşüncenize rehberlik etmesi için, A substratını B maddesine dönüştüren bir enzim varsayın. Eğer B çok az oranda ihtiyaç duyulan bir madde ise, bir fonksiyon kaybı mutasyonu dominant mı yoksa resesif mi olacaktır? Eğer A substratı hemen yıkılması gereken bir toksin ise, bir fonksiyon kaybı mutasyonu dominant mı yoksa resesif mi olacaktır? Eğer meydana gelecek yeni bir mutasyon tamamen yeni bir reaksiyonu katalizleyen (sözgelimi A'dan yeni bir madde olan C'yi sentezlesin) bir protein formunu oluşturuyor ise, bu yeni mutasyon dominant mı yoksa resesif mi olacaktır? Bir alelin dominant mı yoksa resesif mi olacağını etkileyecek diğer protein fonksiyonları ile ilgili başka örnekler verebilir misiniz?
7. İnsan kas enzimi olan ACE (angiotensin-dönüştürücü enzim) için iki yaygın alel vardır. Bunlardan kısa alel "*D*" ve diğeri de 287 bazlık bir insersiyona sahip olan uzun alel "*I*" dır. *I* aleli tarafından kodlanan ACE enzimi daha düşük aktiviteye sahiptir, fakat bu alel fiziksel egzersiz sonrası üstün kas performansı ile ilişkilidir. 35 *II* ve 23 *DD* erkek üzerinde yapılan bir çalışmada (Williams vd. 2000), her ne kadar eksersiz öncesi kas etkinliği bakımından farklılık göstermeseler de, 11 haftalık bir aerobik eksersizi sonrasında, *II* homozigot bireylerde kas etkinliğinde %8'lik bir artış olduğu bulunmuştur. *I* aleli aynı zamanda sıkı bir egzersizi takiben ortaya çıkan zindelik ve kas gelişimi ile de ilişkilidir. Neden *D* alelinin halen insan populasyonlarında nispeten yüksek bir frekansta bulunduğu konusunu tartışınız. Bu konuda ortaya attığınız fikirlerinizi nasıl sınardınız?
8. Jaeken sendromu ile ilgili Seksiyon 5.2'deki tartışmamızda, her ikisi de *R141H* aleli için taşıyıcı olan bir ana ve bir babanın, farklı aleller için taşıyıcı olan bir ana ve bir babaya göre, doğacak çocuklar arasında farklı fenotip dağılımı elde etmeyi bekleyebileceklerini iddia etmiştik. Bu iddianın gerisindeki mantığı açıklayınız. Aşağıda verilen ana ve babalar, olacak canlı doğumlardan hangi genotip ve fenotipleri hangi oranlarda beklemelidirler? Eğer siz bir genetik danışman olsaydınız bu ana babalara ne söylerdiniz?

   Ananın genotipi: *+/R141H;* Babanın genotipi: *+/R141H*

   Ananın genotipi: *+/R141H;* Babanın genotipi: *+/Diğerleri*

   Ananın genotipi: *+/Other;* Babanın genotipi: *+/Diğerleri*

Kaynak Araştırması

9. Pul yiyen balıklar ile ilgili örnekte, frekans-bağımlı seçilimin sağa dönük ağızlı balıklar ile sola dönük ağızlı balıkların populasyonda eşit oranda kalmasını sağladığını gördük. Frekans-bağımlı seçilimle ilgili diğer türlerdeki ilginç örnekler için aşağıdaki çalışmalara bakın.

   Raymond, M., D. Pontier, A. B. Dufour, and A. P. Møller. 1996. Frequency-dependent maintenance of left-handedness in humans. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 263: 1627–1633.

   Sinervo, B., and C. M. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380: 240–243.

   Smithson, A., and M. R. MacNair. 1996. Frequency-dependent selection by pollinators: Mechanisms and consequences with regard to behaviour of bumblebees *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Evolutionary Biology* 9: 571–588.

10. Kutu 5.7 ve 5.8'de verilen adaptif topoğrafya versiyonu (alel frekansının bir fonksiyonu olarak ortalama uyum güçlerinin grafiklendiği) Sewal Wright tarafından 1932 yılında verilen orijinalinden bir derece farklıdır. Ayrıca, adaptif topoğrafya düşüncesi ile ilgili yaygın üçüncü bir açıklama daha vardır. Adaptif topoğrafya ile ilişkili olan bu üç farklı versiyon üzerine olan bir tartışma için aşağıdaki literatürün Bölüm 9'una bakınız.

    Provine, W. B. 1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago: University of Chicago Press.

    Provine'nin hikayesine Wright'ın verdiği cevap için bakınız:

    Wright, S. 1988. Surfaces of selective value revisited. *The American Naturalist* 131: 115–123.

Wright'ın orjinal makalesi aşağıdaki kitabın 11. Bölümünde tekrar yayınlanmıştır.

Wright, S. 1986. *Evolution: Selected Papers*, William B. Provine, ed. Chicago: University of Chicago Press.

11. Eğer kütüphanenizde Journal of Heredity'nin eski sayıları var ise şu makaleyi okuyunuz.

Bell, Alexander Graham. 1914. How to improve the race. *Journal of Heredity* 5: 1–7.

Bu literatürü okurken, bu makalenin yazıldığı yıllarda populasyon genetiğinin emekleme döneminde olduğunu unutmayınız: O yıllarda Mendelizm doğal seçilim ile henüz ilişkilendirilmekteydi. Bell'in evrimsel mekanizmalar konusundaki anlayışı ile ilgili olarak neler doğru neler yanlıştır? Bell'in savunduğu yöntem gerçekten Bell'in amacına ulaşmasını sağlamış mıdır? Cevabınız neden hayır ya da neden evettir? Eğer bu soruya verilen cevap evet ise, söz konusu yöntemin başarılı olması Bell'in düşündüğü nedenlerden dolayı mıdır?

12. Yabanıl bir populasyonda güçlü doğal seçilimin alel frekanslarını ani olarak değiştirdiği ile ilgili bir örnek için aşağıdaki literatüre bakınız.

Johannesson, K., B. Johannesson, and U. Lundgren. 1995. Strong natural selection causes microscale allozyme variation in a marine snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 2602–2606.

Kaynaklar

Bu kısımda populasyon genetiği ile ilgili materyalin çoğu aşağıda verilen kaynaklardan derlenmiştir:

Crow, J. F. 1983. *Genetics Notes.* Minneapolis, MN: Burgess Publishing.

Felsenstein, J. 1997. *Theoretical Evolutionary Genetics.* Seattle, WA: ASUW Publishing, University of Washington.

Griffiths, A. J. F., J. H. Miller, D. T. Suzuki, R. C. Lewontin, and W. M. Gelbert. 1993. *An Introduction to Genetic Analysis.* New York: W.H. Freeman.

Templeton, A. R. 1982. Adaptation and the integration of evolutionary forces. In R. Milkman, ed., *Perspectives on Evolution.* Sunderland, MA: Sinauer, 15–31.

Bu kısımda kullanılan diğer kaynaklar:

Castle, W. E. 1903. The laws of heredity of Galton and Mendel, and some laws governing race improvement by selection. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 39: 223–242.

Cavener, D. R., and M. T. Clegg. 1981. Multigenic response to ethanol in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 35: 1–10.

Dawson, P. S. 1970. Linkage and the elimination of deleterious mutant genes from experimental populations. *Genetica* 41: 147–169.

Dean, M., M. Carrington, et al. 1996. Genetic restriction of HIV-1 infection and progression to AIDS by a deletion allele of the CKR5 structural gene. *Science* 273: 1856–1862.

East, E. M. 1917. Hidden feeblemindedness. *Journal of Heredity* 8: 215–217.

Elena, S. F., V. S. Cooper, and R. E. Lenski. 1996. Punctuated evolution caused by selection of rare beneficial mutations. *Science* 272: 1802–1804.

Elias, S., M. M. Kaback, et al. 1992. Statement of The American Society of Human Genetics on cystic fibrosis carrier screening. *American Journal of Human Genetics* 51: 1443–1444.

Fisher, R. A. 1924. The elimination of mental defect. *The Eugenics Review* 16: 114–116.

Foster, G. G., M. J. Whitten, T. Prout, and R. Gill. 1972. Chromosome rearrangements for the control of insect pests. *Science* 176: 875–880.

Goddard, H. H. 1914. *Feeblemindedness: Its Causes and Consequences.* New York: The Macmillan Company.

Hardy, G. H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28: 49–50.

Hori, M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* 260: 216–219.

Kevles, D. J. 1995. *In the Name of Eugenics: Genetics and the Uses of Human Heredity.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Lane, H. 1992. *The Mask of Benevolence: Disabling the Deaf Community.* New York: Vintage Books.

Lenski, R. E., and M. Travisano. 1994. Dynamics of adaptation and diversification: A 10,000-generation experiment with bacterial populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6808–6814.

Lenski, R. E., J. A. Mongold, et al. 1998. Evolution of competitive fitness in experimental populations of *E. coli:* What makes one genotype a better competitor than another? *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology* 73: 35–47.

Martinson, J. J., N. H. Chapman, et al. 1997. Global distribution of the CCR5 gene 32-base-pair deletion. *Nature Genetics* 16: 100–103.

Matthijs, G., E. Schollen, E. Van Schaftingen, J.-J. Cassiman, and J. Jaeken. 1998. Lack of homozygotes for the most frequent disease allele in carbohydrate-deficient-glycoprotein syndrome type 1A. *American Journal of Human Genetics* 62: 542–550.

McKusick, Victor A., et al. 1999. Spinal muscular atrophy I. Record #253300 in Online Mendelian Inheritance in Man. Center for Medical Genetics, Johns Hopkins University (Baltimore, MD) and National Center for Biotechnology Information, National Library of Medicine (Bethesda, MD). World Wide Web URL: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/omim/

Mongold, J. A., and R. E. Lenski. 1996. Experimental rejection of a nonadaptive explanation for increased cell size in *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology* 178: 5333–5334.

Mukai, T., and A. B. Burdick. 1959. Single gene heterosis associated with a second chromosome recessive lethal in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 44: 211–232.

Paul, D. B., and H. G. Spencer. 1995. The hidden science of eugenics. *Nature* 374: 302–304.

Pier, G. B., M. Grout, and T. S. Zaidi. 1997. Cystic fibrosis transmembrane conductance regulator is an epithelial cell receptor for clearance of *Pseudomonas aeruginosa* from the lung. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 12088–12093.

Pier, G. B., M. Grout, et al. 1998. *Salmonella typhi* uses CFTR to enter intestinal epithelial cells. *Nature* 393: 79–82.

Provine, W. B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics.* Chicago: The University of Chicago Press.

Punnett, R. C. 1917. Eliminating feeblemindedness. *Journal of Heredity* 8: 464–465.

Reilly, P. 1991. *The Surgical Solution: A History of Involuntary Sterilization in the United States.* Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Stephens, J. C., D. E. Reich, et al. 1998. Dating the origin of the *CCR5-Δ32* AIDS-resistance allele by the coalescence of haplotypes. *American Journal of Human Genetics* 62: 1507–1515.

Uitterlinden A. G., H. Burger, et al. 1998. Relation of alleles of the collagen type IA1 gene to bone density and the risk of osteoporo-

tic fractures in postmenopausal women. *New England Journal of Medicine* 338: 1016–21.

UNAIDS. 1998. AIDS epidemic update: December 1998. (Geneva, Switzerland). World Wide Web URL: http://www.unaids.org

United States Supreme Court. 1927. *Buck v. Bell*, 274 U.S. 200.

Weinberg, W. 1908. Ueber den nachweis der vererbung beim menschen. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemburg* 64: 368–382. English translation in Boyer, S. H. 1963. Papers on Human Genetics. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.

Williams, A. G., M. P. Rayson, et al. 2000. The ACE gene and muscle performance. *Nature* 403: 614.

Wirth, B., T. Schmidt, et al. 1997. De novo rearrangements found in 2% of index patients with spinal muscular atrophy: Mutational mechanisms, parental origin, mutation rate, and implications for genetic counseling. *American Journal of Human Genetics* 61: 1102–1111.

Yule, G. U. 1902. Mendel's laws and their probable relations to intraracial heredity. *New Phytologist* 1: 193–207; 222–238.

Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*, 3rd ed. Upper Saddle, NJ: Prentice Hall.

BÖLÜM 6

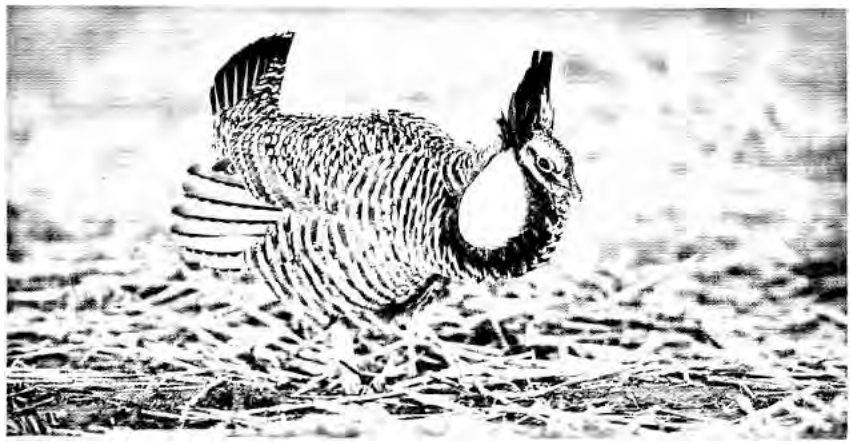
Populasyonlarda Mendel Genetiği II: Göç, Genetik Sürüklenme ve Rastgele Olmayan Çiftleşme



Büyük çayırtavuklarının erkekleri çiftleşmeye hazır olduklarını ilan ediyorlar (Richard Day/Daybreak Imagery)

BÜYÜK ÇAYIRTAVUĞU, *TYMPANUCHUS CUPIDO PINNATUS*, NORMALDE 907 gram olan, ancak kendisini 4530 grammış gibi gösteren bir çiftleşme gösterisi yapan kuştur (Şekil 6.1). Her bahar bu kuşun erkekleri, savunmak olarak işaretledikleri lek denilen toplu üreme alanlarına toplanır ve kur davranışı sergilerler. Kuşlar kuyruk teleklerini açar, ayaklarını yere vurur ve boğazlarında bulunan açık portakal renkli hava keselerini hava ile şişirirler. Kuşlar hava keselerine hava doldurdukça, millerce uzaktan duyulabilecek bir patlama sesi meydana gelir. Bu ses, geniş ağızlı boş bir şişeye hava üflediğinde meydana gelen sese benzer, fakat daha yüksektir (Thomas 1998). Dişiler lekleri ziyaret ederler, erkekleri incelerler ve çiftleşmek için bir eş seçerler.

İki yüzyıl önce, Illinois eyaleti neredeyse tamamen çayırlıklarla kaplıydı (Şekil 6.2a) ve milyonlarca büyük çayırtavuğu için yaşama alanıydı. Ancak, 1837'de, çelikten yapılmış saban kullanılmaya başlandı (Thomas 1998). Çelik sabanların bıçak şeklindeki keskin uçları, çayırlık bitkilerinin yoğun köklerini parçalamış ve çayırlık alanların tarlalara dönüşmesine yol açmıştır. Illinois'deki çayırlık alanlar daraldık-



Şekil 6.1 Bir büyük çayırtavuğu Bu erkek, kur gösterisinin bir parçası olarak, hava keselerini şişirir ve teleklerini bir yelpaze gibi açar (Richard Day/Daybreak imagery).

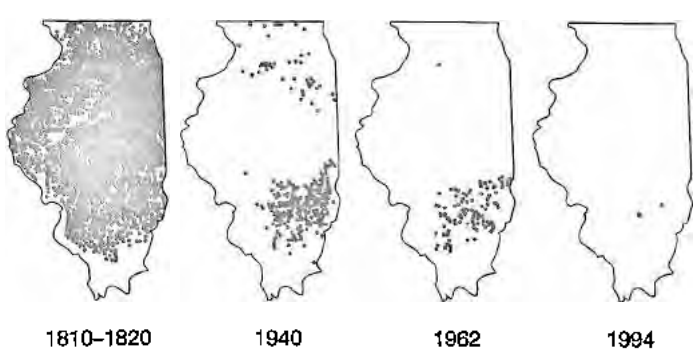
ça, büyük çayırtavuğunun yayılış alanları da buna bağlı olarak daralmıştır (Şekil 6.2b-d). Kuşların yayılış alanı daraldıkça sayıları da hızla azaldı: 1933'te 25.000'e, 1962'de 2000'e, 1972'de 500'e ve 1990'da 76'ya düştü (Westemeier vd. 1991; Bouzat vd. 1998). Illinois eyaletinde 1994'te 50'den az tavuk kalmıştır (Westemeier vd. 1998). Geriye kalanlar, biri Marion, diğeri Jasper vilayetindeki iki kalıntı populasyona aitti.

Büyük çayırtavuğunun kalıntı populasyonlarını korumak için çayırlık alanların iyileştirilmesi yönündeki çabalar başlangıçta başarılı görünmekteydi, ancak bir süre sonra populasyon tekrar düşmeye başlamıştır. Neden?

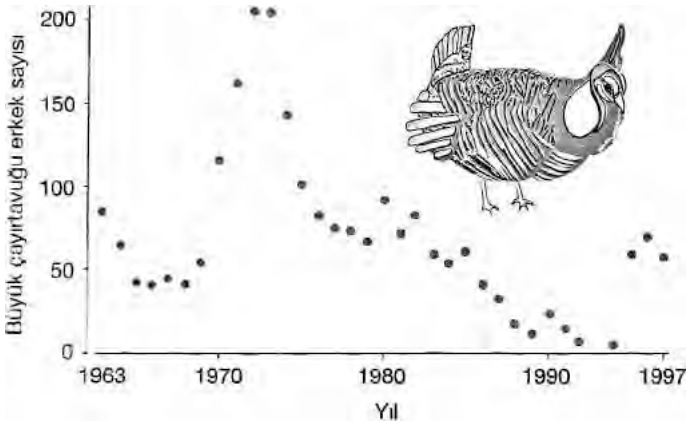
Illinois büyük çayırtavuğunu kurtarma çabaları 1933 yılında getirilen av yasağı ile başladı (Thomas 1998). Sırası ile 1962 ve 1967 yıllarında, Jasper ve Marion vilayetlerindeki populasyonların habitatları sığınak haline getirildi ve buralar çayırlık alanların restore edilme ve koruma alanlarına dönüştürüldü (Westemeier vd. 1998). Şekil 6.3, 1963 ile 1997 yılları arasında, Jasper vilayetinde bulunan leklerde kur gösterisi yapan erkek kuşların sayısını göstermektedir. 1960'ların ortalarından 1970'lerin başlarına kadar kuş sayısı düzenli bir şekilde artmıştı. Koruma hesapları çalışıyor gözükmekteydi. Ancak, 1970'li yılların ortalarında, populasyon tekrar azalmaya başladı. Kuşlar için, 1963 yılına göre yaşayabilecekleri çok daha fazla çayırlık alan bulunması gerçeğine rağmen, 1994 yılında populasyon 5-6 erkekten oluşan tarihindeki en düşük düzeye inmiştir.

Yaşayabilecekleri habitatın büyüklüğü arttığı halde, neden Jasper vilayeti kuş populasyonu birey sayısı 1930'lardan 1990'lı yıllara kadar düşmeye devam etmiştir? Yaban hayatını korumakla uğraşan kişiler bu azalmayı tekrar artmaya dönüştürmek için ne yapmışlardır?

Bu soruların cevapları, Bölüm 5'de tanıtılan fakat detaylı olarak tartışılmayan şu üç olgu ile ilgilidir: göç, genetik sürüklenme ve rastgele olmayan çiftleşme. Hatırlanacağı gibi, Hardy-Weinberg denge prensibini anlatırken, bu süreçlerin populasyonların evriminde önemli potansiyel olduğunu belirtmiştik. İdeal bir populasyonda seçilim yoksa, mutasyon yoksa, göç yoksa, populasyon yeterince büyük ise ve birey-



Şekil 6.2 Habitat tahribi ve Illinois büyük çayırtavuğu yayılış alanlarının daralması Harita (a) çelik saban kullanılmaya başlamadan önce Illinois eyaletindeki çayırlık alanların dağılışını göstermektedir. Harita (b), (c) ve (d) büyük çayırtavuğunun 1940, 1962 ve 1994 yıllarındaki dağılışını göstermektedir. Kaynak: Westemeier vd. (1998)'deki Şekil 1. R. C. Anderson, Translocation of the Illinois State Academy of Science 63,214 (1970)'den alınmıştır. Illinois State Academy of Science'ın izniyle basılmıştır.



Şekil 6.3 Yok olma tehlikesinde olan bir büyük çayırtavuğu populasyonu Bu grafik, 1963-1997 yılları arasında her yıl Illinois eyaleti Jasper vilayetindeki born sesi çıkarma alanlarında kur davranışı sergileyen erkek tavuk sayısını göstermektedir.

ler çiftleşmek için eşlerini rastgele seçiyorlarsa, bu durumda (1) alel frekansları bir nesilden diğerine değişmeden kalır ve (2) alel frekansları çarpılarak genotip frekansları hesaplanabilir. Bölüm 5'te, seçilim olmayacak ve mutasyon meydana gelmeyecek koşullarını bozduğumuzda ne olacağına baktık. Bu bölümde göç olmayacak, populasyon yeterince büyük olacak ve rastgele çiftleşme olacak koşullarını bozduğumuzda ne olacağını inceleyeceğiz. Daha sonra Illinois büyük çayırtavuğu ile ilgili konuya tekrar dönüp, gerekli soruları ele alacağız.

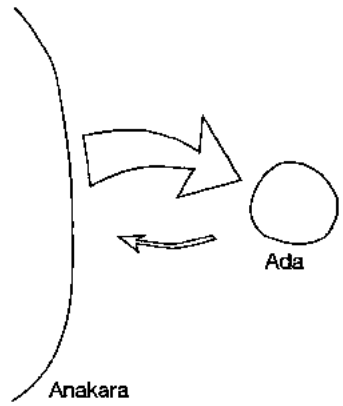
6.1 Göç

Evrimsel anlamda **göç**, alellerin populasyonlar arasında hareketidir. Göç teriminin bu şekildeki kullanımı, bireylerin mevsimsel hareketi olarak bilinen göç kavramından farklıdır. Evrim çalışan biyologlara göre göç, gen akışını ifade eder: Yani evrimsel anlamda göç, bir populasyonun gen havuzundan diğer bir populasyonun gen havuzuna alel transferidir. Göç, bir populasyondan diğerine alel aktarımını sağlayacak herhangi bir şey sonucu ortaya çıkabilir. Gen akışı mekanizmaları, genç hayvanların arasıra yaptıkları uzun mesafeli göçlerden rüzgar, su veya hayvanlar aracılığı ile polen, tohum ve sporların taşınmasına kadar çok çeşitli şekillerde olabilir. Farklı türlerde populasyonlar arasındaki gerçek göç miktarı (alel olarak), bireylerin yaşamlarının değişik dönemlerinde bireylerin ne kadar hareketli ya da yayılış kabiliyetinin ne kadar yüksek olduğuna bağlı olarak, büyük oranda değişiklik gösterir.

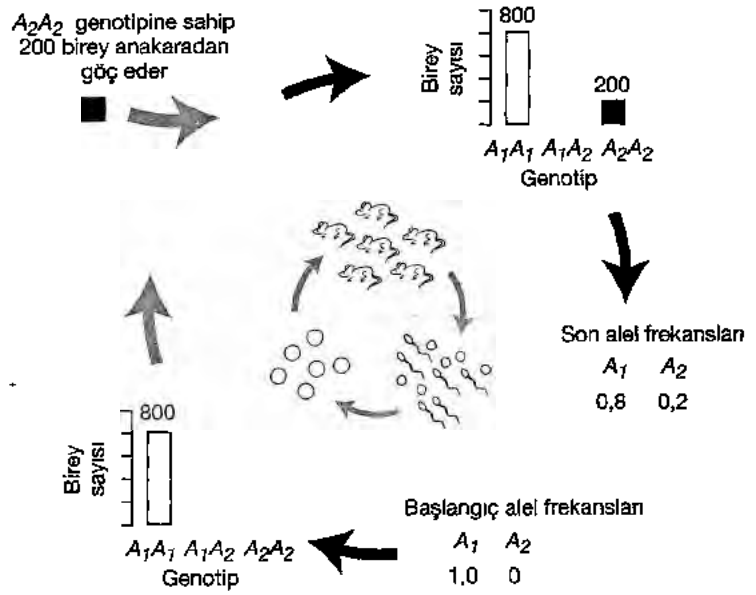
Göçün Hardy-Weinberg Analizine Eklenmesi: Evrimsel Bir Güç Olarak Göç

Göçün Hardy-Weinberg analizinin iki sonucu üzerindeki etkisini araştırmak için tek-ada modeli olarak adlandırılan basit bir modeli ele alacağız. İki populasyon düşünün: biri anakarada diğeri anakaraya yakın bir adada bulunsun (Şekil 6. 4). Ada populasyonu anakara populasyonuna göre çok daha küçük olduğu için, adadan anakaraya doğru olacak göç anakaradaki alel ve genotip frekansları için önemli olmayacaktır. Dolayısıyla etkili göç, buna bağlı olarak da gen akışı, anakaradan adaya doğru olacak şekilde tek yönlüdür. Her zamanki gibi, A_1 ve A_2 gibi iki aleli olan bir lokus düşünün. Anakaradan adaya doğru olacak göç, adadaki alel ve genotip frekanslarının Hardy-Weinberg dengesinden sapmalarına neden olur mu?

Cevabın evet olduğunu görmek için, ada populasyonundaki A_1 alel frekansının 1 olduğunu varsayın (yani A_1 aleli ada populasyonunda fikse olmuş durumdadır (bkz.



Şekil 6.4 Tek-ada modeli göç Şekildeki oklar ada ve anakara populasyonları arasındaki nispi gen akışını göstermektedir. Anakaradan adaya ulaşan aleller ada gen havuzunun nispeten büyük bir oranını temsil etmekte iken, adadan anakaraya ulaşan aleller ise anakara gen havuzunun nispeten küçük bir oranını temsil etmektedir.



Şekil 6.5 Göç alel ve genotip frekanslarını değiştirebilir Bu diyagram bir adadaki hayali bir fare populasyonunda bir neslin gen havuzundan (başlangıç alel frekansı) sonraki neslin gen havuzuna (son alel frekansı) olan döngüyü göstermektedir. Şekildeki sütun grafikler herhangi bir zamanda, populasyonda bulunan her bir genotip için birey sayısını göstermektedir. A_2 aleli için fikse durumdaki anakara populasyonundan adaya birey göçü, ada populasyonundaki A_2 alel frekansını arttırır.

Şekil 6.5). A_1 alelinin fikse olduğu bir populasyondaki gametler zigot oluşturmak için rastgele eşleştiklerinde oluşacak zigotların genotip frekansları A_1A_1'in frekansı 1, A_1A_2'nin frekansı 0 ve A_2A_2'nin frekansı 0 olur. Eğer populasyonumuzun sabit bir büyüklükte olduğunu kabul edersek, örneğin yetiştireceğimiz 800 zigot olduğunu kabul edersek hesaplamalarımız daha basit olacaktır.

Şimdi anakara populasyonunun A_2 aleli için fikse olduğunu ve ada populasyonundaki bireyler ergin hale gelmeden anakaradan 200 bireyin adaya göç ettiğini farz

KUTU 6.1 Evrimsel bir güç olarak göçün matematiksel hesabı.

A_1 alelinin ada populasyonundaki frekansı p_1 ve anakara populasyonundaki frekansı p_C olsun. Her nesilde bir grup bireyin anakaradan adaya göç ettiğini ve göç eden bireylerin de ada populasyonunun m kadarlık bir kısmını oluşturduklarını düşünün. Şimdi göçün sonucunda adadaki A_1 aleli frekansının nasıl değişeceğini ve bu göç sürdüğü halde A_1 aleli frekansının değişmeyeceği bir denge durumunun olup olmadığını bilmek istiyoruz.

İlk olarak A_1 alelinin bir sonraki nesilde ada populasyonundaki frekansı olan p_1' için bir ifade yazarız. Bir sonraki nesilde bireylerin $(1 - m)$ kadar kısmı göç olmadan önce zaten adadaydı. Bu bireyler arasındaki A_1 aleli frekansı p_1'dır. Bir sonraki neslin m sayıda bireyi anakaradan geldi. Bu bireyler arasındaki A_1 alel frekansı ise p_C'dir. Buna göre A_1 alelinin ada populasyonundaki yeni frekansı, göç olmadan önce adada bulunan bireyler arasındaki alel frekansı ile adaya göç eden bireyler arasındaki alel frekanslarının toplamıdır:

$$p_1' = (1 - m)(p_1) + (m)(p_C)$$

Şimdi ada populasyonunda alel frekansında bir nesilden diğerine olan değişimi ifade eden Δp_1 için bir eşitlik yazabiliriz.

$$\Delta p_1 = p_1' - p_1$$

Daha önce p_1' için yazdığımız ifadeyi burada yerine koyar ve formülü sadeleştirirsek bize şunu verir.

$$\Delta p_1 = (1 - m)(p_1) + (m)(p_C) - p_1 = m(p_C - p_1)$$

Son olarak, ada populasyonunda A_1 aleli için denge durumu frekansını belirleyebiliriz. Denge koşulu p_1'de hiçbir değişmenin olmamasıdır. Yani,

$$\Delta p_1 = 0$$

Eğer Δp_1 için yazdığımız ifadeyi sıfıra eşitlersek şunu elde ederiz:

$$m(p_C - p_1) = 0$$

Bu ifade, hiç göç yok ise ($m = 0$) veya A_1 alelinin adadaki frekansı ile anakaradaki frekansı eşit ise ($p_1 = p_C$), A_1 alelinin adadaki frekansının değişmeden kalacağını göstermektedir. Diğer bir ifadeyle, eğer herhangi bir karşıt güç yok ise, göç sonunda ada ve anakara populasyonlarındaki frekansları eşitleyecektir.

edin. Göçten sonra, ada populasyonunun %80'i ada ve %20 de anakara bireylerinden oluşmaktadır. Buna göre ada populasyonundaki yeni genotip frekansları A_1A_1 için 0.8, A_1A_2 için 0 ve A_2A_2 için 0.2'dir. Ada populasyonundaki bireyler üretiklerinde, gen havuzunda alel frekansları A_1 için 0.8 ve A_2 için 0,2 olacaktır.

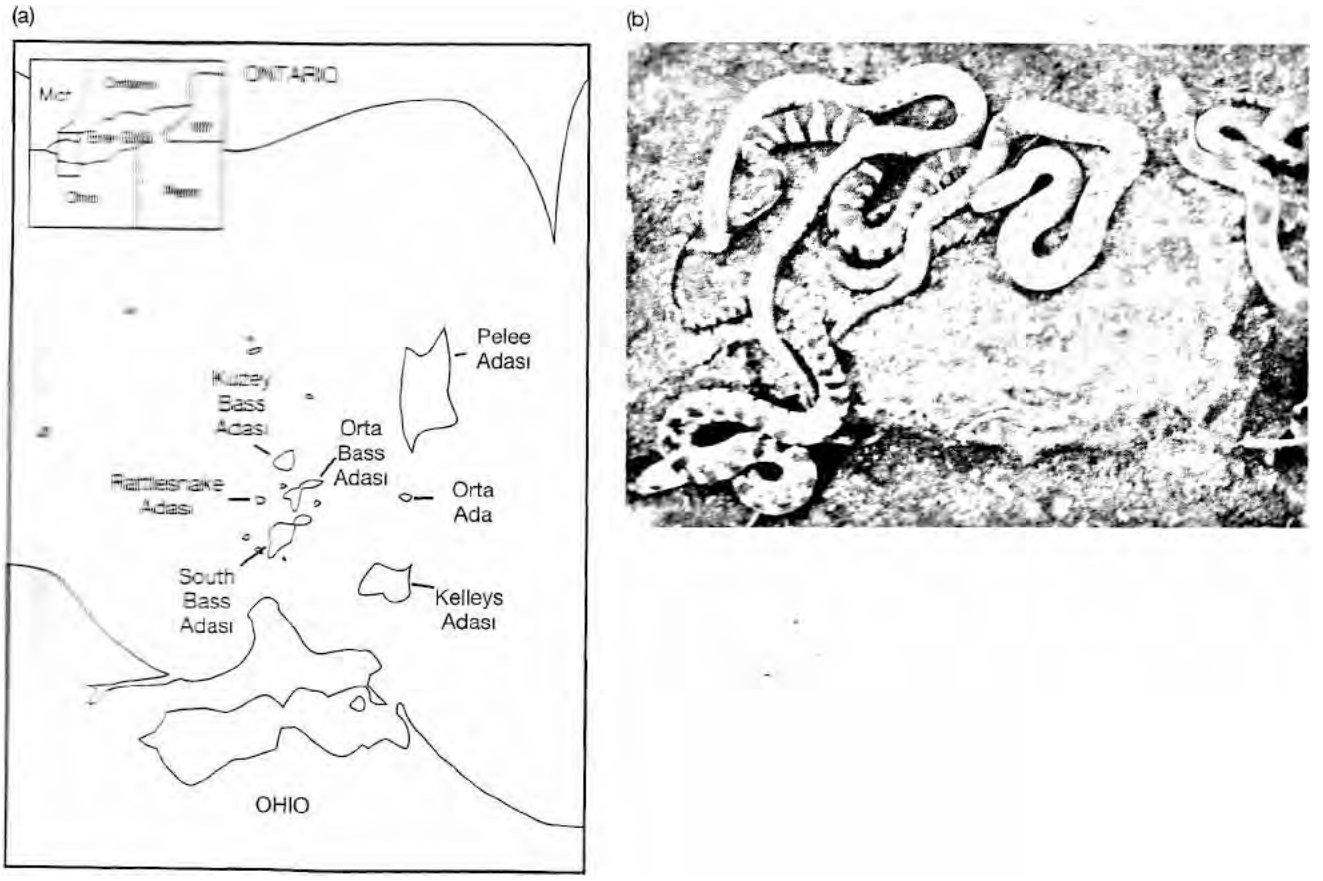
Göç etkili bir evrimsel güçtür. Pratikte, göç populasyonların farklılaşmasını engellemede çok önemlidir.

Göç, Hardy-Weinberg sonuç 1'i bozacak şekilde ada populasyonunda alel frekanslarının değişmesine neden olmuştur. Göçten önce A_1 alelinin adadaki frekansı 1,0 iken, göçten sonra A_1 frekansı 0.8'dir. Yani, göçün sonucu olarak ada populasyonu evrimleşmiştir. Bir alel frekansı değişim mekanizması olarak göçün cebirsel analizi için Ek 6.1'e bakınız.

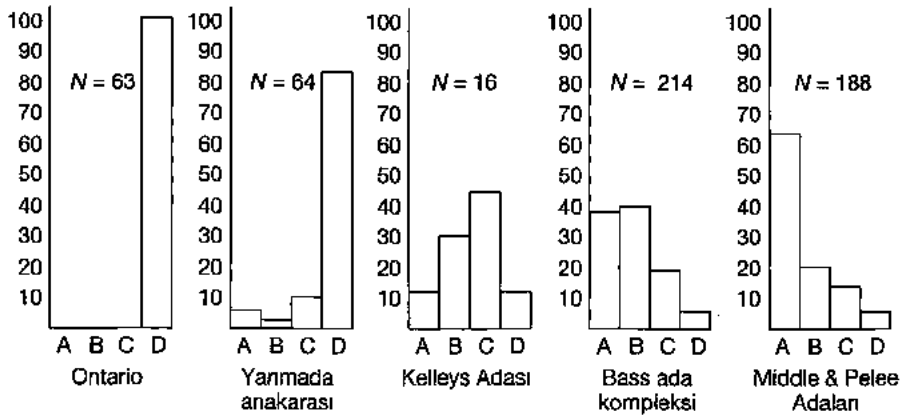
Aynı zamanda göç, ada populasyonunda Hardy-Weinberg sonuç 2 ile uyuşmayan genotip frekansları üretmiştir. Hardy-Weinberg denge prensibine göre, 0,8 ve 0,2 alel frekanslarına sahip bir populasyonda genotip frekansları 0,64, 0,32 ve 0,04 olmalıdır. Beklenen bu değerler ile karşılaştırıldığında görülmektedir ki, göç sonrası ada populasyonu bir homozigot fazlalığına ve bir heterozigot azlığına sahiptir. Elbette bir sonraki kuşak rastgele çiftleşme ada populasyonunu genotip frekansları bakımından tekrar Hardy-Weinberg dengesine döndürecektir.

Evrimsel Mekanizma Olarak Göç Üzerine Deneysel Çalışma

Erie Gölü su yılanları (Şekil 6.6), bir anakara populasyonundan ada populasyonuna olan göç ile ilgili ne bir deneysel örnek teşkil eder. Bu yılanlar (*Nerodia sipedon*) Erie gölünü çevreleyen anakarada ve göl içindeki adalarda yaşarlar. Görünüş olarak birey-



Şekil 6.6 Su yılanları ve yaşadıkları alanlar (a)'daki harita, Richard King ve meslektaşlarının su yılanlarında evrimsel bir güç olan göçü çalıştıkları yer olan Erie Gölü adaları ve çevresindeki anakarayı göstermektedir. King ve Lawson (1995)'den alınmıştır. Copyright © 1995. Evolution. İzinle basılmıştır. (b)'deki fotoğraf Erie Gölü su yılanının (*Nerodia sipedon*) bantlı, bantsız ve ara formda bireylerini göstermektedir (Richard B. King).



Şekil 6.7 Populasyon içi ve populasyonlar arasındaki renk deseninindeki varyasyon Bu histogramlar değişik populasyonlarda farklı renklenme şekillerinin frekansını göstermektedir. A kategorisindeki yılanlar bantsız, B ve C kategorisindeki yılanlar orta derecede bantlı ve D kategorisine giren yılanlar ise belirgin şekilde bantlıdır. Anakaradaki yılanlar bantlı vücut yapısına sahip olma eğilimi gösterirken, adalardaki yılanlar bantsız veya orta derecede bantlı olma eğilimindedir. Camin ve Ehrlich (1958)'den alınmıştır. Copyright © 1958. Evolution. İzinle basılmıştır.

ler, belirgin bantlıdan bantsıza kadar değişen bir desenlenme gösterirler. Kaba bir tahminle, renk deseni iki alele sahip bir lokus tarafından belirlenir ve bantlı deseni belirleyen alel bantsız deseni belirleyen alele dominanttır (King 1993a).

Anakarada yaşayan yılanların hemen hemen tümü bantlı iken, adalarda çok sayıda bantsız yılan vardır (Şekil 6.7). Anakara ile ada populasyonları arasındaki bu farklılık avcılarca yaratılan doğal seçilim sonucu olarak ortaya çıkıyor gibi görünmektedir. Adada, yılanlar su kenarındaki kireçtaşı kayalıklarında güneşlenirler. Daha önce Camin ve Ehrlich (1958) tarafından yapılan çalışmalara devam eden Richard B. King (1993b), çok genç bantsız yılanların bantlılara göre adadaki kayalıklar üzerinde daha iyi kamufle olduklarını göstermiştir. Genç ve küçük yılanlar avcılara karşı daha savunmasız ve hassastırlar. King (1993b) adadaki bantsız yılanların bantlı yılanlara göre daha yüksek yaşama oranına sahip olduklarını göstermek için yakala-işaretle ve bırak tekniğini kullandı.

Bireylerin anakaradan adalara olan göçü Erie Gölü su yılanlarının ada populasyonlarının anakara populasyonlarından farklılaşmasını engelliyor görünmektedir.

Eğer seçilim bantsız yılanları koruyor ise, bu durumda tüm ada yılan populasyonunun tamamen bantsız yılanlardan oluşmasını beklerdik. Peki neden böyle değildir? Cevap, en azından kısmen, her nesilde bazı bantlı yılanların anakaradan adalara göç ettikleridir. Göçmenler kendileri ile birlikte bantlı renklenme alellerini adalara taşımaktadır. Anakaradan gelen yılanlar adadakilerle çiftleştiklerinde, bantlılık alel kopyalarını ada gen havuzuna katarlar. Bu örnekte göç, ada populasyonunda bantsızlık alelinin fikse olmasını engelleyecek şekilde, doğal seçilime zıt evrimsel güç olarak işlemektedir. (Erie gölü su yılanları üzerinde seçilim ile göçün zıt etkileşimlerini ele alan cebirsel formüller için Kutu 6.2'ye bakınız).

Populasyonları Edici Evrimsel Güç Olarak Göç

Su yılanlarının anakaradan adalara olan göçü ada populasyonlarını, normalde olacağının aksine, kara populasyonlarına daha benzer olmasını sağlar. Bu durum göçün genel etkisidir: Göç, populasyonlar arasında alel frekanslarını homojen hale getirme eğilimindedir. Su yılanlarında, bu homojenizasyon seçilim tarafından engellenir.

Eğer zıt seçilim olmaz ise, bu homojenizasyon ne kadar sürer? Kutu 6.1'de geliştirilen cebirsel model, bir anakaradan bir adaya doğru olan gen akışının, sonunda adadaki alel frekansını anakaradaki alel frekansı ile tam olarak aynı seviyeye getire-

KUTU 6.2 Erie gölü su yılanlarında seçilim ve göç

Ana metinde açıklandığı gibi, Erie gölündeki su yılanlarının renklenme desenlerinin genetiği kabaca tek bir lokus tarafından belirlenebilmektedir (King 1993a). Avcılarca yaratılan seçilim baskısı bantsız yılanlar lehine işler. Eğer bantsız yılanların uyum gücü 1 olarak kabul edilirse, bu durumda bantlı yılanların nispi uyum gücü 0,78 ile 0,90 arasındadır (King ve Lawson 1995). Bu durumda, seçilim neden bantlı yılanları adalarda elemine etmemiştir? Burada biz, her nesilde ada populasyonlarına bantlanmayı sağlayan yeni alelleri aktaran göçün meydana getireceği etkiyi hesaplayacağız.

Yılanların adalar arasındaki hareket oranı, anakaradan adaya olan hareket oranından daha fazla göründüğünden, King ve Lawson (1995) adalardaki tüm yılanları tek bir populasyon olarak kabul etmişlerdir. King ve Lawson genetik teknikler kullanarak bir nesilde 12,8 yılanın anakaradan adalara göç ettiğini tahmin ettiler. Araştırmacılar toplam ada populasyonu yılan sayısının 523 ile 4064 arasında değiştiğini, en iyi tahminle bu değerin 1262 olduğunu hesapladılar. Bu demektir ki, her nesilde ada populasyonunun 0,003 ile 0,024'lük, en iyi bir tahminle 0,01'lik, kısmı göç eden bireylerden oluşmaktadır.

King ve Lawson'un seçilim ve göç tahminlerini kullanarak, ada populasyonu için seçilim ve göçün tam olarak birbirlerini dengelediği denge durumu alel frekanslarını hesaplayabiliriz. A_1 bantlı deseni oluşturan dominant aleli ve A_2 bantsızlığı oluşturan resesif aleli ifade etsin. p A_1'in frekansı ve q A_2'nin frekansını temsil etsin. Kutu 5.3'de verilen bilgileri kullanarak, rastgele çiftleşme ile bireylerin oluştuğunu varsayabiliriz ve sonra seçilime tabi tutabiliriz. Seçilim sonrası (ancak göçten önce), A_2 alelinin yeni frekansı şöyle olacaktır:

$$q^* = \frac{pqw_{12} + q^2w_{22}}{\bar{w}}$$

buradaki w_{12}, A_1A_2 heterozigotlarının uyum gücü; w_{22}, A_2A_2 homozigotların uyum gücü ve $\bar{w}$ de $(p^2w_{11} + 2pqw_{12} + q^2w_{22})$ ile verilen populasyondaki tüm bireylerin ortalama uyum gücüdür.

İlk hesaplama için $w_{11} = w_{12} = 0,84$ ve $w_{22} = 1$ değerlerini kullanacağız. Bantlı yılanlar için verilen 0,84'lük nispi uyum gücü, King ve Lawson (1995)'un gerçek değeri içine aldığını tahmin ettikleri dağılım aralığının orta noktasıdır. Bu bize şunu verir:

$$q^* = \frac{pq(0,84) + q^2}{[p^2(0,84) + 2pq(0,84) + q^2]}$$

p'nin yerine $(1 - q)$'nün konulması ise şunu verir:

$$q^* = \frac{(1 - q)q(0,84) + q^2}{[(1 - q)^2(0,84) + 2(1 - q)q(0,84) + q^2]}$$

$$= \frac{0,84q + 0,16q^2}{0,84 + 0,16q^2}$$

Şimdi de göçün gerçekleşmesi sonrasındaki duruma bakalım. İlk hesaplamada, adadaki populasyonun 0,01'lik kısmını göç eden bireyler temsil etsin (Bu değer King ve Lawson'un en iyi tahmin değeridir). Adaya yeni gelen bireylerin hiçbiri A_2 aleli taşımaz, buna göre A_2 alelinin yeni frekansı şöyledir:

$$q' = (0,99)\frac{0,84q + 0,16q^2}{0,84 + 0,16q^2}$$

Bir nesilden diğerine q'da meydana gelen değişme şu şekilde olacaktır:

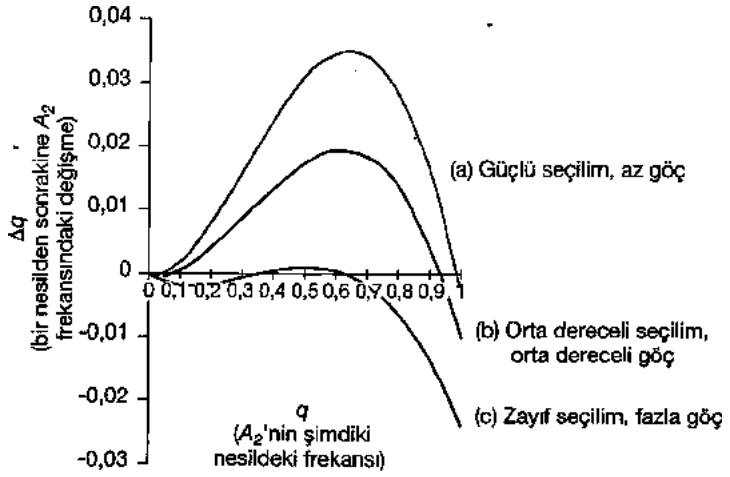
$$\Delta q = q9 - q = (0,99)\frac{0,84q + 0,16q^2}{0,84 + 0,16q^2} - q$$

q'nun bir fonksiyonu olarak Δq'nun grafiksel gösterimi Şekil 5.8'de verilmektedir. İlk olarak (b)'deki yeşil eğriye bakın. Bu eğri az önce hesapladığımız fonksiyonu vermektedir. Bu eğri, eğer şimdiki nesilde q'un değeri 0,05'den fazla ve 0,94'den az ise, bir sonraki nesilde q değerinin daha büyük (Δq pozitif) olacağını göstermektedir. Eğer şimdiki nesilde q'un değeri 0,05'den az veya 0,94'den fazla ise, bir sonraki nesilde q değeri daha küçük (Δq negatif) olacaktır. Eğrinin yatay ekseni kestiği, $\Delta q = 0$ olduğu, noktalar denge durumu noktalarıdır. Üst denge noktaları kararlıdır: eğer q 0,94'den az ise bir sonraki nesilde artacaktır; eğer q, 0,94'den fazla ise bir sonraki nesilde q düşecektir. Dolayısıyla, King ve Lawson'un seçilim ve gen akışı tahminleri göz önüne alınırsa, ada populasyonlarındaki bantsızlık alelinin denge durumu frekansının ortalama 0,94 olacağı tahmin edilecektir.

Eğri (a) en yüksek tahmini göstermektedir: Bu tahminde A_1A_1 için 0,78, A_1A_2 için 0,78 ve A_2A_2 için 1 uyum değerleri ve 0,003'lük göç oranını (yani her bir nesil populasyonunun %0,3'lük kısmı göçmendir) kullanılmaktadır. Bu eğri q = 0,99'da bir denge durumu göstermektedir. Eğri (c) düşük tahmini göstermektedir: Bu tahminde A_1A_1 için 0,90, A_1A_2 için yine 0,90 ve A_2A_2 için 1 uyum değerleri ve 0,24'lük bir göç oranı değeri (yani her bir nesil populasyonunun %2,4'lük kısmı göçmendir) kullanılmaktadır. Bu eğri q = 0,64'da bir denge durumu olduğunu göstermektedir.

KUTU 6.2 Devamı

King ve Lawson'un A_2'nin gerçek frekansı ile ilgili yaptıkları en iyi tahmin 0,73 olarak verilmiştir. Bu değer bizim düşük tahmin değerlerimize yakındır. Hesaplamamız nispeten basit bir hesaplamadır. Çünkü, hem suyılanı hem de avcıların populasyon büyüklüklerinde ve bantsızlara göre bantlı yılanların frekanslarında son zamanlarda meydana gelen değişmeler hesaba katılmamıştır. Bu örnek ile ilgili detaylı bilgi için King ve Lawson (1995)'e bakınız.



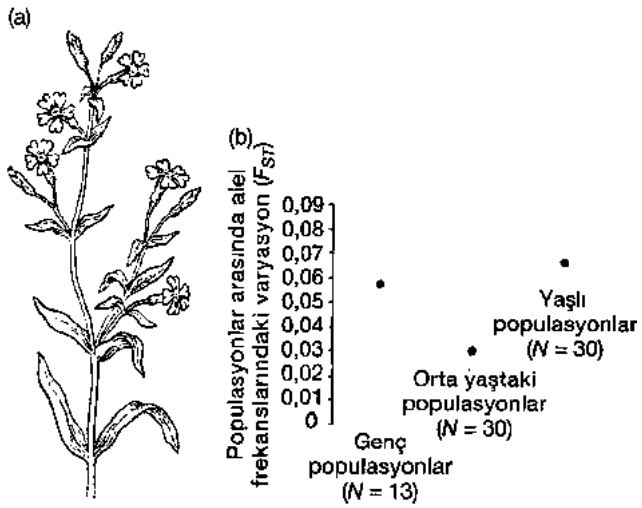
Şekil 6.8 Ada suyılanları alel frekansları üzerinde seçilim ve göçün kombine etkisi Grafikteki eğriler farklı seçilim ve göç kombinasyonlarında, q'nün bir fonksiyonu olarak Δq'yü göstermektedir. Detaylı bilgi için metne bakınız.

ne kadar devam edeceğini gösterir. Başka bir ifade ile, zıt olarak işleyen diğer herhangi bir evrimsel güç tarafından engellenmediği sürece, göç sonuçta tüm populasyonlarda alel frekanslarını tamamen homojenize eder.

Barbara Giles ve Jérôme Goudet (1997) kırmızı keseli karanfil, *Silene dioica*, populasyonları üzerinde gen akışının homojenize etkisini belgelemişlerdir. Kırmızı keseli karanfil böceklerle tozlaşan tek yıllık bir yabani çiçektir (Şekil 6.9a). Giles ve Goudet'in çalıştıkları populasyonlar İsveç'in Skeppsvik takımadalarında yaşarlar. Bu adalar son buzul döneminde buzullar tarafından meydana getirilen materyallerden oluşmuş tepecikler şeklindedir ve bunlar buzlar eridiğinde su altında kalmışlardır. Adaların bulunduğu bölge her yıl 0,9 santimetre kadar yükselmektedir. Bu jeolojik yükselmesinin sonucunda, devamlı olarak su yüzüne yeni adalar çıkmaktadır. Bu nedenle Skeppsvik takım adaları farklı yaşlarda düzinelerce adadan oluşur.

Kırmızı keseli karanfil tohumları rüzgar ve su ile taşınır ve bu bitki yeni adaları ilk kolonize edenler arasındadır. Kırmızı keseli karanfil populasyonları binlerce bireylik bir büyüklüğe ulaşırlar. Hem tohum dağılımı hem de böcekler tarafından polenlerin taşınması sonucu olarak adalar arasında gen akışı vardır. Birkaç yüzyıl sonra, karanfil populasyonları diğer bitki türleri ve tozlaştırıcı ile taşınan hastalıkların saldırısına uğramıştır. Yeni fidelerin oluşumu durur ve bireyler öldükçe populasyonlar küçülür.

Giles ve Goudet, şans taşınmış sadece birkaç tohum tarafından oluşturulan genç populasyonların, bir dizi değişik lokustaki alel frekansları yönünden farklılık göstereceklerini tahmin etmişlerdir. (Bunun neden böyle olduğunu Seksiyon 6.2'de detaylı olarak ele alacağız). Göçün bir sonucu olarak —yani tohum dağılışı ve polen taşınımı yoluyla populasyonlar arası gen akışının bir sonucu— orta yaşta populasyon-



Şekil 6.9 Kırmızı keseli karanfil, *Silene dioica*, alel frekanslarındaki populasyonlar arası varyasyonlar (a) Kırmızı keseli karanfil tek yıllık bir yabani çiçektir. (b) Populasyonlar arası alel frekanslarındaki varyasyonlar ile ilgili Giles ve Goudet (1997) tarafından yapılan hesaplamalar. Kırmızı noktalar F_{ST} değerlerini temsil etmektedir (ana metne bakınız); dikey gri çizgiler standart hataları temsil etmektedir (büyük standart hata değerleri, F_{ST} tahminindeki zayıflığa işaret eder). Orta yaştaki populasyonlar arasında, genç populasyonlardakine göre, alel frekanslarındaki varyasyonlar daha düşüktür (P = 0,05). Oysa yaşlı populasyonlar arasında alel frekanslarındaki varyasyon, orta yaştaki populasyonlar arasındakine göre, daha fazladır (p = 0,04). Giles ve Goudet (1997)'den alınmıştır.

lar alel frekansları bakımından daha homojen olmalıdır. Son olarak, esas olarak tesadüfen hayatta kalmış az sayıda birey tarafından yapılandırılmış en eski populasyonlar ise alel frekansları yönünden çok değişken hale gelmiş olmalıdır.

Araştırmacılar farklı yaşlarda 52 adada yaşayan çok sayıda kırmızı keseli karanfil bitkisi yapraklarını toplayarak tahminlerini sınadılar. Giles ve Goudet yaprak proteinlerini analiz ederek altı enzim lokusu için her bir bireyin genotiplerini saptadılar. Araştırmacılar çalıştıkları populasyonları yaşlarına göre genç, orta yaş ve yaşlı olmak üzere üç gruba ayırdılar. Bu grupların her biri için F_{ST} adı verilen bir istatistik test hesapladılar. F_{ST}'nin alacağı bir değer bir grup populasyona işaret eder ve grubu oluşturan populasyonlar arasındaki alel frekansı varyasyonunu gösterir. F_{ST}'nin alacağı değer 0 ile 1 arasında herhangi bir değer olabilir. Bu değerin büyük olması populasyonlar arasındaki alel frekansı varyasyonun fazla olduğunu gösterir.

Sonuçlar Giles ve Goudet'in tahminlerini doğrulamaktadır (Şekil 6.9b). Orta yaştaki populasyonlar arası alel frekansı varyasyonu genç ve yaşlı populasyonlar arasındakinden daha azdır. Orta yaştaki populasyonlar arasındaki bu düşük çeşitlilik muhtemelen gen akışının homojenize edici etkisini yansıtmaktadır. Genç ve yaşlı populasyonlardaki yüksek çeşitlilik, muhtemelen bundan sonraki kısmın konusunu oluşturan genetik sürüklenmeyi yansıtmaktadır.

Özetle, göç bir populasyondan diğer bir populasyona alel hareketidir. Tek bir populasyonda, göç bir nesilden diğerine alel frekanslarında değişmeye neden olabilir. Göç, geniş olan kaynak populasyonlardan göçmen alan küçük populasyonlar için güçlü bir evrimsel mekanizma olabilir. Gen akışı, populasyon grupları arasında alel frekanslarını homojenize etme eğilimindedir. Bu nedenle, göç populasyonların evrimsel olarak farklılaşmasını engelleme eğilimindedir.

6.2 Genetik Sürüklenme

Hatırlayacağınız gibi Bölüm 2'de doğal seçilim yoluyla evrimin rastgele bir olay olduğu yönündeki yanlış kavramları kanıtlarla çürütmüştük. Elbette Darwin'in evrim mekanizması, mutasyonlar ile rastgele varyasyonların oluşturulmasına dayanır. Mutasyon bir proteindeki bir amino asiti başka bir amino asite değiştirdiğinde, bu değişimin o proteinin işlevini arttırıp arttırmamasına bakılmaksızın meydana geldiği anlamında, mutasyon ile oluşturulan varyasyonun rastgele olduğu doğrudur. Fakat,

doğal seçilimin kendisi rastgele olmayan bir şeydir. Mutasyonlar arasından adaptasyona yol açanların seçilmesi doğal seçilimin rastgele olmadığının kanıtıdır.

Şimdi şansın evrimdeki rolü ile ilgili konuyu tekrar ele almak durumundayız. Tartışmaya açık olsa da, populasyon genetiğinden edinilen en önemli bilgi doğal seçilimin tek evrimsel mekanizma olmadığıdır. Seçilimsel olmayan evrimsel mekanizmalardan birisi tamamen rastgeledir. Bu mekanizma **genetik sürüklenme (genetik drift)** olarak adlandırılır. Genetik sürüklenme adaptasyona yol açmaz, fakat alel frekanslarında değişmeye neden olur. Hardy-Weinberg modelinde, genetik sürüklenme populasyonun sonsuz büyükte olması koşulunun bozulmasının sonucu ortaya çıkar.

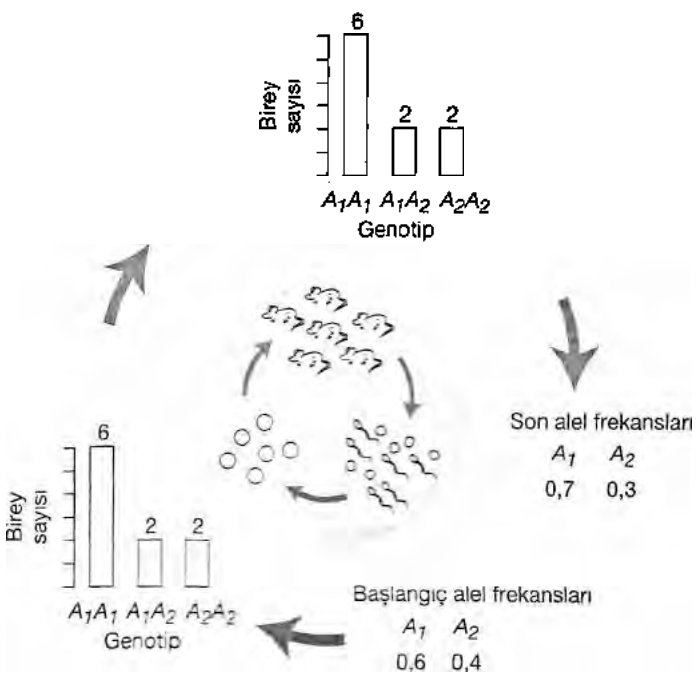
Bir Genetik Sürüklenme Modeli

Genetik sürüklenmenin nasıl çalıştığını görmek için, daha önce üzerinde çalıştığımıza benzer fakat sınırlı büyüklüğe (aslında küçük) sahip ideal bir populasyon düşünün. Her zamanki gibi, yine A_1 ve A_2 gibi iki alele sahip tek bir lokusa yoğunlaşacağız. Şu andaki neslin gen havuzunda A_1 alelinin frekansı 0,6 ve A_2 alelinin frekansı da 0,4 olduğunu varsayın (Şekil 6.10). Bu gen havuzundaki gametlerin tam olarak on tane zigot oluşturmak için rastgele birleşmesine izin verelim. Bu on zigot bir sonraki neslin tüm populasyonunu oluşturacaktır.

Gen havuzumuzda on zigotun meydana getirilmesini fiziksel bir modelle canlandırabiliriz. İçinde 100 fasulye bulunan bir torba bizim gen havuzunu temsil etsin. Bu fasulyelerden 60 tanesi siyah olup A_1 alelini temsil ederken, 40 tanesi beyaz olup A_2 alelini temsil etsin. Torbayı karıştırıp, gözlerimiz kapalı olarak fasulyeleri torbadan çekerek zigot oluşturalım. Önce yumurtayı temsilen bir fasulye çekip, onun genotipini kaydettikten sonra torbaya geri koyalım. Sonra da spermi temsilen torbadan ikinci bir fasulye çekip, bunun da genotipini kaydedip torbaya geri koyalım. Torbadan da fasulyeleri çekiyor ve yazmaya devam ediyoruz. On zigotun genotipi şöyle olsun:

A_2A_1 A_1A_1 A_1A_1 A_1A_1 A_2A_2

A_1A_1 A_2A_2 A_1A_2 A_1A_1 A_1A_1



Şekil 6.10 Şansa bağlı olaylar alel ve genotip frekanslarını değiştirebilir Bu diyagram bir neslin gen havuzundan (başlangıç alel frekansları) sonraki neslin gen havuzuna (son alel frekansları) on fareden oluşan hayali bir populasyonu göstermektedir. Çubuk grafikler herhangi bir zamanda, populasyonda her bir genotip için birey sayısını göstermektedir. Zigot oluşturmak için başlangıç gen havuzundan gamet çekilmesindeki örnekleme hatası şeklinde olan genetik sürüklenme A_1 aleli frekansını arttırır. Başka birçok durumun da olası olduğuna dikkat edin.

Genotipleri saydığımızda, A_1A_1'nin frekansı 0,6, A_1A_2'nin frekansı 0,2 ve A_2A_2'nin frekansının da 0,2 olduğunu görüyoruz (Şekil 6.10). Bu zigotlar üreme çağına kadar büyüdüklerinde, alelleri saydığımızda yeni gen havuzundaki A_1 aleli frekansının 0,7 ve A_2 aleli frekansının da 0,3 olduğunu görmekteyiz (Şekil 6.10).

Sınırlı büyüklükteki populasyonlarda şans olayları —gen havuzundan gametleri çekme şeklinde ortaya çıkan örnekleme hatası biçimindeki— evrime neden olabilir.

Model populasyonumuzdaki bir yaşam döngüsünü tamamlamış bulunuyoruz. Fazla bir şey oluşmamış gibi görünüyor, fakat Hardy-Weinberg denge prensibinin iki sonucunun da bozulduğuna dikkat edin. Alel frekansları bir nesilden diğerine değişmiştir ve artık alel frekanslarını çarparak genotip frekanslarını hesaplayamayız. Populasyonumuzun Hardy-Weinberg prensibine uymayışının nedeni sadece populasyonun küçük olmasıdır.

Küçük populasyonlarda, şansa bağlı olaylar teorik beklentilerden farklı sonuçların ortaya çıkmasına neden olur. Canlandırdığımız populasyonda şansa bağlı olaylar, zigotları oluşturmak için fasulyelerin torbadan rastgele çekilmeleri idi. Biz torbadan siyah ve beyaz fasulyeleri çekerken beklenen oranları olan 0,6 ve 0,4 oranlarında değil, bunun yerine siyah fasulyeleri beyaz fasulyelere göre daha fazla oranda çekmiş bulunuyoruz. Teorik beklentiler ile gerçek sonuçlar arasında bu şekilde oraya çıkan rastgele zıtlıklara **örnekleme hatası** denir. Bir gen havuzundan zigot oluşturmada oraya çıkan örnekleme hatası **genetik sürüklenme**'dir. Genetik sürüklenme, rastgele olayların eklemeli etkilerinden başka bir şey olmadığından, adaptasyon üretmez. Fakat, daha önce gördüğümüz gibi, alel frekanslarını değiştirmeye neden olur. Yani kör şansın kendisi evrimsel bir mekanizmadır.

Bazen genetik sürüklenme ile doğal seçilim arasındaki farklılığı görmek zordur. Küçük model populasyonumuzda, A_1 aleli kopyaları bir sonraki nesile geçmede A_2 alel kopyalarına göre daha başarılıdırlar. Farklı üreme başarısı bir seçilim değil midir? Buradaki durumda değildir. Eğer seçilim olsa idi, bu durumda model populasyonumuzda alellerin farklı üreme başarısı, kendilerini taşıyan bireylerde oluşturdukları fenotip anlamında tanımlanabilir olacaktı. Sözgelimi bir veya iki A_1 kopyası bulunduran bireylerin hayatta kalma, besin bulma veya eşlerini cezbetme yönünden daha başarılı olmaları beklenirdi. Oysa, gerçekte A_1 alel kopyalarını taşıyan bireylerde bunların hiçbiri ortaya çıkmamıştır. Bunlar sadece şanslıydılar; bu bireylerin alelleri gen havuzundan daha yüksek sıklıkta çekilip alındılar. Seçilim herhangi bir nedenden kaynaklanan farklı üreme başarısıdır. Genetik sürüklenme ise herhangi bir nedene bağlı olmadan ortaya çıkan farklı üreme başarısıdır.

Seçilim bir nedene bağlı olarak ortaya çıkan farklı üreme başarısıdır; genetik sürüklenme ise herhangi bir nedene bağlı olmadan ortaya çıkan farklı üreme başarısıdır.

Genetik sürüklenmenin seçilimden farklı olduğunu görmenin diğer bir yolu, on zigot arasında bizim hesapladığımız genotip ve alel frekanslarının rahatlıkla normalde olabilecek değerlerden farklı alabileceğini görmektir. Bunu ispatlamak için, torbadan fasulye alarak zigot oluşturma işlemimizi tekrarlayabiliriz. Bu sefer genotipler şu şekilde olsun;

A_1A_1 A_1A_1 A_1A_1 A_2A_1 A_1A_2

A_2A_2 A_1A_2 A_1A_1 A_2A_1 A_2A_2

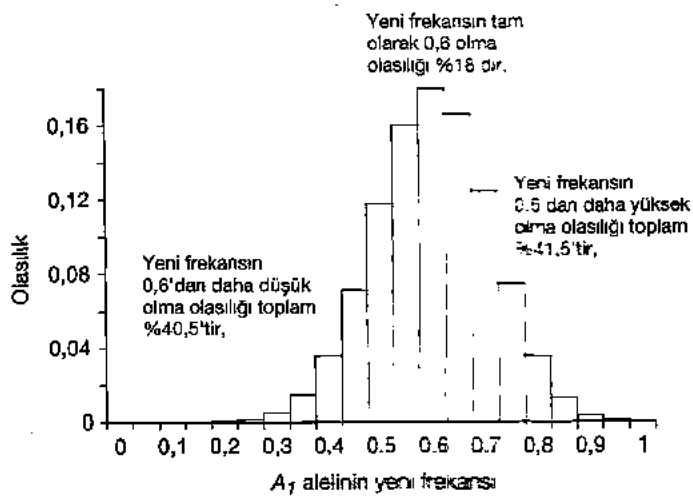
Bu zigot setinde genotip frekansları şöyle olacaktır: A_1A_1 için 0,4, A_1A_2 için 0,4 ve A_2A_2 için 0,2. Alel frekansları ise A_1 için 0,6 ve A_2 için 0,4'tür.

İşlemin üçüncü kez tekrarlanması şu zigotları vermiş olsun:

A_1A_1 A_1A_1 A_1A_1 A_1A_2 A_1A_1

A_1A_2 A_2A_1 A_2A_2 A_2A_2 A_2A_2

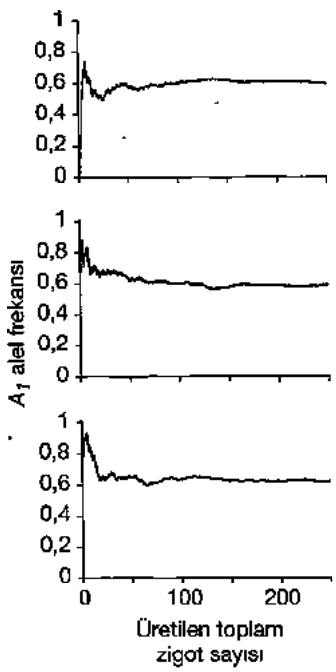
Bu durumda genotip frekansları şöyledir: A_1A_1 için 0,4, A_1A_2 için 0,3 ve A_2A_2 için 0,3. Alel frekansları ise A_1 için 0,55 ve A_2 için 0,4'tür.



Şekil 6.11 On farelik model populasyonumuzda ortaya çıkacak olası sonuçların dağılışı Grafik, A_1 aleli frekansının 0,6 ve A_2 aleli frekansının 0,4 olduğu bir gen havuzundan alelleri çekilişle alıp 10 zigot meydana getirdiğimiz zaman ortaya çıkacak olası sonuçları ve her sonucun olasılığını göstermektedir. En fazla olası tek sonuç alel frekanslarının değişmeden kalacağıdır. Fakat bunun meydana gelme olasılığı sadece %18'dir.

Aşağıda bizim model populasyonumuzdan edinilen sonuçların bir özeti verilmektedir:

	A_1 alel frekansı
Gen havuzunda	0.6
İlk 10 zigotluk sette	0.7
İkinci 10 zigotluk sette	0.6
Üçüncü 10 zigotluk sette	0.55



Şekil 6.12 Bir gen havuzundan allellerin çekilerek canlandırıldığı bir model (üç kere tekrarlanmıştır) Her bir tekrarda aynı değerler civarında olacak şekilde, başlangıçta A_1 alelinin yeni frekansı önemli derecede dalgalanma göstermektedir. Oluşan zigot sayısı arttıkça A_1 alelinin yeni frekansı beklenen değer olan 0,6'ya daha da yaklaşmaktadır.

Burada verilen üç zigot seti bize göstermektedir ki, eğer A_1 alel frekansının 0,6 olduğu bir gen havuzu ile işe başlar ve sadece 10 zigottan oluşan bir populasyon oluşturursak A_1 alel frekansı artabilir, aynı kalabilir veya azalabilir. Aslında, her ne kadar bu ekstrem uçları verecek sonuçlar olası değilse de, gen havuzumuzdan çekilen on zigotluk bir sette A_1 aleli frekansı 0 ile 1 arasında bir değerde olabilir. Şekil 6.11'de verilen grafik, her bir olası sonucun teorik olasılığını göstermektedir. Genel olarak, A_1 alelinin frekansının 0,6'da aynen kalması şansı %18. daha düşük değere düşme şansı yaklaşık %40,5 ve daha yüksek değere çıkma şansı ise %41,5 kadardır. Okuyucular söylediklerimizle yetinmemeli ve kendileri bir torba içine fasulye tanelerini koyup bu örnekleme işlemini tekrarlayarak zigot setleri meydana getirmelidirler. Tekrar vurgulamak gerekirse, genetik sürüklenme sadece şans eseri meydana gelen evrimdir.

Genetik Sürüklenme ve Populasyon Büyüklüğü

Genetik sürüklenme temel olarak sınırlı büyüklükteki populasyonun bir sonucudur. Eğer ondan daha fazla zigot oluşturmak için torbadan fasulye taneleri çekersek, zigotlar arasındaki alel frekansları Hardy-Weinberg denge prensibine göre beklenen değerlere daha yakın olacaktır. Fasulyeleri torbadan çekme işleminin sıkıcı gelmesi dolayısıyla, 10 değil de 250 zigot oluşturmak için gamet çekme işleminde bir bilgisayar kullandık (Şekil 6.12a). Bilgisayar her gameti çektikçe, oluşan zigotlar arasında değişen bir A_1 alel frekansı raporu verdi. Başlangıçta değişen alel frekansları düzensiz bir şekilde dalgalanma gösterdi. Örneğin, oluşan ilk zigot A_2A_2 genotipine sahipti ve A_1 aleli frekansı 0 ile başladı. Sonraki birçok zigot çoğunlukla A_1A_1 ve A_1A_2 olduğundan değişen A_1 aleli frekansının hızlı bir şekilde 0,75'e yükselmesine neden oldu. Oluşturulan zigotların sayısı arttıkça, yeni nesildeki A_1 aleli frekansı sıçrama-

lar şeklinde bir azalma göstermiş ve sonuçta aşamalı bir şekilde beklenen değer olan 0,60'a yaklaşmıştır. Şekil 6.12b ve (c)'deki grafiklerde gösterildiği gibi, büyük bir zigot sayısına giden yolda beklenen değerden sapma rastgele idi. Bu grafikler 250 zigot oluşturmak için ilave iki setin çekilişini göstermektedir. Her bir denemede yeni nesildeki alel frekansı başlangıçta şiddetli fakat, özgün bir şekilde dalgalanma göstermiştir. Ancak, ilk grafikteki gibi, yeni nesildeki alel frekansı her zaman sonunda teorik olarak beklenen değer olan 0,60'a yaklaşır.

Uyarlamamız, örnek sayısı arttıkça örnekleme hatasının küçüldüğünü göstermektedir. Eğer sınırsız büyüklükte bir zigot populasyonu oluşturmak için gametleri sonsuza kadar çekmeye devam edecek olursak A_1 alelinin zigotlar arasındaki frekansı tam olarak 0,6 olacaktır. Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda güçlü bir evrimsel mekanizmadır fakat, büyük populasyonlarda gücü azalır. Sonraki kısımlarda bu hususa tekrar döneceğiz.

Genetik sürüklenme en çok küçük populasyonlarda önemlidir.

Evrimsel Mekanizma Olarak Örnekleme Hatası Üzerinde Deneysel Çalışma: Kurucu Etkisi

Eğer doğada genetik sürüklenmeyi gözlemek istiyorsak bakılacak en iyi yer küçük populasyonlardır. Yeni bölgelere giden veya götürülen bir grup kurucu birey tarafından ilk kurulan populasyonlar genellikle küçüktür. Yeni populasyondaki alel frekanslarının, sadece şans eseri, kaynak populasyondakinden farklı olması olasıdır. İşte bu olay **kurucu etkisi (founder effect)** olarak adlandırılır.

Kurucu etkisi doğrudan örnekleme hatasının bir sonucudur. Örneğin, eğer bir anakara böcek populasyonunda, bir lokusta 25 farklı alel mevcut ise fakat, sadece bu böceklerden 10 tanesi su üzerindeki bir kütük ile sürüklenerek uzaktaki bir adaya ulaşırlarsa, bu durumda adaya ulaşan bu kurucu bireyler tarafından oluşturulan yeni ada populasyonunun anakara populasyonunda bulunan tüm alelleri bulundurma olasılığı sıfırdır. Eğer, şans eseri, kurucu bireylerden herhangi birisi homozigot ise, yeni populasyondaki alel frekansları daha da dramatik bir şekilde değişecektir. Herhangi bir kurucu olayında, yeni kurulan populasyon ile eski populasyon arasında her zaman için farklı derecede rastgele genetik farklılaşmanın bulunması kesindir. Yani, küçük bir organizma grubu tarafından yeni bir populasyonun kurulması, tipik olarak sadece yeni bir populasyonun oluşumunu değil, aynı zamanda yeni ve eski populasyon arasındaki farklılıkların ani evrimini de ifade eder.

Peter Grant ve Rosemary Grant (1995) Galapagos adalarında büyük yer ispinozu (*Geospiza magnirostris*) tarafından yeni bir populasyonun kuruluş seyrini izlediler. Grant ve Grant 1973'ten beri Galapagos adalarından Daphne Major üzerinde çalışıyorlardı. Büyük yer ispinozları, 10 ile 50 arasında değişen genç birey üreme dönemi sonrası adaya gelip kurak dönemi burada geçirecek şekilde her yıl Daphne Major adasını ziyaret etmekteydiler. Bu iki araştırmacının adada çalıştıkları ilk birkaç yıl içerisinde, adayı ziyaret eden kuşların hepsi bir sonraki üreme dönemi başlamadan adayı terk etmekteydiler. Ziyaretçi ispinozların hepsi diğer adalarda bulunan populasyonların üyeleriydi. 1982 yılında erken yağan yağmurlara aldanan üç erkek ve iki dişi ispinoz üremek için Daphne Major adasında kalmışlardır. Bu beş kuş çiftler oluşturmuş (bir dişi iki farklı erkekle çiftleşmiştir) ve üreme mevsimi boyunca sekiz tane yuva yapmış ve 1983'ün başlarında 17 tane yavru vermişlerdir.

1982-1983 yıllarında üreyen beş kuş yeni bir populasyonun kurucularıydılar. 1983'ten bu yana, kurak geçen üç yıl hariç her yıl büyük yer ispinozları Daphne Major'da üremişlerdir. 1993'lere varıldığında Daphne Major adasında üreyen populasyon 23 erkek ve 23 dişiyi içermekteydi. En azından 1992'lerin sonuna kadar Daphne Major adasında üremeye katılan kuşların büyük bir çoğunluğu burada yumurtadan çıkmış bireylerdi. Bu bireyler yeni populasyonun yerlileri idi.

Yeni kurulan ispinoz populasyonu ana populasyonundan genetik olarak farklı mıdır? Grant ve Grant spesifik lokuslardaki alel frekansları ile ilgili doğrudan verilere sahip olmasalar da, bu araştırmacılar kurucu olayı öncesi Daphne Major adasını ziyaret eden 238 kuştan, adada yeni populasyonu oluşturan 5 orijinal Daphne Major üreyicisi ve bunların 22 yavrusundan edinilen oldukça fazla morfolojik ölçümlere sahiptirler. Grant ve Grant, daha önce adaya üremeksizin ziyaretçi olan 238 bireyi ana populasyonun temsilcileri olarak kabul etmiş ve bunları yeni kurulan populasyonun üyeleri ile karşılaştırmışlardır. En azından iki özellik bakımından, vücut büyüklüğüne göre gaga uzunluğu ve gaga şekli, yeni populasyon üyelerinin ana populasyonun üyelerinden önemli derecede büyük olduklarını bulmuşlardır. Büyük yer ispinozunun bu populasyonu ve diğer Darwin ispinozları üzerindeki araştırmalar bu özelliklerin kalıtsal olduğunu göstermektedir. Bu nedenle, kurucu etkisinin ana populasyondan ölçülebilir özellikler bakımından kaynak populasyondan farklı yeni bir populasyon meydana getirmiş olduğu görünmektedir. Buna göre, seçilim aracılığı ile değil, ama rastgele örnekleme hatasına bağlı olarak, evrim oluşmuştur. Bu evrim kurucu etkisi şeklinde ortaya çıkan bir genetik sürüklenme idi.

Az sayıda birey tarafından yeni bir populasyon kurulduğunda, şansın yeni populasyonda alel frekanslarının kaynak populasyondakine göre farklı olmasına neden olması olasıdır. İşte bu olaya kurucu etkisi adı verilir.

Kurucu etkileri genellikle, genetik olarak izole insan populasyonlarında görülür. Örneğin, Doğu Pensilvanya'daki Amish populasyonu, 18. yüzyılda yerleşmek üzere Amerika Birleşik Devletleri'ne gelen yaklaşık 200 kişilik bir Avrupalı grubun soyundandır. Kurucular içinde, King olarak adlandırılan bir çifti oluşturan karı veya koca (ya da her ikisi) Ellis-van Creveld sendromu için taşıyıcıydı. Ellis-van Creveld sendromu 4. kromozom üzerinde bulunan resesif bir alelin neden olduğu nadir bir cücelik formudur (Bodmer ve McKie 1995). Bu alelin frekansı çoğu populasyonlarda 0,001 kadar iken, günümüz Amish populasyonunda 0,07'dir (Postlethwait ve Hopson 1992). Bu alelin Amish populasyonunda yüksek bir frekansa sahip olmasının nedeni, muhtemelen bu alelin heterozigot veya homozigot durumda iken sağlayacağı seçici bir avantajın sonucu değildir. Bunun yerine, alelin bu yüksek frekansı tamamen şans eseridir. Söz konusu alel küçük kurucu populasyonda yüksek bir frekanstaydı ve sonraki nesillerde artacak şekilde sürüklenmeye devam etti. Sonraki seksiyonda genetik sürüklenmenin birçok nesildeki eklemeli etkisi detaylı olarak ele alınacaktır.

Alellerin Rastgele Fiksasyonu ve Heterozigotluk Kaybı

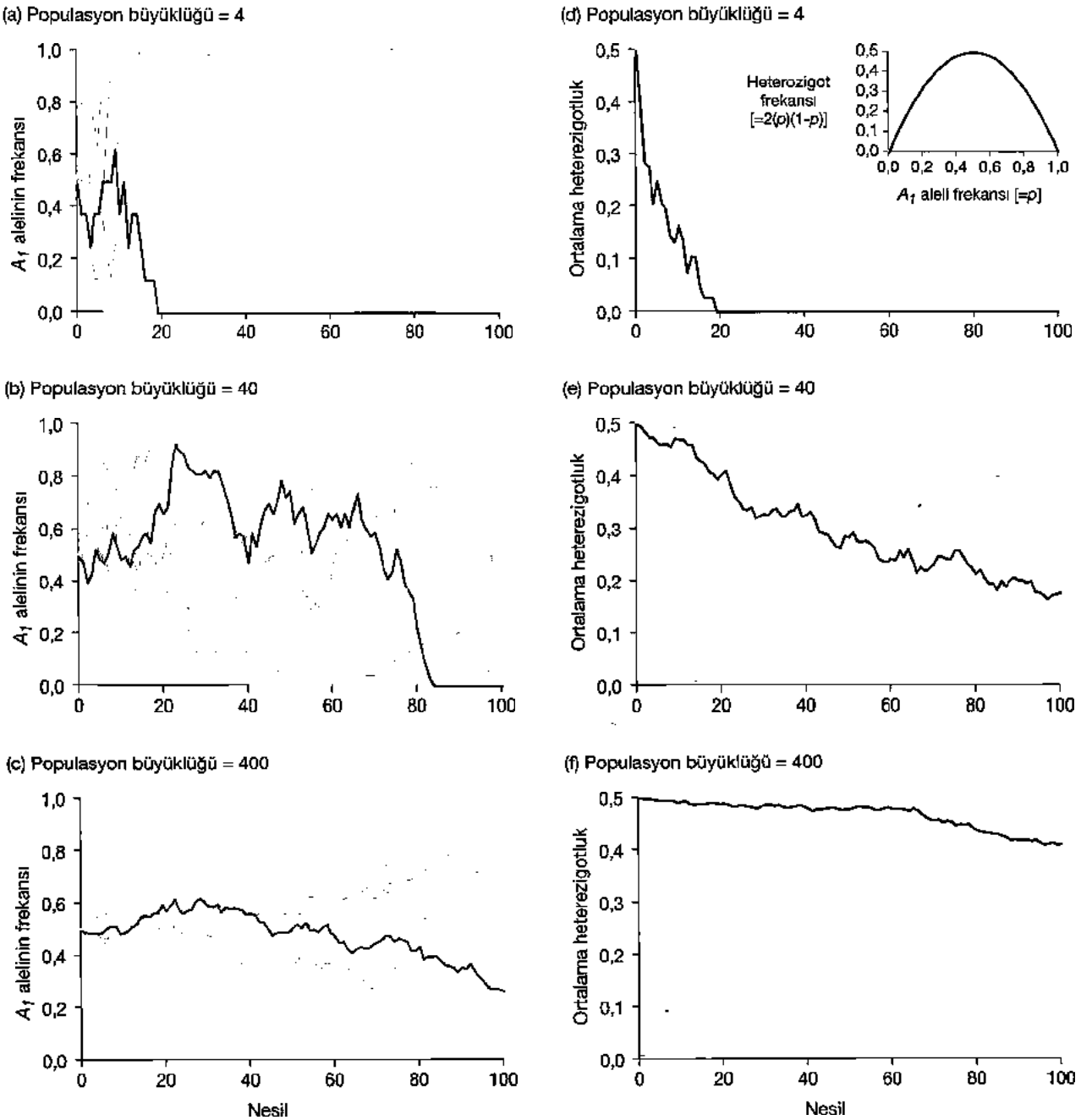
Genetik sürüklenmenin tek bir nesilde alel frekanslarında önemli değişimler yaratacağını gördük. Eğer etkileri nesiller boyunca birikirse, genetik sürüklenme evrimsel bir mekanizma olarak daha da güçlü olur. Genetik sürüklenmenin bu eklemeli etkisini, daha önce kullandığımız modeli (bir torbada beyaz ve siyah fasulyeler) kullanarak inceleyebiliriz. A_1 aleli frekansının 0,6 ve A_2 aleli frekansının 0,4 olduğu bir gen havuzunu temsilen, içinde 60 siyah ve 40 beyaz fasulyenin bulunduğu bir torba hazırlayalım. Şu anki neslin gen havuzunu üreten ataları sıfırıncı nesil olarak adlandıracağız. Daha önce yaptığımız gibi, rastgele eşleşme ile on zigot üretimini canlandırmak için torbadan fasulye tanelerini çekeriz. Bu sefer oluşan yeni zigotlar arasında alel frekansları A_1 ve A_2'nin her ikisi içinde 0,5 olmuş olsun. Oluşan bu zigotları ise birinci nesil olarak adlandıracağız.

Bir sonraki nesil için simülasyona devam etmek için, birinci neslin gen havuzunu temsilen 50 siyah ve 50 beyaz fasulye bulunan yeni bir torba hazırlamamız gerekir. Bu gen havuzundan fasulyeleri çekerek ikinci nesil zigotları oluşturmuş oluruz. İkinci nesildeki alel frekansları A_1 için 0,6 ve A_2 için 0,4 olarak gerçekleşsin.

Şimdi üçüncü nesli oluşturmak için içinde 40 siyah ve 60 beyaz fasulye bulunduran bir torba hazırlayıp zigotları çekeceğiz. Üçüncü nesilde alel frekansları A_1 için 0,45 ve A_2 için 0,55'tir.

Şimdi içinde 45 siyah ve 55 beyaz fasulye bulunan bir torbaya ihtiyacımız var. Bu işlem bu şekilde sürdürülür. Fasulyelerin torbadan çekilmesi yerine bilgisayar kullanmanın avantajı hemen açığa çıkmaktadır.

Şekil 6.13'te verilen (a), (b) ve (c) grafikleri farklı büyüklüklere sahip populasyonlarda ardışık 100 nesildeki genetik sürüklenme olayının sonuçlarını göstermektedir.



Şekil 6.13 Farklı büyüklüklerdeki populasyonlarda genetik sürüklenmenin teorik örneklenmesi (a), (b) ve (c) grafikleri 100 nesil boyunca A_1 alel frekanslarını göstermektedir. Her grafikte sekiz populasyonun her biri izlenmiş ve bunlardan biri koyu kırmızı çizgi ile gösterilmiştir. (d), (e) ve (f) grafikleri aynı teorik populasyon setinin 100 nesli boyunca heterozigotların ortalama frekansını göstermektedir. Gri eğriler teorik olarak tahmin edilen düşüşü ifade etmektedir. (d) grafiğinin içine çizilmiş olan küçük grafik, A_1 alelinin frekansını gösteren p'nin bir fonksiyonu olarak, $2(p)(1 - p)$ formülü ile hesaplanan bir populasyondaki heterozigot frekansını göstermektedir. Bir bütün olarak ele alındığında, bu grafikler genetik sürüklenmenin allellerin rastgele fiksasyonuna ve heterozigotluğun kaybolmasına neden olduğunu ve genetik sürüklenmenin küçük populasyonlarda daha kuvvetli bir evrimsel güç olduğunu göstermektedir.

Her grafik, sekiz populasyondaki alel frekanslarını izlemektedir. Her bir populasyon A_1 için 0,5 ve A_2 için 0,5 olan alel frekansları ile başlar. Grafik (a)'da izlenen populasyonların her biri sadece dört bireye, grafik (b)'de izlenen populasyonların her biri 40 bireye ve grafik (c)'de izlenen populasyonların her biri ise 400 bireye sahiptir. Grafikler incelendiğinde şu üç sonuç açıktır:

Genetik sürüklenme altında, her bir populasyon kendine özgü bir evrimsel yol izler. Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda hızlı, büyük populasyonlarda ise yavaştır.

1. Alel frekanslarında bir nesilden diğerine olan dalgalanmalar rastgele örnekleme hataları tarafından meydana getirildiğinden, her bir populasyon kendine özgü bir evrimsel yolu izler.
2. Genetik sürüklenme küçük populasyonlardaki alel frekansları üzerinde, büyük populasyonlardakine göre daha hızlı ve çarpıcı etkilere sahiptir.
3. Yeterli zaman verildiğinde, genetik sürüklenme oldukça büyük populasyonlarda bile alel frekanslarında büyük değişiklikler yaratır.

Eğer genetik sürüklenme bir populasyon üzerinde işleyen tek evrimsel güç ise — yani hiç mutasyon, seçilim ve göç yok ise— bu durumda örnekleme hatasının alel frekanslarının 0 ile 1 arasında gidip gelmesine neden olacağına dikkat edin. Alel frekanslarındaki bu gidip gelme durumu, evrimi Şekil 6. 13b'deki grafikte kalın çizgi ile gösterilen populasyonda özellikle belirgindir. İlk 25 nesil boyunca A_1 alelinin frekansı 0,5'ten 0,9'un üzerine çıkmıştır. Yirmibeşinci ve 40, nesiller arasında ise alel frekansı tekrar 0,5'e düşmüştür. Kırkıncı ve 80. nesiller arasında alel frekansı 0,5-0,8 arasında sıçramalar şeklinde gidip gelmiştir. Daha sonra A_1 aleli frekansı anormal bir şekilde düşmüş ve 85. nesilde 0'a ulaşmış ve populasyondan tamamen kaybolmuştur. Alel frekansında bu şekilde ortaya çıkan dalgalanmalar iki önemli ve birbiriyle ilişkili etki doğurur: (1) Sonuçta alel ya fikse olmaya ya da kaybolmaya sürüklenir ve (2) Heterozigotların frekansı azalır.

Alellerin Rastgele Fiksasyonu

Herhangi bir alel 0 ve 1,0 frekansları arasında sürüklendikçe, bu alel er ya da geç şu kaçınılmaz sonla karşılaşacaktır: alelin frekansı bu sınırlardan birinde duracaktır. Eğer alel frekansı 0'da durursa bu alel sonsuza kadar yok olur (aynı alelin mutasyon veya göç ile tekrar populasyona sokulmadığını kabul ediyoruz). Eğer alel frekansı 1'de durursa bu durumda alel fikse hale (keza sonsuza kadar) gelmiş denir. Şekil 6.13a'da izlenen sekiz populasyondan beşinde A_1 aleli fiksasyona sürüklenirken üçünde yok olmaya sürüklenmiştir. Şekil 6.13b'de izlenen sekiz populasyondan birinde A_1 aleli fikasyona, üçünde de yok olmaya sürüklenmiştir. Diğer dört populasyonda A_1 alelinin fiksasyona mı yoksa yok olmaya mı sürükleneceği ise zamana bağlı bir olaydır. Allellerden bazıları fiksasyona, diğer bazıları ise yok olmaya sürüklendikçe populasyondaki alelik çeşitlilik azalır.

Eğer genetik sürüklenme iş başındaki tek evrimsel güç ise, eninde sonunda bir alel 1'lik bir frekansa sürüklenecek (yani fikse hale gelecek) ve diğer aleller ise yok olacaktır.

Şimdi belirli bir lokusta A_1, A_2, A_3, A_4 vb. gibi birçok alelleri olan sınırlı büyüklükteki bir populasyon varsayın. Eğer genetik sürüklenme iş başında olan tek evrimsel mekanizma ise, sonunda bu alellerden birisi fiksasyona sürüklenecektir. Bu allerden biri fikse olmaya sürüklenirken diğer aleller kayıp edilecektir.

Hangi alelin hangi kaderle karşılaşacağını tahmin etme imkanına sahip olmak istiyoruz. Bu tahmini tam olarak yapamayız, fakat aşağı yukarı bir şeyler söylemek mümkündür. Sewall Wright (1931) herhangi bir alelin bir populasyonda fiksasyona sürüklenecek alel olma olasılığının bu alelin başlangıçtaki frekansına eşit olduğunu göstermiştir (bkz. Kutu 6.3). Örneğin, eğer A1 aleli frekansının 0,73 ve A2 aleli frekansının da 0,27 olduğu sınırlı büyüklükte bir populasyon ile işe başlarsak, fiksasyona sürüklenecek alelin A1 olması için %73'lük bir şans vardır.

KUTU 6.3 Belirli bir alelin fiksasyona sürüklenme olasılığı

Sewall Wright (1931) genetik sürüklenme ile ilgili detaylı bir teori geliştirmiştir. Wright'ın ortaya koyduğu birçok sonuçlar arasından biri belli bir alelin fiksasyona sürüklenecek alel olma olasılığının, bu alelin başlangıçtaki frekansına eşit olduğudur. Wright'ın genetik sürüklenme modeli bu kitabın amacını aşan bir modeldir, fakat fiksasyon olasılıkları hakkında sezgisel bir açıklama verebiliriz.

N sayıda bireyden oluşan bir populasyon düşünün. Bu demektir ki, populasyon $2N$ sayıda alel içermektedir. Bu alellerin her birinin bu populasyonda tek olduğunu varsayalım. Yine, genetik sürüklenmenin iş başında olan tek evrimsel mekanizma olduğunu kabul edelim.

Gelecekte bir noktada, bu alellerden birisi fiksasyona sürüklenirken diğerleri yok olmuş olacaktır. Genetik sürüklenme iş başında olan tek genetik mekanizma olduğuna göre, her alelin fiksasyona sürüklenecek alel olma şansı eşit olmalıdır. Bizim elimizde her biri fikse hale gelmek için eşit şansa sahip $2N$ alel vardır. Dolayısıyla, her alelin fiksasyona sürüklenme şansı $\frac{1}{2N}$ olacaktır.

Şimdi de her bir alelin populasyonda tek olması yerine, x kadar A_1 aleli kopyası, y kadar A_2 aleli kopyası ve z kadar A_3 aleli kopyası bulunsun. A_1 alelinin her bir kopyası, fiksasyona sürüklenecek alel olmak için $\frac{1}{2N}$ kadar bir şansa sahiptir. Bu nedenle, A_1 alelinin bir kopyasının fiksasyona sürüklenecek alel olması için toplam şans

$$x \times \frac{1}{2N} = \frac{x}{2N}$$

Aynı şekilde, A_2 alelinin bir kopyasının fiksasyona sürüklenecek alel olma olasılığı $\frac{y}{2N}$ iken, A_3 alelinin bir kopyasının fiksasyona sürüklenecek alel olma olasılığı da $\frac{z}{2N}$'dir.

$\frac{x}{2N}$, $\frac{y}{2N}$ ve $\frac{z}{2N}$'nin aynı zamanda sırası ile A_1, A_2 ve A_3 alellerinin populasyondaki başlangıç frekansları olduğuna dikkat edin. Burada verilen bilgilerden anlaşıldığı gibi, belirli bir alelin populasyonda fiksasyona sürüklenecek alel olma olasılığı bu alelin populasyondaki başlangıç frekansına eşittir.

Heterozigotluğun Kaybolması

Sınırlı büyüklükteki bir populasyonda aleller fiksasyona veya yok olmaya doğru sürüklendikçe, populasyondaki heterozigotların frekansı düşer. Şekil 6.13'de verilen (d), (e) ve (f) grafikleri simülasyonlu populasyonlarımızdaki heterozigotların frekansının azalışını göstermektedir.

Heterozigotların frekansının niye azaldığını görmek için Şekil 6.13'teki (d) grafiğinin içine çizilmiş olan küçük grafiğe bakınız. İçteki grafik, rastgele çiftleşmenin olduğu bir populasyonda A_1 alelinin frekansı olan p'nin bir fonksiyonu olarak, $2(p)(1-p)$ formülüne göre hesaplanmış olan heterozigotların frekansını göstermektedir. A_1 alelinin frekansı 0,5 olduğu zaman heterozigotların frekansı en yüksek değeri olan 0,5'tir. A_1 alelinin frekansı 0'a doğru düştükçe veya 1'e doğru çıktıkça, heterozigotların frekansı da azalmaktadır. Elbette ki, eğer A_1 alelinin frekansı 0 veya 1'e ulaşırsa heterozigotların frekansı da 0'a düşer.

Şimdi de (a), (b) ve (c) grafiklerine bakın. Herhangi bir populasyonun herhangi bir neslinde (A_1 aleli henüz fikse hale gelmemiş veya kaybolmamışsa), A_1'in frekansı ya 0,5'e yaklaşacak veya 0,5'ten uzaklaşacak şekilde hareket edebilir. Bu nedenle, herhangi bir populasyonda heterozigotların frekansı artabilir ya da azalabilir. Ancak, tüm populasyonlarda alel frekansları için genel eğilim orta değerden uzaklaşmak ve 0'a ya da 1'e doğru sürüklenmek şeklindedir. Dolayısıyla, ortalama heterozigotluk değeri populasyonlar boyunca düşme eğilimi gösteriyor olmalıdır.

Şimdi de (d), (e) ve (f) grafiklerine bakınız. Her grafikteki koyu mavi çizgiler, söz konusu sekiz populasyonun ortalaması olarak alınan heterozigotluk frekansını göstermektedir. Görüldüğü gibi, gerçekten de heterozigotların frekansı küçük populasyonlarda hızlı bir şekilde ve büyük populasyonlarda ise yavaş bir şekilde düşme eğilimi göstermektedir. Eninde sonunda her populasyonda allellerden biri veya diğeri fikse hale gelecek ve heterozigotların ortalama frekansı 0'a düşecektir.

Bir populasyondaki heterozigotların frekansı bazen **populasyon heterozigotluğu (population heterozygosity)** olarak adlandırılır. Sınırlı büyüklükte bir populasyonun heterozigotluğunun ne kadar hızlı bir şekilde düşeceğini tahmin etme imkanına sahip olmak istiyoruz. Swell Wright (1931), birçok populasyonun ortalaması olarak, heterozigotların frekansının şu eşitliğe uyacağını göstermiştir:

Aleller fiksasyona ya da yok olmaya doğru sürüklendikçe, populasyondaki heterozigotların frekansı düşer.

$$H_{g+1} = H_g\left[1 - \frac{1}{2N}\right]$$

bu eşitlikteki H_{g+1} bir sonraki nesildeki heterozigotluk, H_g şimdiki nesildeki heterozigotluk ve N ise populasyondaki birey sayısıdır. $[1 - \frac{1}{2N}]$ değeri her zaman için $\frac{1}{2}$'e 1 arasındadır. Dolayısıyla, sonraki nesilde beklenen heterozigot frekansı her zaman için şu andaki nesildeki heterozigotların frekansından daha azdır. Şekil 6.13 (d), (e) ve (f)'deki grafikler, Wright'ın eşitliğine göre tahmin edilen heterozigotluktaki azalmaları göstermektedir.

Sınırlı büyüklükteki populasyonlarda heterozigotluktaki kaçınılmaz kaybı daha iyi anlamak için, nesli tehlikede olan bir türün baskı altındaki bir populasyonunu gözetlemekle sorumlu bir kişi olduğunuzu düşünün. Bu türe ait, üreme çağında sadece 50 bireyin dünyada değişik hayvanat bahçelerinde olduğunu varsayın. Rastgele çiftleştirmek için, dünyanın bu değişik hayvanat bahçelerindeki erginleri veya onlara ait semenleri toplasanız bile, yine de genetik sürüklenmeye bağlı olarak her nesilde %1 oranında heterozigotluk kaybını göreceksiniz.

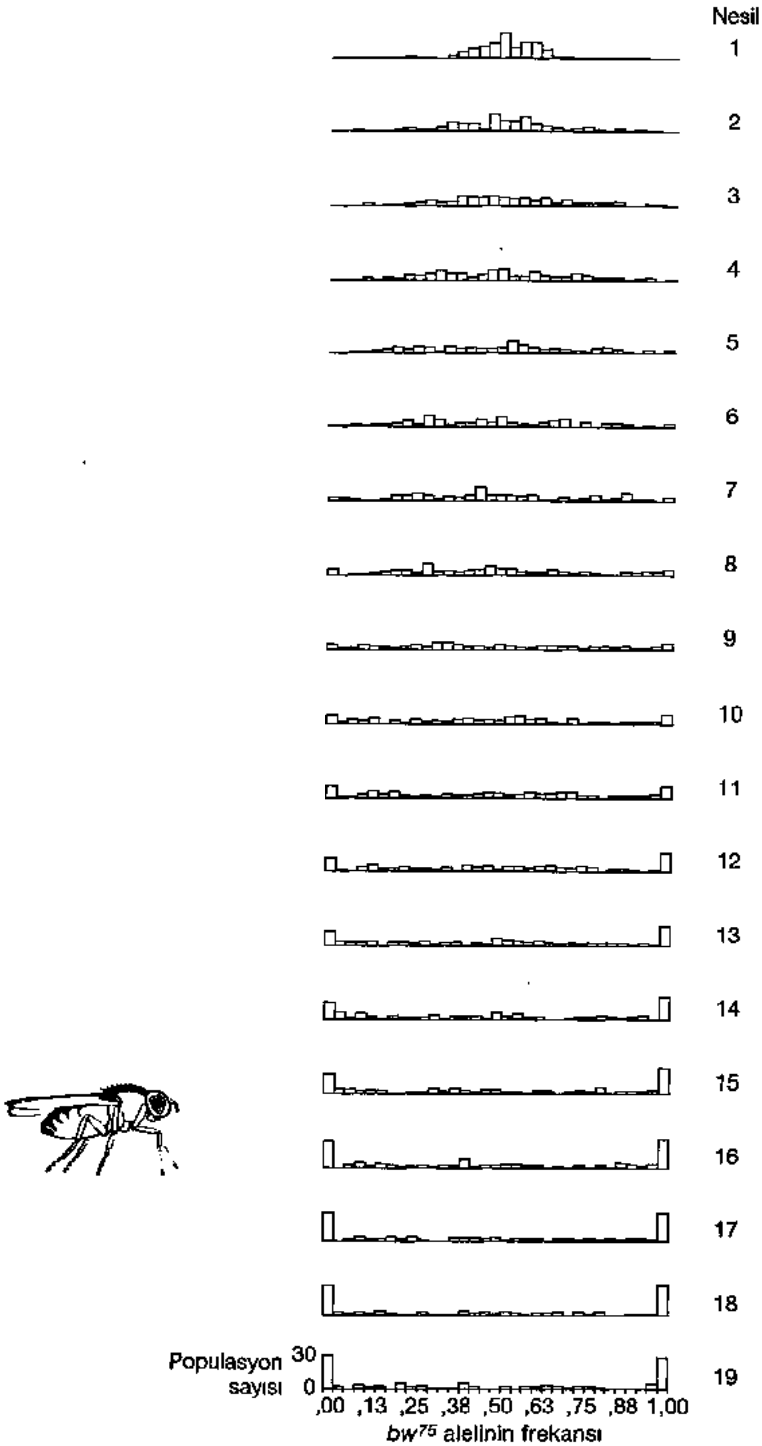
Rastgele Fiksasyon ve Heterozigotluk Kaybı Üzerine Deneysel Bir Çalışma

Rastgele fiksasyon ve heterozigotluk kaybı üzerine şu ana kadar yaptığımız tartışmalar simüle edilmiş populasyonlar ve matematiksel eşitliklere dayandırılmıştır. Peter Buri (1956) bu iki olguyu uygulamalı olarak meyve sineği *Drosophila melanogaster*'in küçük laboratuar populasyonlarında çalıştı.

Kerr ve Wright (1954) tarafından geliştirilen bir yaklaşımı kullanarak, Buri her biri sekiz erkek ve sekiz dişiden oluşan 107 sinek populasyonu oluşturdu. Kurucu sineklerin tümü *brown (kahverengi)* denen göz rengi alelleri için heterozigottular. Tüm sinekler bw^{75} / *bw* olmak üzere aynı genotipe sahip idiler. Buna göre, 107 populasyonun her birinde bw^{75} alelinin başlangıç frekansı 0,5 idi. Buri, bu populasyonları 19 nesil boyunca laboratuarda tutmuştur. Her bir nesildeki her bir populasyon için, araştırmacı bir sonraki nesli oluşturacak damızlık bireyler olarak rastgele sekiz erkek ve sekiz dişi alıp populasyon büyüklüğünü her nesilde 16 bireyle sınırlı tuttu.

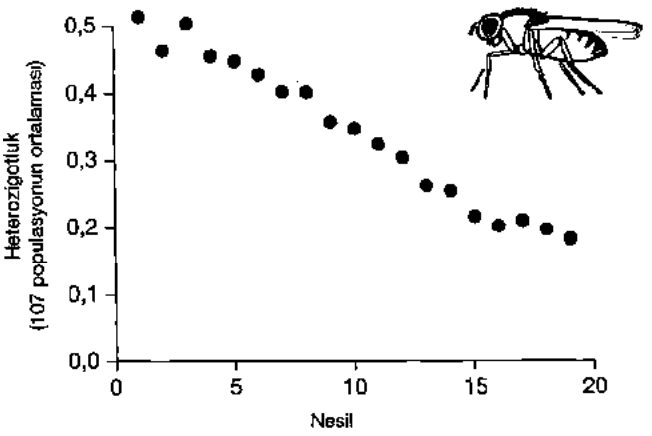
Ne sonuç bekleyebiliriz? Eğer ne bw^{75} aleli ne de *bw* aleli bir seçici avantaj sağlamıyorsa, bu durumda bw^{75} alel frekansının genetik sürüklenme yüzünden her bir populasyonda rastgele dalgalanma göstermesini bekleriz. Onaltı bireylik bir büyüklüğe sahip çoğu populasyon için 19 nesil alellerden birinin ya da diğerinin fikse hale gelmesi için yeterlidir. bw^{75} aleli 0,5'lik bir başlangıç frekansına sahip olduğu için, bu alelin yaklaşık aynı sıklıkta fikse hale gelmesini ve kaybolmasını bekleriz. Her populasyonda bw^{75} aleli fikse olma veya kaybolmaya doğru sürüklendikçe, tüm populasyonlardaki ortalama heterozigotluğun düşmesini bekleriz. Heterozigotluktaki azalma oranının, bir önceki seksiyonda verilen Wright'ın eşitliğine uyması gerekir.

Buri'nin sonuçları bu tahminleri doğrulamaktadır. Şekil 6.14'deki küçük grafiklerin her biri 107 populasyonun tümünde belli bir nesildeki alel frekanslarını özetleyen histogramlardır. Grafiklerdeki yatay eksen bw^{75} alelinin frekansını, dikey eksen her bir frekans değerini gösteren populasyon sayısını temsil etmektedir. Tüm populasyonlarda bw^{75} alelinin sıfırıncı nesildeki frekansı 0,5'tir ve bu, şekilde gösterilmektedir. Bir nesillik bir genetik sürüklenmeden sonra, bir populasyon 0,22'ye kadar



Şekil 6.14 Her biri 16 meyve sineğinden oluşan 107 populasyonda 19 nesillik genetik sürüklenme Şekilde verilen her bir sıra belli bir nesildeki 107 populasyonun tümünde gözlenen alel frekanslarını özetleyen bir histogramdır. Her histogramdaki yatay eksenler bw^{75} aleli frekansını ve dikey eksenler ise her bir frekansı gösteren populasyon sayısını göstermektedir. bw^{75} alelinin frekansı her populasyon için sıfırıncı nesilde 0,5'tir (şekilde gösterilmemiştir). Deney sonuçlandığında, 30 populasyon 0 frekans değerinde fikse hale gelmişken 28 populasyon 1 frekans değerinde fikse hale gelmiştir (en alttaki histogram). Bununla birlikte, deney boyunca alel frekansı dağılımı, simetrik bir şekilde 0,5 civarında kalmıştır. Buri (1956)'göre Ayala ve Kigel (1984)'den alınmıştır.

düşen bir alel frekansına, diğer bir populasyon da 0,69'a kadar çıkan bir alel frekansına sahip olsa da, çoğu populasyonlar halen 0,5'e yakın bir alel frekansına sahip olmuşlardır. Bazı populasyonlarda bw^{75} alel frekansı arttıkça ve diğerlerinde azaldıkça, alel frekanslarının dağılışı hızlı bir şekilde yayılmaya başlar. Dördüncü nesilde bw^{75} aleli frekansı ilk defa bir populasyonda 1'e ulaşır. Altıncı nesilde bw^{75} aleli frekansı ilk defa bir populasyonda 0'a ulaşır. Alel frekansı daha fazla sayıda populasyonda 0 veya 1'e ulaştıkça, alel frekanslarının dağılımı U-şeklini alır. Denemenin sonuna gelindiğinde, bw^{75} aleli 30 populasyonda kaybolmuş ve 28 populasyonda ise fikse hale gelmiştir. Buradaki 30:28'lik bir kaybolma ve fiksasyon oranı, genetik sürüklenme al-



Şekil 6.15 Buri'nin deneysel populasyonlarında zamanla heterozigotların frekansı düştü Kırmızı noktalar, tüm 107 populasyonun ortalaması alınarak hesaplanan, her nesildeki heterozigot frekansını göstermektedir. Kesikli gri eğri, 16 sinekten oluşan bir populasyon için teorik tahmini değerleri göstermektedir. Kesiksiz gri eğri, 9 sinekten oluşan bir populasyon için teorik tahmini değerleri göstermektedir. Şekilde verilen grafik, (1) Küçük populasyonlardaki heterozigotluk nesiller boyunca düşer ve (2) tüm populasyonlar gerçekte 16 sinekten oluşan bir büyüklüğe sahip olsalar da, bunlardaki etkili populasyon büyüklüğü yaklaşık olarak 9'du. Buri (1956)'nin verilerine göre Hari (1981)'den alınmıştır.

tında beklenen 1:1'lik orana çok yakındır. Buri'nin deneyi sırasında, yaklaşık tüm 107 meyve sineği populasyonunda çarpıcı bir evrimsel değişim vardı fakat, doğal seçilim olayının hiçbir etkisi olmamıştı.

Buri, *brown* lokusunun genetik özelliklerinden dolayı, tüm bireylerin genotiplerini fenotiplerinden (göz rengi) belirleyebilmiştir. Dolayısıyla Buri, her populasyondaki heterozigotların frekansını doğrudan belirleyebilmiştir. Heterozigotların sıfırıncı nesildeki frekansı 1 ve birinci nesildeki frekansı 0,5 olarak belirlenmiştir. Buri, sonraki her nesilde heterozigotların frekansını not etmiş ve sonra 107 populasyondaki ortalama heterozigotluğu hesaplamıştır. Şekil 6.15, 19 nesillik deney boyunca kaydedilmiş ortalama heterozigotluk değerlerini göstermektedir. Şekilde önce gerçek verileri temsil eden kırmızı noktalara bakın. Görüldüğü gibi, teorik tahminlerimizle uyumlu olarak heterozigotların ortalama frekansı düzenli şekilde düşmüştür.

Deneysel çalışmalar genetik sürüklenme altında allellerin fikse hale geldiklerini ya da kayboluklarını ve heterozigot frekanslarının azaldığını doğrulamaktadır. Gerçekten de bu olaylar tahmin edilenden daha hızlı gerçekleşmektedir.

Ancak, teorik ve gerçek sonuçlar tam uyuşmamaktadır. Şekildeki kesikli gri eğri, 16 bireylik bir populasyon büyüklüğü ve Wright'ın eşitliği kullanılarak, heterozigotluktaki tahmini azalmayı göstermektedir. Heterozigotlukta gözlenen gerçek düşüş beklenenden daha hızlı olmuştur. Şekildeki kesiksiz gri eğri, 9 bireylik bir populasyonda tahmin edilen azalmayı göstermektedir; bu eğri verilere iyi bir şekilde uymaktadır. Buri'nin populasyonları sanki 16 yerine 9 bireyden oluşuyor gibi bir heterozigotluk kaybı göstermişlerdir. Diğer bir ifade ile, Buri'nin deneylerinde **etkin populasyon büyüklüğü** *veya* **efektif populasyon büyüklüğü (effective population size)** 9 idi (bkz. Kutu 6.4). Her populasyondaki bazı bireylerin üreme öncesinde kazara ölmüş olabilecekleri veya bazı erkeklerin dişilerce çiftleşme için kabul edilmemiş olabilecekleri olası açıklamalar arasındadır.

Buri'nin meyve sinekleri ile ilgili deneyleri, genetik sürüklenme teorisinin sınırlı büyüklükteki populasyonlarda (en azından laboratuvarda) allellerin davranışları hakkında doğru kalitatif tahminler ve doğruya yakın kantitatif tahminler yapmamıza olanak sağladığını göstermektedir. Sonraki seksiyonda doğal populasyonlarda allellerin rastgele fiksasyonu ve heterozigotluk kaybı ile ilgili kanıtları ele alacağız.

Doğal Populasyonlarda Rastgele Fiksasyon ve Heterozigotluk Kaybı

Alan Temploten ve meslektaşları (1990), Missouri'nin Ozark dağlarında yaptıkları doğal deneyin sonuçlarını kullanarak, allellerin rastgele fiksasyonu ile ilgili tahminleri sınamışlardır. Günümüzde meşe-ceviz ağaçlarından oluşan bir orman ile kaplanmış olsa da, Ozark dağlar günümüzden 8000 yıl önce başlayıp 4000 yıl önce biten sıcak ve kurak iklimin hakim olduğu periyotta bir çöl parçasıydı. Ozarklar'a uzanan çöl

KUTU 6.4 Etkin populasyon büyüklüğü

Etkili populasyon büyüklüğü, ilgilenilen gerçek bir populasyon ile aynı oranda heterozigotluk kaybı gösteren teorik olarak ideal bir populasyon büyüklüğünü ifade eder. Etkili populasyon büyüklüğü hemen her zaman gerçek populasyon büyüklüğünden daha küçüktür. Buri'nin deneylerinde, etkili populasyon büyüklüğü ile gerçek populasyon büyüklüğü arasında ortaya çıkan farklılıklar ile ilgili iki olası neden şunlardır: (1) bazı sinekler üreme öncesinde kazara (kültür şişelerinde) ölmüş olabilirler ve (2) meyve sinekleri erkekler arası kavgalar ve dişi tercihi şeklinde eşeysel seçilim sergilerler (bkz. Bölüm 9) —bu mekanizmaların herhangi biri bazı erkeklerin üremelerini engellemiş olabilir.

Etkili populasyon büyüklüğü, üreme bakımından aktif dişi sayısındaki farklılıklara erkek sayısındaki farklılıklara göre özellikle daha duyarlıdır. Bir populasyonda her bir eşeye ait farklı sayıda birey olduğunda, etkili populasyon büyüklüğünü ifade eden N_e aşağıdaki gibi tahmin edilebilir:

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{(N_m + N_f)}$$

bu eşitlikteki N_m erkeklerin sayısını ve N_f'de dişilerin sayısını ifade etmektedir.

Dengesiz bir eşey oranının, etkili populasyon büyüklüğünü ne kadar güçlü bir şekilde etkileyeceğini görmek için yukarıdaki formülü kullanarak şunları hesaplayınız: 5 erkek ve 5 dişi olduğunda N_e= 10 olur; 1 erkek 9 dişi olduğunda N_e= 3,6 olur ve 1 erkek ve 1000 dişi olduğunda ise N_e = 4 olur. Bu verilenlere göre, erkekleri çok saldırgan olan ve diğer erkeklerin varlığına tahammül edemeyen bir türü istenilen bir üreme programında tutmanın lojistik zorluklarını düşünün.

Amerika'nın Kuzeybatı çölünün bir devamı şeklinde idi. Kuzeybatı çölünün birçok türü yayılışlarını, Ozark bölgesinin içine doğru, doğu yönünde genişletmişlerdir. Yakalı kertenkele (*Crotaphytus collaris*) türü bu türlerden biriydi. Sıcak dönem sona erdiğinde, yakalı kertenkele yayılış alanını tekrar batıya doğru genişletmiş ve meşeceviz ormanı tekrar Ozark'ı kaplamıştır. Ancak, bu ormanın içinde, kayalık alanlar üzerinde ağaçsız çıplak bölgeler şeklinde küçük çöl kalıntıları mevcuttur. Bu çöl kalıntısı alanlarda yaşayan organizmalardan biri yakalı kertenkelenin relikt populasyonlarıdır. Bu populasyonların çoğu aralarında hiç veya çok az gen akışı olacak şekilde birbirlerinden yeterince izoledirler. Relikt populasyonlar çok küçüktür: çoğu birkaç düzineden fazla bireye sahip değildir.

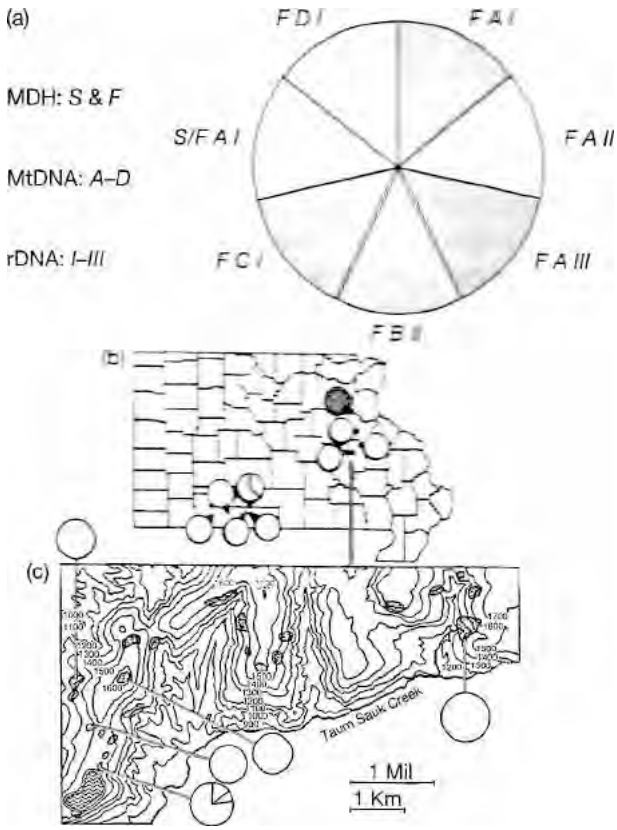
Çöl kalıntısı alanlarda yaşayan kertenkele populasyonları küçük olduklarından, Temploten ve meslektaşları Ozark yakalı kertenkele populasyonlarının güçlü bir genetik sürüklenmenin izlerini taşıyacaklarını düşünmüşlerdir. Her bir populasyonda, lokusların çoğu tek bir alel için fikse hale gelmiş ve genetik varyasyon çok düşük olmalıdır. Ancak, belli bir populasyonda hangi alelin fikse hale gelmiş olduğu şansa bağlı bir olaydır ve dolayısıyla populasyonlar arasında önemli derecede genetik çeşitlilik bulunmalıdır.

Temploten ve meslektaşları, çöl kalıntılarında yaşayan birçok populasyonu genetik varyasyonlar açısından incelediler. Bu araştırmacılar, genotiplerini belirlemek amacıyla, kertenkelelerin değişik enzim lokusları, ribozomal DNA'ları ve mitokondrial DNA genotiplerini taradılar. Araştırmacılar, inceledikleri kertenkeleler arasında yedi farklı çok-lokuslu genotip belirlediler. İzolasyon ve küçük populasyon büyüklüğüne bağlı olarak ortaya çıkması beklenen sonuçları doğrular nitelikte, orman açıklıklarında yaşayan populasyonlarının çoğu, farklı genotipler farklı populasyonlarda olacak şekilde çok lokuslu genotiplerden biri için fikse hale gelmiştir (Şekil 6.16).

Andrew Young ve meslektaşları (1996) bitkilerde yaptıkları karşılaştırmalı bir çalışma ile populasyon büyüklüğünün heterozigotluk üzerine olan etkisi ile ilgili tahminleri test etmişlerdir. Bu araştırmacılar literatür verilerini derleyerek, üç farklı çiçekli otsu bitki ile bir ağaç türünde, populasyon büyüklüğüne karşılık iki toplam genetik çeşitlilik ölçüsünü grafiklediler. İlk genetik çeşitlilik ölçütü, genom içerisinde her biri 0,01'den daha yüksek bir frekansa sahip en az iki alele sahip lokusların ora-



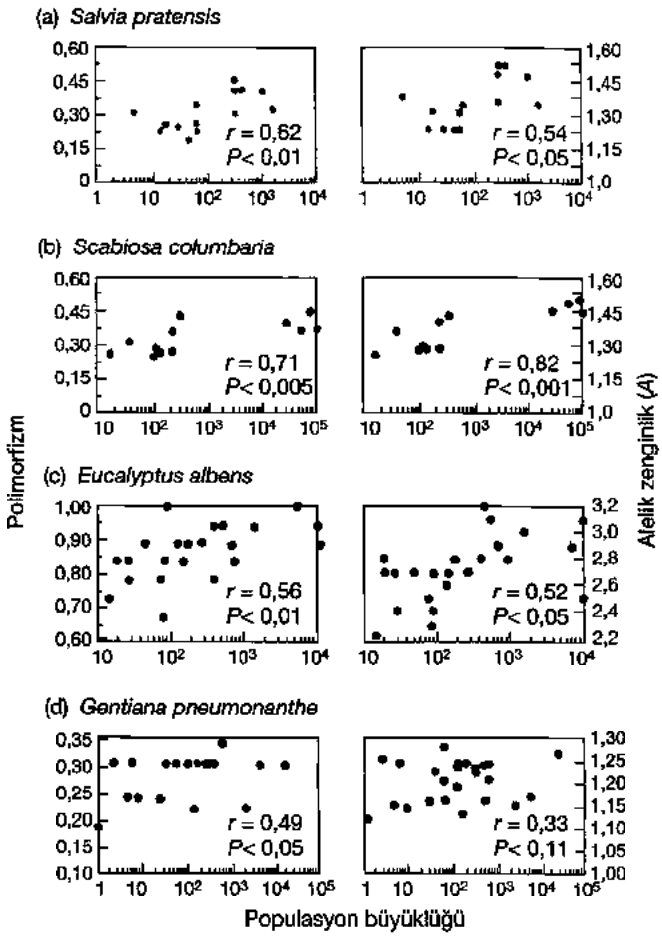
Crotaphytus collaris



Şekil 6.16 Ozark çöl kalıntısı alanlarda yaşayan yakalı kertenkele populasyonlarında genetik varyasyon (a) Şekildeki pasta-dilimi diyagram, Templeton vd. (1990) tarafından Ozark'ta yaşayan yakalı kertenkele populasyonlarında bulunan yedi farklı çok-lokuslu genotipler için bir anahtar vermektedir. Herbir çok-lokuslu genotipin, bir malat dehidrogenaz (MDH) genotipi "yavaş" (*S*) ve "hızlı" (*F*) ile gösterilen iki aleli vardır; bir mitokondrial DNA (mtDNA) haplotipi (A-D olarak gösterilen) ve bir ribozomal DNA genotipi (I-III olarak gösterilen) ile karakterize edilir. (b) Çöl kalıntısı alanlarda bulunan dokuz yakalı kertenkele populasyonunun yerleşimi ve bu genetik kompozisyonunu gösteren güney Missouri haritası. Her bir pasta diyagramın gölgeli kısmı bir populasyonda bulunan çoklu-lokuslu genotipin frekansını temsil etmektedir. (c) Bu harita, (b)'de verilen haritanın bir kesitinin büyütülmüş halidir. Bu harita fazladan, çöl kalıntısı kertenkelelerin beş populasyonunun bulunduğu bölgeleri ve bunların genetik kompozisyonunu göstermektedir. Templeton vd. (1990)'dan alınmıştır. Copyright © 1990 Alan R. Templeton. Yazarın izniyle basılmıştır.

nı olan genetik polimorfizmdi. Kullandıkları ikinci ölçüt ise her lokus başına ortalama alel sayısı ile ifade edilen alelik zenginlikti. Bu ölçütlerin her ikisi de heterozigotluk ile ilişkilidir. Eğer belirli bir lokus ikiden fazla alele sahip ise ve eğer populasyonda önemli sayıda birey heterozigot ise, bu durumda söz konusu lokus yüksek polimorfizm ve alelik zenginliğine artması yönünde katkıda bulunuyor demektir. Diğer taraftan, eğer söz konusu lokus tek bir alel için fikse hale gelmiş ve populasyondaki hiçbir birey heterozigot değilse, bu durumda söz konusu lokus, populasyonun polimorfizmini ve alelik zenginliğini azaltıyor demektir. Genetik sürüklenme büyük populasyonlara göre küçük populasyonlarda daha bariz olduğundan ve genetik sürüklenme heterozigotlukta kayıpla sonuçlandığından, Young ve arkadaşları küçük populasyonların daha düşük seviyede genetik polimorfizm ve alelik zenginliğe sahip olacaklarını tahmin ettiler. Young ve meslektaşlarının grafikleri Şekil 6.17'de verilmiştir. Bu araştırmacılar önceden tahmin ettiklerine uygun olarak, hemen her durumda küçük populasyonlar gerçekten daha az genetik çeşitliliğe sahiplerdi.

Templeton vd. ve Young vd. tarafından yapılan çalışmalar, genetik sürüklenmenin en azından bazı populasyonlarda, tahmin edildiği gibi, rastgele fiksasyona ve heterozigotlukta azalmaya yol açacağını göstermektedir. Küçük populasyonlardaki genetik çeşitlilik kaybı, koruma biyolojisi ile ilgilenen biyologlar için, özellikle iki nedenle önem taşır. Birincisi, genetik çeşitlilik uyumsal evrim için ham materyaldir. Habitat tahribi veya diğer bazı çevresel değişimler nedeniyle, bir türün birkaç kalıntı populasyona indirgendiğini düşünün. Genetik sürüklenme, kalıntı populasyonların, özellikle çevre şiddetli şekilde değiştiği anda, değişen bir çevreye cevap olarak evrimleşmesini sağlayan potansiyellerini çalabilir. İkincisi, heterozigotluktaki bir kayıp aynı zamanda homozigotlukta da bir artış demektir. Artan homozigotluk, sıklıkla deneysel populasyonlarda uyum gücü azalmasına yol açar (örneğin, Polans ve Allard 1989; Barrett ve Charlesworth 1991'e bakınız). Tahminen bu durum **soyiçi üreme depresyonu** (**inbreeding depression**) ile aynı mekanizmayı içermektedir:



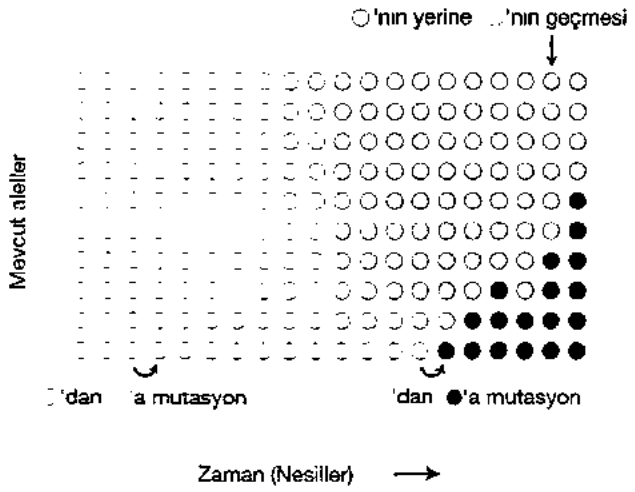
Şekil 6.17 Populasyon büyüklüğü ve genetik çeşitlilik Bu diyagramlar üzerindeki her bir veri noktası bir çiçekli bitki populasyonu temsil etmektedir. Grafiğin sol-dikey ekseninde gösterilen polimorfizm, populasyonda en yaygın alelin frekansı 0,99'dan daha az olan allozim lokuslarının oranıdır. Diğer bir ifade ile polimorfizm, genomda önemli oranda polimorfik olan allerin oranıdır. Grafiklerin sağ-dikey eksenlerinde gösterilen alelik zenginlik, lokus başına ortalama alel sayısıdır. Grafiklerdeki *r* istatistiği değişkeni, Pearson korelasyon katsayı olarak adlandırılan ve 0 (değişkenler arasında bir ilişki yok) ile 1 (değişkenler arasında tam bir ilişki var) arasında değişen, bir ilişki ölçüsüdür. *P* ise korelasyon katsayısının önemli derecede sıfırdan farklı olduğunu göstermektedir. *Salvia pratensis, Scabiosa columbaria* ve *Gentiana pneumonanthe* çiçekli otsu bitkilerdir; *Eucalyptus albens* ise bir ağaçtır. Young vd. (1996)'den alınmıştır. Copyright © 1996 Elsevier Science. Elsevier Science'nin izniyle basılmıştır.

Bu mekanizma zararlı alelleri seçilim ile yüz yüze bırakır. Soyiçi üreme depresyonunu Seksiyon 6.3'te ele alacağız.

Genetik Sürüklenme ile Evrimin Hızı

Bu seksiyonda tartıştığımız teori ve deneyler örnekleme hatasının önemli bir evrimsel mekanizma olabileceğini ortaya koymaktadır. Genetik sürüklenme ile ilgili değineceğimiz en son husus, genetik sürüklenmenin tek evrimsel güç olduğu durumdaki evrimin hızıdır.

Öncelikle, tek bir lokustaki evrim hızı demekle neyi kast etmek istediğimizi açıklamamız gerekir. Evrim hızını, mutasyon sonucu oluşan yeni alellerin populasyonda mevcut alellerle yer değiştirme oranı olarak alacağız. Şekil 6.18 **yer değiştirme *veya* yerine geçme (substitution)** sürecini ve yer değiştirmenin mutasyondan nasıl ayırt edileceğini göstermektedir. Şekil, 10 alele sahip bir gen havuzunun 20 nesil boyunca izlenmesini göstermektedir. Başlangıçta tüm aleller aynıdır (beyaz noktalar). Dördüncü nesilde gen havuzunda mevcut orijinal alellerin birinden mutasyon sonucu yeni bir alel ortaya çıkar (açık portakal rengi nokta). Birkaç nesilden sonra bu yeni alel yüksek bir frekansa sürüklenir. Onbeşinci nesilde, bir açık portakal rengi alel türevinden mutasyon sonucu bir yeni alel (mavi nokta) ortaya çıkar. On dokuzuncu nesilde beyaz alellerin en sonuncusu da kaybolur. Bu noktada açık portakal renkli alelin beyaz alelin yerine geçtiğini söyleyebiliriz. Dolayısıyla, evrimsel anlamda yer değiştirme terimi ile, ilave mutasyonlar olsun veya olmasın yeni bir alelin populasyonda fikse hale gelmesini kast ediyoruz.



Şekil 6.18 Mutasyon yeni bir alelin yaratılmasıdır; yer değiştirme ise ilave mutasyonal değişimler olsun ya da olmasın yeni allellerin fiksasyonudur Bu grafik, beş bireyden oluşan hipotetik bir populasyonun ardışık 20 neslinin her birinde mevcut 10 aleli göstermektedir. Bu grafiğin kapsadığı zamanda, açık portakal rengi noktayla gösterilen alel, beyaz noktayla gösterilen alelin yerine geçmiştir. Mavi noktayla gösterilen alel sonunda açık portakal rengi aleli yerine geçebilir, ya da kaybolabilir.

Genetik sürüklenme iş başında olan tek evrimsel mekanizma olduğu zaman, yer değiştirme oranı basitçe mutasyon oranına eşittir (bkz. Kutu 6.5). Bu durum populasyon büyüklüğüne bağımlı olmaksızın doğrudur. Çünkü, populasyon büyüklüğü ile ilişkili olan şu iki etki birbirini karşılar: Büyük bir populasyonda daha fazla mutasyon meydana gelir, fakat büyük populasyonda her yeni mutasyonun fiksasyona **sürüklenme (drift)** şansı daha küçüktür. Genetik sürüklenme altında, büyük populasyonlar, küçük populasyonlara göre, daha fazla genetik varyasyon üretir ve barındırırlar fakat, farklı büyüklüklerdeki tüm populasyonlar aynı oranda yer değiştirme biriktirirler.

Mutasyon, genetik sürüklenme ve seçilim etkileştiğinde üç süreç ortaya çıkar: (1) Zararlı aleller ortaya çıkar ve bunlar seçilim tarafından elemine edilirler; (2) nötral mutasyonlar ortaya çıkar ve bunlar şansa bağlı olarak ya fikse hale gelir ya da kaybolurlar; (3) avantaj sağlayan aleller ortaya çıkar ve bu aleller doğal seçilim tarafından hızla fiksasyona sürüklenirler. Toplam yer değiştirme oranının belirlenmesinde (2) ve (3) maddelerde verilen süreçlerin önem dereceleri tartışma konusudur.

Şüphesiz, genetik sürüklenme dışındaki diğer evrimsel mekanizmalarda çoğu kez iş başındadır. Yukarıdaki modelimizde doğal seçilim olayını biraz olsun işin içine katsak da benzer sonuçlar elde ederiz. Bazı mutasyonların zararlı iken diğerlerinin **nötral (neutral)** olduğunu varsayın. Zararlı mutasyonlar doğal seçilim tarafından elenecek ve hiçbir zaman fikse hale gelmeyecektir. Bu durumda, yer değiştirme oranı nötral mutasyonların oluşum oranına eşit olacaktır.

Evrim çalışan biyologlar böyle bir hesaplamanın gerçek populasyonlara uygulanması konusunda uyuşmazlık içindedirler. Tümü bir çeşit mutasyon ve bir çeşit seçilimin hesaba katılmadığında hemfikirdirler (bkz. Kutu 6.5). Bazı mutasyonlar seçiçi olarak avantajlı mutasyonlardır ve bunlar doğal seçilim tarafından genetik sürüklenme ile olacağından daha kesin ve hızlı bir şekilde fiksasyona sürüklenirler. Ancak, evrimciler, bunun ne sıklıkta meydana geldiği konusunda ikilem içindedirler.

Motoo Kimura (1983)'nın uzun süreden beri öncülüğünü yaptığı **nötral teori (neutral theory)** taraftarları, avantajlı mutasyonların çok nadir olduğunu ve çoğu genlerin alellerinin seçilim yönünden nötral olduğunu kabul ederler. Nötralistler populasyondaki çoğu gen için söz konusu olan evrimsel hızın gerçekten de nötral mutasyon oranına eşit olacağını kabul ederler.

Diğer taraftan, John Gillespie (1991)'nin uzun bir süreden beri hararetle öncülüğünü yaptığı **seleksiyonist teori** *veya* **seçilimci teori (selectionist theory)** taraftarları avantajlı mutasyonların ihmal edilmeyecek kadar yaygın olduğu yargısındadırlar. Seçilimciler çoğu populasyondaki çoğu gen için, yer değiştirme hızının avantajlı mutasyonlar üzerine olan doğal seçilimin etkisini yansıtacağını varsayarlar.

Nötralistler ile seleksiyonistler arasındaki anlaşmazlık henüz çözülmemiştir ve biz deneysel kanıtları sunmayı Bölüm 18'e bırakacağız. Yine de, modern evrimsel biyolojinin birçok yönü için nötral teori merkez konumundadır. Bu teori, DNA ve protein dizileri düzeyindeki seçilimin belirlenmesi için bir sıfır model (null model) oluşturur (bkz. Bölüm 18 ve 19). Keza, nötral teori DNA dizi verileri kullanılarak ortak atanın yaşının tahmin edilmesinde kullanılan **moleküler saat (molecular clock)** için teorik temeli oluşturur (bkz. Bölüm 13).

KUTU 6.5 Genetik sürüklenme altında evrimsel yer değiştirme oranı

Burada, genetik sürüklenme iş başında olan tek evrimsel mekanizma olduğunda, evrimsel yer değiştirme oranının mutasyon oranına eşit olacağına ilişkin bir hesaplamayı gösteriyoruz (Kimura 1968).

N büyüklüğünde bir diployit populasyon varsayın. Populasyonda, ilgilenilen lokusun $2N$ aleli vardır. Burada "aleller" terimi ile, aleller aynı olsun veya olmasın, bunların söz konusu genin kopyaları olduğunu söylemek istiyoruz. Nesilde alel başına seçilim yönüyle nötral mutasyonların oranının v olduğunu ve her mutasyonun populasyonda daha önce bulunmayan yeni bir alel oluşturduğunu varsayalım. Buna göre mutasyon ile her nesilde,

$$2Nv$$

sayıda yeni alel oluşturulacaktır. Tüm yeni alellerin seçilim yönüyle nötral olduğunu varsaydığımız için, genetik sürüklenme işbaşında olan tek evrimsel güçtür. Her bir yeni alel, fiksasyona sürüklenmek için, populasyondaki diğer herhangi bir alel ile aynı şansa sahiptir. Söz konusu bu şans yeni alelin frekansına eşit olup şu şekilde ifade edilir:

$$\frac{1}{2N}$$

Bu nedenle, her nesilde, mutasyon ile üretilmiş ve akıbetleri fiksasyon olan yeni alellerin sayısı şöyledir:

$$2Nv \times \frac{1}{2N} = v$$

Aynı varsayım her nesil için geçerlidir. Bu nedenle, ilgilenilen lokustaki evrim hızı nesil başına v sayıda yer değiştirmedir.

Nötral mutasyonların oranı olan v ile ne ifade etmek istediğimizi detaylı olarak açıklamak bu kitabın diğer bölümlerinde yapılan tartışmalar için yararlı olacaktır. Söz konusu lokusun L amino asit uzunluğuna sahip bir proteini kodlayan bir gen olduğunu varsayalım. Keza u her nesilde kodon başına mutasyon oranı olsun. İncelenen lokustaki toplam mutasyon oranı şu şekilde verilir:

$$\mu = uL(d + a + f) = uLd + uLa + uLf$$

Formüldeki d kodonda meydana gelen zararlı değişmeler oranı, a ise seçilim yönüyle avantajlı değişmeler oranı, f ise seçilim yönüyle nötral olanların oranı olup $d + a + f = 1$'dir. Yukarıdaki formülün en sağında bulunan uLf'nin daha önce bulduğumuz v'ye eşit olduğuna dikkat edin.

Yer değiştirme oranının v'ye eşit olduğunu göstermekle, d ve a'nın her ikisinin de sıfıra eşit olduğunu kabul etmekteyiz. Elbette ki, gerçek bir populasyonda çoğu mutasyonlar zararlıdır ve d sıfır değildir. Bu durum bizim yer değiştirme oranı ile ilgili hesaplamamızı değiştirmez. Çünkü zararlı aleller doğal seçilim tarafından elenir ve bunlar evrimsel yer değiştirme oranına katkıda bulunmazlar.

Nötral teorinin savunucuları a'nın yaklaşık olarak sıfıra eşit olduğunu ve f'nin de a'dan çok daha büyük olduğunu kabul ederler. Bu nedenle, nötralistler evrimsel yer değiştirme oranının daha çok nötral mutasyonlar ve genetik sürüklenme tarafından belirlendiğini ve bu değerin burada hesapladığımız gibi $v = uLf$ oranında olacağını varsayarlar.

Seleksiyonist teorinin savunucuları ise, a'nın ihmal edilmeyecek kadar büyük olduğunu ve evrimsel yer değiştirme oranının önemli oranda avantaj sağlayan aleller lehine işleyen doğal seçilimin aktivitesi ile etkileneceğini kabul ederler.

Özetle, genetik sürüklenme adaptasyonel olmayan bir evrimsel mekanizmadır. Sadece şansa bağlı örnekleme hatasının bir sonucu olarak, alel frekansları bir nesilden diğerine değişebilir. Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda ve özellikle çok sayıda nesil üzerinde işlediğinde en güçlüdür. Genetik sürüklenme, sonunda bazı alellerin fiksasyonuna, diğerlerinin kaybolmasına, ve sonuçta toplam genetik çeşitliliğin azalmasına yol açar.

6.3 Rastgele Olmayan Çiftleşme

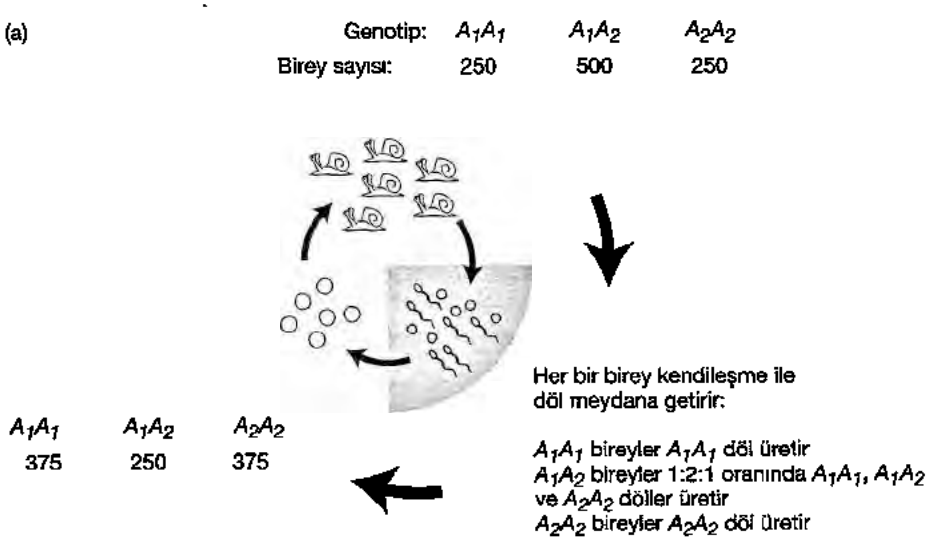
Hardy-Weinberg analizinin son koşulu populasyondaki bireylerin rastgele çiftleşmesidir. Bu seksiyonda bu koşulu biraz esnetip populasyondaki bireylerin rastgele olmayan bir şekilde çiftleşmelerine izin vereceğiz. Rastgele olamayan çiftleşme kendi başına evrime neden olmaz. Bununla birlikte, rastgele olamayan çiftleşme evrim üzerine dolaylı derin etkilere sahiptir.

Rastgele olamayan çiftleşmenin en yaygın olanı ve burada odaklanacağımız çeşidi **soyiçi üreme (inbreeding)**'dir. Soyiçi üreme genetik olarak akraba bireyler arasındaki üremeyi ifade eder. Bir populasyonun genetiği üzerinde soyiçi üremenin etkisi, Hardy-Weinberg dengesine göre beklenen oranlar ile karşılaştırıldığında homozigotların frekansını artırmasıdır.

Hardy-Weinberg varsayımlarına göre beklenenlerle karşılaştırıldığında, soyiçi üreme heterozigotların frekansında azalmaya ve homozigotların frekansında ise artmaya neden olur.

Bu artışın nasıl gerçekleştiğini göstermek için, soyiçi üremenin en ekstrem örneği olan kendi kendini dölleme ya da kendileşmeyi ele alacağız. A_1 ve A_2 alellerinin her birinin 0,5'lik bir başlangıç frekansına sahip olduğu, Hardy-Weinberg dengesinde bir populasyon olduğunu varsayın. Buna göre, A_1A_1 bireylerin frekansı 0,25, A_1A_2 bireylerin frekansı 0,5 ve A_2A_2 bireylerin frekansı ise 0,25'dir (Şekil 19a). Bu populasyonda 1000 bireyin var olduğunu kabul edin: 250 A_1A_1, 500 A_1A_2 ve 250 A_2A_2. Eğer populasyondaki tüm bireyler kendileşme ile ürerlerse, homozigot atalar hepsi homozigot olan dölleri üretirken, heterozigot atalar yarısı homozigot ve yarısı heterozigot olan dölleri üretecektir. Populasyonumuzdaki 1000 döl arasında 375'i A_1A_1, 250'si A_1A_2 ve 375'i A_2A_2 olacaktır. Eğer bu populasyon iki nesil daha kendileşmeye devam edecek olursa, bu durumda son nesildeki her 1000 birey arasında, her homozigot tipine ait 468,25 oranında homozigot ve 62,5 oranında heterozigot olacaktır (Şekil 6.19b). Heterozigotların frekansı her nesilde yarıya düşmekte ve homozigotların frekansı ise artmaktadır.

Bireyler kendileştiğinde Hardy-Weinberg analizinin 2. sonucu bozulur: Yani, alel frekanslarını çarpmak suretiyle genotip frekanslarını tahmin edemeyiz. Üçüncü nesilde, Şekil 6.19b'de verilen, hem A_1 hem de A_2 frekanslarının halen 0,5 olduğuna dikkat edin. Ancak, heterozigotların frekansı 2(0,5)(0,5) ile hesaplanandan çok daha düşüktür. Hardy-Weinberg'e göre beklenenlerle karşılaştırıldığında, bir heterozigot noksanlığı ve bir homozigot fazlalığı vardır. Kendileşme ile ilgili ortaya çıkan genel durum Tablo 6.1'de cebirsel olarak gösterilmektedir.



(b)

Genotip:	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
Birey sayısı:	250	500	250	Nesil 0
	375	250	375	Nesil 1
	437,5	125	437,5	Nesil 2
	468,75	62,5	468,75	Nesil 3

Şekil 6.19 Soyiçi üreme genotip frekanslarını değiştirebilir (a) Bu şekil 1000 bireyden oluşan hayali bir salyangoz populasyonunda bir neslin erginlerinden (şeklin üstündeki kısım) sonraki neslin zigotlarına (alt sol taraf) genotip frekanslarını göstermektedir. A_1 ve A_2 alellerinin her ikisinin frekansı da 0,5'tir. Renkli çubuklar her bir genotipe sahip birey sayısını göstermektedir. Her bir birey kendileşme ile üremektedir. Homozigot bireyler sadece homozigot döller, heterozigot bireyler ise hem heterozigot hem homozigot döller verir. Böylece, homozigotların frekansı artarken heterozigotların frekansı azalır. (b) Burada verilen çubuklar, eğer bu populasyon iki nesil daha kendileşmeye devam edecek olursa genotip frekanslarına ne olacağını göstermektedir.

Tablo 6.1 Kendileşen ardışık nesillerle genotip frekanslarında değişimler

A_1 alelinin frekansı p ve A_2 alelinin frekansı da q'dir. Nesilden nesile alel frekanslarının değişmediğine, sadece genotip frekanslarının değiştiğine dikkat edin. Crow (1983)'den uyarlanmıştır.

	Genotip frekansları		
Nesil	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
0	p^2	$2pq$	q^2
1	$p^2 + (pq/2)$	pq	$q^2 + (pq/2)$
2	$p^2 + (3\,pq/4)$	$pq/2$	$q^2 + (3\,pq/4)$
3	$p^2 + (7\,pq/8)$	$pq/4$	$q^2 + (7\,pq/8)$
4	$p^2 + (15\,pq/16)$	$pq/8$	$q^2 + (15\,pq/16)$

Soyiçi üreme söz konusu olduğunda Hardy-Weinberg sonuç 1'e ne olur? Soyiçi üreme varlığında alel frekansları nesilden nesile değişir mi? Burada verdiğimiz sayısal örnekte bunlar değişmez. Tablo 6.1'in en son satırında verilen populasyon tarafından oluşturulan gen havuzundaki A_1 alel frekansını hesaplayarak genel durumu kontrol edebiliriz. Gen havuzunda A_1 alelinin frekansı, populasyondaki A_1A_1 erginlerinin frekansı $\left(= p^2 + \frac{15pq}{16} \right)$ ile A_1A_2 erginlerin frekansının yarısının $\left(= \frac{1}{2}\left[\frac{pq}{8}\right] \right)$ toplamına eşittir. Bunlar bize şunu verir:

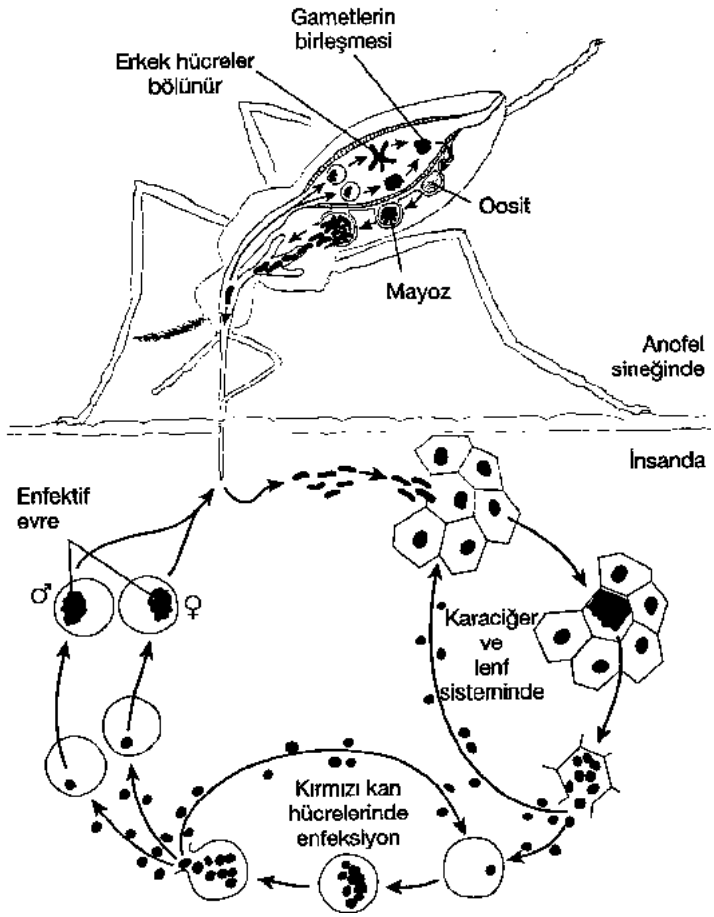
$$p^2 + \frac{15pq}{16} + \frac{1}{2}\left[\frac{pq}{8}\right] = p^2 + \frac{15pq}{16} + \frac{pq}{16} = p^2 + pq$$

Şimdi de q yerine $(1-p)$'yi koyarsak, bu bize $p^2 + p(1-p) = p$'yi verir. Elde edilen frekans değeri, Tablo 6.1'in ilk satırındaki kullandığımız başlangıç A_1 frekans değeri ile aynıdır. Soyiçi üreme nesilden nesile genotip frekanslarında değişmeye neden olsa da, alel frekanslarında değişmeye neden olmaz. Bu nedenle, soyiçi üreme kendi başına bir evrimsel mekanizma değildir. Yine de, daha sonra göreceğimiz gibi, soyiçi üreme önemli evrimsel sonuçlara sahiptir.

Soyiçi Üreme Üzerinde Deneysel Çalışma: Malarya Paraziti

Soyiçi üreme büyük bir homozigot fazlalığı ürettiğinden, Hardy-Weinberg analizi doğada soyiçi üremenin belirlenmesinde kullanılabilir. Örnek olarak, Yeni Gine'de bir sıtma paraziti üzerine yapılmış bir çalışmayı (Paul vd. 1995) ele alacağız. Bu protozoonun, *Plasmodium falciparum*, yaşam döngüsü sivrisineklerde ve insanlarda geçer (Şekil 6.20). Parazitin yaşam döngüsündeki tek diployit evre sivrisinekte geçer: Bu diployit dönem, sivrisineğin orta bağırsak duvarında geçmekte olan oosit evresidir. İnsan karaciğer ve kırmızı kan hücrelerini enfekte ettiği ve sivrisineğe bulaştığı diğer dönemlerde haployittir.

P. falciparum'un biyolojisi soyiçi üremenin bu türde yaygın olabileceğini göstermektedir. Bu açıklama şu mantığa dayanır: Yıllar önce, W. D. Hamilton (1967) tek bir dişi parazit ya da parazitoid yeni bir konağa kolonize ettiğinde eşey oranını beklenenin dışında gözlemiştir. Örneğin, Hamilton'ın çalıştığı incir yaban arılarında, incirleri tek başına kolonize eden dişiler, erkeklerden ziyade çok daha fazla dişi döl verme eğiliminde idi. Hamilton böyle bir stratejisinin neden evrimleştiğini gösteren matematiksel formülünü geliştirmek için konunun üzerine gitti ve bu durumun kurucuların yaygın olarak tek bir dişiden oluştuğu tüm parazitlerde meydana gelebileceğini çıkarsadı (Hamilton 1967, 1979; aynı zamanda bkz. Read vd. 1992). Bu



Şekil 6.20 Sıtma paraziti *P. falciparum*'un yaşam döngüsü Oosit (portakal rengi) diployittir; parazitin yaşam döngüsündeki diğer dönemlerin hepsi (mavi, kırmızı ve yeşil) haployittir.

konunun özü şudur: erkek ve kız kardeşler arası çiftleşmenin kural olduğu türlerde, dişiler sadece, kendi kızlarının döllenmesini garanti altına alacak kadar erkek üretirlerse, bu dişiler daha fazla sayıda torun döllere sahip olacaklardır.

Bu olayın malarya paraziti ile ilgisi nedir? Karen Day'in laboratuvarında çalışan R.E.L. Paul ve meslektaşları (1995) *P. falciparum*'un bulaşma döneminde dişi ağırlıklı (dişiler erkeklerden daha fazla) bir eşey oranı gözlemişlerdir. Araştırmacılar, Hamilton'un keşfetmiş olduğu olgunun çalışmış oldukları parazit populasyonunda işler durumda olduğu hipotezini öne sürmüşlerdir. Sıtma, Yeni Gine'de yaygın olduğu halde, aktarım oranı nispeten düşüktür. Bu, enfeksiyonlu her insanın sadece bir veya birkaç *P. falciparum* genotipine sahip olduğu anlamına gelir. Ayrıca, öyle görülüyor ki, sivrisinekler tarafından alınacak *Plasmodium* çeşidini üretecek olan bir insan kırmızı kan hücrelerindeki her bir enfeksiyon dönemi tek tip genotipe sahip hücrelerle sınırlı olabilir. Buradan çıkarılan sonuç, her bir sivrisineğin bir, ya da en fazla iki, farklı genotipte *P. falciparum* hücreleri tarafından enfekte olma eğiliminde olduğudur. Aslında, sivrisineğin aldığı hücrelerin hepsi tek bir dişinin dölleridir. İşte, Paul meslektaşlarının dişi ağırlıklı eşey oranını tespit ettikleri dönem bu enfeksiyon dönemidir. Az sayıda erkek hücre sivrisinek içinde bölünmeyle oluşur ve diployit oositi oluşturmak için dişi hücreler ile (genellikle kardeş hücreleri) birleşir. Eğer bu hipotez doğru ise, oluşan oositler yüksek soyiçi üremenin ürünleri olmalı ve oldukça yüksek homozigot fazlalığı göstermelidir.

Paul ve meslektaşları *P. falciparum*'un protein-kodlayan şu üç geni (*MSP-1*, *MSP-2* ve *GLURP*) için oositlerin alel ve genotip frekanslarını hesapladılar. Bu araştırma-

Tablo 6.2 **Sıtma paraziti *Plasmodium falciparum*'un üç polimorfik gen için alel frekansları**

MSP-2		*MSP-1*		*GLURP*	
Alel	**Gözlenen Frekanslar**	**Alel**	**Gözlenen Frekanslar**	**Alel**	**Gözlenen Frekanslar**
A_1	0,02	A_1	0,02	A_1	0,07
A_2	0,06	A_2	0,26	A_2	0,42
A_3	0,18	A_3	0,19	A_3	0,28
A_4	0,27	A_4	0,32	A_4	0,08
A_5	0,12	A_5	0,12	A_5	0,15
A_6	0,08	A_6	0,09		
A_7	0,05				
A_8	0,07				
A_9	0,09				
A_{10}	0,06				

Kaynak: Paul vd. (1995)'teki Şekil 1'den hesaplanmıştır.

cılar önce dişi sivrisinekleri disekte ettiler ve sineklerin mide duvarındaki oositleri izole ettiler. Araştırmacılar, daha sonra bu oositlerden DNA izole ederek bu DNA'yı alelik varyasyonları belirlemek için analiz ettiler. Protein kodlayan lokusların üçü de polimorfik, yani birden fazla alele sahipti. Edinilen veriler, populasyondaki farklı aleller için bir frekans tahmini (Tablo 6.2) ve örneklemdeki heterozigot ve homozigotların sayısını (Tablo 6.3) vermektedir.

Araştırmacıların hesapladıkları alel ve genotip frekansları Hardy-Weinberg koşullarına göre beklenen alel ve genotip frekanslarına uymakta mıdır? Bu soruya verilecek cevap, yüksek bir sesle hayırdır (Tablo 6.3). Paul ve arkadaşlarının tahminine uygun olarak, parazit populasyonda homozigot oranında büyük bir fazlalık ve buna bağlı olarak da heterozigot oranında azalma vardır.

Kesin olarak söylemek gerekirse, homozigot fazlalığı, malarya populasyonunda Hardy-Weinberg koşullarından bir veya birkaçının bozulduğunu gösterir. Ancak, Paul ve meslektaşlarının tespit etmiş oldukları derecede yüksek bir homozigot fazlalığı sadece rastgele olmayan çiftleşme tarafından kolaylıkla meydana getirilebilir. Araştırmacıların parazitin üreme biyolojisi üzerine yapmış oldukları gözlemler ile bağlantılı olarak, Tablo 2.3 ve 6.3'teki veriler Yeni Gine'deki *P. falciparum*'un gerçekten soyiçi üreme gösterdiklerine inandırıcılık kazandırmaktadır.

Tablo 6.3 ***P. falciparum*'un üç lokusunda gözlenen homozigot ve heterozigot sayısı**

Her bir durumda, belli bir genotipe sahip bireylerin gözlenen oranı, Hardy-Weinberg denge prensibinin ön gördüğü çiftleşme rastgele olacak ve hiç mutasyon, hiç seçilim, hiç göç ya da genetik sürüklenme olmayacak koşulları sağlandığında beklenen sayı ile karşılaştırılmaktadır. Her üç lokus için de gözlenen-beklenen arasındaki farklar istatistiksel olarak önemlidir ($P < 0,01$; bkz. Kutu 5.5).

	(a) MSP-2		*(b) MSP-1*		*(c) GLURP*	
	Gözlenen	**Beklenen**	**Gözlenen**	**Beklenen**	**Gözlenen**	**Beklenen**
Homozigotlar	55	10	38	9	40	12
Heterozigotlar	9	54	1	30	1	29

KUTU 6.6 Soyiçi üreyen bir populasyonda genotip frekansları

Burada soyiçi üremeyi Hardy-Weinberg analizine ekliyoruz. A_1 alelinin frekansının p ve A_2 alelinin frekansının q olduğu, bir lokusta iki alel bulunan bir populasyon düşünün. Rastgele çiftleşmenin olduğu bir populasyon için yapacağımız gibi gen havuzundaki gametlerin birbirlerini bulmasına izin vererek, bir sonraki nesilde genotip frekanslarını hesaplayabiliriz. Soyiçi üremenin işe kattığı çarpıklık gen havuzunun tam anlamıyla karışmış olmamasıdır. Örneğin, gen havuzunda bir yumurta ile birleşecek bir spermin, taşıdığı alel bakımından iki çeşit olmasını bekleriz: Birinci çeşit **ortak atadan kalıtımla özdeş (identical by descent)** olması nedeniyle yumurtadaki ile aynı olmayan alele sahip olanların oluşturduğu sperm fraksiyonu $(1 - F)$ ve ortak atadan kalıtımla özdeş olması nedeniyle (çünkü bunlar yumurtayı veren dişilerin akrabalarınca üretilmiştir) yumurtadaki ile aynı alele sahip olanların oluşturulduğu F ile ifade edilen sperm fraksiyonu. Bu verilenlere göre, genotip frekansları aşağıdaki gibi hesaplanır.

- **A_1A_1 homozigotlar:** A_1A_1 genotipine sahip homozigotların oluşmasını bekleyeceğimiz iki yol vardır. Birinci yol, A_1 aleline sahip bir yumurtanın (p olasılığında), ortak atadan geldiği için değil de, sadece şansa bağlı olarak yine A_1 aleli taşıyan bir spermle döllenmesidir. Akraba olmayan bir A_1 sperminin gen havuzundaki frekansı $p(1 - F)$'dir, dolayısıyla, şans eseri bir A_1A_1 homozigotun oluşma olasılığı:

$$p \times p(1 - F) = p^2(1 - F)$$

dir. Homozigot elde etmenin ikinci yolu ise, A_1 aleline sahip bir yumurtanın (böyle bir olayın olasılığı p'dir), ortak atadan gelen bir A_1 spermi ile (bunun olasılığı F'dir) döllenmesidir. A_1A_1 genotipine sahip bir homozigotun bu yolla oluşma olasılığı pF'dir. A_1A_1 genotipine sahip bir homozigotun birinci veya ikinci yolla oluşma olasılığı, bu iki olay ile oluşanların toplamına eşittir. Yani,

$$p^2(1 - F) + pF$$

dir.

- **A_1A_2 heterozigotlar:** A_1A_2 heterozigotlarını elde etmenin iki yolu vardır. Birinci yol A_1 aleline sahip bir yumurtanın (olasılığı p olan bir durum), akraba olmayan bir A_2 spermi ile döllenmesidir. Akraba olmayan A_2 sperminin frekansı $q(1 - F)$'dir. Dolayısıyla, bu yolla bir heterozigot elde etme olasılığı $pq(1 - F)$'dir. İkinci yol, bir A_2 yumurtanın (olasılık: q), akraba olmayan bir A_1 spermi ile [olasılık: $p(1 - F)$'dir] döllenmesidir. İkinci yolla bir heterozigot elde etme olasılığı $qp(1 - F)$'dir. Bir heterozigotu her iki yoldan biri ile elde etme olasılığı, bu iki yolun olasılıklarının toplamına eşittir. Yani,

$$pq(1 - F) + qp(1 - F) = 2pq(1 - F)$$

dir.

- **A_2A_2 homozigotlar:** A_2A_2 homozigotlarını iki yolla elde edebiliriz. Birinci yol, bir A_2 yumurtanın (olasılık: q), akraba olmayan bir A_2 spermi ile [olasılık: $q(1 - F)$] döllenmesidir. İkinci yol, bir A_2 yumurtanın (olasılık: q), ortak atadan gelmesi nedeniyle A_2 olan bir spermi ile (olasılık: F) döllenmesidir. Buna göre, bir A_2A_2 homozigotu elde etmenin toplam olasılığı şudur:

$$q^2(1 - F) + qF$$

Okuyucular isterlerse genotip frekans toplamlarının 1 ettiğini gerekli hesaplamaları yaparak ispatlayabilirler.

Soyiçi Üremenin Genel Analizi

Soyiçi üreme ile ilgili şimdiye kadarki uygulamalarımız sadece kendi kendine döllenme ve kardeş çiftleşmesi ile sınırlandırılmıştır. Fakat, soyiçi üreme kuzenler gibi daha uzak akrabalar arasında meydana gelen çiftleşme ile de ortaya çıkabilir. Kendileşmeden daha az ekstrem olan diğer soyiçi üreme tipleri de aynı etkileri (homozigotların oranını artırma), fakat daha yavaş şekilde, doğurabilir. Soyiçi üremenin genel bir matematiksel uygulanması için, populasyon genetikçileri **akrabalı üreme katsayısı** *veya* **soyiçi üreme katsayısı (coefficient of inbreeding)** denen teorik bir araç kullanırlar. Bu sayı F ile gösterilir ve bir bireydeki iki alelin **ortak atadan kalıtımla özdeş** olma (yani bir bireydeki her iki alel, geçmiş herhangi bir nesildeki ortak ata alelden gelmektedir) olasılığı olarak tanımlanır. Kutu 6.6, soyiçi üreme hariç diğer Hardy-Weinberg koşullarına uyan bir populasyonda genotip frekanslarının şöyle olacağını göstermektedir:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$p^2(1 - F) + pF$	$2pq(1 - F)$	$q^2(1 - F) + qF$

Okuyucular, yukarıdaki formüllerde $F = 0$ değerini kullanarak orijinal Hardy-Weinberg genotip oranlarının, $F = 0{,}5$ değerini kullanarak da Tablo 6.1'deki 1. nesilde verilen kendileşmeyi gösteren oranların doğruluğunu saptayabilirler.

Gen havuzunda çok sayıda alel bulunduğunda da aynı mantık geçerlidir. Buna göre, gen havuzunda A_iA_i ile göstereceğimiz herhangi bir homozigotun frekansı şu şekilde verilir:

$$p_i^2(1 - F) + p_iF$$

ve A_iA_j ile göstereceğimiz herhangi bir heterozigotun frekansı ise şu şekilde verilir:

$$2p_ip_j(1 - F)$$

bu iki ifadede verilen p_i, A_i alelinin frekansı, p_j ise A_j alelinin frekansıdır.

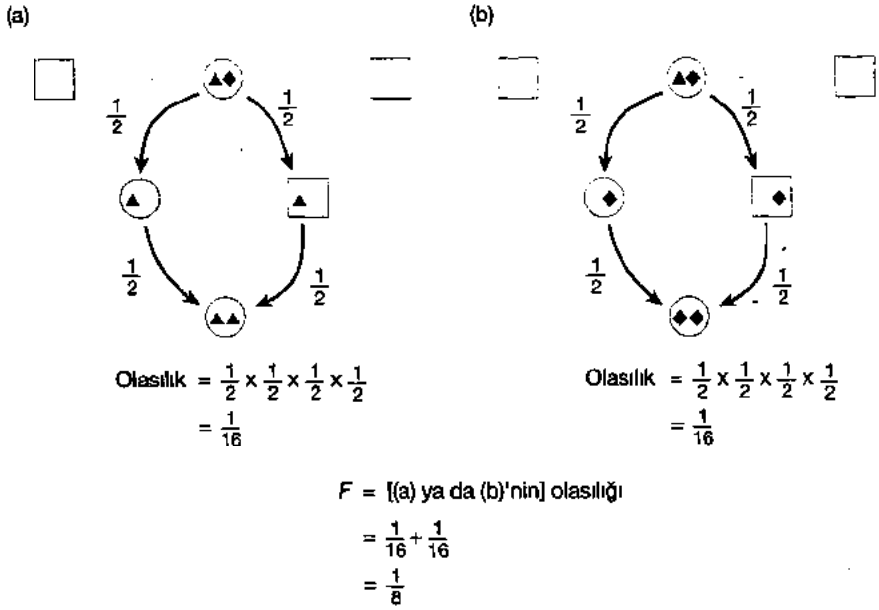
Bir populasyondaki heterozigot bireyler fraksiyonunu veren son ifade (yani populasyon heterozigotluğu) $(1 - F)$ ile orantılıdır. Eğer soyiçi üreme gösteren bir populasyonun heterozigotluğunu (H_F), rastgele çiftleşme gösteren bir populasyonun heterozigotluğu (H_0) ile karşılaştırırsak şöyle bir ilişki ortaya çıkacaktır:

$$H_F = H_0(1 - F)$$

F'in 0'dan büyük olduğu her durumda soyiçi üreme gösteren bir populasyondaki heterozigotların frekansı, rastgele çiftleşme gösteren bir populasyondaki heterozigotların frekansından düşüktür.

F'nin Hesaplanması

Gerçek populasyonlarda soyiçi üreme derecesini ölçmek için, F'yi hesaplayacak bir yola ihtiyacımız vardır. Bunu yapmak doğrudan bir pediğri (bireyler arası kanbağı ilişkisini gösteren bir diyagram) gerektirir. Şekil 6.21 yarı-kardeşlerin (kuzenlerin) kızı olan bir dişiyi veren bir pediğriyi göstermektedir. Bu dişinin ortak atadan kalıtımla özdeş alelleri alabileceği iki yol vardır. Birincisi, bu dişi büyükananın "yeşil üçgen" alelinin iki kopyasını alabilir (Şekil 6.21a). Eğer büyükana üçgenle gösterilen aleli hem



Şekil 6.21 Bir pediğriden *F*'nin hesaplanması Bu şeklin (a) ve (b) kısımlarında, kareler erkekleri ve daireler dişileri temsil etmektedir. Oklar gametler aracılığıyla alellerin atalardan döllere geçişini göstermektedir. Yeşil üçgen ve mavi baklava dilimi belli bir lokustaki alelleri temsil etmektedir.

oğluna hem de kızına aktarır, bu kız ve oğlan da söz konusu aleli kendi kızlarına aktarırlarsa bu durum ortaya çıkar. Bu senaryo için toplam olasılık $\frac{1}{16}$ dır. İkinci yol bu dişinin büyükanasının "mavi baklava dilimi" alelinin iki kopyasını almasıdır (Şekil 6.21b). Bu senaryo için toplam olasılık $\frac{1}{16}$ dır. Buna göre yarı-kardeşlerin kızlarının birinci ya da ikinci yolla ortak atadan kalıtımla özdeş iki alele sahip olma olasılığı $\frac{1}{16} + \frac{1}{16} = \frac{1}{8}$ dir. Buna göre, yarı-kardeşlerin bir dölü için $\frac{1}{8}$ dir.

Soyiçi Üreme Depresyonu veya Soyiçi Üreme Baskısı

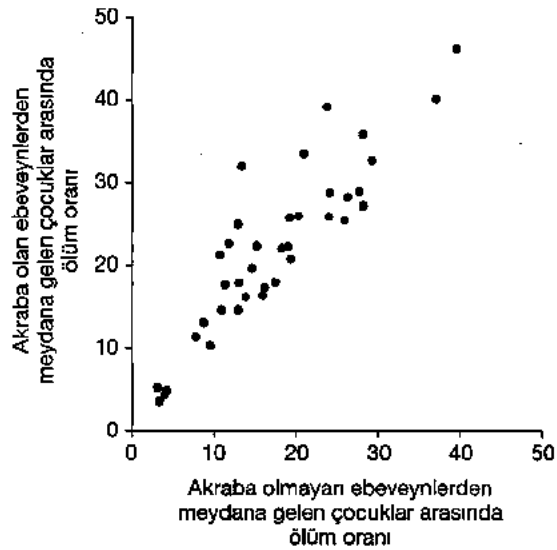
Soyiçi üreme, eğer zararlı aleller için homozigot olan döller meydana getirirse, ortalama uyum gücünde azalmaya neden olabilir.

Soyiçi üreme doğrudan alel frekanslarını değiştirmese de, yine de bir populasyonun evrimini etkileyebilir. Soyiçi üremenin evrim için en önemli sonuçlarından biri soyiçi depresyonudur.

Soyiçi üreme depresyonu genellikle zararlı resesif alellerin seçilim ile yüz yüze kalması sonucu ortaya çıkar. Bu olayın nasıl işlediğini görmek için, fonksiyon kaybına neden olan mutasyonlar tarafından oluşturulan ekstrem durumu düşünün. Bu aleller sıklıkla resesiftir. Çünkü, tek bir yabanıl tip alel, çoğu durumlarda normal fenotipi verecek olan, halen yeterince fonksiyonel proteini üretebilir. Fonksiyon kaybı mutasyonlar heterozigot durumda uyum gücü üzerine hiçbir etki yapmayabildiği halde, homozigot durumda öldürücü olabilirler. Bir populasyondaki homozigot bireylerin oranını artırmak suretiyle, soyiçi üreme zararlı resesif alellerin fenotipleri etkileme frekansını artırır. Soyiçi üreme depresyonu, bu zararlı alellerin populasyondaki döllerin uyum gücü üzerine olan etkisini ifade eder

İnsanlar üzerinde yapılan çalışmalar, gerçektende soyiçi üremenin zararlı resesif alelleri seçilim ile yüz yüze bıraktığını göstermekte ve çok sayıda çalışmadan edinilen veriler birbirleri ile uyumlu olarak, birinci derece kuzen çocuklarının, akraba olmayanların çocuklarına göre daha yüksek ölüm oranına sahip olduğunu göstermektedir (Şekil 6.22). Kuvvetli soyiçi üreme depresyonu aynı zamanda baskı altındaki hayvan populasyonlarında da sıklıkla gözlenmiştir (örneğin, Hill 1974; Ralls vd. 1979).

Doğal populasyonlarda soyiçi üreme depresyonu ile ilgili en iyi çalışmalar muhtemelen, soyiçi üremenin deneysel olarak çalışılabildiği çiçekli bitkilerle yapılanlardır. Birçok angiospermde, elle yapılan tozlaştırma aracılığıyla aynı ebeveynden kendileşmiş ve soydışı üreme ile oluşturulmuş döller üretilebilir. Böylesi denemelerde, soyiçi üreme depresyonu şu şekilde tanımlanabilir:



Şekil 6.22 İnsanlarda soyiçi üreme depresyonu Bu grafikte verilen noktaların her biri bir insan populasyonu için çocukluk yaşındaki ölüm oranını temsil etmektedir. Yatay eksen, akraba olmayan ebeveynlerin çocuklarında ölüm oranını, dikey eksen birinci derece kuzenler olan ebeveynlerin çocuklarında ölüm oranını göstermektedir. Grafikteki gri çizgi, belirtilen iki durumda çocuk ölüm oranları eşit olsaydı noktaların dizileceği yeri göstermektedir. Çocuk yaştaki ölüm oranları populasyonlar arasında büyük oranda değişiklik gösterse de, her zaman kuzen çocuklarında görülen ölüm oranı, akraba olmayan ebeveynlerin çocuklarında görülen ölüm oranından daha yüksektir -genellikle %4 oranında. Bittles ve Neel (1994)'de verilen verilerden uyarlanmıştır.

$$\delta = 1 - \frac{w_s}{w_o}$$

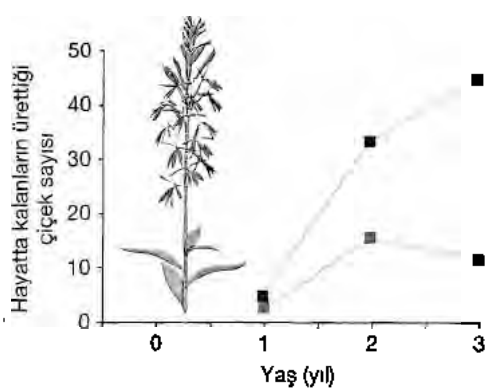
bu formülde verilen w_s kendileşmiş, w_0 ise soydışı üreme ile üretilmiş döllerin uyum gücüdür. Bu tanımlama, soyiçi üreme depresyonu düzeyinin türler arasında karşılaştırılabilir kılar. Deneysel çalışmalardan üç farklı model ortaya çıkmaya başlamıştır.

Birincisi, bitkiler bazı çevresel stresler yaşadıklarında soyiçi üremenin etkilerini saptamak sıklıkla en kolaydır. Örneğin, Michele Dudash (1990) sabatya (*Sabatia angularis*) adı verilen bitkinin kendileşmiş ve soydışı üreme ile üretilmiş bireylerini büyüme ve üreme bakımından karşılaştırdığında, sera ya da bahçelerde yetiştirilen bitkilerin bir derece soyiçi üreme depresyonu gösterdiklerini, fakat bu bitkiler tarlaya ekildiklerinde bitkilerin çeşitlenme performansının daha kuvvetli olduğunu gözlemiştir. Lorne Wolfe (1993) *Hydrophyllum appendiculatum* adlı bitkiyle yaptığı çalışmadan benzer sonuçlar elde etmiştir: Kendileşmiş ve soydışı üreme ile üretilmiş bireyler ayrı ayrı yetiştirildiklerinde eşit uyum gücüne sahipken, rekabet altında birlikte yetiştirildiklerinde önemli derecede farklılık göstermişlerdir. Yaygın bir tek yıllık bir bitki olan kap kına çiçeği (*Impatiens capensis*)'nde, McCall vd. (1994), deneyleri sırasında beklenmedik bir böcek sürüsü oluştuğunda en güçlü soyiçi üreme depresyonunun hayatta kalma oranı üzerinde olduğunu gözlemişlerdir.

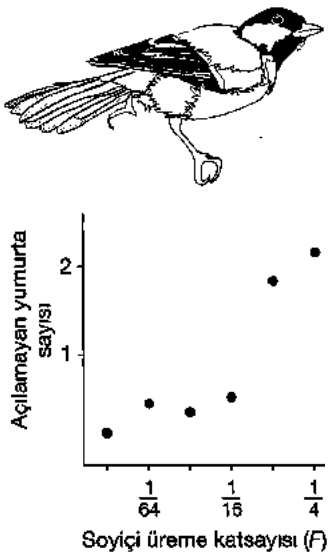
İkincisi, soyiçi üremenin etkilerinin yaşam döngüsünün daha ileri dönemlerinde (örneğin, çimlenme ve filiz verme dönemlerinde değil) ortaya çıkması çok daha olasıdır. Bu durum çarpıcıdır (Şekil 6.23). Böyle bir durum neden söz konusudur? Wolfe (1993) **anasal etki (maternal effect)**'nin —özellikle tohumlardaki depo besin maddesi aracılığı ile tohum veren ananın döllerin fenotipi üzerine etkisinin— zararlı allelerin etkisini yaşamın daha ileri dönemlerine kadar maskeleyebileceğini ileri sürer.

Üçüncüsü, soyiçi üreme depresyonu aile soy hatları arasında değişkenlik gösterir. Michele Dudash ve meslektaşları (1997) *Mimulus guttatus* bitkisinin tek yıllık iki populasyonuna ait bir dizi ailenin her birisinden soyiçi üreme ile üretilmiş bireyleri, soydışı üreme ile üretilmiş bireyler ile büyüme ve üreme performansları yönünden karşılaştırmışlardır. Bazı aileler soyiçi üreme depresyonu göstermiş; bazıları üreme tipinin fark edilir bir etkisini göstermemiş; diğer bazıları ise soyiçi üreme varlığında bir performans artışı göstermişlerdir.

Soyiçi üreme depresyonu doğal hayvan populasyonlarında da belgelenmiştir. Büyük baştankara (*Parus major*) adlı kuş türünün iki ayrı populasyonu üzerinde yapılan uzun süreli çalışmalar, soyiçi üreme depresyonun üreme başarısı üzerine güçlü etkilere sahip olduğunu göstermiştir. Paul Greenwood ve meslektaşları (1978) soyiçi üremeyi birinci derece kuzenler ya da yakın akraba bireylerin çiftleşmesi olarak tanımlamışlar ve soyiçi üreme ile oluşan kuluçkaların bireylerinin hayatta kalma oran-



Şekil 6.23 Çiçekli bitkilerde soyiçi üreme depresyonu bireyler yaşlandıkça artar Şekilde verilen grafik, çok yıllık bir bitki olan kardinal çiçeği (*Lobelia cardinalis*)'nde, kendileşme ile oluşmuş bireyler (kırmızı kutular) ile soy dışı üreme ile oluşmuş bireyler (mavi kutular) için, zamanın (yaşın) bir fonksiyonu olarak verilen çiçek sayısını (bir uyum gücü ölçüsü olarak) karşılaştırmaktadır. Performanstaki farklılık yaşlanma ile birlikte artmakta olup, bu da soyiçi üreme depresyonunun yaşla birlikte arttığına işaret etmektedir. Johnston (1992)'dan alınmıştır. Copyright ©1992 Evolution. İzin alınarak basılmıştır.



Şekil 6.24 Büyük baştankarada, soyiçi üreme yumurtaların başarısızlığını arttırır van Noordwijk ve Scharloo (1981)'den alınmıştır. Copyright ©1992 Evolution. İzin alınarak basılmıştır.

ların, soydışı üreme ile oluşanlarınkinden daha düşük olduğunu bulmuşlardır. Benzer şekilde, A. J. van Noordwijk ve W. S. Scharloo (1981) bir büyük baştankara ada populasyonunda, bir çiftin akrabalık derecesi ile bir kuluçkada açılmayı başaran yumurta sayısı arasında güçlü bir ilişkinin olduğunu göstermişlerdir (Şekil 6.24). Daha yakın zamanda Keller vd. (1994), İngiliz Kolombiyası (Kanada)'da yaşayan bir serçe populasyonunda soydışı üreme ile meydana getirilen döllerin soyiçi üreme ile meydana getirilenlere göre, zor kış şartlarında hayatta kalmalarının daha olası olduğunu bulmuşlardır.

Soyiçi üreme depresyonu ile ilgili derlemiş olduğumuz teori ve veriler düşünüldüğünde, hayvan ve bitkilerin soyiçi üremeden kaçınacak mekanizmalar geliştirmesi şaşırtıcı değildir. Soyiçi üremeden kaçınma mekanizmaları eş seçimi, genetik olarak kontrol edilen mekanizma ile (uyuşmazlık alelleri aracılığı ile) kendileşmeyi engelleme ve dağılışı içerir. Fakat, bazı durumlarda soyiçi üreme kaçınılmaz olabilir. Örneğin, küçük populasyonlarda, belli bir bireyin çiftleşmek için seçeceği potansiyel eşlerin sayısı sınırlıdır. Eğer populasyon küçük ise ve birçok nesil boyunca böyle kalırsa ve populasyon başka populasyonlardan göç almaz ise, bu durumda çiftleşme rastgele olsa bile, populasyondaki tüm bireyler eninde sonunda birbirine yakın akraba olacaktır. Bu nedenle, küçük populasyonlar eninde sonunda soyiçi üreme gösteren populasyonlar halini alır ve bunların bireyleri soyiçi üreme depresyonunun sıkıntılarını yaşarlar. Bu durum nadir ve tehlikedeki türler için problem olabilir ve Seksiyon 6.4'de göreceğimiz gibi, bu şekildeki türleri koruma programlarını yürüten araştırmacıları için zorluklar yaratır.

Özet olarak, rastgele olmayan çiftleşme kendi başına alel frekanslarını değiştirmez. Bu nedenle, rastgele olmayan çiftleşme evrimsel bir mekanizma değildir. Bununla birlikte, rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını değiştirebilir. Rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını değiştirerek, bir populasyondaki fenotiplerin dağılışını değiştirebilir ve doğal seçilim şeklini ve populasyonun evrimini yeni bir yöne döndürebilir. Örneğin, soyiçi üreme homozigotların frekansını artırır ve heterozigotların frekansını ise azaltır. Bu, zararlı resesif alellerin seçilimi ile yüz yüze bırakır, bu durum da soyiçi üreme depresyonuna yol açar.

6.4 Illinois Büyük Çayırtavuğunun Koruma Genetiği

Bu bölümü, bir zamanlar oldukça bol olan fakat 1990'larda yok olma yoluna giren, Illinois büyük çayırtavuğunun durumu ile açtık. Oldukça fazla sayıda diğer hassas ve tehlikedeki türde olduğu gibi, büyük çayırtavuğunun en büyük düşmanı yine habitat tahribidir (Şekil 6.2). Çelikten yapılmış saban kullanılmaya başlamadan önce Illinois'in %60'ı çayırlarla kaplıydı. Bugün ise bu oranın sadece %1'lik kısmı kalmıştır (Westemeier vd. 1998). Bütün bunlara rağmen, habitat tahribi büyük çayırtavuğunun karşılaştığı tek problem değildir. 1960'lı yılların başlarında, koruma biyolojisi ile uğraşanlar çayırtavuğunu korumaya almış ve çayırlık habitatları tekrar iyileştirmeye başlamışlardır. 1960'ların sonlarından 1970'li yılların başına kadar, çayırtavuklarının sayısı artmaya başladığından, çabalar işe yarıyor gibi gözüktü. Ne var ki görünür başarı uzun sürmedi: 1970'lerin ortalarında çayırtavuğu populasyonu birey sayısı tekrar devamlı şekilde azalmıştır (Şekil 6.3). Illinois büyük çayırtavuklarının hayatta kalmalarını tehdit eden başka bir şey vardı, ama ne? Göç, genetik sürüklenme ve rastgele olmayan çiftleşme konuları üzerindeki tartışmalarımız olası cevap için bize araçlar sunmaktadır.

Ronald Westemeier ve meslektaşları (1998) bu konu ile ilgili şu şekilde bir hipotez geliştirdiler: Çayırlık alanların tahribinin büyük çayırtavuğu populasyonları üzerinde iki etkisi olmuştur. İlki, çayırlıkların tahribi kuş populasyonunu küçültmüştür.

İkincisi, kalan populasyonu parçalara ayırmıştır. 1980'lerle birlikte, Illinois'te hayatta kalmış az sayıda büyük çayırtavuğu, bir çiftlik denizindeki küçük çayırlık adalara sıkışmıştır. Her ada çayırlık kendi küçük kuş populasyonuna sahipti. Bu küçük populasyonlar coğrafik olarak, hem birbirlerinden hem de diğer eyaletlerdeki populasyonlardan izole idiler.

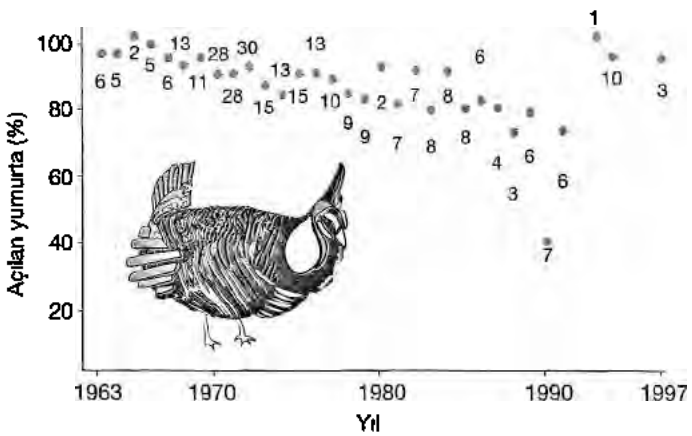
Aralarında çok az ya da hiç gen akışı olmayan küçük populasyonlar, genetik sürüklenmenin en güçlü şekilde işlediği populasyonlardır. Genetik sürüklenme ise, rastgele fiksasyon ve heterozigotluğun azalmasıyla sonuçlanır. Eğer fikse hale gelen alellerden bazıları zararlı resesif aleller ise, bu durumda bireylerin ortalama uyum gücü düşer. Uyum gücünde genetik sürüklenme nedeniyle ortaya çıkan bir düşüş soyiçi üreme depresyonunu akla getirmektedir. Genetik sürüklenmeye bağlı olarak heterozigotlukta azalma ve soyiçi üremeye bağlı olarak homozigotlukta artış bir madalyonun iki yüzü gibidir. Küçük bir populasyondaki tüm bireyler akrabadır ve kendi akrabaları ile çiftleşmekten başka bir seçenek yoktur.

Michael Lynch ve Wilfried Gabriel (1990), zararlı resesif alellerdeki bir birikimin (bu olay **genetik yük (genetic load)** olarak bilinir) küçük populasyonların ortadan kalkmasına yol açacağını varsaymışlardır. Bu araştırmacılar, zararlı mutasyonların açığa vurulması populasyon büyüklüğünde bir azalmaya neden olduğunda, sürüklenmenin etki derecesinin artacağını belirtmişlerdir. Fikse olacak zararlı mutasyonların hızı ve oranı artarak devam eder, bu da populasyon büyüklüğünü daha da düşürür. Lynch ve Gabriel, mutasyon, populasyon büyüklüğü ve sürüklenme arasındaki bu ortak işbirliğini "mutasyonal erime" olarak adlandırmışlardır.

Westmeier ve meslektaşları, Illinois büyük çayırtavuğu kalıntı populasyonlarının tam böyle bir senaryonun tuzağına düştüklerini belirtmişlerdir. Populasyonlar genetik çeşitliliklerini yitirdikçe soyiçi üreme depresyonunun olumsuzluklarını yaşamaya başlamışlardır. Soyiçi üreme depresyonu bireysel üreme başarısını düşürmüş ve uygun habitat miktarı artmış olmasına rağmen, kalıntı populasyonların küçülmesinin sürmesine neden olmuştur. Populasyon büyüklüğündeki devamlı düşüş, daha fazla sürüklenmeye ve bu da daha kötü sonuçları olan bir soyiçi üreme depresyonuna yol açmış ve bu şekilde sürüp gitmiştir. Kuşlar "yok olma girdabına" girmiştir (bkz. Soulé ve Mills 1998).

Büyük çayırtavuğunun kalıntı populasyonlarını kurtarmaya yönelik önceki çabalar başarısızlıkla sonuçlanmıştır, çünkü bu kuşlar soyiçi üreme depresyonundan muzdariptiler.

Westemeier ve meslektaşları hipotezlerini sınamak için önce, soyiçi üreme depresyonuna bakmak amacıyla Jasper vilayeti kuş populasyonu üzerinde yapılan uzun süreli bir çalışmanın verilerini kullanmışlardır. Araştırmacılar bireysel bir uyum gücü ölçüsü olarak, büyük çayırtavuğu yumurtalarının açılma başarısını zamana grafiklediler (Şekil 6.25). 1960'lı yıllar boyunca, Jasper vilayetinde bulunan kuşlar tarafından kuluçkaya yatırılan yumurtaların %90'ınından daha fazlası açılmıştır. Bu oran 1930'lu yıllardaki ve diğer eyaletlerdeki bugünkü daha büyük çayırtavuğu populasyonlarındaki oranlara yakındır. Bununla birlikte, 1970'te yumurta açılma başarısında devam-



Şekil 6.25 Bir büyük çayırtavuğu populasyonunda, yumurtaların açılma başarısındaki azalma Bu grafik, Jasper çayırtavuğu populasyonunda 1963 ile 1997 yılları arasında her yıl kuluçkaya yatırılan yumurtaların açılma oranındaki dağılışı göstermektedir. Veri noktalarının altındaki küçük sayılar çalışmada izlenen yuva sayısını göstermektedir. Veri noktalarının üzerindeki dikey çubuklar ±1 standart hatayı (tahmini yumurta açılma oranı ile ilgili belirsizliğin istatistiksel bir ölçüsü) göstermektedir. 1960'lı yılların ortalarından 1990'lı yılların başlarına kadar olan dönem, yumurta açılma başarısındaki düşüş, soyiçi üreme depresyonunu yansıtıyor gözükmektedir. Westemeier vd. (1998)'den alınan izinle basılmıştır. Copyright ©1998, American Association for the Advancement of Science.

lı bir azalma başlamıştır. 1980'li yılların sonu itibarıyla, yumurtaların açılma oranı %80'in altına düşmüştür. En düşük oran 1990 yılında elde edilmiş olup, yumurtaların %40'ından daha azı açılmıştır. Yumurta açılma başarısındaki düşüş, istatistiksel olarak önemlidir ve bireysel uyum gücünde önemli bir düşüşü göstermektedir. Başka bir ifade ile, durum soyiçi üreme depresyonunu andırmaktadır.

Eğer gerçekten, Jasper vilayetindeki büyük çayırtavuğu populasyonunda yumurta açılma başarısındaki düşüş genetik sürüklenmenin neden olduğu soyiçi üreme depresyonuna bağlı ise, bu durum genetik izlerle de destekleniyor olmalıdır. Yani, Jasper vilayet populasyonu diğer eyaletlerdeki daha büyük populasyonlara göre veya geçmişteki populasyonlara göre daha az genetik çeşitlilik göstermelidir. Juan Bouzat ve meslektaşları (1998) Illinois, Kansas, Minnesota ve Nebraska'dan alınan birçok büyük çayırtavuğunun DNA'sını analiz etmiş ve seçilim yönünden nötral olan altı lokus için her kuşun genotipini belirlemişlerdir (bu lokuslar, değişik sayıda kısa-arda arda tekrarlar içeren kodlama yapmayan bölgelerdi). Tahmin edildiği gibi, Illinois kuşları, lokus başına ortalama olarak, diğer populasyonların göstermiş oldukları 5,33-5,83'lük oranlardan önemli derecede düşük olan sadece 3,67'lik alele sahiplerdi (Tablo 6.4). Araştırmacılar aynı zamanda, Jasper vilayet populasyonundan 1930'larda toplanmış 10 ve 1960'larda toplanmış 5 müze örneğinden de DNA izole etmeyi başarmışlardır. Tablo 6.4'ün son sütununda gösterildiği gibi, Bouzat ve meslektaşları müze örneklerinden elde etmiş oldukları verileri kullanarak, Jasper vilayeti populasyonunun bir zamanlar lokus başına en azından 5,12 alele sahip olduklarını göstermişlerdir. Jasper vilayeti büyük çayırtavuğunun yok olma girdabına girdiği şeklindeki hipoteze uygun olarak, kendi atasal populasyonları ve diğer bölgelerdeki günümüz populasyonlarıyla karşılaştırıldığında, Jasper büyük çayırtavuğu genetik olarak iyice fakirleşmiştir.

Büyük çayırtavuğu kalıntı populasyonlarındaki soyiçi üreme depresyonu, genetik sürüklenmenin neden olduğu, alelik çeşitlilik kaybı sonucu ortaya çıkmıştır.

Yok olma girdabı hipotezinin sınanması ile ilgili son test, hipotezi pratik bir koruma stratejisi geliştirmede kullanmak olmuştur. Eğer Jasper vilayeti çayırtavuğu populasyonunun problemi azalmış genetik çeşitlilik ise, çözüm gen akışıdır. Diğer bölgelerden gelen göçmenler, Jasper populasyonunda yok olmuş alelleri buraya ta-

Tablo 6.4 **Şimdiki Illinois, Kansas, Minnesota ve Nebraska populasyonlarının her birinde ve darboğaz öncesi Illinois populasyonu için hesaplanan lokus başına bulunan alel sayısı**

Lokus	Illinois	Kansas	Minnesota	Nebraska	Illinois darboğaz öncesi*
ADL42	3	4	4	4	3
ADL23	4	5	4	5	5
ADL44	4	7	8	8	4
ADL146	3	5	4	4	4
ADL162	2	5	4	4	6
ADL230	6	9	8	10	9
Ortalama	3,67	5,83	5,33	5,83	5,12
SH	0,56	0,75	0,84	1,05	0,87
Örnek büyüklüğü	32	37	38	20	15

Not: SH, lokus başına düşen ortalama alel sayısı için standart hatayı ifade etmektedir. Tablonun 1. sütununda verilen Illinois populasyonu, diğer populasyonlara göre önemli derecede daha az alelik çeşitlilik göstermektedir ($P < 0,05$).

*Darboğaz öncesi Illinois populasyonunda belirlenen aleller, hem diğer populasyonlarla paylaşılan mevcut alelleri hem de müze örneklerinde saptanan alelleri içermektedir.

Kaynak: Bouzat vd. (1998)'den.

şıyacaklardır. Kaybedilmiş alellerin tekrar populasyona aktarılması, genetik sürüklenmenin etkisini geriye döndürmeli ve soyiçi üreme depresyonunu elemine etmelidir. Jasper vilayetine büyük çayırtavuklarının doğal göçü uzun süre önce durmuştu. Fakat 1992 yılında, koruma biyologları Minnesota, Kansas ve Nebraska'dan yakaladıkları büyük çayırtavuklarını Jasper vilayetine taşımaya başlamışlardır. Plan işliyor gibi gözükmektedir. Westemeier ve meslektaşları (1998), Jasper vilayetinde yumurta açılma oranlarının 1993, 1994 ve 1997 yıllarında %90'ın üzerine çıktığını bildirmişlerdir —ki bu oran 25 yıl öncesindeki orandan daha yüksektir (Şekil 6.25). Ve Jasper vilayeti populasyonu büyümektedir (Şekil 6.3).

Biyologlar tarafından taşınan kuşlar şeklindeki göç, kalıntı populasyonlarda genetik çeşitliliği yenileyecek ve soyiçi üreme depresyonunu hafifletecek gibi görünüyor.

Illinois büyük çayırtavuğu ile ilgili burada sunduğumuz verilerin tümü gözleme dayanan çalışmalardan gelmektedir. Dolayısıyla, yumurta açılma başarısındaki varyasyondan sorumlu olan kontrol dışı ve bilinmeyen bazı çevresel değişkenlerin olma olasılığı her zaman için vardır. Ancak, eldeki veriler temelinde, Westemeier vd'nin "yok olma girdabı hipotezi" —göç, genetik sürüklenme ve rastgele olmayan çiftleşmeyi içerecek şekilde— en iyi açıklama gibi gözükmektedir.

Özet

Hardy-Weinberg denge prensibinin önemli vurgularından biri doğal seçilimin tek evrimsel mekanizma olmadığıdır. Bu bölümde, Hardy-Weinberg analizinin Bölüm 5'te tanıtılan koşullarından üçünün bozulmasını inceledik ve bunların alel ve genotip frekansları üzerine olan etkilerini ele aldık.

Göç, evrimsel anlamda, bir populasyondan diğerine alellerin hareketidir. Kaynak populasyonun alel frekansları, alıcı populasyonun alel frekanslarından farklı olduğu zaman, göç alıcı populasyonun evrimine neden olur. Evrimsel bir mekanizma olarak, göç populasyonlar arasında alel frekanslarını homojenize etme eğilimindedir. Bunu yaparak, göç doğal seçilim tarafından oluşturulmuş populasyonlar arasındaki adaptif farklılıkları elemine etme eğiliminde olabilir.

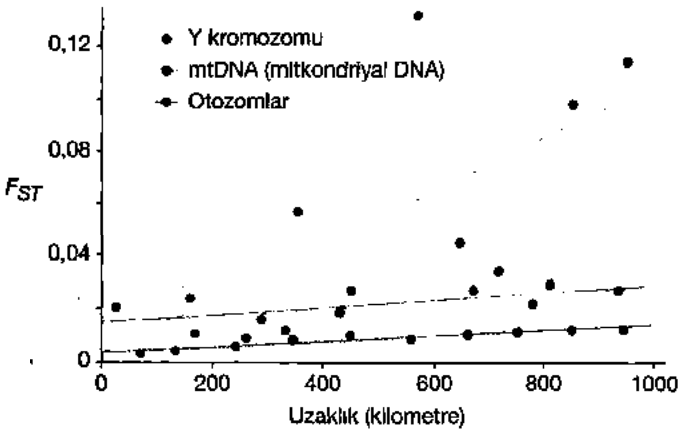
Genetik sürüklenme, bir gen havuzundan sınırlı sayıda zigot üretimi sırasında olan örnekleme hatasının bir sonucu olarak oluşan bir evrimdir. Sadece şans eseri, alel frekansları bir nesilden diğerine değişir. Genetik sürüklenme, küçük populasyonlarda, büyük populasyonlara göre, daha çarpıcıdır. Birçok nesil sonrasında, sürüklenme genetik çeşitlilikte büyük bir kayıpla sonuçlanır. Eğer fikse hale gelmiş alellerin bazıları zararlı resesif aleller ise, genetik sürüklenme populasyondaki bireylerin uyum gücünde bir azalma ile sonuçlanabilir.

Rastgele olmayan çiftleşme doğrudan alel frekanslarını değiştirmez ve bu nedenle kesin bir ifade ile evrimsel bir mekanizma değildir. Ancak, rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını etkileyebilir. Örneğin soyiçi üreme gösteren populasyonlar, çiftleşmenin rastgele olduğu populasyonlara göre, daha fazla homozigotlara ve daha az heterozigotlara sahiptirler. Homozigotluktaki bir artış, sıklıkla zararlı resesif alelleri açığa vurur ve soyiçi üreme depresyonu şeklinde uyum gücünde bir azalma ile sonuçlanır.

Illinois büyük çayırtavuğunun durumu ile ifade edildiği gibi, bu bölümde tartışılan olgular koruma çabalarında pratik uygulamalara dönüşebilir. Sürüklenme, küçük kalıntı populasyonların genetik çeşitliliğini çalabilir, bu da soyiçi üreme depresyonu ve daha büyük bir yokolma riski ile sonuçlanabilir. Göç, populasyonun daha uzun süre hayatta kalma şansını artturacak şekilde, bazen kaybedilen çeşitliliğin yenilenmesini sağlayabilir.

Sorular

1. Koruma ile uğraşan idareciler, genellikle daha büyük koruma alanlarını bir ağ şeklinde birbirlerine bağlamak üzere, çıplak habitat koridorları oluşturmaya çalıştılar. Neden? Koruma idarecilerinin bunu yapmaktaki genetik amaçlarının ne olduğunu düşünüyorsunuz?
2. Tekil 6.2'da verilen grafik, coğrafik uzaklığın bir fonksiyonu olarak, populasyonlar arası farklılığın bir ölçüsü olan F_{ST}'i göstermektedir. Bu veriler Avrupa insan populasyonlarına aittir. Genetik farklılık otozomlarda yer alan lokuslar (her iki ebeveyn tarafından kalıtılır), mitokondrial kromozom (sadece anadan kalıtılır) ve Y kromozomuna (sadece babadan kalıtılır) dayandırılarak hesaplanmıştır. Şekilde, bu üç lokusun her birinin farklı durum sergilediğine dikkat edin. Göçün populasyonlar arasında alel frekanslarını homojenize etme eğiliminde olduğunu unutmayın.



Şekil 6.26 Coğrafik uzaklığın bir fonksiyonu olarak insan populasyonları arasındaki genetik uzaklık (genetic distance) Genetik uzaklık (F_{ST}), populasyonlar arasındaki genetik farklılığın bir ölçüsüdür. Buradaki uzaklık, otozomal lokuslar (mavi), mitokondrial lokuslar (yeşil) ve Y-kromozom lokuslarına dayalı olarak hesaplanmıştır. Seielstad vd. (1998)'den alınmıştır. Copyright © Nature Genetics, Nature Publishing Group, New York, NY, ve M. T. Seielstad, Ph.D.'nin izniyle basılmıştır.

Otozomal ve mitokondrial lokuslar için, populasyonlar arası alel frekanslarının Y-kromozomu lokuslarındakine göre neden daha fazla homojen olduğunu açıklayacak bir hipotez geliştirin. Sonra, geliştirdiğiniz hipotezin, Şekil 6.26'da verilen grafiği hazırlayan biyologların tercih ettikleri hipoteze benzeyip benzemediğini görmek için kütüphaneye gidin ve aşağıdaki makaleye bakın.

Seielstad, M. T., E. Minch, and L. L. Cavalli-Sforza. 1998. Genetic evidence for [....] in humans. *Nature Genetics* 20:278–280. [Başlığın bir kısmı, okuyucuların kendi hipotezlerini oluşturmalarını teşvik etmek için silinmiştir.]

3. MHC lokuslarındaki alelik değişkenlik hastalıklara direnci arttırdığından, bu lokuslardaki heterozigotluk kaybı özellikle zararlı olabilir. Mikrosatelit (**microsatellite**) lokusları üzerine yapılan araştırmalar, Isle Royale'da (Michigan) bulunan gri kurtların yüksek oranda soyiçi üreme gösterdiklerini ortaya koymuştur (Wayne vd. 1991). Bu kurt populasyonu, 1980'lerde köpekgillere özgü parvovirüsün salgını ile küçülmüştür. Bu iki farklı gerçek (soyiçi üreme ve salgın) nasıl ilişkilendirilebilir? Bu konudaki fikirlerinizi nasıl sınardınız?
4. Eğer Ozark'daki yakalı kertenkeleleri korumaktan sorumlu bir yönetici olsaydınız, görevlerinizden biri bu kertenkeleleri yok oldukları çöl kalıntısı alanlara tekrar salmak olmalıydı. Çöl kalıntısı açık alanlara tekrar kertenkele salarken, yaşayan tek bir kalıntı populasyondan veya birden fazla populasyondan alınmış bireyleri kullanma tercihine sahipsiniz. Her bir tercihinizin hem verici hem de alıcı populasyonlar açısından evrimsel sonuçları ne olabilir? Bu stratejilerden hangisini izlerdiniz? Neden?
5. Amishlerde beklenmedik şekilde yaygın bir genetik hastalık olan Ellis-van Crevel sendromunu hatırlayınız. Pensilvanya'daki Amish populasyonu günümüzde 10.000'in üzerindedir.
   a. Bu populasyonda, şimdi hangi evrimsel güçler Ellis-van Crevel sendromundan sorumlu alel üzerine işlemektedir? Neden bu alelin nispeten yüksek bir frekansta kaldığını düşünüyorsunuz? Bu konudaki fikirlerinizi nasıl sınardınız?
   b. Her yıl Amish olmayan yüzlerce bireyin Amish olan bireylerle evlenmeye başladığını ve çocuklarını Amish toplumunda büyüttüklerini varsayın. Bu durumda Ellis-van Crevel sendromu frekansına ne olurdu? Neden?
6. Bodmer ve McKie (1995), şimdi veya bir zamanlar izole olan populasyonlardaki gibi genetik hastalıkların beklenmedik derecede yüksek olduğu Amish populasyonunda, Ellis-van Crevel sendromuna ek olarak birçok duruma ilişkin veriler derlemişlerdir. Örneğin, kalıtsal tyrosinemia (tirozinemia) olarak adlandırılan bir enzim bozukluğunun oranı, Kanada'nın Quebec şehrinin kuzeyindeki Chiocoutimi bölgesinde beklenmedik bir yükseklikte açığa çıkar. Porphyria denen durum, Hollanda kökenli Güney Afrikalılarda beklenmedik derecede yaygındır. Neden genetik hastalıklar izole olmuş populasyonlarda bu kadar yaygındır? Bu tür populasyonlar başka hangi ortak özeliklere sahiptirler?
7. Uzak okyanus adaları sahip oldukları endemik türler — başka yerlerde oluşmayan tekil formlar— bakımından ünlüdürler (bu konuda kavratıcı ve güzel bir kaynak olan Quammen 1996'a bakınız). Uzak adalarda, yeni türlerin oluşumunda göç ve genetik sürüklenmenin oynadığı rolü değerlendiriniz.
   a. Uzak adalarda bitki ve hayvan türleri nasıl oluşmaya başlar? Bazı bitki ve hayvan guruplarında ada endemiklerinin evrimleşmesinin daha olası olduğunu düşünüyor musunuz?
   b. Uzak bir adaya yeni ulaşmış bir populasyon düşünün. Bu populasyonun küçük mü yoksa büyük mü olması daha olasıdır? Yeni ada populasyonunun evriminde, kurucu etkisi, genetik sürüklenme ve anakaradan adaya ilave göç dalgalarının oynayacağı rol küçük mü yoksa büyük mü olacaktır (anakaraya yakın bir adadaki benzer bir populasyon ile karşılaştırınız)? Cevaplarınız beklenmedik endemik türlerin neden anakaraya uzak adalarda, yakın adalara göre daha yaygın olduğunu açıklamaya yardımcı olur mu?
8. Daha önce gördüğümüz gibi, soyiçi üreme zararlı resesif alelleri açığa vurarak döllerin uyum gücüni azaltır. Ancak,

bazı hayvan yetiştiricileri titiz şekilde aile veya soy içinde soyiçi üremeli nesiller üretirler. İlginçtir ki, şampiyon köpeklerden verimli ineklere kadar, soyiçi üreme ile üretilen bu hayvanların çoğu normal sağlık ve verimliliğe sahiptirler. Resesif alellere bağlı soyiçi üreme depresyonu olmaksızın, çok sayıda nesiller boyunca soyiçi üremeye devam etmek nasıl mümkün olabilir? (*Önemli nokta:* Sorumlu hayvan üreticileri zararlı alel taşıdıkları bilinen hayvanları üretmezler). Eğer küçük bir populasyon birçok nesil boyunca soyiçi üreme ile üremeye devam ederse, genel olarak, süreç içinde zararlı alel frekansları ne olacaktır?

9. 1980'li yılların ortalarında, korumayla ilgilenen biyologlar istemeyerekte olsa, hayvanat bahçelerine baskı altındaki tüm büyük kedi populasyonlarını tutmamalarını tavsiye ettiler. Örneğin, bazı biyologlar Çin sanatındaki harika bir tür olan, oldukça nadir Asya aslanını üretme çabalarının sonlandırılmasını önermişlerdir. Biyologlar Asya aslanı yerine, Sibirya kaplanı ve Amur leoparı gibi, tehlikede olan diğer kedilerin baskı altındaki populasyonlarını büyütmeyi tavsiye etmişlerdir. Biyologlar, tutsak olarak tutulan tür sayısını azaltarak her bir türün baskı altındaki populasyonunun birkaç yüz bireylik (en azından 500) bir büyüklüğe ulaştırmayı ümit ettiler. Neden koruma biyologları, Asya aslanın sonsuza kadar yok olması pahasına, böyle bir stratejinin önemli olduğunu düşünmüşlerdir?

10. Bu bölümde, birçok durumda, küçük populasyonlardaki gen frekanslarının büyük populasyonlardakine göre farklı oranlarda değiştiğini gördük. Genel bir değerlendirme amacıyla, aşağıda verilen süreçlerin küçük populasyonlarda, büyük populasyonlara göre, daha büyük, daha küçük yoksa aynı etkiyi mi göstereceklerini belirtiniz:
    Seçilim
    Göç
    Genetik sürüklenme
    Soyiçi üreme
    Birey başına yeni mutasyon
    Tüm populasyonda nesil başına yeni mutasyon
    Yeni bir alelin eski bir alelin yerine geçmesi
    Yeni bir mutasyonun fiksasyonu

Kaynak Araştırması

11. İnsan populasyonları arasında alel frekanslarını homojenize edici olarak, göçü anlatan bir makale olarak aşağıdaki literatüre bakınız.

    Parra, E. J., Marcini, A., et al. 1998. Estimating African-American admixture proportions by use of population-specific alleles. *American Journal of Human Genetics* 63: 1839–1851.

12. Biyologların genetik sürüklenmenin genetik çeşitlenme üzerine etkisi ile ilgili sınama tahminleri yapmak için doğal deneylerin avantajlarını kullandıkları, Templeton ve meslektaşları (1990) tarafından yakalı kertenkele üzerinde yapılan çalışma benzeri bir örnek için şu literatüre bakınız.

    Eldridge, M. D. B., King, J. M., et al. 1999. Unprecedented low levels of genetic variation and inbreeding depression in an island population of the black-footed rock-wallaby. *Conservation Biology* 13: 531–541.

13. Seksiyon 6.3'te soyiçi üreme depresyonunun populasyon büyüklükleri küçük olan tehlike altındaki organizmaları korumayla uğraşan biyologlar için problem oluşturduğunu görmüştük. Genetikçiler, yakın zamanda soyiçi üreme depresyonunun çevre ve aileler arasında farklılık gösterdiğini keşfetmişlerdir. Bu keşfin koruma çabaları yönünden önemini açıklayan bir çalışma olarak aşağıdaki literatürlere bakınız.

    Pray, L. A., J. M. Schwartz, C. J. Goodnight, and L. Stevens. 1994. Environmental dependency of inbreeding depression: Implications for conservation biology. *Conservation Biology* 8: 562–568.

    Pray, L. A., and C J. Goodnight. 1995. Genetic variation in inbreeding depression in the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *Evolution* 49: 176–188.

14. Bir türün uzun bir süreç içerisinde ortadan kalkmasını olasılık dışına çıkarmak için gerekli olan minimum populasyon büyüklüğünün belirlenmesi koruma genetiği araştırmalarının aktif alanlarından biridir. Aşağıdaki makaleler bu konuyu ele almaktadır.

    Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9: 782–791.

    Lynch, M. 1996. A quantitative genetic perspective on conservation issues. In J. C. Avise and J. Hamrick, eds. *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. New York: Chapman and Hall, 471–501.

15. Çitalar uzun bir süre, düşük genetik çeşitliliğin artan bir yokolma riskine soktuğu türlere bir örnek olarak kullanılmıştır. Diğer araştırmacılar bu görüşün geçerliliğini tartışmışlardır. Başlangıç literatürleri olarak şunlara bakınız.

    Menotti-Raymond, M., and S. J. O'Brien. 1993. Dating the genetic bottleneck of the African cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 3172–3176.

    Merola, M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: Implications for conservation. *Conservation Biology* 8: 961–971.

16. Düşük genetik çeşitliliğin populasyonların hayatta kalmasını etkileyip etkilemeyeceğini belirlemeye yönelik diğer çabalar için aşağıdaki literatürlere bakınız.

Ledberg, P. L. 1993. Strategies for population reintroduction: Effects of genetic variability on population growth and size. *Conservation Biology* 7: 194–199.

Jimenez, J. A., K. A. Hughes, G. Alaks, L. Graham, and R. C. Lacy. 1994. An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science* 266: 271–273.

Sanjayan, M. A., K. Crooks, G. Zegers, and D. Foran. 1996. Genetic variation and the immune response in natural populations of pocket gophers. *Conservation Biology* 10: 1519–1527.

Kaynaklar

Bu kısımdaki popülasyon genetiğinde kullanılan materyalin çoğu aşağıdaki yayınlardan oluşturulmuştur:

Crow, J. F. 1983. *Genetics Notes.* Minneapolis, MN: Burgess Publishing.

Felsenstein, J. 1997. *Theoretical Evolutionary Genetics.* Seattle, WA: ASUW Publishing, University of Washington.

Griffiths, A. J. F., J. H. Miller, D. T. Suzuki, R. C. Lewontin, and W. M. Gelbert. 1993. *An Introduction to Genetic Analysis.* New York: W. H. Freeman.

Maynard Smith, J. 1998. *Evolutionary Genetics.* Oxford University Press, Oxford.

Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction.* MacMillan Publishing, New York.

Templeton, A. R. 1982. Adaptation and the integration of evolutionary forces. In R. Milkman, ed., *Perspectives on Evolution.* Sunderland, MA: Sinauer, 15–31.

Bu kısımda kullanılan diğer tüm kaynaklar aşağıdadır:

Ayala, F. J., and J. A. Kiger, Jr. 1984. *Modern Genetics.* Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings.

Barrett, S. C. H., and D. Charlesworth. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* 352: 522–524.

Bittles, A. H. , and J. V. Neel. 1994. The costs of human inbreeding and their implications for variations at the DNA level. *Nature Genetics* 8: 117–121.

Bodmer, W., and R. McKie. 1995. *The Book of Man.* New York: Scribner.

Bouzat, J. L., H. A. Lewin, and K. N. Paige. 1998. The ghost of genetic diversity past: Historical DNA analysis of the greater prairie chicken. *American Naturalist* 152: 1–6.

Buri, P. 1956. Gene frequency in small populations of mutant *Drosophila. Evolution* 10: 367–402.

Camin, J. H., and P. R. Ehrlich. 1958. Natural selection in water snakes (*Natrix sipedon* L.) on islands in Lake Erie. *Evolution* 12: 504–511.

Dudash, M. R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): A comparison in three environments. *Evolution* 44: 1129–1139.

Dudash, M. R., D. E. Carr, and C. B. Fenster. 1997. Five generations of enforced selfing and outcrossing in *Mimulus guttatus:* Inbreeding depression variation at the population and family level. *Evolution* 51: 54–65.

Giles, B. E., and J. Goudet. 1997. Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: Estimation of spatiotemporal effects in a successional plant species. *American Naturalist* 149: 507–526.

Gillespie, J. H. 1991. *The Causes of Molecular Evolution.* New York: Oxford University Press.

Grant, P. R., and B. R. Grant. 1995. The founding of a new population of Darwin's finches. *Evolution* 49: 229–240.

Greenwood, P. J., P. H. Harvey, and C. M. Perrins. 1978. Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature* 271: 52–54.

Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477–488.

Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In M. S. Blum and N. A. Blum, eds., *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects.* New York: Academic Press, 167–220.

Hartl, D. L. 1981. *A Primer of Population Genetics.* Sunderland, MA: Sinauer.

Hill, J. L. 1974. *Peromyscus:* Effect of early pairing on reproduction. *Science* 186: 1042–1044.

Johnston, M. 1992. Effects of cross and self-fertilization on progeny fitness in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica. Evolution* 46: 688–702.

Keller, L., P. Arcese, J. N. M. Smith, W. M. Hochachka, and S. C. Stearns. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372: 356–357.

Kerr, W. E., and S. Wright. 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster.* I. Forked. *Evolution* 8: 172–177.

Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624–626.

Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution.* New York: Cambridge University Press.

King, R. B. 1987. Color pattern polymorphism in the Lake Erie water snake, *Nerodia sipedon insularum. Evolution* 41: 241–255.

King, R. B. 1993a. Color pattern variation in Lake Erie water snakes: Inheritance. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1985–1990.

King, R. B. 1993b. Color-pattern variation in Lake Erie water snakes: Prediction and measurement of natural selection. *Evolution* 47: 1819–1833.

King, R. B., and R. Lawson. 1995. Color-pattern variation in Lake Erie water snakes: The role of gene flow. *Evolution* 49: 885–896.

King, R. B., and R. Lawson. 1997. Microevolution in island water snakes. *BioScience* 47: 279-286.

Lynch, M., and W. Gabriel. 1990. Mutation load and the survival of small populations. *Evolution* 44: 1725–1737.

McCall, C., D. M. Waller, and T. Mitchell-Olds. 1994. Effects of serial inbreeding on fitness components in *Impatiens capensis. Evolution* 48: 818–827.

Paul, R. E. L., M. J. Packer, M. Walmsley, M. Lagog, L. C. Ranford-Cartwright, R. Paru, and K. P. Day. 1995. Mating patterns in malaria parasite populations of Papua, New Guinea. *Science* 269: 1709–1711.

Polans, N. O., and R. W. Allard. 1989. An experimental evaluation of the recovery potential of ryegrass populations from genetic stress resulting from restriction of population size. *Evolution* 43: 1320–1324.

Postlethwait, J. H., and J. L. Hopson. 1992. *The Nature of Life,* 2nd ed. New York: McGraw-Hill.

Quammen, D. 1996. *The Song of the Dodo.* New York: Touchstone.

Ralls, K., K. Brugger, and J. Ballou. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science* 206: 1101–1103.

Read, A. F., A. Narara, S. Nee, A. E. Keymer, and K. P. Day. 1992. Gametocyte sex ratios as indirect measures of outcrossing rates in malaria. *Parasitology* 104: 387–395.

Seielstad, M. T., E. Minch, and L. L. Cavalli-Sforza. 1998. Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nature Genetics* 20: 278–280.

Soulé, M. E., and L. S. Mills. 1998. No need to isolate genetics. *Science* 282: 1658–1659.

Templeton, A. R., K. Shaw, E. Routman, and S. K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 13–27.

Thomas, J. 1998. A bird's race toward extinction is halted. *The New York Times* 29 December: D3.

van Noordwijk, A. J., and W. Scharloo. 1981. Inbreeding in an island population of the great tit. *Evolution* 35: 674–688.

Wayne, R. K., N. Lehman, D. Girman, P. J. P. Gogan, D. A. Gilbert, K. Hansen, R. O. Peterson, U. S. Seal, A. Eisenhawer, L. D. Mech, and R. J. Krumenaker. 1991. Conservation genetics of the endangered Isle Royale gray wolf. *Conservation Biology* 5: 41–51.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–159.

Westemeier, R. L., S. A. Simpson, and D. A. Cooper. 1991. Successful exchange of prairie-chicken eggs between nests in two remnant populations. *Wilson Bulletin* 103:717–720.

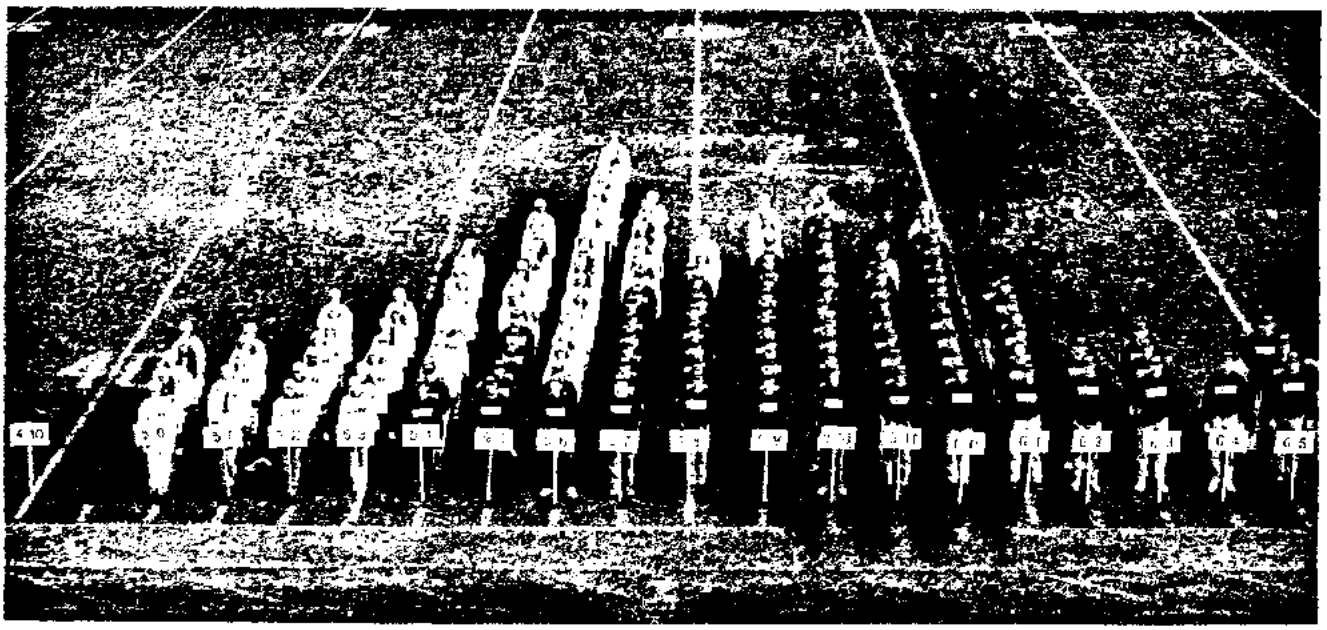
Westemeier, R. L., J. D. Brawn, et al. 1998. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* 282: 1695-1698.

Wolfe, L. M. 1993. Inbreeding depression in *Hydrophyllum appendiculatum:* Role of maternal effects, crowding, and parental mating history. *Evolution* 47: 374–386.

Young, A., T. Boyle, and T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413–418.

BÖLÜM 7

Çoklu Lokuslarda Evrim: Bağlantı, Eşey ve Kantitatif Genetik



Canlı bir histogram. Connecticut Üniversitesi'ndeki öğrenci ve öğretim elemanları sütunlar şeklinde boy sırasına göre dizilmişlerdir. (Peter Morenus, Connecticut University)

BEŞ VE ALTINCI BÖLÜMLERDE HARDY-WEINBERG DENGESİ PRENSİBİ üzerinde kurulan temel populasyon genetiğini tanıttık. Tartıştığımız modeller zarif ve güçlüdür. Örneğin, Şekil 5.14 (sayfa 130), bir araştırmacının 12 nesil sonra evrimin gidişatını doğru biçimde öngörmek için, populasyon genetiğini kullandığını göstermektedir. İnsan söz konusu olduğunda, bu durum 300 yıl sonra ne olacağını tam olarak öngörmek demektir. Ne teori ama!

Bununla beraber, pek çok teoride olduğu gibi, populasyon genetiği, zerafetini basit oluşuna borçludur. Şimdiye kadar kullandığımız modeller, her defasında tek bir lokustaki alel frekanslarını ele almaktaydı ve sadece tek bir gen tarafından kontrol edilen (ya da öyle sanılan) özelliklerin evrimi üzerinde durmaktaydı. Gerçek organizmaların genomları şüphesiz yüzlerce ya da binlerce lokus içerir ve pek çok özellik çok sayıda genin birlikte etkisiyle belirlenir.

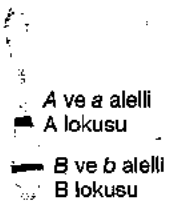
Bölüm 7'de, evrim mekanikleri modellerimizi, iki ya da daha çok lokusu birlikte ele alarak, gerçek organizmalara daha da yakınlaştıracağız. Bu yöndeki ilk adımımız, bir defada iki lokusu ele alan Hardy-Weinberg analizinin bir uzantısı olacaktır. İki-lokus

modeli bize, öngörüde bulunmak için Bölüm 5 ve 6'da geliştirilen tek-lokus modellerini ne zaman kullanabileceğimizi ve her lokustaki seçilimin şaşırtıcı etkisini ne zaman dikkate almamız gerektiğini söyleyecektir.

"Bağlantı dengesizliği" gibi terimleri kullanan Hardy-Weinberg analizinin iki-lokus versiyonunu tartışmamız, ilk anda gerçekleşmeyecek bir hayal görülebilir. Ancak, bunu anlamak için harcanan çaba iki şaşırtıcı başarı sağlayacaktır. Bunlardan birincisi, iki-lokus modeli, genler ve populasyonların tarihini belirlemek için kullanabileceğimiz araçları sağlar. Bölüm 4 ve 5'de HIV'e karşı koruyucu olan alel *CCR5-Δ32* ile ilgili çözümlenmemiş bir soruyu cevaplamak için bu araçları kullanacağız: *Δ32* aleli nereden geldi ve niçin sadece Avrupa'da ortaya çıkmaktadır? İkincisi ise, iki lokus modeli organizmaların en ilginç ve karmaşık karakteristiklerinden birinin uyumsal önemi hakkında fikir verir: eşeyli üreme.

İki-lokus modeli tek lokus modelinden daha gerçekçidir. Ancak, halen pek çok lokustaki alellerin birlikte etkileriyle belirlenen özelliklerin evrimini analiz için yeterli değildir. Bu gibi özellikler çalışıldığında, çoğunlukla işe karışan lokusların kimliklerini bilmemekteyiz. Bu bölümün son kısmı, çoklu lokusların özelliklerini analiz etmek için araçlar sağlayan evrimsel biyolojinin bir dalı olan kantitatif genetiği tanıtmaktadır. Yine bu durumun sürpriz bir pratik yararı olacaktır. Kantitatif genetiği tartışmamız, etnik gruplar arasında, IQ değerlerindeki farklılıklara ilişkin yanlış savlar yerine doğrusunu bulmamızı sağlayacaktır.

7.1 İki Lokusta Evrim: Bağlantı Dengesi ve Bağlantı Dengesizliği



Şekil 7.1 Bağlantılı bir çift lokus

Bu seksiyonda, aynı anda iki lokusu değerlendirmek için Hardy-Weinberg analizinin bir lokus versiyonunu geliştireceğiz. Prensipte, bir organizmanın genomundaki herhangi bir çift lokus üzerine odaklanabiliriz. Bununla beraber, aynı kromozom üzerinde bulunan bir çift lokus üzerine odaklanırsak, tartışmamızın anlaşılması kolaylaşacaktır. Yani, fiziksel olarak bağlı olan iki lokusu ele alacağız (Şekil 7.1). A lokusunun iki alelle, *A* ve *a* ve B lokusunun iki alelle, *B* ve *b*, sahip olduğunu düşüneceğiz.

Hardy-Weinberg analizinin tek-lokus versiyonunda, esas olarak alel frekanslarını izlemekle ilgilendik. İki-lokus versiyonunda, hem alel frekanslarını hem de kromozom frekanslarını bulmakla ilgileneceğiz. Daha önceki paragraflarda yapılan varsayımların dört farklı kromozom genotipi oluşturduğuna dikkat ediniz: *AB*, *Ab*, *aB* ve *ab*. Bir kromozom ya da gametin çoklu lokus genotipi bazen **haplotip** (haployit genotipin kısaltılmasından gelen bir terim) olarak anılır.

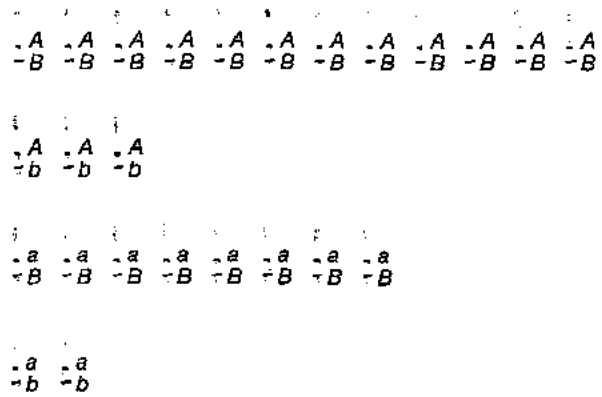
Belirli bir lokustaki evrimi analiz etmek için populasyon genetiği modellerini kullandığımız zaman, diğer lokuslar üzerinde seçilimin etkisi hakkında endişelenmeye gerek var mıdır? Sadece ilgili lokus ve diğer lokuslar bağlantı dengesizliğindeyseler.

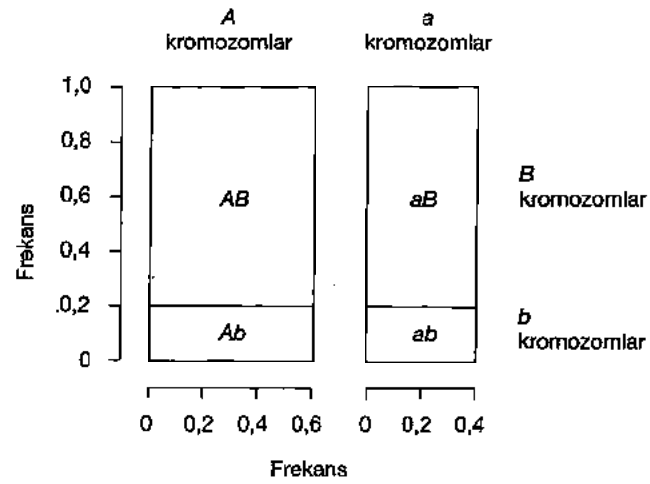
Asıl amacımız, A lokusundaki seçilimin, B lokusundaki evrim hakkında öngörüde bulunmak için Bölüm 5 ve 6'nın modellerini kullanma kapasitemizle çatışıp çatışmadığını belirlemek olacaktır. Cevap, lokusun bağlantı dengesi ya da bağlantı dengesizliğinde olmasına bağlı olarak "bazen" olacaktır. Bağlantı dengesi ve dengesizliğini biraz sonra tanımlayacağız.

Sayısal Bir Örnek

Sayısal bir örnek, kilit kavramları açıklayacak ve terimleri tanımlamamıza yardım edecektir. Şekil 7.2, her biri 25 kromozom içeren bir gen havuzu olan iki hipotetik populasyonu göstermektedir. Bu populasyonların genetik yapısını çalışmada, yapmamız gereken ilk şey, alel frekanslarını hesaplamaktır. Örneğin, üstteki populasyonda, 25 kromozomdan 15'i A lokusunda *A* aleli taşır. Öyleyse, *A* alelinin frekansı 15/25 = 0,6 dır. Aynı durum alttaki populasyon için de geçerlidir. Gerçekte her iki lokustaki

(a) Bağlantı dengesindeki bir populasyon





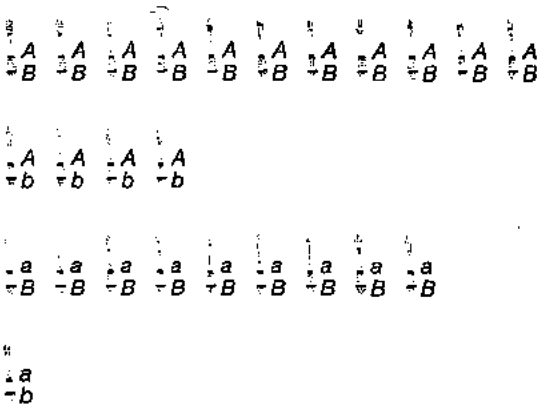
Frekans hesaplamaları

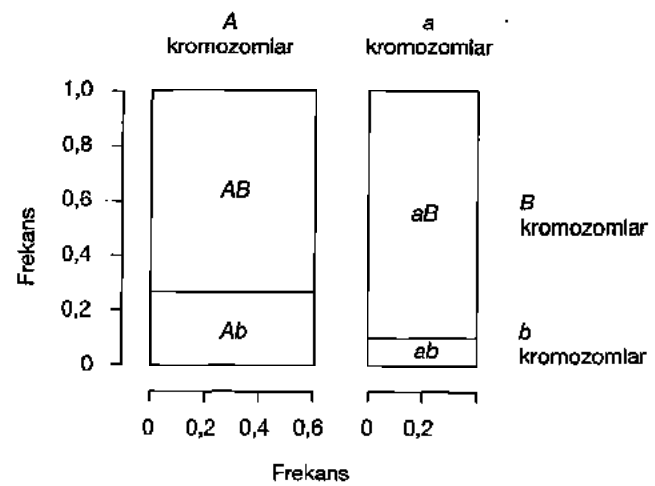
Alel *A*: 15 ÷ 25 = 0,6
a: 10 ÷ 25 = 0,4
B: 20 ÷ 25 = 0,8
b: 5 ÷ 25 = 0,2

Kromozom *AB*: 12 ÷ 25 = 0,48
Ab: 3 ÷ 25 = 0,12
aB: 8 ÷ 25 = 0,32
ab: 2 ÷ 25 = 0,08

A koromozomları üzerindeki *B* aleli: 12 ÷ 15 = 0,8
a kromozomları üzerindeki *B* aleli: 8 ÷ 10 = 0,8

(b) Bağlantı dengesizliğindeki bir populasyon





Frekans hesaplamaları

Alel *A*: 15 ÷ 25 = 0,6
a: 10 ÷ 25 = 0,4
B: 20 ÷ 25 = 0,8
b: 5 ÷ 25 = 0,2

Kromozom *AB*: 11 ÷ 25 = 0,44
Ab: 4 ÷ 25 = 0,16
aB: 9 ÷ 25 = 0,36
ab: 1 ÷ 25 = 0,04

A koromozomları üzerindeki *B* alleli: 11 ÷ 15 = 0,73
a kromozomları üzerindeki *B* aleli: 9 ÷ 10 = 0,9

Şekil 7.2 İki populasyon: biri bağlantı dengesinde; diğeri bağlantı dengesizliğinde

alel frekansları her iki populasyonda özdeştir. Eğer sadece A lokusunu ya da sadece B lokusunu çalışıyor olsaydık, her iki populasyonun özdeş olduğu sonucuna varabilirdik.

Fakat populasyonlar özdeş değildir. Bunu kromozom frekanslarını hesapladığımızda keşfederiz. Örneğin, üstteki populasyonda 25 kromozomun 12'si 0,48'lik bir

frekans veren *AB* haplotipini taşır. Diğer yandan, alttaki populasyonda *AB* kromozomlarının frekansı 25'te 11 ya da 0,44'tür. Bu iki lokus, Hardy-Weinberg analizinin ilk dersidir: İki populasyon özdeş alel frekanslarına, fakat farklı kromozom frekanslarına sahip olabilir.

Şeki 7.2'deki iki populasyon arasındaki farklılığı görmek için diğer bir yol, *a* alelini taşıyan kromozomlara karşı *A* alelini taşıyan kromozomlar üzerindeki *B* alelinin frekansını hesaplamaktır. Üstteki populasyonda *A* alelini taşıyan 15 kromozom var. Bunların 12'si *B* alellelini taşımaktadır. Bu nedenle *A* kromozomu üzerindeki *B*'nin frekansı 12/15 = 0,8'dir. Aynı populasyonda, *a* alelini taşıyan 10 kromozom vardır ve bunların 8'i *B* alelini taşımaktadır. *a* kromozomu üzerindeki *B*'nin frekansı ise yine bu nedenle 8/10 = 0,8'dir. Üstteki populasyonda *B* alelalelinin frekansı, *a*'yı taşıyan kromozomda olduğu gibi, *A*'yı taşıyan kromozomla aynıdır. Bu durum aşağıdaki populasyon için doğru değildir. Aşağıda, *B*'nin frekansı *A* kromozomu üzerinde 0,73, fakat *a* kromozomu üzerinde 0,9'dur.

Bağlantı dengesizliğini anlamak için, bir kerede iki bağlantılı lokusu ele aldığımızda, populasyonların özdeş alel frekanslarına, fakat farklı kromozom frekanslarına (yani haplotiplere) sahip olabileceklerini bilmek yararlıdır.

Şekil 7.2'deki çubuk grafiği, iki populasyon arasındaki farklılığı göstermektedir. Her grafikteki iki çubuğun genişliği *a*-taşıyıcı kromozoma karşılık, *A*-taşıyıcı kromozomun frekansını temsil etmektedir. İki çubuğun birlikte genişliğinin 1 olmak zorunda olduğuna dikkat ediniz. Bu yüzden bir çubuk genişlerse, diğeri daralmalıdır. Her bir çubuğun, gölgeli kısmı ilgili kromozomlar üzerinde *B* alelinin ve gölgesiz kısmı *b* alelinin frekansını temsil eder. Çubuk grafikler, önceki paragraftaki hesaplamalarla neyi keşfettiğimizi bir bakışta görmemizi sağlar. Üstteki populasyonda, *B*'nin frekansı, *a* kromozomlarında olduğu gibi, *A* kromozomları üzerinde de aynıdır—aynı fraksiyon her iki çubukta gölgeli olarak gösterilmiştir. Alttaki her iki populasyonda *B*'nin frekansı, *A* kromozomları üzerinde, *a* kromozomlarında olduğundan daha düşüktür.

Bağlantı Dengesizliğinin Tanımlaması

Şekil 7.2'de üstteki populasyonda, A ve B lokusu bağlantı dengesindedir. Alttaki populasyonda, lokuslar bağlantı dengesizliğindedir. Bir populasyonda iki lokus, bir lokustaki kromozomun genotipi, diğer bir lokusun genotipinden bağımsız olduğunda **bağlantı dengesindedir**. Bu durum bir lokustaki kromozom genotipinin bilinmesinin, diğerindeki genotipi öngörmede hiçte kullanışlı olamayacağı anlamına gelir. Bir lokustaki kromozomun genotipi ile diğerinin genotipi arasında rastgele olmayan bir ilişki varsa, iki lokus **bağlantı dengesizliğindedir**. Bir lokustaki kromozomun genotipi biliniyorsa, bu durum bize diğerinin genotipi hakkında ipucu verir.

Bu tanımlar daha çok soyuttur. Daha doğrusu, aşağıdaki şartlar sadece iki lokus bağlantı dengesinde ise doğrudur:

Bir lokustaki genotipler diğer lokustaki genotiplerden bağımsız ise, iki lokus bağlantı dengesindedir. Aksi taktirde, lokuslar bağlantı dengesizliğindedir.

1. *A* alelini taşıyan kromozomlar üzerinde *B*'nin frekansı, *a* alelini taşıyan kromozomlardaki *B*'nin frekansına eşit olmalıdır.
2. Herhangi bir kromozom haplotipinin frekansı, bileşik allellerin frekanslarının çarpımıyla hesaplanabilir. Örneğin, *AB* kromozomlarının frekansı *A* alelinin frekansı ile *B* alelinin frekansını çarpmakla hesaplanabilmelidir.
3. Bağlantı dengesizliğinin katsayısı olarak bilinen *D* değeri, sıfıra eşittir. g_{AB}, g_{ab}, g_{Ab} ve g_{aB}, sırasıyla *AB*, *ab*, *Ab* ve *aB* kromozomlarının frekansı olarak alındığında,

$$g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB}$$

olarak hesaplanır (Kutu 7.1'e bakınız).

Şu durumda, ilk koşulun Şekil 7.2 üstte verilen populasyon için doğru olduğu, ancak alttaki populasyon için ise yanlış olduğunu hesaplama ve çubuk grafiklerle ortaya çıkarmış olduk. Okuyucu, ikinci ve üçüncü koşulların aynı şekilde üstteki populasyon için doğru, fakat alttaki populasyon için yanlış olduğunu doğrulayabilir.

Hardy-Weinberg Analizinin İki-Lokus Versiyonu

Bölüm 5'te gerçekleştirdiğimiz tek-lokus versiyonuna analog olan Hardy-Weinberg analizinin iki-lokus versiyonunu göreceğiz. Seçilim, mutasyon ve göçün olmadığı, populasyonun sonsuz büyüklükte ve çiftleşmenin rastgele olduğu Hardy-Weinberg şartlarının bulunduğunu varsayar ve gen havuzundaki gametlerden zigotlara, zigotlardan ergine ve tekrar gen havuzunda gametlere kadar, populasyonumuzun tam bir yaşam döngüsü boyunca kromozom frekanslarını izleriz. Bu hesaplama Kutu 7.2'de verilmiştir. Bu hesaplama bağlantı dengesinin evrimde önemli olduğuna ilişkin kanıtlarımızın ilk kısmını sağlar. İdeal populasyonumuzda iki lokus bağlantı dengesindeyse, daha sonra Hardy-Weinberg şartları altında kromozom frekansları bir nesilden diğerine değişmeyecektir. Bunun yerine, şayet iki lokus bağlantı dengesizliğindeyse, o zaman kromozom frekansları değişecektir.

Hardy Weinberg varsayımlarına göre, ancak ilgili lokuslar bağlantı dengesindeyse, kromozom frekansları bir nesilden diğerine değişmeden kalır. Eğer iki lokus bağlantı dengesizliğindeyse, kromozom frekansları her bir nesilde bağlantı dengesine daha da yaklaşacaktır.

Bir Populasyonda Bağlantı Dengesizliğini Yaratan Nedir?

Rastgele çiftleşen bir populasyonda, bağlantı dengesizliği oluşturabilen üç mekanizma vardır: çok lokuslu genotipler üzerine olan seçilim, genetik sürüklenme ve populasyona dışardan karışma. Bu mekanizmaların her birini sırasıyla ele alacağız.

Çoklu lokus genotipleri üzerine olan seçilimin nasıl bağlantı dengesizliği meydana getirebileceğini görmek için, gen havuzu Şekil 7.2a'da gösterilen populasyonla başlayınız. Lokus A ve lokus B bağlantı dengesindedir. Bu gen havuzundaki gametlerin zigot oluşturmak için rastgele birleştiklerini düşünün. Meydana gelen zigotların

KUTU 7.1 Bağlantı dengesizliği katsayısı

D sembolü ile gösterilen bağlantı dengesizliği katsayısı

$$g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB}$$

olarak tanımlanır. g_{AB}, g_{ab}, g_{Ab} ve g_{aB} sırasıyla AB, ab, Ab ve aB kromozomlarının frekanslarıdır.

D'ye niçin bağlantı dengesizliği katsayısı denildiğini görmek için, iki lokus bağlantı dengesinde olduğunda, bir lokustaki alel frekanslarının diğer lokustaki alel frekanslarından bağımsız olduğunu hatırlayınız. A ve a'nın frekansları p ve q ve B ve b'nin frekansları ise s ve t olsun. Eğer bir populasyon bağlantı dengesindeyse, o zaman $g_{AB} = ps$, $g_{Ab} = pt$, $g_{aB} = qs$ ve $g_{ab} = qt$ dir. Ayrıca,

$$D = psqt - ptqs = 0$$

dır. Diğer taraftan, eğer populasyon bağlantı dengesizliğindeyse, o zaman $g_{AB} \neq ps$, $g_{Ab} \neq pt$, $g_{aB} \neq qs$ ve $g_{ab} \neq qt$ olur. Bu durumda $D \neq 0$ olur.

AB ve ab, var olan yegane kromozomlar ve her biri 0,5'lik bir sıklığa sahip olduğunda, D'nin alabileceği maksimum değer 0,25 dir. Ab ve aB var olan yegane kromozomlar ve her birinin frekansı 0,5 olduğunda, D'nin alabileceği minimum değer –0,25 dir. Bu yüzden D'yi hesaplama, bir populasyonda bağlantı dengesizliğinin derecesini hesaplamak için kullanışlı bir yoldur.

KUTU 7.2 İki lokus için Hardy-Weinberg analizi

Burada Hardy-Weinberg dengesi prensibinin iki-lokus versiyonunu geliştirmekteyiz. İdeal bir populasyon Hardy-Weinberg dengesinde olduğunda, kromozom frekanslarının bir nesilden diğerine değişmeyeceğini göstereceğiz.

Bölüm 5'te tanımlanan Hardy-Weinberg analizinin tek-lokus versiyonunda, gen havuzundan zigotlara, zigotlardan erginlere ve erginlerden sonraki neslin gen havuzuna kadar, bir populasyonun tam bir yaşam döngüsü boyunca alel frekanslarını izledik. Burada benzer bir strateji kullanacağız, fakat alel frekanslarını değil, kromozom frekanslarını izleyeceğiz. Bizim organizmalardaki kromozomlar iki lokus içerir: *A* ve *a* aleli olan A lokusu; *B* ve *b* aleli olan B lokusu (Bu sembollerle, aleller arasında mutlaka dominant/resesif bir ilişki olduğunu kastetmiyoruz. Sadece, denklemi alternatif sembollerle göstermekten daha kolay anlaşılmasını sağladığı için kullandık.) Dört çeşit kromozom vardır: *AB*, *Ab*, *aB* ve *ab*.

Gen havuzu kromozomları *AB*, *Ab*, *aB* ve *ab* sırasıyla g_{AB}, g_{Ab}, g_{aB} ve g_{ab} frekansta olduğu ideal bir populasyon düşünün. Gen havuzundaki gametler, zigot oluşturmak üzere rastgele bir araya gelirlerse, olası zigot genotiplerinden biri *AB/AB* dir. *AB/AB* genotipinin frekansı, rastgele seçilen bir yumurtanın *AB* kromozomu içermesi olasılığının, rastgele seçilen bir spermin bir *AB* kromozomu içermesi olasılığının çarpımına ($g_{AB} \times g_{AB}$) eşit olacaktır. Diğer bir olası zigot genotipi *AB/Ab* dir. Bu genotipin frekansı $2 \times g_{AB} \times g_{Ab}$ olacaktır. Bir *AB/Ab* zigotu yapmanın iki yolu olduğu için, bu ifade, bir 2 içerecektir: Bir *AB* yumurtası, *AB* spermiyle ya da *Ab* yumurtası *AB* spermiyle döllenebilir. Toplam 10 olası zigot vardır. Zigotlar ve frekansları aşağıdaki gibi olacaktır.

AB/AB	*Ab/Ab*	*aB/aB*	*ab/ab*	*AB/Ab*
$g_{AB}g_{AB}$	$g_{Ab}g_{Ab}$	$g_{aB}g_{aB}$	$g_{ab}g_{ab}$	$2g_{AB}g_{Ab}$
AB/aB	***AB/ab***	***Ab/aB***	***Ab/ab***	***aB/ab***
$2g_{AB}g_{aB}$	$2g_{AB}g_{ab}$	$2g_{Ab}g_{aB}$	$2g_{Ab}g_{ab}$	$2g_{aB}g_{ab}$

Eğer seçilim olmaksızın bu zigotların gelişmelerine izin verirsek, o zaman erginler arasındaki genotip frekansları, zigotlar arasındakiyle aynı olacaktır.

Kromozom frekanslarını, gen havuzundan zigota ve erginlere kadar izledik. Artık bir sonraki neslin kromozom frekanslarını hesaplayabiliriz. *AB* kromozomunu ele alalım. *AB* kromozomunu içeren gametler, 10 ergin genotipin 5'i tarafından oluşturulabilir. *AB* gametleri verebilen erginler, yeni gen havuzuna verdikeri *AB* gametleri payı ile birlikte şöyle olacaktır.

Ergin	Katılan *AB* gametlerinin payı	Notlar
AB/AB	$g_{AB}g_{AB}$	
AB/Ab	$(\frac{1}{2})(2g_{AB}g_{Ab})$	
AB/aB	$(\frac{1}{2})(2g_{AB}g_{aB})$	
AB/ab	$(1-r)(\frac{1}{2})(2g_{AB}g_{ab})$	r = rekombinasyon oranıdır
Ab/aB	$(r)(\frac{1}{2})(2g_{Ab}g_{aB})$	r = rekombinasyon oranıdır

Bu tablodaki ilk satır basittir: *AB/AB* erginler, populasyonun $g_{AB}g_{AB}$ fraksiyonunu oluştururlar. Bundan dolayı gen havuzuna, hepsi *AB* olan $g_{AB}g_{AB}$ gametlerini verir. İkinci satır da basittir: *AB/Ab* erginler, populasyonun $g_{AB}g_{Ab}$ fraksiyonunu oluştururlar. Bundan dolayı, gen havuzuna yarısı *AB* olan $g_{AB}g_{Ab}$ gametlerini verir. Açıklama gerektiren, tablonun son iki satırıdır.

AB/ab genotipli bireyler, sadece mayozda *A* ve *B* lokusları arasında krossing-over meydana *gelmediği* zaman, *AB* kromozomlarını içeren gametler oluşturacaklardır. Krossing-over meydana gelmediği zaman, *AB/ab* erginlerince üretilen gametlerin yarısı, *AB* kromozomu taşıyacaktır. Eğer r, *A* ve *B* lokusu arasındaki krossing over ya da rekombinasyon oranıysa, o zaman *AB/ab* bireylerince gen havuzuna katılan *AB* gametlerinin payı $(1-r)(\frac{1}{2})(2g_{AB}g_{ab})$ olacaktır.

Ab/aB genotipli erginler, *A* ve *B* lokusu arasında mayozda krossing-over meydana *geldiğinde*, *AB* kromozomlu gametler meydana getirirler. Krossing-over meydana geldiği zaman, *Ab/aB* erginlerince oluşturulan gametlerin yarısı, *AB* kromozomlarını taşır. Eğer r krossing-over oranıysa, o zaman *Ab/aB* bireylerince gen havuzuna verilen *AB* gametlerinin payı $(r)(\frac{1}{2})(2g_{Ab}g_{aB})$'dir.

Artık, yeni gen havuzundaki *AB* kromozomlarının frekansı olan g_{AB}' için bir formül yazabiliriz:

KUTU 7.2 Devamı

$$g_{AB}' = g_{AB}g_{AB} + (\tfrac{1}{2})(2g_{AB}g_{Ab}) + (\tfrac{1}{2})(2g_{AB}g_{aB}) + (1-r)(\tfrac{1}{2})(2g_{AB}g_{ab}) + (r)(\tfrac{1}{2})(2g_{Ab}g_{aB})$$

$$= g_{AB}g_{AB} + g_{AB}g_{Ab} + g_{AB}g_{aB} + g_{AB}g_{ab} - rg_{AB}g_{ab} + rg_{Ab}g_{aB}$$

$$= g_{AB}(g_{AB} + g_{Ab} + g_{aB} + g_{ab}) - r(g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB})$$

Bu denklemi $(g_{AB} + g_{Ab} + g_{aB} + g_{ab}) = 1$ ve $g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB}$ 'nin metin ve Kutu 7.1'de tanımlanan D olduğunu dikkate alırsak, bu denklem daha da sadeleştirebilir. Bu bize

$$g_{AB}' = g_{AB} - rD$$

denklemini verir.

Diğer üç kromozomun frekanslarını vercek formüllerin türetilmesini okuyuculara bırakacağız. Bunlar

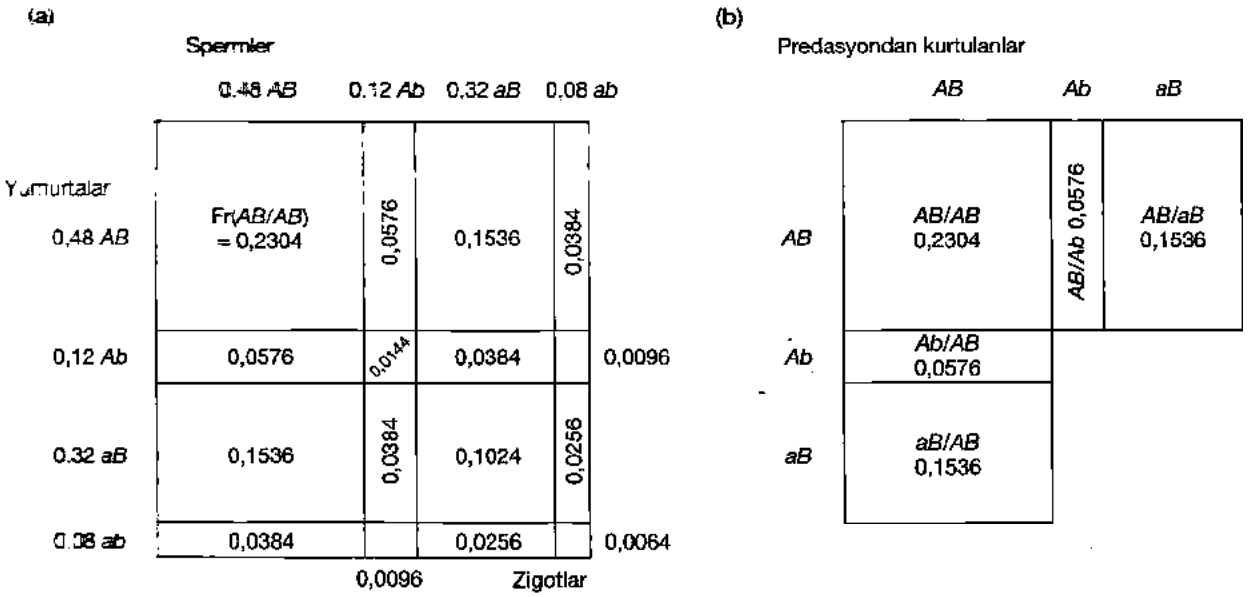
$$g_{Ab}' = g_{Ab} + rD \quad g_{aB}' = g_{aB} + rD \quad g_{ab}' = g_{ab} - rD$$

dir.

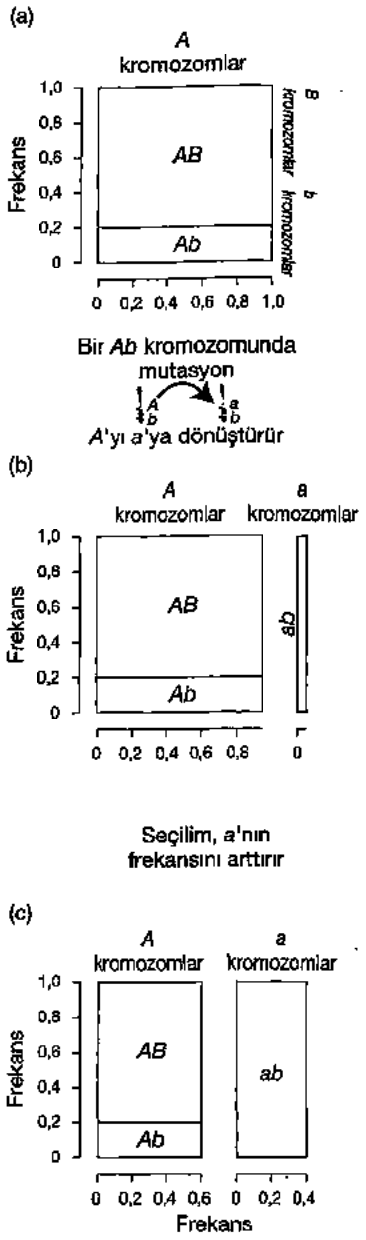
g_{AB}', g_{Ab}', g_{aB}' ve g_{ab}' için denklemi, bir populasyon bağlantı dengesinde olduğunda —$D = 0$ olduğunda— kromozom frekanslarının bir nesilden diğerine değişmediğini gösterir. Diğer yandan, bir populasyon bağlantı dengesizliğindeyse, —$D \neq 0$ olduğunda—kromozom frekansları bir nesilden diğerine değişir. Bu sonucu ilk kez populasyon genetikçisi H. S. Jennings (1917) rapor etmiştir.

Bir çift lokusun alel frekanslarının, lokuslar farklı kromozomlar üzerinde olsalar bile, bağlantı dengesizliğinde olabileceğini ifade etmeliyiz. Farklı kromozomlar üzerindeki lokuslar için, kromozom frekansından ziyade, gamet frekansını konuşmak daha doğrudur. Böyle bir durum için, Hardy-Weinberg analizi, r'nin daima tam olarak $(\frac{1}{2})$'ye eşit olması dışında, burada geliştirdiğimize özdeştir.

10 çeşidi ve beklenen frekansları, Şekil 7.3a'daki grafikte gösterilmiştir. Örneğin, yumurtaların %32'si *aB* ve spermlerin %32'si *aB* olduğundan, *aB/aB* zigotlarının frekansının 0,32 × 0,32 = 0,1024 olacağını öngörebiliriz. Şimdi zigot ergine gelişsin ve fenotipleri şöyle olsun: *ab/ab* genotipli bireyler 10 büyüklüğünde olsun. Diğer genotipler için, *A* ve *B*'nin her kopyası bireyin büyüklüğüne 1 birim katsın. Örneğin, *aB/aB* bireyleri 12 birimlik bir büyüklüğe ve *AB/Ab* bireyleri 13 birimlik bir büyüklüğe sa-



Şekil 7.3 **Çoklu lokus genotipleri üzerine seçilim, bağlantı dengesizliği yaratabilir** Diyagram (a) Şekil 7.2a'dan bağlantı degesindeki populasyonda rastgele eşleşmeyle oluşturulan zigotların beklenen frekanslarını göstermektedir. Diyagram (b) avcılar, genotiplerinde üç büyük harften daha az büyük harfli alel taşıyan, tüm bireyleri öldürdükten sonra hayatta kalanların genotiplerini gösteriyor. Hayatta kalanların populasyonu bağlantı dengesizliğindedir.



Şekil 7.4 Genetik sürüklenme bağlantı dengesizliği yaratabilir (a) Sadece tek bir *A* alelinin A lokusunda bulunduğu sonlu bir populasyondaki kromozom frekansları; (b) bir mutasyon *a* alellinin bir kopyasını meydana getirmesinden sonraki kromozom frekansları; (c) *a*'yı tercih eden seçilim, *ab* kromozomlarının frekansını artırdıktan sonraki kromozom frekansları. (c)'deki populasyon, bağlantı dengesizliğindedir. Sürüklenme, dengesizliği yaratan önemli bir mekanizmadır, çünkü bu senaryo sadece sonlu bir populasyonda meydana gelebilirdi.

hiptir. Son olarak, büyüklüğü 13 birimden az olan her bireyin avcılarca yendiğini düşünelim. Orijinal populasyonun %65,28'ni temsil eden hayatta kalanlar, Şekil 7.3b'deki grafikte görülmektedir.

Hayatta kalanların populasyonunda, *A* ve *B* lokusları bağlantı dengesizliğindedir. Belki de bunu görmenin en kolay yolu *a* ve *b* alellerinin frekansını hesaplamaktır. *a*'nın frekansını hesaplamanın bir yolu şudur: *a* alelini taşıyan bireyler hayatta kalanların bir kısmını (0,1536 + 0,1536)/0,6528 ≈ 0,47 oluşturur. Öyleyse lokus A, allelerin %47'sini taşır. Bu allellerin yarısı *a*'dır. Bundan dolayı, hayatta kalanlar arasında *a*'nın frekansı 0,5 × 0,47 ≈ 0,24, *b*'nin frekansı ise yaklaşık 0,09 dur. İki lokusumuz bağlantı dengesinde olsaydı, o zaman listemizdeki ikinci kriter gereği, hayatta kalanlar arasında *ab* kromozomlarının frekansı 0,24 × 0,09 ≈ 0,02 olacaktı. Aslında, *ab* kromozomlarının frekansı 0'dır. İki lokusumuz bağlantı dengesizliğindedir. Bir alıştırma olarak, okuyucu lokusların 1. ve 3. kriter ile bağlantı dengesizliğinde olduğunu da gösterebilir.

Genetik sürüklenmenin nasıl bağlantı dengesizliği oluşturduğunu görmek için Şekil 7.4'de şematik olarak gösterilen senaryoya bakınız. Bu senaryo, sadece *AB* ve *Ab* kromozomlarının bulunduğu bir gen havuzu ile başlar (Şekil 7.4a). Başka bir deyişle, *a* alelinin kopyaları bu populasyonda yoktur. Lokus A ve lokus B bağlantı dengesindedir. Şimdi tek bir *Ab* kromozomunda, bir mutasyonun *A* alelini *a*'ya dönüştürdüğünü düşünün. Bu, tek bir *ab* kromozomu oluşturur (Şekil 7.4b). Bu durum populasyonu bağlantı dengesizliğine de götürür, çünkü artık olası bir kromozom haplotipi-*aB*-yoktur. Son olarak, seçilimin *a* alelini *A* aleline tercih ettiğini düşünelim, bu durumda *a*'nın frekansı artar ve *A*'nın azalır (Şekil 7.4c). Bu durum A ve B lokusları arasındaki bağlantı dengesizliğinin derecesini artırır.

Mutasyon ve seçilim anahtar olaylar gibi görüldüğünde, okuyucu, bu senaryoda oluşturulan bağlantı dengesizliğinin niçin genetik sürüklenmeye neden olduğunu merak edebilir. Bunun nedeni, açıkladığımız gibi bu senaryonun sadece sonlu bir populasyonda gerçekleşebileceğidir. Sonsuz bir populasyonda, *A* alelini *a* aleline dönüştüren mutasyon hem *AB* hem de *Ab* kromozomlarında bir kez değil, pek çok nesilde meydana gelmiş olacaktır. Hiçbir zaman *aB* kromozomları kaybolmayacaktır. *A*'yı *a*'ya tercih eden seçilim, hem *ab* hem de *aB*'nin frekansını aynı anda artıracaktır. Lokus A ve lokus B asla bağlantı dengesizliğinde olmayacaktır. Çünkü senaryomuz sadece sınırlı bir populasyonda bağlantı dengesizliği meydana getirebildiğinden, iş başındaki can alıcı evrimsel mekanizma genetik sürüklenmedir. Sadece bir kez ve bir *Ab* kromozomunda meydana gelen *a* aleline neden olan mutasyon, bir örnekleme hatasıdır.

Son olarak, populasyona dışardan karışımın nasıl bağlantı dengesizliği meydana getirebildiğini görmek için iki gen havuzu düşünelim (Şekil 7.5). Birinde, 60 *AB* kromozomu, 20 *Ab* kromozomu, 15 *aB* kromozomu ve 5 *ab* kromozomu diğerinde ise, 10 *AB*, 40 *Ab*, 10 *aB* ve 40 *ab* olsun. A ve B lokusu, Şekil 7.5'de üstteki iki çubuk grafiğinde gösterildiği gibi, her iki gen havuzunda bağlantı dengesindedir. Şimdi iki gen havuzunu bir araya getirin. Bu şekilde 70 *AB* kromozomu, 60 *Ab*, 25 *aB* ve 45 *ab* olan yeni bir gen havuzu meydana gelir. Bu yeni gen havuzunda, A ve B lokusları bağlantı dengesizliğindedir.

Çoklu lokus genotipleri üzerine olan seçilim, genetik sürüklenme ve dışardan populasyona karışımın hepsi de bağlantı dengesizliği meydana getirebilir. Çünkü bunların tümü frekanslarının bağlantı dengesi altında ne olacağıyla karşılaştırıldığında, bazı kromozom haplotiplerinin az, diğerlerinin ise fazla temsil edildiği populasyonlar meydana getirebilirler. Örneğin, çok lokuslu seçilim şemamızda, seçilim diğer haplotiplerden ziyade, daha güçlü bir şekilde *ab*'ye karşı işledi, çünkü *ab* kromozomu içeren hiçbir birey yaşamadı. Sürüklenme senaryomuzda, bir şans olayı *aB* kromozo-

muna değil de *ab* kromozomunun oluşumuna yol açtı. Populasyona dışardan karışma örneğimizde, farklı alel ve kromozom frekanslı populasyonların basit bir kombinasyonu, fazladan *AB* ve *ab* kromozomları olan yeni bir populasyon meydana getirdi.

Bir Populasyondan Bağlantı Dengesizliğini Ayıklayan Nedir?

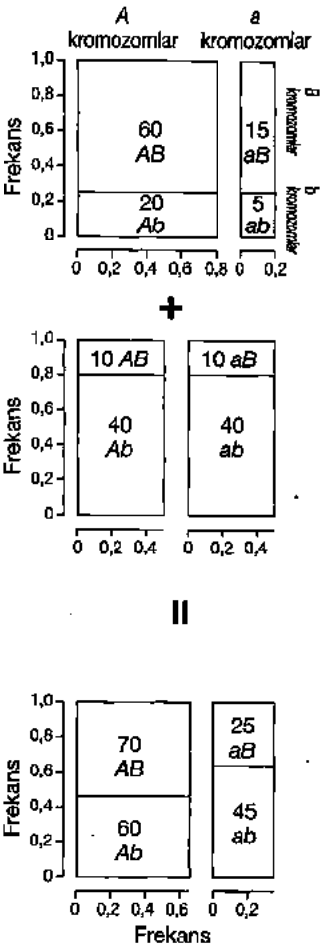
Seçilim, sürüklenme ve dışardan karışma aynı anda bir populasyonda bağlantı dengesizliği meydana getirebilirken, eşeyli üreme karşı konulmaz bir şekilde bunu düşürür. Eşeyli üremeyle, krossing-overli mayoz ve soydışı üremeyi kast ediyoruz. Akraba olmayan ebeveynlerden gametlerin birleşmesi, farklı haplotipli kromozomları bir araya getirir. Zigotlar gelişip erginler oluştuğunda ve kendileri ürediklerinde, mayoz sırasında krossing-over eski alel kombinasyonlarını bozar ve yenilerini meydana getirir. Eşeyli üreme sırasında alellerin yeni kombinasyonlarının oluşumuna **genetik rekombinasyon** denir. Genetik rekombinasyon, diğer genotiplere göre bir lokustaki genotipleri rastgele dağıtma eğiliminde olduğundan, fazla bulunan kromozom haplotiplerinin frekansını düşürmeye ve az bulunan haplotiplerin frekansını ise arttırma eğilimindedir. Başka bir ifadeyle, genetik rekombinasyon bağlantı dengesizliğini azaltır.

Bağlantı dengesizliğini azaltmada eşeyli üremenin rolü, Kutu 7.3'de matematiksel olarak gösterilmiştir. Burada Hardy-Weinberg varsayımları altında yapılan analiz, bir çift lokus arasında bağlantı dengesizliğindeki düşüş oranının lokuslar arasındaki rekombinasyon oranı ile bağlantılı olduğunu göstermektedir. Birkaç farklı rekombinasyon oranı için düşüş oranının ne olacağı Şekil 7.6'da görülmektedir.

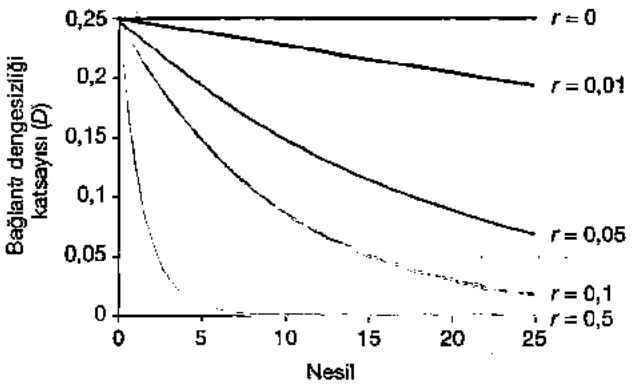
Micheal Clegg ve meslektaşları (1980), meyve sineklerinin deneysel populasyonlarında bağlantı dengesizliğinin azaldığını bildirmişlerdir. Çalışıkları her populasyon, 3. kromozom üzerindeki her iki lokusta iki alel bulundurmaktadır. Lokuslardan biri esteraz-c enzimini kodlar; bu lokusa A ve alellerine *A* ve *a* diyeceğiz. Diğer lokus esteraz-6 enzimini kodlar; bu lokusa da B ve alellerine ise *B* ve *b* diyeceğiz.

Clegg ve meslektaşları, her birinin frekansı 0,5 olan sadece *AB* ve *ab* kromozomlu sirke sineği populasyonları oluşturdular. Araştırmacılar ayrıca, yine her birinin frekansı 0,5 olan sadece *Ab* ve *aB* kromozomlu populasyonlar da oluşturdular. Bu nedenle başlangıçta tüm populasyonlar, ya $D = 0{,}25$ ya da $D = -0{,}25$ olan tam bağlantı dengesizliğindeydiler.

Araştırmacılar, yaklaşık 1000 birey büyüklüğünde olan sinek populasyonlarını 48-50 nesil devam ettirdiler ve onları istedikleri gibi çiftleşmeye bıraktılar. Her bir ya da



Şekil 7.5 Populasyona dışardan karışma bağlantı dengesizliği yaratabilir Yukarıdaki iki çubuk grafik, her biri bağlantı dengesinde olan iki ayrı populasyondaki kromozom frekanslarını göstermektedir. Bu iki populasyonu karıştırmak, aşağıdaki çubuk grafikte gösterilen populasyonu verir; sonuç bağlantı dengesizliğidir.



Şekil 7.6 Eşeyli üreme ve rastgele çiftleşmeyle, bağlantı dengesizliği zamanla düşer Bu grafik rastgele çiftleşen bir populasyonda 25 nesil boyunca iki lokus arasındaki bağlantı dengesizliği düzeyini göstermektedir. Populasyon, olası en yüksek değer olan 0,25'te bağlantı dengesizliğiyle başlar. Her bir eğri, *r*'nin farklı bir değeri için $D' = D(1 - r)$ denklemine göre bağlantı dengesizliğinde bir düşüş gösterir. Farklı kromozomlar üzerindeki lokusların serbest rekombinasyonuna karşılık olan $r = 0{,}5$ ile, populasyon 10 nesilden daha az bir sürede bağlantı dengesine varır. Sıkı bağlantılı lokuslara karşılık olan $r = 0{,}01$ ile, bağlantı dengesizliği nesiller boyunca devam eder. Hedrik (1983)'e göre.

KUTU 7.3 Eşeyli üreme bağlantı dengesizliğini düşürür

Burada, bağlantı dengesizliği düzeyinin, rastgele çiftleşmenin olduğu bir populasyonda sürekli olarak düştüğünü gösteriyoruz. Metin ve Kutu 7.1'de verilen, bir sonraki nesilde bağlantı dengesizliğinin katsayısı olan D'yi tanımlamakla ise başlayacağız.

D'nin tanımıyla,

$$D' = g_{AB}'g_{ab}' - g_{Ab}'g_{aB}'$$

Kutu 7.2'de türetilen g_{AB}', g_{ab}', g_{Ab}' ve g_{aB}' için ifadeleri yerine koyarsak

$$\begin{aligned} D' &= [(g_{AB} - rD)(g_{ab} - rD)] - \\ &\quad [(g_{Ab} + rD)(g_{aB} + rD)] \\ &= [g_{AB}g_{ab} - g_{AB}rD - g_{ab}rD + (rD)^2] - \\ &\quad [g_{Ab}g_{aB} + g_{Ab}rD + g_{aB}rD + (rD)^2] \\ &= g_{AB}g_{ab} - g_{AB}rD - g_{ab}rD + (rD)^2 - \\ &\quad g_{Ab}g_{aB} - g_{Ab}rD - g_{aB}rD - (rD)^2 \end{aligned}$$

denklemini verir.

Terimleri kısaltıp ve yeniden düzenlersek şu sonucu verir:

$$\begin{aligned} D' &= g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB} - g_{AB}rD - \\ &\quad g_{ab}rD - g_{Ab}rD - g_{aB}rD \\ &= (g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB}) - rD(g_{AB} + g_{ab} + g_{Ab} + g_{aB}) \end{aligned}$$

Son olarak, denklem $(g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB})$ D'ye eşittir ve $(g_{AB} + g_{ab} + g_{Ab} + g_{aB})$ ifadesi 1'e eşittir. Şimdi elimizde

$$D' = D - rD = D(1 - r)$$

kalır.

Mayoz sırasındaki rekombinasyon katsayısı olan r'nin her zaman 0 ile $\frac{1}{2}$ arasında olduğunu hatırlayınız. Bu $(1 - r)$, daima $\frac{1}{2}$ ile 1 arasında demektir. Bu yüzden, iki lokus arasında hiç rekombinasyon olmadığı sürece, lokuslar arasındaki bağlantı dengesizliği, her nesilde 0'a yaklaşacaktır. Lokuslar arasındaki rekombinasyon oranı arttıkça, populasyon bağlantı dengesine daha hızlı varır.

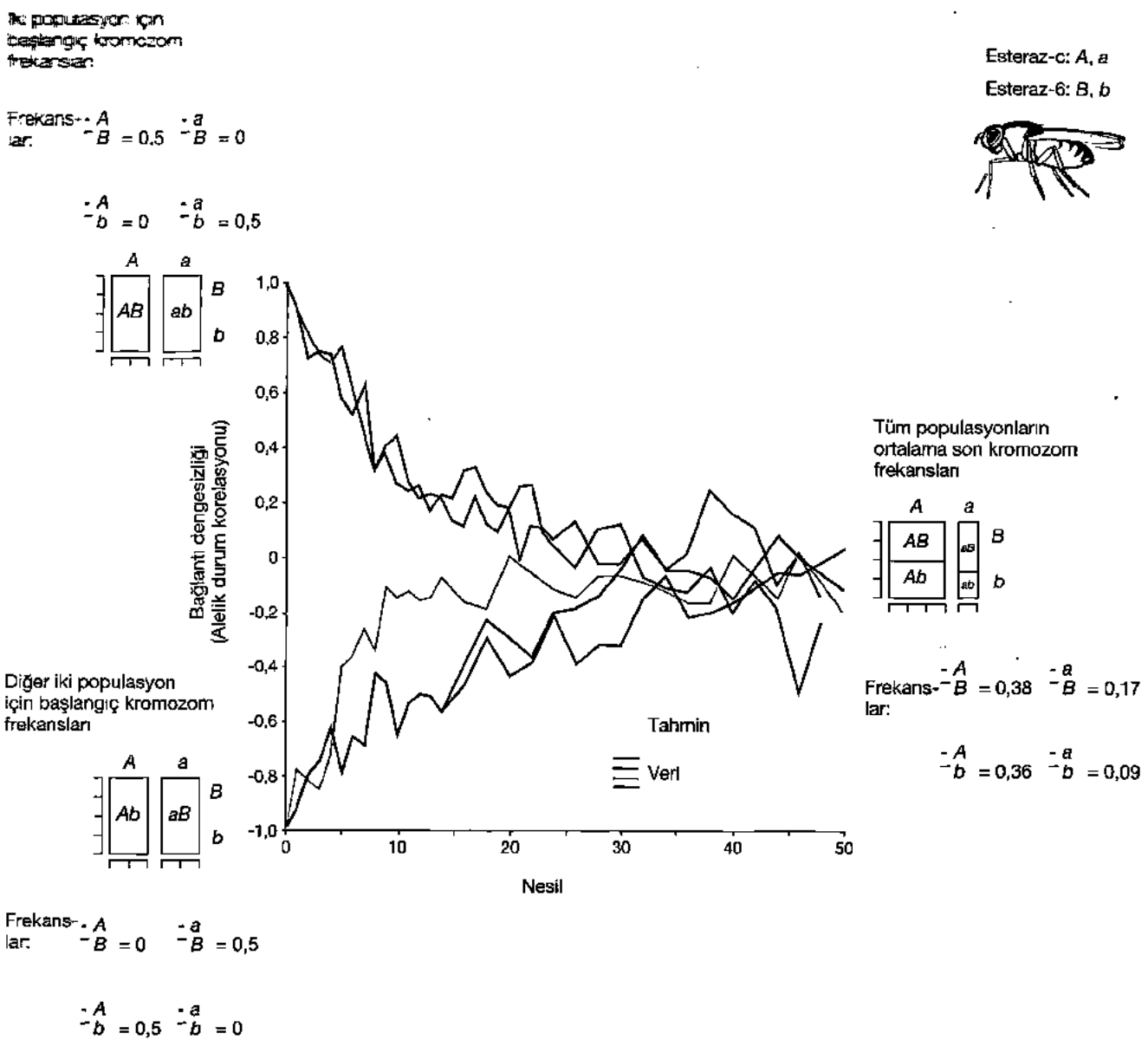
Rastgele çiftleşmenin olduğu bir populasyonda, üç güç bağlantı dengesizliği yaratır: çoklu lokus genotipleri üzerine seçilim, genetik sürüklenme ve populasyona dışardan katılım. Bir güç bağlantı dengesizliğini düşürür: mayoz ve eşeyli üremeden (yani eşeyden) doğan genetik rekombinasyon.

iki nesilde, araştırmacılar, dört kromozom haplotipinin frekanslarını belirlemek ve iki lokus arasındaki bağlantı dengesizliği düzeyini hesaplamak için her bir populasyonu örnekledi. Tartışma konumuzun dışındaki nedenlerden dolayı, araştırmacılar bağlantı dengesizliğini D ile değil de, alellik durum korelasyonu olarak adlandırılan benzer bir istatistikle ölçtüler. D değeri ve alellik durum korelasyonu arasında bire bir ilişki yoktur. Ancak, genel bir kural olarak bir populasyondaki bağlantı dengesizliği düştükçe ve D 0,25 ya da –0,25 den 0'a doğru kaydıkça, alellik durum korelasyonunda 1,0 ya da –0,1'den 0'a doğru kaydığını söyleyebiliriz. Clegg ve meslektaşları, serbestçe çiftleşen sirke sineği populasyonlarında bu durumu öngörmüşlerdir.

Sonuçlar Şekil 7.7'de görülmektedir. Düzgün gri eğriler, düşüşün öngörülen modelini göstermektedir; düzgün olmayan renkli çizgiler verileri göstermektedir. Öngörüldüğü gibi, mayoz sırasında krossing-over, kaybolan kromozom haplotiplerini oluşturur ve lokuslar arasında bağlantı dengesizliği azalır. Gerçekte, bağlantı dengesizliği, her nasılsa öngörülenden daha hızlı azaldı. Clegg ve meslektaşları, beklenenden daha hızlı olan düşüşün, çalıştıkları enzim lokuslarında heterozigot üstünlüğünün sonucu olduğuna inanmaktadırlar. Heterozigot üstünlüğü, her iki lokus için heterozigot bireylerin frekansını artırdı ve bu nedenle bir lokustaki alellerle diğerleri arasında rastgele olmayan birleşmeleri yıkmak, krossing-over için daha fazla fırsat sağlamaktadır.

Bağlantı Dengesizliği Neden Önemlidir?

Bağlantı dengesizliğini, farklı lokuslardaki genotipler arasında rastgele olmayan bir birlik olarak tanımlamıştık. Bunu meydana getiren evrimsel mekanizma olarak çoklu lokus seçilimi, genetik sürüklenme ve populasyona dışardan karışmayı saptamıştık.



Şekil 7.7 Eşeyli üremenin bağlantı dengesizliğini düşürdüğüne deneysel bir kanıt Meyve sineklerinin çeşitli populasyonlarının her biri, tam bağlantı dengesizliğinde başlar (sol taraftaki üst ve alttaki çubuk grafikler). 50 nesil boyunca, tüm populasyonlar, bağlantı dengesine yaklaşırlar (sağdaki çubuk grafik). Sağdaki çubuk grafikteki frekanslar Clegg vd. (1980)'deki verilerden çıkarsamayla, yeniden çizilmiştir.

Eşeyli üremenin bunu azalttığını ve populasyonların bağlantı denge durumunu yeniden oluşturduğunu gördük. Bağlantı dengesinde olan ideal bir Hardy-Weinberg populasyonunda kromozom frekanslarının bir nesilden diğerine değişmediğini gösterdik. Bununla beraber, başlangıçta değindiğimiz asıl sorumuzu henüz yanıtlamadık: Bir lokustaki seçilim, diğer lokuslarda evrimin gidişatını tahmin etmek için tek-lokus modellerini kullanabilmemizi zaafa uğratır mı? Şimdi bu soruyu yanıtlamaya hazırız.

A ve B lokusları bağlantı dengesizliğinde iseler kötü haber. İşte o zaman A lokusu üzerinde seçilim B lokusundaki alellerin frekansını değiştirir. Bu durum, tek-lokus po-

pulasyon genetik modelinin sadece B lokusuna bakıp evrim hakkında doğru olamayan tahminler yapacağı anlamına gelir.

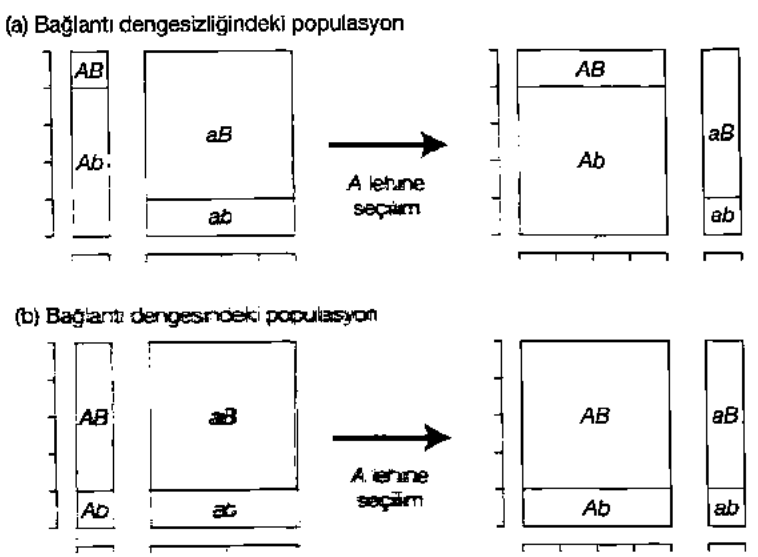
Bir çift lokus bağlantı dengesizliğindeyse, bir lokustaki seçilim diğer lokustaki alel frekansını değiştirebilir. Bu, tek-lokus modelleri hatalı tahminler yapabilir demektir.

Şekil 7.8a, A lokusu üzerine seçilimin B lokusundaki alel frekansını nasıl değiştirebildiğini göstermektedir. *B*'nin pek çok kopyası *aB* kromozomları üzerindedir. *A* aleli lehine olan seçilim, *aB* kromozomlarının frekansını düşürür. *aB* kromozomları kayboldukça, *B*'nin de kopyalarını birlikte götürecektir. *B*'nin frekansı *A*-taşıyıcı kromozomlar arasında, *a*-taşıyıcı kromozomlar arasında olana göre çok daha düşük olduğundan, B'nin kaybolan B kopyalarının pek çoğunun yeri, *b* kopyalarınca doldurulacaktır. Sonuç olarak *B*'nin frekansı düşer.

Biraz önce tanımladığımız senaryoda, seçilimin sadece A lokusu üzerine işlediği, B lokusunu etkilemediğine dikkat ediniz. B lokusundaki genotipler uyum gücü üzerine etki etmemiştir. Bunun yerine, bunlar taşınmada beraber sürüklendiğinden, B alelinin frekansı düşmüştür. Fakat, eğer sadece *B* lokusuna bakıyor olsaydık ve zamanla düşen *B* alelinin frekansını incelersek, seçilimin hedefinin yanlışlıkla B lokusunun kendisi olduğu sonucunu çıkarabiliriz. Bu, Hardy-Weinberg analizinin iki-lokus versiyonunun en can sıkıcı konusudur: tek-lokus çalışmaları bağlantı dengesizliğiyle raydan çıkabilir.

A ve B lokusu bağlantı dengesinde ise iyi haberdir. A lokusu üzerine seçilimin, B lokusundaki alel frekansları üzerine herhangi bir şekilde etkisi yoktur. Şekil 7.8b'ye bakınız. *A* aleli lehine seçilim, yine pek çok *aB* kromozomunu eler. Fakat *B*'nin frekansı, *a*-taşıyıcı kromozomlarda olduğu gibi, *A*-taşıyıcı kromozomlar arasında aynı olduğu için, kaybolan *B* alelinin her kopyası, *B*'nin başka bir kopyası tarafından doldurulacaktır. Eğer A lokusundaki seçilimin B lokusundaki alel frekansı üzerine etkisi yoksa, o zaman B lokusunun evrimini analiz etmek için tek-lokus modellerimizin kullanımı ile çatışmayacaktır.

Pek çok lokus çiftinin çoğu kez bağlantı dengesinde olduğu rastgele eşleşen populasyonlarda, eşeyin bağlantı dengesizliğini elemede oldukça iyi olması daha da iyi haberdir. Gavin Huttley ve meslektaşları (1999) tarafından yapılan çalışma bu iddiayı açıklamaktadır. Huttley ve meslektaşları, kısa ardıl tekrarlı lokuslar arasındaki bağlantı dengesizliği için insan genomunu incelediler. Kısa bir ardıl tekrarlı dizi lokusu, kromozom üzerinde kısa bir nükleotid dizisinin birçok kez tekrarlandığı bir bölgedir: bu gibi lokuslar tipik olarak birkaç alele sahiptir. Huttley ve meslektaşları, tüm 22 otozoma dağılmış olan 5000'nin üzerindeki lokusu kapsayan bağlantı dengesizliğinin 200 000'nin üzerinde ikişerli testlerini gerçekleştirdiler.



Şekil 7.8 Bağlantı dengesi, tek bir lokusta seçilim ve bağlantılı bir lokusta alel frekansları Bağlantı dengesizliğindeki bir populasyon, (a)'da gösterildiği gibi, A lokusundaki *A* alelinin lehinde bir seçilim, B lokusundaki *B* alelinin frekansında bir düşüşe neden olur. Bağlantı dengesindeki bir populasyon, (b)'de gösterildiği gibi, *A* aleli lehinde seçilimin, *B* alelinin frekansı üzerine etkisi yoktur.

Hurtley ve meslektaşları, insan genomunun çeşitli yerlerinde önemli ölçüde bağlantı dengesizliği gösteren komşu lokuslar buldular. Şu anda diğer çalışmalarla ortaya çıkarılan yüksek bağlantı dengesizliğinin bir bölgesi, insan lökosit antijen (HLA) lokuslarını içeren 6. kromozom üzerindeki bir bölgedir. HLA lokusu bağışıklık sistemi hücrelerinin vücuda giren yabancı maddeleri tanımasında kullanılan proteinleri kodlar. HLA lokusları güçlü seçilime maruzdurlar ve aralarındaki bağlantı dengesizliği muhtemelen çoklu lokus genotipleri üzerine seçilimin bir sonucudur.

Bununla beraber, bağlantı dengesizliği gösteren lokus çiftleri azınlıktaydı. En muhtemel bağlantı dengesizliği gösteren çiftler, fiziksel olarak sıkı bağlantılı olanlardır, yani aralarında krossing-overin ender olduğu aynı kromozom üzerinde yeterince yakın yerleşmiş olanlardır. Huttley ve meslektaşları, mitotik hücre bölünmesi sırasında aralarında %4 ya da daha az krossing-overin meydana geldiği yakın lokus çiftleri üzerinde yoğunlaştılar. Bu çiftlerden sadece %4'ü bağlantı dengesizliği gösterdi.

Bir çift lokus bağlantı dengesindeyse, bir lokustaki seçilimin diğerlerindeki alel frekansları üzerine etkisi yoktur ve güvenle tek-lokus modellerini kullanabiliriz. Neyse ki eşey bağlantı dengesizliğini düşürmekte o kadar iyi ki, pek çok lokus çifti çoğu zaman bağlantı dengesindedir.

Benzer bir çalışmada, Naohiko Miyashita ve meslektaşları (1999), hardal ailesinin küçük bir üyesi olan *Arabidopsis thaliana* bitkisinin genomunu incelediler. *Arabidopsis* genomunun, birbirlerinden uzakta bulunan ya da farklı kromozomlar üzerinde olan lokuslar arasında da önemli derecede bağlantı dengesizliği barındıracağı beklenebilir. Bunun nedeni, *Arabidopsis*'in genetik rekombinasyon olanağını çarpıcı olarak düşüren, kendine dölek olma özelliğidir. Miyashita ve meslektaşları, yaklaşık 8000 lokus arasında bağlantı dengesizliği için yaklaşık 70 000 ikişerli test yaptılar. Bu ikişerli testler arasında, %12 kadarı bağlantı dengesizliği gösterdi. Araştırmacılar *Arabidopsis*'in nadiren dışa dölek olması gerektiği kanısına vardılar. Hatta nispeten az miktarda rekombinasyonun, bağlantı dengesizliğini düşürmesi uzun bir zaman alır.

İki-lokus Hardy-Weinberg analizini incelememiz sonucunda çıkan mesajı aşağıdaki gibi özetlenebilir. Populasyon genetikçilerinin, üzerinde durulan herhangi bir lokusun diğer lokuslarla, özellikle de yakınında bulunan diğer lokuslarla, bağlantı dengesizliğinde olabileceğinin farkında olmaları gerekir. İlgili lokus gerçekten diğerleriyle bağlantı dengesizliğinde ise, o zaman tek-lokus populasyon genetiği modelleri yanlış öngörülere yol açabilir. Yine de, rastgele üremenin olduğu populasyonlarda pek çok lokus çiftinin bağlantı dengesizliğinde olması beklenebilir. Genelde, tek-lokus modellerinin çoğu zaman iyi çalışacağı beklenebilir.

Bağlantı Dengesizliğini Ölçmek İçin Pratik Bir Neden

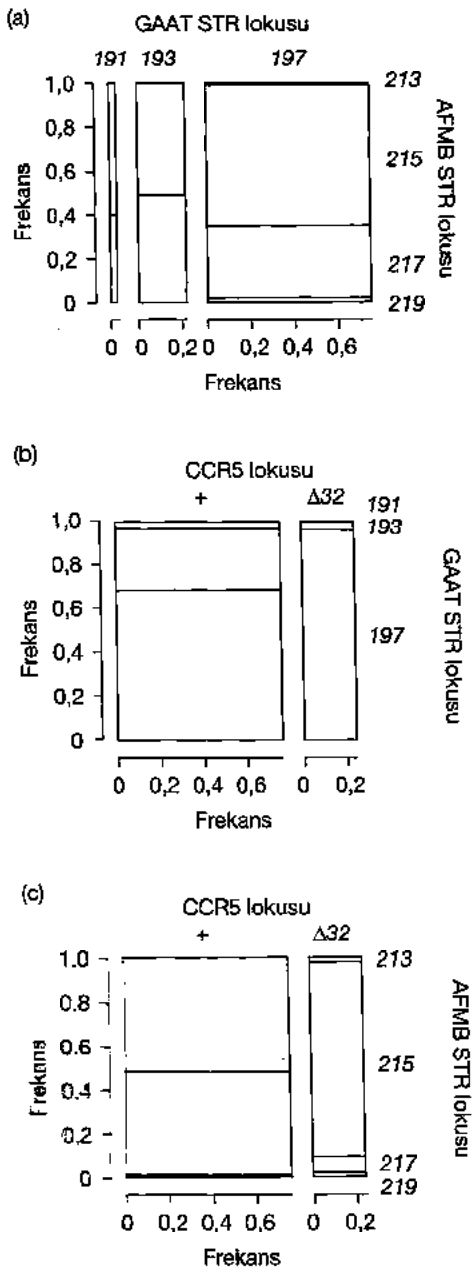
Bu bölümün girişinde, önceki bölümlerin konularına hakim olan okuyucuların beklentilerini ödüllendireceğimize söz verdik. Bu ödüllerden biri: bağlantı dengesizliği ölçümlerinin gen ve populasyonların tarihini oluşturmada yararlı olduğuna dair ip uçları sağlayacağıdır.

Dördüncü ve 5. Bölüm'den *CCR5-Δ32* aleli ile ilgili tartışmamızı hatırlayınız. Bu alel CCR5 lokusunda işlev kaybına neden olan bir mutasyondur. Bu alel HIV-1'in cinsel temasla geçen suşuna karşı homozigotları korur. Önceki tartışmalarda çözümlenmeyen sorular arasında şunlar vardır: *Δ32* aleli nereden geldi? Ve niçin sadece Avrupa'da yaygındır?

J. Claiborne Stephens ve meslektaşları (1998), CCR5 ve aynı kromozom üzerindeki bitişik iki lokus arasında bağlantı dengesizliğini ölçerek bu soruları cevapladılar. Bitişik lokuslar, GAAT ve AFMB denilen kısa ardıl tekrarlı bölgelerdi. GAAT üç ve AFMB dört alele sahiptir. GAAT ve AFMB kodlama yapmaz ve alellerinin uyum gücü üzerine etkisinin olmadığı gibi görünmektedir. Stephens ve meslektaşları, bir

grup Avrupalıda 192 kromozomun haplotiplerini belirlediler. Şekil 7.9a'da gösterildiği gibi, GAAT ve AFMB birbirleriyle bağlantı dengesinde olacak kadar yakındırlar. AFMB lokusundaki değişik alellerin frekansları, diğer GAAT alellerini taşıyan kromozomlar arasında oldukları için, GAAT lokusundaki alellerden herhangi birini taşıyan kromozomlarla hemen hemen aynıdır. Bununla beraber, Şekil 7.9b ve 7.9c'de gösterildiği gibi, CCR5 lokusu, hem GAAT hem de AFMB lokusuyla güçlü bir bağlantı dengesizliğindedir. CCR5 lokusunda Δ*32* alelini taşıyan hemen tüm kromozomlar, GAAT lokusunda alel *197*'yi (Şekil 7.9b) ve AFMB lokusunda alel *215*'i (Şekil 7.9c) taşır.

CCR5 ve komşuları arasında bağlantı dengesizliği nasıl ortaya çıkmıştır? Neyin bağlantı dengesizliğini oluşturduğu üzerine olan tartışmamızda gösterildiği gibi, üç



Şekil 7.9 *CCR5*-Δ*32* aleli nerden geldi?
Tüm grafikler, bir Avrupa populasyonunda 3. kromozom üzerindeki haplotip sıklıklarını göstermektedir. (a)'daki çubuk grafiği, CCR5 lokusuna yakın olan iki nötr lokusun bağlantı dengesine yakın olduğunu göstermektedir. (b) ve (c)'deki grafikler, bu nötr lokusların her birinin, CCR5 lokusuyla güçlü bağlantı dengesinde olduğunu göstermektedir. *CCR5*-Δ*32* alelini taşıyan hemen hemen tüm kromozomların GAAT'deki *197* alelini ve AFMB lokusundaki *215* alelini de taşımaktadır. Bu veriler, 275 ile 1875 arasında yıl önce eşsiz bir mutasyon sonucu *CCR5*-Δ*32*'nin meydana gelmesiyle uyumludur. Stephens vd. (1998)'deki verilerinden çizilmiştir.

olasılık vardır: çoklu lokus genotipleri üzerine olan seçilim, genetik sürüklenme ve populasyona dışardan karışma olası bir olay değildir, çünkü az önce söylediğimiz gibi GAAT ve AFMB, kodlama yapan lokuslar değildir ve alelleri seçilimde nötr gibidirler. Populasyona dışardan karışma da olası bir olay değildir. Çünkü dışarıdan karışma için *Δ32* alelinin frekansı Avrupa'dakilerden çok daha yüksek olan bir kaynak populasyon gerekecekti ve böyle bir populasyon yoktur. Geriye genetik sürüklenme kalır.

Stephens ve meslektaşları, CCR5 ve komşuları arasındaki bağlantı dengesizliğinin Şekil 7.4'de gösterilene benzer bir senaryodan kaynaklandığına inanmaktadırlar. Geçmişte bir zamanlar, Avrupa populasyonu CCR5 için sadece *CCR5-+* aleline sahipti. Daha sonra, CCR5-GAAT-AFMB haplotip *+-197-215* haplotipli bir kromozomda, *Δ32* alelini meydana getiren bir mutasyon oluştu. Bundan dolayı, tüm *Δ32* alellerinin atası, *Δ32-197-215* haplotipli bir kromozom üzerinde idi. Son olarak, doğal seçilim oluşan yeni *Δ32* aleli lehinde işledi. Komşusu olan lokuslardaki *197* ve *215* alellerini de birlikte taşıyarak yüksek sıklığa ulaştırdı.

Bağlantı dengesizliği yaratan güçlerin listesi kısa olduğundan, populasyonda bağlantı dengesizliğinin varlığı, populasyonun geçmişi hakkında ipuçları verir.

CCR5'teki *Δ32* aleli, GAAT'deki alel *197*, ve AFMB'deki alel *215* arasındaki ilişki artık mükemmel değildir. *Δ32* aleli ortaya ilk çıktığından beri, rekombinasyon ve/veya ek mutasyonlar, *Δ32*'yi, *Δ32-197-217* gibi diğer haplotiplere aktardı. Diğer bir ifadeyle, CCR5 lokusu ve komşuları arasındaki bağlantı dengesizliği kırılmaktadır. Stephens ve meslektaşları, bağlantı dengesizliğinin ne kadar hızlı yıkılacağını hesaplamak için, krossing-over ve mutasyon oranları hesaplarını kullandılar. Daha sonra, ne kadar zaman önce *Δ32* alelinin ilk ortaya çıktığını hesaplamak için bu hesaplamayı kullandılar. Araştırmacılar, *Δ32*'nin bundan 275 ila 1875 yıl, en iyi tahminle 700 yıl önce ilk ortaya çıktığı sonucuna vardılar (Kutu 7.4).

Alel *Δ32*'nin kökeni hakkındaki sorumuzun cevabı aşağıdaki gibi görünmektedir: Bu alel, son birkaç yüz yıl içinde Avrupa'da meydana gelen tek bir mutasyonla oluştu ve Avrupa dışındaki populasyonlarda rastlanmadı. Bunun nedeni, bu aleli oluşturan mutasyonun Avrupalı olmayan populasyonlarda ya hiç meydana gelmediği ya da meydana *geldiyse*, seçilimin alelin lehine işlememesidir.

Şüphesiz bu cevap yeni sorular doğurur. Örneğin, Avrupa'daki *Δ32* aleli yönündeki seçilimin çok güçlü olması gerekir. Sadece güçlü bir seçilimin bu aleli hemen hemen sıfır olan bir frekanstan %10-20'lik bir sıklığa, yalnızca 700 yılda, geldiği için bunu biliyoruz. Burada sorumlu olan seçici ajan ne idi? En büyük olasılık salgın hastalıklardır. İlginç bir olasılık, 14. yüzyılda Avrupa'da yayılan ve populasyonun dörtte biri ile yarısını öldüren Kara Ölümden (veba) sorumlu olan hastalık, yani hıyarcık vebasıdır. Vebaya *Yersinia pestis* bakterisi neden olur. Belki de *Δ32* aleli, *Yersinia pestis*'e karşı da koruyucudur. Burada belirtildiği gibi, veba hipotezi, Stanford Üniversitesi'den Stanley Falkow'un laboratuvarındaki araştırmacılar tarafından sınandı. Kesin sonuçlar henüz bilinmemektedir. Son zamanlarda Alshad Lalani ve meslektaşları (1999), freng virüs ailesinden bir tavşan virüsü olan myxomanın, HIV-1 gibi, konukçu hücreye girebilmek için CCR5'i kullanabildiğini bildirmişlerdir. Lalani ve meslektaşları, Avrupa'da *Δ32* alelinin yüksek frekansından çiçek hastalığının sorumlu olabileceği spekülasyonunu yaptılar.

Avrupa'da *Δ32* aleli lehine olan seçici ajan, veba ya da çiçek hastalığı ise, CCR5 geninde işlev kabı yapan mutasyonun, bu hastalıkların salgın olduğu dünyanın diğer yerlerinde de seçilmiş olabileceğini bekleyebiliriz. Aslında araştırmacılar CCR5'te birkaç başka mutasyon bulmuşlardır (Carrington vd. 1999). Bunlar arasında, Çin ve

KUTU 7.4 *CCR5-Δ32* mutasyonunun yaşını hesaplamak

Burada J. Claiborne Stephens ve meslektaslarının (1998), *CCR5-Δ32* mutasyonunun kaba bir hesabını yapmak için kullandıkları hesaplamayı özetleyeceğiz. İlk önce, Şekil 7.10'a bakınız. Kromozomun kısa kolu üzerindeki üç can alıcı lokusun yerleşimini gösteriyor: CCR5 birinci, sonra GAAT ve en sonda AFMB. Aralarına tire koyarak bu lokustaki listeleyerek 3. kromozom için haplotipleri göstereceğiz. Örneğin, haplotip *Δ32 - 197 - 215* CCR5 lokusunda *Δ32* aleline, GAAT lokusunda 197 aleline ve AFMB lokusunda 215 aleline sahiptir.

Haplotip *Δ32 - 197 - 215*'in CCR5 lokusunda *Δ32* alelini taşıyan tüm kromozomların %84,8'ini oluşturduğuna dikkat ediniz. Ayrıca, haplotip *+ – 197 – 215* (frekansı %36), CCR5 lokusunda *+* alelini taşıyan kromozomlar arasında en yaygın haplotiptir. Bu rakamlara dayanarak, Stephensen vd. *Δ32* alelinin ilk kopyasını oluşturan mutasyonun, muhtemelen *+ – 197 – 215* kromozomu üzerinde meydana geldiğini ve *Δ32 – 197 – 215* kromozomuna dönüştürdüğü sonucuna vardılar. Orijinal mutasyonun meydana gelmesinden bu yana, *Δ32 – 197 – 215* kromozomlarının %84,8'i değişmeden kalmışken, %15,2'si, ya (1) CCR5 ve GAAT veya GAAT ve AFMB arasında krossing-over ya da (2) GAAT ve AFMB de mutasyon ile diğer haplotiplere dönüşmüştür.

Stephensen ve meslektaşları, belli bir *Δ32 – 197 – 215* kromozomunun, ilk *Δ32 – 197 – 215* kromozomunun oluşumundan beri geçtiği *g* nesilleri boyunca değişmeden kalma olasılığı olan P_g için bir denklem geliştirdiler. Mantığı aşağıdaki gibidir: *Δ32 – 197 – 215* kromozomunun tek bir nesilde değişmeden kalma şansı

$$1 - c - \mu$$

ya eşittir. c, krossing-overin kromozomu farklı bir haplotipe çevirme olasılığını ve μ ya GAAT lokusu ya da AFMB lokusundaki mutasyonun kromozomu farklı bir haplotipe dönüştürme olasılığıdır. O halde,

$$P_g = (1 - c - \mu)^g$$

olur. Bu denklemle g'yi hesaplamak için yapacağımız P_g, c ve μ'nün değerlerini bulup, formülde yerine koyup g için çözmektir.

Hali hazırda P_g için bir hesap yaptık. Halen *Δ32 – 197 – 215* haplotipine sahip olan *Δ32* kromozomlarının fraksiyonu 0,848'dir.

Stephens ve meslektaşları *Δ32 – 197 – 215* kromozomlarının hemen hemen her zaman *CCR5-+* kromozomlarıyla eşleştiğini ve *CCR5-+* kromozomları arasında, değişik haplotiplerin frekanslarının zamanla sabit kaldığını varsayarak c değerini hesapladılar. CCR5 ve GAAT arasındaki krossing-over 0,0021'dir ve *CCR5– +* kromozomlarının %64'ü GAAT ve AFMB'de *197 – 215*'den başka bir haplotipe sahip olduğundan, bu gibi kross-overlerin %64'ü *Δ32 – 197 – 215* haplotipini bozacaktır. GAAT ve AFMB arasındaki krossing-over oranı 0,0072'dir. Ve *CCR5–+* kromozomlarının %48'i AFMB de *215*'den başka bir genotipe sahip olduğundan, bu gibi kross-overlerin %48'i, *Δ32 – 197 – 215* haplotipini bozacaktır. Öyleyse,

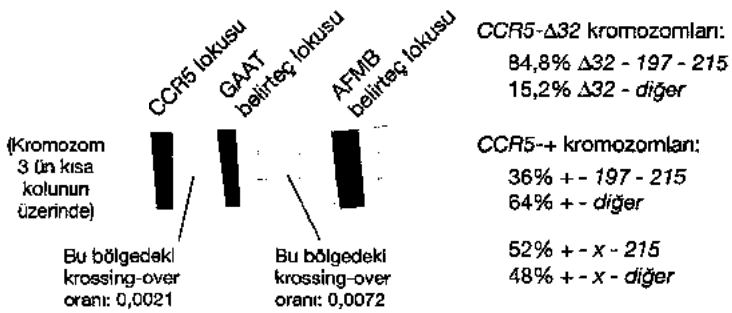
$$c = (0{,}64 \times 0{,}0021) + (0{,}48 \times 0{,}0072) \approx 0{,}005$$

olur.

Diğer araştırıcıların, GAAT ve AFMB'ye benzer lokuslardaki mutasyon oranı hesaplamalarına dayanarak, Stephensen vd.

$$\mu = 0{,}001$$

olarak hesapladılar.



Şekil 7.10 Kromozom 3'ün kısa kolu üzerindeki üç lokus ve bir Avrupa populasyonunda seçilen haplotip frekansları Bu haplotip frekansları, *CCR5-Δ32* alelinin yaşını belirlememiz için gerekli bilgiyi sağlar. Stephens vd. (1988)'e göre.

KUTU 7.4 Devamı

P_g denkleminde, P_g, c ve μ değerlerini yerine koyarsak sonuç

$$0{,}848 = (0{,}994)^g$$

olur.

Her iki tarafın logaritması alınırsa

$$\log[0{,}848] = \log[(0{,}994)^g] = g \log[0{,}994]$$

elde edilir. Son olarak, g için çözüm

$$g \approx 27{,}5$$

olur.

Eğer insan için bir nesillik süreyi 25 yıl olarak alırsak, o zaman orijinal Δ*32* aleli yaklaşık 27,5 × 25 = 688 yıl kadar önce oluştu. Diğer hesaplamalara dayanarak, Stephens ve meslektaşları, 275 ile 1875 yıl öncesi arasında değişen bu hesaplamada %95'lik bir güvenirlik aralığı koydu.

Japon populasyonlarında %3-4'lük bir frekansta işlev kaybı yapan bir mutasyon vardır (Ansari-Lari vd. 1997). Bu alelin kökeni ve seçici önemi henüz ortaya konmamıştır.

Bağlantı dengesizliğinin anlaşılmasının, alellerin tarihini oluşturmak için çok güçlü araçlar sağladığını gösterdik. Okuyuculara söz verdiğimiz diğer bir ödül ise, bağlantı dengesizliğinin anlaşılmasının, eşeyli üremenin uyumsal önemini anlamalarına yardımcı olacağı idi. Eşeyin gizemi sonraki kısmın konusudur.

7.2 Eşeyin Uyumsal Önemi

Eşeyli üreme karmaşık, bedeli yüksek ve tehlikelidir. Bir eş aramak, zaman ve enerji alır ve arayanın bir avcı tarafından öldürülme riski artabilir. Bir eş bulunduğunda da, bu potansiyel eş, birlikte hareket etmeyi kabul etmeden önce, ilave çaba ve yatırım isteyebilir. Eşeyin kendisi, eşleri cinsel temasla bulaşan hastalıklara maruz bırakabilir. Ve tüm bunlardan sonra, çiftleşme kısırlıkla sonuçlanabilir. Neden tüm bu bela ve riskler bir tarafa bırakılıp, basit bir şekilde eşeysiz olarak üremiyor?

Pek çok tür hem eşeyli hem de eşeysiz üreme yeteneğindedir.

Başka şansımız olmadığı için, bu soru insan kulağına tuhaf gelebilir: Eşeyliden başka bir şekilde üreyememe özelliğini atalarımızdan kalıtımla aldık. Ancak, pek çok organizmanın, en azından fizyolojik olarak, bir seçeneği vardır: Hem eşeyli hem de eşeysiz üreme yeteneğindedirler ve düzenli olarak ikisi arasında gider gelirler. Örneğin, pek çok afit türü bütünüyle eşeysiz dişilerden oluşan ilkbahar ve yaz populasyonlarına sahiptirler. Bu dişiler bitki özsularıyla beslenir ve erkeklerin katkısı olmaksızın analarına genetik olarak özdeş yavrular doğururlar (Şekil 7.11). Döllenmemiş yumurtadan döllerin geliştiği bu üreme şekline **partenogenez** denir. Sonbaharda afitler, erkek ve eşeyli dişiler üretecek şekle değişirler. Bunlar çiftleşir ve dişiler gelecek ilkbaharda yumurtadan çıkacak yeni bir partenogenetik dişi neslini verecek olan yumurtaları bırakırlar.

Diğer pek çok organizma hem eşeyli hem de eşeysiz üreme yeteneğindedir. Örnekler *Volvox* ve hidra (Şekil 7.12) ile hem sürgün vererek hem de diğer bireylerle polen değişimini sağlayan çiçekler geliştirerek üreyebilen pek çok bitki türünü kapsar.

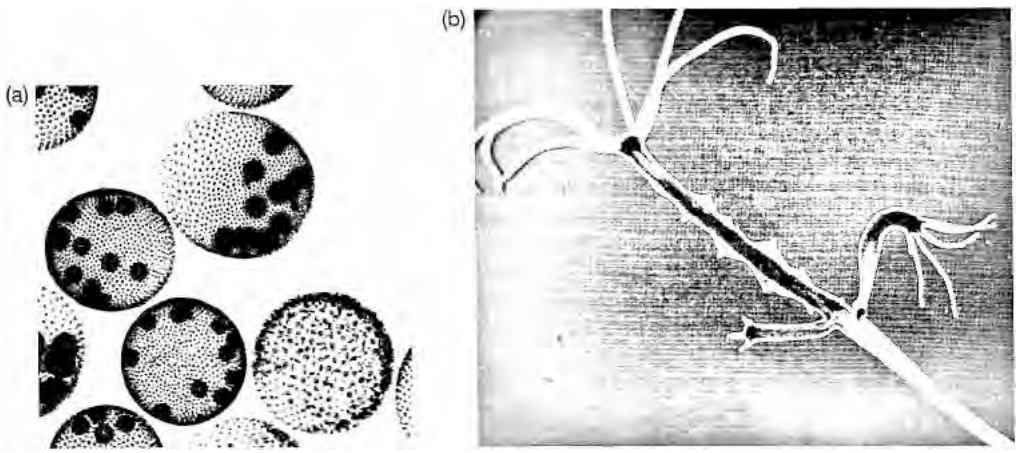


Şekil 7.11 Afitlerde eşeysiz üreme Büyük afit biti, partenogenezle kendisine genetik olarak özdeş olan, bir dişi yavru doğuruyor (Peter J. Bryant/University of California at Irvine/Biological Photo Service)

Hangi Üreme Şekli Daha İyidir: Eşeyli mi Yoksa Eşeysiz mi?

Aynı populasyonda iki farklı üreme şeklinin varlığı, zamanla birinin diğerinin yerini alıp almayacağı sorusunu akla getirir. John Maynard Smith (1978), bir sıfır model geliştirmekle bu soruyu ele aldı. Sıfır modeli, en basit varsayımlar altında, bazı dişilerin eşeyli ve diğerlerinin eşeysiz ürediği bir populasyonun evrimsel kaderini inceler. Maynard Smith, sadece iki varsayımda bulundu:

1. Bir dişinin üreme şekli, meydana getirebildiği döllerin sayısını etkilemez.
2. Bir dişinin üreme şekli, döllerinin hayatta kalma olasılığını etkilemez.



Şekil 7.12 İki üreme şekli olan organizmalar (a) Bir tatlı su algi olan, *Volvox aureus*. Her bir büyük küre, tek bir ergin bireydir. Ergenlikten önce herhangi bir birey, eşeyli bir erkek, eşeyli bir dişi veya eşeysiz olarak gelişme potansiyeline sahiptir. Sağ altta bütün olarak görünen birey bir erkektir. Rastgele yönelen diskler sperm paketleridir. Yukarıdaki büyük birey ve onun solundaki bir dişidir. Koyu belirsiz kürelerin her birisi (dişi), kese içindeki bir zigotudur. Erkeğin hemen solundaki birey eşeysizdir. Koyu kürelerin her birinin içindekiler, mitozla ebeveynlerinin bir klonunu verecek olan bir döldür (Jon C. Herron.). (b) Bir hidra. Bu birey hem eşeyli hem de eşeysiz ürer. Sol üstteki tentakül tacı, hidranın ağzını sarmalar. Ağzın altından vücut boyunca uzanan testis dizisidir. Testislerin aşağısı, iki eşeysiz tomurcuktur (Buchsbaum and Pearse, *Animal Without Backbones*, 3rd ed., University of Chicago Press, 1987'de, Tice tarafından çekilen fotoğraf.)

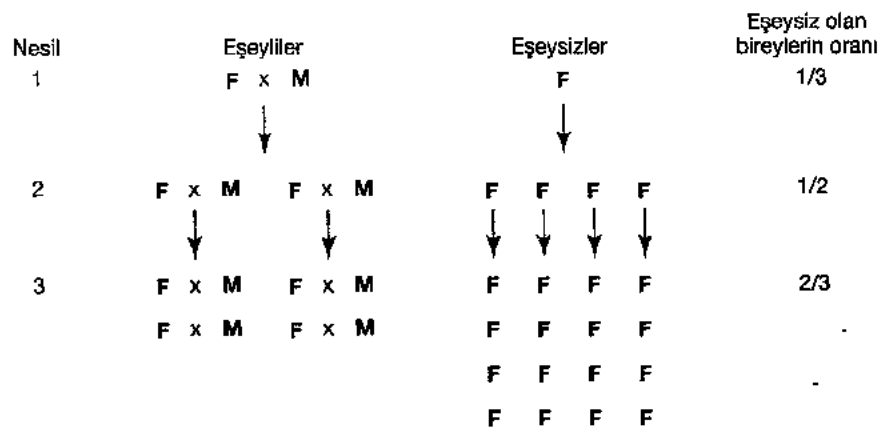
Maynard Smith, partenogenetik bir dişinin tüm döllerinin de dişi olduğuna dikkat çekti. Oysa eşeyli bir dişinin dölü, tipik olarak eşit sayıda erkek ve dişiden oluşan bir karışımdır.

Maynard Smith'in varsayımlarını doğrulayan bir populasyonda, eşeysiz dişiler, eşeyli üreyen dişlerin iki katı kadar torun meydana getirirler (Şekil 7.13). Bu durum, eşeysiz dişilerin her nesilde populasyonun gittikçe daha büyük bir kısmını oluşturacağı anlamına gelir. En sonunda, eşeysiz dişilerin tümüyle hakim olması beklenir. Prensipte, normalde yoğun şekilde eşeyli olan bir populasyonda, tek bir eşeysiz dişi meydana getirmek için gerekli olan tek şey, bir mutasyondur. Mutasyonun meydan geldiği andan itibaren, populasyon eşeysizlerle dolup taşacak demektir.

Eşeyin varlığının devamı bir paradokstur, çünkü basit bir model, eşeysiz dişilerin çok hızlı bir şekilde bir populasyonu ele geçireceğini gösterir.

Ancak, bu şekilde eşeysiz hakimiyetinin çok sık meydana geldiği gözlenmez. Çok hücreli türlerin büyük çoğunluğu eşeylidir. Eşeyli ve eşeysiz üremenin kararlı bir şekilde birlikte var olduğu afitler, *Volvox* ve hidra gibi pek çok tür vardır. Maynard Smith'in modeli, kendisinin de tasarladığı gibi, bu gerçeklerin evrimsel model için bir paradoksu temsil ettiğini göstermiştir. Açıkça eşeyin, partenogenezin sunduğu güçlü avantaja rağmen, direnmesini sağlayan yararları olmalıdır. Peki, bu yararlar nelerdir? Maynard Smith modelinin matematiksel mantığı doğrudur. Öyleyse eşeyin yararları bir ya da her iki varsayımın ihlalinde olmalıdır. Modelin en değerli yanı budur. Maynard Smith, anlaşılır varsayımların kısa bir listesini yapmakla, araştırmayı sadece biyolojinin birkaç esas gerçeği üzerine odakladı.

İlk varsayım, bir dişinin verebileceği döl sayısının eşeyli ya da eşeysiz olup olmadığına bağlı olmaksızın, babanın kaynak sağladığı ya da yavru üretmek için gerekli olan diğer ebeveyn bakım şekilleri olan türlerde ihlal edilir. Yardım edecek erkek yoksa, eşeysiz dişiler muhtemelen sadece birkaç döl verirler. Dişi üreme başarısı, erkek ebeveynin yavru bakımı ile sınırlı olan türler kesinlikle vardır. Örnekler insanları, pek çok kuş ve deniziğnelerini kapsar (bkz. Bölüm 9). Bununla beraber, erkek ebeveynin yavru bakımı yaptığı türler azınlıktadır. Pek çok türlerde-örneğin pek çok memeli ve



Şekil 7.13 Eşeysiz dişilerin üreme avantajı Bir populasyonun üç bireyden oluştuğunu düşünün: eşeyli bir dişi, eşeyli bir erkek ve eşeysiz bir dişi. Her nesilde, her bir dişi, ebeveynleri öldükten sonra, dört döl verir.Tüm döller üremek için hayatta kalırlar. Eşeyli dişilerin döllerinin yarısı dişidir; diğer yarısı erkektir. Eşeysiz dişinin döllerinin tümü, tabi ki dişidir. Bu basit varsayımlar altında, eşeysiz dişiler olan populasyondaki bireylerin fraksiyonu her nesilde artar. John Maynard Smith (1978)'e göre.

böcek-erkekleri sadece genleriyle katkıda bulunurlar. Bu yüzden, eşeyin genel avantajı, bir dişinin döllerinin hayatta kalma ihtimali, onların eşeysiz ya da eşeyli olarak üretmesine bağlı olmaması ile ilgili olan ikinci varsayımın ihlalinde daha muhtemeldir.

R.L. Dunbrack ve meslektaşları (1995), bu ikinci varsayımı deneysel olarak sınadılar. En azından kendi deney şartları altında yanlış olduğunu gösterdiler. Dunbrack ve meslektaşları, un güvesi *Tribolium castaneum*'un laboratuvar populasyonunu çalıştılar. Her deneme serisinde, araştırmacılar eşit sayıda kırmızı ve siyah güvelerden oluşan karışık bir populasyon oluşturdular. Bir renkteki güveler "eşeyli" soy ve diğer renkteki güveler ise "eşeysiz" soy olarak isimlendirildi. Örneğin, denemelerin yarısında kırmızı güveler eşeyli ve siyah olanlar ise eşeysiz soylardır. Protokol tanımımız süresince bu isimlendirmeye bağlı kalacağız.

Un güvelerinin aslında eşeysiz üreme yetenekleri yoktur. Bu nedenle araştırmacılar, bireyleri gerçekten eşeysiz olarak üreyen bir populasyona sayısal ve evrimsel olarak eşdeğer olduğu için siyah populasyonu kullanmak zorundaydılar. Her nesilde, araştırmacılar ergin siyah bireyleri sayıp, attılar. Daha sonra, atılan her olgun siyah erginin yerine, kırmızılarla rekabette olmayan saf ırk siyah güvelerin stok populasyondan üç yeni ergin koydular. Bu prosedür etkili bir şekilde, siyah soya kırmızı soyun üç katı kadar bir üreme avantajı verdi, fakat bunların yeni bir çevreye uyumlarını engelledi. Bu nedenle siyah soy, her nesli önceki nesle genetik olarak özdeş olan eşeysiz bir altpopulasyona analog idi, fakat bu bireyler asıl eşeysiz soyun doğada sahip olduğu en yüksek üreme eşiğinin iki katı kadar bir üreme avantajına sahipti. Siyah populasyonun her nesli, genetik olarak önceki nesle özdeş olduğu için (sürüklenme hariç) siyah soy, kırmızıyla olan rekabetin zorladığı seçilime cevap olarak evrimleşmez.

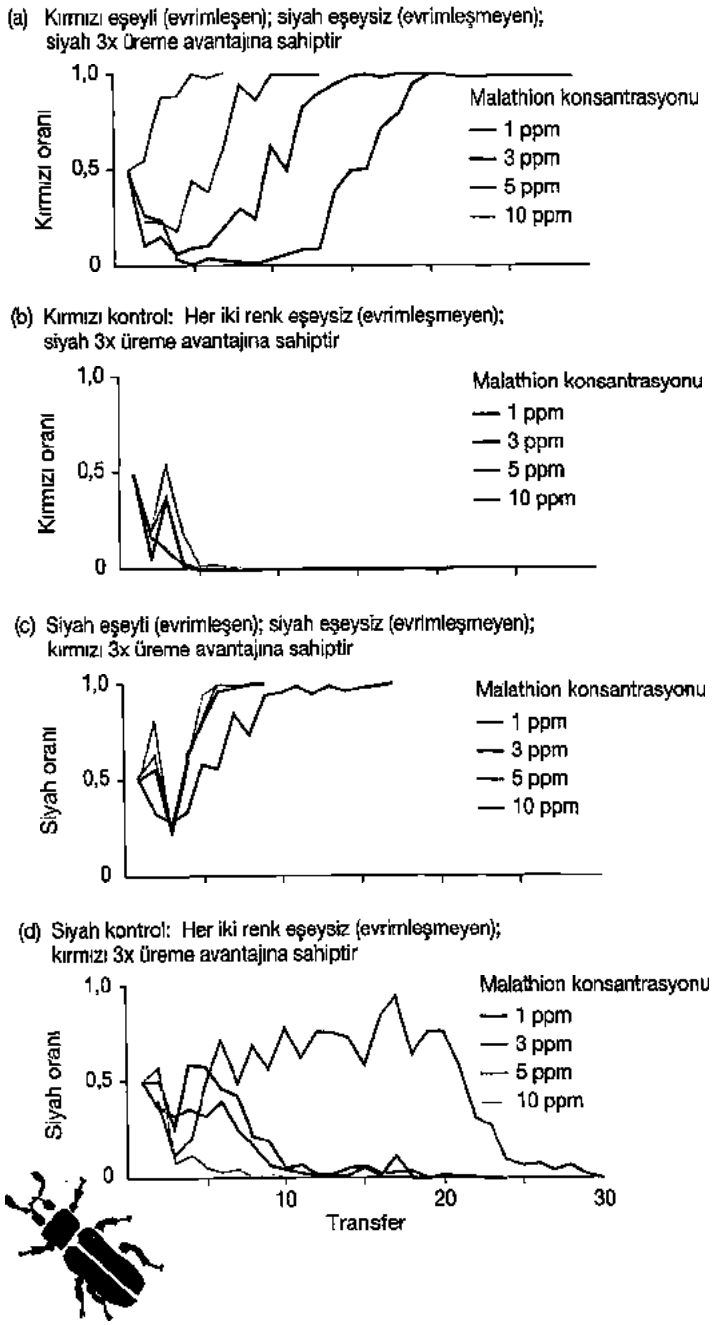
Kırmızı erginlerin kendi aralarında üremelerine ve deneysel kültürde kalmalarına izin verildi. Böylece siyah (eşeysiz) soylarla rekabetçi etkileşimlere cevap olarak evrilebilen eşeyli bir populasyon oluşturdular.

Dunbrack ve meslektaşları, güvelerin içinde yaşadığı una malathion insektisiti ilave ederek, güve populasyonlarını çevresel bir düelloya soktular. Bu durum, insektisiide dirençliliğin evrimi lehinde un güvesi populasyonları üzerine seçilimi zorladı. Son olarak, araştırmacılar detayları burada bizi ilgilendirmeyen, kırmızı ve siyah güvelerin birbirleriyle eşleşmelerini önlemek için zekice bir prosedür uyguladılar. Araştırmacılar deneyi iki yıl boyunca 30 nesil devam ettirdiler.

Maynard Smith'in sıfır modeli her denemede eşeysiz soyun, eşeyli soy tamamen eleninceye kadar populasyonun gittikçe artan bir kısmını oluşturması gerektiğini öngörür. Modelin ilk varsayımı denemeye alındı; gerçekte deneydeki eşeysiz bireyler her nesilde eşeyli bireylerden *daha fazla* döl verdiler. Eşeysizlerin üstünlük sağlamadaki başarısızlığı ancak, modelin ikinci varsayımı yanlışsa gerçekleşir.

Dunbrack ve meslektaşları, deneylerini sekiz tekrarlı yaptılar. Bunlardan dördü tanımladığımız gibi, eşeyli (evrimleşen) soy olarak kırmızı ve eşeysiz (evrimleşmeyen) soy olarak siyah bireylerle yapıldı. Bu tekrarlardan her birinde farklı malathion konsantrasyonu kullanıldı. Diğer dört tekrarda eşeyli (evrimleşen) soy olarak siyah ve eşeysiz (evrimleşmeyen) soy olarak kırmızı kullanıldı. Yine her tekrarda farklı malathion konsantrasyonları kullanıldı. Araştırmacılar sekiz tekrarın her biri için bir de kontrol kullandılar. Kontrollerde, ne kırmızı ne de siyah güvelerin evrimleşmelerine izin verildi, fakat renklerden bir ya da diğeri üç katı kadar daha fazla bir üreme avantajına sahipti.

Sonuçlar Şekil 7.14 de görülmektedir. Kontrol kültürlerde [Şekil 7.14b ve (d)] sonuç, her zaman Maynard Smith'in sıfır modeli ile uyumluydu: Üç kat üreme avantajına sahip soy, diğer soyu çabucak elimine etti. Bununla beraber, deneysel kültürlerde [Şekil 7.14b ve (c)], sonuç daima sıfır modeli öngörüsünün aksiydi. Başlangıçta, eşeysiz soyun üstün gelme yolunda olduğu görüldü, fakat yaklaşık 20 nesilde, malathion konsantrasyonuna bağlı olarak, evrimleşen eşeyli soy düzeldi. Sonunda evrimleşen eşeyli soy, eşeysiz soyun üç katı üreme avantajına sahip olmasına rağmen, evrimleşmeyen eşeysiz soyu tamamen eledi.



Şekil 7.14 Maynard Smith'in sıfır modelinin 2. varsayımının deneysel testi. Her bir panel, bir üreme dezavantajına konulmuş olan ungüvesi soyunun (karışık bir populasyonda) nispi sıklılarını göstermektedir. Fakat [(a) ve (c)] eşeyli olarak ürer ve evrimleşir. Her bir paneldeki üç zaman serisi, farklı malathion konsantrasyonlarıyla (ppm olarak) muamele edilen kültürleri temsil etmektedir. Bir transfer bir nesle analogtur. (a) Kırmızı üreme dezavantajındadır, fakat eşeyli ürer ve evrimleşir. Kırmızı eninde sonunda siyahı elimine eder. (b) Kırmızı üreme dezavantajındadır ve evrimleşmez. Kırmızı çabucak siyah tarafından elimine edilir. (c) Siyah üreme dezavantajındadır, fakat eşeyli üremeye sahiptir ve evrimleşir. Siyah kırmızıyı çabucak elimine eder. (d) Siyah üreme dezavantajındadır ve evrimleşmez. Siyah eninde sonunda kırmızı tarafından elimine edilir. Dunbrack vd. (1995)'den yeniden çizilmiştir. Copyright © 1995, The Royal Society.

En azından bazı şartlar altında, eşeyli üremeyle üreyen yavrular, eşeysiz üremeyle üreyenlerden daha yüksek bir uyum gücü gösterirler.

Sıfır modelin 2. varsayımının doğru olmadığı sonucunu çıkarabiliriz. Sadece birkaç nesillik zaman süresince eşeyli üremeyle çoğalan yavrular, eşeysiz üremeyle çoğalanlardan daha yüksek bir uyum gücüne ulaştılar.

Sonraki soru, "niçin"dir? Bir dişinin eşeyli ya da eşeysiz olarak verdiği döller arasındaki tek kalıtımsal farklılık, eşeysiz döllerin analarına ve birbirlerine genetiksel olarak özdeş olmasıdır. Oysa eşeyli soy analarından ve birbirlerinden genetik olarak farklıdır. Eşeyin yararları hakkındaki pek çok teori, genetik olarak farklı olan döller veren dişilerin neden kendilerinin genetik kopyalarını üreten dişilerden daha fazla yavrularının hayatta kaldığı ve üreticilerini görecekleri sorusuyla ilgilidir.

Bu noktada, eşeyin avantajı hakkında çok çeşitli teorilerin olduğuna işaret etmeliyiz. Burada populasyon genetiği modelleri ve testlerinin sadece bazıları üzerinde duracak kadar yerimiz var. Bu konuda daha kapsamlı bilgi için Michod ve Levin (1988)'e bakınız.

Populasyonlarda Eşey, Genetik Rekombinasyon Demektir

Populasyon genetiği eşeyden bahsettiğinde, genelde söylemek istenilen ve bizim de burada söylediğimiz, (1) krossing-overli mayoz ve (2) rastgele çiftleşme sırasında olduğu gibi, akraba olmayan bireyler arasındaki çiftleşmeleri kapsayan üremedir. Birlikte işleyen bu süreçlerin sonucu genetik rekombinasyondur. Bir pedigrinin birkaç nesil boyunca belli bir alelini izlersek, her nesilde alel, farklı bir çoklu lokus genotipinin bir parçası olacaktır. Örneğin mavi göz için belli bir alel, bir nesilde sarı saç için olan genlerin dahil olduğu bir genotipin parçası ve sonraki nesilde kahverengi saç için olan genlerin dahil olduğu bir genotipin parçası olabilir.

Bir populasyon genetiği analizinde, eşey tam olarak bir etkiye sahiptir: bağlantı dengesizliğini düşürür.

Bir populasyon genetiği analizinde, genetik rekombinasyon, çoklu lokus genotiplerini karıştırmakla, bağlantı dengesizliğini azaltır. Bu, Seksiyon 7.1'in ana konusudur.

Populasyon genetiği düzeyinde gerçekte bağlantı dengesizliğinin azalışının, *yegane* nedeni eşeydir (Felsenstein, 1988). Şu durumda bağlantı dengesinde olan bir populasyonda, eşeyin etkisi yoktur. Eğer eşeyin etkisi yoksa, evrimsel yarar getirmez. Bu nedenle eşeyin evrimsel önemi için herhangi bir populasyon genetiği modeli, en azından iki husus içermelidir. İlki, model belirli çoklu lokus genotiplerini eleyen ya da diğerlerinde bir fazlalık üreten ve bu yolla bağlantı dengesizliğini meydana getiren bir model içermelidir. İkincisi ise, model bağlantı dengesizliğini düşürme eğiliminde olan genlerin –eşeyi teşvik etmekle- niçin tercih edildiğinin nedenini açıklamalıdır.

Bu analize dayanarak, Joe Felsenstein eşeyin yararı yönüyle, hemen hemen tüm populasyon genetik modellerini zekice iki genel teoriye ayırdı. Bu genel teoriler, bağlantı dengesizliğinin oluşturduğu, varsayılan evrimsel güçlere göre ayırt edilebilir. Bazı modeller, bağlantı dengesizliğini meydana getiren faktör olarak, genetik sürüklenmeyi; diğer modeller ise çoklu lokus genotipleri üzerine olan seçilimi varsayar.

Mutasyonla Birlikte Genetik Sürüklenme Eşeyi Yararlı Yapabilir

Eşeyin sürüklenme teorisine göre, mutasyon ve sürüklenme eşeyin çözebileceği problemler yaratabilir. Örneğin, eşeysiz bir dişinin üreme hücrelerinde zararlı bir genetik mutasyon taşıdığını düşünün. Dişi mutasyonu tüm döllerine aktaracak ve sonra da yavruları da kendi döllerine aktaracaklardır. Dişinin soy hattı sonsuza dek zararlı mutasyonların olumsuzluklarını yaşar. Kurtulmanın tek yolu, soyundan birinin, ya geri-

ye mutasyon ya da ilk mutasyonu telafi edecek tek bir mutasyon geçirecek kadar şanslı olmasıdır. Bununla beraber, dişi eşeyli ise, sadece mutasyonlu olmayan bir erkekle çiftleşerek hemen mutasyonsuz döl verebilir.

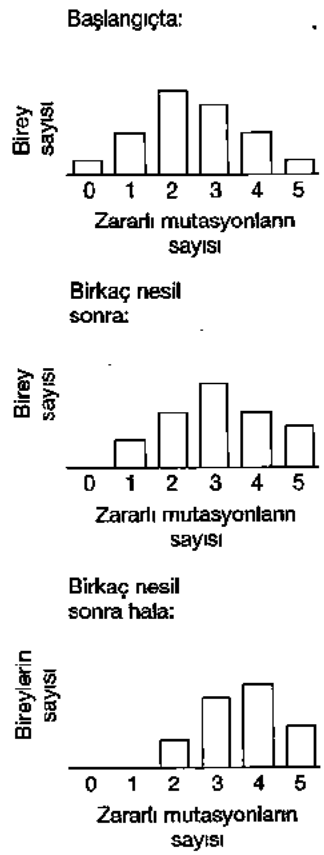
Bu senaryoda sürüklenmenin rolü, modeli populasyon düzeyine getirince ortaya çıkar. En çok bilinen sürüklenme modeli, Muller mandalı olarak adlandırılır; model eşeysiz populasyonların zararlı mutasyonları biriktirmeye mahkum olduğunu savunur. H. J. Muller (1964), bireyleri nadiren zararlı mutasyonlar taşıyan sonlu bir populasyon kurgusu yaptı. Muller tarafından tasarlanan mutasyonlar zararlı olduğundan, onlara karşı seçilim olacaktır. Populasyondaki her bir mutant alelin frekansı mutasyon oranını, seçilimin gücünü ve genetik sürüklenmeyi yansıtacaktır (bkz. Bölüm 5 ve 6).

Herhangi bir zamanda, Muller populasyonu mutasyon taşımayan, bir mutasyon taşıyan, iki mutasyon taşıyan vs bireyler içerebilir. Populasyon eşeysiz olduğu için bu grupları ayrı populasyonlar olarak düşünebiliriz ve bir histogramda her altpopulasyondaki bireylerin oranını gösterebiliriz (Şekil 7.15). Her gruptaki bireylerin sayısı, populasyon büyüklüğüne ve mutasyon ile seçilim arasındaki dengeye bağlı olarak oldukça düşük olabilir (bkz. Bölüm 5). Sıfır mutasyonlu grup üyeleri ortalama en yüksek uyum gücüne sahip olandır; fakat grup küçükse, sonuç olarak herhangi bir nesilde şans olayları, gruptaki tüm bireylerin üremesini önlemeye ortam hazırlayabilir. Bu bir kez meydana gelirse, sıfır mutasyonlu altpopulasyon kaybolur ve bir mutasyonlu grubun üyeleri bundan sonra artık uyum gücü en yüksek olanlardır. Sıfır mutasyonlu grubun yeniden ortaya çıkmasının tek yolu, bir mutasyonlu grubun bir üyesinin sıfır mutasyonlu bir bireye dönüşmesine neden olan geriye bir mutasyona uğramasıdır.

Sıfır mutasyonlu grubun kaybolmasıyla, bir mutasyonlu altpopulasyonun üyeleri en yüksek ortalama uyum gücü gösterirler. Fakat bu grup oldukça küçük olabilir ve şans eseri sonraki herhangi bir nesilde kaybolabilir. Yine, sürüklenmeyle grubun kaybı, geriye mutasyonla yeniden oluşumundan çok daha kolaydır. Mandal ortadan kalktığında ve her nesildeki en yüksek uyum gücü grubu populasyondan kaybolduğu için, populasyonun ortalama uyum gücü zamanla düşer. Biriken mutasyonlarla verilen yük, **genetik yük (genetic load)** olarak bilinir. Sonunda, eşeysiz populasyon tarafından taşınan genetik yük, öylesine yüksek olur ki populasyon yok olur.

Eşey bu mandalı kırar. Mutasyonsuz grup şans eseri herhangi bir nesilde kaybolursa, soydışı üreme ve rekombinasyonla kolayca tekrar oluşur. Her biri zararlı mutasyonların birer kopyasını taşıyan iki birey eşleşirse, döllerinin dörtte biri mutasyonsuz olacaktır. Muller'e göre, eşeyden sorumlu genler populasyonda korunur, çünkü sıfır mutasyon genotipini oluşturmaya yardım ederler. Sıfır mutasyon genotiplerinin frekansı arttıkça, onlarla birlikte (birlikte taşınmanın etkisiyle) eşey genlerinin frekansı da artar.

Muller'in senaryosunda, bağlantı dengesizliği sürüklenmeyle oluşturulur. Belli çoklu lokus genotipleri şans olayları ile elendiğinden, bağlantı dengesi durumundaki frekansından daha düşük bir frekanstadırlar. Kaybolan bu çoklu lokus genotipleri sıfır mutasyonlu, daha sonra bir mutasyonlu vs genotiplerdir. Eşey, kaybolan genotipleri yeniden oluşturmakla bağlantı dengesizliğini düşürür.



Şekil 7.15 Muller mandalı: Eşeysiz populasyonlar zararlı mutasyonları biriktirirler
Her bir histogram, sonlu bir eşeysiz populasyonun bir enstantane fotoğrafını göstermektedir. Herhangi bir nesilde, en az zararlı mutasyonlu sınıf, sürüklenmeyle kaybolabilir. Zararlı aleller için ileriye-mutasyon, yabani tip alel için geriye-mutasyondan daha olası olduğundan, dağılım karşı konulmaz bir şekilde sağa kayar. Maynard Smith (1988)'e göre.

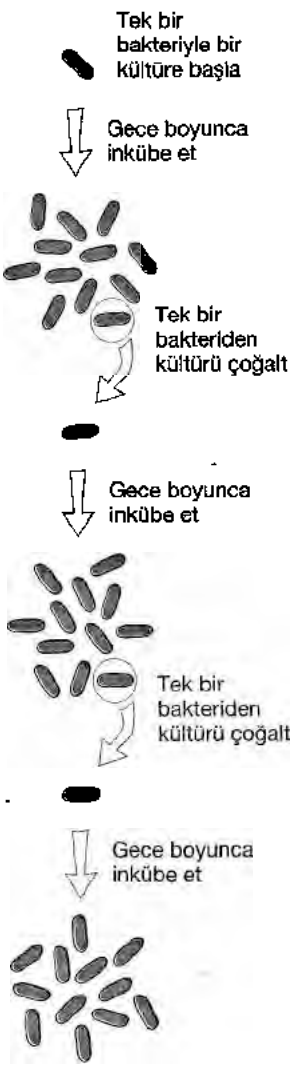
Haigh (1978, Maynard Smith 1988'de derlenen), Muller mandalının açık bir matematik modelini geliştirdi. Sürpriz olmayan bir şekilde, modeldeki en kritik parametre, populasyon büyüklüğüdür. On ya da daha az bireyden oluşan populasyonlarda sürüklenme, evrimin etkili bir mekanizmasıdır ve mandal daha hızlı çalışır. Binden daha fazla bireyden oluşan populasyonlarda sürüklenme, zayıf bir evrimsel mekanizmadır ve mandal hiç çalışmaz. Mutasyon oranı ve zararlı mutasyonların etkisi de önemlidir. Mandal, orta derecede zararlı mutasyonlarla en hızlı işler. Bunun nedeni oldukça zararlı olan mutasyonların, sürüklenme ile sabitlenmeye ulaşmadan önce, seçilimle elenmesidir.

Dan Anderson ve Diarmid Hughes (1996), Muller mandalını deneysel olarak *Salmonella typhimurium* bakterisi populasyonlarıyla test ettiler. Anderson ve Hughes, standart yabanıl tip suştan, her biri tek bir bireyden oluşturulan +++ deneysel kültür hazırladılar (Şekil 7.16). Kültürleri gece boyunca üremeye bıraktıktan sonra, araştırmacılar, yine tek bir bireyden olmak üzere, kültürleri çoğalttılar. Bir gece daha ürettikten sonra, tekrar kültürleri çoğalttılar ve bu işlemi devam ettirdiler. Bakteriler ikiye bölünmeyle eşeysiz olarak ürediler. Her populasyonun büyüklüğünün bire düşürülmesi süresince, periyodik darboğazlar, kültürleri genetik sürüklenmeye zorladı. Araştırmacılar sürüklenmenin işlemesi için toplam 1700 nesil üreterek, iki ay deneylerini sürdürdüler. Muller mandalına dayanarak, Anderson ve Hughes bakteri kültürlerinin zararlı mutasyonları biriktireceklerini öngördüler.

Anderson ve Hughes, her deneysel kültürün uyum gücünü, ortak ataları olan yabani suşla karşılaştırarak, bu öngörülerini kontrol ettiler. Araştırmacılar, populasyonun büyüme hızını ölçerek uyum gücünü saptadılar ve +++ kültür arasında, 5'i ya da %1'inin uyum gücünü anlamlı derecede düşük buldular. Yabanıl tip ata için her nesil süresi 23,2 dakika iken, bu beş kültürde 25 ila 47,5 dakika arasında değişti. Dört yüz kırk dört kültürün hiç biri yabanıl tipten daha yüksek bir uyum gücüne sahip değildi. Bu sonuçlar Muller mandalıyla uyumluydu.

J. David Lambert ve Nancy Moran (1988), doğada Muller mandalının işleyip işlemediğini saptamak için doğal bir deneyin avantajını kullandılar. Lambert ve Moran, böcek hücrelerinde yaşayan dokuz bakteri türünü incelediler. Bu bakteriler zorunlu endosimbiyontlardır ve bu durum onların *sadece* böcek hücrelerinde yaşadığı anlamına gelir. Bakteriler, tıpkı mitokondrilerde olduğu gibi, yumurta sitoplazmasıyla anadan döllere geçer. Lambert ve Moran'nın çalışmasındaki endosimbiyotik bakterilerin, Anderson ve Hughes'in laboratuvarlarında kullandıkları protokole oldukça benzer bir tarzda çoğaltıldığına dikkat ediniz. Lambert ve Moran'nın çalışmasındaki tek farklılık, bakterilerin birkaç milyon yıldır çoğalıyor olmasıydı.

Lambert ve Moran'nın incelediği bakterilerin dokuz türü, endosimbiyotik yaşamın en azından dört ayrı şeklini temsil ediyorlardı ve bağımsız olarak türeyen endosimbiyonların her grubu serbest yaşayan yakın akrabalara sahiptir. Lambert ve Moran, serbest yaşayan akrabalarıyla karşılaştırıldığında, endosimbiyontların zararlı mutasyon biriktirip biriktirmediklerini kontrol ettiler. Araştırmacılar, ribozomal RNA (rRNA) genlerinin küçük altünitesi üzerinde odaklandılar. Her türün rRNA gen dizilerinden, kodlanan rRNA'nın termal kararlılığını hesapladılar. Kararlılık rRNA'larda iyi bir şeydir ve rRNA genindeki zararlı bir mutasyon, kararlılığı azaltacaktır. Her durumda, Lambert ve Moran, endosimbiyotik bakterilerin rRNA'larının, serbest yaşayan akrabalarından %15-25 daha az kararlı olduğunu buldular. Sonuç, yine Muller mandalıyla uyumluydu.



Şekil 7.16 Periyodik olarak darboğaza maruz bırakılan bir bakteri populasyonu Bakteri populasyonu periyodik olarak tek bir bireyden (darboğaz) çoğaltılıp, büyük bir koloni oluşturması için büyüyüp bölünmeye bırakıldı. Sonra yine tek bir bireyden çoğaltıldı. Darboğazlar genetik sürüklenmenin işlemesi için bir fırsat sağlar.

Muller mandalı hem prensipte hem de pratikte çalışmaktadır. Eşey mandala karşı işlemekle yarar sağlayabilir. Bununla beraber, eşeyin, bağlantı dengesizliğinin kaynağı olarak sürüklenmeye karşı koyduğunu açıklayan modelle de bir problemi bulunmaktadır. Bu modellerde, eşey tarafından sağlanan yararlar, ancak uzun zamanda birikir. Şayet eşeysiz bir dişi, eşeyli bir populasyonda belirirse, onun neslinden olanları yakalamak ve onları yok olmaya götürecek kadar uyum güçlerini düşürmek, Muller mandalına göre çok nesil alabilir. Bu arada eşeysiz dişinin dölleri, Maynard Smith tarafından saptanan iki kat üreme yararının keyfini çıkaracaktır. Ancak, eşeysiz türün ender olmasının öne sürdüğü ve Dunbrack ve meslektaşları tarafından yapılan deneylerin gösterdiği gibi, eşeyin avantajı sadece birkaç nesilde gerçekleşir. Bu çalışmalar, eşeyin kısa süreli yararlarını araştırmayı teşvik etmiştir.

Eşey, sürüklenmeden dolayı kayıp olmuş tercih edilen çok lokuslu genotiplerini yeniden oluşturduğu için avantajlı olabilir. Bu yüzden eşey genleri, oluşmasına yardım ettikleri yüksek-uyum gücü genotiplerinde yüksek sıklığa ulaşırlar.

Değişen Çevre Tarafından Empoze Edilen Seçilim Eşeyi Yararlı Yapabilir

Eşey açısından değişen-çevre teorilerinin mantığını görmek için, sabit bir çevrede yaşayan bir eşeysiz ve bir de eşeyli dişi olduğunu düşünün. Bu dişilerin üremek için kendileri hayatta kalmış ve dölleri aynı çevrede yaşıyorlarsa, o zaman eşeysiz dişinin dölü de muhtemelen üremek için hayatta kalabilir. Yine de, analarının zaten kanıtlanmış olan genotiplerinin aynısını alacaklardır. Bununla beraber, eşeyli dişinin genetik olarak farklı olan dölü, anası ve kendileri arasındaki genetik farklılığın doğasına bağlı olarak, üremek için hayatta kalır ya da kalmayabilir. Bu nedenle, değişken olmayan bir çevrede eşeysiz üreme daha güvenli bir bahistir.

Bununla beraber, değişken bir çevrede tüm bahisler risklidir. Çevre öyle bir şekilde değişir ki eşeysiz dişinin kendisi de yeni şartlarda hayatta kalamayabilir. Bu nedenle, döllenmenin de geleceği parlak değildir. Bununla beraber, eşeyli bir dişi için çevre değişirse, farklı olan bazı dölleri yeni şartlara uyumlarını sağlayan bazı genotiplere sahip olma şansları vardır. Bazı değişen-çevre teorileri, fiziksel çevredeki değişmeler üzerinde odaklanır. Oysa ki, diğerleri biyolojik çevredeki değişmeler üzerinde yoğunlaşır. Tüm değişen-çevre teorilerinin, belli çevrelerde nispeten iyi olan bazı genotiplerin, ister istemez diğer çevrelerde nispeten zayıf olması gibi uzlaşıları varsaydığına dikkat ediniz.

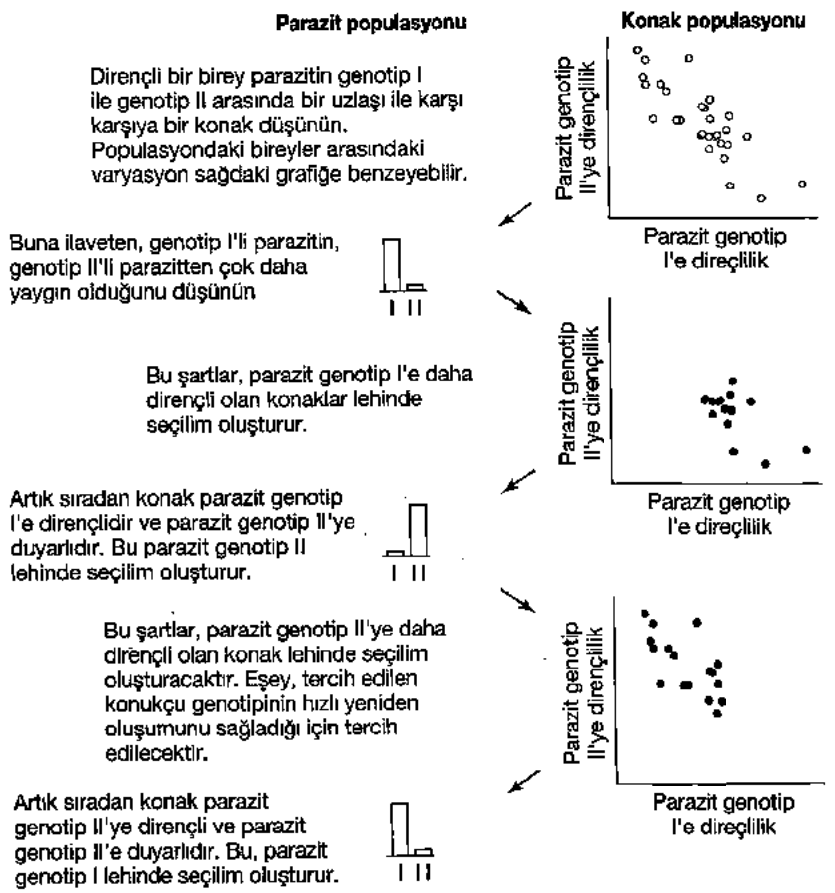
A. H. Sturtevant ve K. Mather (1938, Felsenstein 1988'de derlenmiş), değişken seçilimin açık bir populasyon-genetiği modelini ilk olarak ele alanlardı. Seçilimin bazı çoklu lokus genotiplerini (bir iki-lokus modelinde *AABB* ve *aabb* genotipleri olsun) bazı nesillerde ve diğer genotipleri (*AAbb* ve *aaBB*) ise birkaç nesil sonra tercih ettiği bir populasyon düşündüler. Populasyon, *D*'nin pozitif değerli olduğu bağlantı dengesizliğini meydana getiren ve *D*'nin negatif değerli olduğu bağlantı dengesizliğini oluşturan bir seçilim rejimi arasında değişecektir (bkz. Kutu 7.1). Bu şartlar altında, seçilimle elenen eşey artık tercih edilen genotipleri yeniden oluşturma yeteneğinden dolayı bu sefer tercih edilecektir. Muller mandalında olduğu gibi, eşey için olan genler, oluşmasına yardım ettikleri uyum gücü yüksek, çoklu lokus genotiplerde yüksek sıklığa ulaşırlar.

Değişen-çevre teorilerince gereken seçilimin değişken modeli, ya çevredeki fiziksel faktörlerce ya da biyolojik etkileşimler tarafından empoze edilebilir. Şimdilerde, bazen "Kızıl Kraliçe hipotezi" denilen eşeyin en popüler değişen-çevre teorisi, parazitler ve konakları arasında evrimsel karşı ataklarını kapsar (ayrıntılı bilgi için Seger ve Hamilton 1988; Lively 1996'ya bakınız). Parazitler ve konakları, kendisini savunmak için evrimleşen konak ile konağının savunmalarını aşmak için evrimleşen parazitle sürekli bir kavgaya kilitlenmişlerdir. Parazitlerin, bir populasyonun bazı nesillerinde bazı çok lokuslu konak genotipleri ve diğer nesillerde ise başka çoklu lokus konak genotipleri yönünde seçileceğini hayal etmek zor değildir. Şekil 7.17, böyle süregelen bir evrimsel etkileşim senaryosunu göstermektedir.

Eşey, yakın geçmişte seçilimle elenen, şimdi-tercih edilen çoklu lokus genotiplerini yeniden oluşturduğundan avantajlı olabilir. O yüzden eşey genleri, oluşumuna yardım ettikleri yüksek-uyum gücü genotiplerinde yüksek sıklığa ulaşırlar.

Curtis Lively (1992), gerçekte parazitlerin, konaklarında eşeyden yana bir seçilim oluşturup, oluşturmadıklarını araştırdı. Lively, tatlı su salyangozu *Potamopyrgus antipodarum*'u inceledi. Bu salyangoz, Yeni Zellanda'nın göl ve akarsularında yaşayan, bir düzineden fazla parazit trematod kurtçuğun konağıdır. Trematodlar tipik olarak, konaklarının gonadlarını yiyerek onları kısırlaştırırlar. Evrimsel açıdan kısırlık, ölüme eşdeğerdir: Üremeyi engeller. Bu yüzden trematodlar salyangoz populasyonları üzerine, enfeksiyona dirençlilik yönünde güçlü seçilim etkisi yapar. Çoğu salyangoz populasyonu iki tip dişi içerir: erkek ve dişi karışık yavrular veren zorunlu eşeyli dişiler ve dişi yavruları analarının klonları olan zorunlu partenogenetik dişiler. (Her iki dişinin üremek için ovaryuma sahip olmak zorunda olduğuna dikkat ediniz; arasındaki farklılık, partenogenetik dişilerin yumurtalarının döllenmek zorunda olmamasıdır.) Eşeylilerle eşeysizlerin oranı populasyondan populasyona değişir. Dolayısıyla tremaltod enfeksiyonu da popolasyondan populasyona değişir. Salyangozlarla trematodlar arasında evrimsel karşı atak varsa ve trematodlar, salyangozlarda eşeyden yana bir seçilime neden oluyorsa (bkz. Şekil 7.17), eşeyli salyangozların trematod enfeksiyonunun yüksek oranlı olduğu populasyonlarda daha yaygın olması gerekir.

Lively, 66 gölden salyangoz örnekleri aldı ve her birinin eşeyini ve parazitle enfekte olup olmadıklarını belirledi. Erkeklerin sadece eşeyli dişilerce meydana getirilece-



Şekil 7.17 Bir konak parazit arasındaki evrimsel karşı atak, eşeyi yararlı yapabilir Parazit genotip I'e dirençli olan konaklar, mutlaka parazit genotip II'ye duyarlıdır ya da tersi. Parazit populasyon, konağa cevaben evrimleştikleri için, ilk önce parazit genotip I'e dirençli konukçuları, sonra parazit genotip II'ye dirençli konakları seçer. Eşey genleri, oluşmasına yardım ettikleri hali hazırda daha iyi olan genotiplerde yüksek sıklığa ulaşır.

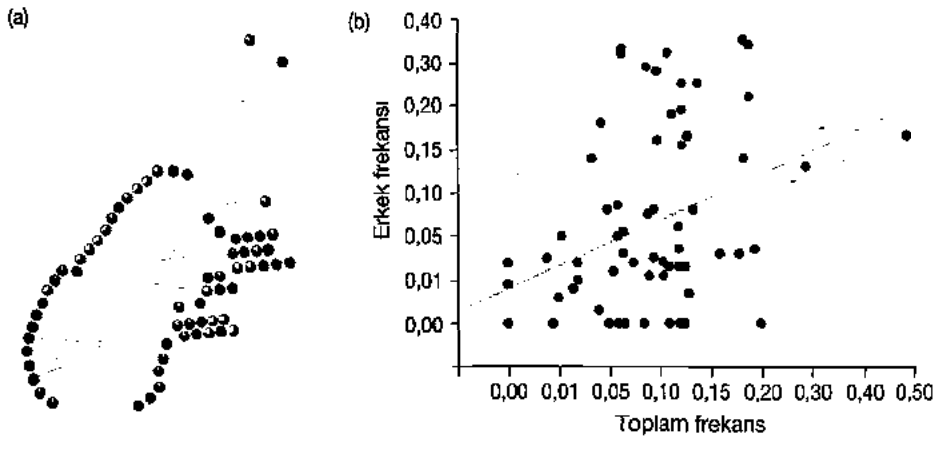
ği mantığıyla, her populasyondaki erkeklerin frekansını eşeyli dişilerin frekansı için bir indeks olarak, kullandı. Çok fazla bir şekilde parazitlenmiş olan populasyonlarda, gerçekten de dişilerin önemli bir kısmının, eşeyli olduğunu buldu (Şekil 7.18). Bu sonuç, eşeyin değişken-seçilim teorisiyle uyumluydu.

Lively, çalışmasının gözleme dayalı olmasından dolayı, bu birliktelik için bulduğu alternatif açıklamaların üzerinde durulması gerektiğine dikkat çekti. Örneğin, eğer,

1. Trematod enfeksiyon oranları, daha yoğun salyangoz populasyonlarında daha yüksekse (çünkü yüksek konak yoğunluğu parazitin geçişini kolaylaştırır) ve
2. Partenogenetik dişilerin frekansı, yoğunluğu düşük salyangoz populasyonlarında daha yüksekse (çünkü partenogenetik üremenin asıl yararı, eş bulmanın çok zor olduğu durumda bile dişilerin üremesine olanak sağlamasıdır),

daha sonra bu iki etki birlikte, eşeylilerin frekansı ve trematod enfeksiyon frekansı arasında pozitif bir birliktelik meydana getirecektir. Lively, her ne kadar enfeksiyon oranı ile salyangoz yoğunluğu arasında pozitif bir ilişki olsa da (etki 1 doğrudur), partenogenetik dişilerin frekansı ile salyangoz yoğunluğu arasında da pozitif bir ilişki (etki 2 yanlıştır) olduğunu göstererek bu alternatif açıklamayı ret etti. Bu ve diğer alternatif açıklamalar üzerinde düşündükten sonra, Lively, bulduğu model için en basit açıklamanın, trematodların salyangozlarda gerçekten de eşeyli üreme lehinde bir seçilim sağlaması olduğu sonucuna vardı.

Özetle, populasyon genetiği açısından eşeyin etkisi, bağlantı dengesizliğini düşürmektir. Bu nedenle, eşeyin uyumsal değeri için bir populasyon genetiği modeli iki bileşene sahip olmalıdır: bağlantı dengesizliğinin yaratılması için bir mekanizma ve seçilimin neden bağlantı dengesizliğini düşürme eğiliminde olan karakterleri tercih ettiğine dair bir neden. Eşey için, modelin iki sınıfı vardır. İlk sınıfta, genetik sürüklenme bağlantı dengesizliği yaratır. Eşey, sürüklenme ile kaybolan yüksek uyum gücü genotiplerinin yeniden oluşmasına yardım ettiği için tercih edilir. İkinci sınıfta, doğal seçilim bağlantı dengesizliği yaratır. Bundan sonra, seçilim modeli değişir ve eşey yakın zamanda aleyhine seçilim olan, ancak şimdi favori olan genotipleri yeniden oluşturmaya yardım ettiği için tercih edilir. Eşeyi tercih eden değişik senaryolar karşılıklı olarak birbirleriyle uyumludur. Hem biyolojik hem de fiziksel çevredeki değişimler tarafından oluşturulan değişken seçilimin, eşeye tek bir faktörün yalnız ba-



Şekil 7.18 Bir konak salyangoz populasyonundaki eşeyli bireylerin frekansı, onun trematod parazitlerinin frekansıyla doğru orantılıdır (a) Harita, Lively'nin örnekleme yaptığı 66 gölün yerlerini göstermektedir. Her bir populasyon dilimli diagramında, beyaz dilim erkeklerin frekansını temsil etmektedir. (b) dağılım grafiği, her bir populasyondaki erkeklerin frekansıyla, trematodlarla enfekte olan salyangozların oranını göstermektedir. Grafik tamuyum eğrisini kapsamaktadır. Erkekler daha fazla salyangozun enfekte olduğu populasyonlarda daha sıktır. Lively (1992)'den.

şına meydana getirebileceğinden daha büyük bir avantaj sağlamak için, Muller mandalıyla birlikte hareketi olasıdır (Howard ve Lively 1998).

7.3 Kantitatif Özellikler Üzerinde Seçilim

Bölüm 5 ve 6'da geliştirdiğimiz düşünsel araçlar ve Bölüm 7'de şimdiye kadar geliştirdiklerimiz, bir ya da iki lokus tarafından kontrol edilen özelliklerin evrimini analiz etmemize olanak sağlar. Bununla beraber, çoğu organizmalardaki çoğu özellikler, çok sayıda lokusun birlikte etkisiyle belirlenir ve çevre tarafından da etkilenirler. İnsan boyu, kertenkelenin kısa mesafedeki hızı ve bitki çiçek büyüklüğü buna örnek olarak verilebilir. Bu gibi özellikler, bireyler arasında devamlı varyasyon gösterirler ve bunlara **kantitatif özellikler** denir. [Bu durum, Kistik fibrozis gibi ya etkilenmiş bir fenotipte olmak ya da olmamak gibi kalitatif özelliklerin tersinedir (Bölüm 4 ve 5)]. Kantitatif özelliklerin genetiği ve evrimini, rol alan pek çok spesifik geni bilmediğimiz durumlarda bile, analiz etme ve anlamamızı sağlayan araçlara ihtiyacımız vardır. Bu araçlar kantitatif genetiğin alanıdır ve bu bölümün son seksiyonunun konusudur.

Kantitatif genetik, bize pek çok lokus tarafından kontrol edilen özelliklerdeki doğal seçilimle evrimi analiz etmemize olanak sağlar.

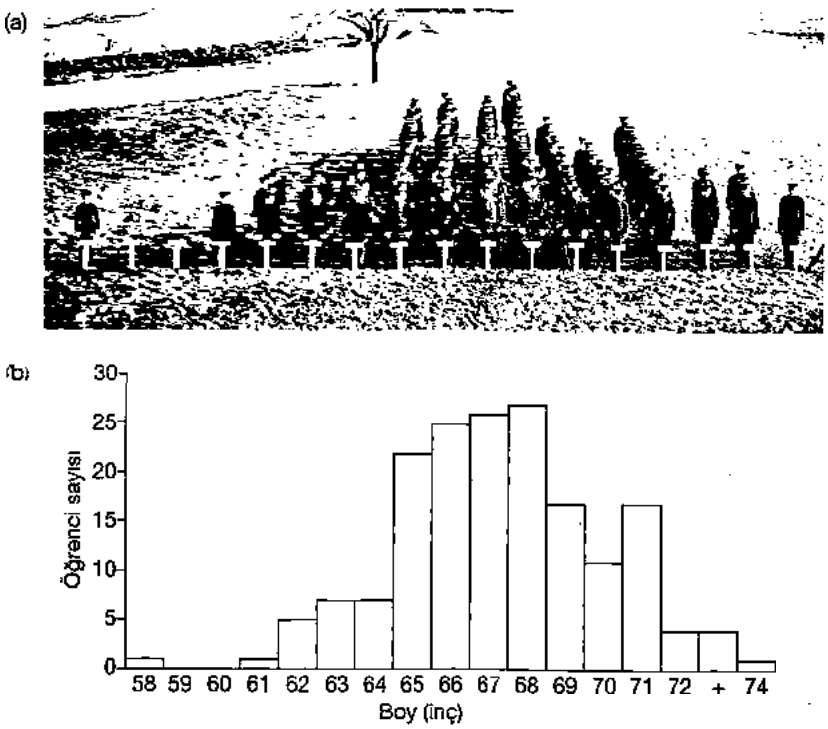
Darwin'in doğal seçilim yoluyla evrim teorisinin ana prensiplerini hatırlayın: Bir populasyonda bireyler arasında kalıtlanabilir bir varyasyon varsa ve bunlar arasında hayatta kalma ve/veya üreme başarısında farklılıklar bulunuyorsa, o zaman populasyon evrimleşecektir. Kantitatif genetik, kalıtılan varyasyonu ve hayatta kalma ve/veya üreme başarısındaki farklılıkları ölçmek ve seçilime evrimsel tepkiyi öngörmenin kalıtılan araçlarını içerir.

Kalıtlanabilir Varyasyonun Ölçümü

Bazı özelliklerinde, bireyler arasında kesintisiz varyasyon olan bir organizma bir populasyonu düşünün. Örneğin, bireylerin boylarında kesintisiz varyasyonun olduğu bir insan populasyonu olsun. Kesintisiz olarak değişken özellikler tipik bir şekilde normal olarak dağılmışlardır, öyle ki böyle bir özelliğin histogramı tam bir çan-eğrisi şeklindedir. Örneğin, tipik bir insan populasyonunda, birkaç kişi kısa, pek çok kişi orta boyda ve birkaç kişi ise çok uzundur (Şekil 7.19). Bilmek istiyoruz: boy kalıtsal mıdır?

Bu sorunun tam olarak ne anlama geldiği hakkında dikkatli düşünmek gerekir. Kalıtım derecesi hakkındaki sorular, çoğunlukla bireyin doğasına karşılık yetişme ortamı yönüyle ifade edilir. Bu gibi sorular, yalnızca bireyler arasında karşılaştırma yapıyorsa anlamlıdır. Sadece Şekil 7.19a'nın en solundaki öğrenci üzerine odaklanma ve diğer öğrencilere bakmaksızın, bu öğrencinin genlerinden mi (doğası) yoksa çevresinden (yetişme ortamı) dolayı mı 1,47 cm boyunda olduğunu sormak anlamsızdır. Bir şekilde, hayatta kalması ve bir boyunun olması için, hem genlere hem de bir çevreye sahip olmak zorundadır. Boyunun 1 m'sini genlerinden ve 47 cm'sini çevresinden (yani 1 m + 47 cm = 1,47 m) almadı. Bunun yerine, 1,47 m'sininin tümünü, onun çevresinde işleyen genlerinin aktivitesinden aldı. Bu tek öğrenciyle, genel olarak, doğasının ve çevrenin etkisini çözemeyiz.

Sorulacak en mantıklı tek soru karşılaştırmalı olanıdır: Kısa öğrencinin en uzundan kısa olmasının nedeni farklı genlerinin olması mı, yoksa farklı bir çevrede büyümesi mi ya da her ikisi midir? Bu cevaplayabileceğimiz bir sorudur. Örneğin prensipte, kısa öğrencinin aynı yumurta ikizini alır ve uzun öğrencinin kaldığı çevrede yetiştire-



Şekil 7.19 Bir özellikte normal olarak dağılan varyasyon (a) Albert Blakeslee tarafından 1914 yılında Journal of Heredity'de yayınlanan, boy sırasına geçmiş Connecticut Ziraat Kolejin'de bir grup öğrencinin fotoğrafı. Öğrencilerin sırası, canlı bir histogram oluşturur. (1996'da aynı okulda çekilen sayfa 197'deki Blakeslee'nin fotoğrafıyla karşılaştırınız. Oxford Üniversitesi Basımevi'nin izniyle çoğaltılmıştır. (b) (a)'daki öğrenciler arasında boy dağılımını gösteren bir grafik histogram.

biliriz. Eğer bu öğrenci yine 1,47 m büyürse, o zaman en kısa ile en uzun öğrenci arasındaki farkın, bütünüyle genlerinin farklı olmasından dolayı olduğunu bilecektik. Eğer ikizin boyu 1,87 m olursa, o zaman en uzun ile en kısa öğrenci arasındaki farkın tamamıyla çevresindeki farklılıktan dolayı olduğunu bilecektik. Aslında ikiz, muhtemelen 1,47 m ile 1,87 m arasında bir boyda olacaktır. Bu da iki öğrenci arasındaki farkın, kısmen genlerindeki ve kısmen de çevresindeki farklılıklardan dolayı olduğunu gösterecektik. Sadece iki öğrenciyi değil de tüm populasyonu ele alırsak, şu soruyu sorabiliriz: Öğrenciler arasındaki boy farklılığı ne ölçüde genlerindeki farklılıktan ve ne ölçüde çevrelerindeki farklılıktan dolayıdır?

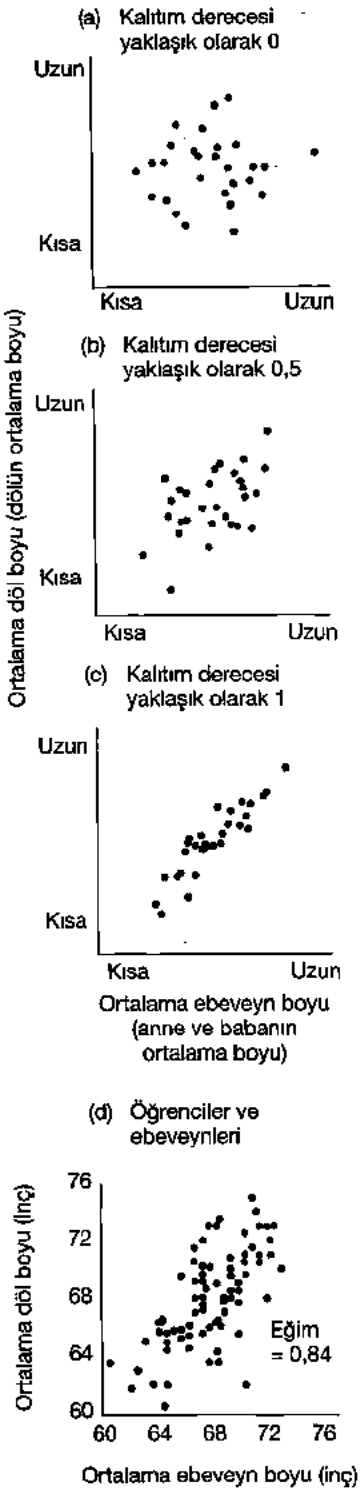
Bir kantitatif genetik analizindeki ilk basamak, ilgili özelliğin kalıtımının boyutunu belirlemektir. Yani toplam fenotipik varyasyonu (V_F), genetik varyasyon (V_G) ve çevresel varyasyon ($V_Ç$) bileşenlerini paylamalıyız.

Genlerdeki varyasyondan kaynaklanan bir özellikteki toplam varyasyonun miktarına özelliğin **kalıtım derecesi** denir. Bir özellikteki toplam varyasyon, **fenotipik varyasyon** olarak ifade edilir ve V_F ile gösterilir. Genlerdeki varyasyondan dolayı, bireyler arasında var olan varyasyona **genetik varyasyon** denir ve V_G ile gösterilir. Çevrelerindeki varyasyon nedeniyle olan bireyler arası varyasyona, **çevresel varyasyon** denir ve $V_Ç$ ile gösterilir. Öyleyse,

$$\text{kalıtım derecesi} = \frac{V_G}{V_F} = \frac{V_G}{V_G + V_Ç}$$

olur. Daha kesin olarak, bu formül geniş-anlamda kalıtım derecesi ya da genetik belirlemenin derecesi olarak bilinir. Dar-anlamda kalıtım derecesini birazdan tanımlayacağız. Kalıtım derecesi her zaman 0 ve 1 arasında bir sayıdır.

Daha fazla soyut fikirlere dalmadan önce, bireyler arasındaki varyasyon genlerindeki varyasyondan dolayı ise, o zaman yavrunun ebeveynlerine benzeyeceği basit gerçeğe işaret edelim. Aslında bunu kontrol etmek kolaydır. İlk önce y-ekseni üzerinde dölün ve x-ekseni üzerinde ebeveynlerin özellik değerlerini gösteren bir grafik hazırlarız (Şekil 7.20). Her döl için iki ebeveyn vardır. Bu yüzden iki ebeveynin orta-



Şekil 7.20 Ebeveynlerin boyunun bir fonksiyonu olarak döl boyunu gösteren dağılım grafikleri Üstteki üç dağılım grafinini her biri hipotetik bir populasyon için verileri göstermekte ve her biri veri için tam-uyum eğrisini içermektedir. (a) Bu populasyonda, döller ebeveynlerine benzemez. (b) Bu populasyonda, döller ebeveynlerine biraz benzerlik gösterir. (c) Bu populasyonda, döller ebeveynlerine çok benzerler. (d) Bu grafik ABD'nin Pasifik kıyısındaki bir üniversitede evrim dersi alan öğrencilerin gerçek populasonu için veriler göstermektedir.

Kalıtım derecesi (h^2), bir özellikteki (eklemeli) genetik varyasyonun bir ölçümüdür.

laması olan ortalama ebeveyn değerini kullanırız. Her aileden birden çok döle sahipsek, ortalama bir döl değeri de kullanırız. Sonra veri noktalarından geçen tam-uyum eğrisini çizeriz. Eğer döl ebeveynlerine benzemiyorsa, veri noktalarından geçen tam-uyum çizgisinin eğimi 0'a yakın olacaktır (Şekil 7.20a); bu durum, populasyondaki bireyler arasındaki varyasyonun genlerinden dolayı değil, çevrelerindeki varyasyondan dolayı olduğunun kanıtıdır. Eğer döl ebeveynlerine çok benziyorsa, çizginin eğimi 1'e yakın olacaktır (Şekil 7.20c); bu durum, populasyondaki bireyler arası varyasyonun, çevrelerindeki varyasyondan değil, genlerindeki varyasyondan dolayı olduğunun kanıtıdır. Dölleri ebeveynlerine biraz benzeyen birçok populasyonda, pek çok özellikler için eğim arada bir yerde olur (Şekil 7.20b); bu da bireyler arasındaki varyasyonun kısmen çevrelerindeki varyasyondan, kısmen de genlerindeki varyasyondan dolayı olduğunun kanıtıdır. Şekil 7.20d, gerçek bir öğrenci populasyonu için olan verileri göstermektedir (Diğer bir örnek için, Darwin'nin ispinozlarda gaga yüksekliğinin kalıtım derecesini analiz eden Şekil 3.4'deki dağılım grafiğine bakın).

Şekil 7.20'deki örnekler, ortalama döle karşı ortalama ebeveyn değerlerinin bir diyagramı için, tam-uyum eğrisinin eğiminin, populasyondaki varyasyonun ne ölçüde genlerdeki varyasyondan kaynaklandığını yansıtan 0 ve 1 arasında bir sayı olduğunu göstermektedir. Bir başka ifadeyle, tam-uyum eğrisinin eğimini, kalıtım derecesinin bir tahmini olarak alabiliriz. Eğer en küçük-kareler doğrusal regresyon metodu kullanarak tam-uyum eğrisini belirlersek, o zaman eğri h^2 ile gösterilen kalıtımın bir versiyonunu temsil eder ve bu dar-anlamda kalıtım derecesi olarak bilinir. En küçük kareler doğrusal regresyonu, temel istatistik derslerinde öğretilen standart bir metottur ve tam-uyum eğrisini belirlemek için bir istatistik bilgisayar programı kullanılır. (İstatistiğe aşina olan okuyucular için, burada h^2'nin, ebeveynlerindeki varyasyonla açıklanan döller arasındaki varyasyonun fraksiyonu *olmadığını* belirtirsek, yanlış anlaşılmayı önleyebiliriz. O kantite, r^2 olacaktır. Bunun yerine, h^2 genlerindeki varyasyondan dolayı, *ebeveynler* arasındaki varyasyonunun fraksiyonunun bir ölçüsüdür.)

Dar-anlamda kalıtım derecesi ile geniş-anlamda kalıtım derecesi arasındaki farklılığı açıklamak için, genetik varyasyonun iki bileşeni arasında ayrım yapmamız gerekir: eklemeli genetik varyasyona karşılık baskın genetik varyasyon. Eklemeli genetik varyasyon (V_E), genlerin eklemeli etkilerinden dolayı bireyler arasındaki varyasyondur. Oysa ki baskın genetik varyasyon (V_B), baskınlık gibi gen etkileşimlerinden dolayı bireyler arasındaki varyasyondur (bkz. Kutu 7.5). Toplam genetik varyasyon eklemeli ve baskın genetik varyasyonun toplamıdır: $V_G = V_E + V_B$. Daha önce tanımlanan geniş-anlamda kalıtım derecesi V_G/V_F dir. Dar-anlamda kalıtım derecesi aşağıdaki gibi tanımlanır:

$$h^2 = \frac{V_E}{V_F} = \frac{V_E}{V_E + V_B + V_Ç}$$

Evrim çalışan biyologlar geniş- ve dar-anlamda terimini kullanmaksızın kalıtım derecesinden bahsettiklerinde, hemen hemen her zaman dar-anlamda kalıtım derecesini kastederler. Bu tartışma süresince dar-anlamda kalıtım derecesini kullanacağız. Popu-

KUTU 7.5 Eklemeli genetik varyasyon ile baskın genetik varyasyon

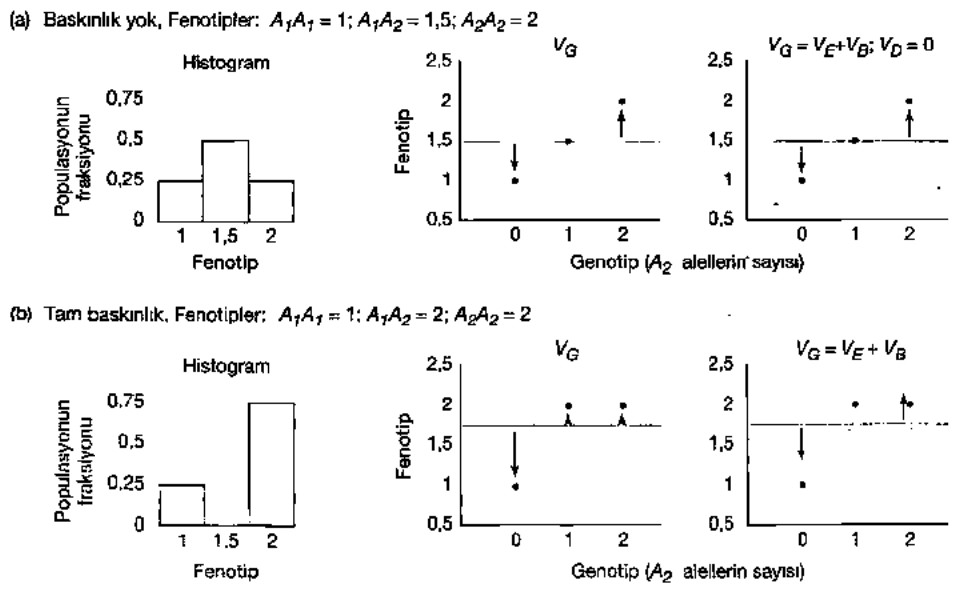
Burada eklemeli genetik varyasyon ve baskın genetik varyasyon arasında ayırım yapmak için sayısal bir örnek kullanacağız. Tartışmayı basitleştirmek için, kantitatif bir karakter analiz ediyormuşuz gibi, iki aleli tek bir lokustaki genetik varyasyonu analiz edeceğiz. İlgili özellikte çevresel bir varyasyon olmadığını varsayacağız: Bir bireyin fenotipi, yalnızca ve tamamen genotipi tarafından belirlenir. Bu lokustaki aleller A_1 ve A_2; her birinin frekansı 0,5'tir ve populasyon Hardy-Weinberg dengesindedir. İki durum üzerinde duracağız: (1) aleller kodominanttır; (2) A_2 aleli, A_1 aleline dominanttır.

Durum (1): A_1 ve A_2 alelleri kodominanttır.

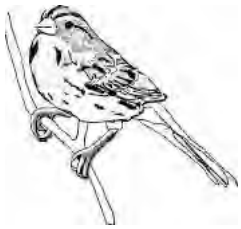
A_1A_1 bireyleri 1'lik bir fenotipe sahiptir. A_1A_2 ve A_2A_2 bireylerinde, A_2 alelinin her bir kopyası fenotipe 0,5 ekler. Şekil 7.21a'nın sol tarafı, populasyondaki fenotip dağılımını gösteren bir histogramdır. Ortada ve sağdaki grafikler, populasyondaki genetik varyasyonu analiz etmemizi sağlayan dağılım grafikleridir. x-ekseni, A_2 alelinin kopya sayısı olarak hesaplanan genotipi temsil eder. y-ekseni fenotipi temsil eder. Yatay gri çizgi, populasyon için ortalama fenotipi (= 1,5) göstermektedir. Ortadaki grafik, toplam genetik varyasyonun olan V_G'nin, populasyon ortalamasından (yeşil ok) veri noktalarının sapmalarının bir fonksiyonudur. V_G'yi sapmaların karelerinin toplamını hesaplamakla bulabiliriz. Sağdaki grafik, veri noktaları boyunca tam-uyum eğrisini göstermektedir. Eklemeli genetik varyasyon olan V_G, tam-uyum eğrisi ile açıklanan (mavi ok) toplam genetik varyasyonun fraksiyonu olarak tanımlanır. Bu durumda, tam-uyum eğrisi, genetik varyasyonun tümünü açıklar. Öyleyse, $V_G = V_E$ dir. Baskın genetik varyasyon yoktur.

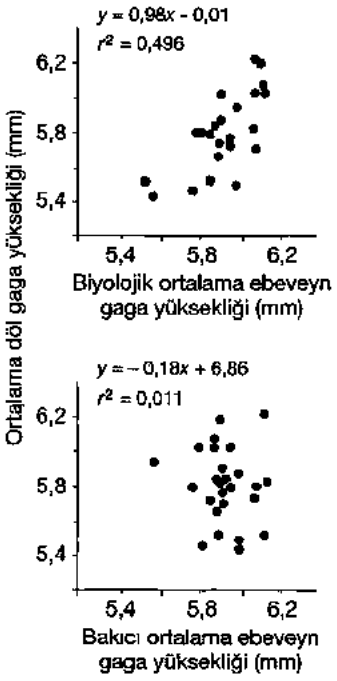
Durum (2): A_2 aleli, A_1 aleline üzerine baskındır.

Bu kez, A_1A_1 bireyleri yine 1'lik bir fenotipe sahiptir. A_1 kopyalarının yerine geçen A_2 kopyalarının etkisi tam olarak eklemeli değildir. A_2'nin ilk kopyası (genotipi A_1A_2 yapan), fenotipi 1'den 2'ye değiştirir. A_2'nin ikinci kopyası (genotipi A_2A_2 yapan) fenotipi daha fazla değiştirmez. Şekil 7.21b'nin sol tarafındaki grafik, populasyondaki fenotip dağılımını gösteren bir histogramdır. Ortadaki ve sağdaki, populasyonda genetik varyasyonu analiz etmemizi sağlayan dağılım diyagramlarıdır. Ortadaki grafik, toplam genetik varyasyon olan V_G'nin populasyon ortalamasından (gri çizgi; = 1,75) veri noktalarının (yeşil ok) sapmalarının bir fonksiyonudur. Sağdaki grafik, veri noktaları boyunca tam-uyum eğrisini göstermektedir (kırmızı). Eklemeli genetik varyasyon olan V_E, tam-uyum eğrisi ile açıklanan toplam genetik varyasyonun bir fraksiyonudur (mavi ok). Baskın genetik varyasyon V_B, tam-uyum eğrisiyle açıklanmadan kalan toplam genetik varyasyonun fraksiyonudur (sarı ok). Bu durumda, tam-uyum eğrisi, genetik varyasyonun sadece bir kısmını açıklar. Öyleyse $V_G = V_E + V_B$ dir.



Şekil 7.21 Tek bir lokusta iki alel tarafında kontrol edilen bir özellikteki eklemeli genetik varyasyona karşı, baskın genetik varyasyon





Şekil 7.22 Ötücü serçede gaga büyüklüğünün kalıtım derecesi üzerine bir arazi deneyi Üstteki dağılım grafiği, ortalama döl gaga büyüklüğü (ortalama aile gaga yüksekliği) ve biyolojik ebeveynlerin gaga büyüklüğü (biyolojik ortalama ebeveyn gaga yüksekliği) arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Alttaki dağılım grafiği ortalama döl gaga büyüklüğü (ortalama aile gaga yüksekliği) ile bakıcı ebeveynlerinin gaga büyüklüğü (bakıcı ortalama ebeveyn gaga yüksekliği) arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Civcivler çok fazla biyolojik ebeveynlerine benzerler ve hiç bakıcı ebeveynlerine benzemezler. Smith ve Dhondt (1980)'den. Kopya hakkı © 1980, Evolution. Evolution'nun izniyle basılmıştır.

lasyonun seçilime nasıl tepki verdiğini öngörmemizi sağlayan, dar-anlamda **kalıtım** derecesi, h^2 dir.

Bir populasyondaki bir özelliğin kalıtım derecesi hesaplandığında, dölün kalıtımla aldığı genlerden başka nedenlerle de ebeveynlerine benzeyebileceğini hatırda tutmak önemlidir (bkz. Kutu 3.1). Çevre ailede de işlemektedir. Örneğin insanlarda, bazı aileler diğerlerinden daha fazla egzersiz yapar ve bazıları ise farklı yiyecekler yerler. Sadece ebeveyn ve yavruların yaşadıkları çevre arasında korelasyon olmadığına emin olabilirsek, o zaman kalıtım derecesi tahminimiz doğru olacaktır. Açıkça, insanlarla yapılan çalışmalarımızda böyle yapamayız. Bununla beraber, bir hayvan çalışmasında doğan tüm yavruları alıp, sonra onları bakımları için ebeveynler arasında rastgele paylaştırabiliriz. Bir bitki çalışmasında, arazide rastgele yerlere tohumları bırakabiliriz.

Örneğin, James Smith ve Andrè Dhondot, gaga büyüklüğünün kalıtım derecesini saptamak için ötücü serçe (*Melospiza melodia*) üzerinde çalıştılar. Bazen yumurta ve bazen de kuluçka olarak doğal yuvalardan yavruları topladılar ve onları rastgele seçilen bakıcı ebeveynlerin yuvalarına taşıdılar. Civcivler büyüdüğünde, Smith ve Dhondot civcivler için ortalama döl değerini, biyolojik ve bakıcı ebeveynler için de ortalama ebeveyn değerini hesapladılar. Dölün gaga yüksekliğine karşı ebeveynin gaga yüksekliği grafikleri Şekil 7.22'de görünmektedir. Civcivler biyolojik ebeveynlerine çok benzerlerken, bakıcı ebeveynlerine hiç benzemediler. Bu sonuçlar, populasyonda gaga yüksekliğindeki neredeyse tüm varyasyonun genlerdeki varyasyondan dolayı olduğunu göstermektedir. Smith ve Dhondt gaga yüksekliğinin kalıtım derecesini 0,98 olarak hesapladılar.

Döle karşı ebeveynlerin tam-uyum eğrisinin eğimini hesaplamanın yanında, kalıtım derecesi hesaplamaları için de çok çeşitli metotlar vardır. Örneğin, ikiz çalışmaları kullanılabilir. İkiz çalışmalarının mantığı aşağıdaki gibi işler. Tek zigot (özdeş) ikizlerin çevreleri ve tüm genleri aynıdır. Oysa ki, çift zigot (kardeşler gibi) ikizleri, çevre ve genlerinin yarısını paylaşırlar. Kalıtım derecesi yüksek, bireyler arasındaki varyasyon çoğunlukla genlerdeki varyasyondan dolayı ise, o zaman tek zigot ikizleri birbirlerine, çift zigot ikizlerden daha çok benzeyeceklerdir. Kalıtım derecesi düşük ve bireyler arasındaki varyasyon çoğunlukla çevredeki varyasyondan dolayı ise, o zaman tek zigot ikizleri, çift zigot ikizleri kadar birbirlerinden farklı olacaklardır. Kalıtım derecesi ölçüm metotlarının detaylı bir sunumu için Falconer (1989)'a bakınız. Özelliklerin kalıtım derecesi verileri, özellikle üzerinde çalışılan tür insan olduğunda, çoğu kez yanlış yorumlanır. Bu konuya daha sonra tekrar döneceğiz.

Hayatta Kalma ve Üreme Başarısındaki Farklılıkları Ölçme

Bundan önceki paragraflarda, Darwin'nin doğal seçilim yoluyla evrim teorisinin ilk prensibi olan kantitatif özelliklerde kalıtlanabilir varyasyonu ölçmek için teknikler geliştirdik. Darwin teorisinin ilk prensibi, bireyler arasında hayatta kalma ve/veya üreme başarısında farklılıklar olduğudur. Şimdi başarıdaki-yani seçilimin gücünü ölçme-farklılıkları ölçmek için gerekli teknikleri tartışacağız. Kalıtlanabilir varyasyon ve seçilimin gücünü ölçebilirsek, seçilime cevaben evrimsel değişimi öngörebileceğiz.

Darwin'in teorisiyle ortaya konulan başarıdaki farklılıkların çeşidi, sistematik farklılıklardır. Ortalama olarak, bir özellik için belli değerleri olan bireyler, farklı değerleri olanlardan daha yüksek oranlarda hayatta kalır ya da daha fazla döl verirler. Seçilimin gücünü ölçmek için, kimin hayatta kaldığı ya da ürediği ve kimin bunu başaramadığını not ederiz. Daha sonra, ilgili özellik için kazanan ve kaybedenler arasındaki farkı saptarız.

Seçici yetiştiricilik çalışmalarında, seçilimin etkisini hesaplamak kolaydır. Örneğin, R. J. Di Masso ve meslektaşları (1991) tarafından gerçekleştirilen bir deneyi ele alalım. Bu araştırmacılar, uzun kuyruklu fareler üretmeye koyuldular. Farenin kuyruğunu oluşturan gelişimsel programın seçilimle nasıl değiştiğini bilmek istediler. Bir fare embriyosu, omurlarının uzamasıyla mı yoksa, fazla omur ilavesiyle mi uzun kuyruklu olur? Her nesilde, araştırmacılar populasyondaki tüm farelerin kuyruğunu ölçtüler. Daha sonra, en uzun kuyruklu olan fareleri aldılar ve bir sonraki nesili vermesi için birbirleriyle üremelerine izin verdiler.

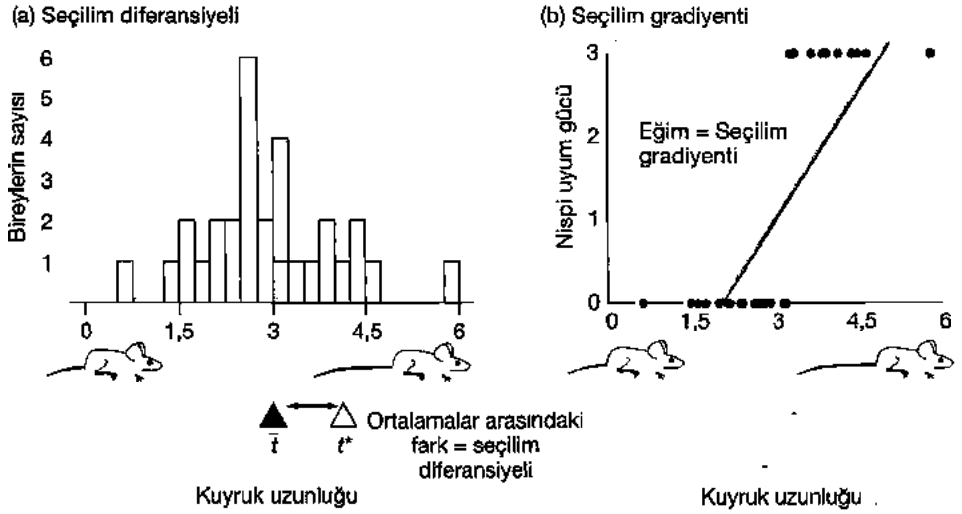
Bir kantitatif genetik analizindeki ikinci basamak, ilgili özellik üzerinde seçilimin gücünü ölçmektir. Bir ölçüm, seçilen bireylerin ortalaması ve tüm populasyonun ortalaması arasındaki farka eşit olan seçilim diferansiyelidir (S).

Seçilim gücünün nasıl belirlendiğini görmek için, araştırmacıların kuyrukları en uzun olan farelerin üçte birini damızlık olarak aldıklarını varsayın. Seçilim gücünün en basit ölçütü, damızlıkların kuyruklarının ortalama uzunlukları ile, tüm populasyonun ortalama kuyruk uzunlukları arasındaki farktır (Şekil 7.23a). Seçilimin bu ölçüsüne, seçilim diferansiyeli denir ve S ile gösterilir.

Yaygın uygulanabilirliğinden dolayı, seçilim gücünün kullanışlı olan ikinci bir ölçümü vardır. Bu ölçüye seçilim gradiyenti denir (Lande ve Arnold 1983). Seçilim gradienti aşağıdaki gibi hesaplanır:

1. Populasyondaki farelerin mutlak uyum güçlerini belirleyin. Uyum gücünü üreme yaşına kadar hayatta kalma olarak düşüneceğiz. Bizim populasyonumuzda, farelerin $^1/_3$'ü üremek için yeterince uzun yaşadılar. (Bu aslında kısa kuyruklu farelerin gerçekte öldüğü anlamına gelmez. Onlar sadece üreme populasyonundan uzaklaştırıldılar; bizim üreme populasyonumuz söz konusu olduğunda, kısa kuyruklular üremek için yeterince uzun hayatta kalmadıklarından üremezler). Kısa kuyruklu farelerin $^2/_3$'ünün uyum gücü 0 ve uzun kuyrukluların $^1/_3$'ünün ise 1 idi.

Seçilim gücünün ikinci (ve ilişkili) bir ölçüsü, seçilim gradiyentidir.



Şekil 7.23 Seçilimin gücünü ölçme (a) Histogram, laboratuvar faresinin hayali bir populasyonunda kuyruk uzunluğundaki varyasyonu göstermektedir. Kırmızı çubuklar, bir sonraki nesil için damızlık olarak seçilen fareleri temsil etmektedir. Gri üçgen, tüm populasyon için ortalama kuyruk uzunluğunu göstermektedir; kırmızı üçgen damızlıklar için ortalama kuyruk uzunluğunu göstermektedir. Bu iki ortalama arasındaki fark, seçilim diferansiyelidir. (b) Kuyruk uzunluğunun bir fonksiyonu olarak, göreli uyum gücünü (metne bakınız) gösteren aynı hayali fare populasyonu için bir dağılım diagramı grafiğidir. Kırmızı noktalar, sonraki nesil için damızlık olarak seçilen fareleri temsil etmektedir. Dağılım grafiği tam-uyum eğrisi (yeşil) içermektedir. Tam-uyum eğrisinin eğimi seçilim gradiyentidir.

2. Mutlak uyum güçlerini göreli uyum gücüne çevirin. Populasyonun ortalama uyum gücü 0,33'tür (örneğin, populasyonda 30 fare varsa, ortalaması [{20 × 0} + {10 × 1}]/30 = 0,33 tür). Her farenin göreli uyum gücünü, mutlak uyum güçlerini (0 ya da 1) ortalama uyum güçlerine (0,33) bölmekle hesaplarız. Kısa kuyruklu farelerin göreli uyum güçleri 0, uzun kuyruklu farelerin göreli uyum güçleri 3'tür.
3. Kuyruk uzunluğunun bir fonksiyonu olarak göreli uyum gücünün bir dağılım grafiği yapılır ve tam-uyum eğrisinin eğimi hesaplanır (Şekil 7.23b). Tam-uyum eğrisinin eğimi, seçilim gradiyentidir.

KUTU 7.6 Seçilim gradiyenti ve seçilim diferansiyeli

Seçilim diferansiyeli, seçilim gücünün sezgisel olarak basit bir ölçüsüdür. Bu ölçü hayatta kalanlar arasında bir özelliğin ortalaması ile tüm populasyonun ortalaması arasındaki farklılıktır. Daha kuramsal olan seçilim gradiyentinin çeşitli avantajları vardır. Onlardan biri, seçilim gradiyentinin, daha geniş uyum gücü ölçüm çeşitlerinin hesaplanabilmesidir. Seçilim gradiyentinin seçilim diferansiyeli ile yakından ilişkili oluşu gerçeği, seçilim gradiyentinin seçilim diferansiyelinin bazı sezgisel istemlerini ödünç almasıdır.

Burada, faredeki kuyruk uzunluğu örneğimizde (Şekil 7.23), kuyruk uzunluğu t için seçilim gradiyentinin, kuyruk uzunluğunu kuyruk uzunluğunun varyansına bölmekle elde edilen seçilim diferansiyeline eşit olduğunu gösterdik. İlkin, seçilim diferansiyelinin

$$S = t^* - \bar{t}$$

olduğuna dikkat ediniz. t^*, damızlık olarak tuttuğumuz 10 farenin ortalama kuyruk uzunluğu ve $\bar{t}$, 30 fareden oluşan tüm populasyonun ortalama kuyruk uzunluğudur.

Kuyruk uzunluğunun bir fonksiyonu olarak göreli uyum gücü w için seçilim gradiyenti tam-uyum eğrisinin eğimidir. Doğrusal regresyondaki tam-uyum eğrisinin eğimi, y ve x'in kovaryansını x'in varyansına bölmekle bulunur.

$$\text{eğim} = \frac{\text{kov}(y,x)}{\text{var}(x)}$$

y ve x'in kovaryansı,

$$\text{kov}(y,x) = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(y_i - \bar{y})(x_i - \bar{x})$$

olarak tanımlanır ve x'in varyansı

$$\text{var}(x) = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2$$

olarak tanımlanır. n gözlem sayısı, $\bar{y}$, y değerinin ortalaması ve $\bar{x}$, x değerinin ortalamasıdır. Bu yüzden t için seçilim gradiyenti:

$$\text{seçilim gradiyenti} = \frac{\text{kov}(w,t)}{\text{var}(t)}$$

Bu nedenle, göstermemiz gereken $\text{kov}(w, t) = t^* - \bar{t}$'dir.

Ortalama göreli uyum gücü (tanımı gereği) 1 olduğundan;

$$\text{kov}(w,t) = \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i - 1)(t_i - \bar{t})$$

$$= \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i t_i) - \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i \bar{t}) - \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(t_i) + \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(\bar{t})$$

$$= \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i t_i) - \bar{t} - \bar{t} + \bar{t}$$

$$= \frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i t_i) - \bar{t}$$

$$= t^* - \bar{t}$$

olarak yazabiliriz. Son adım çok açık olmayabilir. Bunu görmek için;

$$\frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i t_i) = t^*$$

ilk 20 fare için $w_i = 0$ ve son 10 fare için $w_i = 3$ olduğuna dikkat ediniz. Bu

$$\frac{1}{30}\sum_{i=1}^{30}(w_i t_i) = \frac{1}{30}\sum_{i=21}^{30}(3t_i)$$

$$= \frac{3}{30}\sum_{i=21}^{30}(t_i)$$

$$= \frac{1}{10}\sum_{i=21}^{30}(t_i) = t^*$$

demektir.

Seçilim gradiyenti ve seçilim diferansiyelinin ilk anda birbirleriyle ilişkisi olmadığı sanılabilir. Aslında birbirleriyle yakından ilişkilidirler ve biri diğerine dönüştürülebilir. Kuyruk uzunluğu gibi tek bir özellik üzerine olan seçilimi analiz ediyorsak, o zaman seçilim gradiyenti seçilim diferansiyelinin kuyruk uzunluğundaki varyansa bölümüne seçilim diferansiyeline eşittir (bkz. Kutu 7.6). Seçilim gradiyentinin avantajı, sadece hayatta kalabilme değil, her türlü uyum gücü ölçümü için kullanılabilmesidir. Örneğin, sütten yeni kesilen yavruların sayısı olarak, farelerin doğal populasyonlarındaki uyum gücünü ölçebiliriz. Eğer önce her farenin göreli uyum gücünü hesaplarsak (döllerinin sayısını ortalama döl sayısına bölmekle), daha sonra göreli uyum gücünü kuyruk uzunluğunun bir fonksiyonu olarak grafikle gösterebiliriz ve tam-uyum eğrisinin eğimini hesaplarız. Sonuç olarak eğim, seçilim gradiyentidir. (Seçilim gradiyentinin diğer avantajlarını görmek için Kutu 7.7'ye bakınız).

Di Masso vd., farelerinde 18 ardışık nesilde uzun kuyrukluları seçtiler. On sekizinci nesildeki farelerin kuyrukları, kontrol populasyonundaki farelerden %10 daha uzundu. Uzun kuyruklu farelerin kuyruklarında, kontrol grubunun 26 ya da 27 omuruna karşılık 28 omur vardı. Gelişimsel program, bireysel omurları uzatmayı değil, daha çok sayıda omur yapmak üzere değişmiştir.

KUTU 7.7 Çoklu özellikler ve ilişkili olan özellikler üzerine seçilim

Ana metinde, bir kerede sadece bir kantitatif özellik üzerine olan seçilimi analiz ettik. Bununla beraber, doğada seçilim çoğunlukla bir kerede birkaç karakter üzerine etki eder. Burada kantitatif genetik tekniklerinin, çoklu karakterler üzerine olan seçilimi analiz etmek için nasıl uyarlanabileceğine kısa bir giriş yapacağız. Matematiksel detaylar için, Lande ve Arnold (1983), Philips ve Arnold (1989) ve Brodie, Moore ve Janzen (1995)'e bakınız.

Bölüm 3'de Darwin ispinozlarının gaga büyüklüğü üzerine olan doğal seçilimi tartıştık. Daphne Major adasında 1976-1977'nin kuraklığı sırasında, daha yüksek gagalı orta alan ispinozları daha fazla hayatta kadılar. Gaga yüksekliği kalıtsaldır, bu yüzden populasyon evrimleşti. Peter Grant ve Rosemary Grant, aynı anda birkaç özellik üzerine olan seçilime bakarak, bu seçilim olayından verileri yeniden analiz etti. Onların iki özellik analizini tartışacağız: gaga yüksekliği ve gaga genişliği. Sadece kalitatif bir perspektif sunacağız; rakamlar için Grant ve Grant (1995)'e bakınız.

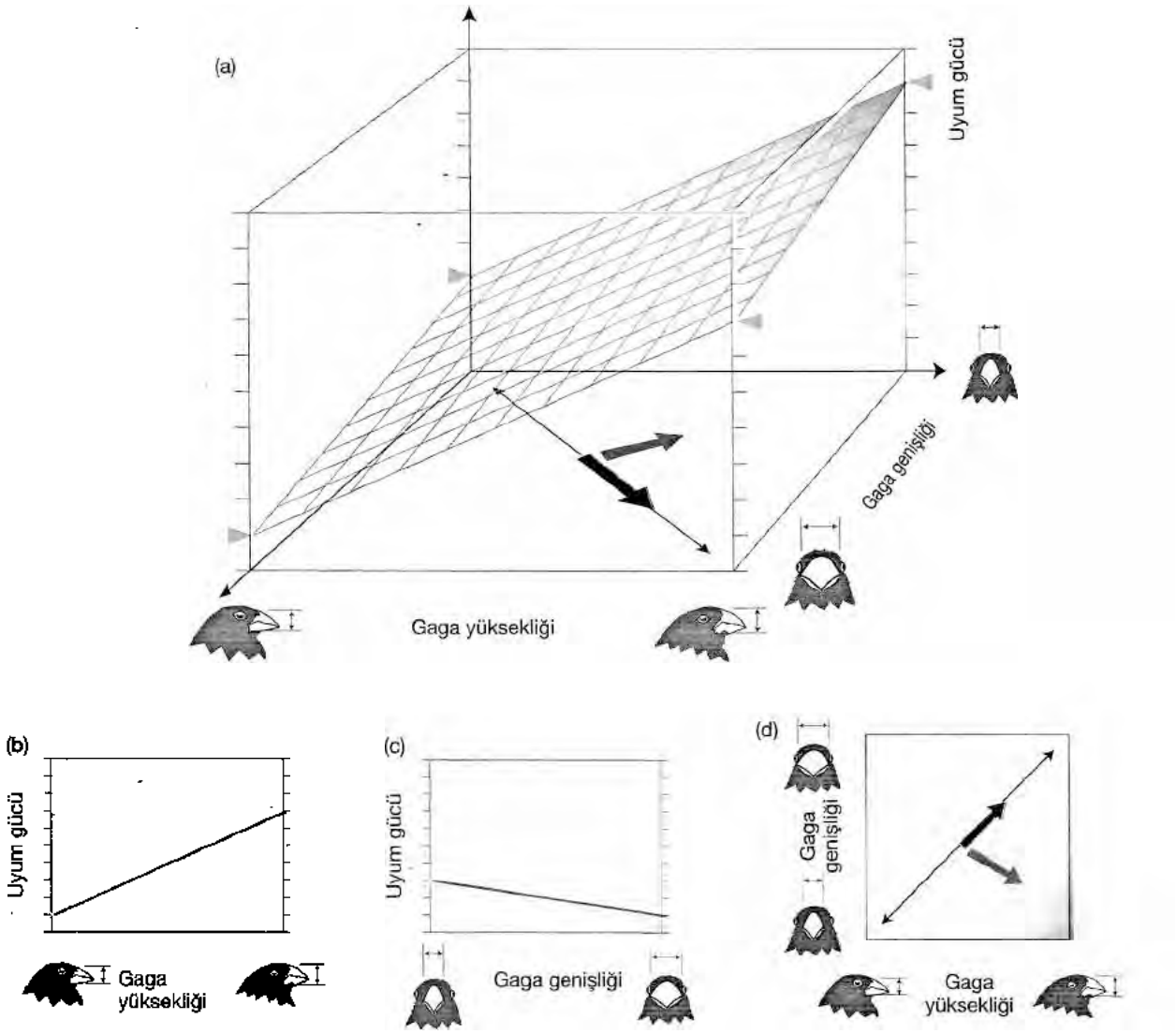
Daphne Major'un orta boy yer ispinozlarının, hem gaga yüksekliği hem de gaga genişliği değişkenlik gösterir. Bu iki özellik, birbirleri ile yakından ilişkilidir. Yüksek gagalar geniş olmaya ve sığ gagalar dar olmaya meyillidir. Bunun doğruluğu, bu tartışmanın dışındadır. Yüksek ve dar ya da sığ ve geniş gagalı bir ispinoz yapmanın zor ya da imkansız olması nedeniyle verildiği şekliyle ele alacağız.

1976-1977 kuraklığı sırasında, besin azaldığında ve pek çok ispinoz aç kaldığında, seçilim gaga yüksekliği ve genişliği üzerine etki etti. Bu karakterlerden sadece birini incelediğimizde, gaga yüksekliğinin uyum gücüyle ilişkili olan tam-uyum eğrisinin eğimi olarak seçilim gücünü ölçebiliriz. Bu ana metinde verilen seçilim gradiyentidir. Bir kerede her iki karaktere bakmak için, hem gaga yüksekliği hem de gaga genişliği uyum gücüyle ilişkili tam-uyum *düzleminin* eğimi olarak seçilimin gücünü ölçebiliriz. Bu eğim, iki boyutlu seçilim gradiyentidir.

Şekil 7.24a'daki üç boyutlu grafiğe bakınız. Gaga yüksekliği yatay bir eksende gösterilmiştir; gaga genişliği diğer yatay eksen üzerinde gösterilmiştir. Uyum gücü dikey eksende gösterilmiştir. Mavi ızgarayla gösterilen yüzey, tam-uyum düzlemidir. Tam-uyum düzleminin her bir köşesindeki uyum gücü ya da seçilim yüzeyi, mavi bir üçgenle işaretlenmiştir. Seçilim hem yüksek *hem de* dar gagalı kuşları tercih etti. Kuraklıkta en fazla hayatta kalma şansı olan kuş, yüzeyin sağ arka köşesinde yer alan, çok yüksek ve çok dar gagalı bir kuş olacaktır.

Gaga yüksekliği ve genişliğinin ilişkili olduğunu da hatırlayınız. Mükemmel bir kuş oluşturmak mümkün değildir. Yükseklik ve genişlik arasındaki ilişki, üç boyutlu grafiğin zemininde iki başlı siyah okla temsil edilmiştir. Kuraklık sırasında, seçilim karakterleri en güçlü şekilde geniş koyu mavi okla gösterilen yönde itti. Bu, populasyon ortalamasını grafiğin merkezinden alıp,

KUTU 7.7 Devamı



Şekil 7.24 Orta boy yer ispinozlarında gaga büyüklüğü üzerine seçilimin çok boyutlu analizi (a) Izgara kareli düzlemi uyum gücü ve hem gaga yüksekliği hem de gaga genişliği arasındaki ilişkiyi göstermektedir. (b), (c) ve (d) aynı senaryoyu iki boyutlu grafikte göstermektedir.

doğrudan en olası gaga şekline doğru, seçilim yüzeyi boyunca en uç yere çıkaracaktır. Ancak, gaga yüksekliği ve gaga genişliği arasındaki korelasyondan dolayı, populasyon seçilimin ittiği yöne gitmez; sadece iki başlı siyah ok boyunca hareket edebilir. Seçilim, dar gagadan ziyade daha güçlü bir şekilde yüksek gagaları tercih etti. Sonuç olarak, populasyon ortalaması, kuraklıktan öncekinden daha yüksek ve daha *geniş* bir gagaya doğru kaydı. Bu değişim, geniş yeşil okla gösterilmiştir.

Üç boyutlu grafiği okumak zordur. Bu yüzden, aynı analizi iki boyutlu grafikle gösteren Şekil 7.24b ve (c) ve (d)'yi dahil ettik. Şekil 7.24b, gaga genişliğinin sabit tutulduğu, gaga yüksekliği üzerine olan seçilim gradiyentini göstermektedir. Seçilim yüksek gagalı kuşları tercih etti. Şekil 7.24c, gaga yüksekliği sabit tutulduğu, gaga genişliği üzerine olan seçilim gradiyentini göstermektedir. Seçilim daha dar gagaları tercih etti. Şekil 7.24d, grafik boyunca mavi rengin yoğunluğuyla temsil edilen uyum gücüyle, gaga genişliği ve gaga yüksekliği (çift başlı siyah ok) arasındaki korelasyonu göstermekte-

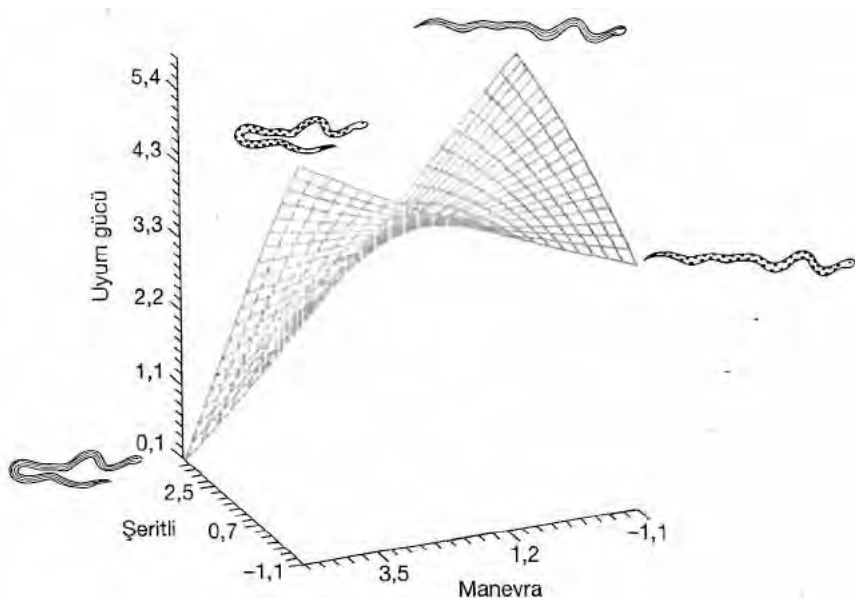
KUTU 7.7 Devamı

dir. Seçilim, populasyon ortalamasını yüksek, dar gagalı bir kuşa doğru itti. Ancak, yükseklik ve genişlik arasındaki korelasyondan dolayı, populasyon oraya gitmez. Seçilim, genişliği düşürmekten daha güçlü bir şekilde yükseklik artışını tercih etti. Bu sebeple, populasyon ortalaması daha yüksek ve daha geniş gagaya doğru kaydı (geniş yeşil ok).

İspinoz gagaları üzerine olan seçilim için Grant ve Grant'ın analizi, seçilim gücünü ölçmek için seçilim gradiyenti kullanımının ve özelliklerin birbirleriyle ilişkili olabileceğinin saptanmasının, bir kerede birkaç özelliğe bakmanın avantajlarını göstermektedir. Sadece gaga genişliğine baktığımızı ve seçilim diferansiyelini hesapladığımızı düşünün. Ortalama hayatta kalan, kuraklıktan önce yaşayan ortalama kuşlarınkinden daha geniş bir gagaya sahipti. Seçilimden önce ve sonra populasyon ortalaması arasındaki fark olan seçilim diferansiyeli, seçilimin daha geniş gagaları tercih ettiğini ileri sürecekti. Fakat, çok boyutlu analiz böyle olmadığını gösterdi. Gaga genişliğine karşı seçilim oldu fakat, gaga yüksekliği üzerine daha güçlü seçilimin bir sonucu olarak, bu yöne sürüklendi.

Grant ve Grant, Şekil 7.24a'daki düzlemsel (planar) seçilim yüzeyi ile gösterildiği gibi, analizlerinde gaga yüksekliği, gaga genişliği ve uyum gücü arasındaki ilişkinin doğrusal olduğunu varsaydılar. Bununla beraber, bir çift özellik ve uyum gücü arasındaki ilişki daima doğrusal değildir. Edmund Brodie (1992)'nin çalışması buna bir örnektir. Brodie, tek tek işaretlenen birkaç yüz jartiyer yılanının hayatta kalışlarını izledi. Yılanların avcılarından kurtulmasına yardım eden iki karakterin uyum gücü üzerine olan etkilerini hesapladı: renk deseni (şeritli-şeritsiz ya da lekeli) ve kaçma davranışı (düz bir hatta kaçma ile çok yönlü manevra). Brodie'nin analizi Şekil 7.25'te gösterilen seçilim yüzeyini verdi. Yaşama oranı en yüksek olan yılanlar, düz bir hatta kaçan şeritli olanlar ve çok yönlü manevra yapan şeritsizlerdi. Diğer özellik kombinasyonlarına karşı seçilim vardı.

Verilen bir seçilim yüzeyiyle, ortalama bireyin pozisyonunun izini sürmekle bir populasyonun evrimini izleyebiliriz. Genel olarak, bir populasyonun bulunduğu yerden bir uç noktaya varacak şekilde evrimleşmesi beklenir. Bununla beraber, Grant ve Grant'ın ispinoz gagası çalışmalarının gösterdiği gibi, karakterler arasındaki korelasyonlar, bir populasyonu bu öngörülen rotaları izlemekten alıkoyar. Şekil 7.24 ve 7.25'de gösterilenlerde olduğu gibi, seçilim yüzeyleri, adaptif topoğrafyalar olarak anılır, fakat bu terim karmaşık bir tarihe ve birkaç farklı anlama sahiptir (bkz. Provine 1986 da Bölüm 9; Wright 1986'nın Bölüm 11; Wright 1988).



Şekil 7.25 Jartiyer yılanlarında avcı-karşıtı savunmaları üzerine seçilimin üç boyutlu analizi Izgara olan kareli yüzey, uyum gücü ve hem renk deseni hem de savunma davranışı arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Brodie (1992)'deki Şekil 1'den. Copyright © 1980, Evolution. Evolution'nun izniyle basılmıştır.

Seçilime Oluşan Evrimsel Tepkiyi Öngörmek

Kalıtım derecesi ve seçilim diferansiyelini bilirsek, seçilime evrimsel tepkiyi öngörebiliriz. Bunun için şu formül kullanılır:

$$R = h^2S$$

R seçilime oluşan tepkinin öngörüsü, h^2 kalıtım derecesi ve S ise seçilim diferansiyelidir.

Bu formülün mantığı, Şekil 7.26'da grafik olarak gösterilmiştir. Bu şekil, tıpkı şekil 7.20'deki dağılım grafiğinde olduğu gibi, ortalama ebeveyn değerlerinin bir fonksiyonu olarak, ortalama döl değerlerinin bir dağılım grafiğini gösterir. Şekil 7.26'daki dağılım grafiği, 30 aileden oluşan bir fare populasyonundaki kuyruk uzunluklarını temsil eder. Eğimi, kalıtım derecesi h^2 hesaplamasını veren diyagram tam-uyum eğrisini kapsar.

Önce x-eksenine bakınız. $\bar{P}$, tüm populasyon için ortalama ebeveyn değerlerinin, P^* ise en büyük ortalama ebeveyn değerlerinin ortalamasıdır. P^* ve $\bar{P}$ arasındaki fark, sadece en büyük ortalama ebeveyn değerli olan on çift ebeveyni damızlık olarak almış olduğumuz bu populasyona uygulayabileceğimiz seçilim diferansiyelidir (S).

Şimdi y-eksenine bakın. $\bar{O}$ tüm populasyon için ortalama döl değerinin, O^* ise en büyük ortalama döl değerli 10 çift ebeveyn için ortalama ebeveyn değeri ortalamasıdır. O^* ve $\bar{O}$ arasındaki fark, en büyük ortalama ebeveyn değerli 10 çift ebeveyni damızlık olarak seçmenin bir sonucu olarak elde ettiğimiz evrimsel tepkidir (R).

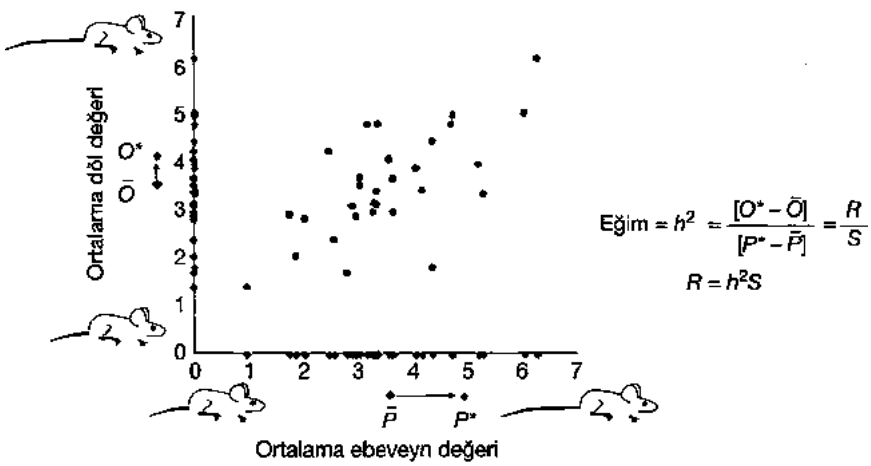
Bir eğrinin eğimi, aldığı yol boyunca yükselme olarak hesaplanır. Seçilime uğramayanlara karşı seçilime uğrayan populasyonların ortalamalarını karşılaştırdığımızda, $(O^* - \bar{O})$ lik bir yükselme ve $(P^* - \bar{P})$ lik bir yol elde ederiz. Öyleyse

h^2 ve S'yi bilirsek, seçilime (R) tepkiyi hesaplamak için kullanabiliriz.

$$h^2 = \frac{(O^* - \bar{O})}{(P^* - \bar{P})} = \frac{R}{S}$$

olur. Diğer bir ifadeyle, $R = h^2S$ dir.

Artık, doğal seçilim altında çoklu lokus özelliklerinin evrimini çalışmak için bir takım araçlara sahibiz. Bir özellikteki varyasyonun ne kadarının genlerdeki varyasyondan dolayı olduğunu hesaplayabilir, hayatta kalma ve üremedeki farklılıklardan doğan seçilimin gücünü ölçebilir ve populasyonun bir nesilden diğerine ne kadar değişebileceğini öngörmek için bu ikisini bir araya getirebiliriz.



Şekil 7.26 Seçilime tepki, kalıtım derecesinin seçilim diferansiyeli ile çarpımına eşittir Ortalama döl ve ortalama ebeveyn değerleri, dağılım grafiği üzerinde nokta ve x ve y eksenleri üzerinde elmas şeklinde gösterilmiştir. Kırmızı semboller, en büyük ortalama ebeveyn değerli 10 aileyi temsil etmektedir. $\bar{P}$, tüm populasyonun ortalama ebeveyn değerlerinin ortalamasıdır; P^*, en büyük ortalama ebeveyn değerli ailelerin ortalama ebeveyn değeridir. $\bar{P}$, tüm populasyon için ortalama ebeveyn değerlerinin ortalamasıdır; O^*, en büyük ortalama ebeveyn değerli aileler için ortalama döl değerlerinin ortalamasıdır. Falconer (1989)'a göre.

(a)



(b)



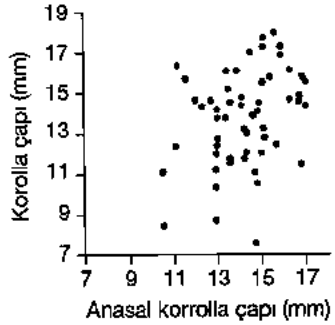
Şekil 7.27 Bir alpin çiçeğinin (*Polemonium viscosum*) (a) ve bir pizozarısı arısı (*Bombus* sp.) (b) [(a) Richard Parker/Photo Researchers, Inc.; (b) Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.]

Bir Alpin Çiçeği ve Pizozarıları

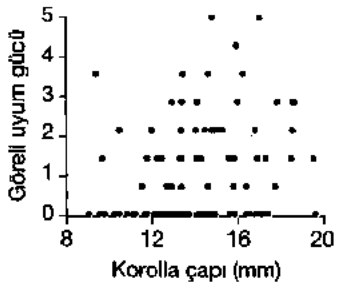
Evrim çalışan biyologların sorduğu ve kantitatif genetikle yanıtladıkları sorulardan birine örnek olarak, bir alpin çiçeğin (*Polemonium viscosum*) çiçek büyüklüğü üzerine Candace Galen'nin (1996) araştırmasını inceleyeceğiz. Bu çiçek, Kayalık dağlarında yaşayan çok yıllık yaban çiçeğidir (Şekil 7.27a). Galen, Kolorado'da Pensilvanya Dağı'nda orman sınırı ve yüksek rakımlı tundralarda büyüyen bu alpin çiçeğin populasyonlarını inceledi. Orman sınırında bulunan bu alpin çiçeği, sinekler, küçük soliter arılar ve bazı pizozarıları dahil çok sayıda böcek tarafından tozlaştırılır. Tundralarda ise, hemen hemen her zaman pizozarıları tarafından tozlaştırılır (Şekil 7.27b). Tundra alpin çiçeklerinin ortalama çiçek çapı, orman sınırındakilerinden %12 daha geniştir. Daha önceleri Galen (1989), daha büyük çiçeklerin daha fazla pizozarısı cezbettiğini ve daha fazla pizozarısı cezbedenlerin de daha fazla tohum ürettiklerini saptadı.

Galen, pizozarılarınca çiçek büyüklüğü üzerine olan yönlendirilmiş seçilimin, tundra alpin çiçeğinin daha büyük çiçekli olmasından sorumlu olup olmadığını bilmek istedi. Eğer öyleyse, alpin çiçeği populasyonunun ortalama çiçek büyüklüğünün %12 kadar (tundra ve orman sınırındaki çiçekler arasındaki fark) artması için, pizozarılarınca uygulanan seçilimin ne kadar zaman alacağını da bilmek istedi.

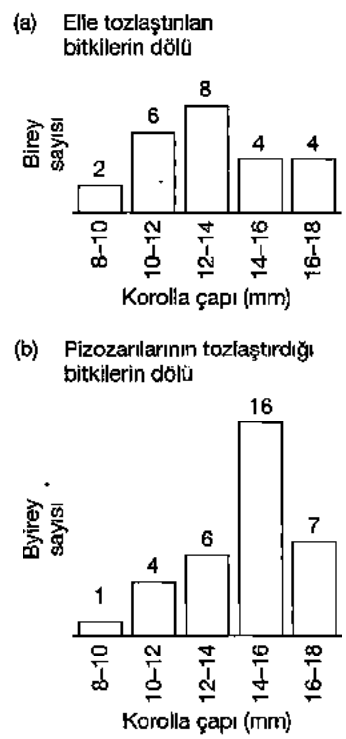
Galen, orman sınırındaki küçük çiçekli bir populasyonla çalıştı. İlk adımı, çiçek büyüklüğünün kalıtım derecesini hesaplamaktı. Yüz kırk dört çiçeğin çiçek çaplarını ölçtü ve tohumlarını topladı. Laboratuvarında tohumları çimlendirip, ebeveynlerinin yaşamış olduğu aynı habitatlarda rastgele yerlere, 617 fide dikti. Yedi yıl sonra fidelerin 58'i olgunlaştı ve Galen çiçek büyüklüklerini ölçebildi. Bu durum Galen'in, anasal ya da tohum-ebeveyn, çiçek çapının (korolla genişliği) bir fonksiyonu olarak döllerin çiçek çapı grafiğini hazırlamasına olanak sağladı (Şekil 7.28). Tam uyum eğrisinin eğimi yaklaşık olarak 0,5'tir. Bu tartışmanın amacı dışındaki nedenlerden dolayı, tek bir ebeveyne karşı dölün tam uyum eğrisinin eğimi (ortalama ebeveyne zıt olarak), $1/2h^2$'nin bir tahminidir (bkz. Falconer 1989). Bundan dolayı, orman sınırındaki alpin çiçeğin çiçek büyüklüğünün kalıtım derecesi, yaklaşık olarak $2 \times 0{,}5 = 1$ dir. Bununla beraber, Şekil 7.28'deki grafiğin hatırı sayılır bir dağılış gösterdiğine dikkat ediniz. Galen'nin istatistiksel analizi, sadece çiçeğin kalıtım derecesinin 0,2 ve 1 arasında olduğunu rahatlıkla söyleyebileceğini gösterdi. Başka bir ifadeyle, alpin çiçeğin çiçek büyüklüğündeki fenotipik varyasyonun en azından %20, eklemeli genetik varyasyondan dolayıdır.



Şekil 7.28 Alpin çiçeğinde çiçek büyüklüğünün (korolla çapı) kalıtımını hesaplama Dağılım grafiği, 58 alpin çiçeği için anasal bitki korolla çapının bir fonksiyonu olarak, döl korolla çapını göstermektedir. Galen (1996)'ya göre.



Şekil 7.29 Bombus pizozarıları tarafından tozlaştırılan alpin çiçeklerinde seçilim gradientinin tahmini Dağılım grafiği, maternal çiçek büyüklüğünün (korolla çapı) bir fonksiyonu olarak, nisbi uyum gücünü (Hayatta kalan 6 yaşında olan döl sayısının, hayatta kalan 6 yaşında olan döl ortlama sayısına bölümü) göstermektedir. Tam-uyum eğrisinin eğimi, 0,13'tür. Candace Galen tarafından sağlanan verilerle hazırlandı.



Şekil 7.30 Alpin çiçeğinde seçilime evrimsel tepkinin ölçümü Bu histogramlar elle tozlaştırılan alpin çiçeklerinin (a; ortalama = 13,1 mm) ve pizozarılarınca tozlaştırılan alpin çiçeklerinin (b; ortalama = 14,4 mm) döllerindeki çiçek büyüklüğünün (korolla çapı) dağılımını göstermektedir. Galen (1996)'dan yeniden çizilmiştir.

Galen'nin sonraki adımı, pizozarısı tozlaştırıcıları tarafından empoze edilen seçilim diferansiyelinin gücünü hesaplamaktı. Pizozarılarının daha geniş çiçekleri tercih ettiğini ve daha fazla pizozarısı tozlaştırıcısının daha fazla tohum demek olduğunu hatırlayınız. Galen, çalışma alanında büyük bir kapalı kafes yapıp, içine yakında çiçek açacak olan 98 alpin çiçeği dikti ve içine pizozarılarını koydu. Kafes tüm pizozarılarını içeride ve tüm diğer tozlaştırıcıları dışarıda tuttu. Kafesteki alpin çiçeği çiçek açtığında, Galen çiçekleri ölçtü. Daha sonra tohumlarını toplayıp, laboratuvarda çimlendirdi ve elde ettiği fideleri ebeveyn habitatındaki rastgele yerlere yeniden dikti. Altı yıl sonra, kafese kapatılan bitkiler tarafından üretilen döllerin hayatta kalanlarını saydı. Uyum gücünün ölçütü olarak hayatta kalan 6 yaşındaki döllerin sayısını kullanıp, çiçek büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak, göreli uyum gücünü grafikte gösterdi (Şekil 7.29). Bu eğrinin eğimi (0,13), pizozarısı tozlaşmasından elde edilen seçilim gradientidir. Çiçek büyüklüğündeki varyansla (5,66) seçilim gradientini çarpmak, seçilim diferansiyelini verir: $S = 0{,}74$ milimetre. Ortalama çiçek büyüklüğü 14,2 mm idi. Bundan dolayı seçilim diferansiyeli de $\frac{0{,}74}{14{,}2} = 0{,}05$ ya da 5% olarak ifade edilebilir.

Kabaca bu olay, alpin çiçeklerinin pizozarılarını cezbederek üremeye yeltendiklerinde, kazanan bitkilerin çiçek büyüklüğünün, populasyondaki bitkilerin ortalama çiçek büyüklüğünden %5 daha büyük çiçeklere sahip olması gerektiği anlamına gelir.

Galen, pizozarılarının daha büyük çiçekleri tercih ettiğini doğrulamak için iki kontrol deneyi gerçekleştirdi. Bir kontrolde, alpin çiçekleri elle tozlaştırdı (çiçek büyüklüğüne bakmaksızın); diğerinde, alpin çiçeklerinin pizozarıları dışında, diğer tüm doğal tozlaştırıcılarca tozlaştırılmasına izin verdi. Her iki kontrolde de çiçek büyüklüğü ve uyum gücü arasında bir ilişki yoktu; sadece pizozarıları daha büyük çiçekleri seçerler.

Galen'in verileri, orman sınırındaki alpin çiçeği populasyonunun, pizozarıları tarafından oluşturulan seçilime nasıl tepki verdiklerini öngörmesini sağladı. Onun hayal ettiği senaryo, şimdi bitkilerin çoğunlukla pizozarılarınca tozlaştığı yer olan tundraya göçen çeşitli böcekler tarafından (tohum dağılmasıyla) tozlanmış orman sınırındaki alpin çiçeklerinin bir populasyonuydu. $h^2 = 0{,}2$ alt sınır değeri ve $S = 0{,}05$ değerini kullanarak, Galen seçilime tepkinin $R = h^2S = 0{,}2 \times 0{,}05 = 0{,}01$ olacağını tahmin etti. $h^2 = 1$ alt sınır değeri ve $S = 0{,}05$ değerini kullanarak da, seçilime tepkinin $R = h^2S = 1 \times 0{,}05 = 0{,}05$ olacağını öngördü. Başka bir ifadeyle, pizozarılarınca seçilimin tek bir nesili, tundraya götürülen orman kenarındaki alpin çiçeklerin populasyonunun ortalama çiçek büyüklüğünde %1-5'lik bir artış meydana getirebilir.

Bu nedenle, Galen'in öngörüsü, çiçek büyüklüğünün pizozarılarınca seçilim altında daha hızlı evrimleşeceğiydi. Bu öngörü doğru mudur? Galen'in elle ve çoğunlukla pizozarılarınca tozlaştırmış olduğu orman sınırı alpin çiçek döllerini yetiştirdiği daha önce açıklanan deneyi hatırlayınız. Galen, her grubun ortalama çiçek büyüklüğünü hesapladı ve pizozarılarınca tozlatırılan alpin çiçeklerinin döllerinin elle tozlaştırılan alpin çiçeklerininkinden ortalama %9 daha büyük olduğunu buldu (Şekil 7.30). Onun öngörüsü doğruydu. Alpin çiçekleri seçilime güçlü ve hızlı bir tepki gösterirler. Aslında tepki, Galen'in öngördüğünden de büyüktü.

Galen, orman sınırı ve tundra alpin çiçekleri arasında çiçek büyülüğündeki %12'lik farkın, orman sınırındaki alpin çiçeklerinin çeşitli böceklerle tozlaştığı, oysa tundra alpin çiçeklerin ise hemen hemen her zaman pizozarılarınca tozlaştığı gerçeğiyle mantıklı bir şekilde açıklanabildiği sonucuna vardı. Orman sınırındaki alpin çiçekler, pizozarılarınca tozlaştırılmazsa bile, tohum verebilirler, fakat tundra alpin çiçekleri to-

hum veremez. Ayrıca, yalnızca pizozarıları tozlaşmasıyla, orman sınırındaki alpin çiçeklerinin bir populasyonunun, tundra alpin çiçeklerininki kadar büyük çiçekler geliştirmesi, sadece birkaç nesil alacaktır.

Çan Eğrisi Safsatası ve Kalıtımın Diğer Yanlış Yorumlamaları

Bu bölümün girişinde kantitatif genetik ile ilgili tartışmamızın, etnik gruplar arasında IQ skorlarındaki farklılıklar hakkındaki yanlış iddiaları ortaya çıkarmamıza yardımcı olacağını söylemiştik. Şimdi bu sözümüzü yerine getirmeye hazırız.

Kilit nokta, kalıtım derecesi formülünün, hem genetik varyasyonu (V_G) hem de çevresel varyasyonu ($V_Ç$) içermesidir. Bundan dolayı, kalıtım derecesi tahmini, belirli bir çevrede yaşayan bellirli bir populasyona özgüdür. Sonuç olarak, kalıtım derecesi, bize farklı çevrelerde yaşayan populasyonlar arasındaki farklılıkların nedeni hakkında bir şey söylemez.

Bu noktayı bir fikir deneyi ile gösterebiliriz. Bezelye yaprakbitleri (Afitler), ilkbahar ve yaz başında eşeysiz olarak ürerler. Her biri farklı yerlerden bir düzine yaprakbiti toplayıp laboratuvara getirdiğimizi düşünün. Yaprakbitleri farklı yerlerden oldukları için genetik olarak birbirlerinden farklıdır; laboratuvar populasyonumuz genetik varyasyon içerir. Fakat populasyondaki her yaprakbiti eşeysiz olarak (mitozla) ürediğinden dölleri genetik olarak analarına özdeştir. Başka bir ifadeyle, bizim orijinal düzinedeki yaprakbitlerimizin her birinin yavruları bir klon oluşturur. Bizim bir düzine klonumuzun her birinden bir birey alarak, orijinal laboratuvar populasyonumuzun kopyasını yapabiliriz.

Birbirlerinin kopyası olan iki populasyon oluşturduğumuzu düşünün. Bir populasyonu, bezelye bitkisi üzerinde dikkatlice kontrol edilen bir çevrede yetiştiririz ve yaprakbitleri büyürler. Populasyondaki tüm yaprakbitleri aynı çevreyi paylaştıkları için onlar arasındaki herhangi bir büyüklük farkı bütünüyle genetik farklılıktan dolayı olacaktır. Bezelyeler üzerinde büyüdüğünde, laboratuvar populasyonumuzda büyüklüğün kalıtım derecesi 1 dir.

Şimdi diğer özdeş yaprakbiti populasyonunu yonca üzerinde yetiştirelim. Bu populasyondaki yaprakbitleri o kadar büyük olmazlar (çünkü bunlar bezelye yaprak bitleridir). Yine de bu populasyondaki tüm yaprak bitleri aynı çevreyi paylaştıklarından büyüklükleri arasındaki her farklılık genetik varyasyondan kaynaklanacaktır. Yonca üzerinde yetiştirildiği zaman laboratuvar populasyonumuzun kalıtım derecesi 1 dir.

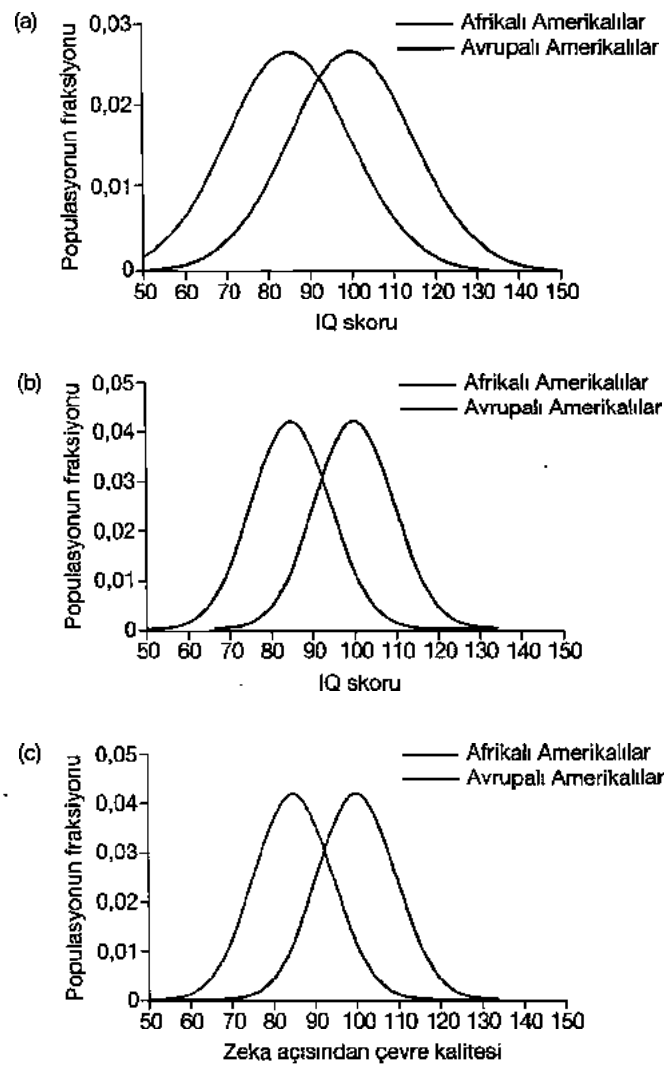
Her iki populasyonda da yüksek bir kalıtım derecesine ve populasyonlar arasındaki ortalama büyüklükte bir farklılığa sahibiz. Bu bezelyeler üzerinde yetişen populasyonun büyüklük açısından yonca üzerinde büyüyenden genetik olarak daha üstün olduğu anlamına gelir mi? Elbette değil; biz bilerek genetik yapılar bakımından özdeş olan populasyonlar oluşturduk. *Her populasyonda kalıtım derecesinin yüksek olması gerçeği, aralarındaki farklılığın nedeni hakkında bir şey söylemez, çünkü populasyonlar farklı çevrelerde yetiştirilmiştir.* (Açıkladığımıza benzer gerçek bir deney için Via 1991'e bakınız.)

Kalıtım derecesi çalışmaları, populasyonlar arasındaki farklılıkların, genlerdeki farklılıklardan dolayı olduğunu ima ettiği için, çoğunlukla yanlış yorumlanmaktadır.

Kalıtım derecesinin populasyonlar arasındaki farklılığın nedeni hakkında bize fikir verebileceği ile ilgili yanlış düşünce, insan zekası üzerine çalışmalarda özellikle kalıcı olmuştur. 1994'te, Charles Murray ve Richard J. Herrnstein, *(The Bell adlı)* kitabının yüzlerce kopyasını sattılar. Murray ve Herrnstein, Afrikalı Amerikalılar ve Avrupalı Amerikalılar arasında ortalama IQ skorlarındaki farklılığın, bu gruplar arasındaki genetik farklılıklardan dolayı olduğunu ileri sürdüler (Onların argümanları hakkındaki analizimiz *The New Republic*'e yayınlanan başka bir kitaplarının özütüne dayalıdır [Murray ve Herrnstein 1994].

Muray ve Herrnstein, biraz önce yaprakbitleriyle yaptığımız açıklamayı göz önüne aldılar. "Pek çok bilim adamı, tüm insan türünde IQ'nun büyük oranda kalıtsal olduğunu (%40-80 arasında bir şey) kabul eder. Bu durum, IQ'de gözlenen varyasyonun çoğunun genetik olduğu anlamına gelir. Yine de, bu bilgi gruplar arasındaki farklılığın kökeni hakkında kesin bir şey ifade etmez. Bununla beraber, bunu söylemekle Muray ve Herrnstein, aşağıda belirtilen yanlış fikri geliştirmeyi sürdürmüştür.

Değişik kaynaklara dayanarak, Muray ve Herrnstein, Afrikalı Amerikalıların ortalama IQ'sunun 85, Avrupalı Amerikalıların IQ'sunun 100 ve her gruptaki varyansın (varyasyonun istatistiksel bir hesabı) 225 olduğunu varsaydı. Bu varsayımları temsil eden çan eğrileri Şekil 7.31a'da görülmektedir. Muray ve Herrnstein, her gruptaki IQ'nun kalıtım derecesinin 0,6 olduğunu da varsaydı. Muray ve Herrnstein'nin her varsayımının tartışılacak nedenleri vardır, fakat biz burada onları sadece fikirlerinden dolayı anacağız. (IQ testlerinin anlamlı bir yanının olup olmadığı da tartışılabilir, fakat biz bu tartışmayı başkalarına bırakacağız.)



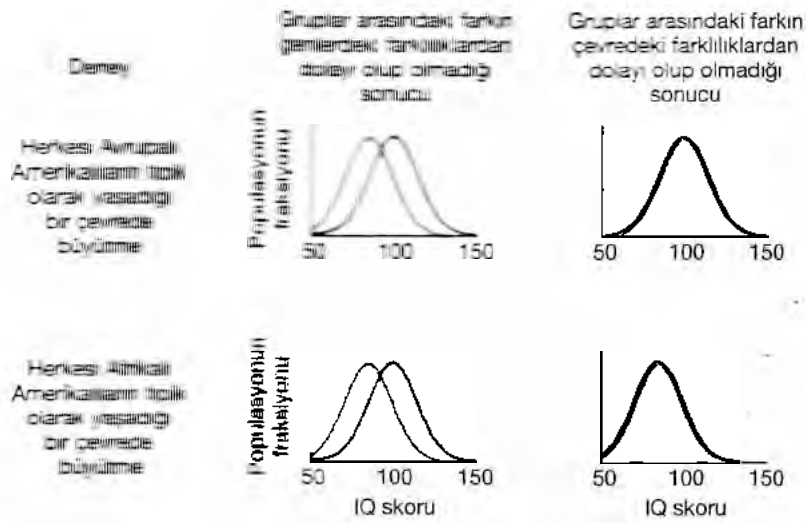
Şekil 7.31 Muray ve Herrnstein'nin IQ ve etnik gruplarla ilgili yanlış delillerinin grafikleri Açıklama için metne bakınız.

Daha sonra, Murray ve Herrnstein, her populasyonda bireyler arasındaki tüm *genetik* varyasyon uzaklaştırılırsa IQ için çan eğrilerinin ne olacağını düşündüler. Başka bir ifadeyle, tüm Afrikalı Amerikalıların sıradan Afrikalı Amerikalılara genetik olarak özdeş olduğunu ve tüm Avrupalı Amerikalıların da genetik olarak sıradan Avrupalı Amerikalılara özdeş olduğunu düşündüler. Her gruptaki varyasyonun %60'ının genetik varyasyondan dolayı olduğu varsayımına dayandırıldığında her gruptaki orijinal varyasyon %40 olarak kalır. Bu düşünsel deneyi temsil eden çan eğrileri Şekil 7.31b'de görülmektedir.

Artık Muray ve Herrnstein, Şekil 7.31b'deki Afrikalı Amerikalıların ortalama IQ'ları ve Avrupalı Amerikalıların ortalama IQ'ları arasındaki farklılıkların sadece çevresel farklılıklardan dolayı olduğu önermesi üzerinde dururlar. Bu önermeye göre Muray ve Herrnstein, Şekil 7.31b'de gösterildiği gibi, "IQ skoru" nitelemesi yerine "zekayla ilgili çevresel kalite" nitelemesini kullanabileceğini söylerler. Muray ve Herrnstein, Afrikalı Amerikalılara karşı Avrupalı Amerikalıların bulunduğu çevrenin kalitesindeki farkın, Şekil 7.31c'deki kadar büyük olmasını inanılması güç buldular. Afrikalı Amerikalılara karşılık Avrupalı Amerikalıların ortalama IQ skorları arasındaki farkın en azından bir kısmının, gruplar arasındaki genetik farklılıklardan dolayı olması gerektiği sonucuna vardılar.

Muray ve Herrnstein'in argümanında en azından iki yanlışlık vardır. İlki, Şekil 7.31b'deki yatay ekseni Şekil 7.31c'deki yatay eksenle değiştirmeleriyle, Muray ve Herrnstein, çevre ve IQ arasında doğrusal bir ilişki olduğunu varsaydılar. Bu varsayım hemen hemen kesinlikle yanlıştır.

İkincisi, Muray ve Herrnstein bilimsel değil, inanılmaz ölçüde retorik yaklaşımı kullanmışlardır. Muray ve Herrnstein'in hipotezine bilimsel yaklaşım, yaprakbitlerinde yapılmış gibi, aynı çevre deneyini yapmak olacaktır: Avrupalı Amerikalıları ve Afrikalı Amerikalıları birlikte tıpkı olarak Avrupalı Amerikalıların yaşadığı bir çevrede

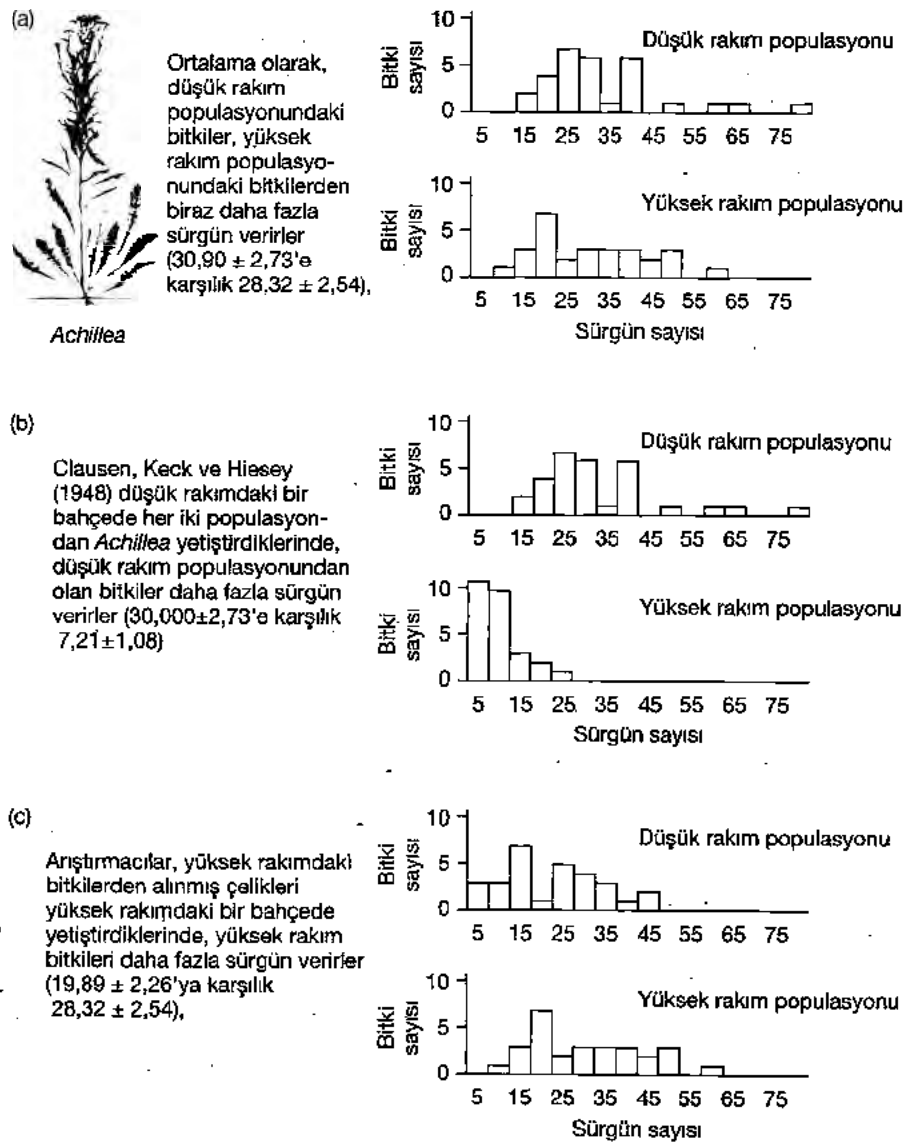


Şekil 7.32 **Muray ve Herrnstein'in iddiasını sınayacak bir deney** Soldaki sütun, iki deneysel uygulamayı göstermektedir. Ortadaki ve sağdaki sütunlar, gruplar arasındaki farkın, genlerdeki farklılıktan dolayı olduğu hipotezine göre tahmin edilen sonuçlara karşı, gruplar arasındaki farkın çevredeki farklılıklardan dolayı olduğu hipotezine göre tahmin edilen sonuçları göstermektedir.

Populasyonlar arasındaki farklılıkların nedenini belirlemenin tek yolu, her bir populasyondan olan bireyleri özdeş çevrelerde yetiştirmektir.

yetiştirip, sonra IQ skorlarını karşılaştırmak. Herkesin tipik olarak Afrikalı Amerikalıların yaşadığı bir çevrede yetiştirildiği bu dizayn ve çapraz deney, Şekil 7.32'de gösterilmiştir.

Belli ki insanla bu deneyi yapamayız. Fakat, buna benzer deneyler bitki ve hayvanlarla yapılmıştır. Örneğin, Clausen, Keck ve Hiesey (1948), *Achillea* bitkisi ile bir seri aynı ortamda yetiştirme denemeleri yaptı (Şekil 7.33). Bu cinsteki bitkilerin yüksek rakımlardaki populasyonlarına göre daha fazla sürgün veren düşük rakımlı populasyonlardan örnekler toplandı (Şekil 7.33a). Düşük ve yüksek rakımdaki bitkiler, arasındaki fark, genlerindeki farklılık mı yoksa çevrelerindeki farklılık nedeniyle midir? Düşük ve yüksek rakımlardan toplanan bitkiler birlikte düşük rakımda yetiştirildiklerinde, düşük rakımın bitkileri daha fazla sürgün verir (Şekil 7.33b). Bu sonuç, düşük rakımdaki bitkilerin genetik olarak daha fazla sürgün vermek için programlandığı hipoteziyle uyumludur. Yüksek rakım ve düşük rakım bitkileri birlikte yüksek rakımda yetiştirilirlerse, yüksek rakım bitkileri daha fazla sürgün verir (Şekil 7.33c). Deneysel planlamada bu sonuç kesinlikle beklenmiyordu. Çevreye tepki bakımından, düşük ve yüksek rakım bitkileri arasındaki genetik farklılıkları gösterir. Aynı zamanda bitkilerin her populasyonunun kendi orijinal çevresinde üstün olduğunu da



Şekil 7.33 Clausen, Keck ve Hiesey (1948) tarafından yapılan deneylerden veriler (a) Düşük rakımlardan (San Gregoria, Kaliforniya) ve yüksek rakımlardan (Mather, Kaliforniya) *Achillea* populasyonları arasındaki karşılaştırma. (b) Düşük bir rakımda (Stanford, Kaliforniya) ortak bir bahçede yetiştirilen düşük ve yüksek rakımlardan bitkiler. (c) Yüksek rakımda (Mather, Kaliforniya) aynı çevrede yetiştirilen düşük ve yüksek rakımdan bitkiler.

gösterdi. Bu beklenmeyen sonuç, populasyonlar arasındaki farklılıkların nedeni hakkında hipotetik iddiaların deneysel sonuçların yerini alamayacaklarını göstermiştir.

Afrikalı Amerikalılar ve Avrupalı Amerikalılarla böyle bir deney yapsaydık ne olurdu? Kimsenin en küçük bir fikri yok. Gruplar arasındaki IQ için yüksek kalıtım derecelerinin "gruplar arasındaki farklılıkların kökeni hakkında kesin bir şey" ifade ettiğini söyleyemeyiz demek yanlış olur (Muray ve Herrnstein 1994). Aslında, gruplar içindeki yüksek kalıtım dereceleri, gruplar arasındaki farklılıkların kökeni hakkında bize *hiçbir şey* söylememektedir.

Son olarak, kalıtım derecesinin bir populasyonun tüm üyelerince paylaşılan özellikleri belirlemede, genlerin rolü hakkında bize bir şey ifade etmediğini bilmek önemlidir. İnsanlar arasında burun sayısında varyasyon yoktur. Burun sayısının kalıtım derecesi tanımlanmamıştır. Çünkü $V_E/V_F = 0/0$ dır. Bu durum kesinlikle bizim kaç tane burnumuzun olmasında, genlerimizin bir öneminin olmadığı anlamına gelmez.

O halde bir özelliğin kalıtım derecesini ölçmenin bize *ne yararı* olacaktır? Bu durum tam olarak ve sadece bir özellik üzerinde seçilimin, bir populasyonun evrimleşmesine neden olup olmayacağını tahmin etmemize olanak verir.

Seçilim Modelleri ve Genetik Varyasyonun Korunması

Kantitatif özelliklerin seçilimi ile ilgili tartışmalarımızda, fenotip ve uyum gücü arasındaki ilişkinin basit olduğunu varsaymıştık. Fare örneğimizde, kısa kuyruklar uzunlardan daha iyiydi; alpin çiçeklerde, büyük çiçekler ufak olanlardan daha iyiydi. Kantitatif özellikler üzerine seçilim konusunu bitirmeden önce, fenotip ve uyum gücü arasındaki ilişkinin karmaşık olabileceğine işaret edeceğiz. Seçilimin çeşitli modelleri ya da şekilleri olabilir.

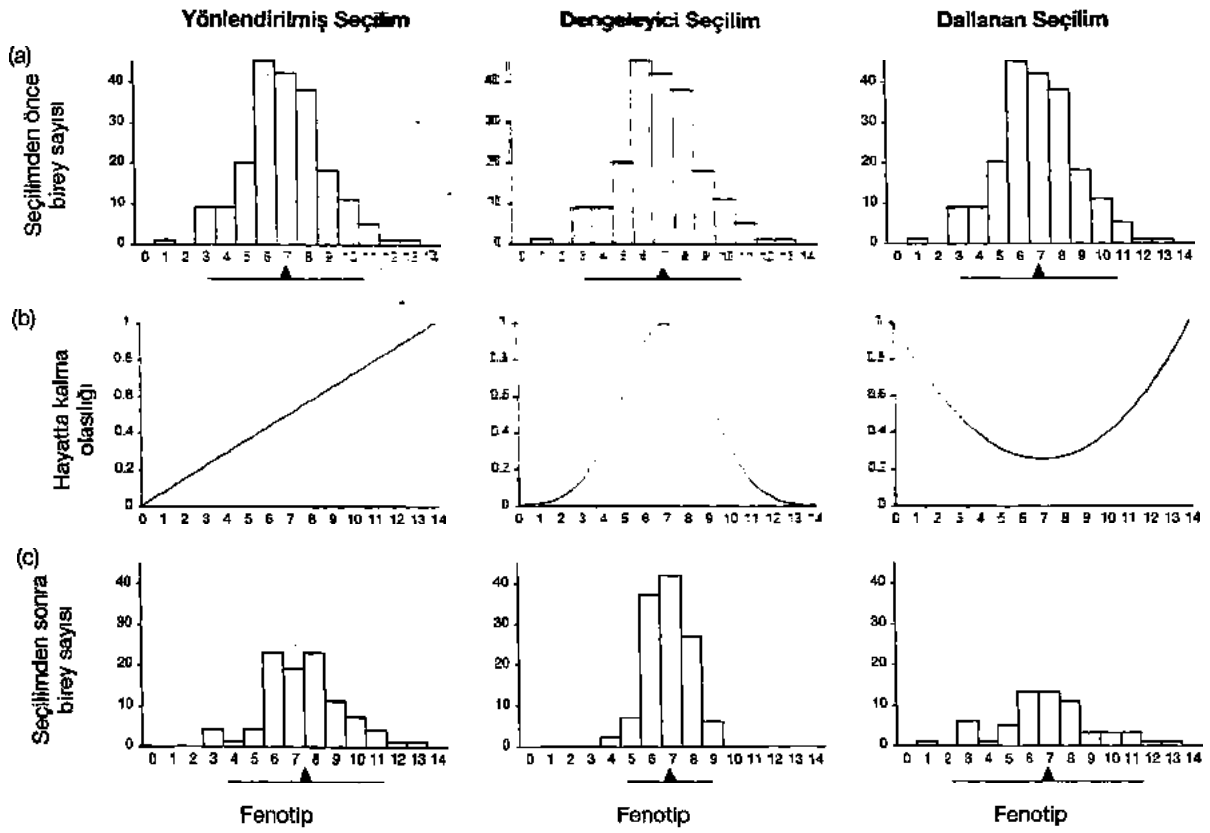
Şekil 7.34, hipotetik bir populasyon üzerinde işleyen seçilimin üç farklı şeklini göstermektedir. Her sütun farklı bir model ifade etmektedir. Üst sıradaki histogram, seçilimden önce fenotipik bir özellik için değerlerin dağılımını göstermektedir. Orta sıradaki grafik, fenotipin bir fonksiyonu olarak hayatta kalma olasılığı olarak çizilen, fenotip ve uyum gücü arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Alt sıradaki histogram, hayatta kalanlar arasında fenotipin dağılımını göstermektedir. Her histogramın altındaki üçgen ve çubuk, populasyondaki ortalamayı ve varyasyonu göstermektedir. (Varyasyonu gösteren çubuk, ortalamadan ±2 standart sapmayı ya da populasyondaki bireylerin yaklaşık %95'ini içerir.)

Bir populasyon üzerinde seçilim, çok değişik şekiller alabilir. Yönlendirilmiş seçilim ve dengeleyici seçilim bir populasyondaki genetik varyasyonu azaltma eğilimlidirler; dallanan seçilim varyasyon miktarını artırma eğilimindedir.

Yönlendirilmiş seçilimde uyum gücü, bir özelliğin değeriyle paralel olarak artar (Şekil 7.34, ilk sütun). Kesintisiz bir özellik üzerinde yönlendirilmiş seçilim, populasyondaki özelliğin ortalama değerini değiştirir. Şekil 7.34'de gösterilen hipotetik populasyonda, seçilimden önce ortalama fenotip 6,9 iken, seçilimden sonra ortalama fenotip 7,4 olmuştur. Yönlendirilmiş seçilim, çoğunlukla çok çarpıcı olmasa bile, populasyondaki varyasyonu da düşürür. Hipotetik populasyonumuzda, seçilimden önce standart sapma 1,92 iken, seçilimden sonra standart sapma 1,89 olmuştur.

Dengeleyici seçilimde, bir özelliğin orta değerlerine sahip bireyler en yüksek uyum gücüne sahiptir (Şekil 7.34, orta sütun). Kesintisiz bir özellik üzerinde işleyen dengeleyici seçilim, populasyondaki özelliklerin ortalama değerini değiştirmez. Bununla beraber, dengeleyici seçilim, özelliğin dağılımının kuyruklarını kesip düzeltir ve bu yüzden varyasyonu düşürür. Hipotetik populasyonda, seçilimden önce standart sapma 1,92 iken, seçilimden sonra standart sapma 1,04 olmuştur.

Dallanan (ya da çeşitlendirici) seçilimde, bir özelliğin uç değerlerine sahip olan bireyler en yüksek uyum gücüne sahiptir (Şekil 7.34, son sütun). Kesintisiz bir özellik üzerinde işleyen dallanan seçilim, populasyondaki özelliğin ortalama değerini de-



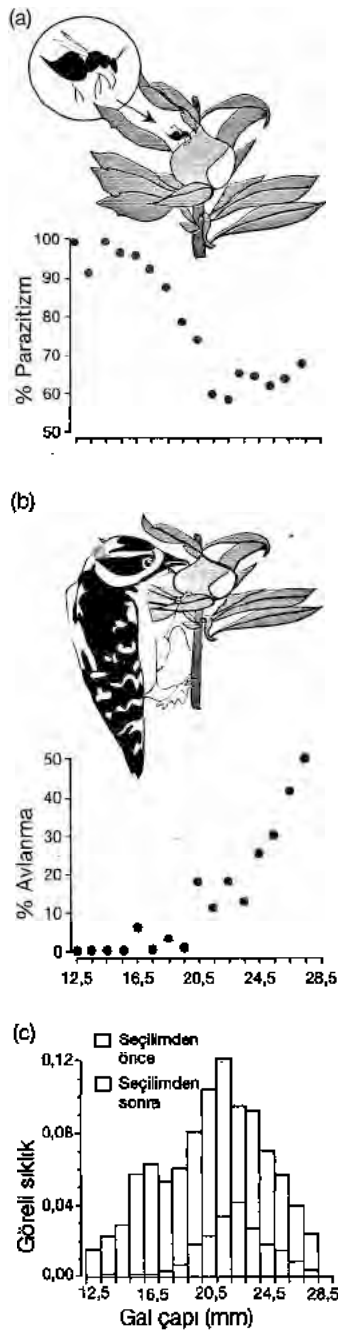
Şekil 7.34 Seçilimin üç şekli Her bir sütun bir seçilim şeklini temsil etmektedir. (a) satırındaki grafikler, seçilimden önce hipotetik bir populasyonda fenotipik bir özelliğin dağılımını göstermektedir. (b) satırındaki grafikler, farklı seçilim kalıplarını göstermektedir; Hayatta kalma olasılığını (uyum gücünün bir ölçüsü), fenotipin bir fonksiyonu olarak gösterdiler. (c) satırındaki grafikler, hayatta kalanlardaki fenotipik özelliğin dağılımını gösteren histogramlardır. Her bir histogramın altındaki mavi üçgen, populasyonun ortalamasını göstermektedir. Her bir histogramın altındaki mavi çizgi, varyasyonu (ortalamadan standart sapma ± 2) göstermektedir. Cavalli-Sforza ve Bodmer (1971)'e göre.

ğiştirmez. Bununla beraber, dallanan seçilim, özellik dağılımın ucunu kesip düzeltir ve bu yüzden varyans artar. Hipotetik populasyonumuzda, seçilimden önce standart sapma 1.92 iken, seçilimden sonra standart sapma 2,33 olmuştur.

Seçilimin üç şekli düşük uyum güçlü bireyleri eler ve yüksek uyum güçlü bireyleri korur. Sonuç olarak, seçilimin üç şekli populasyonun ortalama uyum gücünü artırır.

Biz zaten, yönlendirilmiş seçilimin örneklerini gördük. Örneğin, pizozarılarınca tozlaştırılan bir alpin çiçeğinde, büyük çiçekler daha yüksek bir uyum gücüne sahiptir. Daphne Major'daki 19[illegible]6 ve 19[illegible] kuraklığı orta boy yer ispinozlarında, büyük gagalı olanlar lehine seçilim yapmıştır (bkz. Bölüm 5).

Arthur Weis ve Warren Abrahamson (1986) tarafından yapılan araştırma, dengeleyici seçilime güzel bir örnek oluşturur. Weis ve Abrahamson, *Eurosta solidaginis* denilen bir sinekle çalıştılar. Bu türün dişisi, Compositae familyasından *Solidago altissima*'nın tomurcuğuna bir yumurta bırakır. Yumurta açıldıktan sonra, sinek larvası gövdeye iner ve bitkiyi kontrolcü bir gal oluşturması için uyarır. Gal içerisinde geliştikçe, larva iki farklı avcının kurbanı olabilir. İlk bir dişi parazitoit arı, larvalarının sinek larvaları üzerinde besleneceği gal içine yumurtasını bırakabilir. İkincisi, bir kuş gali görebilir ve açıp larvayı yiyebilir. Weis ve Abrahamson, sinekler arasındaki genetik varyasyonun, uyardıkları galin büyüklüğündeki varyasyondan kısmen sorumlu olduğunu saptadılar. Araştırmacılar da birkaç yüz gal topladılar ve onları kesip inceleyerek, her birindeki larvaların geleceğini belirlediler.



Şekil 7.35 Gal-yapan sinek üzerine dengeleyici seçilim (a) Parazitoit arılar, büyük galler içindeki larvaları öldürmekten daha çok, yüksek oranda ufak galler içindeki sinek larvalarını öldürürler. (b) Kuşlar, ufak galler içindeki sinek larvalarını öldürmekten daha çok, büyük galler içindeki sinek larvalarını öldürürler. (c) Parazitoit ve kuşlar tarafından seçilimden önce (çubukların açık turuncu + mavi oranı) ve sonra (çubukların açık turuncu oranı) gal büyüklüğünün dağılımı. Bütün olarak, orta büyüklükteki galler içinde bulunan sinek larvaları, daha yüksek oranda yaşar. Weis ve Abrahamson/1986)'daki Şekil 3'den. Copyright © 1986, American Naturalist. The University of Chicago Press'in izniyle basılmıştır.

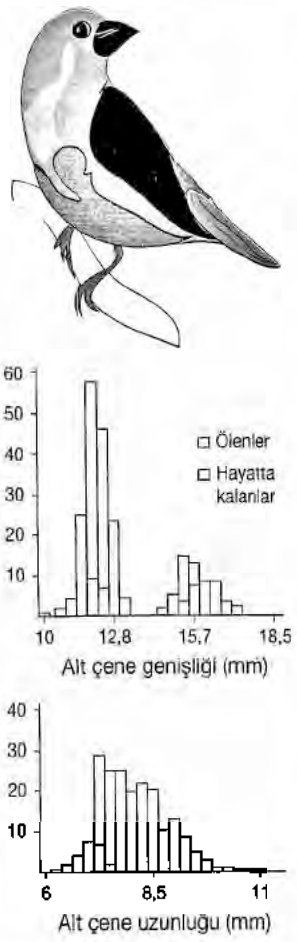
Weis ve Abrahamson parazitoit arıların, gal yapan sinekler üzerinde büyük galleri tercih eden güçlü bir yönlendirilmiş seçilimi empoze ettiğini keşfettiler (Şekil 7.35a). Büyüklüğü 16 mm'nin altında olan gallerdeki hemen hemen tüm larvalar parazitoit arılarca öldürülürken, daha büyük gallerdeki larvalar hayatta kalmak için en azından savaşma şansına sahipti. Bununla beraber, araştırmacılar gal yapanlar üzerine, kuşların *daha küçük* galleri tercih eden güçlü yönlendirilmiş seçilimi empoze ettiğini de buldular (Şekil 7.35b). Arılar ve kuşlarla seçilim, birlikte gal büyüklüğü üzerine dengeleyici bir seçilim oluştururlar. Şekil 7.35c, seçilimden önce ve sonra galler arasındaki büyüklük dağılımını göstermektedir.

Thomas Bates Smith (1993) tarafından yapılan araştırma, dallanan seçilime iyi bir örnektir. Bates Smith, siyah karınlı tohum kıran denilen bir Afrika ispinozu üzerinde çalıştı. Bu türe ait kuşların büyük ve küçük olmak üzere iki farklı büyüklükte gagaları vardır. Her gruptaki kuşlar farklı çeşit tohumlar üzerinde özelleşmişlerdir. Bates Smith, 200'den fazla yavru kuşun akıbetini inceledi. Şekil 7.36'daki grafikler, tüm yavrular ve ergenliğe ulaşan yavruların gaga büyüklüklerinin dağılımını göstermektedir. Grafik dallanan bir seçilimi göstermektedir: Hayatta kalanlar ya nispeten büyük ya da nispeten küçük gagalı kuşlardı. Gagası orta büyüklükte olan kuşlar yaşayamamışlardır. (Dengeleyici bir elemanın da burada iş başında olduğu görülüyor: Aşırı uzun gagalı kuşlar dışında, en ekstrem fenotipli olan kuşlar yaşayamadılar.)

Evrim çalışan biyologlar genel olarak, yönlendirilmiş ve dengeleyici seçilimin yaygın, oysa dallanan seçilimin nadir olduğunu kabul ederler. Bununla beraber, yönlendirilmiş ve dengeleyici seçilimin üstünlüğü doğruysa, bu durum bir bilmeceye döner. Hem yönlendirilmiş hem de dengeleyici seçilimin populasyondaki mevcut fenotipik varyasyonu azalttığını Şekil 7.34'ten hatırlayınız. Eğer ilgili özellik kalıtsal ise, o zaman bu seçilim şekli, populasyondaki genetik varyasyonu düşürecektir. Sonunda, uyum gücü ile ilişkili herhangi bir özellikteki genetik varyasyon toptan elenecektir, populasyon (özellikteki varyasyon) özelliğin ortalam değerinde bir dengeye ulaşacak ve populasyonun ortalama uyum gücündeki değişim duracaktır. Bilmece, populasyonların tipik olarak, hatta uyum gücüyle yakından ilişkili olan özelliklerde de, önemli genetik varyasyon sergilemesi olayıdır. Bu genetik varyasyon nasıl korunmaktadır?

İşte uyum gücü için genetik varyasyonun nasıl devam ettirildiği bilmecesine olası üç çözüm:

1. Pek çok populasyon yönlendirilmiş ve/veya dengeleyici seçilim açısından evrimsel bir dengede değildir. Her populasyonda, uyum gücüyle ilgili özellikler için, genetik varyasyonu meydana getiren yeni avantajlı mutasyonların düzenli bir kaynağı vardır. Henüz sabitlenmemiş avantajlı mutasyonların frekansında artış olurken, populasyon uyum gücü için genetik varyasyon sergileyecektir. Buna "Fisher'in



Şekil 7.36 Siyah karınlı tohum kıran (*Pyrenestes o. ostrinus*)'da gaga büyüklüğü üzerine yıkıcı dallanan seçilimin etkisi Her bir grafik, bir Afrika ispinoz kuşu olan siyah karınlı tohum kıran populasyonunda alt gaga genişliği (a) ya da uzunluğunun (b) dağılımını göstermektedir. Her bir çubuğun mavi oranı, ergenliğe kadar yaşayamayan yavruları temsil etmektedir; açık turuncu kısmı, hayatta kalamayan yavruları temsil etmektedir. Hayatta kalanlar, nispeten büyük ya da nispeten küçük gagalı olan bireylerdi.

Temel Teorem Hipotezi" denilebilir. Bir populasyonun ortalama uyum gücünün hızındaki artışın, uyum gücü için eklemeli genetik varyasyona orantılı olduğunu matematiksel olarak ilk kez gösteren Ronald Fischer, sonuçlarını Doğal Seçilimin Temel Teoremi olarak adlandırdı.

2. Pek çok populasyonda, zararlı mutasyonlar ve seçilim arasında bir denge vardır. Herhangi bir populasyonda, devamlı bir zararlı mutasyon kaynağı vardır. Bölüm 5'te mutasyon oranı yüksek ya da seçilim zayıf olmadıkça, seçilimin herhangi bir zararlı mutasyonu düşük sıklıkta tutacağını gösterdik. Ancak, kantitatif karakterler, etkisi az olan pek çok lokusun birlikte etkisiyle belirlenir. Kantitatif bir karakteri etkileyen her hangi bir lokustaki aleller üzerine seçilim çok zayıf olabilir. Bu da hatırı sayılır miktarda genetik varyasyonun mutasyon ve seçilim arasındaki dengede kalmasını sağlar.
3. Dallanan seçilim ya da benzer etki yapan seçilim modelleri, genel olarak kabul edilenden çok daha yaygın olabilir. Populasyondaki genetik varyasyonu devam ettirebilen diğer seçilim modelleri, ender fenotiplerin (ve genotiplerin) daha yüksek bir uyum gücüne sahip olduğu sıklığa bağlı seçilim ve değişken bir çevre tarafından empoze edilen seçilimi kapsar.

Tüm bu hipotezler tezattır ve hatırı sayılır oranda teorik ve deneysel araştırmaların konusu olmuştur (bkz. örneğin Barton ve Turelli 1989). Detaylı tartışma bu metnin amacı dışındadır. Bununla beraber, Santiago Elena ve Richard Lenski tarafından yapılan ilginç bir çalışmanın kısa bir derlemesini vereceğiz.

Elena ve Lenski (1977), *Escherichia coli* bakterisine ait altı populasyonunu çalıştı. Bu populasyonlar ortak bir atadan oluşturuldular. Bu yüzden çok yakın akrabaydılar. Her populasyon tek bir bakteriden oluşturuldu. Bu yüzden, herhangi bir kültürdeki tüm genetik varyasyon, yeni mutasyonların bir sonucu olarak oluşmuştu. Altı populasyon 10 000 nesil boyunca sabit bir laboratuvar ortamında evrimleşmişti. Bu süre zarfında, rekabet şartları aracılığıyla saptanan her populasyonun ortalama uyum gücü, ortak atalarına nazaran %50'nin üzerinde arttı. Bununla beraber, uyum gücündeki artışın çoğu, ilk birkaç nesilde meydana geldi. 10 000 nesil sonra, populasyonun bir evrimsel dengeye vardığı görüldü. Elena ve Lenski, altı populasyonun her birinde bulunan değişik suşlar arasındaki uyum gücünde genetik varyasyonu saptadılar. Ortalama olarak, aynı populasyondan seçilen iki suş, uyum gücünde %4 kadar farklıydı.

Elena ve Lenski, gelecekteki 500 nesillik evrim sürecinde, uyum gücünde ne kadar iyileşmenin olacağını öngörmek için, her populasyonda uyum gücü için genetik varyasyonu kullanarak Fischer'in Temel Teorem hipotezini sınadılar. Kullanılan varsayımlara bağlı olarak, araştırmacılar uyum gücünde %4 ila 50 arasında ek bir artış tahmin ettiler. Aslında, 10 000 ve 10 500 nesil arasında, altı populasyonun hiç biri ortalama uyum gücünde hiçbir artış göstermedi. Elena ve Lenski, *E. coli* populasyonlarının uyum gücündeki genetik varyasyonun sabitlenmeye giden süreçte sürekli yeni avantajlı mutasyonların sağlanması ile olmadığı sonucuna vardılar.

Elena ve Lenski, altı populasyonlarından ikisinin inanılmaz yüksek mutasyon hızıyla (diğer dört populasyon ve ortak atadan 100 kat daha yüksek oranda) evrimleştiklerine işaret ederek, mutasyon-seçilim dengesini sınadılar. Her populasyon içindeki uyum gücünde genetik varyasyon, mutasyon-seçilim dengesiyle sürdürülürse, o zaman yüksek mutasyon hızlı iki populasyon uyum gücünün en yüksek varolan genetik varyasyondan çok daha yüksek olması gerekirdi. İki yüksek mutasyonlu populasyondan birinin uyum gücü, düşük mutasyonlu olan dört populasyondan çok daha yüksek

genetik varyasyon sergiledi. Ancak, diğer yüksek mutasyonlu populasyonda bu durum görülmedi. Elena ve Lenski, *E. coli* populasyonlarında uyum gücündeki genetik varyasyonun, zararlı mutasyonlar ve seçilim arasında bir dengenin sonucu olmayacağı kanısına vardılar.

Son olarak Elena ve Lenski, 'frekans bağımlı seçilim populasyonlarda uyum gücü için genetik varyasyonu korur' hipotezini sınadılar. Araştırmacılar, her populasyonda bulunan değişik suşların, ender oldukları zaman bir uyum gücü avantajı olup olmadığını belirlemek için rekabet deneylerini kullandılar. Tipik bir *E. coli* suşunun, ender olduğu zaman, kaynak populasyona oranla %2 kadar bir uyum gücü sınırına sahip olduğunu buldular. Ayrıca, altı bakteri populasyon da frekans bağımlı yoğunluk seçilimi, uyum gücü için varolan genetik varyasyon miktarıyla anlamlı derecede ilişkiliydi. Elena ve Linski, test ettikleri üç hipotezin uyum içinde olduğuna işaret ettiler. Yine de, araştırmacılar, populasyonlarındaki uyum gücü varyasyonu için, sıklığa bağlı seçilimin en iyi açıklama olduğu sonucuna vardılar. Bu sonucun, diğer populasyonlara ve organizmalara da uygulanıp uygulanmayacağı araştırılmayı bekliyor.

Özet

Bölüm 5 ve 6'nın tek-lokus modelleri güçlüdür, fakat potansiyel olarak çok basitleştirilmiştir. İki lokus için Hardy-Weinberg analizinin uzantısı karmaşıktır. Bir lokustaki genotipler, rastgele olmayan bir şekilde bir araya gelirlerse, lokuslar bağlantı dengesizliğindedir. Hatta Hardy-Weinberg varsayımı altında, kromozom frekansları nesiller boyunca değişmez. Ayrıca, bir lokus üzerine seçilim diğer lokuslardaki alel frekanslarını değiştirir ve tek-lokus modelleri yanlış öngörülere neden olur. Bununla beraber, bir lokustaki genotipler diğer lokustaki genotiplerden bağımsız olduğunda lokuslar bağlantı dengesindedir. Kromozom frekansları nesiller boyunca değişmez. Bir lokus üzerine seçilimin, diğer lokuslardaki alel ve genotip frekansları üzerine etkisi yoktur ve evrim hakkında öngörülerde bulunmak için tek lokus modellerini kullanabiliriz.

Rastgele çiftleşmenin olduğu bir populasyonda bağlantı dengesizliği çoklu lokus genotipleri üzerinde işleyen seçilimle, genetik sürüklenmeyle ve populasyona dışarıdan katılımla meydana gelebilir. Üç mekanizma da bazı kromozom haplotiplerinin artışına ve bazılarının ise azalmasına neden olur. Bağlantı dengesizliği eşeyli üremeyle düşer. Eşey, farklı haplotipli kromozomları bir araya getirir ve mayoz sırasında krossing-over kromozomların gen değişimlerine izin verir. Bu genetik rekombinasyon fazla sayıda temsil edilen haplotipleri kırma ve az temsil edilen haplotipler oluşturma eğilimindedir.

Eşeyli üremenin bağlantı dengesizliğini düşürdüğü gerçeği, eşeyli üremenin populasyonda neden devam ettiğini anlamak için bir anahtar sağlar. Temel teorik tartışmalar, eşeysiz üremenin ortaya çıktığı herhangi bir populasyonda sabitlenmeye gitmesi gerektiğini ileri sürer. Bununla beraber, dencysel gözlemler ve deneyler, eşeyin önemli yararlar sağladığını göstermiştir. Bu yararlar, eşeyin populasyon genetiği sonuçlarında bulunabilir. Sürüklenme ya da seçilim, bağlantı dengesi altında beklenen seviyelerinin altındaki belli çoklu lokusların frekansını düşürdüğünde, eşeyli üreme tercih edilir, çünkü kaybolan genotipleri yeniden oluşturur.

Pek çok özellik için, ikiden çok daha fazla lokus görev alır ve çoğunlukla bu lokusların kimliğini bilmeyiz. Kantitatif genetikçiler bu gibi özelliklerin kalıtımını analiz etmek için bize araçlar sağlar. Kalıtım derecesi, akrabalar arasındaki benzerliği incelemekle hesaplanabilir. Seçilim gücü, fenotipler ve uyum güçleri arasındaki ilişkiyi analiz etmekle ölçülebilir. Hem bir özelliğin kalıtım derecesi hem de özellik üzerine seçilimin gücünü bilirsek, populasyonun seçilimle cevap olarak nasıl evrimleşeceğini tahmin edebiliriz.

Kantitatif özellikler üzerine seçilim, yönlendirilmiş seçilim, dengeleyici seçilim ve dallanan seçilim dahil, çeşitli modeller izleyebilir. Yönlendirilmiş seçilim ve dengeleyici seçilim populasyondaki genetik varyasyonu düşürür. Yine de genetik varyasyon, uyum gücü ile yakından ilişkili olan karakterler için pek çok populasyonda korunur. Pek çok populasyon dengede olmadığından varyasyon korunur; çünkü mutasyon ve seçilim arasında bir denge vardır ya da dallanan seçilim (sıklığa bağlı seçilim benzer modeller), genel olarak bilinenden daha yaygındır.

Sorular

1. Atlarda, tüyün esas rengi E lokusunca belirlenir. *EE* ve *Ee* olan atlar siyah pigment oluşturabilirken, *ee* atları kırmızımsı kestane rengindedir. Farklı bir lokus olan R lokusu, asıl renkteki tüyler arasına serpilmiş beyaz kıllara, "demirkırı" neden olur. Bununla beraber, demirkırı alelinin önemli bir dezavantajı vardır: *RR* embriyoları fetus gelişimi sırasında ölürler. Yaşayan *Rr* embriyoları demirkırı iken, yaşayan *rr* atları demirkırı değildir. E ve R lokusları sıkıca bağlıdır.

   Asırlarca önce, matadorların atlarıyla yüklü olan bir İspanyol kalyonunun, büyük bir ada yakınında battığını varsayalım. Şans eseri, 20'si kestane demirkırı (*eeRr*) olan ve 20'si demirkırı olmayan homozigot siyah (*EErr*) at batık gemiden kurtulup, kıyıya yüzsün. Adada, birbirleriyle çiftleşirler ve yabani bir populasyon oluştururlar. Ada ortamı, E lokusu üzerine doğrudan seçilim etkisi oluşturmuyor olsun.
   a. Yirmi atın başlangıçtaki bağlantı dengesizliğinin katsayısı olan *D* kaçtır? Başlangıç populasyonu, bağlantı dengesinde miydi, değil miydi? Değilse, hangi kromozomal genotipler az temsil edilmekteydi?
   b. Doğacak ilk taylarda kestane rengi aleli olan *e*'nin frekansının artmasını mı yoksa azalmasını mı beklersiniz? Başlangıçtaki at sayısı sadece 10 (her bir renkten 5) olsaydı bu görüşünüz değişir miydi? Nedenini açıklayınız.
   c. Eğer bugün bu adaya gitseydiniz, *D*'nin şimdi ne olacağını tahmin edebilir miydiniz? Demirkırı mı yoksa demirkırı olmayanların mı veya kestane rengi mi yoksa siyah atların mı daha fazla olacağı konusunda bir tahmininiz var mı? Yoksa, hangi bilgilere daha ihtiyacınız olduğunu açıklayınız.
2. Çiçek rengi (*P* = mor, *p* = kırmızı) ve polen şekli (*L* = uzun, *l* = yuvarlak) iki lokus için bağlantı dengesinde olan bezelye bitkilerini düşünün.
   a. Ne tür bir seçilim bağlantı dengesizliği meydana getirebilir? Örneğin, sadece bir lokustaki (örneğin, tüm kırmızı çiçekli bitkiler ölür) seçilim, bağlantı dengesizliği meydana getirecek mi? İki lokustaki seçilim (örneğin kırmızı çiçekli ve uzun polenli bitkiler ölür) hakkında ne düşünüyorsunuz? İki lokustaki genotiplerin belli bir kombinasyonu üzerine olan seçilim (örneğin, sadece hem kırmızı çiçekli hem de uzun polen tanesi olanlar ölsün) hakkında ne düşünüyorsunuz?
   b. Şimdi bu iki lokus için bağlantı dengesizliğinde olan bir populasyon düşünün. Mor çiçekliler için seçilim, polen şeklinin evrimini etkileyecek mi? Cevabınızın a şıkkındaki cevabınızdan farklı nedir? Niçin?
3. Şekil 7.3, çoklu lokus genotipleri üzerine seçilimin, nasıl bağlantı dengesizliği meydana getirebileceğini göstermektedir. Şekil 7.3b'deki seçilimden sonraki populasyondan, Şekil 7.2'dekine benzer bir çubuk grafiği geliştiriniz. Bu çubuk grafik, seçilimden sonraki populasyonun bağlantı dengesizliğinde olduğunu doğrular mı?
4. Kutu 7.1 $g_{AB} = ps$, $g_{Ab} = pt$, $g_{aB} = qs$, ve $g_{ab} = qt$ olduğunda $D = 0$ olduğunu göstermektedir. $D = 0$ olduğunda, $ps = g_{AB}$ olduğunu gösteriniz. (*İpucu*: *A* alelinin frekansı olan p, $g_{AB} + g_{Ab}$'ye eşittir. Benzer şekilde. *B* alelinin frekansı olan s, $g_{AB} + g_{aB}$'ye eşittir. Bu sayıları çarpın ve ifadeyi basitleştirin. $D = g_{AB}g_{ab} - g_{Ab}g_{aB} = 0$ olduğunu bilmek, anahtar bir yer değiştirme yapmanıza olanak verecektir.)
5. a. Un güvesi ile evrim deneylerinde (Şekil 7.14), Dunbrak vd., aslında eşeyli ve eşeysiz güveleri kullanmadılar. Bunun yerine, eşeyli güvelerin iki rengini kullandılar, fakat bir renkteki güveleri, sanki eşeysizmiş gibi populasyonları büyümeye zorladılar. "Eşeysiz" olarak diğer renkle de deneyi tekrarladılar. Araştırmacıların deneyi her iki şekilde yapmaları niçin önemliydi? İki farklı deney setinin (kırmızı = eşeyli ve siyah = eşeysiz) sonuçlarını karşılaştırın. İki güve soyu farklı şekilde rol oynar mı?
   b. Gerçek eşeysiz güveler eşeyli güvelerin iki katı kadar daha hızlı üreyebilir, fakat yazarların yaptığı deneyde "eşeysiz" güvelerin üç katı kadar daha hızlı ürediler. Bunun nedenleri hakkında ne düşünüyorsunuz?
   c. Araştırmacıların uyardıkları eşeysiz populasyon, rekabetle empoze edilen seçilime hiç izin vermedi. Bu durum, gerçek eşeysiz güve populasyonlarında meydana gelenden farklı mıdır? Dunbrack vd. deneyinin eşeyli ve eşeysiz üreme için geçerli bir test olduğunu düşünüyor musunuz? Dunbrack vd.'nin, bu konuyu izlemesi gereken sonraki deneyini kısaca açıklar mısınız?
6. 1992'de, Spolsky, Philips ve Uzzell, semender türlerinin eşeysiz üreyen soylarının 5 milyon yıl kadar (olağandışı bir süre) sürdürdüklerine dair genetik kanıtlar bildirdiler. Bu şaşırtıcı mı? Niçin şaşırtıcı ya da niçin değil? Bu eşeysiz semenderlerin ne tür bir çevrede yaşadıkları ve populasyon büyüklüklerinin tipik olarak küçük (100'ün altında olsun) ya da büyük (1000'nin üzerinde olsun) olup olmadığı hakkında fikir yürütünüz.
7. *Volvox* (Şekil 7.12a) ilkbahar ve yazın göllerde yoğun ve aktiftir. Kışın, zigospor denilen kese içindeki zigotlarda dinlenme durumunda olup, inaktiftirler. İlkbahar ve yaz mevsiminin çoğu zamanında eşeysiz üreler; fakat bazen eşeyli üremeye dönüş yaparlar. *Volvox*'un ne zaman eşeyli olacağını düşünüyorsunuz: ilkbahar, yaz başı ya da yaz sonu? Nedenlerinizi açıklayınız.

8. Odanızdaki arkadaşınıza, biyoloji dersinde, herhangi bir insan populasyonunda, boy uzunluğunun oldukça kalıtsal olduğunu öğrendiğinizi söylediğinizi varsayın. Beslenme çalışan oda arkadaşınız "Bu doğru değil, çünkü birkaç yüzyıl önce insan, bugün olduğundan daha kısaydı ve bu da kesinlikle beslenmeden dolaydır" der. İnsan boy uzunluğundaki varyasyonların çoğu genlerden dolayı ise, beslenme nasıl böyle büyük farklılıklara neden olabilir? Oda arkadaşınız, az beslenmenin boyu çarpıcı bir biçimde etkilediği konusunda kesinlikle haklıdır. Oda arkadaşınıza bu paradoksu nasıl açıklarsınız?
9. Şimdi kalıtım derecesini daha genel anlamda ele alalım. Kalıtım derecesinin belli bir populasyonda belli bir özellik için son derece yüksek olduğunu varsayalım. Burada iki önemli soru vardır:
   a. Birincisi, yüksek kalıtım derecesine rağmen, özellik çevreden güçlü bir şekilde etkilenir mi? Bu soruyu cevaplamak için, belli bir populasyondaki tüm bireylerin, tüm yaşamları boyunca aynı kritik çevre faktörlerine maruz kaldığını varsayın. Kalıtım derecesi değeri, çevrenin çok önemli olduğu gerçeğini yansıtacak mı?
   b. İkincisi, çevre değişirse, kalıtım derecesi de değişir mi? Bu soruyu cevaplamak için, kritik çevre faktörlerinin değiştiğini düşünelim. Öyle ki, farklı bireyler artık bu çevre faktörlerine farklı düzeylerde maruzdurlar. Tüm populasyonda bu özellikteki varyason ne olur? Kalıtım derecesi değeri ne olur?
10. Weis ve Abrahamson'nun, komposite familyasından *Solidago altissima* galleri üzerindeki çalışma ile ilgili tartışmamızda (veriler Şekil 7.35'te gösterilmiştir), araştırmacıların, uyardıkları gallerin büyüklüğünde, sinekler arasında kalıtılan bir varyasyon olduğunu saptadıklarına değindik. Weis ve Abrahamson'nun bunu nasıl yaptıklarını düşünüyorsunuz? Gerekli deneyi mümkün olduğu kadar detaylarıyla tartışınız.

Kaynak Araştırması

11. Lambert ve Moran (1998) tarafından çalışılan endosimbiyotik bakteriler, Muller mandalı sonucu uyum gücü azalışından zarar görürse, o zaman mitokondriler de zarar görür. Görürler mi? Bkz.

    Lynch, M. 1996. Mutation accumulation in transfer RNAs: Molecular evidence for Muller's ratchet in mitochondrial genomes. *Molecular Biology and Evolution* 13: 209–220,

    Lynch, M. 1997. Mutation accumulation in nuclear, organelle, and prokaryotic transfer RNA genes. *Molecular Biology and Evolution* 14: 914–925.
12. Bakteri ve ökaryotlar dahil, pek çok insan patojeni hem eşeysiz üreme hem de genetik rekombinasyon (populasyon genetiği anlamında eşey) yapabilirler. Patojen populasyondaki genetik rekombinasyon tıbbi etkilere sahip olabilir (Örneğin, rekombinasyon olduğu ve olmadığı birer bakteri populasyonunun aynı zamanda çok sayıda antibiyotiğe ne kadar hızlı dirençlilik geliştireceğini düşünün). Belli bir patojen populasyonunun, genetik rekombinasyon geçirip geçirmediği ya da çoğunlukla klonal olup olmadığını nasıl söyleyebiliriz? Genetik rekombinasyon, bağlantı dengesizliğini düşürmede öylesine güçlü bir kuvvettir ki patojen bir populasyondaki dengesizliğin miktarı bir ipucu verir. Bkz.

    Maynard Smith, J., N. H. Smith, M. O'Rourke, and B. G. Spratt. 1993. How clonal are bacteria? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 4384–4388.

    Burt, A., D. A. Carter, G. L. Koenig, T. J. White, and J. W. Taylor. 1996. Molecular markers reveal cryptic sex in the human pathogen *Coccidioides immitis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 770–773.

    Go, M. F., V. Kapur, D. Y. Graham, and J. M. Musser. 1996. Population genetic analysis of *Helicobacter pylori* by multilocus enzyme electrophoresis: Extensive allelic diversity and recombinational population structure. *Journal of Bacteriology* 178: 3934–3938.

    Gräser, Y. et al. 1996. Molecular markers reveal that population structure of the human pathogen *Candida albicans* exhibits both clonality and recombination. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 12473–12477.

    Jiménez, M., J. Alvar, and M. Tibayrenc. 1997. *Leishmania infantum* is clonal in AIDS patients too: Epidemiological implications. *AIDS* 11: 569–573.
13. Kantitatif bir özellik üzerine yönlendirilmiş seçilim, bir populasyonun dağılımını ne kadar fazla ve ne kadar hızlı kaydırabilir? Cevap için, bkz.

    Weber, K. E. 1996. Large genetic change at small fitness cost in large populations of *Drosophila melanogaster* selected for wind tunnel flight: Rethinking fitness surfaces. *Genetics* 144: 205–213.

Kaynaklar

Bu bölümdeki populasyon ve kantitatif genetiğinin çoğu aşağıdaki sunumlara göre modellendiğine dikkat ediniz:

Cavalli-Sforza, L. L., and W. F. Bodmer. 1971. *The Genetics of Human Populations.* San Francisco: W. H. Freeman and Company.

Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics.* New York: John Wiley & Sons.

Felsenstein, J. 1997. *Theoretical Evolutionary Genetics.* Seattle, WA: ASUW Publishing, University of Washington.

Felsenstein, J. 1988. Sex and the evolution of recombination. In R. E. Michod and B. R. Levin, eds. *The Evolution of Sex.* Sunderland, MA: Sinauer. 74–86.

Hartl, D. L. 1981. *A Primer of Population Genetics.* Sunderland, MA: Sinauer.

Maynard Smith, J. 1998. *Evolutionary Genetics,* 2nd edition. Oxford: Oxford University Press.

Bu kısımda kullanılan diğer tüm kaynaklar aşağıdadır:

Andersson, D. I., and D. Hughes. 1996. Muller's ratchet decreases fitness of a DNA-based microbe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 906–907.

Ansari-Lari, M. A., X.-M. Liu, et al. 1997. The extent of genetic variation in the CCR5 gene. *Nature Genetics* 16: 221–222.

Barton, N. H., and M. Turelli. 1989. Evolutionary quantitative genetics: How little do we know? *Annual Review of Genetics* 23: 337–370.

Bates Smith, T. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes. Nature* 363: 618–620.

Blakeslee, A.F. 1914. Corn and men. *Journal of Heredity* 5:511–518.

Brodie, E. D., III. 1992. Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides. Evolution* 46: 1284-1298.

Brodie, E. D., III, A. J. Moore, and F. J. Janzen. 1995. Visualizing and q uantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313–318.

Carrington, M., M. Dean, et al. 1999. Genetics of HIV-1 infection: Chemokine receptor CCR5 polymorphism and its consequences. *Human Molecular Genetics* 8: 1939–1945.

Cavalli-Sforza, L. L., and W. F. Bodmer. 1971. *The Genetics of Human Populations.* San Francisco: W. H. Freeman and Company.

Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey. 1948. *Experimental Studies on the Nature of Species. III. Environmental Responses of Climatic Races of Achillea.* Washington, DC: Carnegie Institution of Washington Publication No. 581. 45–86.

Clegg, M. T., J. F. Kidwell, and C. R. Horch. 1980. Dynamics of correlated genetic systems. V. Rates of decay of linkage disequilibria in experimental populations of *Drosophila melanogaster. Genetics* 94: 217–234.

Di Masso, R. J., G. C. Celoria, and M. T. Font. 1991. Morphometric traits and femoral histomorphometry in mice selected for body conformation. *Bone and Mineral* 15: 209–218.

Dunbrack, R. L., C. Coffin, and R. Howe. 1995. The cost of males and the paradox of sex: An experimental investigation of the short-term competitive advantages of evolution in sexual populations. *Proceedings of the Royal Society of London,* Series B 262: 45–49.

Elena, S. F., and R. E. Lenski. 1997. Long-term experimental evolution in *Escherichia coli.* VII. Mechanisms maintaining genetic variability within populations. *Evolution* 51: 1058–1067.

Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics.* New York: John Wiley & Sons.

Felsenstein, J. 1988. Sex and the evolution of recombination. In R. E. Michod and B. R. Levin, eds. *The Evolution of Sex.* Sunderland, MA: Sinauer, 74–86.

Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: Bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum. Evolution* 43: 882–890.

Galen, C. 1996. Rates of floral evolution: Adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum. Evolution* 50: 120–125.

Grant, P. R., and B. R. Grant. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241–251.

Haigh, J. 1978. The accumulation of deleterious mutations in a population: Muller's ratchet. *Theoretical Population Biology* 14: 251–267.

Hedrick, P. W. 1983. *Genetics of Populations.* Boston: Science Books International.

Howard, R. S., and C. M. Lively. 1998. The maintenance of sex by parasitism and mutation accumulation under epistatic fitness functions. *Evolution* 52: 604–610.

Huttley, G. A., M. W. Smith, et al. 1999. A scan for linkage disequilibrium across the human genome. *Genetics* 152: 1711–1722.

Jennings, H. S. 1917. The numerical results of diverse systems of breeding, with respect to two pairs of characters, linked or independent, with special relation to the effects of linkage. *Genetics* 2: 97–154.

Lalani, A. S., J. Masters, et al. 1999. Use of chemokine receptors by poxviruses. *Science* 286: 1968–1971.

Lambert, J. D., and N. A. Moran. 1998. Deleterious mutations destabilize ribosomal RNA in endosymbiotic bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 4458–4462.

Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210–1226.

Lively, C. M. 1992. Parthenogenesis in a freshwater snail: Reproductive assurance versus parasitic release. *Evolution* 46: 907–913.

Lively, C. M. 1996. Host-parasite coevolution and sex. *BioScience* 46: 107–114.

Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex.* Cambridge: Cambridge University Press.

Maynard Smith, J. 1988. The evolution of recombination. In R. E. Michod and B. R. Levin, eds. *The Evolution of Sex.* Sunderland, MA: Sinauer, 106–125.

Michod, R. E., and B. R. Levin, eds. 1988. *The Evolution of Sex.* Sunderland, MA: Sinauer.

Miyashita, N. T., A. Kawabe, and H. Innan. 1999. DNA variation in the wild plant *Arabidopsis thaliana* revealed by amplified fragment length polymorphism analysis. *Genetics* 152: 1723–1731.

Muller, H. J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research* 1: 2–9.

Murray, C., and R. J. Herrnstein. 1994. Race, genes and I.Q.—An apologia. *The New Republic* October: 27–37.

Phillips, P. C., and S. J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution* 43: 1209–1222.

Provine, W. B. 1986. *Sewall Wright and Evolutionary Biology.* University of Chicago Press, Chicago.

Seger, J., and W. D. Hamilton. 1988. Parasites and sex. In R. E. Michod and B. R. Levin, eds. *The Evolution of Sex.* Sunderland, MA: Sinauer, 176–193.

Smith, J. M. N., and A. A. Dhondt. 1980. Experimental confirmation of heritable morphological variation in a natural population of song sparrows. *Evolution* 34: 1155–1160.

Spolsky, C. M., C. A. Phillips, and T. Uzzell. 1992. Antiquity of clonal salamander lineages revealed by mitochondrial DNA. *Nature* 356: 706–710.

Stephens, J. C., D. E. Reich, et al. 1998. Dating the origin of the CCR5-Δ32 AIDS-resistance allele by the coalescence of haplotypes. *American Journal of Human Genetics* 62: 1507–1515.

Sturtevant, A. H., and K. Mather. 1938. The interrelations of inversions, heterosis, and recombination. *American Naturalist* 72: 447–452.

Via, S. 1991. The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: Demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution* 45: 827–852.

Weis, A. E., and W. G. Abrahamson. 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: Ecological and genetic factors in the *Solidago-Eurosta* system. *American Naturalist* 127: 681–695.

Wright, S. 1986. *Evolution: Selected papers.* William B. Provine, editor. University of Chicago Press. Chicago.

Wright, S. 1988. Surfaces of selective value revisited. *American Naturalist* 131: 115–123.



Yapraklarla otlanan dişi bir zürafa ve yavrusu (Walt Anderson/Visuals Unlimited)

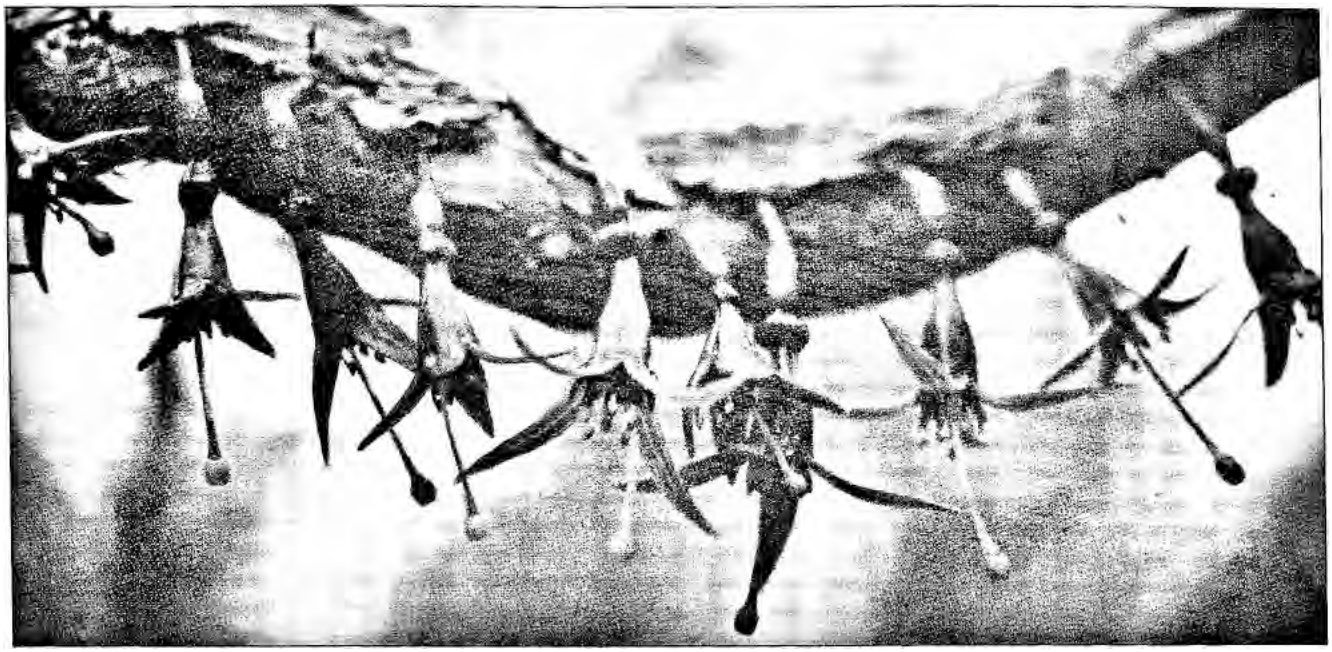
ADAPTASYON

KISIM II'DE ANLATTIĞIMIZ POPULASYON GENETİĞİ MODELLERİ VE DENEYLERİ önemli bir mesaj vermektedir: Dört evrimsel gücün her biri farklı sonuçlar doğurur. Mutasyon DNA dizisini rastgele değiştirir. Tüm genetik varyasyonun kaynağı olarak mutasyon, evrimi olası kılan ham maddeyi sağlar. Göç, populasyonlar arasında alel frekanslarını homojenize eder. Sürüklenme, özellikle küçük populasyonlarda, alel frekanslarında rastgele değişimler üretir. Aksine, doğal seçilim adaptasyon ile sonuçlanan tek evrimsel süreçtir. Adaptasyon, taşıyıcısının taşımayanlara göre daha fazla döl vermesini sağlayan bir özelliktir.

Kısım III'de amacımız adaptasyonu daha derinlemesine keşfetmektir. Bölüm 8'e, evrim çalışan biyologların adaptasyonu araştırmada kullandıkları tekniklerle başlayacağız. Araştırmacılar, belli bir özelliğin adaptif olduğu ile ilgili hipotezleri nasıl katı şekilde sınayabilirler? Bu tartışmayı, Bölüm 9'da, bir bireyin çiftleşme şansı elde etmesini sağlayan morfolojik veya davranışsal özellikler üzerinde seçilimin nasıl işlediğinin incelenmesi izleyecektir. Bu çeşit seçilim eşeysel seçilim olarak adlandırılır. Eşeysel seçilim, aynı türün erkek ve dişilerinin, davranış ve görünüşlerinde belirgin farklılıklar oluşturur. Bölüm 10, sosyal gruplardaki bireyler arası etkileşimin, bireyin uyum gücünü nasıl etkilediğinin cevabını aramaktadır. Bu bölüm, fedakarlığın biyolojik temelini araştırmakta ve akraba seçilimi ile ilgili önemli kavramları tanıtmaktadır. Bölüm, bireylerin ne kadar süre yaşadıkları, ne sıklıkta üredikleri ve her bir dölüne ne kadar yatırım yaptıkları ile ilgili sorular sorarak konuyu tartışmaktadır. Bir bütün olarak Kısım III, tüm biçimleri ile doğal seçilimin sonuçlarını irdelemektedir.

BÖLÜM 8

Adaptasyonu Çalışmak: Form ve Fonksiyonun Evrimsel Analizi



Fuchsia excorticata'nın çiçekleri nektar ürettiği ve polen aldığı sürece yeşil kalır, sonra koyu mor veya kırmızıya dönüşür (Lynda Delph, Indiana University).

ZÜRAFALAR BİR AÇIKLAMA BEKLEMEKTEDİRLER. AZAMETLİ BİR BOYUN üzerinde küçücük bir baş, her şey bir palyaçonun tahta ayakları üzerine tünemiş gibi; su içmek için eğildiğinde yaptığı jimnastik akrobasiler, insana, parçalarının bir komitece tasarlandığını düşündürmektedir (Şekil 8.1).

Şüphesiz, herkes zürafaların neden uzun bir boyuna sahip olduğunu biliyor. Zürafaların atası yapraklarla otlanan diğer türlerle rekabet etmek zorundaydı. En uzun boylu zürafalar daha fazla besin aldılar ve bunun sonucunda daha fazla döl verdiler. Günümüzde bunların dölleri 5 metre ya da daha yükseğe varabilirler ve Afrika'nın uzun akasya ağaçlarının tepesine ulaşabilen tek otçullardır.

Organizmal tasarımın açıklanması doğal seçilim yoluyla evrim teorisinin zaferleri arasındadır. Önceki nesillerin bireyleri tasarımları bakımından farklıydılar ve en iyi tasarıma sahip olanlar, sonraki nesillere daha fazla sayıda gen verdiler. Taşıyıcısının uyum gücünü artturan bir özellik veya ilişkili bir özellik takımına **uyum (adaptasyon)** denir ve bu durumun **uyumsal (adaptive)** olduğu söylenir.

Organizma özelliklerinin gerçekten birer adaptasyon olduğunun gösterilmesi, Darwin'den beri evrimsel biyolojinin başlıca çalışma alanlarından biri olmuştur



Şekil 8.1 Zürafanın uzun boynu su içmesini zorlaştırır (Joe McDonald/Animals Animals/Earth Scenes)

(Mayr 1983). Bu araştırma çabaları bazen adaptasyonist program olarak da tanımlanır. Kaba deyimi ile, bir özelliğin bir adaptasyon olduğunu göstermek için, ilk önce bu özelliğin neden bulunduğunu belirlemek ve sonra bu özelliği taşıyanların, taşımayanlara göre, sonraki nesillere daha fazla genle katkıda bulunduklarını göstermek gerekir.

Bazı özelliklerin uyumsal önemi açıktır: Gözlerin ışığı toplayıp analiz ederek, belli bir uzaklıktaki nesneleri bulma aygıtı olduğu aşikardır; birçok hayvan türünde görme yeteneği iyi olan bireyler, görme yeteneği zayıf olanlara göre besin bulmada ve avcılardan kaçmada daha başarılı olacaklardır. Diğer özellikler daha incelikli avantajlar sunarlar ve uyumsal önemlerinin anlaşılması çaba gerektirir.

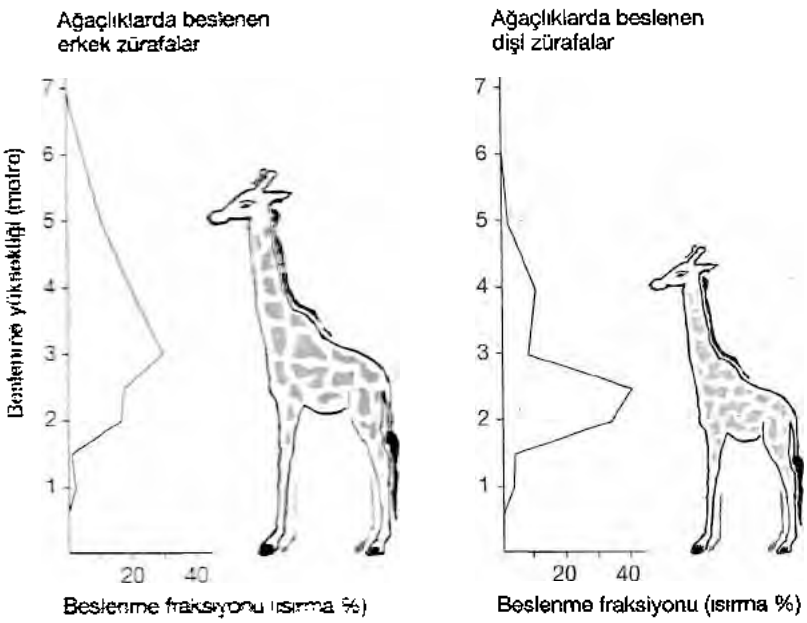
Özellikle kesin açıklamalar, tehlikeli biçimde yanıltıcı olabilir. Bu bölümün ilk seksiyonunda göreceğimiz gibi, zürafaların boynu hakkındaki uyumsal hipotezimiz ciddi bir kusura sahiptir. Zürafaların kendileri de buna inanmıyor görünmektedir. Dürüstçe söylenecek şey, bir özelliğin uyumsal değeri hakkında yapılan hiçbir açıklamanın, sadece makul ve çekici olduğu için kabul edilemeyeceğidir (Gould ve Lewontin 1979). Tüm hipotezler sınanmalıdır. Hipotezler öngörülerde bulunmak için kullanılır ve sonra bu öngörülerin doğru olup-olmadığı kontrol edilerek sınanırlar.

Bu bölüm evrim çalışan biyologların deneyler, gözlemsel çalışmalar ve karşılaştırmalı metotları da içerecek şekilde, adaptasyonlar hakkındaki hipotezleri sınamada kullandıkları bir dizi metodu incelemektedir. Ayrıca, bu bölümün son seksiyonunda adaptasyonist programın sorumlu ve aktif bir araştırma alanı olarak kalmasını sağlayan biyolojik form ve fonksiyon karmaşıklığını incelemektedir.

Bir özelliğin uyumsal değeri hakkındaki makul bir hipotez dikkatli bir çalışmanın sonu değil, başlangıcıdır.

8.1 Tüm Hipotezler Sınanmalıdır: Zürafanın Boynu Tekrar İncelendi!

Robert Simmons ve Lue Scheepers (1996), zürafaların boyunlarına nasıl sahip oldukları ile ilgili geleneksel açıklamayı sorguladılar. Simmons ve Scheepers yabani zürafaların beslenmelerini gözlediler ve diğer biyologlar tarafından yayınlanmış gözlemleri derlediler. Simmons ve Scheepers, eğer beslenme rekabeti hipotezi doğ-



Şekil 8.2 Zürafalar beslenirken uzun boyunlarının avantajlarını kullanırlar mı? Bu grafikler Kenya'nın ağaçlık alanlarda erkek (sol) ve dişilerin (sağ) farklı yüksekliklerde beslenme için harcadıkları zamanlarının oranını göstermektedir. Herhangi bir yükseklikteki grafik ne kadar geniş ise, zürafaların beslenme için, o yükseklikte o kadar fazla zamanlarını harcadıkları anlamına gelir. Şekiller tipik bir erkek ve dişi zürafayı göstermektedir. Young ve Isabel (1991)'in 5. ve 6. şekillerinden hazırlanmıştır. Blackwell Wissenchafts-Verlag, Berlin'in izini ile yayınlanmıştır.

ru ise, besinin az olduğu kurak mevsimlerde zürafaların zamanlarının çoğunu rekabetçilerinin ulaşılabileceklerinden daha yüksekte besin alarak geçirmeleri gerektiği çıkarsamasında bulundular. Gerçekte, zürafalar kurak mevsimlerde beslenmek için, zamanlarının çoğunu uzun ağaçlar üzerinden değil, kısa boylu çalılar üzerinde otlanarak geçirirler. Hatta, zürafalar rekabetçilerinin ulaşabileceklerinden daha yüksekte beslendiklerinde bile, nadiren maksimum boylarına yakın bir yükseklikte beslenirler. Örneğin, Kenya'da Truman Young ve Lynne Isbell (1991), zürafaların çoğunlukla ormanlarda otlandıklarını ve omuzları hizasındaki besinleri almayı tercih ettiklerini gördüler (Şekil 8.2).

Simmons ve Scheepers, zürafaların boyunlarının evrimi ile ilgili alternatif bir senaryo önermektedirler. Simmons ve Scheepers, erkek zürafaların boyun ve başlarını bir sopa gibi kullanarak bazen şiddetli bir şekilde kavga ettiklerini, hatta nadir de olsa birbirlerini öldürdüklerini belirtmektedirler (Şekil 8.3). Keza aynı kişiler, zürafa boynunun daha fazla çiftleşme fırsatı elde etmek için kavga eden erkeklerce kullanılan bir silah olarak evrimleştiğini savunurlar. Bu hipoteze uygun olarak, erkek zürafalar aynı yaştaki dişilere göre 30–40 cm daha uzun ve 1,7 kez daha ağır bir boyuna sahiptirler. Buna ek olarak, erkek zürafalar daha kuvvetli kemikleşmiş ve 3,5 kez daha ağır bir kafatasına sahiptirler.



Şekil 8.3 Erkek zürafalar çiftleşme fırsatları elde etmek için dövüştüklerinde, baş ve boyunlarını bir sopa gibi kullanırlar (Patti Murray/Animals Animals/Earth Scenes)

Bir silah olarak boyun hipotezi ile uyumlu, zürafa davranışı ile ilgili veriler David Pratt ve Virginia Anderson tarafından da toplanmıştır. Pratt ve Anderson (1985) zürafalar arasındaki sosyal etkileşimlerle ilgili kapsamlı gözlemler yaptılar. Pratt ve Anderson, çalışma populasyonunda ilk kez gördükleri her bir ergin erkek zürafayı şu üç kategoriden birine yerleştirdiler. C grubu erkekler genç, ergin bireylerdi: A ve B grubu erkekler daha yaşlı erginlerdi. A grubu erkekler sıklıkla B grubu erkeklerden daha uzundular, fakat daha da önemlisi, A grubu erkekler daha kalın bir boyuna, daha iri boynuzlara ve daha kuvvetlice kemikleşmiş bir kafatasına sahiptirler. Pratt ve Anderson, bir boğanın diğer birini bir sosyal gruptan uzaklaştırdığı 127 etkileşim gözlediler. Uzaklaştırma, ya başını dik tutup karşısındakinin üzerine yürüyerek veya bazen sadece sert bir bakış ile baskın bireyin zayıf bireyi uzaklaştırmaya mecbur etmesi şeklinde gerçekleşir. A grubu erkekler B ve C grubu erkeklere ve B grubu erkekler de C grubu erkeklere baskınlardı (Tablo 8.1a).

Pratt ve Anderson, ayrıca erkek ve dişiler arasındaki etkileşimleri de gözlediler. Erkek zürafalar, kızana geldikleri zamanı saptamak için dişileri gözetlerler. Dişinin üretkenlik durumunu kontrol etmek için, erkek dişiyi kıçından koklar. Eğer dişi çiftleşmeye hazır ise idrarını boşaltır ve erkek bu idrarı tadar. Pratt ve Anderson, her bir gruptan erkeklerin çok sayıda dişi idrar testi girişimini gözlediler. Dişiler, A ve B grubu erkeklere, C grubundakilere oranla daha fazla cevap vermişlerdir (Tablo 8.1b). İdrar testi, bazen kur yapmaya ve çiftleşmeye yol açtığından, bu veriler dişilerin daha yaşlı, daha iri yapılı ve daha büyük boyunlu erkeklerle çiftleşmeyi tercih ettiğini göstermektedir.

Simmons ve Scheepers'e göre, günümüz zürafalarının ataları arasında uzun boyunlu erkekler daha fazla yiyecek aldıkları için değil, fakat bu özelliği nedeniyle rakiplerini korkutup, çiftleşme çekiciliğini arttırdığından daha yüksek üreme başarısı gösterdiler. O halde, neden dişiler de uzun boyludur? Belki, bu durum sadece erkeklerin uzun boyunluluk genlerini, erkek döllerine aktardıkları gibi dişi döllerine de aktarmaları nedeniyledir.

Tablo 8.1 Zürafalarda boyun büyüklüğü ve sosyal etkileşimler

C sınıfındakiler genç ergin erkeklerdir; A ve B sınıflarındakiler daha yaşlı ergin erkeklerdir. A sınıfı erkekler, genellikle B sınıf erkeklerden daha iridirler. Ancak, daha önemlisi A sınıfı erkekler daha kalın bir boyuna, daha kaba boynuzlara ve oldukça sağlam kemikleşmiş kafataslarına sahiptirler.

(a) Boyun büyüklüğü ve erkek sosyal etkileşimleri. Bu sayılar, bir sosyal gruptan bir erkeğin diğer bir sosyal gruptan bir erkek ile yer değiştirilmesi ile ilgili gözlemleri göstermektedir.

A, B'yi kovmuş, A, C'yi kovmuş veya B, C'yi kovmuş	A, A'yı kovmuş, B, B'yi kovmuş veya C, C'yi kovmuş	B, A'yı kovmuş, C, A'yı kovmuş veya C, B'yi kovmuş
82	39	6

(b) Boyun büyüklüğü ve dişi tercihi. Bu sayılar, bir erkeğin, bir dişinin idrarını tadarak kızana gelip gelmediğini belirleme girişimi ile ilgili gözlemlerinin sonuçlarını göstermektedir. Bir dişinin idrarının bir erkek tarafından test edilmesi dişinin olumlu cevabını gerektirir.

	Başarılı	Başarısız	% Başarı
A boğaları	34	22	60,7
B boğaları	76	61	55,5
C boğaları	45	89	33,6

Kaynak: Pratt ve Anderson (1985)'dan. Copyright © 1985. Journal of Natural History. Taylor and Francis Ltd. (http://www.tandf.co.uk) izni ile basılmıştır.

Tüm hipotezler sınanmalıdır.

Zürafa örneği bir karakterin uyumsal önemi hakkındaki bir hipotezi, sadece mantıklı olduğu için eleştirisiz kabul edemeyeceğimizi göstermektedir. Tüm hipotezleri katı testlere tabi tutmamız gerekir.

Adaptasyonları çalışanların akılda tutacakları diğer bazı uyarılar şunlardır:

Alternatif açıklamalar da dikkate alınmalıdır.

- Populasyon ve türler arasındaki farklılıklar her zaman uyumsal değildir. Farklı populasyonlara ait zürafaların derileri farklı desenlere sahiptir. Olasıdır ki, her bir deri deseni oluştuğu bölge için uyumsaldır. Ancak, deri deseninde görülen bölgesel farklılıkların hiç uyumsal olmamaları da olasıdır. Değişik desenlere neden olan mutasyonlar, genetik sürüklenme ile, belki de kurucu etkisi yoluyla, farklı zürafa populasyonlarında sabitlenmiş olabilirler (bkz. Bölüm 6). Moleküler düzeyde bireyler, populasyonlar ve türler arasındaki varyasyonların çoğu seçilim açısından nötr olabilir (bkz. Bölüm 6 ve 18).
- Bir organizmanın her bir özelliği veya bir organizma tarafından bir özelliğin her bir kullanımı bir uyum değildir. Zürafalar bazen, tüm boylarını kullanarak, rakiplerinin ulaşabileceklerinin üzerindeki yüksekliklerde de beslenir. Bu gözlem, uzun boyunun yeni beslenme fırsatları sağladığı için evrimleştiği anlamına gelmez. Uzun boyunlar, bir silah olarak önemi nedeniyle evrimleşmiş olabilir ve beslenmede de avantaj sağlaması sadece bir rastlantıdır.
- Hiçbir adaptasyon mükemmel değildir. Uzun boyun, erkek zürafalara çiftleşme şansı edinmede yardımcı olabilir. Fakat, az önce belirtildiği gibi zürafaların su içmelerini güçleştirir.

Bu bölümün sonraki üç alt bölümünde, evrim çalışan biyologların özelliklerin uyumsal önemi hakkındaki hipotezleri test etmede kullandıkları üç metodu irdeleyeceğiz. Seksiyonların ilki deneylerle ilgilenmekte, ikincisi gözlemsel çalışmalara bakmakta ve üçüncüsü karşılaştırmalı metodu açıklamaktadır.

8.2 Deneyler

Deneyler, hipotezleri sınamada en güçlü araçlardır. İyi bir deney, çalışma grupları arasındaki farklılıkları tek değişkene indirger.

Deneyler, bilimdeki en güçlü araçlar arasındadır. İyi tasarlanmış bir deney, sorgulanmakta olunan olgu ile ilgili, iyi tanımlanmış tek bir faktörün etkisini izole etme ve sınama fırsatı verir. Önceki bölümlerde birçok deneyi gözden geçirdik. Örneğin, Şekil 5.11 ve 7.14 laboratuvarda yetiştirilen böcek populasyonları üzerinde yapılan deney sonuçlarını göstermektedir. Burada deneylerin planlanması ve gerçekleştirilmesine odaklanacağız. Örneklerimiz, iyi bir deneysel tasarımın birçok yönünü gösterdikleri için seçilmiştir.

Tefritid Sinek *Zonosemata*'nın Kanat Desenlenmesi ve Kanat Çırpma Gösterisinin İşlevi Nedir?

Tefritid bir sinek olan *Zonosemata vittigera*, kanatları üzerinde belirgin koyu bantlara sahiptir. Rahatsız edildiğinde, kanatlarını vücuduna dik tutar ve aşağı-yukarı titreştirir (Şekil 8.4). Entomologlar, bu gösterinin sıçrayıcı örümceklerin (Salticidae familyasına ait) savunak koruma gösterisi olan ayak sallama davranışının taklidi olduğunu belirtmişlerdir. Bu entomologlar, sıçrayıcı örümcekler hızlı hareket ettikleri ve fena bir şekilde ısırdıklarından, örümceği taklit eden bir sineğin bir dizi başka avcıyı da ürkütebileceğini savunmuşlardır. Erick Greene ve arkadaşları (1987) farklı bir görüşe sahiptirler. Sıçrayıcı örümcekler *Zonosemata*'nın esas avcıları oldukların-



Şekil 8.4 **Kurt kılığında koyun mu?** Bu fotoğraf, avcılarından biri olan sıçrayıcı örümcek, *Phidippus apacheanus* (sağ) ile karşılaşan bir tefritid sinek *Zonosemata vittigera* (sol)'yı göstermektedir (Erick Greene, Montana University.

dan, Green ve arkadaşları sineğin kanat deseni ve kanat çırpma gösterisini bizzat sıçrayıcı örümcekleri korkutmak için kullandığını varsaydılar. Başka bir deyişle, sinek kurt postunda bir koyundur. Bir avcının davranışının kendi avı tarafından taklit edilmesi daha önce hiç kayıt edilmemişti. Sineğin kanat titreştirme gösterisinin uyumsal değeri hakkındaki her iki mimikri açıklaması mantıklı hipotezlerdir, ancak sınanmadıkları sürece sadece iyi hikayelerdir. Bu hipotezler katı bir şekilde sınanabilirler mi? Greene ve arkadaşları (1987) bunu bir deneyle yapmaya kalkıştılar.

Herhangi bir evrimsel analizdeki ilk adım, soruyu olası en kusursuz biçimde sormaktır. Bu örnekte, *Zonosemata vittigera* kanat desenlenmesi ve titreşimi bakımından, sıçrayıcı örümceklerin birbirlerine karşı kullandıkları tehdit gösterisini taklit ederek avlanmaktan korunma imkanı sağlamakta mıdır? Doğru bir soru ile başlamak, net bir cevap sağlayacak bir deneyi tasarlamayı kolaylaştırır.

Greene ve arkadaşlarının sonraki adımı, davranış için alternatif açıklamaları listelemekti. İyi deneyler olabildiğince fazla hipotezi sınarlar. Unutmayın ki, aşağıdaki açıklamaların her biri, biyolojik olarak tutarlı ve gerçekçi alternatif açıklamalardır. Son derece mantıksız bir adamın, sadece insafsızlık izlenimi vermek için yaptığı varsayımlar değildir.

İyi deneysel tasarımlar, birçok alternatif hipotezin öngörülerini sınarlar.

H_1: Sinekler, sıçrayıcı örümcekleri taklit etmemektedirler. Bu belirgin bir olasılıktır, çünkü diğer sinek türleri avcıları ürkütmeyen koyu kanat bantlarına ve kanat vuruşlarına sahiptirler. Birçok türde, sinekler desen ve gösterilerini kur yapmada da kullanırlar.

H_2: Sinekler sıçrayıcı örümcekleri taklit ederler, fakat örümcek olmayan diğer avcıları korkutmak üzere örümcekler gibi davranırlar. Böylece bir sıçrayıcı örümcek veya onun taklitçisi tarafından, başka örümcek çeşitleri, yırtıcı tahtakuruları, avcı peygamber develeri ve kertenkelelerin dahil olduğu diğer sinek avcıları korkutulabilir.

H_3: Sinekler, sıçrayıcı örümcekleri taklit ederler ve sineklerin bu mimikleri özel olarak sıçrayıcı örümcekleri avlanmaktan caydırma işlemi görür.

Bu alternatif hipotezleri sınamak için Greene ve arkadaşları, tam değil de belirli kısımları *Zonosemata*'lara benzeyen sineklere ihtiyaç duydular. Bu araştırmacılar, *Zonosemata* sineklerinin kanatlarını kesebileceklerini ve bir yapıştırıcı ile tekrar yapıştırabileceklerini gördüler. Araştırmacılar, *Zonosemata* sineklerinin kanatlarını kesip, bunları karasineğin (*Musca domestica*) saydam ve desensiz kanadı ile değiştirebildiler. İlginç olan, cerrahi olarak kanadı değiştirilmiş *Zonosemata* sineklerinin, normal şekilde kanat çırpmaya devam etmesi ve hatta uçabilmesiydi.

Bir dizi ameliyat yaparak, Greene ve arkadaşları beş deneysel sinek grubu oluşturdular (Şekil 8.5). Her bir hipotez avcı ve sineklerin karşılaşması durumunda neler olacağına ilişkin farklı öngörülere sahip olduğundan, beş uygulama grubu üç hipotezi birbirinden ayırır. Uygulamalar araştırmacılara, aynı zamanda hem kanat desenlenmesi hem de kanat titreşim gösterisinin mimikride önemli olup olmadığını belirlemeye de imkan sağlıyordu. Bu oldukça etkin bir deneysel tasarımdı.

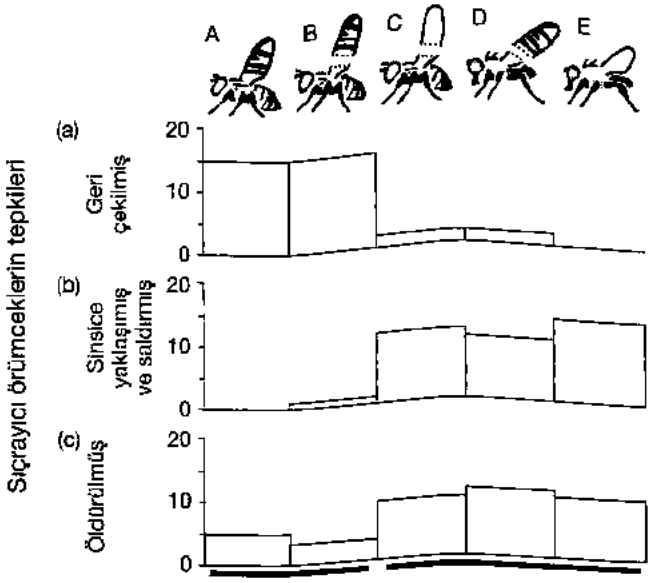
Testi yapmak için, Greene ve arkadaşlarının hem sıçrayıcı örümceklerin hem de diğer avcıların beş deneysel gruptan sineklere verecekleri tepkilerini hesaplamaları gerekiyordu. Test sinekleri ile karşılaştırıldıklarında, örümcekler geri mi çekilecek, sessizce ava mı yaklaşacak, saldıracaklar mı yoksa sinekleri öldürecekler mi? Bu soruları cevaplamak için araştırmacılar, 11 farklı türden 20 sıçrayıcı örümceği iki gün aç bıraktılar. Sonra rastgele bir sıra ile her bir deneysel gruba ait sinekleri, her bir örümceğe tek tek sundular. Araştırmacılar, bu sunumu bir test alanında yaptılar ve her bir örümceğin 5 dakikalık bir süre içindeki en saldırgan davranışını kayıt ettiler. Fark açıktı: Sıçrayıcı örümcekler, desenli kanatları ile kanat titreşimi gösterisi yapan sineklerden kaçınma eğiliminde iken, kanat deseni veya kanat titreşimi veya her ikisinden yoksun sineklere saldırmaktaydılar (Şekil 8.6).

Araştırmacılar, A, C ve E uygulamalarını diğer avcılarla (Salticidae'ye ait olmayan örümcekler, yırtıcı tahtakuruları, peygamber develeri ve kamçıkuyruklu ker-



	A	B	C	D	E
Uygulama	Normal *Zonosemata*	Kanatları kesilip yapıştırıcı ile tekrar yapıştırılmış *Zonosemata*	Karasinek kanatlı *Zonosemata*	*Zonosemata* kanatlı karasinek	Normal karasinek
Amaç	Kanat deseni ve titreşimi etkisini test etmek	Kanat kesme etkisini kontrol etmek	Desensiz kanat titreştirmenin etkisini test etmek	Titreşimsiz kanat titreştirmenin etkisini test	Desensiz ve titreşimsiz kanat etkisini test etmek
Hipotez 1'in öngörüleri: Mimikri yoktur.					
Sıçrayıcı örümcekler:	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak
Diğer avcılar:	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak
Hipotez 2'nin öngörüleri: Mimikri diğer avcıları caydırır.					
Sıçrayıcı örümcekler:	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak
Diğer avcılar:	Geri çekilecek	Geri çekilecek	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak
Hipotez 3'ün öngörüleri: Mimikri sıçrayıcı örümcekleri caydırır.					
Sıçrayıcı örümcekler:	Geri çekilecek	Geri çekilecek	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak
Diğer avcılar:	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak	Saldıracak

Şekil 8.5 *Zonosemata*'nın kanat gösterisi fonksiyonunu test etmede kullanılan cerrahi uygulamalar Bu tablo farklı uygulamalara tabii tutulan sineklerle karşılaşan farklı avcıların davranışı için öngörülen sonuçları göstermektedir. Her bir hipotezin farklı bir öngörü setinde bulunduğuna dikkat edin. (Hipotez 2 ve 3 için verilen öngörüler etkin bir mimikri için *Zonosemata*'nın hem kanat desenlerinin hem de kanat titreştirmesinin gerekli olduğunu varsaymaktadır.)



Şekil 8.6 Tefritid sinekler avlanmaktan korunmak için sıçrayıcı örümcekleri taklit ederler Bar grafikler, sıçrayıcı örümceklerin Şekil 8.5'te verilen beş adet uygulama ve kontrol gruplarına nasıl tepki verdiğini göstermektedir. Dikey eksen, toplam 20 sıçrayıcı örümceğin her bir sinek tipine gösterilen, her bir maksimum tepki tipine göre sayılarını göstermektedir. Buna göre, A grubu sinekler (yapay bir değişiklik yapılmamış *Zonosemata*) ile yapılan testlerde 15 sıçrayıcı örümcek geri çekilmiş [garfik (a)], beş tanesi sinekleri öldürmüştür [garfik (c)]. B grubu sineklerle (kanatları kesilmiş ve yapıştırıcı ile tekrar yapıştırılmış *Zonosemata*) yapılan testlerde, 15 sıçrayıcı örümcek geri çekilmiş, iki tanesi sezdirmeden yaklaşmış ve saldırmış fakat sinekleri öldürmemiş ve üç tanesi sinekleri öldürmüştür. Greene vd. (1987)'den. Copyright © 1985. Journal of Natural History. Taylor and Francis Ltd. izni ile basılmıştır. (http://www.tandf.co.uk).

Desenli kanatlarını titreştiren sineklerin (A ve B grupları) çoğu, örümceklerle olan karşılaşmalarından zarar görmeden hayatta kaldıklarına, oysa kanat deseni, kanat titreşimi veya her ikisinden yoksun olanlar saldırıya uğramış ve bir çoğunun ölmüş olduğuna dikkat ediniz. Grafiğin altındaki kalın siyah çizgiler, örümcek tepkilerinin istatiksel olarak birbirinden farklı olmadığı uygulama gruplarını göstermektedir. İstatiksel olarak A ve B gruplarına olan tepki arasında fark yoktur, fakat bu iki grup C, D, ve E gruplarından farklıdır. Her bir örümcek, her test grubundan bir sinek ile karşı karşıya getirildiklerinden, her bir gruptaki örnekleme büyüklüğü 20'dir.

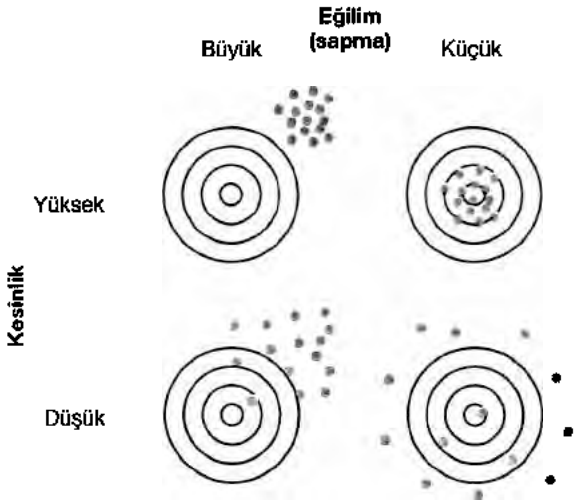
tenkele) tekrar ettiklerinde, test sineklerinin tümü yakalandı ve yenildi. Greene ve arkadaşları, sinekleri test ortamına Salticidae'ye ait olmayan avcılardan önce yerleştirdiklerinde de yakalama zamanı bakımından üç uygulama grubu arasında dikkate değer bir fark bile görülmemekteydi.

Şekil 8.5 ve Şekil 8.6'nın karşılaştırılması, bu sonuçların H_3 hipotezine uygun, ancak H_1 ve H_2 hipotezlerine zıt olduğunu göstermektedir. Dolayısıyla, Greene ve arkadaşlarının deneyleri, tefritid sineklerinin avcıları olan sıçrayıcı örümcekler tarafından yenmemek için onları taklit ettikleri hipotezine kuvvetli destek sağlamaktadır (keza bkz. Mather ve Roitberg 1987).

Kontrol grupları uygulama grupları için ölçüt oluştururlar. Kontrol grubu bireyleri ya hiç bir uygulamaya tabi tutulmayan ya da sonuca etkisi olmadığı tahmin edilen deneysel koşulların etkisini sınayacak bir uygulamaya maruz bırakılan bireylerdir.

Greene ve arkadaşlarının çalışması, deneysel tasarım yönüyle, birçok önemli noktaya işaret etmektedir.

- Etkin kontrol gruplarını tanımlama ve deneme kritik öneme sahiptir. Greene ve arkadaşlarının çalışmalarında, A ve B grupları (Şekil 8.5 ve 8.6) kontrol grupları olarak işlev görmektedir. Bu gruplara ait bireyler, kanat ameliyatının tek başına sinek veya örümceklerin davranışı üzerinde bir etkiye sahip olmadıklarını göstermektedir. Dolayısıyla, C grubuna ait *Zonosemata*'lar sıçrayıcı örümcekler tarafından saldırıya uğradıklarında veya yenildiklerinde, Greene ve arkadaşları artık bunun sadece kanatların kesilip tekrar yapıştırılması nedeniyle değil, kanat üzerindeki desen nedeniyle olduğu konusunda emin olabilirler.
- Tüm uygulamalar (kontroller ve deneysel grupları) tam olarak aynı şekilde yapılmalıdır. Greene ve arkadaşlarının her bir testte aynı test alanını, aynı süreyi ve avcı tepkisi için aynı tanımlamayı kullanmış olmaları kilit öneme sahiptir. Standart koşullar, araştırmacının önyargıdan kaçınmasını sağlar ve verilerin kesinliğini artırır (Şekil 8.7). Beş uygulama grubunun her biri için farklı bir test alanı kullanılmış olunsaydı ne gibi problemlerin çıkabileceğini düşünün.
- Rastgelelik, kontrol ve deney grupları arasındaki diğer bilinmeyen etkilerin standartlaştırılmasında önemli bir tekniktir. Örnekte, önyargıdan (eğilim) kaçınmanın diğer bir yoludur. Örneğin, Greene ve arkadaşları farklı test gruplarına ait sinekleri örümceklere ve diğer avcılara rastgele bir sıra ile sundular. Eğer beş sinek grubunu her bir örümceğe aynı sıra ile sunsalardı ne gibi problemler çıkabilirdi?



Şekil 8.7 Eğilim ve kesinlik Bazı değerlere ulaşmak için bir deney veya bir gözlem seti tasarlandığında eğilimi minimuma indirgemek ve kesinliği maksimuma çıkarmak önemlidir. Bu çizimde, bir çalışmada tahmin edilen değerler iç içe halkalar ile, çalışmadan elde edilen veriler ise kırmızı noktalarla gösterilmiştir. Deneysel koşulları standartlaştıran ve diğer faktörleri rastgeleleştiren teknikler eğilimi minimize ve kesinliği maksimize etmeye yardımcı olur. Kesinliği hesaplayabilmemizin geniş bir veri setine sahip olmamıza bağlı olduğunu unutmayın.

- Testlerin birçok birey ile tekrarlanması önemlidir. Deneysel (veya gözlemsel) çalışmalarda, geniş örneklem büyüklüğünün iyi sonuç verdiği her zaman evrensel olarak doğrudur. Bu örnekte nicellik, bir sineğin desenli kanat titreşim yeteneğinin bir fonksiyonu olarak sıçrayıcı örümcek tarafından yakalanma olasılığı idi.

Geniş örnek büyüklüğü deneyin başarısı bakımından kritik öneme sahiptir. Fakat, araştırmacılar her zaman daha büyük bir veri setinin edinilmesinin yarar ve zarar hesabını yapmak zorundadırlar.

Tekrarlı deney veya gözlemlerin iki işlevi vardır:

- Tekrarlar, hesaplamada beklenilmeyen bireyler veya durumlardan kaynaklanan sapmanın miktarını düşürür. Örneğin, desenli kanada sahip olup saldırıya uğrayan on *Zonosemata* sineğinin dördü gösterisini yapma şansı bulamadan anında avlandı ve öldürüldü (Şekil 8.5 ve 8.6'daki A ve B grupları). Greene ve arkadaşları standartlaştırılmış koşullar kullandıkları için, kötü şansızlıkları yansıtıyor olsalar bile, bu verilerin kaldırılıp atılması kabul edilebilir değildi. Eğer böylesi olaylar, gerçekten bir şansızlığı ifade ediyor ise nadir olarak görülecek ve örneklem büyüklüğü geniş olduğu sürece sonuçları etkilemeyecektir.
- Tekrarlı deneyler, verilerdeki varyasyon miktarını hesaplama ile, araştırmacılara hesaplamalarının ne kadar doğru olduğunu anlama olanağı verecektir. Verilerin ne kadar sağlam olduğunun bilinmesi, kullanılacak olan istatistik testini belirleme şansı verir. Diğer taraftan, istatistiksel testler bize gözlediğimiz bulguların şans eseri olma olasılığını hesaplama imkanı da verir (Kutu 8.1).

Sonuç olarak, Greene ve arkadaşlarının deneysel tasarımları başarılıdır. Çünkü avcı tipi, kanat tipi ve kanat gösterisinin *Zonosemata* sineklerinin avlanmaktan korunma yetenekleri üzerindeki etkilerinin ayrı ayrı sınanmasına olanak sağlamıştır. Deneyler, uyum hakkındaki hipotezlerin sınanmasında en güçlü araçlardır. Bir sonraki seksiyonda, bazen dikkatli gözlemsel çalışmaların nasıl, neredeyse deneyler kadar iyi olabileceğinin üzerinde duracağız.

Bir deneyin uygulanabilir olmaması durumunda, bir hipotezi değerlendirmek için dikkatli bir gözlemsel çalışma bir sonraki en iyi adımdır. İyi bir gözlemsel çalışma, bir deneydekine benzer biçimde, doğadaki durumları ortaya koymanın peşindedir.

8.3 Gözlemsel Çalışmalar

Adaptasyonlar hakkındaki bazı hipotezlerin, deneysel çalışmalarla sınanması zor veya imkansızdır. Örneğin, zürafaların neden uzun bir boyuna sahip oldukları ile ilgili alternatif hipotezleri, kontrollü bir deney ile nasıl sınanacağını düşünmek bile zor-

KUTU 8.1 İstatistiksel testler hakkında kısa bir açıklama

Birçok deneysel ve gözlemsel çalışmanın temel amacı, uygulama ve kontrol grubu gibi iki gruptaki bazı niceliklerin değerini hesaplamak ve iki gruptaki değerler arasında fark olup olmadığını belirlemektir. Şimdiye kadar değindiğimiz çalışmalarda, araştırmacılar ispinoz kuşlarının gaga yüksekliğini (Bölüm 3) ve sineklerin örümcekler tarafından hangi sıklıkta saldırıya uğradıkları gibi verileri değerlendirdiler. Bu örneklemelerde karşılaştırmak istediğimiz iki gruptan biri kuraklık öncesi ve sonrası ispinozlar ve diğeri desenli ve desensiz kanatlı sineklerdir.

Örnek olarak burada, Greene ve arkadaşlarının deneylerindeki B ve C gruplarındaki sineklerin (Şekil 8.5 ve 8.6) karşılaştırılmasına odaklanacağız. Tartışmayı basitleştirmek için, "sinsice yaklaşmış", "saldırmış" ve "öldürmüş" gruplarındaki sonuçları birleştirerek tek bir kategoride "saldırmış" toplayacağız. Araştırmacılar, B grubuna ait bir sineği 20 sıçrayıcı örümceğin her birine ayrı ayrı sunduklarında, 20 örümcekten 15'i geri çekilmiş ve 5'i sineğe saldırmıştır. Aksine, araştırmacılar C grubuna ait her bir sineği 20 sıçrayıcı örümceğe sunduklarında, örümceklerden biri kaçmış, diğer 19'u saldırmıştır. Sıçrayıcı örümcekler, desensiz kanat titreşimi gösteren sineklere (C grubu) göre, desenli kanatlarını titreştiren sineklere (B grubu) karşı kesinlikle daha az saldırganmış gibi görünmektedir.

Her bir gruptaki değerler hesaplandıktan ve gruplar arasında bir farklılık gözlendikten sonra istatistiki soru şu olacaktır: "Farklılık gerçek midir?" yoksa sadece rastgele varyasyondan kaynaklanıyor olabilir mi? Çok daha büyük bir örümcek ve sinek populasyonu test edecek olsak, gerçekte örümcekler desenli kanat titreşimi yapan ve desensiz kanat titreşimi yapan her iki sinek grubuna aynı şekilde tepki gösterdiklerini bulmamız beklenebilir. Bu senaryoya göre, deneylerde gözlediğimiz belirgin farklılık tamamen şansa bağlı bir sonuçtur.

Bu olaylarla, yazı-tura atma arasında bir paralellik kurulabilir. İki metal paranız olduğunu düşünün. İlk paranızı 20 defa attığınızda 15 defa tura ve 5 defa yazı ve ikinci paranızı 20 defa attığınızda 1 defa tura ve 19 defa yazı gelmesi beklenebilir. Bu durumda iki metal para farklı gibi görülecektir. Ancak, gerçek şudur ki, eğer paraları çok fazla sayıda atarsak iki paranın aynı olduğunu göreceğiz. (Bu analojinin çok doğru olmadığını unutmayın: Para atıldığında tura gelme olasılığı 0,5 iken örümceklerin sineklere saldırısı 0 ile 1 arasında bir yerdedir). Bilmek istediğimiz şey, eğer gerçek olan aslında örümceklerin her iki sinek çeşidine karşı tepkisinin aynı olması ise, gözleyebildiğimiz büyüklükte bir örneklemedeki örümcek davranışında bir farklılık bulabilme olasılığı nedir?

Bu soruyu cevaplamak istatistiki bir test gerektirir. Bir istatistiki testteki ilk adım bir sıfır (H_0) hipotezi kurmaktır. Böyle bir hipotez, gruplar arasında aslında bir farklılık varsaymayan bir hipotezdir. Örneğimizde sıfır hipotezi, kanat desenlerinin varlığı veya yokluğunun sıçrayıcı örümceklerin sineklere karşı davranışında bir etkisi olmadığı şeklindedir. Bu hipoteze göre gerçek, kanatlarında desen olanlara ve olmayanlara karşı saldırı sıklığı aynıdır.

İkinci adım, istatistiki değer denen bir değer hesaplamaktır. İstatistiki değer, gruplar arasındaki farklılığın büyüklüğünü karakterize eden bir sayıdır. Greene ve arkadaşlarının verileri için birden fazla test uygun olabilir. Greene ve arkadaşları, deneyde gözlenen geri çekilme ve saldırma oranlarını, sıfır hipotezinin doğru olması durumunda beklenen oranlarla karşılaştıran bir istatistiki değer seçtiler.

Üçüncü adım, şansın tek başına bu kadar büyük bir istatistiki değeri oluşturma olasılığını belirlemektir. Başka bir deyişle, eğer sıfır hipotezi doğru ve aynı deneyi birçok kere yapmış isek, gerçekte hangi sıklıkta elimizde mevcut olandan daha büyük bir istatistiki değer elde edebiliriz? Cevap bir referans dağılıştan edinilecektir. Bu sıfır hipotezine göre, istatistiki değer, olası tüm değerlerinin her birinin gerçekleşme olasılığını belirleyen matematiksel bir fonksiyondur. Sıklıkla, bu değerler bir kitaptaki bir istatiksel tablodan bulunabilir veya bunun için bir bilgisayar hesaplaması yapılabilir. Greene ve arkadaşlarının verileri ve istatistiki değerleri için, şansın tek başına istatistiki değeri bu kadar büyük yapma olasılığı 0,.01'den önemli ölçüde daha düşüktür. Başka bir deyişle, eğer boş hipotez doğru ise ve eğer Greene ve arkadaşları deneylerini defalarca tekrarlamış olsalardı, gerçekte 100 deneyin biri ya da daha azında elde ettikleri istatistiki değerden daha büyük bir değer elde edeceklerdi. Bu boş hipotezin muhtemelen yanlış olduğu ve sıçrayıcı örümceklerin desenli ve desensiz sineklere karşı olan tepkileri arasında gerçek bir farklılık bulunduğu anlamına gelmektedir.

Dördüncü ve son adım, deney sonuçlarının istatistiksel olarak önemli olup olmadığına karar vermektir. Adet olduğu üzere, bilim insanları boş hipoteze göre, istatistiki değer 1/20 veya 0,05'in altında ise sonuçları önemli kabul ederler. Bu kritere göre, Greene ve

KUTU 8.1 **Devamı**

arkadaşlarının sonuçları en cimri ifadesi ile oldukça önemlidir. Başka bir deyiş ile, Greene ve arkadaşları, sıçrayıcı örümcekleri saldırıdan caydırmak için, sineklerin kanatları üzerinde desenlere sahip olmaları gerektiğini savunduklarında, aynı deneyleri tekrarlayabilecek başka araştırmacılarca verdikleri yanlışlama şansı 1/100'ün altındadır. Hesaplanan şansa bağlı gerçekleşme olasılığı, Greene ve arkadaşlarının verilerinin istatiksel olarak önemli olduğunu gösterir derecede düşüktü. Gözlenen farklılıkların şans eseri olma olasılığı %5'in üzerinde olsa idi, genel kabul, gruplar arasında önemli bir farklılığın olmadığını savunan boş hipotezi kabul etmektir.

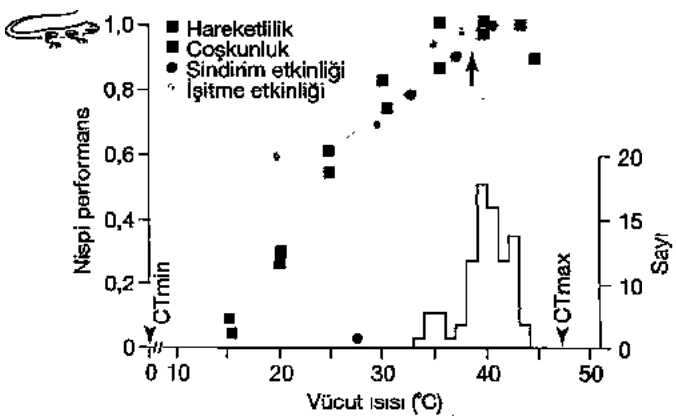
Bilimsel makalelerde gözlenen farklılıkların şansa bağlı olma olasılığı güvenilirlik sınırlarını ifade eden bir P değeri ile belirtilir. Örneğin, Greene ve arkadaşları tarafından yayınlanan orijinal makalede ve burada Şekil 8.6 olarak verdiğimiz şeklin alt yazısında "$P < 0{,}01$" şeklinde bir ifade vardır.

İstatiksel testler, veri üretim süreci ve deney tasarım modellerini temel alırlar. Rastgele süreçlerin birçok değişik tipi istatiksel olarak modellendirilmiştir: veri analizinde uygun modeli seçebilmek için, istatistik hakkında yeterli bilgiye sahip olmak oldukça önemlidir.

dur. Böyle bir şeyi yapmak için, boyun uzunlukları dışında, diğer tüm yönleri ile aynı olan zürafalar yapma yeteneğinde olmamız gerekir. Keza, organizmaların doğal ortamlarında nasıl davranacakları konusunda tahminlerde bulunan bir hipotez sınanacağında deneyler uygun da olmayabilirler. Deneyler pratik veya uygun olmadığında, bir hipotezi değerlendirmek için dikkatli gözlemler bazen yeterli bilgi verebilir.

Davranışsal Termoregülasyon

Organizmaların büyük bir kısmı ektotermiktir, yani vücut ısıları çevre ısısı tarafından belirlenir. Şekil 8.8'de çöl iguanası (*Dipsosaurus dorsalis*) için gösterildiği gibi, vücut ısısı ektotermlerin fizyolojik performansı üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Çöl iguanaları 0°C civarındaki düşük ve 47°C civarındaki yüksek vücut ısılarında kısa süre canlı kalabilirler, ancak 15°C ile 45°C arasında aktif olabilirler. Bu dar aralık içinde kalsa da, vücut ısısı düşük olan iguanalar yavaş koşar ve yavaş sindirirler,



Şekil 8.8 **Termoregülasyon fonksiyonu bakımından çöl iguanası (*Dipsosaurus dorsalis*)'nın fizyolojik yetenekleri** Renkli kare ve daireler vücut ısısının fonksiyonu olarak iguanalarda hareketsizlik (durgunluk), koşma hızı, sindirim etkinliği ve işitme etkinliğini göstermektedir. Gölgeli bölge, doğadan yakalanan aktif iguanaların vücut ısısı dağılışını gösteren bir histogramdır. Siyah oklar, iguanalarca laboratuvarda tercih edilen vücut ısısını göstermektedir. CTmax kritik maksimum sıcaklığı göstermektedir ki, bundan sonrası letal sıcaklıktır. CTmin minimum sıcaklığı göstermektedir. Huey ve Kingsolver (1989)'dan. Copyright © 1985, Elsevier Science. Elsevier Science'ın izni ile basılmıştır.

çabuk yorulurlar ve zayıf işitirler. Isındıkça daha hızlı koşar ve daha hızlı sindirirler, daha az yorulurlar ve çok daha iyi duyarlar. İguanaların fizyolojik kapasiteleri orta-yüksek 30°C'li ısılarda bir platoya ulaşır. Yaklaşık 45°C'nin üstünde çok sıcak ve bitkin durumdadırlar.

Fizyolojik performans ve sıcaklık arasındaki ilişki termal performans eğrisi olarak adlandırılır. Çöl iguanalarının termal performans eğrilerinin şekli, birçok organizmadaki benzer fizyolojik süreçler için tipiktir. Fizyolojik fonksiyonların ısıya duyarlılıkları verildiğinde, ektoterm canlıların davranışsal termoregülasyon gösterebileceklerini öngörebiliriz. Bu demektir ki, ektoterm canlılar vücut ısılarını en iyi aktivite gösterdikleri ısıda veya buna yakın bir ısıda tutmak için bulundukları çevrede hareket etmek durumundadırlar.

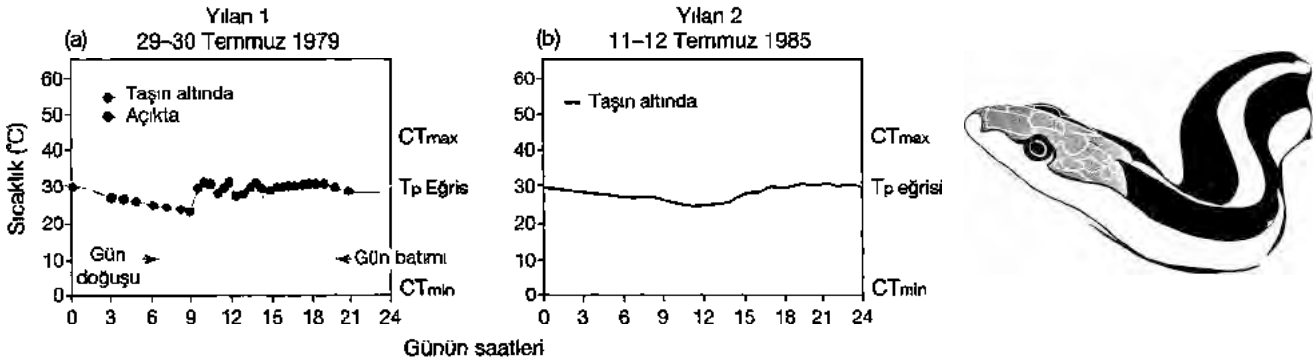
Örneğin, çöl iguanaları çevrenin ısı değişikliklerinden kaynaklanan sonuçları pasif olarak kabullenmezler. Aksine, ısınmak için güneşe veya soğumak için gölgeye hareket ederek vücut ısılarını ayarlarlar. İguanalar vücut ısılarını 30'lu °C'lerde tutmayı tercih ederler (Şekil 8.8, okun işaret ettiği bölge). Bu ok, ısı eğrisinde iguanaların performansının en iyi olduğu orta noktaya işaret etmektedir. İguanaların ısı tercihi şaşırtıcı değildir. Kaldı ki, bir iguana asla ne zaman yemek için bir şeyleri kovalayacağını veya ne zaman bir avcıdan kaçma ihtiyacında olduğunu bilmeyecektir. Şüphesiz, doğada iguanalar her zaman kendilerini tam istedikleri ısıda tutmak için hareket edecekleri yeterli çevresel sıcaklık aralıklarına sahip olmayabilir. Ancak, Şekil 8.8'de verilen, doğadaki vücut sıcaklığı histogramının (gölgeli bölge) gösterdiği gibi çöl iguanaları oldukça başarılıdırlar.

Çöl iguanalarının termoregülasyon yaptıklarını ileri sürmüş olmamıza karşın, asıl olan doğadan yakalanmış olan iguanaların, genellikle optimum veya optimuma yakın bir vücut sıcaklığına sahip olmalarının tek başına bunların vücut ısılarını korumada aktif oldukları anlamına gelmeyeceğini unutmamaktır. İguanaların içinde yaşadığı çevrenin sıcaklığı her zaman 30°C civarında olabilir. Davranışsal termoregülasyonu kanıtlamak için biz, (1) söz konusu hayvanın bulunduğu çevrede rastgele hareket ederken sık karşılaşması olası sıcaklıklardan ziyade, belirli bir sıcaklığı tercih ettiğini ve (2) ısı seçiminin uyumsal olduğunu göstermek zorundayız.

Jartiyer Yılanları Gece Sığınacakları Bir Yer Aradıklarında Uyumsal Bir Tercih Yaparlar mı?

Ray Huey ve arkadaşları (1989b) California, Eagle Gölünde yaşayan jartiyer yılanı (*Thamnophis elegans*)'nın termoregülasyon davranışı ile ilgili ayrıntılı bir çalışma yaptılar. Jartiyer yılanları çöl iguanalarında olduğu gibi ısıdan etkilenirler. Farklı olarak optimal sıcaklık, tercih edilen sıcaklık ve yaşanabilir maksimum sıcaklıklar jartiyer yılanında iguanalardan birkaç derece daha düşüktür. Huey vd. ameliyat ile birçok yılanın vücuduna minyatür radyo vericisi yerleştirdiler. Yerleştirilen her verici, yılan bir taş altında veya bir oyuğa saklanmış olsa bile, portatif bir alıcı ve yön saptayan bir anteni bulunan bir biyologa alıcı yerleştirilen yılanları bulmasını sağlayan bir sinyal yayar. Ayrıca, verici sinyal sıklığının değişimi ile yılanın vücut sıcaklığını da rapor etmekteydi.

Jartiyer yılanları laboratuvarda 28°C ve 32°C aralığındaki sıcaklıklarda kalmayı tercih ederler. Huey ve arkadaşları, yılanların doğada sıcaklıklarını aynı aralıklarda tutmak için önemli bir iş yaptıklarını gördüler. Şekil 8.9, verici yerleştirilmiş iki yılanın her birinin 24 saatlik bir süre boyunca vücut sıcaklıklarını göstermektedir. Yılanların her ikisi vücut sıcaklıklarını tercih ettikleri aralıkta veya buna yakın tutarlar. Jartiyer yılanları termoregülasyonu nasıl bu kadar iyi başarırlar? Şekil 8.9'da



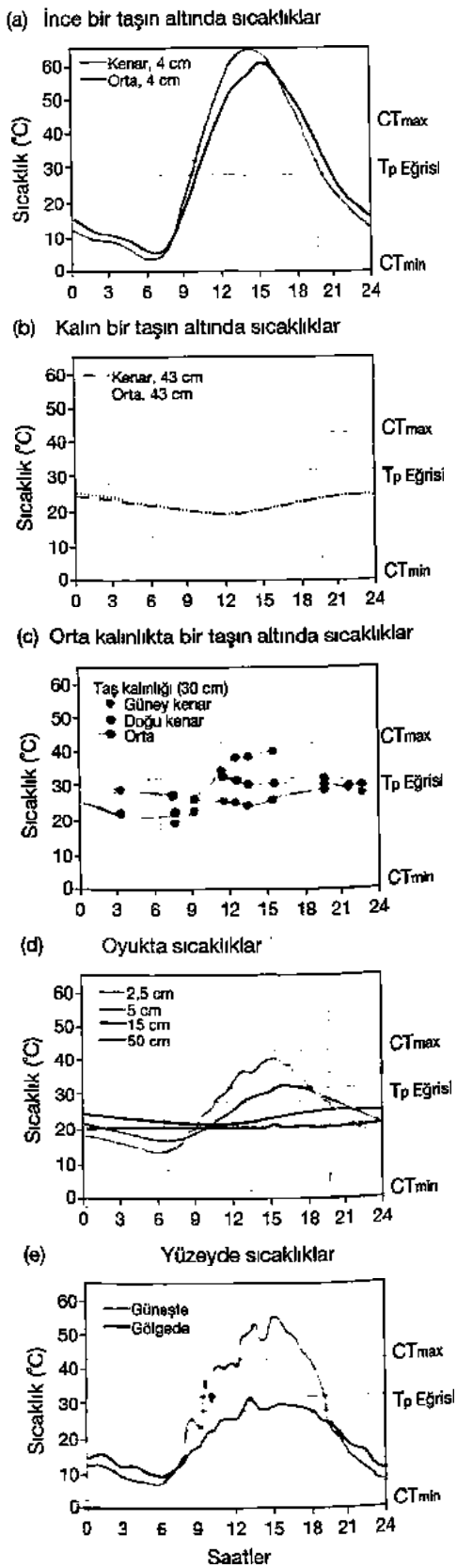
Şekil 8.9 Jartiyer yılanının doğal ortamdaki vücut ısısı (a) Yılan 1, günün bir kısmını bir taşın altında (kırmızı noktalar ve kırmızı çizgi), bir kısmını da güneşte geçirir. Yılan 2, tüm günü bir taşın altında geçirir. Tıp laboratuvarda saptanan tercih edilen ısı eğrisini göstermektedir. CTmax ve CTmin Şekil 8.8'de tanımlanmıştır. Her iki yılan vücut ısılarını tüm gün 30°C civarında tutarlar. Huey vd. (1989b)'den. America Ecological Society'nin izni ile yayınlanmıştır.

görülen iki yılan günlerini taşların altında veya yakınlarında geçirirler. Diğer seçenekler, bir oyuğun içinde aşağı-yukarı hareket etmeyi ve yüzeyde gölgeden güneşe gidip gelmeyi kapsar.

Huey ve arkadaşları, değişik kalınlıklarda olan taşların altındaki ve bir oyuğun değişik derinliklerindeki çevre sıcaklıkları ile yüzeyde güneş veya gölgeye bırakılmış bir model yılanın vücut sıcaklıklarını gözleyerek, bu termoregülasyon stratejilerinin her birinin göreli değerlerini karşılaştırdılar (Şekil 8.10). Bir taşın altındaki bir yılan için taşın kalınlığı kritik öneme sahiptir. İnce bir taşın altındaki bir yılan (Şekil 8.10a) hem gece tehlikeli bir biçimde soğuma durumunda kalacak, hem de gündüz fazla ısınacaktır. (Huey'in dediği gibi: "yılan sabah saat 11 civarında ölecek ve akşam 6'ya kadar ölü kalacaktır") Kalın bir taşın altındaki bir yılan (Şekil 8.10b) gün boyunca güvende olacak, fakat asla tercih ettiği ısıya ulaşamayacak. Orta kalınlıktaki taşlar tam istenildiği gibidir (Şekil 8.10c). Orta kalınlıktaki bir taşın altındaki bir yılan, etrafında hareket ederek gündüz tercih ettiği aralıkta veya ona yakın bir sıcaklıkta kalabilir. Bir oyuğun içinde aşağı yukarı hareket eden bir yılan aynı işi oldukça iyi bir şekilde yapabilir (Şekil 8.10d). Fakat oyuktaki yılan, gece orta kalınlıktaki bir taşın altındaki yılana göre daha fazla soğuyacaktır. Sonuç olarak, yüzeydeki bir yılan gündüz güneş ve gölge arasında gidip gelerek etkin olarak termoregülasyon yapabilir, ancak gece tehlikeli derecede soğuyabilir (Şekil 8.10e). Bu veriler birlikte değerlendirildiklerinde, öyle görülüyor ki, ince taşların altına saklanmak veya öğleden sonra doğrudan güneşte beklemekten kaçındıkları sürece yılanlar, gündüz termoregülasyon için birçok seçeneğe sahiptir. Ancak, bir yılan için gece orta kalınlıktaki bir taşın altında olmak en iyi seçenek olarak görünmektedir.

Potansiyel sığınakların sıcaklıklarını gözleyerek, jartiyer yılanında termoregülasyonu çalışan araştırmacılar, yılanların geceyi geçirmek için saklanılacak yerin orta kalınlıkta bir taş olduğunu gösterdiler.

Gerçekten çoğu jartiyer yılanları gece taşların altına sığınırlar. Davranışsal termoregülasyon hipotezine göre, Huey ve arkadaşları yılanların gece sığınacakları yer seçimlerinin uyumsal olduğunu öngördüler. Öyle ise, araştırmacıların, yılanların orta kalınlıktaki taşları tercihen seçtiklerini öngördüler. Huey ve arkadaşları öngörülerini, Eagle Gölündeki farklı büyüklüklerde taş bulunabilirliğini, gerçekten de radyo vericisi yerleştirilmiş yılanlarca gece sığınmak için tercih edilen taşların kalınlıkları ile karşılaştırarak sınadılar (Tablo 8.2). İnce, orta ve kalın taşlar eşit oranda bulunmaktaydı, dolayısıyla, eğer yılanlar gececil sığınaklarını rastgele seçiyor olsalardı, üç farklı büyüklükteki taşların altında eşit sıklıkta bulunmaları gerekirdi. Oysa, gerçekte jartiyer yılanları hemen her zaman orta kalınlıkta veya kalın taşların altında bulunmuşlardır. Yılanların ince taşların altına sığınmaktan kaçınmaları gerçeği, yılanların aktif davranışsal termoregülasyon gösterdiklerine iyi bir kanıttır.



Şekil 8.10 Eagle Gölü civarında jartiyer yılanının karşılaşabileceği çevresel sıcaklıklar Grafikler, yılanın gidebileceği değişik yerlerdeki günlük sıcaklık eğrisini göstermektedir. (a) İnce bir taşın (4 cm) altında gece soğuk, gündüz sıcak olur. (b) Kalın (43 cm) taşın altında 24 saat soğuk olacaktır. (c) Orta kalınlıkta (30 cm) bir taşın altındaki sıcaklık, gerçekten tam olarak yılanın tercih ettiği sıcaklık aralığına denk düşmektedir. (d) Bir oyukta, gece soğuk olacak ve gündüz oyuğun derinliğine bağlı olarak soğuktan sıcağa değişecektir. (e) Yüzeyde, gece soğuk ve gündüz yılanın gölgede veya güneşte olmasına bağlı olsa da, sıcağa çok yakın olacaktır. Huey vd. (1989b)'den. Ecological Society of America'nın izni ile yayınlanmıştır.

Tablo 8.2 Yılanların bulabilecekleri ve seçtikleri taşların dağılımı

Eagle Gölünde ince, orta kalınlıkta ve kalın taşlar eşit bollukta bulunur. Ancak, jartiyer yılanları gece sığınmak için orta kalınlıkta taşlar yönünde kuvvetli bir tercih gösterirler. ($P < 0,05$; ki-kare testi, beklenilen düşük değer nedeniyle ince ve kalın taş değerleri birleştirilmiştir).

	İnce (<20 cm)	Orta (20–40 cm)	Kalın (>40 cm)
Yılanların bulabileceği taşlar	32,4%	34,6%	33%
Yılanların seçtiği taşlar	7,7%	61,5%	30,8%

Kaynak: Huey vd. (1989b)'nin Tablo 1'den alınmıştır. Copyright © 1989, Ecological Society of America.

Jartiyer yılanlarının termoregülasyon yaptıkları ile ilgili hipotezin sınanmasında Huey ve arkadaşlarınca yapılan gözlemsel çalışmayı etkin kılan şey, yılanların ortamlarını gözlemede gösterdikleri dikkattir. Yılanlar için mevcut seçeneklerin belirlenmesi ve her bir seçeneğin sıklığının hesaplanması ile araştırmacılar, gözledikleri yılanların gece sığınaklarını rastgele seçmediklerini, aksine uyumsal bir tercih yaptıklarını gösterme olanağına sahip olmuşlardır. Bir sonraki seksiyonda uyumu geniş bir ölçekte ele alan gözlemsel bir çalışma üzerinde duracağız. Karşılaştırmalı metodu kullanan biyologlar türler arasındaki evrimsel modellere bakarak hipotezleri değerlendirirler.

Sonra araştırmacılar ortamdaki ince, orta kalınlıkta ve kalın taşların bulunma durumlarını saptadılar ve yılanların sığınacakları taşları rastgele seçtikleri şeklindeki sıfır hipotezinin beklentisinin aksine, yılanların orta kalınlıkta taşları tercih ettiklerini gözlediler.

8.4 Karşılaştırmalı Metot

Seksiyon 8.2 ve 8.3'te populasyonlara ait bireyler üzerinde yapılan deney ve gözlemlerin adaptasyon hakkındaki hipotezleri sınamada nasıl kullanabilecekleri üzerinde durduk. Şimdi türler arası karşılaştırmaların, form ve fonksiyonların evrimini çalışmada nasıl kullanabileceğini irdeleyeceğiz. Örneğimiz meyve yiyen yarasalar ile uçan tilkileri içeren ve Megachiroptera olarak adlandırılan bir grup yarasadan alınmıştır (Şekil 8.11a).

Karşılaştırmalı metot, özellikler arasındaki ilişkiler veya özellikler ile çevrenin nitelikleri arasındaki ilişkiler gibi durumları türler arasında karşılaştırarak hipotezleri değerlendirmenin peşindedir.

Neden Bazı Yarasaların Diğerlerinden Daha Büyük Testisleri Vardır?

Bu gruba dahil bazı yarasa türlerinin erkekleri, diğerlerine göre, vücut büyüklüğüne oranla daha büyük testislere sahiptir. Bir dizi diğer hayvan türü üzerinde yapılan çalışmalara dayanarak, David Hosken (1998) iri testislerin sperm rekabeti için bir adaptasyon olduğu şeklinde bir hipotez öne sürdü. Bir dişi, bir östrus (kızana gelme) döneminde iki veya daha fazla erkek ile çiftleştiğinde sperm rekabeti oluşur ve farklı erkeklerden alınan spermler yumurtaya ulaşmak için yarışırlar. Sperm rekabetini dikkate alarak, bir erkeğin üreme başarısını arttırabileceği bir yol, daha büyük bir ejakulasyon (boşalma) yapmaktır. Erkek, yarışa daha fazla sperm ile katılarak kazanma ihtimalini arttırır. Daha fazla sperm boşaltmanın yolu ise daha büyük testislere sahip olmaktır.

Sperm rekabet hipotezini değerlendirmek amacıyla Hosken'in, sınanabilir öngörü geliştirmesi için testis büyüklüğünü kullanması gerekiyordu. Hosken, meyve yiyen yarasalar ile uçan tilkilerin grup halinde tünedikleri ve grup büyüklüklerinin, türlere göre, iki veya üç bireyden on binlere varacak şekilde belirgin değişiklikler gösterdiğini biliyordu. Hosken, geniş gruplar içinde yaşayan dişilerin birden fazla çiftleşme için şanslarının daha fazla olacağını ve dolayısıyla geniş gruplar içinde yaşayan erkeklerin sperm rekabeti ile daha fazla karşı karşıya kalacağı çıkarsamasını



Şekil 8.11 Meyve yiyen yarasalar ve uçan tilkilerde testis büyüklüğünde varyasyon (a) Kahverengi başlı uçan tilki (*Pteropus poliocephalus*). (Fritz Prenzel/Animals Animals/Earth Scenes). (b) On yedi meyve yiyen yarasa ve uçan tilki türünde tüneme grup büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak oransal testis büyüklüğünü (vücut büyüklüğüne oranla) gösteren grafik. Hosken (1998)'den. Copyright © 1998, Spring-Verlag GmbH & Co. KG. İzin alınarak basılmıştır.

yaptı. Keza Hosken, ne zaman bir türde daha geniş tüneme grubu evrimleşirse, o türün erkeklerinde vücut büyüklüğüne oranla daha büyük testislere sahip olmanın evrimleşeceği öngörüsünde bulundu.

Karşılaştırmalı metodun tam uygulanması, çalışılan türler arasındaki evrimsel akrabalığın bilinmesini gerektirir.

Bu hipotezi sınamanın en kolay yolu farklı türlerden veri toplamak ve oransal testis büyüklüğünü, tüneme grubu büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak hazırlanan bir dağılım grafiğinde göstermektir. Hosken bunu yaptığında, bu iki değişkenin güçlü biçimde korelasyon gösterdiğini buldu (Şekil 8.11b). Daha büyük gruplar halinde yaşayan yarasa türleri, vücut büyüklüğüne oranla daha büyük testislere sahiptirler. Ancak, Hosken'in de bildiği gibi, bu grafikte görünenden daha az kanıt olabilir.

Şekil 8.12 bunun nedenini açıklamaktadır. Basitleştirmek için, sadece altı türü grafikte verdiğimizi farz edin. Bu türleri A, B, C, D, E ve F olarak adlandıracağız. Şekil 8.12a grup büyüklüğüne karşı oransal testis büyüklüğünün bir dağılım grafiğini göstermektedir. Şekil 8.11'deki gerçek grafik gibi, bu grafikte de iki özellik arasında pozitif bir korelasyon vardır. Şimdi altı tür arasındaki evrimsel ilişkinin Şekil 8.12b'deki gibi olduğunu farz edin. Bunlardan A, B ve C türlerinin üçü ve aynı şekilde D, E ve F türleri daha yakın akrabadırlar. A, B ve C türleri küçük grup ve küçük testis özelliklerini ortak atalarından (yeşil hat) almış olabilirler. Aynı şekilde, büyük grup ve büyük testis özellikleri D, E ve F türlerinin ortak atalarından (turuncu çizgi) kalmış olabilir. Altı türümüzün bu özelliklerinin sadece iki ortak atadan kalıtıldığı olasılığı kanıtlarımızın sağlamlığını önemli ölçüde zaafa uğratır.

Bir grafik hazırlayıp, onu doğa hakkında bazı iddialarda bulunmak için dayanak olarak kullandığımızda, tüm veri noktalarının birbirlerinden bağımsız olmasını isteriz. Eğer bağımsız iseler, her bir veri noktası savunumuzu desteklemede veya kar-

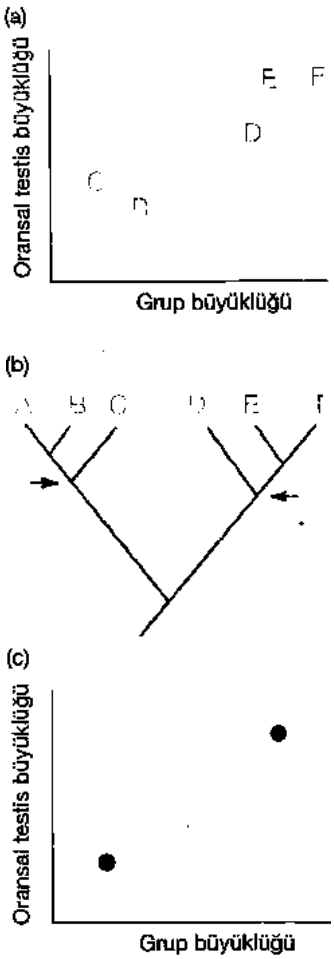
şı olmada farklı bir ifadeye sahip olacaktır. Buna ek olarak, veri noktalarının bağımsızlığı klasik istatiksel testler için bir gerekliliktir. Grafiğimizin, kanıtların doğasını tam olarak yansıttığından emin olmak için A, B ve C türlerinin veri noktalarını, onların ortak atalarını temsil eden tek bir nokta ile göstermeliyiz. Aynı şekilde, D, E ve F türlerinin veri noktalarını bunların ortak atalarını temsilen bir nokta ile göstermeliyiz.

Şekil 8.12c'deki grafik değişikliğin sonucunu göstermektedir. Aslında, grup büyüklüğü ve testis büyüklüğünün birlikte evrimleşmiş olduğu ve sperm rekabetinin de bunun nedeni olduğu doğru olabilir. Ancak, yalnız iki veri noktası ile hazırlanmış bir grafik böyle bir iddiada bulunmak için zayıf bir kanıttır.

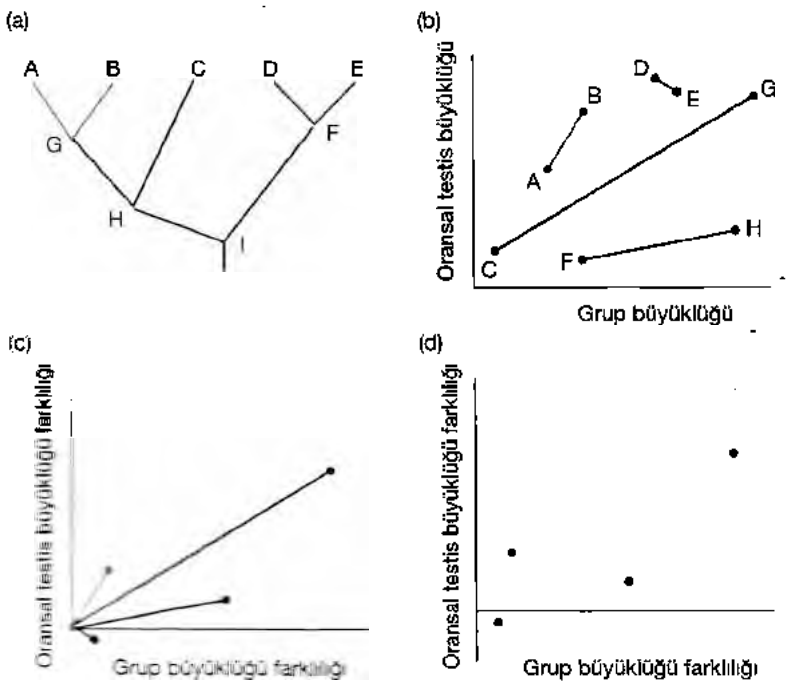
Joe Felsentein (1985), özellikler arasında çakışan tür korelasyonlarını değerlendirmek için daha iyi bir yol geliştirdi. Felsentein'in metodunda bakacağımız şey, ortak atalarından bağımsız olarak evrimleşen kardeş türlerin farklılaşma modelleridir. Şekil 8.13 metodun temel yaklaşımının grafiksel bir açıklamasını göstermektedir.

Gereksinim duyduğumuz ilk şey çalıştığımız türlerin bir filogenisidir. Şekil 13a günümüzde mevcut 5 türün filogenisi göstermektedir. Bu türleri sırası ile A, B, C, D ve E olarak adlandıracağız. Bu filogeni aynı zamanda her bir düğümde yaşamış olan ortak ataları da göstermektedir. Bu ortak atalar F, G, H ve I türleridir. Bu filogenide, bir ortak atadan kardeş türlerin ayrıldığı dört düğüm olduğuna dikkat edin; bunların her biri farklı bir renk ile belirtilmiştir. Örneğin A ve B türleri, G ortak atasından farklılaşan iki kardeş türdür. Aynı şekilde G ve C türleri, H ortak atasından farklılaşan kardeş türlerdir. Bilmek istediğimiz şey şudur: Türler ortak bir atadan farklılaştıklarında, daha geniş grup büyüklüğü yönünde evrimleşen türler aynı zamanda daha büyük testise sahip olma yönünde de evrimleşir mi?

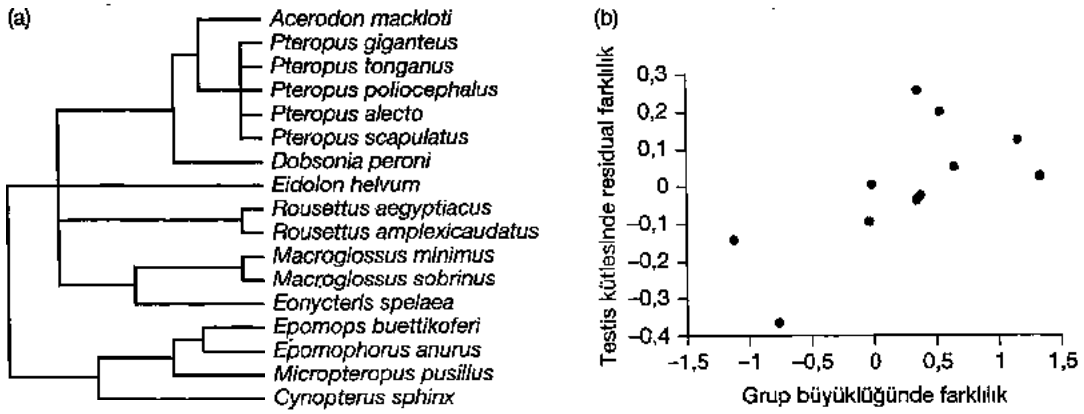
Bu soruyu ilk önce tüm kardeş tür çiftlerini bir dağılım grafiğine koyup, bunlara ait veri noktalarını grafikteki birer çizgi ile birleştirerek cevaplayabiliriz (Şekil 8.13b). Sonra, dikey eksene en yakın olan nokta ile her bir nokta çiftini bir noktada birleştirir ve o noktayı orijine çekeriz (Şekil 8.13c). Son olarak orijindeki noktayı ve bağlantı çizgilerini sileriz. Elimizde dört veri noktasının olduğu noktalı bir grafik kaldı (Şekil 8.13d). Her bir veri noktası, son ortak atadan sonraki evrimlerinde bir



Şekil 8.12 Basit bir noktalama grafiği, her iki özelliğin bağlantılı olarak evrimleştiğine sadece zayıf kanıtlar sağlayabilir Açıklama metin içinde verilmiştir. Lauder vd. (1995)'deki Şekil A'dan alınmıştır. American Institute of Biological Sciences ve yazarın izni ile yayınlanmıştır.



Şekil 8.13 Felsenstein'in filogenetik olarak bağımsız farklılıkların hesaplanması metodunun temel prosedürünün grafiksel bir açıklaması Açıklama için metine bakınız.



Şekil 8.14 Meyve yiyen yarasalar ve uçan tilkilerde grup büyüklüğü ve testis büyüklüğünün bağlantılı evrimi (a) Onyedi yarasa türünün filogenileri. (b) Grup büyüklüğüne karşı oransal testis büyüklüğü için bağımsız farklılık. Grafikteki noktalar, bir yarasa türü, kardeş türüne oranla, daha büyük (ya da küçük) gruplar halinde tüneme yönünde evrimleştiğinde aynı zamanda daha büyük (ya da küçük) testislere sahip olma yönünde de evrimleşeceğini göstermektedir ($P = 0{,}027$). Hosken (1998)'den. Copyright © 1998, Spring-Verlag GmbH & Co. İzin alınarak basılmıştır.

kardeş tür çifti arasında oluşan farklılığı ya da ayrılığı temsil eder. Eğer farklılaşmalar birbirleri ile korelasyon gösterirse, o zaman bir tür, kardeş türe göre, daha geniş grup büyüklüğü yönünde evrimleşmişse daha iri testislere sahip olma yönünde de evrimleşeceği sonucuna varabiliriz. Pratikte, herhangi bir modelin sağlamlığını değerlendirme için istatiksel bir test yapmadan önce verilerde bir ayarlama yapmamız gerekir. Bu ayarlamalar Kutu 8.2'de tanımlanmıştır.

Hosken (1998), Felsentein'in filogenetik olarak bağımsız farklılıklar metodu (method of phylogenetically independent contrasts) olarak bilinen metodu kullanarak yarasalarda testis büyüklüğü ve grup büyüklüğü analizini tekrarladı. Şekil 8.14a, Şekil 8.11b'de verileri grafiklenen 17 yarasa türünün bir filogenisini göstermektedir. Şekil 8.14b grup büyüklüğündeki farklılığa karşı oransal testis büyüklüğündeki farklılığın verildiği bir grafiği göstermektedir. Farklılıklar arasında önemli bir pozitif korelasyon vardır. Diğer bir ifade ile, veriler, eğer bir yarasa türü kardeş türüne göre daha büyük bir grupta tüneme yönünde evrimleşmiş ise, bu türün aynı zamanda vücut büyüklüğüne oranla daha iri testislere sahip olma yönünde evrimleşme eğiliminde olduğunu göstermektedir. Hosken, uçan tilkiler ve meyve yiyen yarasalardan edinilen verilerin, iri testislerin sperm rekabetine bir adaptasyon olduğu hipotezi ile uyumlu olduğu sonucuna vardı.

Adaptasyon hakkındaki hipotezler tasarlanır ve sınanırken, biyologlar organizmaların ve yaşamlarının karmaşık olduğunu unutmamalıdırlar.

Şimdiye kadar evrim çalışan biyologların, adaptasyon hakkındaki hipotezleri değerlendirmede kullandıkları üç metodu inceledik. Bölümün kalan kısmında, tekrar günümüz araştırmalarının aktif bir alanı olan, organizmal form ve fonksiyon karmaşıklığına döneceğiz. Tartışacağımız örneklerde, araştırmacılar fenotipik esneklik (Seksiyon 8.5), uyumsal özelliklerin evrimsel kökeni (Seksiyon 8.6) ve adaptasyonlar üzerindeki zorlamalar ve uzlaşılar (Seksiyon 8.7) hakkındaki hipotezleri incelemek için deneyleri, gözlemsel çalışmaları ve karşılaştırma metodunu kullanmışlardır.

8.5 Fenotipik Esneklik

Bu kitabın büyük bir bölümünde fenotipleri sadece ve değişmez bir şekilde genotipleri tarafından belirleniyormuş gibi ele aldık. Ancak, biliyoruz ki fenotipler çevre tarafından da önemli ölçüde etkilenir. Bölüm 7, bireyler arasındaki fenotipik varyasyonların ne kadarının genotipteki varyasyona ve ne kadarının çevredeki varyasyona bağlı olduğunu hesaplama ile ilgili bir seksiyon içermektedir. Biz burada genotip, çevre ve fenotip arasındaki etkileşime odaklanacağız.

KUTU 8.2 Filogenetik olarak bağımız farklılıkların hesaplanması

Filogenetik olarak bağımsız farklılıkların hesaplanmasını göstermek için burada Garland ve Adoph (1994)'tan aldığımız bir örneği kullanacağız (ayrıca bkz. Felsenstein 1985; Martins ve Garland 1991; Garland vd. 1999a).

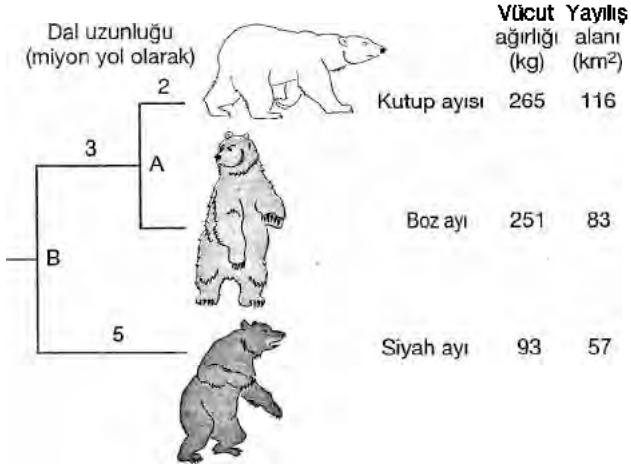
Şekil 8.15 kullanacağımız filogeniyi göstermektedir. Bu filogeni kutup ayısı, boz ayı ve siyah ayının akrabalıklarını göstermekte ve her birisinin kütleleri ve yayılış alanı genişliklerini vermektedir. Ayıların her iki özelliği için bağımsız farklılaşmayı hesaplayacağız. Hesaplama basamakları aşağıdaki gibidir.

1. Filogenetik ağacın tepe noktalarında yer alan kardeş tür çiftleri farklılıklarını hesaplayın. Üç türlük ağacımızda, her iki türün tepede olduğu yalnız bir kardeş tür çiftimiz var: kutup ayısı ve boz ayı. Kutup ayısı ve boz ayı kütle farklılığı

$$265 - 251 = 14$$

tür. Kutup ayısı ve boz ayı yayılış genişlikleri farkı ise

$$116 - 83 = 33 \text{ tür.}$$



Farklılık	Vücut ağırlığı değerleri	Standart sapma	Normalleştirilmiş farklılık
Kutup ayısı – Boz ayı	265 – 251 = 14	2	7
A - Siyah ayı	258 – 93 = 165	3	55

Farklılık	Yayılış alanı değerleri	Standart sapma	Normalleştirilmiş farklılık
Kutup ayısı – Boz ayı	116 – 83 = 33	2	16,5
A - Siyah ayı	99,5 – 57 = 42,5	3	14,17

Şekil 8.15 **Filogenetik olarak bağımsız farklılıklar hesaplanırken verilerin nasıl normalleştirileceğini gösteren bir örnek** Garland and Adolph (1994)'dan. Copyright © 1994, Physiological Zoology. The University of Chicago Press'in izni ile yayınlanmıştır.

2. Farklılıkları hesaplanan her bir çifti ağaçtan budayın, ortak ataları için özellik değerini türev türlerinin fenotiplerinin ağırlıklı ortalamalarını alarak hesaplayın. Ağırlıklı ortalama hesaplanırken, her bir türü ortak atadan türe giden dalın karşılıklı dal uzunluğunu (evrik değer) dikkate alarak ortalamaya katın. Örneğimizde, kutup ve boz ayıları ağaçtan buduyor ve ortak ata A'nın vücut ağırlığı ve yayılış alanı genişliğini hesaplıyoruz. A ortak atasından her iki türev türe olan dal uzunluğu ikişer birimdir. Dolayısıyla vücut ağırlığı ağırlıklı ortalaması şöyledir.

$$\text{A türü vücut ağırlığı} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)265 + \left(\frac{1}{2}\right)251}{\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2}\right)} = 258$$

A türü yayılış alanı genişliği ise şöyledir.

$$\text{A türü yayılış alanı genişliği} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)116 + \left(\frac{1}{2}\right)83}{\left(\frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2}\right)} = 99{,}5$$

3. Budanan her bir çiftin ortak atasına giden dalın uzunluğuna, bu ortak atanın ürünleri olan dal uzunlukları çarpımlarını toplamlarına bölerek elde ettiğiniz değeri atasal dal uzunluğuna ekleyip atasal dalı uzatın. Örneğimizde, A'ya giden dalı uzatıyoruz. Yeni dal uzunluğu:

$$3 + \frac{2 \times 2}{2 + 2} = 4$$

4. Ortak ataların fenotiplerini hesaplayarak ve ortak atalara giden dalları uzatarak ağacın köküne doğru farklılıkları hesaplamaya devam edin. Örneğimizde, kalan farklılık A türü ile siyah ayı arasındaki farklılıktır. B türü ağacımızın kökünde yer aldığından B türünün fenotipini hesaplamaya ve ona giden dalı uzatmaya gerek yoktur. Vücut ağırlığı için A türü ve siyah ayı farklılığı

$$258 - 93 = 165$$

tir. A türü-siyah ayı yayılış alanı genişliği farklılığı

$$99{,}5 - 57 = 42{,}5$$

tir.

KUTU 8.2 Devamı

5. Normalleştirilmiş farklılıkları elde etmek için her bir farklılığı standart sapmasına bölün. Bir farklılık için standart sapma dal uzunlukları (ayarlanmış) toplamının kare köküdür. Kutup ayısı-boz ayı farklılığı için standart sapma

$$\sqrt{2 + 2} = 2$$

dir. A türü ve siyah ayı farklılığı için standart sapma

$$\sqrt{4 + 5} = 3$$

tür. Örneğimizin standartlaştırılmış farklılıkları Şekil 8.15'te verilmiştir.

Normalleştirilmiş farklılıklar hesaplandığında, bunları bir dağılım grafiği hazırlamada kullanabilir ve geleneksel istatiksel testleri uygulayabiliriz.

Farklı ortamlarda yetişmiş, genetik olarak özdeş bireyler biçim, fizyoloji ve davranışlarında farklı olabilirler. Böyleei bireyler fenotipik esneklik gösterirler.

Bir bireyin fenotipinin çevresi tarafından etkilendiğini söylemenin diğer bir yolu, onun fenotipinin esnek olduğunu söylemektir. Fenotipler esnek olduklarında, aynı genotipe sahip bireyler eğer farklı çevrelerde yaşıyorlarsa farklı fenotiplere sahip olabilirler. Fenotipik esneklik kendi başına evrimleşebilecek bir özelliktir ve bu uyumsal olabilir veya olmayabilir. Tartıştığımız diğer özelliklerde olduğu gibi, fenotipik bir esnekliğin uyumsal olduğunu gösterebilmemiz için, önce bu esnekliğin ne için olduğunu, sonra bu esnekliğe sahip bireylerin sahip olmayanlara göre daha yüksek bir uyumu başardıklarını belirlememiz gerekir.

Supirelerinin Davranışında Fenotipik Esneklik

Fenotipik esnekliği göstermek için biz supiresi *Daphnia magna*'yı tanıtacağız. *Daphnia magna* tatlı su göllerinde yaşayan küçük bir krustasedir (Şekil 8.16). *Daphnia magna* yılın büyük bir bölümünde eşeysiz olarak üretiğinden, evrim çalışan biyologlar için uygun bir araçtır. Başka bir deyişle, supirelerinin kendileri bir klondur. Araştırmacılar, farklı ortamlarda genetik olarak özdeş bireyler üreterek fenotiplerini karşılaştırabildiklerinden, bu hayvanların üreme özellikleri, onları fenotipik esnekliği çalışmak için ideal bir araç haline getirmektedir.

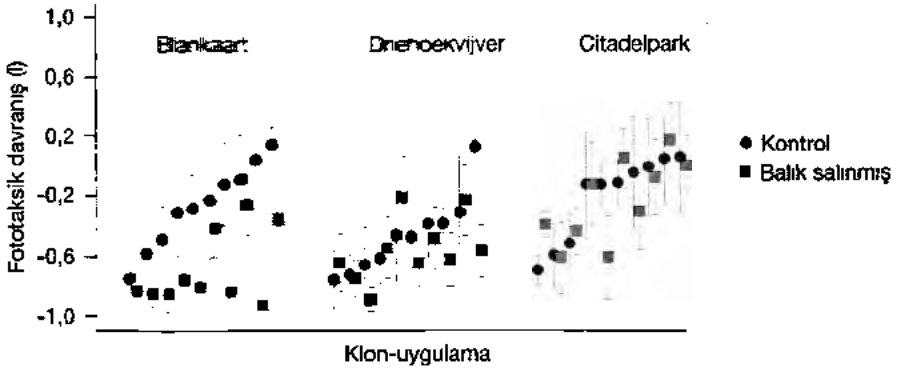
Luc De Meester (1996) *D. magna*'nın fototaksis (ışığa yönelme) davranışındaki fenotipik esnekliği çalıştı. Eğer bir birey ışığa doğru yüzerse pozitif olarak fototaksik, ışığın tersi yönde yüzerse negatif olarak fototaksiktirler. De Meester, *D. magna*'nın farklı genotiplerinin tipik fototaksik davranışlarını ölçtü. De Meester, her bir testte, dereceli bir silindire genetik olarak özdeş 10 birey koydu, onları üstten aydınlattı, ortam değişimine uyarlamaları için onlara zaman tanıdı ve onların kolonda nereye doğru yüzdüklerini gözledi. De Meester, bir fototaksik davranış indeksi hesaplayarak sonuçları özetledi. İndeks –1 ile +1 arasında bir dağılım gösterebilmekteydi. İndeksteki bir '–1' değeri testteki tüm supirelerinin ışıktan uzaklaşarak kolonun dibine yüzdükleri anlamına gelir. Tersine bir '+1' değeri ise testteki tüm supirelerinin ışığa doğru, kolonun tepesine yüzdükleri anlamına gelir. Bir ara değer karışık bir sonuca işaret eder.



Şekil 8.16 Bir supiresi, *Daphnia* sp. Uzun dallı uzantılar antenlerdir ve supiresi onları yüzmede kürek gibi kullanır. Antenlere yakın siyah şey nokta gözdür. Keza bağırsaklar ve diğer iç organlar saydam karapakstan kolayca görünmektedir. Fotoğrafta aslının yaklaşık 10 katı büyütülmüş hali görülmektedir (Omikron/Photo Researchers, Inc.).

De Meester, üç farklı gölün her birisinden 10 *Daphnia* genotipinin (veya klonunun) fototaksik davranışını hesapladı. Sonuçlar Şekil 18.17'de mavi noktalarla gösterilmiştir. Her bir göldeki populasyon, fototaksis davranışı bakımından hatırı sayılır genetik varyasyona sahiptir.

De Meester, daha önce balık bulunan göllerdeki aynı 30 *Daphnia* genotipinin fototaksik davranışını da hesapladı. Sonuçlar Şekil 8.17'te kırmızı karakterle gösterilmiştir. *Daphnia magna*'nın fototaksis davranışı fenotipik olarak esneklik göstermek-



Şekil 8.17 ***Daphnia magna*'nın fototaksik davranışında varyasyon** Blankaart, Driehoekvijer ve Citadelpark Belçika'da bulunan üç göldür. Her bir mavi nokta, her bir genotipin fototaksik davranışının üç ile beş arasında değişen testlerin ortalama sonuçlarını göstermektedir (açıklama metin içinde verilmiştir). Hata barları ± 2 standart hataya işaret etmektedir. Hata barları çakışmayan genotipler (klonlar), önemli ölçüde farklıdırlar. Her bir mavi noktanın üstünde veya altında kırmızı bir kare vardır. Bu kırmızı kareler bir genotipin fototaksik davranışı için yapılan üç veya dört testin ortalama değerlerini göstermektedir. Farklılık, *Daphnia*'nın bu kez daha önce balıkların yerleştiği sularda test edildiği anlamına gelir. Blankaart birçok balığın yetiştiği bir göldür; Driehoekvijver'de fazla balık yoktur; Citadelpark'ta balık yoktur. De Meester (1996)'den. Copyright © 1996, Evolution. Derginin izni ile basılmıştır.

tedir. Özellikle, Blankaart gölündeki çoğu *Daphnia* genotipleri balıklarca salınan kimyasalların varlığında test edildiklerinde, fototaksik indekste oldukça aşağılarda bir değere sahiptirler.

Sonuç olarak ve de en önemlisi, De Meester'in sonuçları fenotipik esnekliğin evrimleşebilen bir özellik olduğunu göstermektedir. Bir populasyonda, ancak o özellik için genetik varyasyon var ise evrimleşme olabileceğini tekrar hatırlayın. De Meester'in çalıştığı her bir *Daphnia* populasyonu fenotipik esneklik için genetik varyasyona sahiptir. Yani, her bir populasyondaki bazı genotipler, balıkların varlığında (olmamaları durumunun aksine) diğer bazı genotiplere göre davranışlarını daha fazla değiştirirler (Şekil 8.17). Fenotipik esneklik için genotipik varyasyon, **genotip-çevre etkileşimi** olarak adlandırılır.

Fenotipik esnekliğin derecesi ve şekli için genetik varyasyon varlığında, fenotipik esnekliğin kendisi evrimleşebilir. Bireylerin fenotiplerini ayarlamasına ve böylece bulundukları belirli bir ortamda uyum güçlerini arttırmalarına imkan sağlıyor ise fenotipik esneklik uyumsaldır.

De Meester'in çalıştığı *Daphnia* populasyonlarında gerçekten fenotipik esneklik evrimleşmiş midir? Cevap evettir. Çünkü, Blankaart Gölündeki ortalama genotip, diğer göllerin her birindeki ortalama genotipe göre önemli ölçüde daha fazla fenotipik esneklik göstermekteydi. Blankaart Gölü, hatırı sayılır bir balık populasyonuna sahip tek göldü. Balıklar avlarını görerek yakalarlar ve *Daphnia* yerler. Mantıklı bir açıklama, balıkların varlığında, balıkların yarattığı seçilim baskısı ışıktan kaçanların lehine işler.

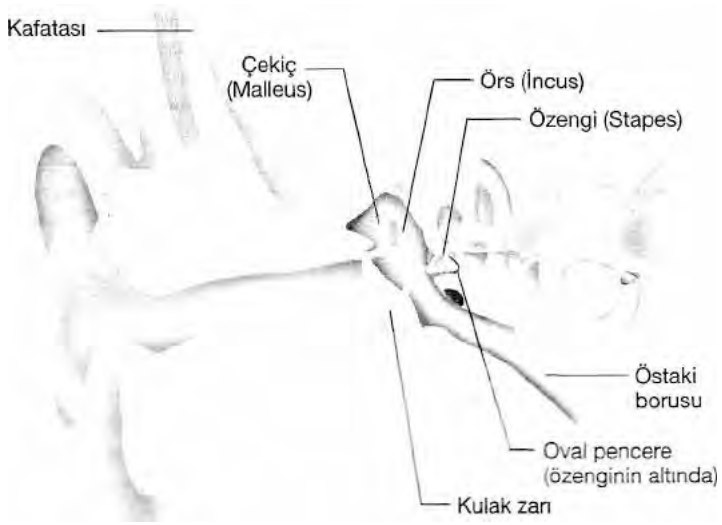
8.6 Her Uyumsal Özellik Başka Bir Şeyden Evrimleşir

Her bir uyumsal özellik başka bir şeyden evrimleşir. Bu durum organ ve organizmaların, bazen hiçbiri yaptıkları işe tam olarak uymayan, ayrı gruptan parçaların bir araya gelmesiyle oluşmuş gibi görünmelerinin bir nedenidir.

Organizmal form ve fonksiyonları çalışırken, her uyumsal özelliğin başka bir şeyden evrimleştiğinin akılda tutulması yararlıdır. Uyumsal bir özelliğin kökeni ile ilgili incelememizde memeli işitme organı üzerinde duracağız.

Memeli İşitme Organı Nasıl Evrimleşti?

Memeli kulağının sıradışı özelliklerinden biri kulak osikülleri denen bir grup kemiktir. Bunlar, malleus (çekiç), incus (örs) ve stapes (özengi) olarak adlandırılır. Bu kemiklerin işlevi titreşim enerjisini dış kulaktaki kulak zarından (timpanik membran) alıp iç kulaktaki kohleanın oval penceresine aktarmaktır (Şekil 8.18). Neden



Şekil 8.18 Memelilerde iç kulak Bu çizim memelilerde üç kulak kemiğinin, çekiç, örs ve özengi, yerleşimini göstermektedir.

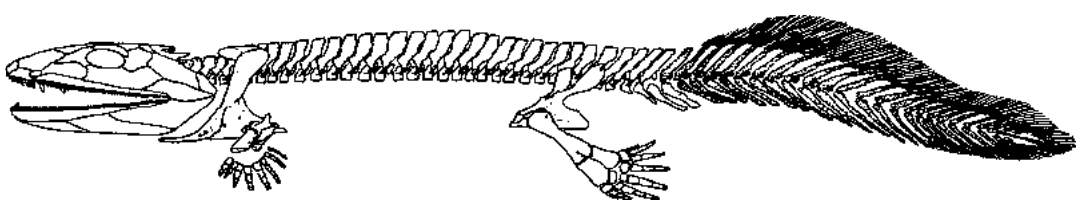
tek bir kemik yerine üç kemik bulunmaktadır? Bu kemiklerin yaptığı kaldıraç işlevi, aktarılan gücü arttırır, bu da işitme duyarlılığını arttırır. Keza, geçiş alanının, geniş timpanik zardan küçük oval pencereye, neredeyse otuz kat indirgenmesi, sinyali güçlendirme işlevi görür. Bu osiküller (kulak kemikleri) insan kulağının bu kadar iyi işitmesinin ana nedenidir.

Peki bu küçük kemikler ilk olarak nereden gelmektedir? Bunu bilmek için,

1. Atasal durumu saptamamız ve
2. Değişim dizisini veya karakterin zaman içinde nasıl ve neden değiştiğini anlamamız gerekir.

Eğer bu basamakları ortaya koyabilirsek, uyumsal özelliği aşikar olan bir organı verecek hem yaklaşık hem de esas evrimsel değişim mekanizmalarını anlayacağız.

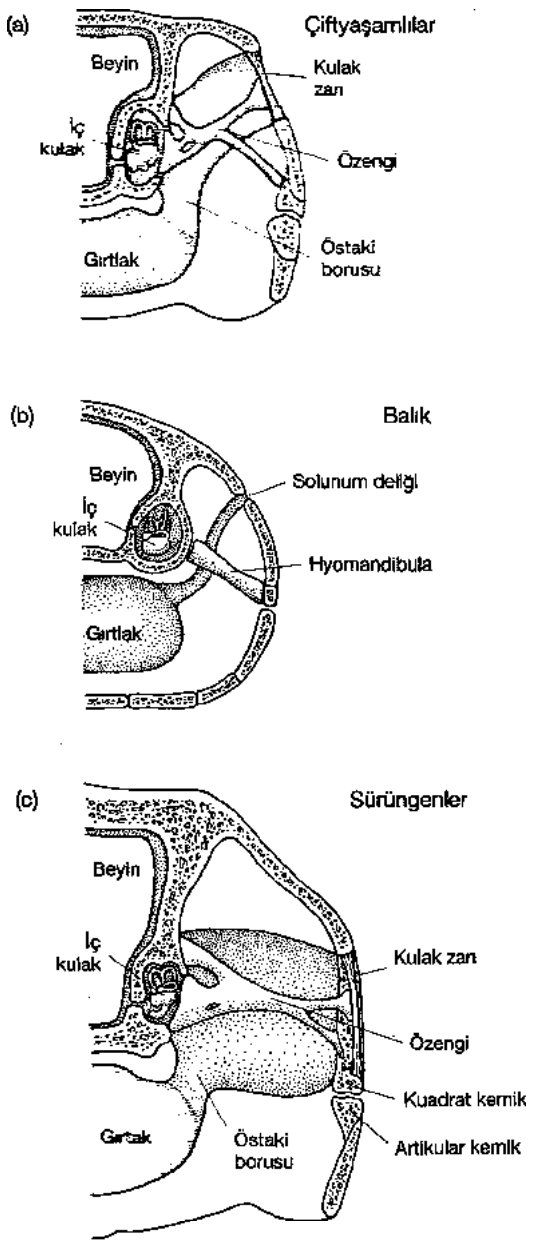
Analizimize, *Acanthostega gunnari* olarak adlandırılan bir hayvan ile başlamak mantıklı olacaktır (Şekil 8.19). Bu varlık, bilinen en eski tetrapod (veya dörtüyeli) omurgalılardan biridir. Bataklıklarda yaşayan ve kısmen hava soluyan *Acanthostega*, havadaki sesleri işitme problemi ile karşılaşan ilk hayvanlardan biridir. *Acanthostega* 360 milyon yıl önce yaşamıştır. Bu hayvanın atası Crossopterygii olarak adlandırılan bir balık grubundandı (Carroll 1988). Her ne kadar, Crosopterygii grubu balık-



Şekil 8.19 Bir ilk dörtüyeli Bu tasarım, doğu Görland'da üst Devoniyen'e ait tabakalardan saptanmış *Acanthostega gunnari*'ye aittir. *Acanthostega* şimdiye kadar saptanmış en eski tetrapodlardan biridir. Tetrapodlar (dörtüyeliler anlamına gelir) çiftyaşamlılar, sürüngenler ve memelileri içeren bir gruptur. İlkin dörtüyeliler çamur oyuklarında yaşayan hayvanlardı. *Acanthostega* fosilinin bulunduğu yerdeki kayaçlar bu hayvanın sığ sularda yaşadığına işaret etmektedir. Fosildeki belirtiler bunların muhtemelen hem akciğere hem de iç solungaçlara sahip olduğuna işaret etmektedir (bkz. Coates ve Clark 1991).

lar bu üç işitme kemiğinden hiç birine sahip değillerse de, *Acanthostega*'lar bir özengi kemiğine (stapes) sahiplerdi. Bu kemik, fosil kayıtlarında görülen ilk ortakulak kemiği idi (Clack 1989) ve havadaki sesleri saptamada işlev görmüş olabilir.

Bu iddia için kanıt nedir? Fosilleşmiş kafatasları, *Acanthostega*'nın özengi kemiğinin bir ucunun beyin çantasının iç kulağa bağlanan tarafındaki bir oyuğa, diğer ucunun ise solunum deliğine (spiracle) yakın, kafatası üzerindeki bir girintiye yerleştiğini göstermektedir (Clack 1994). Daha sonraki dörtüyeli veya bazı yok olmuş çift-yaşamlı fosillerinde, bu kafatası girintisi timpanik membran veya kulak zarını tutar (Şekil 8.20a). Özengi kemiğinin biçimi *Acanthostega* ve sonraki gruplarda homolog olduğu için onun fonksiyonunun -havadaki seslerin aktarılması- da homolog olduğunu varsayabiliriz (Lombard ve Bolt 1979; Clack 1983).



Şekil 8.20 Değişik omurgalı gruplarında özengi kemiğinin yerleşimi Her bir çizim başın boyuna bir kesitini ve bu kesitte kemiklerin biçim ve yerleşimini göstermektedir. Diğer detaylar metin içinde açıklanmıştır. Romer, A.S. 1995'den değiştirilerek alınmıştır. *The Vertebrate Body*. Phlidelphia: W.B. Sounders.

Ancak, özengi kemiği hiç yoktan mı oluştu? Bu evrimsel yeniliğin atasal durumunu nasıl belirleyebiliriz? Bu durum paleontolojik analizler için genel bir sorundur. Bölüm 3'te dev pandanın "baş parmağının" uzamış bir bilek kemiğinden evrimleştiği iddiası ile ilgili verdiğimiz bilgileri hatırlayın. Böylesi iddialar için ne kanıt olabilir?

Türemiş bir karakterin nereden geldiğini anlamanın anahtarı, atada bulunan bir karakter ile homoloji ilişkisi kurmaktadır. Örneğin şekil ve pozisyon yönüyle, *Acanthostega*'nın özengi kemiği ile Crosopterygii ve diğer balıklarda bulunan ve hiyomandibula denen bir yapı homologdurlar. Hiyomandibula, çene ile beyin çantası arasında askı görevi gören bir kemiktir (Şekil 8.20b). Bu kemiğe bağlanan kaslar yanakları şişirirler. Bu pompalama hareketi sırasıyla, solungaçları havalandırır ve solunum deliğini açıp kapatır. Günümüz akciğerli balıklarında pompalama hareketi, akciğeri hava ile doldurur. Fosiller *Acanthostega*'nın hem akciğere hem de iç solungaçlara sahip olduğunu gösterdiğinden, özengi kemiğine bağlanan kasların solunumla ilişkili olduğu çıkarsaması mantıklıdır (Clack 1989; Coates ve Clack 1991; Clack 1994).

Bütün bu gerçekler *Acanthostega*'yı klasik bir geçiş formu konumuna getirmektedir. Bu, onun balıklar ile dörtüyelilerin (çiftyaşamlılar, sürüngenler ve memeliler) ara formu olduğu anlamına gelir. *Acanthotega*'nın özengi kemiği halen solunumda görev gören hiyomandibular kemiğin bir modifikasyonu idi. Keza bu kemik ses aktarımında kullanılmak için doğru zamanda (omurgalılar karaya ilk geçtiklerinde) doğru yerde (anatomik olarak) bulunan bir kemikti. Hiyomandibular kemik işitme için bir **önuyum (preadaptasyon)** idi.

Acanthostega ve balıklarda her iki kemiğin biçim ve konumlarındaki benzerliğe ek olarak, özengi kemiğinin hiyomandibular kemiğe homolog olduğunu destekleyen ikinci bir kanıt dizisi daha vardır. Darwin, homolojinin evrimsel yorumunu yapmadan çok önce, 1837'de Alman anatomist C.B. Reichert, memeli embriyolarını çalıştı ve gelişim sırasında özengi kemiğinin ikinci solungaç yayından köken aldığını saptadı (bkz. Gould 1993, deneme 6). Balıklarda aynı embriyonik yapı hiyomandibulayı oluşturur. İki yapının hangisinin atasal, hangisinin türemiş durum olduğunu tespit etmek istiyorsak, böylesi gelişimsel homojiler tam aradığımız şeydir. Erginlerdeki morfolojik verileri ilişkilendirerek, bu iki yapının ortak bir atadan geldiklerini söyleyebilmek için güçlü konumdayız.

Şimdiye kadar özengi kemiğinin atasal durumunu ve embriyolojik kökenini tasarlayabildik. Peki, diğer kulak kemikleri olan örs ve çekiç için ne söyleyebiliriz? *Acanthostega* bu kemiklere sahip değildi. Memelilere ata olan yokolmuş formlar dahil, hiçbir sürüngen ve çiftyaşamlı bu kemiklere sahip değildir (Allin 1975). Bu grupların tümünde ses, kulak zarından iç kulağa doğrudan özengi aracılığı ile aktarılır (Şekil 8.20a ve c).

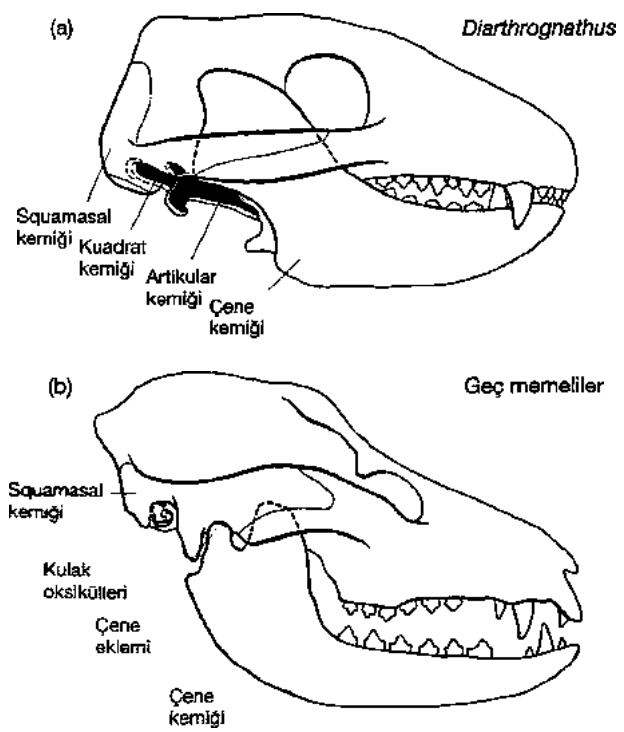
Örs ve çekiç kemikleri ilk olarak fosil memelilerde görülür. Peki bu kemikler nereden gelmektedir? Memelilerin atalarında örs ve çekiç kemikleri nerede bulunmaktaydılar? Pozisyon olarak bu kemikler, çiftyaşamlılar, sürüngenler ve ilkin memelilerde bulunan ve artikular ve kuadrat kemikler olarak adlandırılan iki çene kemiğine homologdurlar. Aslında, günümüz memelilerinin örs, çekiç ve özengi kemikleri embriyonik evrede tam olarak, memelilere köken olan gruba ait ergin fosillerde bulunduğu yerde gelişir.

Gelişimsel olarak, örs ve çekiç kemikleri de çene yapısının bir parçası olarak ortaya çıkar. Erken evre memeli embriyosunda, örs ve çekiç kemiklerini oluşturmak üzere ayrılan hücreler, birinci solungaç yayından türer. Çeneli balıklarda bu solungaç yayı üst ve altçeneyi oluşturur. Memeli embriyolarında bu hücreler, altçeneyi

oluşturan Meckel kıkırdağı denilen bir yapı oluştururlar. Çekiç kemiği Meckel kıkırdağının arka ucundan oluşur ve sonra ayrılır, örs ise hemen yanındaki bir yapıdan oluşur (Allin 1975). Keza homolojileri için de güçlü kanıtlarımız var.

Bu bizi analizimizde ikinci aşamaya getirir: çekiç ve örs kemiklerinin süreç içinde nasıl değiştiklerinin incelenmesi. Çene kemikleri nasıl kulak kemiklerine dönüşmüştür? Bıraktığımız yerden devam etmek mantıklıdır: memelilerin atası ile devam edeceğiz. Bu grup sinodontlar (Cynodontia) olarak bilinir. Sinodantlarda (günümüz çiftyaşamlı, sürüngen ve kuşlarında olduğu gibi) çene bağlantısı kuadrat ve artikular kemiklerce oluşturulur: Özengi işitme ile doğrudan ilişkili tek kemiktir. Ancak, sinodont özengi kemiği, artikular kemiğin sağ tarafında bulunmaktadır (Allin 1975). Zamansal olarak ardışık sinodont fosillerinin incelenmesi çenede şu değişimlerin olduğunu göstermektedir.

- Altçenenin kafatası bağlantısına yakın kısmı genişlemeye başlamış ve çenenin kapanmasından sorumlu ana kaslardan biri, angular kemikten altçeneye olan bağlantı yerini değiştirmiştir.
- Daha geç zamana ait bir sinodont cinsi olan *Diarthrognathus*, kuadrat ve artikular kemiklerin oluşturduğu bir atasal çene eklemine, ve alt ve üst çene arasında türemiş bir ekleme sahiptir (Şekil 8.21a). *Diarthrognathus*, *Acanthostega* gibi, bir ara formdur. Bu fosil hem atasal hem de türemiş karakter durumlarına sahiptir (Colbert ve Morales 1991).
- İlkin memeliler yalnız altçene-üstçene eklemine sahiptiler Artık, kuadrat ve artikular kemikler çene eklemiyle ilişkili değillerdir. Bu çok önemli bir basamaktır. Çünkü, bu iki kemik doğal seçilimin yönlendirilmesine bağlı olarak yeni bir işlev üstlenmek veya yok olmak için serbesttirler.
- Sonraki memelilerde, kuadrat ve artikular kemikler özengi ile eklem oluştururlar. Bunun sonucunda, bunlar örs ve çekiç olarak yeniden adlandırıldılar. Şimdi bu kemikler çene bağlantısından uzakta yerleşmiş ve sadece ses aktarımında işlev görürler (Şekil 8.21b).



Şekil 8.21 Süreç içinde memeli çene ekleminde meydana gelen değişimler *Diarthrognathus* denen bir ilkin memelinin çene eklemleri (a)'da gösterilmiştir. Çizim, eklemlerin hem kuadrat ve artikular kemikler, hem de çene kemiği ve squamozal kemiklerce oluşturulur. Daha sonraki memelilerde (b), çene eklemi sadece dentari ve squamozal kemiklerce oluşturulur. Kulak kemikleri geriye çekilmiş ve çeneden uzaklaşmıştır.

Doğal seçilimin hangi yönü tüm bu değişimlerin nedeninin anlaşılmasına yardımcı olmuştur? Her ne kadar, çenenin oluşumu ile ilgili geleneksel görüş, ısırma ve çiğneme etkinliğin gelişimindeki önemine vurgu yapsa da (bkz. Manley 1972), Allin gelişmiş işitmenin çeneden ayrılmış kulak kemiklerini taşıyan mutantların lehine bir rol oynadığını savunur. Allin'in hipotezi küçük, böcekçil ve muhtemelen gececil ilkin memelilerin hayatta kalmalarının yüksek perdeli böcek seslerini duyma yeteneğine bağlı olabileceği görüşüne dayandırılmıştı. Çiğneme sırasında işitme zor olduğundan, çenelerden ayrılmış kulak kemikleri daha iyi çalışacaklardı (Allin 1975).

Yeni bir uyumsal özellik evrimleşirken, bazı bileşenleri tamamen yeni bir fonksiyon kazanabilir.

Özet olarak, memeli evriminin başlangıcında üç kemik fonksiyon değiştirdi, boyutları küçüldü ve çene ekleminden uzaklaştı. Günümüzde işitmenin evrimi ile ilgili araştırmalar, bu değişimlerin gelişimsel ve genetik mekanizmaların anlaşılmasına odaklanmıştır (bkz. Rowe 1996; Simith vd. 1997).

Her şeyin başka bir şeyden evrimleştiği gerçeği, bir organizmanın organlarının, açık biçimde uyumsal olsalar dahi, neden sıklıkla mükemmel olmadığının sadece bir nedenidir. Adaptasyonların neden mükemmel olmayabileceğinin diğer nedenleri sonraki seksiyonun konusudur.

8.7 Uzlaşı ve Sınırlanmalar

Mükemmel bir organizma inşa etmek olası değildir. Organizmal tasarım, zıt taleplerin bir uzlaşmasını yansıtmaktadır.

Herhangi bir organizma populasyonunun tüm seçici baskılara bir defada optimal çözümler bulması mümkün değildir. Uzlaşı örneklerine daha önce değinmiştik. Örneğin zürafaların uzun boynu, bir erkeğin eş elde etme girişimi için yararlı olabilir, fakat su içmek için uygun olmadığı görünmektedir. Bu seksiyonda uyumsal evrimi sınırlayan faktörlere yoğunlaşan ek araştırma örneklerine değineceğiz. Bu faktörler **uzlaşılar** (**trade-offs**), fonksiyonel sınırlanmalar ve genetik varyasyon yokluğunu kapsamaktadır.

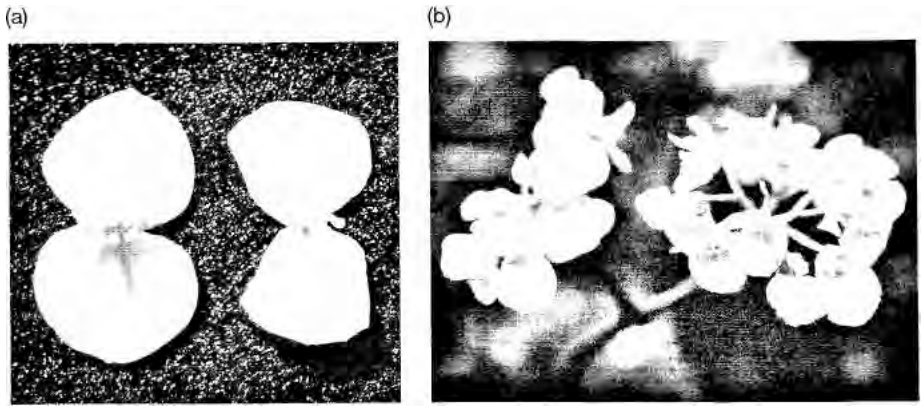
Bir Begonyada Dişi Çiçek Büyüklüğü: Bir Uzlaşı (Trade-Off)

Tropik bir bitki olan *Begonia involucrata* monoyiktir. Yani aynı bitki üzerinde hem erkek hem de dişi çiçekler vardır. Çiçekler arılarca tozlaştırılır. Arılar erkek çiçekler arasında gezerken polen topladıklarından, bazen erkek arılardan aldıkları polenleri dişi çiçeklere taşırlar. Erkek çiçekler arılara, çiçeklerinden polen formunda bir hediye sunarlar. Oysa dişi çiçekler hiçbir hediye vermedikleri gibi, arıları kandırarak tozlaşmış olurlar (Ågren ve Schemske 1991). Dolayısıyla arıların, dişi çiçeklere göre, erkek çiçekleri daha sık ve daha uzun süre ziyaret etmeleri şaşırtıcı değildir.

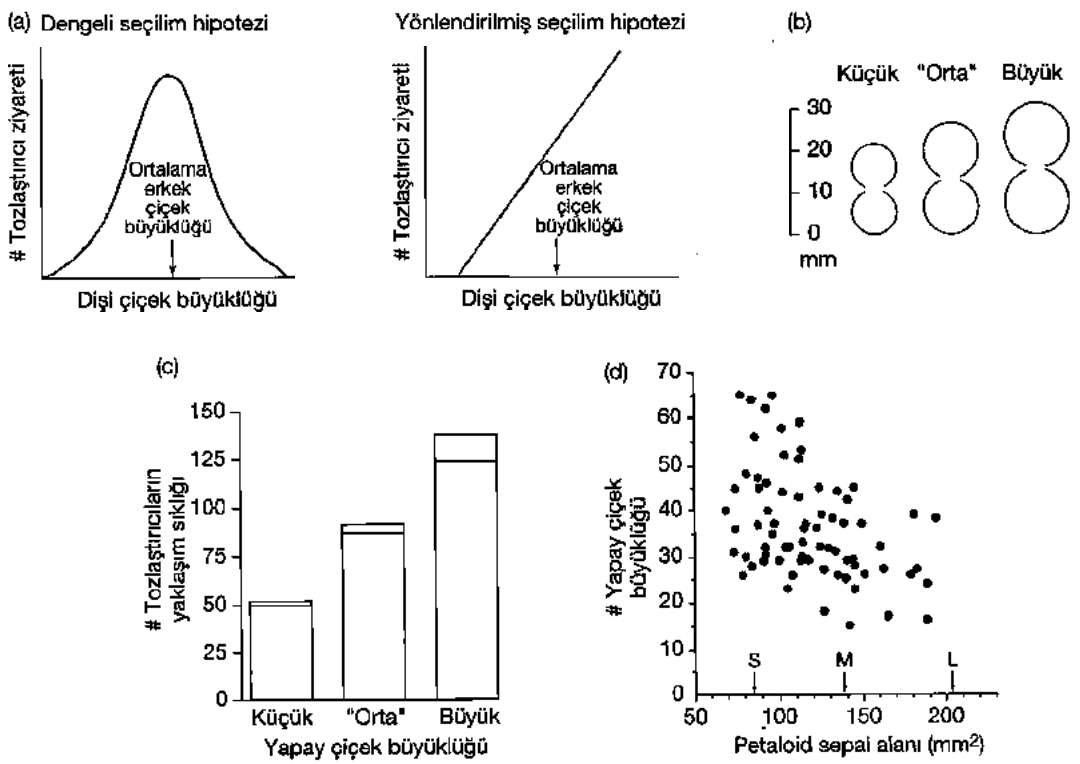
Dişi çiçekler renk, şekil ve büyüklük olarak erkek çiçeklere benzerler (Şekil 8.22a). Bu benzerlik muhtemelen uyumsaldır. Arıların erkek çiçekler lehine, dişi çiçeklerden kaçındıkları kabul edilirse, dişi çiçeklerin ne oranda ziyaret edildikleri, onların erkek çiçeklere olan benzerlik derecesi ile orantılı olacaktır. Diğer taraftan, tozlaştırıcıları çekme yeteneği, dişi fonksiyonu üzerinden uyum gücünü etkileyecektir. Çünkü, tohum bırakmak polen edinebilmeye bağlıdır. Doug Schemske ve Jon Ågren (1995) dişi çiçek büyüklüğü üzerinde, arılarca oluşturulan seçilim biçimine ilişkin iki hipotez arasındaki farkı araştırdılar:

Hipotez 1: Dişi çiçekler, erkek çiçeklere ne kadar fazla benziyorlar ise, arılar tarafından o kadar sık ziyaret edileceklerdir. Dişi çiçekler üzerindeki seçilim dengeli seçilimdir ve dişi için en iyi fenotip ortalama erkek fenotipi ile özdeş olanıdır (Şekil 8.23a, sol taraf).

Hipotez 2: Dişi çiçekler en cömert erkek çiçeklere (arılara sunulan hediye bakımından) ne kadar fazla benzerlerse, arılarca o kadar sık ziyaret edileceklerdir. Eğer daha büyük erkek çiçekler arılara daha fazla hediye sunuyorlarsa, o zaman



Şekil 8.22 ***Begonia involucrata*** (a) Erkek (sol) ve dişi (sağ) çiçekler. Çiçeklerin gerçek petalleri yoktur. Bunun yerine her biri bir çift petaloid sepale sahiptir. Sepaller beyaz veya pembedir. Her bir çiçeğin ortasında bir anter veya stigma kümesi bulunur. Dişi çiçeklerin stigmaları erkeklerin anterlerine benzer. (b) Bir çiçek durumu veya birçok çiçek taşıyan bir çiçek sapı. Her bir çiçek durumu hem erkek hem de dişi çiçeklere sahiptir. Tipik olarak önce erkek çiçekler sonra dişi çiçekler açar. Her iki eşeyden çiçeklerin aynı zamanda açtığı çiçek durumları nadirdir. (Doug W. Schemske, Universty of Washington, Seattle).



Şekil 8.23 ***Begonia involucrata*'da dişi çiçek büyüklüğü üzerinde işleyen seçilimin analizi** (a) Schemske ve Ågren (1995) tarafından araştırılan iki hipotez. Detaylar için metine bakınız. (b) Schemske ve Ågren'in üç yapay çiçek grubu. "Orta" boy grubu, doğal erkek çiçeklerin ortalama boyutu ile aynı büyüklüktedir. (c) Çiçek boyutunun bir fonksiyonu olarak tozlaştırıcı tercihi. Mavi barlar yapay çiçeklere yaklaşan arı sayısını göstermektedir; turuncu barlar yapay çiçeklere konan arı sayısını göstermektedir. Schemske ve Ågren ormana her bir yapay çiçek çeşidinden eşit sayıda çiçek yerleştirdiler, fakat büyük çiçekler önemli oranda daha fazla arı cezbetti ve de daha fazla arı tarafından ziyaret edildi. (d) Çiçek büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak her çiçek durumundaki dişi çiçek sayısı. Çiçek büyüklüğü ve çiçek durumu arasında istatiksel olarak önemli bir uzlaşı vardır. Schemske ve Ågren (1995)'den. Copyright © 1995, Evolution. Derginin izni ile basılmıştır.

dişi çiçekler üzerindeki seçilim, daima büyük çiçeklerin lehine işleyen bir yönlendirilmiş seçilim olacaktır (Şekil 8.23a, sağ taraf).

Schemske ve Ågren üç farklı büyüklükte yapay çiçekler yaptılar (Şekil 8.23b), her birinden eşit sayıda ormanda teşhir ettiler ve arıların onlara hangi sıklıkta yaklaştıkları ve onları hangi sıklıkta ziyaret ettiklerini gözlediler. Sonuçlar açıktı: Çiçekler ne kadar büyük ise arılar onları o kadar çekici bulmakta ve ziyaret etmektedirler (Şekil 8.23c). Arıların dişi çiçekler üzerindeki seçilimi kuvvetli bir yönlendirilmiş seçilimdir.

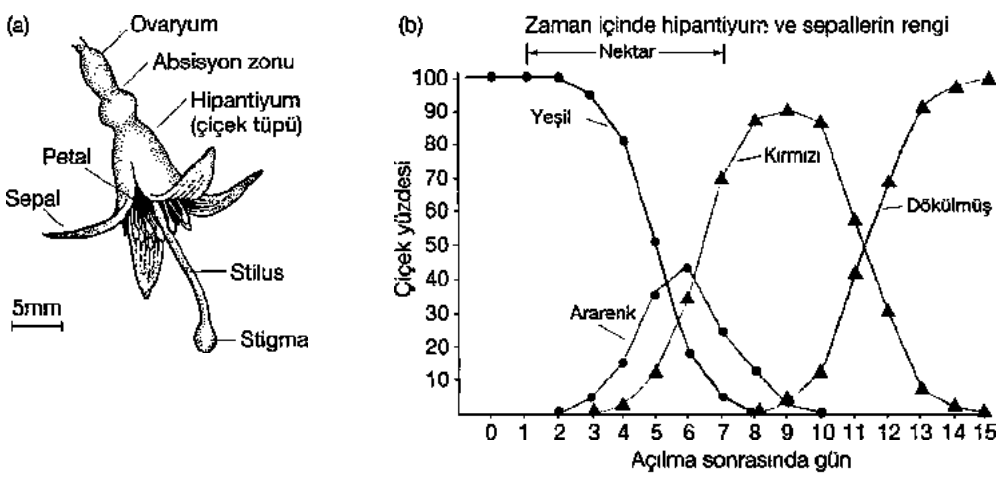
İlk bakışta, Schemske ve Ågren'in bulguları *Begonia involucrata*'da dişi çiçek büyüklüğünün yanlış bir uyum olduğunu göstermektedir. Arılarca uygulanan seçilimde büyük çiçekler tercih edilmektedir, oysa dişi çiçekler erkek çiçeklerden daha büyük değildir. Bu paradoks için olası bir açıklama, *B. involucrata*'nın gerçekte erkek çiçeklerden daha büyük dişi çiçekler verecek genetik varyasyondan yoksun oluşudur. Schemske ve Ågren'in bu öneriyi destekleyecek doğrudan kanıtları yoktu; *B. involucrata* çok yıllık olduğundan eşeysel olgunluğa erişmesi zaman almaktadır, dolayısıyla sayısal genetik deneyler yapmak güçtür.

Bir vücut kısmı veya fonksiyonuna adanan kaynaklar, başka bir kısım veya fonksiyondan çalınan kaynaklar olabilir.

Paradoks için diğer bir açıklama, sadece dişi çiçek bireylerine odaklanmanın seçilim için çok dar bir bakış açısı veriyor olmasıdır. Schemske ve Ågren ilgilerini tekil çiçeklerden, çiçek durumuna kadar genişlettiler (Şekil 8.22b). Araştırmacılar, 74 çiçek durumunda bulunan dişi çiçekleri saydılar ve büyüklüklerini ölçtüler. Schemske ve Ågren bir uzlaşı keşfettiler: Bir çiçek durumu üzerindeki dişi çiçekler ne kadar büyükse, o kadar az oranda çiçek vardır (Şekil 23d). Böyle bir uzlaşı sezgisel bir anlam ifade etmektedir. Eğer bir bitki çiçek oluşumu için yatırım yapacak sınırlı enerji ve besin kaynağına sahipse, bu kaynaklarını az sayıda büyük parçaya veya çok sayıda küçük parçaya paylaştırabilir, ancak çok sayıda büyük parçaya paylaştırmaz. Daha fazla sayıda çiçek bulunduran çiçek durumu, iki nedenle seçilim tarafından desteklenmiş olabilir. Birincisi arılar daha çok çiçek bulunduran çiçek durumunca daha çok cezbedilmiş olabilir. İkincisi, daha çok dişi çiçek demek daha fazla tohum üretim potansiyeli demektir. Schemske ve Ågren, *B. involverata*'da dişi çiçek büyüklüğünün, en azından kısmen, iki zıt seçilim baskısı tarafından belirlendiğini öne sürmüşlerdir: büyük çiçekler için yönlendirilmiş seçilim ve çiçek sayısı ve çiçek büyüklüğü arasında bir uzlaşı.

Fuchsia'da Çiçek Rengi Değişimi: Bir Sınırlanma

Fuchsia excorticata kuşlarca tozlaştırılan, Yeni Zelanda'ya endemik bir ağaçtır (Delph ve Lively 1989). Çiçekleri çan gibi aşağı doğru asılı bir pozisyonda durur



Şekil 8.24 ***Fuchsia excorticata*'da çiçek rengi değişimi** (a) Bir *Fuchsia excorticata* çiçeği. (b) Yatay eksen çiçeğin açtığı günden itibarenki yaşını gösterir. Dikey eksen ve çizgiler her bir yaştaki çiçeklerin renklere göre yüzdelerini gösterir. Delph ve Lively (1989)'den. Copyright © 1989, Evolution. Derginin izni ile basılmıştır.

(Şekil 8.24a ve sayfa 251'deki fotoğraf). Ovaryumlar çanın tabanında bulunur. Çanın gövde kısmında hipantiyum, floral tüp ve sepaller bulunur. Stilus uzun bir tokmak şeklindedir. Stilus kısa stamenler ve indirgenmiş petallerle çevrelenmiştir.

Hipantiyum ve sepaller çiçeğin en gösterişli kısımlarıdır. Çiçekler açıldıktan sonra 5,5 gün kadar yeşil kalır ve sonra kırmızıya dönmeye başlarlar. Yeşilden kırmızıya dönüşme 1,5 gün kadar sürer ve dönüşümün sonunda hipantiyum ve sepaller tamamen kırmızı renktedir. Kırmızı çiçekler ağaçta yaklaşık 5 gün kalır. Sonra, kırmızı çiçekler absisyon zonunda ovaryumdan ayrılır ve ağaçtan düşer.

Tozlaşma yeşil ve dönüşüm fazlarında gerçekleşir, fakat çiçeklerin tam kırmızı oldukları dönemin başlangıcında tamamlanır. Çiçekler 1-7 günlerde nektar üretir (Şekil 8.24b). Çiçeklerin çoğu bu dönemin sonunda polenlerinin %90'ından fazlasını serbest bırakmış olurlar. Stigmalar en azından kırmızı fazın ikinci gününe kadar polenlere alıcıdırlar, fakat kırmızı fazın ilk gününden sonra stigmaya ulaşan polenler nadiren yumurtaları döller. Dolayısıyla, çan kuşlarının veya diğer tozlaştırıcı kuşların kuvvetle yeşil çiçekleri tercih etmeleri ve nektarsız kırmızı çiçekleri tamamen ihmal etmeleri sürpriz değildir (Delph ve Lively 1985).

Neden bu ağacın çiçekleri renk değiştirir? Birçok bitki üzerinde yapılmış araştırmaların ışığında verilecek genel bir cevap, renk değişiminin tozlaştırıcılara çiçeklerin artık bir hediye sunmadıkları uyarısını veren bir işaret olarak gördüğüdür (daha fazla bilgi için bkz. Delph ve Lively 1989). Bu mesaja dikkat eden tozlaştırıcılar, olmayan hediyeyi aramak için zaman harcamayarak, beslenme etkinliklerini arttırabilirler. Diğer taraftan, her bir bitki bundan yarar sağlayacaktır. Çünkü, eğer tozlaştırıcı beslenme etkinliğini arttıracak olursa polen transfer etme etkinliğini de arttıracaktır. Yani, tozlaştırıcılar ya alıcı olmayan stigmalar üzerinde canlı polen ya da alıcı stigmalar üzerine cansız polen bırakmayacaklardır.

Ancak, bu cevap kısmen tatmin edicidir. Neden *F. excorticata* tozlaşma tamamlandıktan hemen sonra çiçeklerini dökmez? Çiçeklerin dökülmesi artık sunulacak bir hediyenin olmadığı şeklinde tozlaştırıcılara teredütsüz bir sinyal verecek ve bu metabolik olarak kırmızı çiçeklerin günlerce tutulmasından daha az maliyetli olacaktır. Tozlaşma sonrasında da çiçeklerin tutulması yanlış uyum gibi görünmektedir.

Lynda Delph ve Curtis Lively (1989), *F. excorticata*'nın çiçeklerini dökmek yerine neden onları tuttuklarına (ve kırmızıya dönüştürdüklerine) ilişkin iki hipotezi dikkate aldılar. Birincisi, kırmızı çiçekler tozlaştırıcıları bizzat kendilerine olmasa da, üzerinde bulundukları bitkiye çekebilirler. Tozlaştırıcı bir kez ağaca yöneldiğinde, ağaçta halen var olan yeşil çiçeklerle beslenebilir. Böylece kırmızı çiçeklerin tutulması, onları tutan bir bitkinin toplam tozlaşma etkinliğini arttırabilir. Eğer bu hipotez doğru ise, o zaman kırmızı çiçeklerle kuşatılmış yeşil çiçekler, kuşatılmayanlara göre daha fazla polen almalıdırlar. Delph ve Lively bazı ağaçlardan kırmızı çiçekleri uzaklaştırarak ve diğer bazılarından da uzaklaştırmayarak, veya bir ağaçtaki bazı dallardan kırmızı çiçekleri uzaklaştırıp diğerlerinden uzaklaştırmayarak bu hipotezi sınadılar. Sonra, araştırmacılar kırmızı çiçeklerin uzaklaştırıldığı ve uzaklaştırılmadığı ağaç ve dalları bırakılan polen miktarları açısından karşılaştırdılar. Ancak, önemli bir farklılık bulamadılar. Dolayısıyla, tozlaştırıcı cezbetme hipotezi *F. excorticata*'da kırmızı çiçeklerin neden tutulduğunu açıklamamaktadır.

Delph ve Lively'nin dikkate aldıkları ikinci hipotez ise, fizyolojik sınırlayıcılığın *F. excorticata*'yı çiçeklerini olduğundan daha önce dökmesini engellediği şeklindeydi. Bu fizyolojik sınırlama polen tüpünün büyümesidir. Polen tanesi bir stigmaya konduktan sonra çimlenir. Çimlenmiş polen tanesi stilustan ovaryuma ulaşan bir tüp oluşturur. Polen tanesinin iki spermi bu tüpü geçerek ovaryuma ulaşır ki, burada spermlerden biri yumurtayı döller. Özellikle *F. excorticata* gibi uzun bir stilusa

Tablo 8.3 ***Fuschsia excorticata*'da polen tüpü büyümesi**

Tozlaşmadan itibaren gün	**1**	**2**	**3**	**4**
Toplam 10 çiçekten polen tüpü bulunduranların yüzdesi	0	20%	100%	100%

Kaynak: Delph ve Lively (1989).

sahip bir bitkide, polen tanesinin büyümesi zaman alır. Eğer bitki, polen tüpünün ovaryuma ulaşabileceği zamandan önce çiçeklerini dökecek olursa, sonuç hiç tozlaşamamış olmaktan farklı olmayacaktı. Delph ve Lively, elle 40 çiçeği tozlaştırdılar. Tozlaştırmadan 24 saat sonra çiçeklerin 10'unu yoldular, disekte ettiler ve polen tüpünün ovaryuma ulaşıp ulaşamadığına mikroskop altında baktılar. Yine, 48 saat sonra aynı işlemleri diğer 10 çiçekte ve sonrasında aynı biçimde tekrarladılar. Sonuçlar Tablo 8.3'te verilmiştir. Polen tüpünün ovaryuma ulaşması yaklaşık üç gün almaktadır.

Uyumsal gibi görünen özellik veya davranışlar, fizyolojik veya mekanik olarak imkansız olabilir.

Bu sonuçlar fizyolojik sınırlama hipotezi ile uyumludur. *F. excorticata* polen alımından üç gün sonrasına kadar çiçek dökme sürecine başlayamamaktadır. Çiçek dökülmesi ovaryum ve çiçek arasında absisyon zonu denen bir yapının oluşumunu gerektirir (Şekil 8.24a) Absisyon zonu ovaryum ve çiçek arasında bir bölme oluşturan birçok hücre tabakasından oluşur. *F. exorticata*'da absisyon tabakasının oluşumu en az 1,5 gün alır. Bu nedenle bitki tozlaşmanın tamamlanmasını takiben en az 4,5 gün çiçeklerini tutmak zorundadır. Gerçekten bitki tozlaşma sonrasında çiçeklerini 5 gün kadar tutar. Delph ve Lively, *F. excorticata*'da çiçek rengi değişiminin, çiçeklerin tutulmasını gerektiren fizyolojik sınırlanmayı telafi eden bir adaptasyon olarak evrimleştiğini savunurlar. Bitkilerin çiçeklerini tutma zorunda oldukları düşünülürse, seçilim, tozlaştırıcılarına dallarındaki alıcı veya alıcı olmayan çiçekleri ayırt edici mesajları verebilen bireylerin lehine işleyecektir. Tozlaştırıcılar getirdikleri polenleri alıcı stigmalar üzerine bırakacak ve buradaki canlı polenleri de alıp başka bitkilere götüreceklerdir.

Otçul Bir Kınkanatlıda Konak Değişimi: Genetik Varyasyon Yoksunluğu Nedeniyle Sınırlanma

Daha önceki birçok bölümde, kalıtsal varyasyonun doğal seçilim yoluyla evrimde hammadde olduğuna işaret etmiştik. Doğal seçilim adaptasyonlar üretme süreci olduğundan, kalıtsal varyasyonda aynı zamanda adaptasyonların şekilleneceği hammaddedir. Tersi düşünüldüğünde, sadece genetik varyasyondan yoksun oldukları için, populasyonlar belirli uyumları evrimleştirmekten alıkonulabilirler.

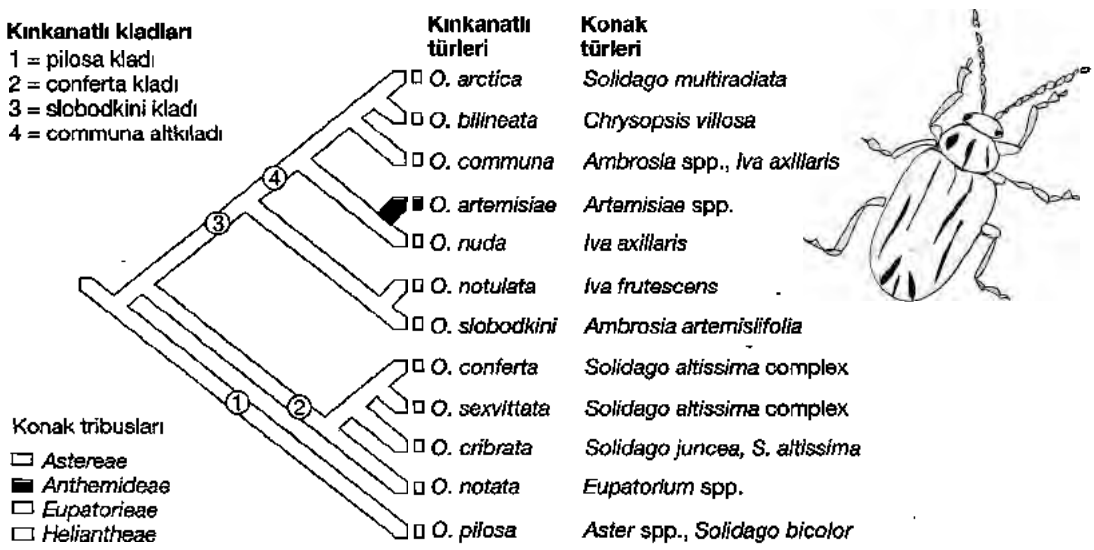
Bu durumu uç bir örnek ile açıklamaya çalışalım. Domuzlarda uçma yeteneği evrimleşmemiştir. Uçmanın domuzlar için iyi bir uyum olacağını hayal edebiliriz. Uçma yeteneği domuzlara, avcılarından kaçma ve tercih ettikleri besinleri daha kolay arama ve bulma imkanı verebilirdi. Ancak, domuzlar uçamaz, çünkü omurgalı gelişim programı aynı omuzlardan hem bir ayak hem de bir kanat oluşmasını sağlayacak kalıtsal varyasyondan yoksundur. Şüphesiz diğer omurgalılarda uçma yeteneği evrimleşmiştir. Yarasa ve kuşlarda gelişimsel program ön üyeyi bir ayaktan bir kanada dönüştürecek şekilde değişime uğramıştır: bu hayvanların her ikisinde de vücuttan tamamen yeni bir üye filizlenmez. Domuzlar için çok yazık.

Domuzların uçması çarpıcı ancak sonuçta önemsiz, bir örnektir. İstenen adaptasyon hiç de gerçekçi değildir. Douglas Futuyma ve arkadaşları genetik varyasyon eksikliğinin adaptasyonları sınırlayıp sınırlamadığını belirlemek için daha gerçekçi ve anlamlı bir örneği araştırdılar (Funk vd. 1995, Futuyma vd. 1995 ve orada verilen diğer referanslar). Futuyma ve arkadaşları *Ophraella* cinsine ait yaprak yiyen türlerce konak olarak kullanılan bitkileri araştırdılar. Bu küçük kınkanatlı türlerinin her biri, larva ve ergin olarak, bir veya yakın akraba birkaç komposite (ayçiçeğinin dahil olduğu ve Asteraceae denen bitki familyası) türünün yaprakları ile beslenirler. Konak bitkilerin her biri otçullara karşı savunma işlemi gören özgün birer toksik kimyasal karışım üretirler. Kınkanatlılar açısından, belirli bir konak bitki üzerinde yaşama yeteneği, beslenme ve yumurta bırakmak için uygun yer olarak o bitkiyi tanıyabilme ve de bitkinin salgıladığı kimyasal zehirleri detoksifiye edebilme yeteneğini de kapsayan kompleks bir adaptasyondur.

Bu 12 yaprak kınkanatlısı için hesaplanan bir filogeni Şekil 8.25'te verilmiştir. Şekil, aynı zamanda her bir kınkanatlı için konak bitki türlerinin listesini de vermektedir. Kınkanatlı cinsinin evrimsel geçmişi, bir konak bitkiden diğer bir konak bitkiye olan birçok konak değişimini içermektedir. Konak değişimlerinden dördü nispeten uzak akraba bitki türleri arasında gerçekleşmiştir. Bunlar Asteraceae familyasının bir tribusundan diğer bir tribusuna olan değişimleri içermektedir. Bu değişimler filogenetik ağaçta gölgeli dallar ile gösterilmiştir. Konağının ait olduğu cins içindeki yeni bir konağa geçiş, ya da atasal konağa yakın akraba cinse dahil yeni bir konağa geçişleri kapsamaktadır.

Akrabalarından bir tanesi tarafından kullanılan konak bitki ve kınkanatlı türü birliğinin her biri, gerçekleşmesi olası, fakat gerçekleşmemiş, bir konak değişimi için mantıklı bir evrimsel senaryoyu temsil eder. Örneğin, kınkanatlı *Ophraella arctica* konağını *Iva axillaris*'e değiştirmiş olabilir. Futuyma ve arkadaşları, diğer bazıları hipotetik kalsa da, bazı türlerde neden konak değişiminin gerçekleştiğini açıklamaya giriştiler. İşte iki hipotez:

Hipotez 1: Tüm konak değişimleri genetik olarak olasıdır. Yani, her bir kınkanatlı türünün, en azından bazı bireyleri, her potansiyel konak türü üzerinde beslenme ve varlığını devam ettirmesini sağlayacak beslenme ve detoksifikasyon



Şekil 8.25 Yaprak kınkanatlısı *Ophraella* cinsinin filogenisi Dallar üzerindeki rakamlar kınkanatlı evrimsel ağacındaki ana dalları göstermektedir. Renkli dallar konak türlerinin ait olduğu tribusları gösterir. Kınkanatlı cinsinin evrimsel geçmişinde tribus düzeyinde dört konak değişimine sahiptir. Futuyma vd. (1995)'den. Copyright ©1995, Evolution. Derginin izni ile basılmıştır.

mekanizmaları ile ilgili yeterli genetik varyasyona sahiptir. Eğer birkaç birey yeni konak üzerinden besleniyor ve hayatta kalabiliyor ise, bu bireyler yeni konağa iyi adaptasyon sağlayan yeni bir kınkanatlı populasyonu için kurucu bireyler olacaklardır. Tüm konak değişimleri genetik olarak olası olduğundan, gerçekleşmiş konak değişim modelleri ekolojik şartlarca ve şansa bağlı olarak belirlenmişlerdir. Ekolojik unsurlar, kınkanatlı türlerinin coğrafik yayılış alanındaki çeşitli konak bitkilerin bollukları ve her bir konak türüyle ilişkili avcı ve rekabetçileri içeriyor olabilir.

Hipotez 2: Çoğu konak değişimleri genetiksel olarak olası değildir. Yani, çoğu kınkanatlı türü, her bir bireyinin, varsa sadece birkaç konak tür üzerinde beslenme ve yaşamasına izin verecek, beslenme detoksifikasyon mekanizmalarında yeterli genetik varyasyondan yoksundurlar Mevcut konak değişim modelleri, büyük oranda genetik olarak olası olma ile belirlenmiştir. Genetik olarak olası konak değişimleri gerçekleşmiş, genetik olarak olası olmayan konak değişimleri gerçekleşmemiştir.

Biz bu hipotezleri zıt hipotezler olarak sunduk. Aslında, gerçek neden kesin olarak, mevcut konak değişim modelleri genetik sınırlanmalar, ekolojik faktörler ve şans gibi unsurların karışımlarının bir sonucudur. Futuyma ve arkadaşlarının aradıkları şey, genetik sınırlandırmanın en azından modelin bir parçası olduğunu gösteren kesin kanıtlardı.

Futuyma ve arkadaşları, başka potansiyel konaklar üzerinden beslenmek ve yaşamak için, kınkanatlıların ne kadar genetik varyasyon bulundurduklarını belirleyecek sayısal bir genetik yaklaşım kullandılar (bkz. Bölüm 7). Araştırmacılar, Şekil 8.25'te verilen dört kınkanatlı türünün altı konak bitki ile denendiği değişik kombinasyonlar çalıştılar. Futuyma ve arkadaşlarının testleri, potansiyel konak türleri

Tablo 8.4 Potansiyel konak bitkiler üzerinde larva veya ergin beslenmesinde genetik varyasyon varlığı için yapılan testlerin özeti

(a) Konak bitki akrabalık ilişkisine göre larva ve ergin beslenmesi için genetik varyasyon testleri

	Genetik varyasyon var mı?	
Test edilen kınkanatlının üzerinde beslendiği bitki . . .	**Evet**	**Hayır**
. . . asıl konağı ile aynı tribusa dahil	7	1
. . . asıl konağı ile aynı tribusa dahil değil	14	17

Sonuç: Kınkanatlı asıl konağına akraba bir potansiyel konak üzerinde test edildiğinde beslenme için genetik varyasyonun varlığı daha olasıdır.

(b) Kınkanatlı türleri arasındaki akrabalık ilişkisi ile larva ve ergin beslenmesinde genetik varyasyon testleri

	Genetik varyasyon var mı?	
Test edilen kınkanatlının üzerinde beslendiği bitki . . .	**Evet**	**Hayır**
. . . aynı ana klada dahil bir kınkanatlının konağıdır	12	4
. . . farklı bir ana klada dahil bir kınkanatlının konağıdır	9	14

Sonuç: Kınkanatlı yakın akraba bir kınkanatlının asıl konağı üzerinde test edildiğinde beslenme için genetik varyasyon varlığı daha muhtemeldir.

Kaynak: Futuyma vd. (1995)'deki Tablo 7. Copyright © 1995, Evolution. Derginin izni ile basılmıştır.

üzerinden beslenmek ve hayatta kalmak için, kınkanatlı türlerinin çoğunda düşük bir genetik varyasyon olduğunu ortaya koydu. Bir kınkanatlı türünün larva veya erginlerinin potansiyel bir konak bitkiyi tanıyıp onunla beslenip beslenemeyeceği ile ilgili 39 testin 18'inde, araştırmacılar beslenme için genetik varyasyona ilişkin hiç kanıt bulamadılar. Araştırmacılar, larvaların potansiyel konak bir bitki üzerinde yaşayıp yaşayamayacağına ilişkin 16 testin 14'ünde hayatta kalma için genetik varyasyon kanıtına rastlamadılar.

Populasyonlar bazen belirli adaptasyonların evrimleşmesi için hammadde sağlayabilecek genetik varyasyondan yoksundurlar.

Sonuçlar en azından Hipotez 2'nin kısmen doğru olduğunu göstermektedir. Diğer yönüyle, birçok uygun konak değişimi genetik olarak olası görülmemektedir. Futuyma ve arkadaşları larva ve erginde beslenmeye ilişkin genetik varyasyon verilerinde modeller arayarak Hipotez 2 için ek bir test uyguladılar. Eğer Hipotez 2 doğru ise, o zaman bir kınkanatlı türünün mevcut konağına yakın akraba yeni bir konak üzerinden beslenmesi için yeterli genetik varyasyon göstermesi daha olasıdır. Futuyma ve diğerlerinin verileri bu tahmini doğrulamaktadır (Tablo 8.4a). Aynı şekilde, eğer Hipotez 2 doğru ise, o zaman bir kınkanatlı türünün, yakın akraba diğer bir kınkanatlı türünün şimdiki konağı olan, yeni bir potansiyel konak üzerinde beslenmesini sağlayacak genetik varyasyona sahip olması daha olasıdır. Futuyma ve diğerlerinin verileri bu tahmini de doğrulamaktadır (Tablo 8.4b). Futuyma ve arkadaşları Hipotez 2'nin en azından kısmen doğru olduğu sonucuna vardılar. Kınkanatlı cinsi *Ophraella*'daki konak değişimleri öyküsü, evrimsel değişim için gerekli, sahip olunan varyasyon ile sınırlandırılmıştır.

8.8 İlginç Sorular Sormak İçin Stratejiler

Bu bölüme evrim çalışan biyologların, organizmal yapı ve fonksiyonlarla ilgili hipotezleri sınamada kullandıkları yaklaşımların bir derlemesi ile başladık. Ancak, bir hipotezi sınamak iyi bir araştırma projesinin ikinci yarısıdır. İlk yarı, başlangıçta iyi bir hipotez formüle etmektir. Sınamaya değer bir hipotez formüle etmek demek, ilginç sorular sormak ve sonra cevaplar hakkında uzmanca tahminler yapmaktır. Bu bölümü evrim konusunda güzel sorular sorma stratejilerin bir özeti ile bitireceğiz.

Güzel soruların nasıl sorulacağını öğrenmek, onları nasıl cevaplayacağını öğrenmek kadar önemlidir.

- Doğa tarihini çalışın. Tanımlama çalışmaları açıklanmayı bekleyen yeni moddelerin keşfine yol açabilir. Zürafaların boynu veya *Zonosemata*'nın kanat titreştirme gösterisi gibi doğadaki bazı şeyler aniden olarak ortaya çıkar ve bir açıklama isterler. En zor bilimsel buluşların bazıları, bir araştırmacı bir organizmayı alıp, hakkında bir şeyler öğrenmeye çalıştığında gerçekleşir.
- Geleneksel bilgelikleri sorgulayın. Geleneksel bilgelikler çoğunlukla test edilmemiştir. Simmons ve Scheepers'in zürafalar üzerindeki çalışmalarını bu kadar çekici hale getiren şey, çalışmanın uzun süre gerçek olarak kabul edilen uyumsal bir senaryoyu temelden sarsmasıdır.
- Popüler hipotezler veya araştırma tekniklerinin temelinde yatan varsayımları sorgulayın. Felsenstein'in bir karşılaştırmalı analiz metodu geliştirmesi, geleneksel karşılaştırmalı metotların bizzat kendi varsayımlarını ihlal ettiğinin anlaşılmasını ortaya koymuştur.
- Soruları alandan alana veya taksondan taksona aktaracak analojiler kurun. Eğer büyük grupluluk yönünde evrimleşen meyve yiyen yarasalar ve uçan tilkiler aynı zamanda vücut büyüklüğüne oranla büyük testislere sahip olma yönünde de evrimleşmişlerse, aynı şey neden diğer hayvanlar için doğru olmasın?
- Neden sorusunu sorun. Uzlaşılar ve sınırlanmalarla ilgili derlediğimiz çalışmalar, çalıştıkları organizmaların uyumsal olabilecek bazı fonksiyonları yapamadıklarını düşünen araştırmacılarca fark edilmiştir.

Özet

Evrimsel biyolojinin başlıca çalışma alanlarından biri, organizmaların form ve fonksiyonlarını analiz ederek belirli özelliklerin uyumsal olup olmadığını ve eğer uyumsal iseler neden uyumsal olduklarını belirlemektir. Bir özelliğin uyumsal olup olmadığını ortaya koymak için, araştırmacılar özelliğin nasıl kullanıldığını ve özelliği taşıyanların taşımayanlara göre neden daha yüksek bir uyum gücüne sahip olduğu hakkında hipotezler formüle etmek zorundadırlar. Hiçbir hipotez sadece mantıklı görüldüğü için kabul edilemeyeceğinden, araştırmacılar hipotezlerini sınamak zorundadırlar. Araştırmacılar, öngörülerde bulunmak için hipotezlerini kullanır ve sınamalar yoluyla veriler toplayarak öngörülerinin doğru olup olmadığını kontrol ederler.

Araştırmacılar, hipotezleri sınayacak verileri toplamada değişik yöntemler kullanırlar. En güçlü metot kontrollü deney metodudur. Kontrollü deneylerde, araştırılan bir değişken dışında her şeyin aynı olduğu organizma grupları kullanılır. Deney ile değişkenin, hayatta kalma veya üreme başarısı yönünden gruplar arasında herhangi bir farklılığa neden olup olmadığı güvenilir olarak tanımlanabilir. Deneyler pratik değilse, hipotezi sınamak için dikkatli gözlemsel çalışmalar anlamlı veriler sağlayabilir. Son olarak, tür karşılaştırmaları varsayımları doğrulama veya yanlışlama için kullanılabilir.

Adaptasyonlar analiz edilirken organizmaların komplike olduğunu unutmamalıyız. Bireyler fenotipik olarak esnek olabilirler, dolayısıyla genetik olarak aynı olan bireylerin, farklı ortamlarda verdikleri dölleri farklı fenotiplere sahip olabilirler. Belirli bir özelliğin işlevi evrimsel süreçte değişebilir ve bu fonksiyon zıt çevresel veya fiziksel taleplerin bir uzlaşmasını yansıtıyor olabilir. Son olarak, populasyonlar yaşadıkları ortama tam olarak uyum sağlayacak kalıtsal varyasyondan yoksun olabilirler. Bu ve benzeri diğer komplikasyonlar evrimsel biyolojinin güncel araştırma konularıdır.

Sorular

1. Greene ve arkadaşlarının testlerini, kanatları kesilmiş ve sonra tekrar yapıştırılmış tefritid sineklerle yapmaları neden önemlidir?
2. Huey vd.'lerinin deneyinde, aşırı üşüme riski bulunmasına rağmen, yılanlar sıklıkla kalın taşların altına gizlenmeyi seçerler. Yılanların bazen neden kalın taşları seçtikleri konusunda iki hipotez geliştirin. Hipotezleriniz sınanabilir nitelikte midir? Her iki hipoteziniz de kalın taşları seçme davranışının uyumsal olduğunu mu varsaymaktadır?
3. Gekolar gündüz yerine gece aktif olmaları ile alışılmıştan farklı hayvanlardır. Gekoların gece vücut ısısını düzenleme davranışlarını yerine getirirken karşılaşabilecekleri zorlukları tanımlayınız. Hareket için gündüzcül kertenkelelere göre, gekoların nasıl bir optimal ısıya (aynı, daha düşük veya daha yüksek) sahip olduğunu varsayıyorsunuz? Huey vd. (1989a) çalıştıkları gekoların optimal ısılarının tipik gündüzcül kertenkelelerle aynı olduğunu buldular (araştırmacıların kendi hipotezlerine ters bir bulgu). Siz bir açıklama düşünebiliyor musunuz?
4. De Meester'in çalıştığı göllerden biri olan Citadelpark Gölüne balık salındığını farz edin. Citadelpark Gölü'ndeki *Daphnia*'ların fenotipik esnekliğinde nasıl bir değişiklik olacağını öngörüyorsunuz? Öngörülerinizi sınamak için yapmanız gereken gözlemleri tanımlayınız.
5. Memeli kulağının evrimsel geçmişini ortaya koymak için hem fosil hem de embriyolojik kanıtları tanımladık. Birçok durumda her iki kanıt setine sahip olma lüksümüz yoktur. Örneğin, yarasalarda kanatların evrimi için embriyolojik kanatlar var, ancak fosil kanıtlar azdır; veya *Triceratops*'un boyun fırfırları için fosil kanıtlar var, ancak embriyolojik kanıtlar azdır. Size göre bir özelliğin evrimsel öyküsünü saptamak için her iki veri çeşidi gerekli midir? Yalnız başına fosil veriler (veya embriyolojik veriler) memeli ortakulak kemiklerinin ilkin omurgalıların hiyomandibula, kuadrat ve artikular kemiklerinden evrimleştiğine inanmanız için yeterli midir? Eğer iki veri seti birbirini yalanlıyorsa siz ne düşünürdünüz?
6. Kafatası üzerinde kulak zarının yerleşeceği belli bir yer olmadığından, öyle görülüyor ki ilkin dörtüyeliler henüz bir kulak zarına sahip değillerdi. Ayrıca, bu hayvanlardaki özengi kemiği nispeten daha ağır bir kemikti ve dolayısıyla yüksek frekanslı titreşimlerin iyi iletmesi olası değildi. Ancak, özengi kemiği titreşimleri iç kulağa iletmek için iyi bir pozisyondaydı. İlkin dörtüyelilerin zemine yakın duran yatay bir vücut pozisyonuna sahip olduğu ve iri kafalarını sıklıkla doğrudan yere koydukları düşünülmektedir. Bunu akılda tutarak, *Acanthostega*'nın nasıl bir "işitme" yeteneğine sahip olduğu üzerinde spekülasyonlar yapınız. Düşünceleriniz sınanabilir nitelikte midir?
7. Belirli bir vücut büyüklüğüne sahip olmanın zararları ve faydalarını düşünün. Örneğin, bir fare zarar görmeden 9 metrelik bir yükseklikten düşebilir. Ancak, 9 metrelik

yükseklikten düşen bir insan muhtemelen yaralanır ve aynı yükseklikten düşen bir fil muhtemelen ölür. Son olarak, *Tyrannosaurus rex*'in kemik uzunlukları ile ilgili yapılan bir çalışma, *T. rex*'in her hızlı koştuğunda tökezleyeceğini, belki de öleceğini ortaya koymuştur (Farlow, Smith ve Robinson 1995). Bu bedeller ödenmesine karşın, neden büyük vücutluluk evrimleşmiştir? Siz de küçük vücutlu olmanın bazı dezavantajlarını sayabilir misiniz? Düşüncelerinizi nasıl sınayabilirsiniz?

8. Daha önce bilinmeyen iki büyük adayı keşfeden bir kaşif olduğunuzu düşünün. Her bir ada, başka hiçbir yerde bilinmeyen bir çalı türü populasyonuna sahiptir. A adasındaki çalılar, yapraklarında yüksek konsantrasyonda kimyasal bir zehir bulundurmaktadırlar. B adasındaki çalılar zehirsiz yenilebilir yapraklara sahip olsun. Adalar birçok yönden birbirinden farklıdırlar. Örneğin A adası B adasına göre, daha düşük bir yağış oranına ve daha soğuk kışlara ve B'de bulunmayan bitkilerle beslenen böceklere sahip olsun. Ayrıca A adası, geniş bir muntyak (çalı yemeyi seven küçük bir tropik geyik) populasyonuna sahip olsun. Muntyakların, yaprak toksinlerinin evrimleşmesine neden olan seçilim baskısı olduğunu öngörüyorsunuz. Hipotezinizi nasıl sınayabilirsiniz? Düşünebileceğiniz alternatif hipotezler neler olabilirdi? Ne tür veriler hipotezinizi, ne tür veriler alternatif hipotezleri yalanlardı?

9. Paleontolojinin uğraşlarından biri, yeni bir özelliğin, milyonlarca yıl önce, bir evrimsel soy hattında yaygınlaşmasına neden olan seçici hakimiyeti tanımlamaktır. Klasik bir örnek, otçul memelilerde yüksek taç kısımları olan dişlerin evrimidir. Bu dişler, uzun otlardaki silis partikülleri gibi besindeki aşındırıcı partiküllere karşı, ekstra bir koruma sağlar. Yüksek taçlı dişler, Miyosen'den bu yana antiloplar, kangurular, atlar ve tavşanların da dahil olduğu düzinelerce memelide bağımsız olarak evrimleşmiştir. Yüksek taç kısımları olan dişlerin evrimi için iki hipotez:
   a. Otların evrimine bağlı olabilir.
   b. Besindeki sert madde miktarının artışına bağlı olabilir.

   Bu hipotezlerin her ikisi de sınanabilir nitelikte midirler? Ne tür veriler bu ayrımı yapmaya yardımcı olabilir? (Bu örnekle ilgili daha fazla bilgi için MacFadden 1997, MacFadden vd. 1999'a bakınız.)

10. İnsan deri rengini düşünün. Bu özellik kalıtsal varyasyon gösterir mi? Fenotipik esneklik gösterir mi? Bu özellik için genotip-çevre etkileşimi var mıdır? Her bir fenomen (bilinmezi) anlatan örnekler verin. İnsan populasyonunda deri rengi için fenotipik esneklik evrimleşebilir mi? Nasıl?

11. *Begonia*'lardaki örnekler (Seksiyon 8.7) organizmaların sıklıkla zıt seçilim baskıları arasında kaldığını göstermiştir. Keza, aşağıdaki örneklerin her biri birçok doğal seçilim baskısı arasındaki sert savaşı göstermektedir. Her bir örnek için, hangi seçilim baskılarının tanımlanan özelliği koruyabileceğini ve hangilerinin zıt olarak işleyebileceğine ilişkin hipotezler önerin.
   Bir erkek mos (bir tür geyik) her yıl kemikten yapılmış yeni boynuzlar büyütür.
   Douglas-çamı ağacı 18 daha uzun olabilir.
   Bir termit bağırsağı selüloz sindiren mikroorganizmalarla doludur.
   Akçaağaçlar sonbaharda tüm yapraklarını kaybeder.
   Bir erkek güve, dişi feromonlarını bulmaya yarayan kocaman antenlere sahiptir.
   Bir midye erginleştiğinde, kendisini sürekli olarak bir kayaya yapıştırır.

12. Schemske ve Ågren (1995) deneylerinde gerçek çiçekler yerine yapay çiçekler kullandılar (Seksiyon 8.7). Yapay çiçek kullanmanın avantajları ne idi? (En az iki tane önemli avantajı var.) Dezavantajları ne idi?

13. Popüler medya sıklıkla evrimi, kesin bir amacı olan öngörülebilir bir süreç olarak sunar. Örneğin "Star Trek: Voyager" filminin bir bölümünde, kaptan gemi bilgisayarına, K-T yokoluşundan önce hadrozorların (iki ayak üzerine yürüyen dinazorlar) Dünya'dan alınıp başka bir gezegende evrimleşmesi durumunda olası "evrimsel seyrin" nasıl olacağını göstermesi için gemi bilgisayarına komut verir. Hadrozorların yeni ortamı ile ilgili hangi bilgiler en iyi varsayımı yapmak için yararlı olurdu? Bir organizma üzerinde seçilime neden olacak değişik faktörleri ve mutasyon, göç ve genetik sürüklenmenin ne olduğunu bildiğinize göre, uzun süreli bir evrimsel süreci doğru olarak tahmin etmenin teorik olarak mümkün olduğunu sanıyor musunuz?

14. Bazı lisans programlarında uygulanan sınavlarda, öğrencilerin cevaplamak isteyecekleri 20 soruyu kendilerinin hazırlamaları istenir. Sonra, öğrenci grupları kendi aralarında soruları tartışır ve cevaplamak için en ilginç olanı seçmek üzere birbirlerine yardımcı olurlar. En ilginç soruya karar vermek için birçok kriter vardır. Soru yeni midir? Kapsamlı ve önemli bir konuya işaret etmekte midir? İrdelemek yeni soruları akla getirir mi? Uygulanabilir midir veya yeni bir tekniğin geliştirilmesi ile uygulanabilir mi? Şimdi böyle bir sınavı siz aranızda yapın.

Kaynak Araştırması

15. Bilimsel makaleleri değerlendirmede önemli hususlardan biri, verilerle ilgili yazarların gözden kaçırmış olabileceği diğer açıklamalara bakmaktadır. Aşağıda, verilen makalelerde veriler için farklı açıklamalar yapmaya çalışın:

Benkman, C. W., and A. K. Lindholm. 1991. The advantages and evolution of a morphological novelty. *Nature* 349: 519–520.

Soler, M., and Møller, A. P. 1990. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343: 748–750.

Son olarak, tüm yönleri ile değerlendirildiğinde, bilimsel tartışmanın nasıl daha iyi bilimle sonuçlandığına bir örnek olarak, Soler ve Møller'in çalışmasını derleyen şu kaynağı inceleyin.

Lotem, A., and Rothstein, S. I. 1995. Cuckoo-host coevolution: From snapshots of an arms race to the documentation of microevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 436–437.

16. Fosil kayıtlar, geleneksel olarak, evrimsel geçmişle ilgili soruları sormak için ana veri kaynaklarından biri olmuştur. Maalesef fosil kayıtları tam değildir ve tüm soruları cevaplayamamaktadırlar. Yeni moleküler ve genetik analiz teknikleri bazen daha kullanışlı görünmektedir. Sonuç olarak, paleontologlar fosil kayıtların "yararlılığını" daha fazla savunma durumunda kalmışlardır. Bu hususu daha iyi keşfetmek için aşağıda verilen makaleleri okuyun.

Foote, M. 1996. Perspective: Evolutionary patterns in the fossil record. *Evolution* 50: 1–11.

Benton, M. J., and G. W. Storrs. 1994. Testing the quality of the fossil record: Paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111–114.

Norell, M. A., and M. J. Novacek. 1992. The fossil record and evolution: Comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690–1693.

17. Erkek dikence balıkları, kendi yumurtalarıymış gibi büyütmek için diğer erkeklerin yuvalarından yumurta çalarlar. Sievert Rohwer yumurta çalmanın bir kur stratejisi olduğunu ileri sürmüştür. Aslında, erkekler kendi eşleri ile yaptıkları üreme yatırımını çalıp, kendi üreme aktivitesini desteklemeyi sürdürmede kullanmak için sıklıkla kendi yuvalarından yumurta yerler. Diğer taraftan, dişiler önceden başka dişilerce bırakılmış yumurtaların bulunduğu yuvalara yumurta bırakacaklardır ve bu yolla kendi yumurtaları için olası olan riskleri azaltacaklardır. Bir dişinin önceden yumurta bulunduran bir yuvayı tercih etmesi demek, yuvalarında yumurta olmayan erkeklerin çekiciklerini artırmak için diğer erkeklerden yumurta çalmaları demek olacaktır. Bakınız:

Rohwer, S. 1978. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *American Naturalist* 112: 429–440.

Kuşlardaki benzer bir olgu için bakınız:

Gori, D. F., S. Rohwer, and J. Caselle. 1996. Accepting unrelated broods helps replacement male yellow-headed blackbirds attract females. *Behavioral Ecology* 7: 49–54.

18. Herbivor (otçul) bir böceğin avcılarına karşı bir savunma mekanizması geliştirmesi için, kendi konağının kimyasal silahlarını bir sinyal olarak kullandığı ilginç bir fenotipik esneklik örneği için bakınız:

Greene, Erick. 1989. A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* 243: 643–646.

19. Parazitlerin karşılaştıkları zorluklardan biri, bir konaktan diğerine geçmedir. Bu zorluk özellikle yaşam döngüsünün her bir evresini farklı konaklarda geçiren parazit türleri için potansiyel bir seçilim ajanıdır. Parazitlerde bir konaktan diğerine dağılımını kolaylaştırmak için hangi adaptasyonların bulunmasını bekleyebilirsiniz? Parazitlerin kendi konaklarının davranış veya görüşlerini manipule ettiği dramatik bir örnek için bakınız:

Tierney, J. F., F. A. Huntingford, and D. W. T. Crompton. 1993. The relationship between infectivity of *Schistocephalus solidus* (Cestoda) and antipredator behavior of its intermediate host, the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behavior* 46: 603–605.

Lafferty, K. D., and A. K. Morris. 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. *Ecology* 77: 1390–1397.

Bakker, T. C. M., D. Mazzi, and S. Zala. 1997. Parasite-induced changes in behavior and color make *Gammarus pulex* more prone to fish predation. *Ecology* 78: 1098–1104.

20. Kahverengi başlı sığır kuşları (*Molothrus ater*) yumurtalarını başka kuşların yuvalarına bırakır ve bu durum yuva parazitliği olarak tanımlanır. Bu strateji başarılı olursa, konak kuşlar sığır kuşunun yumurtalarını kendi yumurtalarıymış gibi kabul eder ve sığır kuşunun civcivlerine bakarlar. Strateji başarısız olursa, konak kuş sığır kuşu yumurtalarını bir hilekar olarak kabul eder ve yuvadan dışarı atar. Herhangi bir konak neden sığır kuşu yumurtalarını yuvalarına kabul eder? Başka bir türün yavrularına bakmalarının açık olarak bir bedeli olduğuna göre yumurta kabul etme yanlış bir adaptasyondur. Evrim çalışan biyologlar, bazı konakların neden sığır kuşu yumurtalarını kabul ettiklerini açıklamak için iki alternatif hipotez önermişlerdir. Evrimsel geri kalmışlık hipotezi, yumurtaları kabul eden türlerde sadece atma davranışı henüz evrimleşmediğinden yumurtaların kabul edildiğini iddia eder. Konak tür ya ret etme davranışının evrimleşmesini sağlayacak genetik varyasyondan yoksundur ya da konak tür çok yakın zamanda sığır kuşunun yuva parazitliğine maruz kalmıştır ve bu nedenle böyle bir davranışın gelişmesi için yeterli zamanda sahip olamamıştır. Evrimsel denge hipotezi, sığır kuşu yumurtalarını kabul eden konak türlerin temel bir mekanik zorluk nedeniyle bunu yaptığını iddia eder: bunların gagaları bir sığır kuşu yumurtasını kavrayamayacak kadar küçüktür ve eğer sığır kuşu yumurtasını delmeye çalışacak olursa bu sırada çok sayıda kendi yumurtasını tahrip edebilir. Bu zorluk nedeniyle, konak tür kötüler arasında en iyiyi yapacak bir stratejiye sahip olarak evrimleşti. Bu iki alternatif hipotezi nasıl test edeceğinizi düşünün. Sonra şu kaynaklara bakınız:

Rohwer, S., and C. D. Spaw. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: A comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 1988: 27–36.

Rohwer, S., C. D. Spaw, and E. Røskaft. 1989. Costs to northern orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106: 734–738.

Røskaft, E., S. Rohwer, and C. D. Spaw. 1993. Cost of puncture ejection compared with costs of rearing cowbird chicks for northern orioles. *Ornis Scandinavica* 24: 28–32.

Sealy, S. G. 1995. Evolution of host defenses against brood parasitism: Implications of puncture-ejection by a small passerine. *Auk* 113: 346–355.

Bazı konak türlerinin, ilkin delerek, sonra onları yuva dışına atarak sığır kuşu yumurtalarını reddettikleri düşünülürse, sığır kuşu yumurtalarında, hangi adaptasyonların bulunmasını beklersiniz? Bu adaptasyonların herhangi bir bedeli olabilir mi? Bakınız:

Spaw, C. D., and S. Rohwer. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *Condor* 89: 307–318.

Picman, J. 1997. Are cowbird eggs unusually strong from the inside? *Auk* 114: 66–73.

21. İlginç sorular sormak için, evrim çalışan biyologların bağımsız farklılıkları kullandıkları karşılaştırmalı bir yaklaşımı kapsayan başka örnekler için bakınız:

Blumstein, D. T., and K. B. Armitage. 1998. Life history consequences of social complexity: A comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behavioral Ecology* 9: 8–19.

Iwaniuk, A. N., S. M. Pellis, and I. Q. Whishaw. 1999. Brain size is not correlated with forelimb dexterity in fissiped carnivores (Carnivora): A comparative test of the principle of proper mass. *Brain, Behavior, and Evolution* 54: 167–180.

Kaynaklar

Ågren, J., and D. W. Schemske. 1991. Pollination by deceit in a Neotropical monoecious herb, *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23: 235–241.

Allin, E. F. 1975. Evolution of the mammalian middle ear. *Journal of Morphology* 147: 403–438.

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York: W.H. Freeman.

Clack, J. A. 1983. The stapes of the Coal Measures embolomere *Pholiderpeton scutigerum* Huxley (Amphibia: Anthracosauria) and otic evolution in early tetrapods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 79: 121–148.

Clack, J. A. 1989. Discovery of the earliest-known tetrapod stapes. *Nature* 342: 425–427.

Clack, J. A. 1994. Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. *Nature* 369: 392–394.

Coates, M. I., and J. A. Clack. 1991. Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. *Nature* 352: 234–236.

Colbert, E. H., and M. Morales. 1991. *Evolution of the Vertebrates*. New York: Wiley-Liss.

Delph, L. F., and C. M. Lively. 1985. Pollinator visits to floral colour phases of *Fuchsia excorticata*. *New Zealand Journal of Zoology* 12: 599–603.

Delph, L. F., and C. M. Lively. 1989. The evolution of floral color change: Pollinator attraction versus physiological constraints in *Fuchsia excorticata*. *Evolution* 43: 1252–1262.

De Meester, L. 1996. Evolutionary potential and local genetic differentiation in a phenotypically plastic trait of a cyclical parthenogen, *Daphnia magna*. *Evolution* 50: 1293–1298.

Farlow, J. D., M. B. Smith, and J. M. Robinson. 1995. Body mass, bone "strength indicator," and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 713–725.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1–15.

Funk, D. J., D. J. Futuyma, G. Ortí, and A. Meyer. 1995. A history of host associations and evolutionary diversification for *Ophraella* (Coleoptera: Chrysomelidae): New evidence from mitochondrial DNA. *Evolution* 49: 1008–1017.

Futuyma, D. J., M. C. Keese, and D. J. Funk. 1995. Genetic constraints on macroevolution: The evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution* 49: 797–809.

Garland, T., Jr., and S. C. Adolph. 1994. Why not do two-species comparative studies: Limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67: 797–828.

Garland, T., Jr., P. E. Midford, and A. R. Ives. 1999. An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist* 39: 374–388.

Gilbert, J. J. 1966. Rotifer ecology and embryological induction. *Science* 151: 1234–1237.

Gilbert, J. J. 1980. Further observations on developmental polymorphism and its evolution in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Freshwater Biology* 10: 281–294.

Gould, S. J. 1993. *Eight Little Piggies*. New York: W.W. Norton.

Gould, S. J., and R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 205: 581–598.

Greene, E., L. J. Orsak, and D. W. Whitman. 1987. A tephritid fly mimics the territorial displays of its jumping spider predators. *Science* 236: 310–312.

Hosken, D. J. 1998. Testes mass in megachiropteran bats varies in accordance with sperm competition theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 169–177.

Huey, R. B., and J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 131–135.

Huey, R. B., P. H. Niewiarowski, J. Kaufmann, and J. C. Herron. 1989a. Thermal biology of nocturnal ectotherms: Is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures? *Physiological Zoology* 62: 488–504.

Huey, R. B., C. R. Peterson, S. J. Arnold, and W. P. Porter. 1989b. Hot rocks and not-so-hot rocks: Retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70: 931–944.

Johnson, T. P., and A. F. Bennett. 1995. The thermal acclimation of burst escape performance in fish: An integrated study of molecular and cellular physiology and organismal performance. *Journal of Experimental Biology* 198: 2165–2175.

Lauder, G. V., R. B. Huey, et al. 1995. Systematics and the study of organismal form and function. *BioScience* 45: 696–704.

Lombard, R. E., and J. R. Bolt. 1979. Evolution of the tetrapod ear: An analysis and reinterpretation. *Biological Journal of the Linnean Society* 11: 19–76.

Manley, G. A. 1972. A review of some current concepts of the functional evolution of the ear in terrestrial vertebrates. *Evolution* 26: 608–621.

Martins, E. P., and T. Garland, Jr. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: A simulation study. *Evolution* 45: 534-557.

Mather, M. H., and B. D. Roitberg. 1987. A sheep in wolf's clothing: Tephritid flies mimic spider predators. *Science* 236: 308–310.

Mayr, E. 1983. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist* 121: 324–334.

MacFadden, B. J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 182–187.

MacFadden, B. J., N. Solounias, and T. E. Cerling. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283: 824–827.

Pratt, D. M., and V. H. Anderson. 1985. Giraffe social behavior. *Journal of Natural History* 19: 771–781.

Rowe, T. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. *Science* 273: 651–654.

Schemske, D. W., and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucrata*: An experimental approach. *Evolution* 49: 207–214.

Simmons, R. E., and L. Scheepers. 1996. Winning by a neck: Sexual selection in the evolution of the giraffe. *American Naturalist* 148: 771–786.

Smith, K. K., A. F. H. van Nievelt, and T. Rowe. 1997. Comparative rates of development in *Monodelphis* and *Didelphis*. *Science* 275: 683–684.

Young, T. P., and L. A. Isbell. 1991. Sex differences in giraffe feeding ecology: Energetic and social constraints. *Ethology* 87: 79–89.

BÖLÜM 9

Eşeysel Seçilim



Galápagos deniz iguanaları. Kırmızı iguana büyük bir yetişkin erkektir. Etrafında daha küçük yapılı erkekler ve dişiler bulunmaktadır.

ERKEKLER VE DİŞİLER BÜYÜKLÜK, GÖRÜNÜŞ VE DAVRANIŞ AÇISINDAN ÇOĞU kez belirgin farklılıklar gösterirler. Örneğin deniz iguanalarında, vücut büyüklüğü bakımından iki eşey arasında iki kat fark vardır. Erkekler daha büyük olup üreme mevsimi boyunca yoğun biçimde savunak davranışları sergilerken, daha küçük yapılı dişiler yıl boyu sürüler halinde kalırlar. Uzun kuyruklu dulkuşlarında, karşıt eşeylerin erginleri o kadar farklı tüylenme gösterirler ki, bunları iki ayrı tür gibi görme hatasına kolayca düşülebilir. Erkekler siyah kehribar renginde olup kendi boylarının birkaç katı uzunlukta kuyruk telekleri taşır, ayrıca kırmızı ve sarı renkli omuz benekleri bulunur. Dişiler ise kamufle olmalarına yardımcı olan kahverengiminde olurlar, kuyruk telekleri kısadır ve omuz benekleri yoktur. Gri ağaç kurbağalarında, boğaz bölgesi koyu renkli erkekler ezgili sesler çıkarırken, dişiler beyaz boğazlıdır ve ses çıkarmazlar. Sapgözlü sineklerin her iki eşeyinde de gözler uzun ve ince yapılı çıkıntıların ucunda yer alır, ancak erkeklerin göz sapları dişilerinkinden daha uzundur. Bir balık ailesi olan deniz iğnelerinde bazı türlerin dişileri karınlarında lacivert çizgiler ve üzerlerinde deri kıvrımları taşırken bu yapılar erkeklerde bulunmaz. Şekil 9.1'deki erkek ve dişilere ait fotoğraflar konuya ilişkin başka örnekler vermektedir.

İnsanlarda da erkekler ve kadınlar belirgin farklılıklar gösterir. Eşey ve üreme organlarında olduğu gibi açıkça görülebilen temel farklılıkların yanı sıra, yüz yapısı, ses tonu, vücuttaki yağ ve kılların dağılımı ile vücut büyüklüğü farklılık gösteren özellikler arasında yer alır. Vücut büyüklüğü bakımından kadınlar ile erkekler arasındaki fark Şekil 9.2'de gösterilmiştir.

Martins, E. P., and T. Garland, Jr. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: A simulation study. *Evolution* 45: 534-557.

Mather, M. H., and B. D. Roitberg. 1987. A sheep in wolf's clothing: Tephritid flies mimic spider predators. *Science* 236: 308–310.

Mayr, E. 1983. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist* 121: 324–334.

MacFadden, B. J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 182–187.

MacFadden, B. J., N. Solounias, and T. E. Cerling. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283: 824–827.

Pratt, D. M., and V. H. Anderson. 1985. Giraffe social behavior. *Journal of Natural History* 19: 771–781.

Rowe, T. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. *Science* 273: 651–654.

Schemske, D. W., and J. Ågren. 1995. Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucrata*: An experimental approach. *Evolution* 49: 207–214.

Simmons, R. E., and L. Scheepers. 1996. Winning by a neck: Sexual selection in the evolution of the giraffe. *American Naturalist* 148: 771–786.

Smith, K. K., A. F. H. van Nievelt, and T. Rowe. 1997. Comparative rates of development in *Monodelphis* and *Didelphis*. *Science* 275: 683–684.

Young, T. P., and L. A. Isbell. 1991. Sex differences in giraffe feeding ecology: Energetic and social constraints. *Ethology* 87: 79–89.

BÖLÜM 9

Eşeysel Seçilim



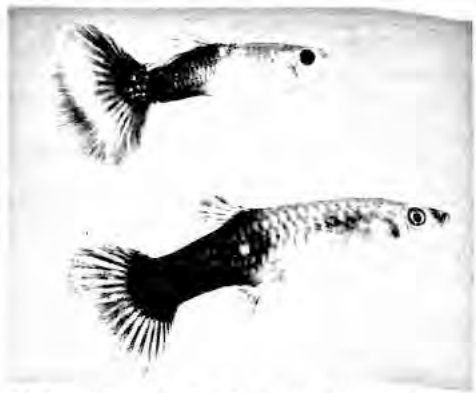
Galápagos deniz iguanaları. Kırmızı iguana büyük bir yetişkin erkektir. Etrafında daha küçük yapılı erkekler ve dişiler bulunmaktadır.

ERKEKLER VE DİŞİLER BÜYÜKLÜK, GÖRÜNÜŞ VE DAVRANIŞ AÇISINDAN ÇOĞU kez belirgin farklılıklar gösterirler. Örneğin deniz iguanalarında, vücut büyüklüğü bakımından iki eşey arasında iki kat fark vardır. Erkekler daha büyük olup üreme mevsimi boyunca yoğun biçimde savunak davranışları sergilerken, daha küçük yapılı dişiler yıl boyu sürüler halinde kalırlar. Uzun kuyruklu dulkuşlarında, karşıt eşeylerin erginleri o kadar farklı tüylenme gösterirler ki, bunları iki ayrı tür gibi görme hatasına kolayca düşülebilir. Erkekler siyah kehribar renginde olup kendi boylarının birkaç katı uzunlukta kuyruk telekleri taşır, ayrıca kırmızı ve sarı renkli omuz benekleri bulunur. Dişiler ise kamufle olmalarına yardımcı olan kahverengiinde olurlar, kuyruk telekleri kısadır ve omuz benekleri yoktur. Gri ağaç kurbağalarında, boğaz bölgesi koyu renkli erkekler ezgili sesler çıkarırken, dişiler beyaz boğazlıdır ve ses çıkarmazlar. Sapgözlü sineklerin her iki eşeyinde de gözler uzun ve ince yapılı çıkıntıların ucunda yer alır, ancak erkeklerin göz sapları dişilerinkinden daha uzundur. Bir balık ailesi olan deniz iğnelerinde bazı türlerin dişileri karınlarında lacivert çizgiler ve üzerlerinde deri kıvrımları taşırken bu yapılar erkeklerde bulunmaz. Şekil 9.1'deki erkek ve dişilere ait fotoğraflar konuya ilişkin başka örnekler vermektedir.

İnsanlarda da erkekler ve kadınlar belirgin farklılıklar gösterir. Eşey ve üreme organlarında olduğu gibi açıkça görülebilen temel farklılıkların yanı sıra, yüz yapısı, ses tonu, vücuttaki yağ ve kılların dağılımı ile vücut büyüklüğü farklılık gösteren özellikler arasında yer alır. Vücut büyüklüğü bakımından kadınlar ile erkekler arasındaki fark Şekil 9.2'de gösterilmiştir.



(a) Kızıl geyik



(b) *Poecilia* cinsinden küçük renkli balıklar



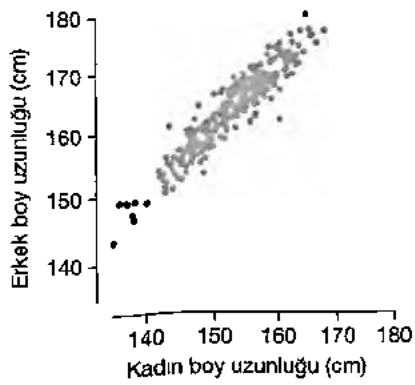
(c) Altın renkli karakurbağası

Şekil 9.1 **Kızıl geyik (*Cervus elaphus*), *Poecilia* cinsinden küçük renkli balıklar (*Poecilia reticulata*) ve altın renkli karakurbağasında (*Bufo periglenes*) erkekler ve dişiler arasındaki farklılıklar (eşeysel dimorfizm)** (a)'da sol taraftaki, (b) ve (c)'de üsttekiler erkektir. ([a] M. Hamblin/Animals Animals/Earth Scenes; [b] Michael Gunther/PA; [c] M. Fogden/Animals Animals/Earth Scenes)

Eşeyler arasında görülen farklılığa eşeysel dimorfizm adı verilir.

Bir türün erkekleri ve dişileri arasındaki farklılık **eşeysel dimorfizm** olarak adlandırılır. Bu bölümde, eşeysel dimorfizmin neden bu kadar fazla sayıda organizmada görüldüğü sorusu üzerinde durulacaktır. Charles Darwin (1871)'in bir kitabının yarısını ayırdığı bu konu, daha o zamandan itibaren evrim çalışan biyologların ilgisini çekmiştir.

Bundan önceki bölümlerde, organizmaların birçok özellikleri doğal seçilim yoluyla evrim kuramına dayanılarak açıklanmıştır. Burada amaç, söz konusu özelliklerin adaptif (uyumsal) olup olmadığını saptamak, eğer böyleyse bu özelliklerin, onlara sahip olan bireylerin hayatta kalma olasılığını ya da verimliliği nasıl artırdığını



Şekil 9.2 **Kadınlar ve erkekler boy uzunluğu bakımından farklılık gösterir** Grafikte, 200'den fazla insan topluluğunun her biri için, erkeklerin ortalama boy uzunluğu kadınların ortalama boy uzunluğuna karşı gösterilmiştir. Çapraz çizgi (ortada) erkek ve kadınların eşit boyda olmaları durumundaki noktaları belirtmektedir. İnsanlar boy uzunluğu bakımından topluluktan topluluğa büyük farklar gösterir. En kısa boylu toplulukta, erkeklerin ortalama boyu yaklaşık 143 cm ve kadınların ortalama boyu yaklaşık 135 cm; en uzun boylu toplulukta ise erkeklerin ortalama boyu 180 cm, kadınların ortalama boyu 165 cm dolayındadır. Bütün toplumlarda erkeklerin ortalama boy uzunluğu kadınlarınkinden genellikle yaklaşık %10 daha büyüktür. Rogers ve Mukherjee (1992)'den.

anlamaktır. Ne var ki, bir türün eşeyleri arasındaki farklılıkları, doğal seçilim yoluyla evrimleşme kuramıyla açıklamak genellikle zordur.

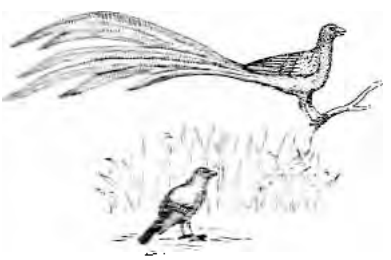
Örneğin, Darwin ispinozlarındaki (Bölüm 3) gaga boyunun evrimi ile uzun kuyruklu dulkuşu erkeklerindeki uzun kuyruk teleklerinin (Şekil 9.3) evrimini karşılaştıralım. Burada karşımıza iki sorun çıkar. Birincisi, kurak dönemlerde ya da küçük yumuşak tohumların nadir bulunduğu zamanlarda ispinozların iri gagalar edinmesi, erkekler için olduğu kadar dişiler için de yarar sağlar. Oysa uzun kuyruk telekleri bir dulkuşunun hayatta kalma olasılığını ya da verimliliğini artırabiliyorsa, o zaman bunlara neden yalnızca erkekler sahiptir? İkincisi, iri gaga, büyük sert tohumları açarak daha fazla besin elde etmelerini sağlamak suretiyle, kurak ortamlarda ispinozların hayatta kalmalarını kolaylaştırır. Ancak, ileri derecede uzun kuyruk telekleri, dulkuşlarının hayatta kalma olasılıklarını ya da verimliliklerini nasıl artırabilmektedir? Uzun kuyruk telekleri, erkek dulkuşlarının avcı hayvanlar tarafından belki de daha kolay bulunup yakalanmasına yol açar. Ayrıca, uzun kuyruk teleklerinin gelişimi büyük miktarda enerji gerektirir. Döl vermek için harcanabilecek enerji telekler için harcanmış olur. Görüldüğü gibi, doğal seçilim yoluyla evrim kuramı, erkek ve dişi dulkuşlarının neden farklı olduğu sorusuna açıklık getiremediği gibi, bu garip özelliğin (uzun kuyruk telekleri) niçin var olduğunu da açıklayamamaktadır.

Doğal seçilimin açıklayamadığı eşeysel dimorfizm bir bilmecedir.

İlk kez bizzat Darwin'in açıkladığı gibi, eşeysel dimorfizm bilmecesinin çözümü eşeysellikte yatmaktadır. Bunun nedeni, eşeysiz bir yaşam göz önüne getirilerek anlaşılabilir. Eşeysiz üreyen organizmalar için (bkz. Bölüm 7), bir sonraki nesile gen aktarımı oldukça yalın bir yolla gerçekleşir. Burada üstesinden gelinmesi gereken başlıca iki güçlük, üreme olgunluğuna erişinceye dek hayatta kalmak ve sonra da üremektir. Eşeysellik, üçüncü bir temel sorun katarak yaşamı daha karmaşık bir duruma getirir: Karşı eşeyden bir birey bulmak ve onu işbirliğine ikna etmek.

Charles Darwin, yalnızca hayatta kalma ve üreme başarısı açısından değil, aynı zamanda çiftleşmek için karşı eşeyden bireyleri ikna etme yeteneği bakımından da bireylerin çeşitlilik gösterdiğini ortaya koymuştur. Örneğin, kuşlarla ilgili olarak Darwin şöyle yazmaktadır: "Kur yapma davranışının birçok kuş türü için uzun ve zahmetli bir uğraş olarak ortaya çıkmasına bağlı olarak, zaman zaman bazı erkekler ya da dişiler karşı tarafı aşka getiremediklerinden, üreme için elverişli mevsimlerde başarılı olamamakta ve sonuçta çiftleşme gerçekleşememektedir" (1871, s. 107). Bunun evrim açısından sonucu göz önünde bulundurulduğunda, çiftleşmedeki başarısızlığın genç yaşta ölmekle aynı anlama geldiği görülür: Bu durumdaki bireylerin gelecek nesillere genetik katkıları olmaz. Hayatta kalma ve üreme açısından bireyler arasındaki farklılığa doğal seçilim kavramını uyarlayan, Darwin olmuştur. Darwin, çiftleşme başarısı açısından bireyler arasındaki farklılıkları **eşeysel seçilim** olarak adlandırmıştır. Yaklaşım açısından, doğal seçilim yoluyla evrim kuramına eşdeğerde, eşeysel seçilim yoluyla evrim kuramı geliştirilebilir. Eğer eş edinme yeteneğini etkileyen bir özellikte kalıtsal bir çeşitlilik varsa, o zaman daha yüksek başarıyı sağlayan varyantlar zaman içinde gitgide çoğalacaktır.

Bu bölümdeki amacımız, eşeysel seçilim yoluyla evrim kuramının, erkek ve dişiler arasında belirgin farklılıkların sıkça görülmesini ve özellikle yaşamı güçleştirebilecek karakterler arasındaki bu farklılıkların var oluşunu nasıl açıkladığını ortaya



Şekil 9.3 **Uzun kuyruklu dulkuşlarında (*Euplectus progne*) eşeysel dimorfizm** Erkek siyah renkli, uzun kuyruk telekli, omuzları kırmızı ve sarı beneklidir; dişi ise kahverengi ve kamufle renklere sahiptir.

koymaktır. İlk olarak, eşeyli üremede dişiler üzerinde erkeklerinkinden farklı bir seçilim baskısı oluşturan kesin mekanizmayı açıklamaya yönelik klasik çalışmalar ele alınacak, sonra da farklı seçilim baskılarının çeşitli türlerdeki evrimsel sonuçları konusunda, son zamanlarda yapılmış çalışmalar üzerinde durulacaktır.

9.1 Eşeyli Üremede Eşitsizlikler

Bu bölümde, eşeyli üremenin dişilerde erkeklere göre nasıl daha farklı seçilim baskısı oluşturduğu gösterilmeye çalışılacaktır. Bu sonuca varmamızı sağlayan bu yaklaşım, açık bir şekilde A. J. Bateman (1948) tarafından önerilmiş ve Robert Trivers (1972) tarafından sadeleştirilmiştir. Bu çok açık bir gerçeğe dayanmaktadır: Yumurtalar (ya da gebelikler), spermlerden çok daha pahalıya mal olmaktadır. Daha genel bir deyişle, dişiler genel olarak her bir yavru için erkeklerinkinden daha büyük bir ebeveyn yatırımında bulunurlar. Ebeveyn yatırımı, bir yavrunun oluşumu ve bakımı için harcanan enerji ve zaman anlamında kullanılmaktadır. Sonuç olarak, ebeveyn yatırımı "uyum gücü (fitness)" ile ölçülür. Ebeveyn yatırımı döldeki üreme başarısının artmasını sağlar. Ancak öte yandan, yatırımda bulunan ebeveynin ileride daha çok döl oluşturma yoluyla elde edebileceği üreme başarısında azalmaya neden olur.

Orangutan erkekleri ile dişilerinin yaptıkları ebeveyn yatırımı buna örnek olarak verilebilir. Karşı eşeylerden yetişkin orangutanlar, ancak çiftleşme söz konusu olduğunda birbirleriyle ortaklığa katlanırlar (Nowak 1991). Yaklaşık 15 dakika süren çiftleşme de dahil olmak üzere, kısa bir birlikteliğin ardından erkek ve dişinin yolları yeniden ayrılır. Çiftleşmenin gebelikle sonuçlanması durumunda, yaklaşık 40 kg'lık dişi orangutan, fetusu 8 ay boyunca karnında taşır, 1 kg gelen yavruyu doğurur, yaklaşık 3 yıl boyunca ona analık yapar ve 7-8 yaşına gelinceye dek yavruyu korumaya devam eder. Yaklaşık 70 kg ağırlığındaki babanın, işin başından sonuna dek yaptığı ebeveyn yatırımı ise, birkaç gün, hatta birkaç saat içinde yenilenebilecek birkaç gram semenden ibarettir. Orangutanlar ebeveyn yatırımı konusunda memeliler için tipik örnek oluşturur. Memeli türlerinin %90'ından fazlasında ebeveyn yatırımının büyük bölümünü dişiler sağlarken, erkekler hemen hemen hiç katkıda bulunmazlar (Woodroffe ve Vincent 1994).

Dişilerin böylesi yoğun bir ebeveyn yatırımı yapmaları dolayısıyla, memeliler bu bakımdan oldukça uç bir noktada eşitsizlik örneği oluşturur. Çoğu hayvan türünde ise ne ana ne de baba yavrulara bakar: Çiftleşmiş çiftler yalnızca yumurta yapar, bunları döller, sonra da bırakıp giderler. Ancak bu türlerde de, her bir yavru için dişinin yaptığı yatırım erkeğinkinden büyüktür. Yumurtalar genel olarak iri yapılı olur ve içlerinde, büyük miktarda enerji ve besin depolanmış olan yumurta sarısını taşır. Sözgelimi, bir deniz kaplumbağasının yumurtalarının bazıları hemen hemen tavuk yumurtası büyüklüğündedir. Buna karşılık, spermlerin çoğu, neredeyse sadece DNA ve kamçıdan oluşur. Tek bir boşalma sırasında yüz milyonlarca sperm bırakılıyor olsa da, bütün bu miktar, bir yumurtlama sırasında oluşan yumurtalar ile yapılan yatırımın yalnızca bir bölümünden nadiren fazladır.

Eşeysel dimorfizmin açıklanmasında en temel nokta, eşeyli üremenin dişiler ile erkekler üzerinde farklı farklı seçilim baskısı oluşturduğunun anlaşılmasıdır.

Yumurtaların bir atmık içindeki spermlerden daha maliyetli olduğunun anlaşılmasıyla, üreme yeteneğinin ömrünü sınırlayan etmenler açısından dişilerle erkekler arasında derin farklılıkların bulunduğu söylenebilir. Bir dişinin potansiyel üreme yeteneği görece düşük olup, gerçekleştirdiği üreme başarısı, kendisiyle çiftleşmeye ikna edebileceği erkeklerin sayısından çok, yapabileceği yumurta (ya da gebelik) sayısı ile sınırlı gibi görünmektedir. Buna karşılık bir erkeğin potansiyel üreme yeteneği daha fazladır ve gerçekleştirdiği üreme başarısı, yapabileceği boşalmaların sayısından çok, çiftleşmek için ikna edebileceği dişilerin sayısı ile sınırlı olabilir. Başka bir deyişle, şu temel eşitsizlikten söz edilebilir: Dişilerin elde edilmesi erkekler için sınırlayıcı bir etmen olurken, dişiler için erkeklerin elde edilmesi söz konusu olduğunda aynı şey geçerli değildir.

Sirke Sineklerinin Üreme Başarısında Eşit Olmayan Sınırlamalar

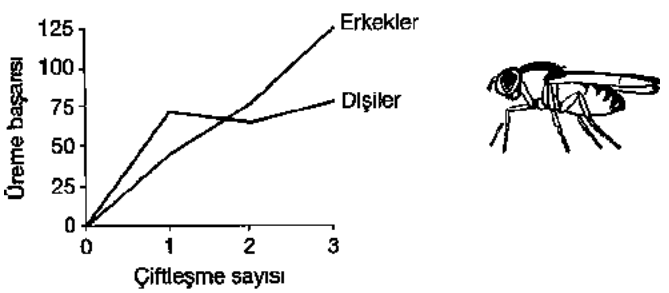
A. J. Bateman (1948) bu önermeyi sirke sineğinin (*Drosophila melanogaster*) laboratuvar populasyonlarında sınamıştır. Bateman, kavanozlar içinde küçük sinek populasyonları oluşturmuştu. Her populasyonda, henüz birbirleriyle çiftleşmemiş üç erkek ile üç dişi bulunmaktaydı. Sineklerden her biri, yalnızca birer dominant gen mutasyonu bakımından heterozigottu: Örneğin, bunlardan biri sineğin kıvrık kanatlı olmasına neden olurken, bir diğeri vücudun bazı kısımlarında kılsız bölgeler oluşturuyordu. Bateman sineklerin birbirleriyle çiftleşmesini sağladı ve bunlardan elde edilen yavruları erginleşinceye dek yetiştirdi. Yavruların kalıtım yoluyla edindikleri mutasyonlara bakarak belli bir ebeveyne ait yavruların yaklaşık yarısını ayırt etmek mümkündü. Bateman bu yolla, hangi dişinin hangi erkekle, ya da hangi erkeğin hangi dişiyle çiftleşmiş olduğunu ortaya çıkarabiliyordu. Ayrıca, her bir ebeveynin ürettiği yavruların göreceli sayısını da hesaplayabiliyordu. Aynı kavanozda bir arada yaşayan erkek ve dişilerin hepsi için tam üç potansiyel çiftleşme olanağı bulunduğuna dikkat ediniz. Her birinin gerçekleştirdiği çiftleşme sayısı sıfır ile üç arasında değişmiştir. Üreme başarısını sınırlayan faktörlerin iki ayrı eşey için farklı olması durumunda, gerçekleşen çiftleşme sayısı ile üreme başarısı arasındaki ilişkiyi belirten her iki eşeye ait verilerin farklılık göstermesi gerekiyordu.

Yirmi dört deneyden elde edilmiş toplu sonuçlar Şekil 9.4'de gösterilmiştir. Bu sonuçlar, üreme başarısını sınırlayan faktörler bakımından iki eşeyin farklılık gösterdiği yönündeki önermeyi doğrulamaktadır:

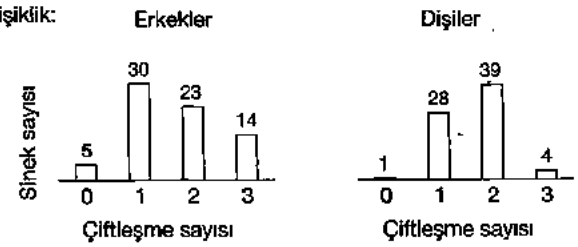
- Erkeklerde üreme başarısı çiftleşme sayısıyla doğru orantılı olarak artmıştır (Şekil 9.4a). Ayrıca erkekler, çiftleşme sayısı bakımından büyük bir çeşitlilik göstermiş, bunlardan çoğu, hiç çiftleşmeyen ve üç çiftleşme yapan uç gruplarda yer almışlardır (Şekil 9.4b). Üreme başarısı açısından erkekler arasında görülen önemli çeşit-

Her yavruda dişilerin genel olarak erkeklerinkinden daha fazla yatırımı bulunduğundan, bir dişinin üreme başarısı, yapabileceği yumurta sayısıyla sınırlıdır. Bir erkeğin üreme başarısı ise, çiftleşebileceği dişi sayısıyla sınırlıdır.

(a) Çiftleşme sayısına bağlı üreme başarısı:



(b) Çiftleşme sayısındaki değişiklik:



(c) Dört deney grubunda üreme başarısı açısından varyans:

	Erkeklerdeki Varyans	Dişilerdeki Varyans	Erkeklerdeki Varyans / Dişilerdeki Varyans
1. Grup	1604	985	1,63
2. Grup	1700	209	8,14
3. Grup	2798	993	2,82
4. Grup	1098	277	3,97

Şekil 9.4 Bateman deneylerinin bir araya getirilmiş sonuçları
(c)'de, üreme başarısındaki varyasyon, bireyler arasında yavru sayısı bakımından görülen varyans ile tanımlanmıştır. Bir sayı dizisindeki varyans hesaplanırken, önce ortalama değer belirlenir. Sonra her bir sayı ile ortalama arasındaki fark bulunur. Bu farka, ortalamadan sapma adı verilir. Daha sonra, her bir sapmanın karesi alınır. Sapma karelerinin ortalaması varyansı verir. Sayılar arasındaki değişim ne denli büyük olursa varyans da o denli büyük olur. Bateman (1948)'a göre.

liliği belirtmek üzere bu iki örnek bir araya getirilmiştir (Şekil 9.4c): En kazançlı çıkan erkekler üç çiftleşme yapanlar, en çok kaybedenlerse hiç çiftleşmeyenler olmuştur.

- Dişilerde üreme başarısı, birden fazla çiftleşme ile önemli derecede artmamıştır (Şekil 9.4a). Ayrıca dişiler, çiftleşme sayısı bakımından daha küçük bir varyasyonu göstermiş, çoğu bir ya da iki çiftleşme gerçekleştirmiştir (Şekil 9.4b). Dişiler arasındaki görece küçük varyasyonu belirtmek üzere bu iki örnek bir araya getirilmiştir (Şekil 9.4c): Kazancı çok fazla ya da çok az olanların sayısı az olmuştur.

Bateman'ın deneylerindeki sinek populasyonlarında, çok sayıda eş edinmenin dişiler için değil ama erkekler için sınırlayıcı etmen olduğunu açıkça kanıtlanmıştır. Eşeysel seçilim ya da çiftleşme başarısındaki varyasyona bağlı olarak uyum gücü açısından oluşan varyasyon, erkeklerde dişilerdekinden çok daha güçlü olmuştur. Evrim çalışan biyologlar bunun (evrensel bir kural olmasa bile) oldukça genelgeçer bir durum olduğunu düşünmektedir. Ayrıca bu durum, her bir eşeyin çiftleşmeye karşı gösterdikleri yaklaşıma ilişkin önemli sonuçlar doğurmaktadır.

Eşit Olmayan Sınırlanmaların Uyum Gücü Üzerindeki Davranışsal Sonuçları

Eşeysel seçilim kuramı, çiftleşme olanakları için erkeklerin birbirleriyle yarışacaklarını ve dişilerin seçici olacaklarını öngörür.

Üreme başarısını sınırlayan faktörlerin erkeklerde ve dişilerde birbirine eşit olmaması, iki eşeyin çiftleşme davranışlarındaki farklılıkları tahmin etmemize olanak sağlar:

- Erkeklerin rekabetçi olması gerekir. Erkeklerin uyum gücü dişilerin elde edilmesiyle sınırlıysa, çiftleşme olanağı bulmak için erkeklerin kendi aralarında yarışacakları tahmin edilebilir.
- Dişilerin seçici olması gerekir. Dişilerin uyum gücü çiftleşme olanaklarıyla sınırlı değilse, ama belli bir çiftleşme yavrulara dişinin büyük bir yatırımını gerektiriyorsa, dişilerin eş seçme konusunda seçici olacakları tahmin edilebilir.

Çiftleşme konusunda erkekler arasındaki rekabet ve dişilerin seçiciliği iki şekilde olabilir. İlkinde, erkeklerin dişileri doğrudan tekeline alabildiği türlerde, erkekler genel olarak bu tekelleşmeler için birbirleriyle mücadeleye girerler. Sonra dişiler, mücadeleyi kazanan erkekle çiftleşir. Üreme başarısını belirleyen olay tek bir eşeyin üyeleri arasında gerçekleştiğinden (erkeklerin mücadelesi), eşeysel seçilimin bu biçimine **eşeyiçi seçilim** adı verilir. İkincisinde, erkeklerin dişileri doğrudan kontrol altına alamadığı türlerde, erkekler çiftleşmek için kendilerini sergiler, bunun üzerine dişiler, bu erkekler arasından seçim yaparlar. Üreme başarısını belirleyen olay iki eşeyin üyeleri arasındaki etkileşimle gerçekleştiğinden (dişilerin erkekleri seçmesi), eşeysel seçilimin bu biçimi **eşeyler arası seçilim** diye adlandırılır.

Eşeyli üremedeki eşitsizlik konusu işlenirken yüzeysel genellemelere sıkça başvurulduğu çoğu okuyucunun dikkatini çekmiş olmalıdır. Burada, erkekler arasındaki rekabete ve dişi seçiciliğine ilişkin beklentilerin, aslında erkek olma ya da dişi olmanın doğasında olan herhangi bir şeye değil, dişilerin her bir yavru için genellikle çok daha fazla yatırımda bulunduğu yolundaki gözlemlere dayandığının vurgulanması gerekir. Bu yatırım modeli çok çeşitli türler için geçersizdir. Sözgelimi, erkekler yavrulara baktığı zaman, erkeğin her döldeki ebeveyn yatırımı dişininkine yakın ve hatta bazen daha fazla olur. Erkeğin yavru bakımı yaptığı türler arasında insanlar, birçok balık türü, kurbağaların yaklaşık %5'i ve kuşların %90'ından fazlası bulunur. Aslında, her bir yavru için erkeklerin dişilerden daha fazla ebeveyn yatırımında bulunduğu durumlarda, eş edinme dişiler için sınırlı olabilecektir. Eş edinme erkekler için değil de dişiler için sınırlı olduğu zaman, erkekleri elde etmek için dişilerin birbirleriyle yarışacağı ve erkeklerin seçici olacağı öngörülebilir. Bu bölümün sonuna doğru, eşeysel seçilimin kurallarını doğrulayabilecek istisnaların varlı-

ğını belirlemek üzere "eşey rolleri tersine dönmüş" türler konusu işlenecektir. Bununla birlikte, şimdilik erkekler arası rekabet ve dişinin seçimi ile oluşan eşeysel seçilim üzerinde durulacaktır.

9.2 Erkekler Arası Rekabet: Eşeyiçi Seçilim

Erkekler arasındaki rekabet sonucu oluşan eşeysel seçilim, erkekler birbirlerinden ayrı olarak, dişileri tekellerinde tutabiliyorlarsa ortaya çıkar. Erkekler dişileri, onları doğrudan kontrol ederek ya da dişiler için önemli bazı kaynakları kontrol ederek tekellerine alabilirler. Bu bölümde, erkekler arasındaki yarışmanın şu üç şeklini ortaya koyan araştırmalardan örnekler ele alınacaktır: Doğrudan kavga, sperm rekabeti ve yavru öldürme.

Kavga

Erkekler arasındaki rekabet, dişileri elde etmek için yapılan kavgalar biçimine dönüşebilir.

Kavga, çiftleşme uğruna erkekler arasında verilen mücadelenin en somut biçimidir. Erkeklerin eş edinme kavgasından kaynaklanan eşeyiçi seçilim, vücudun büyük olması, silah ya da zırh gibi morfolojik özelliklerin gelişimini teşvik edebilir. Erkekler arasındaki kavga, etkili taktikler üzerinde de seçilim uygular.

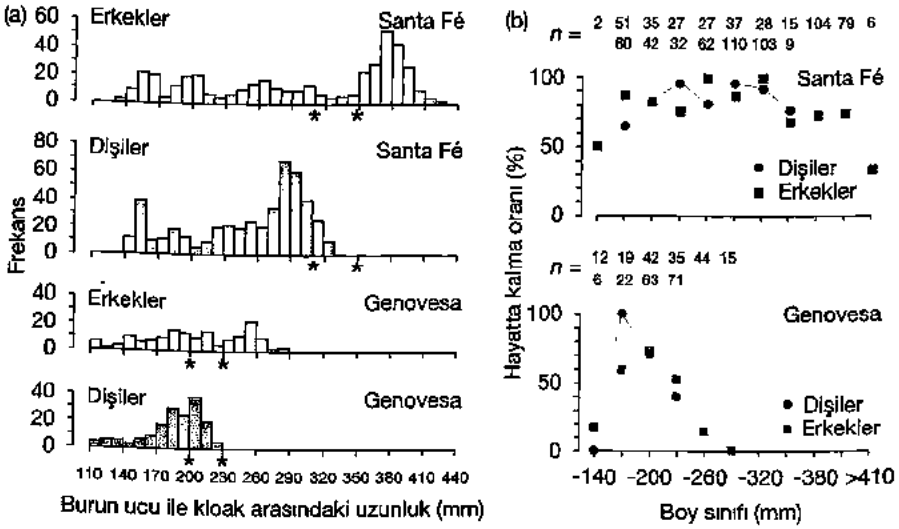
Bu konuda ele alınacak örnek, Galápagos adalarının deniz iguanaları (*Amblyrhynchus cristatus*) olacaktır (Şekil 9.5). Deniz iguanaları, kertenkeleler içinde kendilerine özgü bir yaşam biçimine sahiptir. Yaşamlarını, denizin yükselip çekildiği bölgelerdeki alglerle beslenerek sürdürür, otlanmaları arasındaki zamanlarda su kıyısındaki kayalar üzerinde günçiftlenirler. Günçiftlenme, iguanaları ısıtarak sindirimlerine yardımcı olur ve onları soğuk suya yeniden dalışları için hazırlar. Deniz iguanalarının büyüklüğü adadan adaya değişir, ancak daha önce belirtildiği gibi, herhangi bir adadaki erkekler dişilerden daha iri olur (Şekil 9.6a).

Deniz iguanalarında vücut büyüklüğünün doğal seçilimden nasıl etkilendiği konusundaki ayrıntılı bilgilerden dolayı (Wikelski vd. 1997, Wikelski ve Trillmich 1997), deniz iguanalarındaki eşeysel büyüklük dimorfizmi eşeysel seçilim çalışmaları için mükemmel bir örnek oluşturmaktadır. Martin Wikelski ve Fritz Trillmich, iki adada yaşayan, tanınmaları için işaretlenmiş iguanaların hayatta kalma oranlarını bir ile iki yıl süreyle izleyerek, iguanaların vücut büyüklüğüne ilişkin doğal seçilimi belgelemişlerdir. Her iki adada da belirgin bir şekilde işleyen doğal seçilim, Genovesa'da, Santa Fé'dekinden çok daha acımasız olmuştur. Ayrıca, seçilim dengeleyici bir özellik taşımaktaydı. Orta boylu iguanalar gerek küçük gerekse iri yapılı iguanalardan daha yüksek oranda hayatta kalmaktaydılar (Şekil 9.6b).

Vücut büyüklüğüne ilişkin bu doğal seçilime neden olabilecek etmenlerin sayısı azdır. Deniz iguanaları beslenmek için diğer türlerle rekabet etmezler ve gerçek anlamda avcı düşmanları yoktur. Üremenin yanında hemen hemen bütün iguanalar kendi aralarında rekabet etmek zorundadırlar.



Şekil 9.5 **Bir Galápagos deniz iguanası deniz suyunun yükselip çekildiği bölgede alglerle besleniyor** (Martin Wikelski, University of Illinois at Urbana-Champaign)



Şekil 9.6 Deniz iguanalarının vücut büyüklüğünde doğal seçilim (a) Histogramlar, Galápagos'taki iki ayrı adada (Genovesa ve Santa Fé) yaşayan erkek ve dişi deniz iguanalarının vücut büyüklüklerindeki dağılımı göstermektedir. Yıldız işaretleri, iguanaların iki ayrı yılda (1991-1992 ve 1992-1993) kendi ağırlıklarının gereksinimini karşılayabilecekleri en büyük vücut boylarını belirtmektedir. Wikelski vd. (1997)'den. (b) Genovesa'da Mart 1991-Mart 1992, Santa Fé'de Şubat 1990-Şubat 1992 arasında, çeşitli boylardaki (burun ucu ile kloak arası, mm) işaretlenmiş bireylerin hayatta kalma oranları. Her bir gruptaki örnek ya da birey sayısı *n* ile verilmiştir. Wikelski ve Trillmich (1997)'den.

Daha büyük iguanalar daha çok alg tüketebilir, böylece daha fazla enerji elde ederler, ne var ki aynı zamanda metabolizmaları için daha çok enerji harcarlar. Wikelski ve arkadaşları (1997) iki yıl boyunca küçük iguanaların net enerji bakımından bir fazlalık elde ettiklerini, büyük iguanaların ise net enerjilerinde kayba uğradıklarını bulmuştur. Alınabilecek durumdaki besin miktarının vücut büyüklüğünü sınırladığını öngören hipoteze uygun olarak, Santa Fé ve Genovesa'daki en büyük iguanalar gerek alg açısından kötü bir yıl olan 1991-1992'de gerekse oldukça iyi bir yıl olan 1992-1993'de kilo kaybetmişlerdi (ayrıca bkz. Wikelski ve Thom 2000). İguanaların, kendi ağırlıklarını ayakta tutabilecekleri en büyük boylar Şekil 9.6a'da yıldız işaretleriyle belirtilmiştir.

Şimdi, Şekil 9.6a ile Şekil 9.6b'yi karşılaştırınız. İguanaların kendi ağırlıklarının gereğini karşılayabildikleri en büyük boyların, hayatta kalmak için en uygun olan boylara yakın olduğu görülür. Ayrıca, her bir populasyondaki en büyük dişiler, hayatta kalmak için en uygun büyüklüğe yakın durumdayken, en iri erkekler hayatta kalmak için gerekli en uygun boydan çok daha büyüktürler. Bu nedenle, erkek deniz iguanalarında boy uzunluğu evrimsel açıdan bir bilmeceye dönüşür: Bu durum doğal seçilim ile açıklanamaz, nitekim Wikelski ve Trillmich, doğal seçilimin buna karşıt bir rol oynadığını göstermiştir. Bu, tam olarak Darwin'in eşeysel seçilim ile açıklamaya çalıştığı tipte bir bilmecedir.

Daha önce tartışıldığı üzere, eşeysel seçilimde en can alıcı noktayı, dişilerin ve erkeklerin her bir yavru için yaptıkları ebeveyn yatırım oranları oluşturmaktadır. Deniz iguanalarında dişilerin ebeveyn yatırımı çok daha fazladır. Her dişi, günçiftlenme ve beslenme alanının uzağındaki bir kumsalda bir yuva kazar, yumurtalarını buraya gömer, birkaç gün yuvaya bekçilik yapar, sonra da yuvayı terkeder (Rauch 1988). Erkeklerin yumurta bakımına hiçbir katkısı olmaz. Dolayısıyla dişilerin ebeveyn yatırımı daha çok, yumurta oluşturulmasını kapsarken, erkeklerin yatırımı yalnızca sperm üretmekten ibaret kalır. Dişiler yılda bir kez yaptıkları kuluçkada kendi vücut kütlelerinin yaklaşık %20'sini içine kattıkları bir ile altı adet yumurta bırakırlar (Rauch 1985; Rauch 1988; Wikelski ve Trillmich 1997). Dişinin katkısıyla karşılaştırıldığında, bir kuluçkadaki tüm yumurtaların döllenmesi için gerekli olan tek bir boşalmadaki spermlerin değeri önemsiz kalır. Yatırımlardaki bu farklılık, erkeklerde maksimum potansiyel üreme başarısının dişilerinkinden çok daha yüksek olduğunu gösterir. çiftleşme sayısı, dişilerin değil, erkeklerin yaşamları boyunca gösterdikleri üreme başarısı için sınırlayıcı olacaktır.

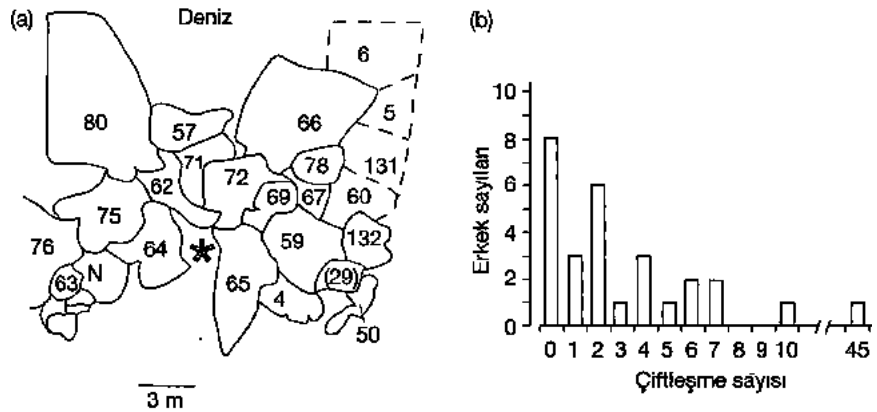
İguanaların çiftleşme davranışı bu çıkarsamalarla uygunluk göstermektedir. Dişiler her üreme mevsiminde sadece bir kez çiftleşirler. Martin Wikelski ve Silke



Şekil 9.7 Kavga eden erkek deniz iguanaları (Martin Wikelski, University of Illinois at Urbana-Champaign)

Bäurle ile arazi yardımcıları, Genovesa adasında önceden işaretlenmiş onlarca dişi iguanayı, 1992-1993 ve 1993-1994 yıllarında bir ay süren üreme mevsimleri süresince her gün şafak vaktinden akşam karanlığına dek gözlediler (Wikelski ve Bäurle 1996). Araştırmacılar, bundan başka, işaretli dişi iguanaları çiftleşmenin ardından gelen yuvalanma dönemi boyunca da her gün şafak vaktinden akşam karanlığına dek izledi. Bir yuva kazıp yumurta bırakan işaretlenmiş dişilerden tümünün bundan önce çiftleştikleri gözlenmiş, ancak işaretli dişilerden hiçbirinin birden fazla kez çiftleştiği görülmemişti. Oysa erkek iguanalar başka başka dişilerle çok sayıda çiftleşme girişiminde bulunmuşlardı. Ancak, dişilerle çiftleşme şansına sahip olabilmek, bir erkeğin uğrunda savaş vermesi gereken bir ayrıcalıktır (Şekil 9.7).

Her yıl çiftleşme mevsiminden önce, erkek iguanalar, beslenme dalışları arasında dişilerin günçiftlendiği kayalıklarda egemenlik alanlarının sınırlarını belirlerler. Bu küçük ve sıkışık savunaklarda (Şekil 9.8a), erkekler, oraya girmeye kalkan diğer erkekleri dışarı atarak belli alanları ellerinde tutmaya ve oraya egemen olmaya çalışırlar. Karşı karşıya gelmeler baş sallayarak gözdağı vermeyle başlayıp rakibi kovalamaya ve kafa vuruşlarına dek kızışabilir. Eğer erkeklerden biri geri çekilmezse kavgalar başta, boyunda, karın bölgesinde ve bacaklarda ciddi yaralanmalara yol açan



Şekil 9.8 Erkek deniz iguanalarında çiftleşme başarısı (a) Galápagos'taki Camaaño adacığında bulunan iguana çiftleşme savunaklarından bir bölüm. Çizgiler 16 Ocak 1978'deki çiftleşme savunaklarının sınırlarını göstermektedir; sayılar savunak sahiplerini belirtmektedir. Harita ölçeğinden de görüldüğü gibi, çiftleşme savunakları yalnızca birkaç metrekare büyüklüğünde olmaktadır. Lacivert renkli yıldız işareti, Krisztina Trillmich'in iguanaları gözlemek için oturduğu yeri göstermektedir (Camaaño adacığının sadece 880 metre uzunluğundaki kıyısı, yaklaşık 2000 iguanadan oluşan bir populasyonu barındırmaktadır.) Trillmich (1983)'den. (b) (a)'da yer alan çiftleşme savunaklarında, erkek iguanaların gerçekleştirdiği çiftleşme sayılarındaki varyasyonu gösteren histogram. Yatay eksendeki kesintiye dikkat ediniz; en başarılı erkek durumundaki 59 numaralı iguana, rakiplerinden herhangi birinin yaptığının dört katından daha fazla sayıda çiftleşme yapmıştır. Histogram yalnızca, çiftleşme mevsiminde kısa bir süre için de olsa belli bir savunağa sahip çıkan erkekleri kapsamaktadır. Trillmich (1983)'den.

ısırıklarla sonuçlanabilir (Trillmich 1983). Bir savunağı elinde tutan bir erkek, genel olarak, orayı günçiftleme yeri olarak kullanan dişilerden kendisini kabul edecek herhangi birisiyle çiftleşme hakkına büyük ölçüde tek başına sahip olur (Rauch 1985). Erkeklerden yalnızca bir kısmının savunağına sahip çıkmayı başardığı ve bazı erkekler diğerlerinden daha uzun bir süre için buraya sahip olmayı sürdürebildiği için, gerçekleştirilen çiftleşme sayısı bakımından erkekler arasında ileri derecede varyasyon görülür (Şekil 9.8b).

Deniz iguanaası erkekleri, dişilerin toplandığı yerlerdeki savunakları için mücadele ederler. İri yapılı iguanalar daha fazla sayıda kavgadan galip çıkar, daha iyi savunakları ellerinde bulundurur ve böylece daha fazla dişiyle çiftleşme olanağı elde ederler. Bu tür bir eşeysel seçilim, erkeklerde vücudun iri olmaası yönünde evrime yol açmıştır.

Bir egemenlik alanı edinmek ve ona sahip çıkmak diğer erkeklerle kavga etmeyi gerektirdiğinden, iri erkeklerin bu mücadelede üstünlük sağlama olasılığı daha güçlü olur. Camaaño adacığında Krisztina Trillmich (1983)'in incelediği iguana kolonisinde, diğer tüm erkeklerinkinden çok daha fazla sayıda, tam 45 kez çiftleşme yapan erkek (Şekil 9.8b), 59 numaralı iguana olmuştur (kendisinin elinde bulundurduğu savunak Şekil 9.8a'da görülmektedir). Komşusu olan 65 numaralı iguana 10 çiftleşmeyle en başarılı ikinci erkek olmuştur. Her ikisinin egemenlik alanları sabahın erken saatlerinde ve öğleden sonraları dişilerin en çok tercih ettiği günçiftlenme yerleriydi. Trillmich, 59 numaralı iguananın kolonideki en büyük iguana olduğunu; alanını elinde tutmak için, orayı ele geçirmeye kalkan dört erkeği geri püskürtmek zorunda kaldığını; elinde bulundurduğu süre içerisinde bölgesinin bir kısmını, kendi egemenlik alanlarını genişletmeye çalışan dört komşu erkeğe kaptırdığını rapor etmişti. Wikelski ve çalışma arkadaşları Genovesa ve Santa Fé adalarındaki iguana kolonilerini araştırmışlardır (Wikelski vd. 1996; Wikelski ve Trillmich 1997). Krisztina Trillmich'in gözlemlerine uyacak biçimde, bu araştırmacılar, çiftleşmeyi gerçekleştiren erkeklerin boy ortalamasının, çiftleşme girişiminde bulunan tüm erkeklerin boy ortalamasından önemli ölçüde büyük olduğunu belirlemişlerdir (Tablo 9.1).

Deniz iguanalarında vücut büyüklüğünün kalıtılabilir olduğu varsayılırsa üç özellik ortaya çıkmış olur: varyasyon, kalıtılabilirlik ve çiftleşme başarısında farklılık. İşte bunlar, eşeysel seçilim yoluyla evrimin başlıca öğeleridir. Böylece, deniz iguanası erkeklerinin, yaşamak için gerekli en uygun vücut uzunluğundan nasıl daha fazla büyüyebildiklerini açıklamak mümkün olur. İri yapılı erkekler daha fazla çiftleşme yapabildikleri ve sahip oldukları, iri yapılı olmayı sağlayan genlerini sonraki nesillere daha çok aktarabildikleri için, erkek iguanalar zamanla büyümüş olur.

Deniz iguanalarındakinin benzeri erkekler arası kavgalar, Şekil 9.1'de görülen kızılgeyiğin de aralarında bulunduğu birçok türde görülür. Çiftleşme olanaklarının erkekler için sınırlayıcı etmen olduğu ve erkeklerin, ya doğrudan doğruya dişilerin

Tablo 9.1 Santa Fé ve Genovesa adalarındaki deniz iguanası kolonilerinde erkeğin boyuna bağlı eşeysel seçilim farklılıkları

Boy, burun ucu ile kloak arasındaki uzunluk (BKU) olarak verilmiştir. Çiftleşme girişiminde bulunmuş tüm erkeklerin boy dağılımının standart sapmaları şeklinde ifade edilen standartlaştırılmış seçilim farklılığı (bkz. Bölüm 7), en az bir kez çiftleşmiş olan tüm erkeklerin boy ortalamaları ile çiftleşme girişiminde bulunmuş tüm erkeklerin boy ortalamaları arasındaki farktır. (Standart sapma varyansın kare köküdür.) Her iki standartlaştırılmış seçilim farklılığı değerlerinin pozitif olması ($P < 0,05$), çiftleşme yapmış erkeklerin, çiftleşme girişiminde bulunmuş erkeklerden ortalama olarak daha büyük olduğunu göstermektedir. Wikelski ve Trillmich (1997)'den.

	N	Ortalama boy (BKU)	Standart sapma	Standartlaştırılmış seçilim farklılığı
Santa Fé				
Çiftleşme yapmış erkekler	253	401	13	0,42
Çiftleşme girişiminde bulunmuş erkekler	343	390	26	
Genovesa				
Çiftleşme yapmış erkekler	25	243	26	0,77
Çiftleşme girişiminde bulunmuş erkekler	147	227	21	

kendilerini ya da dişiler için yaşamsal önemi olan bazı kaynakları tekellerine alabildikleri ve böylece onları kendilerine doğru çekmeyi garantiledikleri durumlarda, dişileri ya da söz konusu kaynakları elde etmek için erkekler birbirleriyle mücadeleye girerler. Vücudun iri olmasından başka, bu tür bir eşeysel seçilim, kavgada kullanılan, örneğin silah ve zırh gibi, diğer bazı özelliklerin evrimine de yol açar. Erkekler arasındaki mücadele ayrıca, erkeklerde alternatif çiftleşme stratejilerinin evrimine de neden olabilir (bkz. Kutu 9.1).

Sperm Rekabeti

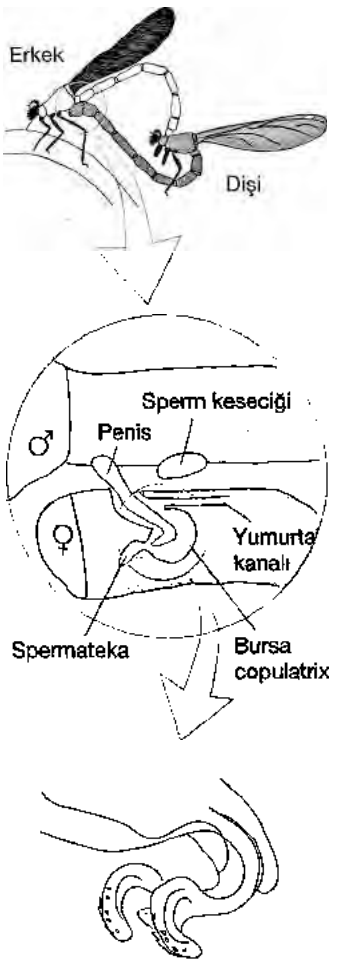
Erkekler arasındaki rekabet, spermlerin rekabeti biçimine dönüşebilir.

Erkekler arasındaki rekabetin çiftleşme olup bittikten sonra mutlaka sona ermesi gerekmez. Bir erkeğin çiftleşme başarısını asıl belirleyen, çiftleşme yapıp yapmadığı değil, yumurtaları döllleyenin onun spermleri olup olmadığıdır. Bir hayvanda iç döllenme varsa ve dişi kısa bir süre içinde iki ya da daha fazla sayıda erkekle çiftleşmiş ise, o zaman erkeklerden gelen spermler yumurtalara doğru bir yarış içinde olacaklardır. Gerçekten de dişiler bir batında, başka başka erkeklerin dölünü taşıyan yumurta ya da yavrular oluşturabilirler. Çok babalı kardeş yavrular, örneğin sincaplar (Boellstorff vd. 1994), ayılar (Schenk ve Kovacs 1995), kuşlar (Gibbs vd. 1990), kertenkeleler (Olsson vd. 1994) ve örümcekler (Watson 1991) gibi çok çeşitli hayvanlardan bilinmektedir. Aynı durum insanlar için de söz konusudur; Smith (1984), babaları farklı ikizlere ilişkin raporları derlemiştir.

Sperm yarışını kazanmaya ne gibi özellikler yardımcı olmaktadır? Yararlı özelliklerden bir tanesi, yalnızca, çok sayıda sperm içeren bol miktarda atmık üretmek olabilir. Sperm yarışı bir piyango çekilişi gibi düşünülürse, bir erkeğin kazanma şansı, aldığı bilet sayısıyla birlikte artacaktır. Bu hipotez Matthew Gage (1991) tarafından Akdeniz meyve sineği (*Ceratitis capitata*) üzerinde sınanmıştır. Gage'in deneyi, yumurtalardan daha az maliyetli olsalar da, atmıkların da bir maliyeti olduğu gözlemine dayanmaktaydı (bkz. Nakatsuru ve Kramer 1982). Gage, Akdeniz meyve sineği erkeklerinin, sperm üretmekte sınırlanmaları durumunda, her çiftleşme için yalnızca, dişi yumurtalarının tümünün döllenmesini garanti altına almaya yeten az sayıda sperm kullanmak suretiyle sperm tasarrufu sağlamalarının kendileri için yararlı olabileceğini düşünüyordu. Ama eğer daha bol miktardaki atmık sperm rekabetini kazanmayı kolaylaştırıyorsa, spermleri rekabet riski altında olan erkeklerin, çiftleşme sırasında, spermleri rekabet riski altında olmayan erkeklerden daha fazla sperm bırakması gerekirdi. Sperm sayısının rekabeti kazanmada bir önemi yoksa, o zaman, rekabete bakılmaksızın erkeklerin eşit sayıda sperm bırakması beklenirdi.

Gage erkek sinekleri iki ayrı grup oluşturan koşullar altında yetiştirip çiftleştirdi. 20 bireylik ilk grubu yalnız başlarına büyütüp kendilerine özel birer dişiyle çiftleşmelerini sağlarken, yine 20 bireyden oluşan ikinci grubu başka bir erkekle birlikte yetiştirdi ve bunları bu ikinci erkeğin bulunduğu ortamlarda birer dişiyle çiftleştirdi. Gage, her bir çiftleşmenin hemen ardından, dişilerin vücudunu açtı ve erkeklerin bırakmış oldukları spermleri saydı. Potansiyel bir rakibin varlığında yetiştirilip çiftleştirilmiş olan erkekler (ortalama ± standart hata = 3520 ± 417), yalnız başlarına yetiştirilip çiftleştirilen erkeklerinkinin $2\frac{1}{2}$ katından daha fazla sayıda sperm (1379 ± 241) içeren atmık üretmişlerdi; farkın anlamlılık derecesi çok yüksekti ($P < 0,0001$). Gage'in yorumu, atmık miktarının fazla oluşunun sperm yarışını kazanmaya katkıda bulunduğu ve erkek sineklerin, spermlerini, bir yandan döllenme başarısını garanti etme, bir yandan da sperm tasarrufu sağlama önceliklerini dengeleyecek şekilde kullandıkları yönündeydi.

Atmık miktarındaki artışın yanı sıra, sperm yarışı açık bir şekilde, çeşitli başka adaptasyonları da neden olmuştur. Erkekler çiftleşme süresini uzatabilir, bir çiftleşme tıkacı bırakabilir ya da dişinin çekiciliğini azaltan feromonlar kullanabilir (Gilbert 1976; Sillén-Tullberg 1981; Thornhill ve Alcock 1983). Kızböceklerinin birçok türünde, çiftleşme sırasında erkek, dişinin önceki çiftlerinden kalan spermleri kazıyıp atmak için, penisi üzerinde yer alan özel yapıları kullanır (Şekil 9.9; Waage 1984,



Şekil 9.9 **Kızböceklerinde sperm rekabeti** Çiftleşme sırasında (üstte) erkek, dişinin önceki çiftleşmelerinden kalmış spermleri uzaklaştırmak için penisi üzerinde yer alan dikenli boynuzcukları kullanır (altta). Waage (1984)'den yeniden çizilmiştir.

KUTU 9.1 Erkeklerde alternatif çiftleşme stratejileri

Erkekler arasındaki kavgayı genel olarak, iri ve güçlü olanlar ile iyi silahlanmış olanlar kazanır. Peki ya daha küçük yapılı erkekler? Acaba bunların uyum gücü açısından tek şansları, kavgaları kazanmaya yetecek büyüklüğe ulaşıncaya dek hayatta kalmaları mıdır? Çoğu zaman, küçük yapılı erkekler alternatif stratejiler uygulayarak çiftleşme girişiminde bulunur, bazen de bunu başarırlar.

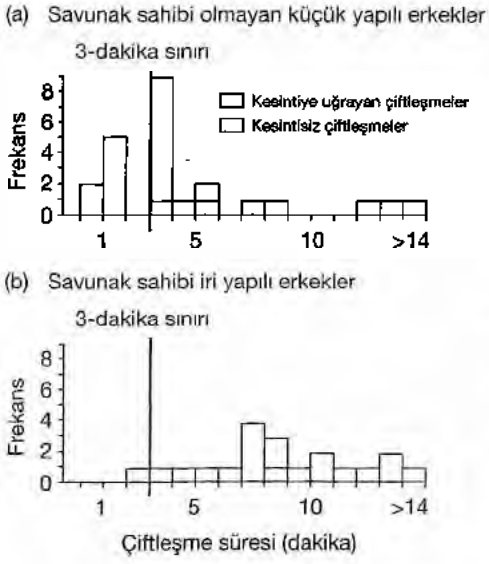
Deniz iguanalarında, küçük yapılı yetişkin erkekler günçiftlenme yerlerindeki çiftleşme savunaklarından dışarı atılırlar. Ama bunların birçoğu, kendileriyle çiftleşmeleri için dişileri elde etmeye çalışmaktan vazgeçmez. Küçük yapılı erkekler bu konuda üstün başarı elde edemeseler de, kolonideki tüm çiftleşmelerin yaklaşık %5'ini gerçekleştirmekten de geri kalmazlar (Wikelski vd. 1996). Tabii, dişilerle çiftleşmeye çalışan küçük erkeklerin diğer erkekler tarafından sık sık itilip kakıldıklarını söylemeye gerek yoktur. Bir egemenlik alanı edinmiş büyük erkekler için de geçerli olan bu durum, daha çok küçük erkeklerin başına gelir. Dahası, küçük erkeklerce gerçekleştirilen çiftleşmelerin, erkek boşalmaya fırsat bulamadan kesintiye uğraması olasılığı daha yüksektir (Şekil 9.10).

Küçük erkekler çiftleşmelerin kesintiye uğraması sorununu, boşalmayı erkene alarak çözmüşlerdir (Wikelski ve Bäurle 1996). Bunlarda, çiftleşme girişimi ile, hatta oradan geçen bir dişiyi görme ile oluşan uyarı, boşalmayı tetiklemeye yeter. Erkekler daha sonra bu atmığı kloak keselerinde bekletir, çiftleşme fırsatı yakalayınca da, daha çiftleşmenin başında dişiye aktarırlar. Wikelski ve Bäurle, üç dakikadan kısa süren çiftleşmelerin hemen ardından yakaladıkları on iki dişinin kloakını incelemiştir. Bu dişilerin hiçbiri o çiftleşme döneminde daha önce çiftleşmemiş olduğu halde, 10 tanesinin kloakında eski atmık bulunuyordu ki bunların kısa süreli çiftleşmeler sırasında aktarılmış olması gerekmekteydi.

Bu eski atmıktaki spermler canlıydı. Wikelski ve Bäurle, söz konusu dişilerden beşini yaklaşık bir aylık süre boyunca her gün şafak vaktinden akşam karanlığına değin izleyip yumurtlamalarını saptadı. Beş dişiden hiçbiri bir daha çiftleşmedi ama hepsinin de yumurtladığı yumurtalar döllenmiş durumdaydı.

Erkenden boşalmanın, küçük yapılı ve egemenlik alanı edinmemiş erkeklerin iri ve egemenlik alanı sahibi erkeklerden daha sık başvurduğu bir strateji olduğu görülmektedir. Wikelski ve Bäurle, egemenlik alanı edinmiş ve edinmemiş erkeklerden rasgele 13'er tanesini yakaladılar ve egemenlik alanı edinmemiş erkeklerden %85'inin, kloak keselerinde atmık depolamış olduklarını belirlediler; bu oran, savunak sahibi erkeklerde yalnızca %38 idi ($P < 0,05$). Bu farkın, bir egemenlik alanına sahip erkeklerin daha sık çiftleşmesinden kaynaklanıyor olabileceği söylenemez, çünkü bu erkekler bile ancak yaklaşık altı günde bir kez çiftleşmektedir (Wikelski vd. 1996).

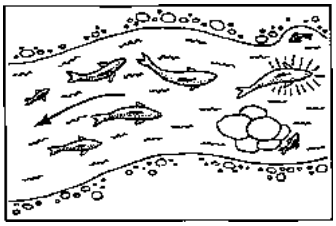
Alternatif ya da sinsi erkek çiftleşme stratejileri birçok başka tür tarafından da geliştirilmiştir. Örneğin coho som balıklarında (*Oncorhynchus kisutch*), erkeklerin sperm bırakmak üzere denizden dönüşleri iki ayrı yaşta olur (Gross 1984, 1985, 1991). Çengel burunlular diye adlandırılan bir grup 18 aylıkken döner. Bunlar iri yapılı olup, çeneleri genişleyerek çengelli bir hal almıştır ve sırtları boyunca depoladıkları kıkırdaktan oluşan bir zırha sahiptirler. Oğlanlar (Jacks) adı verilen ve 6 aylıkken dönen ikinci grup ise küçük yapılı olup, silah ve zırhları zayıftır.



Şekil 9.10 Deniz iguanası erkeklerinde çiftleşme süreleri Histogramlar, egemenlik alanına sahip olmayan, küçük yapılı 24 erkekte (a) ve egemenlik alanına sahip, iri yapılı 20 erkekte (b) çiftleşme sürelerinin dağılımını göstermektedir. Turuncu bölgeler başka erkeklerce kesintiye uğratılan çiftleşmeleri belirtmektedir. 3. dakikadaki kırmızı dikey çizgi, boşalmadan önce bir erkeğin çiftleşmede kalması gereken yaklaşık süreyi göstermektedir. Egemenlik alanına sahip iri erkeklerin çiftleşmeleri anlamlı derecede daha uzun sürmüş ve 3 dakika sınırından önce taciz edilmeleri olasılığı daha düşük olmuştur. Wikelski ve Bäurle (1996)'den. Copyright © 1996, The Royal Society. The Royal Society ve yazarın izniyle basılmıştır.

KUTU 9.1 Devamı

Bir dişi som balığı çiftleşmeye hazır olduğunda bir yuva kazarak buraya yumurtlar. O yuvayı hazırlarken, oraya toplanan erkekler dişinin yumurtalarını döllemek için iki strateğiden birine başvururlar (Şekil 9.11). Bazı erkekler dişiye yakın bir konumda olmak için birbirleriyle mücadeleye girişirler. Bu kavgacılar kısa bir süre içerisinde büyüklüklerine göre ayrışırlar. Dişi yumurtladığında erkekler yumurtaların üzerine spermlerini sırayla bırakır. Yumurtaların çoğunu, spermlerini ilk bırakan erkek döllemiş olur. Diğer erkekler ise konum kavgasına girmez, bunun yerine, dişinin yakınında bir gizlenme yeri ararlar. Dişi yumurtladığı zaman bu sinsi balıklar birdenbire ortaya çıkıp yumurtaların üzerine sperm bırakmaya çalışırlar.



Şekil 9.11 Coho som balıklarında alternatif çiftleşme stratejileri Bu şekil, bir som balığı çiftleşme grubunu göstermektedir. Sağdaki (akıntının yukarı tarafında bulunan) büyük balık, bir yuva yapmış ve yumurtlamaya hazır durumdaki bir dişidir. Dişinin alt tarafında, kavga stratejisini tercih eden beş erkek bulunmaktadır. Dört çengel burunlu ile bir oğlandan oluşan bu erkekler, kendi aralarında boylarına göre sıralanmışlardır. Diğer iki oğlan ise sinsi davranma stratejisini yürütmektedir. Bunlar, dişinin yakınında, biri kaya arkasında, diğeri kıyının sığ kesiminde kendilerine saklanacak yerler bulmuşlardır. Gross (1991)'dan. Copyright © 1991, Ecological Society of America. İzin alınarak basılmıştır.

Çengel burunlular içinde, kavga stratejisini yürütenler daha başarılı olurken, oğlanlar arasında sinsice davranma stratejisine başvuranlar daha büyük başarı sağlıyorlardı. Çengel burunlular ile oğlanların göreceli uyum gücü, kısmen, üreme populasyonunda her bir erkek çeşidinin bulunma sıklığına bağlıdır.

Som balığı ile iguana örnekleri arasında önemli bir ayrım vardır. Deniz iguanalarında küçük yapılı, savunak edinmemiş erkekler, bir egemenlik alanını başarılı bir şekilde savunmaya yetecek büyüklüğe ulaşıncaya dek içinde bulundukları olumsuz bir durumda en iyisini yapıyor gibi görünürken, som balıkları örneğinde, bir erkek bir daha değişmemek üzere ya çengel burunluya ya da oğlana dönüşmektedir. Bir som balığı erkeğinin hangi stratejiyi izleyeceği genetik ve çevresel etkenlerin bir karışımına bağlıdır.

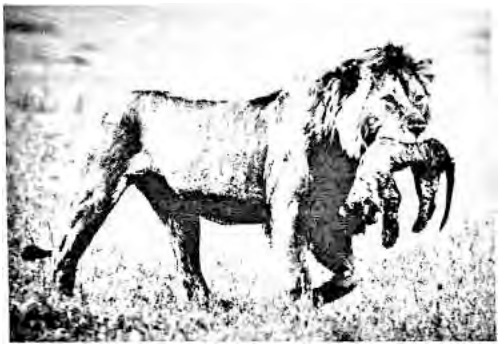
1986). R. E. Hooper ve M. T. Siva-Jothy (1996), bu stratejinin çok etkili olduğunu göstermek için genetik babalık testlerinden yararlanmışlardır. Araştırdıkları kızböceği türlerinde, bir dişiyle çiftleşen ikinci erkek, dişinin çiftleşme sonrası ilk yumurtlama evresinde oluşturduğu yumurtaların hemen hemen tümünü döllemiş durumdaydı.

Yavru Öldürme

Erkekler arasındaki rekabet, yavru kıyımı biçiminde ortaya çıkabilir.

Bazı memeli türlerinde, erkekler arasındaki rekabet neredeyse akıl almaz boyutlara ulaşır. Bunun, B. C. R. Bertram (1975) tarafından ortaya çıkarılmış ve Craig Packer ve Anne Pusey (Packer vd. 1988'de derlenmiştir) tarafından da araştırılmış bir örneği aslanlarda görülür. Aslanlarda temel toplumsal birim kümedir. Bir kümenin çekirdeğini, analar, kızlar, kız kardeşler, kız yeğenler ve teyzeler vb gibi yakın akraba dişiler ile bunların yavrularını kapsayan bir grup oluşturur. Kümede ayrıca, genelde iki ya da üç ergin erkekten oluşan, küçük bir grup bulunur. Genellikle birbirlerine akraba durumda olan bu erkeklerin yetişkin dişilerle akrabalıkları yoktur. Bu sistem, eşeysel olgunluğa erişen dişilerin doğup büyüdükleri kümenin içinde kalmasına karşılık, yeni erginleşmiş erkeklerin başka kümelere katılmalarıyla sürekliliğini korur.

Ergin genç erkekler için bir kümeden başka bir kümeye geçiş hiç de zahmetsiz olmaz. Yeni kümenin yerleşik ergin erkekleri işgalcilere karşı koyarlar. Bu durum, erkeklerin neden diğer akraba erkeklerle bir arada bulunduklarını açıklar: Yerleşikler ile yeni katılanlardan oluşan her bir grup kendi aralarında birer koalisyon oluşturur ve kümede yaşama hakkı uğruna kimi zaman çok şiddetli bir hal alan kavgalara girişirler. Mücadeleyi yerleşikler kazanırsa onlar kümede kalırken, yeni gelenler ele geçirmek için başka bir küme aramaya koyulurlar. Eğer yerleşikler mücadeleyi



Şekil 9.12 **Aslanlarda yavru kıyımı** George B. Schaller tarafından çekilmiş olan bu fotoğrafta, bir erkek aslan, ağzıyla, yeni öldürdüğü bir başka erkeğin yavrusunu taşıyor.

kaybederse, kendileri oradan uzaklaştırılır ve yeni gelenler sürünün dişilerini yalnız başlarına elde tutma hakkına sahip olur ve onlar da bu hakkı ancak, kendilerinden daha genç, daha güçlü ya da daha kalabalık erkeklerden oluşmuş başka bir koalisyon gelip onları kümeden kovuncaya dek sürdürürler. Pusey ve Packer, bir erkek koalisyonunun kümeyi ortalama olarak iki yıldan biraz daha fazla bir süre için ellerinde tuttuklarını saptamışlardır. Aslanlarda üreme başarısının anahtarı küme içinde yer edinmek olduğundan, mücadeleden üstün çıkan koalisyonun erkekleri, vakit geçirmeden baba olmak için çaba göstermeye başlarlar. Ancak, kısa sürede baba olmanın önündeki engellerden biri, babaları önceki koalisyonun erkekleri olan ve henüz bakıma gereksinim duyan yavruların varlığıdır. Çünkü, bu yavrular sütten kesilmediği sürece dişiler yeniden yavru yapabilecek duruma gelemezler.

Başka erkeklerin yavrularını öldürmekle, erkek aslanlar daha fazla çiftleşme şansı elde ederler.

Erkekler bu sorunun üstesinden nasıl gelebilirler? Bunun için sık sık, dehşet verici de olsa, apaçık bir çözüme başvurur ve kümede bulunan sütten kesilmemiş bütün yavruları öldürürler (Şekil 9.12). Packer ve Pusey bu stratejinin, yavruların analarının yeniden yavru yapabilecek duruma ortalama sekiz ay daha erken gelmelerine neden olduğunu belirlemişlerdir. Erkeklerin uyguladığı yavru kıyımı, birinci yaşları içindeki yavru ölümlerinin yaklaşık %25'inin ve tüm aslan ölümlerinin %10'undan fazlasının nedenini oluşturmaktadır.

Yavru öldürme erkeklerin üreme şansını artırırken dişilerin üreme başarısına açıkça zarar verir. Dişilerin bu olumsuz durumda kendi yararlarına olanın en iyisini yapmak için iki seçenekleri vardır (Packer ve Pusey 1983). Bunlardan ilki, nitekim sık sık yaptıkları gibi, kimi zaman kendi yaşamları pahasına da olsa, kıyımcı erkeklere karşı yavrularını savunmaktır. Ancak, Packer ve Pusey'in bildirdiğine göre, yeni erkek koalisyonlarının varlığında küçük yavruların iki aydan daha uzun süre hayatta kalabildikleri nadiren görülmektedir. Dişilerin ikinci taktiği, yeni bir koalisyon sürüye yerleştiği zaman, varsa sürmekte olan gebeliklerini kendiliklerinden düşük yaparak sonlandırmaktır. Bu, dişilerin uğradığı kaybı azaltır: Zaten doğumdan kısa bir süre sonra öldürülecek olan yavrular için boşuna zaman ve enerji harcamamış olurlar. Dişilerin üreme stratejine ilişkin bu bakış açısı değişikliğiyle birlikte, erkekler arasındaki çatışma konusu burada bırakılarak, eşeysel seçilimin başka bir yönüne, dişilerde eş seçimi konusuna geçilecektir.

Erkeklerde üreme başarısının çiftleşme olanaklarıyla sınırlandığı, ama bu erkeklerin ne dişilerin kendilerini ne de dişiler için yaşamsal önem taşıyan bir kaynağı tekellerine alamadıkları çok sayıda tür vardır. Böylesi türlerin birçoğunda, erkekler çiftleşebilmek için çeşitli gösterilerle kendilerini ortaya koyarlar. Dişiler ise, bir eş seçmeden önce, genel olarak çok sayıda erkeğin gösterilerini incelerler. Dişilerin seçiciliği yoluyla gerçekleşen eşeysel seçilim, erkeklerde özenli kur yapma gösterilerinin evrimine yol açar.

Dişi tercihinin seçilimin önemli bir mekanizması olduğunu Charles Darwin ilk kez 1871'de, *İnsanın Türeyişi ve Eşeysel Seçilim* adlı çalışmasında öne sürmüştür. Gü-

nümüzde genel kabul görmekteyse de, dişilerin ayrı ayrı erkekler arasında etkin biçimde seçim yaptığı düşüncesi onyıllar boyunca tartışılmıştı. Evrim çalışan biyologlarının çoğu, dişilerdeki seçiciliğin doğru türden bir erkeği seçme ile sınırlı olduğunu düşünüyorlardı (bkz. Trivers 1985). Dişilerin doğru türden bir eşi ayırt etmesini sağlamasının ötesinde, erkeklerin kur yapma gösterilerinin, öncelikle genel olarak dişilerdeki çiftleşme isteksizliğinin üstesinden gelinmesinde iş gördüğü sanılmaktaydı. Çiftleşmeye hazır olduktan sonra, bir dişinin mevcut erkeklerden herhangi birini kabul edeceği düşünülmekteydi.

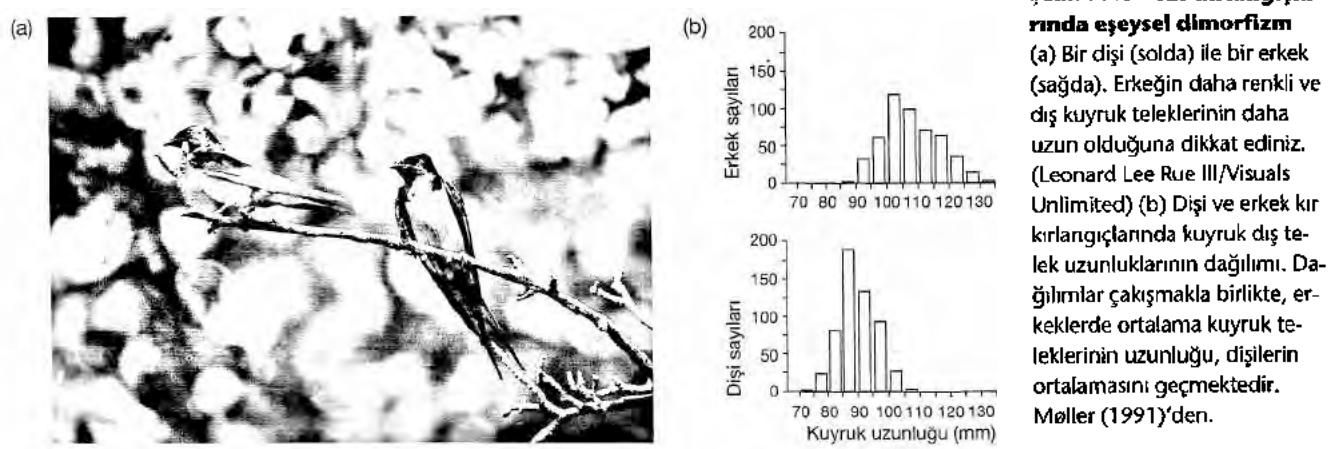
Dişileri tekellerine alamadıklarında, erkekler çoğu zaman, çiftleşmek için kendilerini sergileyerek birbirleriyle yarışırlar. Gösterileriyle kendini ortaya koyan erkekler arasında dişilerin seçim yaptıkları savına biyologlar uzun süre kuşkuyla yaklaşmışlarsa da, dişi seçimi bugün artık iyi bilinen bir konudur.

Bu seksiyona, dişilerin aslında çok seçici olduklarını, olası çok sayıda erkek arasından belirli erkekleri etkin biçimde seçtiklerini ortaya koyan iki deneyi inceleyerek başlayacağız. Daha sonra dişilerde seçiciliğin işlevleri ele alınacaktır. Seçici bir dişinin potansiyel yararları arasında, yavrusu için iyi genler elde etmenin yanı sıra, erkeklerin sağladığı çeşitli kaynakları elde etmek de vardır. Ama belki de dişiler, erkeklerin kur yapma gösterileri arasından, sinir sistemleri içine kurulu önceden mevcut duyusal eğilimleri uyaranları tercih ediyorlardır.

Kır Kırlangıçlarında Dişi Seçiciliği

Dişilerin etkin biçimde seçim yaptıklarını gösteren deneylerden ilk ele alınacak olanı, Anders Møller'in kır kırlangıçları üzerinde yaptığı çalışmadır. Kır kırlangıçları (*Hirundo rustica*), sayıları 80'e varan bireylerin oluşturduğu koloniler halinde üreyen, böcekçil küçük kuşlardır. Møller'in (1988) araştırdığı kırlangıçlar, Avrupa kışını Afrika'da geçirdikten sonra, ilkbahar ve yaz boyunca Danimarka'da ürerler. Danimarka'daki üreme kolonisine vardıklarında, erkek kırlangıçlardan her biri, birkaç metrekare büyüklüğünde bir savunak edinir. Sonra da, tünerken ya da uçuşları sırasında kuyruklarını sergileyerek bir eşi cezbetmeye çalışırlar. Her bir dişi, çok sayıda erkeğin yanında bulunduktan sonra içlerinden birini eş olarak seçer. Çiftleşmenin ardından, erkeğin egemenlik alanı içinde erkek ile dişi birlikte çamurdan bir yuva kurarlar. Bu yuvada çiftler bir kez, yaz bitmeden zamanları kalmışsa iki kez yavru yetiştirirler. Yumurtalar üzerinde dişi kuluçkaya yatar, fakat yavruları her iki ebeveyn besler.

Kır kırlangıçları ilk bakışta, eşeysel seçilim konusundaki bir araştırma için pek de uygunmuş gibi görünmeyebilir. Erkeğin yavru bakımına yardımcı olmasının her iki eşeyin yaptığı ebeveyn yatırımını eşitleme yönünde etki etmesi gerektiğinden başka, kırlangıçların göründüğü kadarıyla tek çiftli bir birliktelik oluşturmaları da, eşeylerden hiç birinin diğeri için, onun kısa süreli gereksinimlerini karşılamakla sınırlı kalmadığını gösterir. Ne var ki, kır kırlangıçları eşeysel olarak dimorfiktir. Erkekler dişilerden daha parlak renkli ve biraz daha büyük olurlar (Şekil 9.13a). En büyük fark ise, her iki eşeyde de uzamış durumda olan dış kuyruk teleklerinin, erkeklerde dişilerdekinden yaklaşık %15 daha uzun olmasıdır (Şekil 9.13b).



Şekil 9.13 Kır kırlangıçlarında eşeysel dimorfizm (a) Bir dişi (solda) ile bir erkek (sağda). Erkeğin daha renkli ve dış kuyruk teleklerinin daha uzun olduğuna dikkat ediniz. (Leonard Lee Rue III/Visuals Unlimited) (b) Dişi ve erkek kır kırlangıçlarında kuyruk dış telek uzunluklarının dağılımı. Dağılımlar çakışmakla birlikte, erkeklerde ortalama kuyruk teleklerinin uzunluğu, dişilerin ortalamasını geçmektedir. Møller (1991)'den.

Bundan başka üç etmen daha, kır kırlangıçlarında eşeysel seçilimin söz konusu olabileceğini göstermektedir. Birincisi, yavrulara her iki eşeyin de baktığı tek çiftli bir tür bile olsa, erkekler ve dişiler gerek ebeveyn olarak gerekse yavrulara gen veren bireyler olarak farklı niteliklerde olabilirler. Dolayısıyla, her iki eşeyden bireyler arası olan en iyi eşi tanıyıp cezbetmeye çalışmakla daha yüksek üreme başarısına ulaşma yararını elde etmeleri beklenir. İkincisi, kır kırlangıçları tek çiftli gibi görünseler de aslında birçoğu öyle değildir. Erkekler çift oluşturdukları çiftlerinden başka dişilerle çiftleşmeye çalışırlar. Bu eş dışı çiftleşme girişimleri dişi tarafından kabul gördüğü zaman, ki bazen öyle olmaktadır, bunu başaran erkekler, başka bir erkeğin yetişmelerinde yardımcı olacağı yavruların babası olmak suretiyle, bundan bir yarar sağlamış olacaktır. Üçüncü olarak da, eşeyler arasında en belirgin farklılık gösteren özellik durumundaki uzun dış kuyruk tüylerinin boyu, erkeklerin çiftleşme için yaptıkları gösterilerde tam olarak sergiledikleri özelliktir. Møller, eşeysel seçilimin aslında, dişi seçiciliği yoluyla, kır kırlangıçlarında da olduğunu ve dişilerin daha uzun kuyruk teleklerini sergileyen erkeklerle çiftleşmeyi tercih ettikleri hipotezini kurdu.

Møller, savunak edinmiş, ancak henüz bir eş cezbedememiş 44 erkeği yakalayarak renkli halkalarla işaretledi. Sonra bunları rastgele, her birinde 11 birey bulunan dört gruba ayırdı ve her bir gruptaki kuşların kuyruk teleklerini şu şekilde değiştirdi:

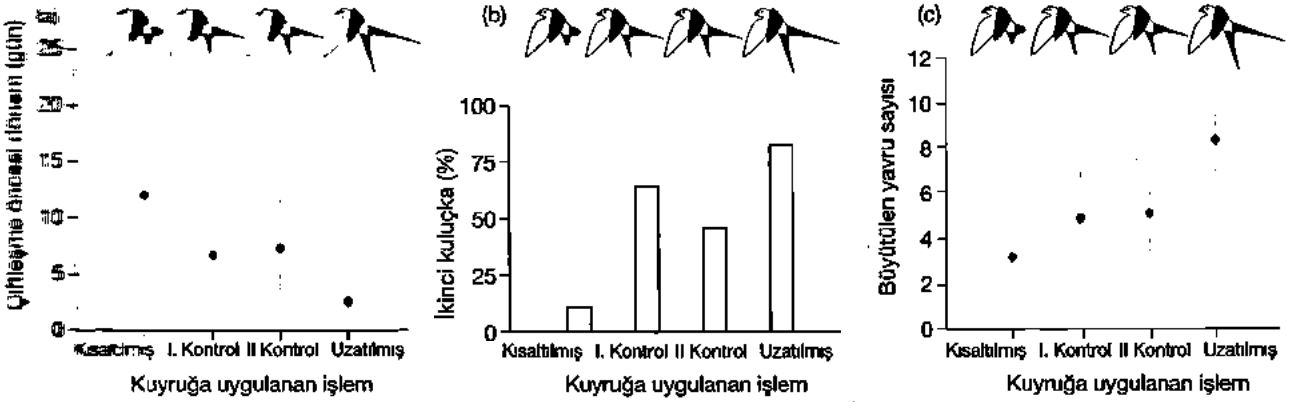
- **Kuyruk telekleri kısaltılmış grup.** Møller, her bir dış kuyruk teleğinin ortasından yaklaşık 2 cm'lik bir bölümü kesip çıkardıktan sonra teleğin uç bölümünü yapıştırıcı ile yeniden taban bölümüne yapıştırdı.
- **Yalancı değişiklik uygulanmış grup (I. kontrol grubu).** Møller, kuyruk teleklerini kestikten sonra yeniden yerlerine yapıştırdı. Bu, teleklerin uzunluğunda değişikliğe yol açmayıp, yalnızca kuşların, kuyruk telekleri kısaltılmış ve uzatılmış gruplarda uygulanan aynı kesme, yapıştırma ve elle dokunma işlemlerine maruz kalmalarını sağladı.
- **Değişiklik uygulanmamış grup (II. kontrol grubu).** Møller, bu kuşları yakalayıp kuyruk teleklerine hiçbir işlem uygulamaksızın halkaladı.
- **Kuyruk tüyleri uzatılmış grup.** Møller, bu kuşların kuyruk teleklerinin orta kısmına, telekleri kısaltılmış gruptan aldığı 2 cm'lik telek parçasını, kesip yapıştırma yoluyla ekledi.

Møller daha sonra kuşları kendi kolonilerinin içine geri bıraktı. Dişiler daha uzun kuyruk tüylü erkekleri tercih ediyorlarsa, kuyrukları uzatılmış erkeklerin, gerek 1. ve gerekse 2. kontrol grubu erkeklerinden daha kısa sürede bir eşi cezbederek daha fazla sayıda yavru büyüteceklerini tahmin ediyordu. Kontrol grubu erkeklerinin ise, kuyrukları kısaltılmış erkeklerden daha başarılı olmaları gerekiyordu. Öte yandan, eğer dişilerde kuyruk tüylerine dayalı bir tercih söz konusu değilse, o zaman gruplar arasında başarı bakımından fark olmamalıydı.

Dişi kır kırlangıçları, kuyruk telekleri en uzun erkeklerle çiftleşmeyi tercih ederler.

Sonuçlar Şekil 9.14'de görülmektedir. Ortalama olarak, kuyruk tüyleri uzatılmış erkekler kontrol grubu erkeklerinden, kontrol grubu erkekleri de kuyrukları kısaltılmış erkeklerden daha kısa süre içerisinde bir eş cezbetmişlerdi (Şekil 9.14a). Bir eşi çabuk bir şekilde cezbetmenin sağladığı avantajlar arasında, erkeğin ve eşinin daha erken yavru elde etmeye başlamaları yer alır. Daha erken başlangıç, ebeveyn için, yaz bitiminden önce ikinci kez kuluçka yapacak zaman bulma olasılığının daha yüksek olması anlamına gelmektedir (Şekil 9.14b). Sonuç olarak, iki kez yavru yetiştirmenin avantajı, ebeveynler için yaz süresince daha fazla sayıda yavru yetiştirmesi olacaktır (Şekil 9.14c).

Erkeklerin eş dışı çiftleşme istekleri olduğu sürece, dişi kır kırlangıçlarının seçici olmaları dolayısıyla elde ettikleri başka olanaklar da vardır. Møller, erkek kırlangıç-



Şekil 9.14 Anders Møller'in erkek kır kırlangıçlarında üreme başarısı ile kuyruk uzunluğuna ilişkin bulguları (a) Erkeklerin bir eşi cezbetmek için gerek duydukları süre. Kırmızı noktalar her bir grup için ortalama değerleri, dikey çizgiler standart sapmayı göstermektedir (standart sapma, her grup içindeki çeşitlilik miktarının istatistiksel bir ölçüsüdür). Gruplar arasında anlamlı farklılıklar bulunmuştur ($P < 0,01$). (b) Bir eşi cezbetmek için gerek duyulan süre farklılıklarının, ikinci bir kuluçkada yavru yetiştirecek zamanı bulan erkekler üzerindeki yansıması. Çubukların uzunluğu, her bir gruptaki, çiftleriyle birlikte iki kez yavru yetiştiren erkeklerin yüzdesini göstermektedir. Aynı şekilde, gruplar arasında anlamlı farklılıklar bulunmuştur ($P < 0,02$). (c) İkinci kez kuluçka yapma başarısı açısından görülen farklılıkların, yaz sonuna dek her bir erkeğin yetiştirip yuvadan ayrılmasını sağladığı yavru sayısı ile ölçülen, üreme başarısına yansıması. Noktaların ve çizgilerin anlamı (a)'daki gibidir. Gruplar arasında anlamlı farklılıklar bulunmuştur ($P < 0,001$). Kuyrukları uzatılmış erkekler kontrol grubu erkeklerinden, kontrol grubu erkekleri ise kuyrukları kısaltılmış erkeklerden daha fazla sayıda yavru büyütmüşlerdir. Møller (1988)'den.

kırın çiftleri dışındaki dişilerle çiftleşme girişiminde bulunma, dişilerin bu girişimlere olumlu yanıt verme ve araştırılan erkeklerin çiftleri durumundaki dişilerin başka erkeklerle çiftleşme oranlarını tahmin etmek için kuşları yeterince yakından gözleyebilmişti. Dört ayrı araştırma grubundaki erkekler çiftlerinden başka dişilerle çiftleşme girişiminde bulunma oranları bakımından farklılık göstermemişti. Bunların çiftleri de, başka erkeklerin eş dışı çiftleşme girişimleriyle karşılaşma oranları bakımından farklılık göstermemişti. Ama her bir grup içindeki erkekler, çiftleri dışındaki dişilere karşı gösterdikleri çiftleşme girişimlerinin kabul görerek çiftleşmenin gerçekleşmesi oranları bakımından farklıydılar (Tablo 9.2). Ayrıca, bu erkeklerin çiftleri durumundaki dişilerin, çiftlerinden başka erkeklerin çiftleşme girişimlerini kabul etme oranlarında da farklılık görülüyordu (Tablo 9.2). Görünüşe göre, daha az çekici olan kısa kuyruklu erkeklerle birlikte olan dişiler, daha çekici uzun kuyruklu erkeklerle eş dışı çiftleşmeler yaparak bunu telafi etme eğilimindeydiler. Bu dişilerden dolayı uzun kuyruklu erkekler, kısa kuyrukluların zararına olmak üzere kazançlı çıkıyorlardı. (Kuşlarda eş dışı çiftleşmeler konusunda daha fazla bilgi için, bkz. Kutu 9.2).

Tablo 9.2 Møller'in kır kırlangıçları üzerinde yaptığı deneylerdeki eş dışı çiftleşmeler

Belirtilen sayılar, bir saat içinde gözlenen eş dışı çiftleşme oranlarıdır. *P* değerleri, gruplar arasındaki çeşitliliğin istatistiksel açıdan anlamlılık düzeyini göstermektedir. Møller (1988)'den.

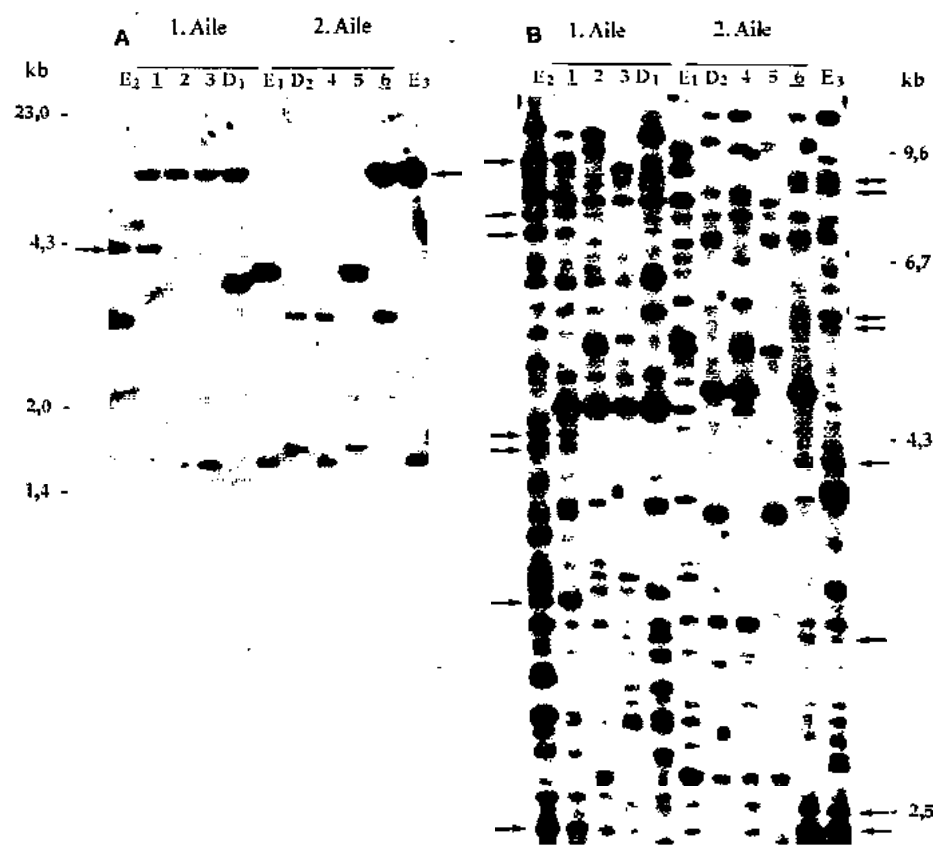
	Erkeğin Kuyruğuna Uygulanan İşlem				
Eş dışı çiftleşmeler	Kısaltılmış kuyruk	I. Kontrol grubu	II. Kontrol grubu	Uzatılmış kuyruk	*P*
Erkekler tarafından yapılan	0	0	0	0,040	< 0,001
Yuva çiftleri tarafından yapılan	0,036	0,014	0,017	0	< 0,01

KUTU 9.2 Eş dışı çiftleşmeler

Kır kırlangıçları, eş dışı çiftleşmelerin oranını doğrudan tahmin etmek için dikkatli bir gözlemcinin yeterince çiftleşme görebileceği pek de uygun bir örnek değildir. Ancak, son yıllarda biyologlar eş dışı çiftleşme oranının dolaylı yoldan tahmin edilebilmesini sağlayan genetik analiz yöntemleri geliştirmişlerdir. Şekil 9.15'de, kızılkanatlı karatavuklar üzerinde yapılmış bu tür testlerden ikisi görülmektedir.

Şekil 9.15a, bir restriksiyon fragment uzunluğu polimorfizminin kullanıldığı babalık analizini göstermektedir. Şekil içindeki fotoğrafta bir elektroforez jeli görülmektedir (bkz. Kutu 4.1). Bu elektroforez jelindeki her sütun, ayrı bir kuştan özütlenerek restriksiyon enzimiyle kesilmiş ve bir tek lokustaki DNA zincirini tanıyan bir örnek ile işaretlenmiş DNA'yı içermektedir. Jel üzerindeki bantlar basit Mendel alelleri gibi kalıtılmaktadır. E_1 bireyi (ortadaki sütun) kendisine ait egemenlik alanında iki dişi (D_1 ve D_2) ile çiftleşmiş bir yetişkin kızılkanatlı erkeğidir. E_2 ve E_3 ise, E_1, D_1 ve D_2'nin komşuları durumundaki yetişkin erkeklerdir. 1, 2 ve 3 rakamları, E_1 ile D_1 tarafından paylaşılan yuvadaki yavruları temsil etmektedir. 1. yavruya ait sütunda, hem anasına (D_1) ait sütunda hem de yuva sahibi babasına (E_1) ait sütunda bulunmayan bir bant (ok) vardır. Ancak, bu bant E_2'de de bulunmaktadır. Buradan, D_1'in E_2 ile (ya da bilinmeyen, aynı genotipli bir erkek ile) eş dışı çiftleşme yapmış olduğu sonucu çıkarılabilir. 4, 5 ve 6 sayıları ise, E_1 ile D_2 tarafından paylaşılan yuvadaki yavruları temsil etmektedir. Altıncı yavruya ait sütunda hem anasına (D_2) ait sütunda hem de yuva sahibi babasına (E_1) ait sütunda bulunmayan bir bant (ok) vardır. Ancak, bu bant E_3'te de bulunmaktadır. Buradan, D_2'nin E_3 ile eş dışı çiftleşme yapmış olduğu sonucu çıkarılabilir.

Şekil 9.15b, aynı aileler için, DNA belirteçleri (parmak izleri) kullanılarak yapılan babalık analizini göstermektedir. Her sütun, ayrı bir kuştan özütlenerek restriksiyon enzimiyle kesilmiş ve birden fazla lokustaki DNA zincirini tanıyan bir nümune ile işaretlenmiş DNA'yı içermektedir. Hangi bandın hangi lokustaki bir alele karşılık geldiği bilinmemekle birlikte, jel üzerindeki bantlar basit Mendel alelleri gibi kalıtılmaktadır. DNA parmak izleri, Şekil 9.15a'daki jelden çıkarsanan eş dışı çiftleşme durumlarının aynısını doğrulamaktadır.



Şekil 9.15 Kızılkanatlı karatavuklarda eş dışı çiftleşmeleri gösteren genetik analizler (a) Geleneksel bir restriksiyon fragment uzunluğu polimorfizmi kullanılarak yapılan babalık analizi. (b) Aynı ailede, DNA parmak izleri kullanılarak yapılan babalık analizi. H. L. Gibbs vd. (1990)'in izniyle yeniden basılmıştır. H.L. Gibbs vd., 1990. Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science* 250: 1394-96, 7 Aralık 1990, s. 1395, Şekil 1., Copyright © 1990. American Association for the Advancement of Science.

KUTU 9.2 Devamı

Kuşlarda eş dışı çiftleşmeler acaba ne kadar yaygındır? Elizabeth Gray (1997), bir kızılkanatlı karatavuk populasyonunda eş dışı çiftleşmelerin sıklık derecesini ölçmek için DNA parmak izlerini kullanmıştır. Gray, belli bir üreme mevsiminde tüm yuvaların %50 ila %64'ünde, yavrunun yuva babasından başka bir erkeğin dölü olan en az bir yavrunun bulunduğunu hesaplamıştı. Kızılkanatlı karatavuklar istisna sayılmazlar. Genetik babalık testleri kullanmak suretiyle biyologlar, toplumsal açıdan tek çiftli yaşayan birçok kuşun sık sık eş dışı çiftleşmeler yaptıklarını belirlemişlerdir.

Moller'in deneyleri dişi kır kırlangıçlarının seçici olduklarını göstermiştir. Moller'in tahmin ettiği gibi, dişiler çiftleşecekleri eş olarak daha uzun kuyruk teleklı erkekleri tercih etmektedirler. Erkeklerde ise, daha çekici bir eş olma, kendilerine daha yüksek bir üreme başarısı kazandırmaktadır.

Gri Ağaç Kurbağalarında Dişi Seçiciliği

Dişinin erkek seçimde seçici olduğunun belirlendiği ikinci bir deney, H. Carl Gerhardt ve arkadaşları (1996) tarafından gri ağaç kurbağaları üzerinde yapılmıştır. Gri ağaç kurbağaları (*Hyla versicolor*) Amerika Birleşik Devletleri'nin doğusundaki ormanlık alanlarda yaşarlar. Üreme mevsiminde erkekler, dişileri cezb eden ezgili bir cırlamsı çağrı sesi çıkarırlar. Her çağrı sesi, bir dizi vuruş ya da titreyişden oluşur. Bazı erkekler çok sayıda ses vuruşu içeren uzun çağrı sesleri çıkarırken, diğer erkekler kısa sesler çıkarır. Ayrıca, bazı erkekler dakikada daha fazla sayıda çağrı sesi çıkarır. Hızlı çağırtkanlar durumundayken, diğer bazıları yavaş çağırtkanlardır. Gerhardt ve arkadaşları, en az iki nedenden ötürü gri ağaç kurbağası dişilerinin, çağrı seslerine bakarak potansiyel çiftler arasında ayrım yapıyor olabileceklerini düşündüler. Birincisi, bir erkek bireyi başka erkeklerin de çağrı sesi çıkardıklarını duyduğunda, kimi zaman çağrısının hem uzunluğunu hem de hızını artırıyordu. İkincisi, araştırma alanında araştırmacılar birçok kez dişilerin, çağrı sesi çıkaran iki erkekten, daha uzakta olana doğru gidip onunla çiftleştiklerini gözlemişlerdi. Araştırmacılar buradan, dişilerin daha uzun ve daha hızlı çağrı sesi çıkaran erkekleri tercih ettikleri hipotezini kurdular.

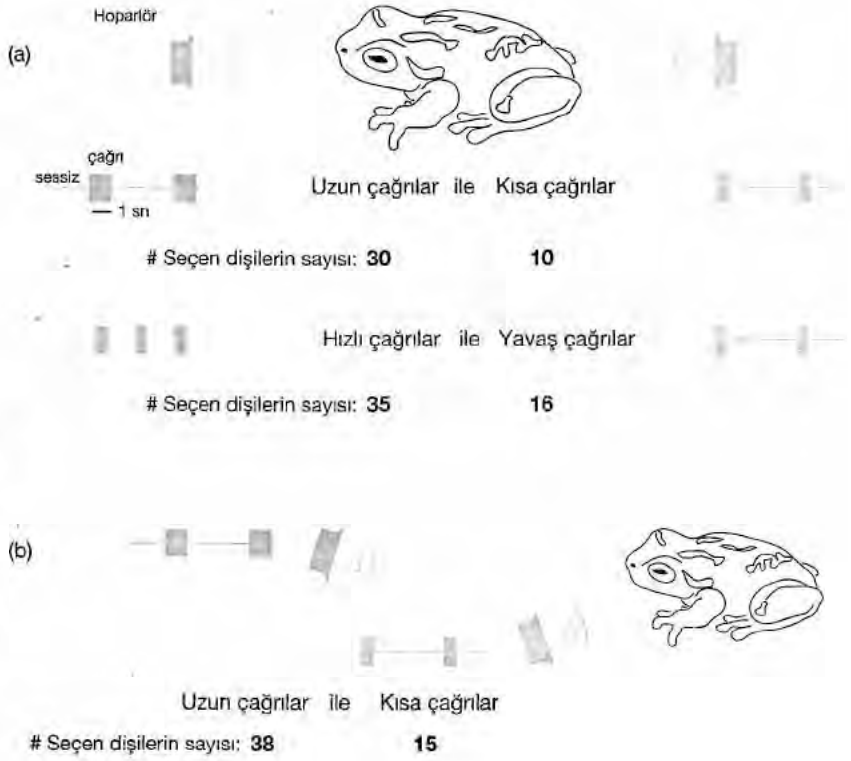
Gri ağaç kurbağası dişileri, daha uzun çağrı sesleri çıkaran erkeklerle ve çıkardıkları çağrı seslerini daha hızlı yineleyen erkeklerle çiftleşmeyi tercih ederler.

Gerhardt ve arkadaşları, doğadan yakaladıkları gri ağaç kurbağalarının tercihlerini laboratuvarda sınadı. Bir deney dizisinde, araştırmacılar dişileri bir çift hoparlörün arasına bıraktı (Şekil 9.16a). Hoparlörlerden bilgisayarca oluşturulmuş çağrı sesleri çıkmaktaydı. Araştırmacılar deneylerini anlamlı kılmak üzere, daha az çekici olacağını bekledikleri çağrı seslerini, hoparlörlerin sesini artırmak ya da dişileri daha yakın bir yere bırakmak suretiyle yükseltmişlerdi. Sonra da, dişilerin hangi hoparlöre yaklaşacaklarını görmek için beklediler. Araştırmacılar, kısa çağrılar daha yüksek sesli olmasına karşın, 40 dişiden 30'unun (%75) uzun çağrı seslerini kısa çağrı seslerine tercih ettiğini gözlediler. Keza, yavaş çağrılar daha yüksek sesli olmasına karşın, 51 dişiden 35'inin (%69) hızlı çağrı seslerini yavaş çağrı seslerine tercih ettiğini belirlediler.

Başka bir deneyde Gerhardt ve arkadaşları, dişileri iki hoparlörün karşısında serbest bıraktılar (Şekil 9.16b). Uzaktaki hoparlörden uzun çağrı sesleri çıkarken yakın hoparlörden kısa çağrılar duyulmaktaydı. Araştırmacılar, 53 dişiden 38'inin (%72) uzun çağrı sesleri çıkaran hoparlöre yaklaşmak üzere, kısa çağrı sesleri çıkaran hoparlörün yanından geçtiklerini saptadı.

Gerhardt ve arkadaşlarının deneyleri, gri ağaç kurbağası dişilerinin seçici olduklarını göstermektedir. Araştırmacıların tahmin ettiği gibi, dişiler daha uzun ve daha hızlı çağrı sesi çıkaran erkekleri tercih etmektedirler.

Kır kırlangıçlarında ve gri ağaç kurbağalarında görüldüğü gibi, dişi seçiciliğinin, tavus kuşlarının gösterişli kuyruk teleklerinden cırcırböceklerinin cırıltısına, ipekbö-



Şekil 9.16 Gerhardt vd.'nin, gri ağaç kurbağası dişilerinin tercihlerine ilişkin bulguları (a) Dişilerin çoğunluğu, kısa çağrılar başlangıçta daha yüksek sesli olsa bile, uzun çağrı seslerini kısa çağrılara tercih ederler ($P < 0,001$), aynı şekilde, yavaş çağrılar başlangıçta daha yüksek sesli olsa bile, hızlı çağrı seslerini yavaş çağrılara tercih ederler ($P < 0,005$). (b) Dişilerin çoğu, uzun çağrı sesleri çıkaran hoparlöre yaklaşmak üzere, kısa çağrı sesleri çıkaran hoparlörün yanından geçecektir ($P < 0,001$). Gerhardt vd. (1996)'dan.

ceklerinin yaydıkları cezbedici kimyasal maddelere kadar, erkeklerin büyük çeşitlilik gösteren kendini sergileme davranışlarının evrimleşmesinin nedeni durumundaki seçilim gücü olduğu düşünülmektedir. Bazı erkeklerin gösterileri kimi zaman tavus kuşlarında olduğu gibi abartılı ve açık; kimi zaman da kır kırlangıçlarındaki gibi belli belirsizdir. Bir çift kuyruk tüyüne fazladan ikişer santimetre eklenmiş kır kırlangıcı erkeğinin dişiler karşısında, üreme başarısını hızla yükseltecek ölçüde çekici hale gelmesi çok ilginçtir. Bu kadar küçük bir fark dişiler için neden önemli olsun? Ve dişiler, erkeklerin eş cezbetmek için yaptıkları herhangi bir gösteriyi, abartılı bile olsa, neden dikkate alır? Bu sorulara ilişkin üç ayrı açıklama biçimi üzerinde durulacaktır.

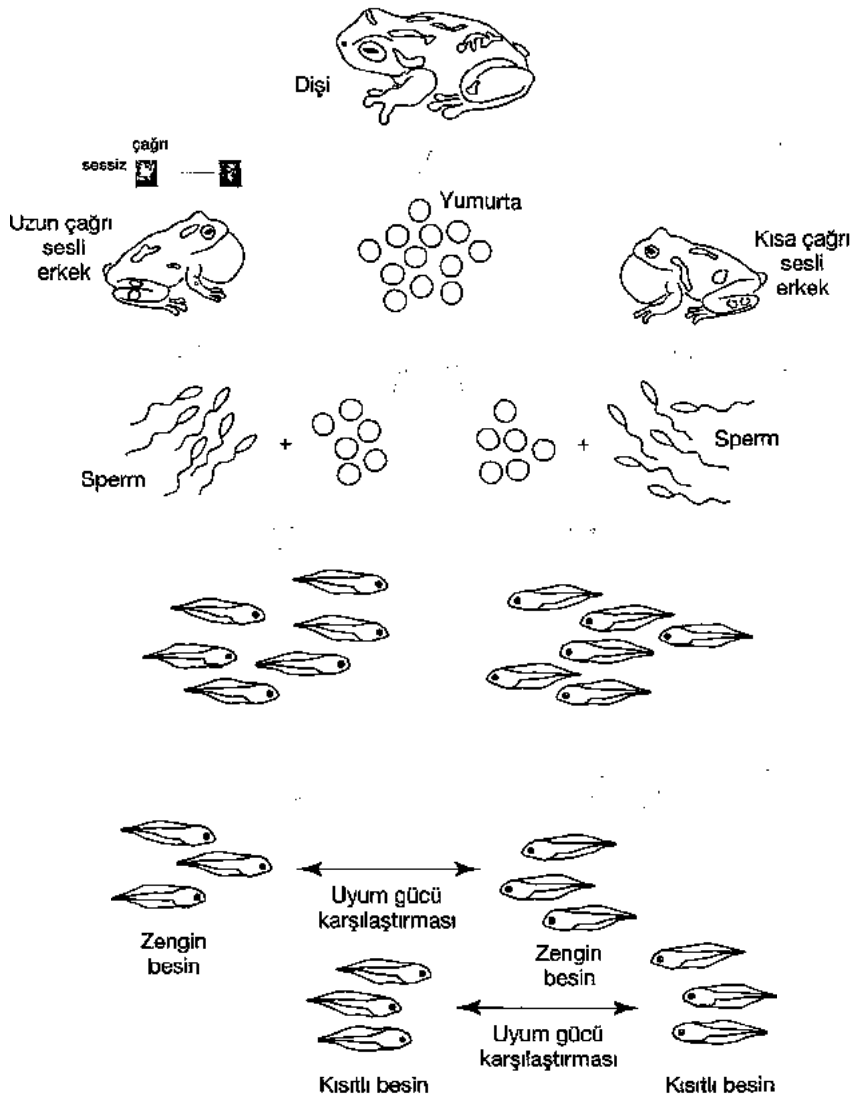
Seçici Dişiler Yavruları İçin Daha İyi Genler Elde Edebilir

Dişilerin tercihlerini açıklamak üzere çok çeşitli faktörler öne sürülmüştür.

Bir olasılık, erkekler tarafından yapılan gösterilerin genetik niteliğin göstergesi olmasıdır. Daha çekici gösterilerde bulunan erkekler, daha az çekici gösterilerde bulunanlardan genetik olarak daha üstün durumdaysa, o zaman seçici dişiler yavruları için daha iyi genleri garanti etmiş olurlar (Fisher 1915, Williams 1966, Zahavi 1975).

Allison Welch ve arkadaşları (1998), uzun çağrı sesi çıkaran gri ağaç kurbağası erkeklerinin kısa çağrı sesi çıkaranlardan genetik açıdan daha üstün olup olmadıklarını ortaya çıkarmak için çok iyi tasarlanmış bir deney yaptılar (Şekil 9.17). İki üreme mevsimi boyunca araştırmacılar, doğadaki dişilerin döllenmemiş yumurtalarını topladılar. Her bir dişiye ait yumurtaları ayrı ayrı yumurta kümelerine böldüler ve sonra da bu kümelerden birini uzun çağrı sesi çıkaran erkeklerden, diğer bir kümeyi ise kısa çağrı sesi çıkaran erkeklerden alınmış spermlerle dölledi. Bunun ardından, her bir yumurta kümesinden çıkan iribaşların bir kısmına zengin besin, bir kısmına ise kısıtlı besin vererek yetiştirdiler.

Bu deney tasarımı Welch ve arkadaşlarına, anadan yarı ikiz (yani anaları aynı, babaları farklı) iribaşların uyum güçlerini karşılaştırma olanağı sağladı. Uzun çağrı sesli erkeklerin yavrusu olan iribaşlarla, kısa çağrı sesli erkeklerin yavrusu olan iri-



Şekil 9.17 Welch vd'nin, uzun çağrı sesi çıkaran gri ağaç kurbağası erkeklerinin kısa çağrı sesli erkeklerden genetik olarak üstün olup olmadıklarını belirlemek için yaptıkları deney Deney genel olarak, 25 ayrı çift erkeğin spermleriyle döllenen 20 ayrı dişiye ait yumurta kümelerini kapsamaktadır.

başları karşılaştırırken, araştırmacıların, anaların genetik katkısındaki denetlenemeyen farklılıklar için kuşku duymalarına gerek kalmadı, çünkü analar aynıydı. Welch ve arkadaşları, yavruların uyum gücüyle (fitness) ilgili performanslarını beş ayrı açıdan değerlendirdiler: larva dönemindeki büyüme oranı (daha hızlı büyüyenler daha iyi demekti); metamorfoz süresi (daha kısa sürede metamorfoz geçirenler daha iyi demekti); metamorfoz sırasındaki kütle (daha büyük olanlar daha iyi demekti); hayatta kalma oranı ve metamorfoz sonrası büyüme (daha hızlı büyüyenler daha iyi demekti). Karşılaştırma sonuçları Tablo 9.3'te görülmektedir. Uzun çağrı sesli erkeklerin yavruları ile kısa çağrı sesli erkeklerin yavruları arasında yapılan 18 karşılaştırmada ya anlamlı bir fark bulunmamış ya da uzun çağrı seslilerin yavruları daha iyi performans göstermişlerdi. Kısa çağrı sesli babaların yavruları hiçbir zaman daha iyi durumda değillerdi. Genel olarak bulgular, uzun çağrı sesli erkeklerin yavrularının anlamlı derecede daha yüksek uyum gücüne sahip olduklarını gösteriyordu. Bu sonuç iyi genler hipotezine uygunluk göstermektedir. Uzun çağrı sesli kurbağalar ile kısa çağrı sesli kurbağalar arasındaki genetik farklılığın tam olarak anlaşılması, ancak ileriki araştırmalarla mümkün olacaktır.

Seçici gri ağaç kurbağası dişileri, yavruları için daha iyi genler elde ederler.

Seçici Dişiler Kaynaklara Sahip Olmaları Dolayısıyla Doğrudan Yararlar Sağlayabilir

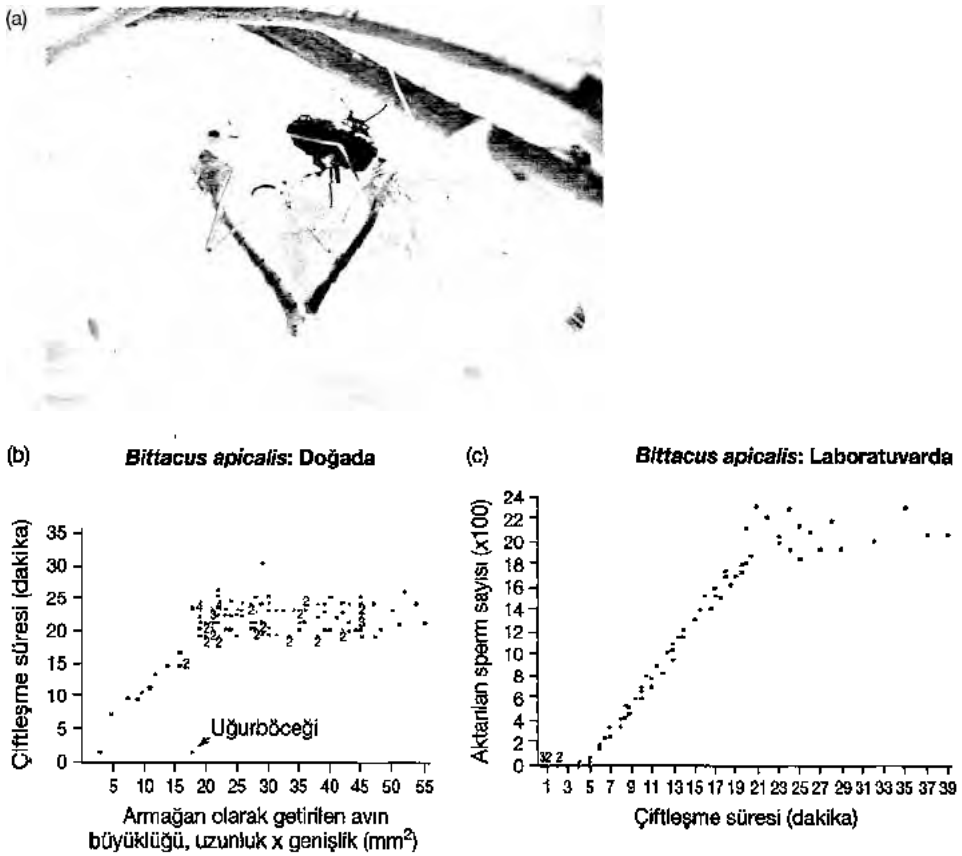
Birçok türde erkekler besin bulur, yavru bakımı yapar ya da dişi ve onun yavrusunun yararlandığı diğer bazı kaynakları sağlar. Eğer iyi yarar sağlayıcıları zayıf yarar

Tablo 9.3 Uzun çağrı sesli erkek kurbağalar ile kısa çağrı sesli erkek kurbağalara ait yavruların uyum güçleri

AFY = anlamlı fark yok; UÇS daha iyi = uzun çağrı sesli erkeklerin yavruları kısa çağrı sesli erkeklerin yavrularından daha iyi bir performansa sahip; — = veri yok. Toplam sonuç: Uzun çağrı sesli erkeklerin yavruları, kısa çağrı sesli erkeklerin yavruları olan, anadan yarı ikizlerine göre daha yüksek uyum gücü göstermişlerdir ($P < 0{,}0008$).

	1995		1996	
Uyum gücü ölçüsü	**Zengin besin**	**Kısıtlı besin**	**Zengin besin**	**Kısıtlı besin**
Larva büyümesi	AFY	UÇS daha iyi	UÇS daha iyi	UÇS daha iyi
Metaforsoz süresi	UÇS daha iyi	AFY	UÇS daha iyi	AFY
Metamorfoz sırasındaki kütle	AFY	UÇS daha iyi	AFY	AFY
Larvaların hayatta kalma oranı	UÇS daha iyi	AFY	AFY	AFY
Metaforfoz sonrası büyüme	—	—	AFY	UÇS daha iyi

sağlayıcılardan ayırmak mümkün olursa, seçici dişiler bunun semeresini sağlanan kaynak biçiminde doğrudan bir yarar sağlayarak alırlar. Böylesi bir durum, Randy Thornhill (1976) tarafından araştırılmış olan asılısinek (*Bittacus apicalis*) için geçerlidir. Asılısinekler, Kuzey Amerika'nın doğusundaki ormanlık alanlarda başka böcekleri avlayarak yaşarlar. Bir böcek yakalayan erkek sinek, kendisini bir daldan sarkıtır ve dişileri cezbetmek için bir feromon salgılar. Bir dişi oraya yaklaştığında, erkek, avını ona sunar. Dişinin avı kabul etmesi durumunda, bir yandan dişi onu yer-



Şekil 9.18 Asılısineklerde kur yapma ve çiftleşme (a) Bir dişi (sağda), bir erkeğin yakalayıp kendisine sunduğu et sineğini yerken onunla çiftleşiyor (Randy Thornhill, University of New Mexico). (b) Erkeğin dişiye sunduğu armağan ne denli büyük olursa, eşin çiftleşmesi o denli uzun sürer. Dişi, yemesini sürdürüyor olsa bile, çiftleşme yaklaşık 20 dakikada biter. Bir erkek tarafından dişiye bir uğurböceğinin sunulması bu genel duruma istisna oluşturmaktadır. Oldukça iri olsa da, dişi asılısinek onu reddetmiş ve neredeyse derhal çiftleşmeyi kesmiştir. (c) Eşin çiftleşmesi ne denli uzun sürerse, dişi, erkeğin o denli çok sperm aktarmasına olanak vermiş olur. Erkeğin, yenmesi en az beş dakika sürecek bir armağanı dişiye sunması gerekir, yoksa dişi hiç sperm almaz. Thornhill (1976)'den. Copyright © 1997, American Naturalist. The University of Chicago Press'in izniyle basılmıştır.

ken bir yandan çiftleşme gerçekleşir (Şekil 9.18a). Av ne denli büyük olursa dişinin onu yemesi o denli uzun zaman alır ve çiftleşme de o denli uzun sürer (Şekil 9.18b). Çiftleşme ne denli uzun sürerse, dişi erkekten o denli çok sperm almış olur (Şekil 9.18c). Yiyeceğini 20 dakikadan önce bitirirse, dişi çiftleşmeyi orada kesip başka bir erkek ve başka bir av bulmak üzere uçarak ayrılır. Dişinin büyük av getiren erkekleri tercih etmesi kendisine iki açıdan yarar sağlar: (1) daha fazla besin sağlamış ve böylece daha fazla yumurta bırakabilme olanağı elde etmiş olur ve (2) kendisinin avlanmaya çıkmasına gerek kalmaz. Avlanmaya çıkmak tehlikeli olup, bu sırada örümceklerin ağlarına takılarak ölen erkeklerin oranı dişilerinkinden iki kat daha fazladır. Erkekler de aynı ekonomik analiz tarzına uygun davranırlar: Dişi, alabileceği kadar sperm aldıktan sonra da yemeyi sürdürüyorsa, erkek armağanını geri alır ve ikinci bir dişiyle paylaşmak üzere uçarak oradan ayrılır.

Seçici durumunda olan asılısinek dişileri, çiftlerinden yiyecek alırlar.

Seçici Dişiler Önceden Mevcut Duyusal Eğilimler Taşıyor Olabilir

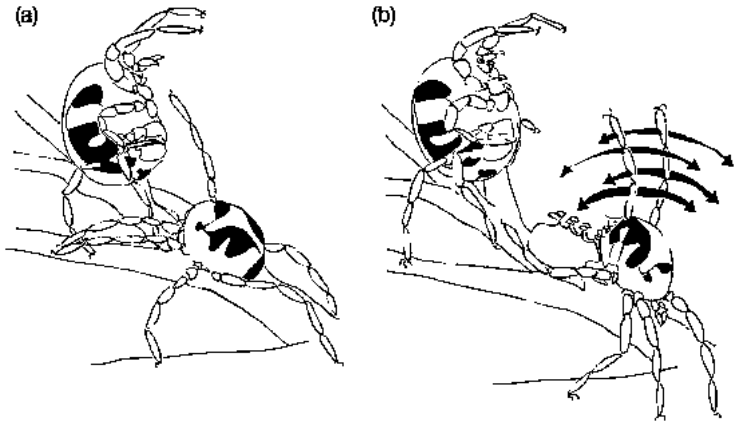
Dişiler duyu organlarını ve sinir sistemlerini potansiyel çiftler arasında ayrım yapmaktan başka daha birçok amaç için kullanırlar. Avcı hayvanlardan korunma, besin bulma ve aynı türün bireylerini tanıma gibi yeteneklerin seçilimi, dişilerin özellikle belli işaretlere karşılık verdiği duyusal eğilimlere neden olmuş olabilir (bkz. Enquist vd. 1993). Sonra da, aslında kur yapmayla ya da uyum gücüyle herhangi bir ilgisi olmasa bile, erkeklerde bu işaretleri sergileme yönünde bir seçilime yol açmış olabilir. Diğer bir ifadeyle, önceden var olan eğilimler ya da duyusal yararlanma hipotezi, önce dişi tercihinin evrimleştiğini ve erkek kur yapma gösterilerinin bunun ardından geldiğini kabul eder.

Heather Proctor'un su kenesi *Neumania papillator* üzerinde yaptığı araştırma, duyusal yararlanmayı gözler önüne sermektedir (1991; 1992). Bu türün üyeleri, tatlısularda, su bitkilerinin arasında kopepodları (kürekayaklılar) avlayarak yaşayan küçük hayvanlardır. Su kenelerinin, ışığı belirleyebilen ancak görüntüleri alamayan basit gözleri vardır. Görme yerine, su kenelerinde daha çok, koklama ve dokunma duyuları baskındır. Gerek erkekler gerekse dişiler, kopepodları avlarken, Proctor'un *ağ duruşu* diye adlandırdığı bir konuma geçerler. Avcı kene bir su bitkisi üzerinde dört arka ayağı üzerinde durur, gövdesini yukarı kaldırır ve öndeki dört ayağını bir çeşit ağ oluşturacak biçimde açar. Kene, su içinde, yüzen bir kopepodun oluşturmuş olabileceği titreşimleri belirleyinceye dek bekler, sonra da titreşimin kaynağına doğru döner ve onu yakalar.

Neumania papillator'da çiftleşme, çiftleşmeyi gerektirmez. Bunun yerine erkek, sperm taşıyan ve spermatofor adı verilen yapıları su bitkilerine yapıştırır, sonra dişilerin bunları almasını sağlamaya çalışır. Bunu, spermatofor çevresindeki suyu dişiye doğru iterek yapar. Hareket eden su, spermatoforlardan yayılan feromonları dişiye doğru taşır. Feromonların kokusunu aldıktan sonra dişi, spermatoforları bulundukları yerden alabilir.

Erkek su keneleri, su bitkileri çevresinde dolaşarak dişileri ararlar. Bir erkek bir dişinin kokusunu aldığında, ön ayaklarını kaldırıp titreştirerek çember çizecek şekilde yürür (Şekil 9.19a). Eğer erkek, sadece orada bulunup da yeni ayrılmış bir dişinin kokusunu almış olmakla kalmayıp henüz orada duran bir dişiyi karşısında bulmuşsa, dişi tipik olarak titremekte olan erkeğe doğru döner ve aynı zamanda çoğunlukla erkeği kavrar. O anda erkek spermatoforlarını bırakır ve suyu ittirmeye başlar (Şekil 9.19b).

Proctor, *N. papillator*'da erkeğin kur yapma sırasındaki ayak titretme hareketlerinin kopepodlarca oluşturulan titreşimlerin mimikrisi olduğu ve dişilerde avlanma davranışına dayalı olarak evrimleştiğini düşünüyordu. Proctor, bu hipotezini su kenelerinin davranışını bir mikroskop altında gözlemlediği bir dizi deneyle sınadı.



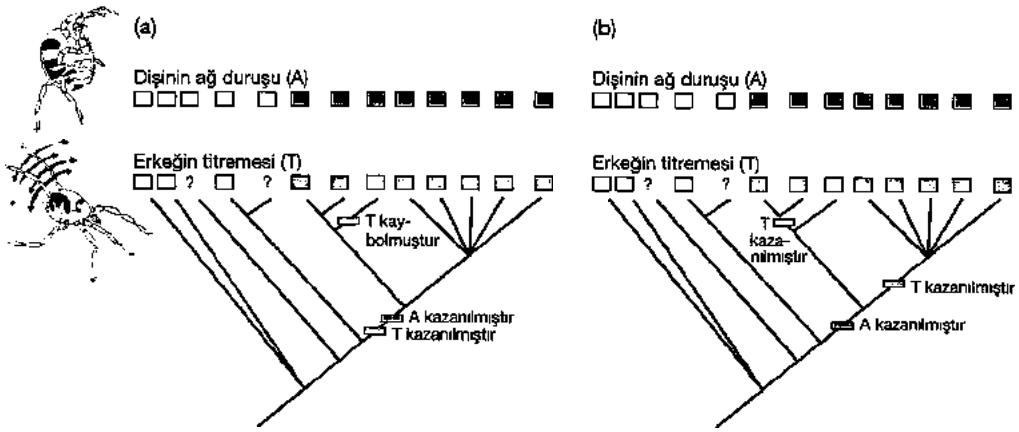
Şekil 9.19 Su kenesinde (*Neumania papillator*) kur yapma davranışları (a) Dişi (soldaki), bir kopepodu tuzağa düşürmek üzere ağ duruşunda beklerken; erkek onu bulmuş ve ayaklarını titreştirmektedir. (b) Dişi, titreşimlere karşılık olarak erkeğe doğru dönmüştür. Erkek, spermatoforlarını bırakmış ve şimdi suyu ona doğru ittirmektedir. Spermatoforlar üzerinde bulunan sosis şeklindeki nesneler sperm paketleridir. Academic Press'in izniyle, Proctor (1991)'dan alınmıştır.

Su kenelerinde seçici dişiler, kur yapan erkeklere, yalnızca onları av yerine koyarcasına karşılık veriyor olabilirler.

Proctor ilk önce, erkeklerin hareketiyle oluşan titreşimlerin sıklığını ölçerek bunu kopepodlarca oluşturulan titreşimlerin sıklığıyla karşılaştırdı. Su keneleri ayaklarını saniyede 10-23 çember oluşturacak sıklıkta titretiyorlardı ki bu, kopepodların saniyede 8-45 dairelik titreşim aralığı içinde yer alıyordu. İkinci olarak Proctor, su kenesi dişilerinin tek başlarına iken, kopepodlarla iken ve erkeklerin karşısında iken ağ duruşu sırasındaki davranışlarını gözlemledi. Ağ duruşundaki dişiler, kopepodlar ya da erkekler bulunmadıkça nadiren dönüş yapıyor, kavrama davranışını ise hiçbir zaman göstermiyorlardı ve dişilerin erkeklere karşı gösterdikleri davranışlar, kopepodlara karşı gösterdikleri davranışlara benziyordu. Üçüncü olarak, Proctor, iyi beslenmiş dişiler ile aç dişilerin erkek kenelere verdikleri tepkileri gözlemledi. Aç dişiler, erkeklere doğru dönme ve onları kavrama davranışını, iyi beslenmiş dişilerden önemli derecede daha sık gösteriyorlardı. Bütün bu sonuçlar, erkeğin kur yapma titreşiminin dişilerin avlanma davranışı üzerinden evrimleştiği hipotezine uygunluk göstermektedir.

Kur yapma sırasında ayaklarını titreştiren erkekler olasılıkla birçok açıdan yarar sağlamış olurlar. Birincisi, görünüşe göre erkekler, bir dişinin gerçekten orada bulunup bulunmadığını belirlemek için dişilerin titreşimlere verdikleri tepkilerden yararlanmaktadırlar. Proctor, titreyerek kur yapmaya başlamış olan bir erkeğin, eğer dişi onu kavramışsa, kavramadığı duruma oranla, spermatofor bırakmaya daha fazla eğilimli olduğunu gözlemledi. İkincisi, titreme, erkeklerin spermlerini almaya hazır olan ve olmayan dişileri ayırt etmesini sağlıyor gibi görünmekteydi. Proctor, bir erkeğin, karşısına çıkan ve kendisi kur yapmaya başladıktan sonra yerinde kalan ilk dişi için spermatofor bırakma yönünde güçlü bir eğilime sahip olduğunu, ancak bakire dişilerin, bakire olmayanlardan daha fazla yerinde kalma eğilimi gösterdiklerini gözlemledi. Üçüncüsü, erkekler, dişinin titreşime verdiği tepkiden onun hangi yönde olduğunu belirlemek için yararlanıyor gibi görünmekteydi. Proctor, erkeklerin, rastgele bırakılıyor olması durumunda beklenenden daha sık olarak, spermatoforlarını dişinin karşısına bıraktıklarını gözlemledi. Bu yararlar, titreyen bir erkeğin, titremeyen bir erkeğe oranla, daha fazla sayıda spermatoforunun dişiler tarafından alınmasını sağlayacağı anlamına gelmektedir. Başka bir deyişle, titreyen erkekler daha yüksek bir çiftleşme başarısı elde ederler. Bu, titremenin eşeysel seçilimle evrimleştiği hipotezine uygunluk göstermektedir.

Duyusal yararlanma hipotezinin başlıca öngörüsü, ağ duruşunun erkeğin titremesinden önce evrimleştiğidir. Proctor bu hipotezi, *Neumania papillator* ve ona akraba çok sayıda su kenesinin filogeni öngörüsü için bir dizi morfolojik karakter kullanarak sınadı. (Filogenileri belirleme yöntemlerine Bölüm 13'te değinilecektir.) Araştırmacı, hangi türlerde ağ duruşunun ve hangi türlerde erkeğin kur yapma titremelerinin bulunduğuna baktı. Sonra, daha basit evrim senaryolarının daha olası olabileceği düşün-



Şekil 9.20 Su kenesi (*Neumania papillator*) ve bazı akraba türlerin filogenisi Dalların üst ucunda yer alan kutular, hangi türlerde ağ duruşunun ve hangi türlerde erkeğin kur yapma titremelerinin bulunduğunu göstermektedir. Renkli kutu, özelliğin var olduğu, boş kutu ise o özelliğin bulunmadığı anlamına gelmektedir. İki filogeni versiyonu, bu iki özelliğin evrimine ilişkin en olası iki senaryoyu göstermektedir. Academic Press'in izniyle, Proctor (1992)'dan alınarak yeniden çizilmiştir.

cesine dayanarak, filogenide ağ duruşu ve kur yapma titremelerinin en fazla evrimleşme eğilimi gösterdiği yerleri ortaya çıkardı. Proctor, en fazla iki evrimsel senaryodan birinin daha doğru olabileceği sonucuna vardı (Şekil 9.20). İlk senaryoya göre, ağ duruşu ve kur yapma titremelerinin her ikisi, bu özelliklerden birinin ya da her ikisinin görüldüğü tüm türleri kapsayan dalın tabanında evrimleşmiş, daha sonra titreme bir kez bu dalların birisinde kaybolmuştur (Şekil 9.20a). İkinci senaryoda ise, ağ duruşu dalın tabanında evrimleşmiş ve kur yapma titremeleri daha sonra iki kez evrimleşmiştir. Birinci senaryo, ağ duruşunun titremeden önce evrimleştiği tahminini sınamak için yeterli kanıt sağlamamaktadır. Bu senaryoya göre, bir özelliğin diğerinden önce evrimleşip evrimleşmediği ya da iki özelliğin eşzamanlı olarak evrimleşmesinin söz konusu olup olmadığı konusunda bir şey söylenemez. İkinci senaryo, önce ağ duruşunun evrimleştiği tahmini ile uygunluk göstermektedir. Gerçeğe en yakın olanın hangi senaryo olduğu bilinmemektedir. Ancak, elde edilen filogenetik kanıtlarla birlikte su kenelerinin davranışlarına ilişkin kendi gözlemlerinden elde ettiği verileri bir araya getiren Proctor, kur yapma titremelerinin evrimi konusunda en iyi açıklamanın duyusal yararlanma olduğu sonucuna varmaktadır.

Dişi Seçiciliğine İlişkin Diğer Açıklama Biçimleri

Kuramsal olarak, dişi tercihlerinin tümüyle gelişigüzel olması da mümkündür.

Şimdiye kadar, dişilerin erkeklerce sergilenen kimi gösterileri niçin bazı erkekleri diğerlerine tercih ettiklerine ilişkin nedenleri belirten, dişi seçiciliği konusundaki üç açıklama biçimi ele alınmış oldu. Ancak, dişi tercihlerinin esas olarak gelişigüzel olması da mümkündür. Bu düşüncenin bir versiyonu, seksi oğul hipotezidir. Bu hipoteze göre, erkeklerin sergiledikleri belli bir gösteri dişilerin çoğu tarafından bir kez ilgi gördükten sonra, dişiler üzerindeki seçilim, bu gözde özelliğe yönelik tercihi kendiliğinden güçlendirecektir. Bunun nedeni, söz konusu gözde özellikleri taşıyan erkekleri eş olarak seçmiş dişilerin, onları seçmemiş dişilere oranla, daha çok sayıda gözde özelliklere sahip oğullarının ve dolayısıyla daha çok sayıda torunlarının olacağıdır. Seçilimin belli bir nedeni olmayan tercihleri güçlendirebileceği savının ve denetimsiz seçilim hipotezi adı verilen düşüncenin daha teknik ayrıntılı bir versiyonu Kutu 9.3'de tartışılmaktadır.

Dişi seçiciliği konusunda buraya dek tartışılmış olan bütün açıklama biçimlerinin birbirlerine uygunluk gösterebileceklerine dikkat etmek gerekir. En azından ilke olarak, belli bir kur yapma gösterisinin, genetik nitelik için gösterge olması, dişinin doğrudan elde edebileceği yararı tahmin etmede kullanılması, dişinin duyu sistemindeki eğilimleri kullanması ve seksi oğulların tercih edilerek seçilmesi yoluyla güçlendirilmesi olasıdır. Günümüzde eşeysel seçilim konusundaki çok sayıda araş-

KUTU 9.3 Sapgözlü sineklerdeki durum denetimsiz eşeysel seçilim olabilir mi?

İlk olarak 1903 yılında T. H. Morgan'ın değindiği denetimsiz seçilim düşüncesi, ilk kez 1915'te Ronald Fisher tarafından açıklanmıştır (derleme için bkz. Anderson 1994). Evrimsel genetik açısından önemli kavramları göstermesi dolayısıyla, bu düşüncenin bazı ayrıntılarıyla açıklanmasında yarar vardır. Denetimsiz seçilim, Gerald Wilkinson ve arkadaşlarının Güneydoğu Asya'da yaşayan sapgözlü sinekler üzerinde yaptıkları araştırmalar bağlamında tartışılacaktır.

Sapgözlü sineklerin gözleri uzun ve ince uzantıların ucunda bulunur. Her iki eşeyde de daha iri yapılı sineklerin göz sapları daha uzun olmakla birlikte, aynı boydaki erkeklerin göz sapları dişilerinkine göre daha uzundur. Gündüzleri sinekler yalnız başlarına yaşar ve çürümekte olan bitkilerle beslenirler. Akşamları ise, akarsu kıyılarında, toprak dışına çıkmış kök tüylerine tutunarak geceyi küçük gruplar halinde geçirirler (Şekil 9.21). Akşamın ve sabahın alacakaranlığında, bir kök tüyü üzerinde topluca tünemiş olan sinekler sık sık birbirleriyle çiftleşirler. Eşeylerden hiçbiri yavru bakımı yapmadığından, her yavru için dişinin ebeveyn yatırımı erkeğinkinden fazla olur. Hiç de şaşırtıcı olmayacağı gibi, erkekler, çiftleşme zamanında gruptaki tek erkek olabilmek için birbirlerini kök tüyü tüneklerinden atmaya çalışırlar. Erkekler arasındaki karşılaşmalarda, genel olarak daha uzun göz saplı erkekler üstün gelir, bu nedenle erkekler arası mücadele, göz saplarının evrimleşmesini kısmen açıklayabilir (Burkhardt ve de la Motte 1983; Burkhardt ve de la Motte 1987; Panhuis ve Wilkinson 1999). Ancak, ileride de görüleceği gibi, bunda dişilerin seçici oluşunun da rol oynadığına ilişkin bulgular vardır.

Denetimsiz seçilim hipotezinin nasıl işlediğini anlamak için, gerek göz saplarının uzunluğu bakımından erkeklerin, gerekse göz sapı uzunluğu tercihleri bakımından dişilerin çeşitlilik gösterdiği bir sapgözlü sinek populasyonu bulunduğunu varsayalım. Çeşitliliğin bu iki şeklinin tercihli çiftleşme oluşturmak üzere bir araya gelmesi beklenir. Yani, en uzun göz saplıları tercih eden dişiler en uzun göz saplı erkeklerle, en kısa göz saplı erkekleri tercih eden dişilerse en kısa göz saplı erkeklerle çiftleşecektir (Şekil 9.22a). Bundan başka, her iki eşeydeki çeşitliliğin kalıtılabilir olduğunu da varsayın; yani, göz sapı uzunluğundaki çeşitliliğin en azından bir kısmı ile tercihlerdeki çeşitliliğin bir kısmının, genlerdeki çeşitlilikten ileri geldiği düşünülebilir (bkz. Bölüm 7). Bu varsayımlara göre, babalarından uzun göz sapı genleri alan yavrular, analarından da, uzun göz saplı erkeklerin tercih edilmesiyle ilgili genleri alma eğiliminde olurlar. Başka bir deyişle, tercihli çiftleşme birkaç nesil boyunca sürdüğünde göz sapı uzunluğu genleri ile tercih genleri arasında genetik bir korelasyon (bağlantı dengesizliği) oluşacaktır (bkz. Bölüm 7). Bir grup erkeği alıp her birini rasgele seçilmiş çok sayıda dişiyle çiftleştirsek ve sonra bunların erkek ve dişi yavrularını incelesek, uzun göz saplı erkek yavruların, uzun göz saplı erkekleri tercih eden kız kardeşlere sahip olma eğilimi gösterdiklerini bulacaktık (Şekil 9.22b). Bu ilişki, erkeklerin göz sapı uzunluğu üzerinde (ve yalnızca erkekler üzerinde) yapay seçilim uygulandığında, dişilerin tercihlerinde bununla korelasyon gösteren evrimsel bir karşılığın ortaya çıkacağı anlamına gelmektedir (Şekil 9.22c).

Wilkinson ve Paul Reillo (1994), erkeklerde göz sapı uzunluğu üzerindeki seçilimin dişi tercihlerinde bununla korelasyon gösteren bir karşılık oluşturacağı tahminini sınamaya tabi tuttu. Wilkinson ve Reillo Malezya'dan topladıkları sap gözlü sinekleri (*Cyrtodiopsis dalmanni*) üç ayrı laboratuvar populasyonu oluşturmak için kullandı. Araştırmacılar, her populasyondaki ergin sinekler pupalarından çıkar çıkmaz erkeklerle dişileri ayırdı ve iki-üç aylık süreyle bunları birbirlerinden ayrı tuttu. Wilkinson ve Reillo daha sonra, her populasyonun bir sonraki kuşağı için şu şekilde damızlıklar seçti. Kontrol grubu için, rastgele alınmış 10 erkek ile 25 dişi; seçilmiş uzun göz saplı hat için, rastgele alınmış 50 erkek arasından en uzun göz sapına sahip 10 erkek ile rastgele alınmış 25 dişi; seçilmiş kısa göz saplı için ise, rastgele alınmış 50 erkek arasından en kısa göz sapına sahip 10 erkek ile rasgele alınmış 25 dişi kullanıldı. Onüç nesil sonra populasyonlar göz sapı uzunluğu açısından birbirlerinden yeterince ayrılmışlardı. Wilkinson ve Reillo daha sonra, her populasyondaki dişi tercihlerini sınamak için çiftli seçim testleri uyguladı.



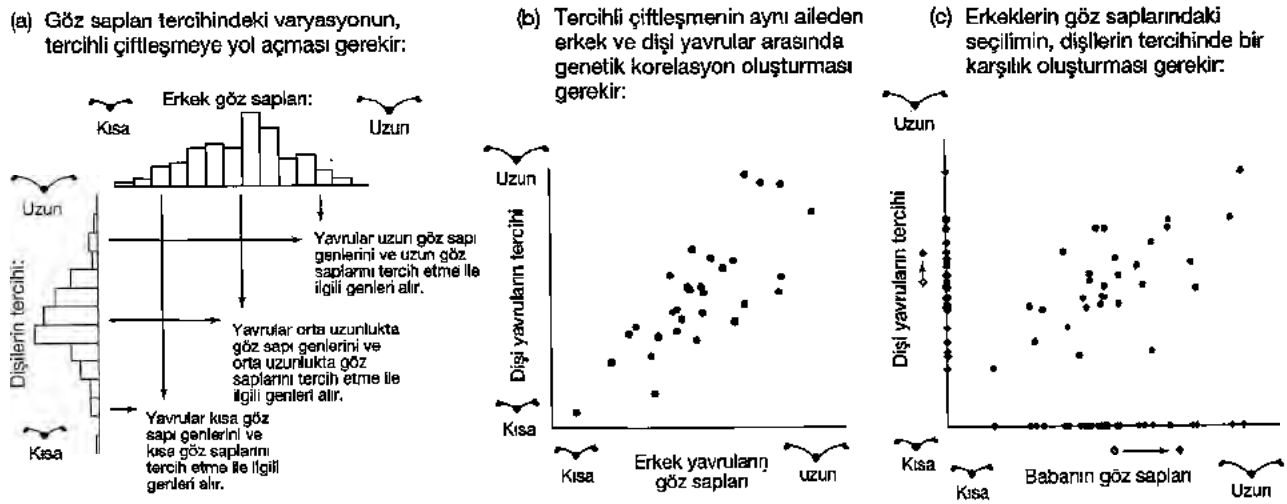
Şekil 9.21 Geceyi geçirmek için bir kök tüyü üzerinde toplanmış bir grup Malezya sapgözlü sineği (*Cyrtodiopsis whitei*) En büyük olan sinek erkek, diğerleri dişidir (Gerald Wilkinson, University of Maryland).

KUTU 9.3 Devamı

Wilkinson ve Reillo her testte ikişer erkeği, içinde beş dişi bulunan bir kafese koydu. Erkekler aynı vücut büyüklüğünde olmakla birlikte, biri seçilmiş uzun saplı gruptandı ve dolayısıyla göz sapları uzundu, diğeri ise seçilmiş kısa göz saplı gruptandı ve bu yüzden göz sapları kısaydı (ama yine de, herhangi bir gruptaki dişilerin göz saplarından daha uzundu). İki erkek birbirlerinden şeffaf plastik bir engelle ayrılmışlardı ve üzerinde tünemek için her birinin kendine ait yapay kök tüyleri bulunuyordu. Plastik engelin ortasında, yalnızca dişilerin girip çıkabileceği genişlikte, göz sapları daha uzun olan erkeklerin ise geçemeyecekleri ölçüde dar bir delik vardı. Daha sonra Wilkinson ve Reillo, hangi erkeğin daha çok dişiyi cezbettiğini gözledi. Araştırmacılar, üç grubun her biri için 15 ile 25 test uygulamışlardı. Kontrol grubu ve seçilmiş uzun göz saplı gruptaki dişilerin çoğu uzun göz saplı erkeklerle birlikte tünemeyi tercih etti. Seçilmiş kısa göz saplı grupta ise, dişilerin çoğu kısa göz saplı erkeklerle birlikte tünemeyi tercih etti (Şekil 9.23). Erkeklerin kısa göz sapları yönündeki yapay seçilim dişilerin çiftleşme tercihlerini değiştirmişti.

Bu sonuç birçok şeyi bir defada ve çok iyi bir şekilde açıklamaktadır:

- Dişi sapgözlü sineklerin seçici olduklarını göstermektedir.
- Gerek erkeklerde göz sapı uzunluğunun ve gerekse dişi tercihlerinin kalıtılabilir olduğunu göstermektedir.
- Bir özellik üzerindeki seçilimin başka bir özellikte evrimsel bir karşılık oluşturacağını gözler önüne sermektedir (bkz. Bölüm 7).



Şekil 9.22 Sap gözlü sineklerde denetimsiz seçilimin gösterilmesi (a) Tercihli çiftleşme. Farklı tercihleri olan dişiler, göz sapları farklı uzunluktaki erkekler arasından seçim yaparlar. Her iki özellik de kalıtılabilir ise, uzun göz sapı genlerini alan yavrular, aynı zamanda "uzun" tercihi genlerini de alma eğilimi gösterirler. (b) Erkek göz sapı uzunluğu ile dişilerin tercihi arasındaki genetik korelasyon. Her nokta, bir erkeğin, rasgele seçilmiş çok sayıdaki dişiden her biri ile çiftleşmesinden oluşan yavruların ortalama değerini temsil etmektedir. Erkek yavruları uzun göz saplarına sahip olan erkeklerin dişi yavruları da çiftleşirken uzun göz saplarını seçmeye eğilimli olurlar. Arnold (1983)'daki Şekil 4.6'dan. (c) Dişilerin tercihi erkek göz sapı uzunluğunun seçilimiyle korelasyon gösteren bir tepki olarak evrimleşir. Her daire, bir baba ile dişi yavrusu çiftinde, babanın göz sapı uzunluğu ile yavrunun tercihini temsil etmektedir. Ayrıca, babalar yatay eksen üzerindeki, yavru dişiler dikey eksen üzerindeki karo şekilleriyle gösterilmiştir. En uzun göz saplı erkekler damızlık olarak (yatay eksen üzerindeki kırmızı karolar ile kırmızı daireler) seçilirse, buna karşılık yavru dişilerde oluşabilecek bir tepki görülebilirdi. Oklar, seçilim farklılığını ve tahmini tepkiyi göstermektedir (bkz. Bölüm 7). Yatay eksenin altındaki gri karo, populasyondaki tüm babaların ortalamasını, kırmızı karo ise seçilen babaların ortalamasını belirtmektedir. Dikey eksenin solundaki gri karo tüm dişi yavruların ortalamasını, kırmızı karolar ise seçilen erkeklerin dişi yavrularının ortalamasını belirtmektedir. Falkoner (1989)'dan.

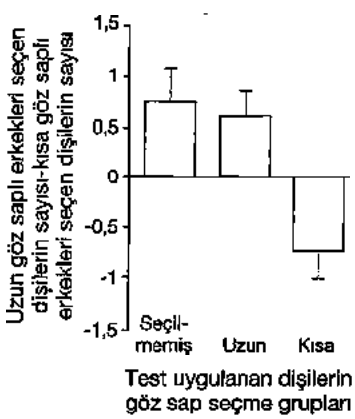
KUTU 9.3 Devamı

- Fisher'in, dişi seçiciliğiyle oluşturulan eşeysel seçilimin, erkek özellikleri ile dişi tercihleri arasında genetik korelasyonlar oluşturduğunu savunan 80 yıllık tahminine uygunluk göstermektedir.

Denetimsiz seçilim yoluyla uzun göz saplarının evrimleşme senaryosu şu şekildedir: Geçmişteki bir zamanda, göz sapları bugün olduklarından çok daha kısaydı. Herhangi bir noktada, dişilerin çoğunluğunun, ortalamadan daha uzun olan göz saplarını tercih etmeleri gibi bir durum ortaya çıktı. Belki, daha uzun göz saplı erkeklerin genetik olarak daha üstün olmaları, belki de dişi tercihinin genetik sürüklenmenin sonucu olmasından dolayı, uzun göz saplıların tercih edilmesi dişiler açısından olumlu sonuçlar doğurmaktaydı. Dişilerin başlangıçtaki tercihlerinin nedeni ne olursa olsun, bunun sonucunda uzun göz saplı erkekler daha çok sayıda yavru bırakmış oldu. İlk kez Fisher'in dikkatini çektiği gibi, bu olumlu bir geribildirim bağlantısı oluşturabilir. Çünkü, Wilkinson ve Reillo'nun deneylerinde gösterildiği gibi, erkeklerde daha uzun göz sapları yönündeki seçilim, dişi tercihlerinde bununla korelasyon gösteren bir karşılık oluşturabilmektedir. Her nesildeki erkekler babalarınınkinden daha uzun göz saplarına sahiptir, ancak, her nesildeki dişiler daha uzun göz saplarını, kendi analarının tercih ettiklerinden daha fazla tercih etmektedirler. Uygun koşullar altında, bu olumlu geribildirim bağlantısı daha da uzun göz saplarının kendiliğinden ya da denetimsiz evrimine yol açabilir (bkz. Fisher 1958; Lande 1981; Arnold 1983). Başka bir deyişle, dişilerin daha uzun göz saplarını tercih etmelerindeki nedenin, bu tercihin dişiler ya da yavruları için herhangi bir gerçek uyum gücü avantajı getirmesinden ya da dişilerin sinir sistemi içinde oluşan duyusal eğilimlerden dolayı değil, yalnızca bir şekilde bir kez oluşmuş küçük bir tercihin daha da ileri boyutlardaki tercihlere ve daha da uzun göz sapları için denetimsiz evrime yol açmasından dolayı olması, en azından kuramsal açıdan mümkündür.

Denetimsiz seçilim, acaba sapgözlü sineklerde dişi tercihlerinden sorumlu tek mekanizma mıdır? Tartışılmış olan dişi seçiciliği kuramlarının birbirlerine uygunluk gösterdiği, ana metinde belirtilmişti. Wilkinson ve çeşitli arkadaşları sapgözlü sinekler üzerindeki çalışmalarını, dişi tercihleri üzerinde seçilime neden olan başka mekanizmalara ilişkin kanıtlar arayarak sürdürdüler. Erkekler hiçbir şekilde yavru bakımı yapmadıkları ve dişilere armağan sunmadıkları için, –eğer uzun göz saplı erkekler daha iyi gece tüneme yerlerini sahiplenmiyorlarsa– seçici dişilerin doğrudan yarar sağlamaları pek olası görünmemektedir. Bundan başka, Wilkinson, Heidi Kahler ve Richard Baker (1998), erkeklerde uzun göz sapları evrimleşmeden önce, dişilerde uzun göz saplarının tercihi yönünde önceden mevcut duyusal eğilimlerin bulunduğuna ilişkin hiçbir bulguya rastlamadı. Buna karşılık, seçici dişilerin yavruları için daha iyi genler elde ettiklerine ilişkin kanıt vardı.

Sapgözlü sineklerde seçici dişiler, en az iki nedenden dolayı, kendi yavruları için daha iyi genler elde eder gibi görünmektedir. Birincisi, erkeklerde göz sapı uzunluğu, biyologların kondisyon diye tanımladıkları bir özellikle korelasyon göstermektedir (David vd. 1998). Kondisyon kabaca, enerji elde etme ve depolama yeteneği olarak ifade edilen genel sağlık ve dinçlik durumudur. Wilkinson ve Mark Taper (1999), kondisyonun genetik olarak değişken olduğunu bulmuştur. Uzun göz saplı bir erkeği seçmekle, bir dişi sinek yavrularına kondisyon açısından daha iyi genler verebilir. İkincisi, bazı sapgözlü sinek erkekleri X kromozomları üzerinde, erkek yavrulardan daha fazla dişi yavru sahibi olmalarına neden olan bir alel taşırlar; yine bazı erkekler, Y kromozomları üzerinde, X kromozomu üzerindeki alelin etkisini gideren ve dişi yavrulardan daha fazla erkek yavru sahibi olmalarını sağlayan bir alel taşırlar. Wilkinson, Daven Presgraves ve



Şekil 9.23 Dişilerin tercihi ile ilgili olarak Wilkinson ve Reillo'nun yaptığı, çiftli seçim testlerinin sonuçları Her sütunun yüksekliği, çok sayıdaki deneme için, uzun göz saplı erkekleri tercih eden dişi sayısı ile kısa göz saplı erkekleri tercih eden dişi sayısı arasındaki farkın ortalama değerini (± standart hata) temsil etmektedir. Pozitif değerler, daha çok dişinin uzun göz saplı erkekleri tercih ettiğini göstermektedir. Seçilmemiş dişiler, seçilmiş uzun saplı gruptaki dişilerin yaptığı gibi ($P = 0,005$), uzun göz saplı erkekleri tercih etmişlerdir ($P = 0,0033$). Seçilmiş kısa saplı gruptaki dişiler kısa göz saplı erkekleri tercih etmişlerdir ($P = 0,023$). Wilkinson ve Reillo (1994)'dan. Copyright © 1994, The Royal Society.

KUTU 9.3 Devamı

Lili Crymes (1998). X kromozomu aleli sıklığının göz sapları farklı uzunluktaki erkekler arasında varyasyon göstermediğini, ama Y kromozomu aleli sıklığının varyasyon gösterdiğini buldular. Varyasyon, uzun göz saplı erkekler arasında daha yüksektir. Bu durum, sapgözlü sineklerin yabanî populasyonlarında dişiler erkeklerden sayıca fazla oldukları ve dişiler bir sonraki nesilde erkek yavruları yoluyla, dişi yavruları yoluyla beklediklerinden daha fazla torun elde edebildikleri için önemlidir. Uzun göz saplı bir eşi seçmekle, bir dişi sinek çok sayıda erkek yavru üretme şansını artırabilmektedir.

Özetle, sapgözlü sineklerde uzun göz sapları, görünüşe göre, erkekler arasındaki rekabet, dişilerin iyi genlere sahip çiftlere yönelik tercihi ve muhtemelen denetimsiz seçilimin teşvik ettiği bir dişi seçiciliğinden oluşan kombinasyona tepki olarak evrimleşmiştir. Uzun göz saplarının lehine sonuçlar doğuran bu güçler kombinasyonu yeni bir soruyu akla getirmektedir: Erkeklerin göz sapları neden bugünkünden daha da uzun, örneğin sineklerin vücudunun iki katı ya da üç katı uzunlukta değildir? Bir hipotez, göz saplarının, biraz daha uzun olmaları durumunda, hayatta kalma konusunda ciddi engeller doğuracağı şeklindedir. Bildiğimiz kadarıyla bu hipotez henüz sınanmış değildir.

tırma, dişi tercihlerinin evrimindeki bu çeşitli faktörlerin göreceli öneminin belirlenmesi üzerine odaklanmıştır. Konuya ilişkin bir yaklaşım, çeşitli alternatif hipotezlerin tek bir tür üzerinde sınanmasıdır (konu ile ilgili bir örnek için bkz. Kutu 9.3). Başka bir yaklaşım, eşeysel olarak seçilmiş özelliklerin, evrimsel bir ağaç üzerindeki yakın akraba türler arasında ne gibi çeşitlilikler gösterdiğine ilişkin, sınanabilir tahminler geliştirmek üzere, söz konusu alternatif hipotezleri kullanmaktır (örnek için bkz. Prum 1997).

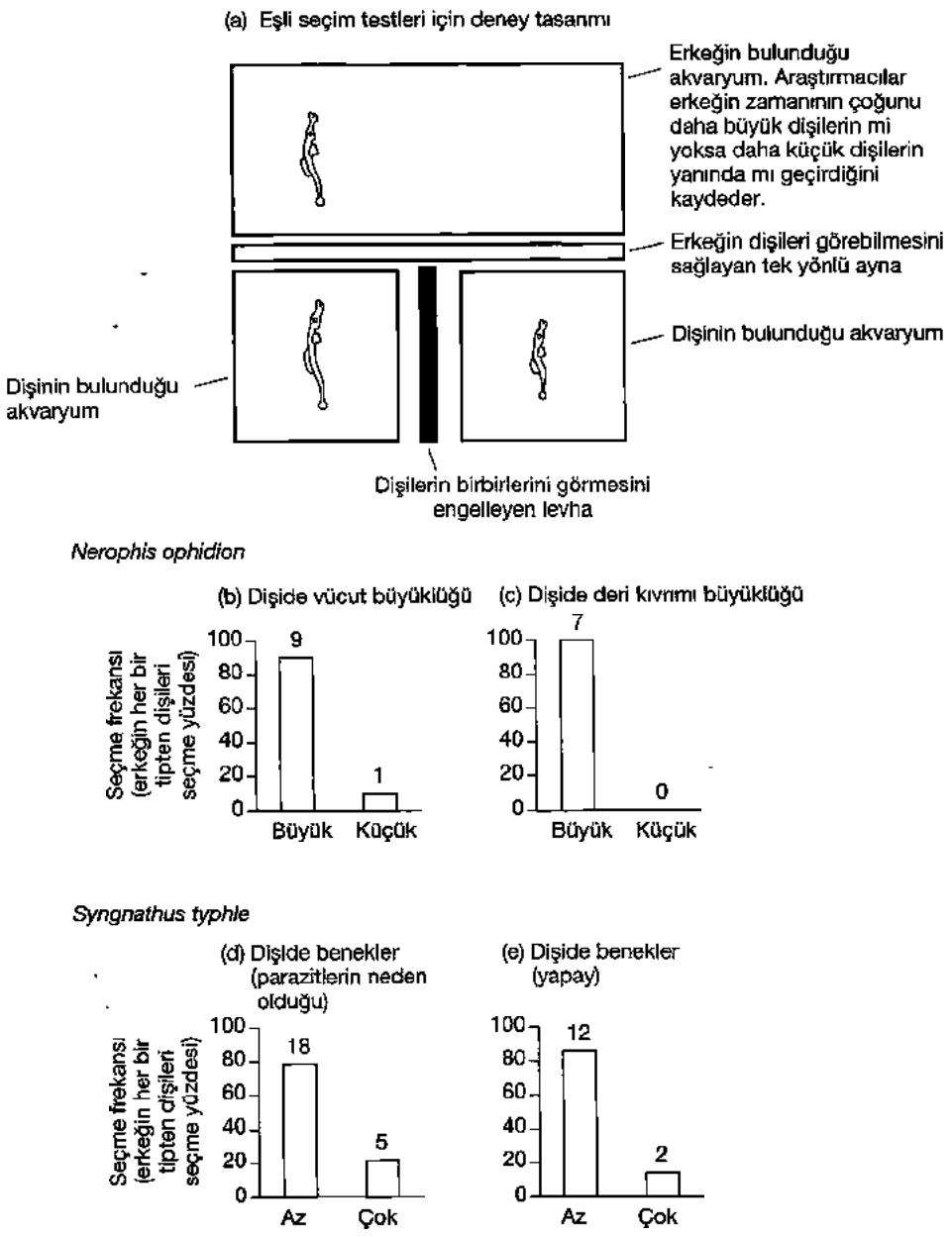
9.4 Eşeysel Rollerdeki Çeşitlilik

Erkeklerin her yavru için daha fazla yatırımda bulundukları ve bu yüzden dişiler için sınırlayıcı bir etmen oluşturdukları türler, eşeysel seçilim kurallarını doğrulayacak istisnalardır.

Buraya dek sunulmuş olan örneklerin tümünde, her bir eşeyin üstlenmiş olduğu rolü açıklayan en önemli gerçek, eşi elde etmenin, dişilerinkinden çok, erkeklerin üreme başarısını sınırladığıdır. Ne kadar yaygın olursa olsun, bu durum hiçbir şekilde genelgeçer bir kural değildir (Arnold ve Duvall 1994). Gunilla Rosenqvist, Anders Berglund ve arkadaşları tarafından araştırılmış olan deniziğnesi türleri *Nerophis ophidion* ve *Syngnathus typhle*, bu konuda karşıt örnekler oluşturmaktadır. Yılanbalığı otu kümeleri içinde yaşayan bu deniziğneleri, deniz atlarının akrabalarıdır (Şekil 9.24). Deniz atlarında olduğu gibi, bütün yumurta ve yavru bakımını erkekler yapar. *N. ophidion*'da erkeğin göbeği üzerinde bir kuluçka yaması; *S. typhle* erkeğinde ise bir kuluçka kesesi bulunur. Her iki türde de dişi, yumurtalarını doğrudan doğruya erkeğin kuluçka yapıları üzerine ya da içine bırakır. Erkek, yumurtalar açılıncaya dek onlara oksijen ve besin sağlar.

Erkek deniziğnesinin sağladığı kapsamlı yumurta ve yavru bakımı enerji gerektirmekle birlikte, deniziğnelerinin üremesinde asıl önemli olan enerji değil, zamandır (Berglund vd. 1989). Gerek *N. ophidion* gerekse *S. typhle* dişileri, erkeklerin yumurtalardan yavru yetiştirmelerine oranla daha hızlı bir şekilde yumurta oluşturabilirler. Bunun sonucu olarak, erkeğin kuluçka zaman aralığına sahip olma, dişilerin üreme başarısını sınırlar. Geliştirmiş olduğumuz eşeysel seçilim kuramı doğruysa, o zaman deniziğnelerinde dişilerin erkekleri elde etmek için birbirleriyle yarışmaları ve erkeklerin de seçici olmaları gerekir.

N. ophidion'da dişiler erkeklerden daha büyük olup, erkeklerde bulunmayan iki özelliğe, lacivert şeritlere ve göbekleri üzerindeki deri kıvrımlarına sahiptirler. Görünüşe göre bu özellikler öncelikle, erkekleri çekimlemek için bir gösteri aracı olarak işlev görmektedir. Örneğin, dişiler deri kıvrımlarını üreme mevsimi süresince geliştirir, sonra kaybederler; ayrıca laboratuvar koşullarında dişiler, deri kıvrımlarını ancak ortamda erkekler varsa geliştirirler (Rosenqvist 1990). çiftli seçim testlerinde (Şekil 9.24a), *N. ophidion* erkekleri seçici olup daha iri vücutlu (Şekil 9.24b) ve daha büyük deri kıvrımlı (Şekil 9.24c) dişileri tercih ederler. Dişiler ise, bunun tersine, daha az seçici gibi görünürler. çiftli seçim testlerinde, dişiler farklı boyutlardaki erkekler arasında ayrım yapma yönünde herhangi bir eğilim sergilememişlerdir (Berglund ve Rosenqvist 1993).



Şekil 9.24 Deniziğnelerinde erkeklerin seçicilliği (a) çiftli seçim testlerinde, araştırmacılar bir erkek deniziğnesini, iki dişiyi görebileceği şekilde bir akvaryuma koydular. Araştırmacılar, zamanının çoğunu nerede geçirdiğine bakarak, erkeğin hangi dişiyi eş olarak tercih edeceğini çıkarsamaya çalıştılar. (b-d)'de sütunların üzerindeki rakamlar sınamaya tabi tutulan erkeklerin sayısını göstermektedir. Rosenqvist ve Johansson (1995)'dan. (b) Büyük ya da küçük dişiler arasında seçim yapma olanağı verildiğinde erkek deniziğnesi büyük dişileri tercih eder ($P = 0,022$). Rosenqvist (1990)'den alınmıştır. (c) Büyük ya da küçük deri kıvrımlı dişiler arasında seçim yapma olanağı verildiğinde erkek deniziğnesi büyük kıvrımlı dişileri tercih eder ($P = 0,016$). Rosenqvist (1990)'den alınmıştır. (d) Çok sayıda ya da daha az sayıda (bir parazitin neden olduğu) siyah benek taşıyan dişiler arasında seçim yapma olanağı verildiğinde erkek deniziğnesi az benekli dişileri tercih eder ($P < 0,05$). Rosenqvist ve Johansson (1995)'dan alınmıştır. (e) Parazit taşımayan dişilerin üzerine yapay benekler çizildiğinde de erkekler yine benekleri az sayıda olan dişileri tercih ederler ($P < 0,01$). Rosenqvist ve Johansson (1995)'dan alınarak yeniden çizilmiştir.

Deniziğnesi erkeği yavru bakımı yapar ve erkekleri elde etmek dişiler için sınırlayıcı bir etmendir. Beklendiği üzere, dişiler kendi aralarında mücadele ederler ve erkekler seçici durumundadır.

S. typhle'de, erkekler ve dişiler aynı boy ve görünümdedir. Ancak, dişiler yan taraflarındaki zikzak desenleri belirginleştirmek üzere renklerini değiştirebilirler (Berglund vd. 1997; Bernet vd. 1998). Dişiler erkekleri elde etmek için birbirleriyle yarışır (Berglund 1991) ve bunu yaparken koyu renklerini sergilerler. Kur yapmayı dişiler başlatır ve çiftleşmeye erkeklerden daha istekli olurlar (Berglund ve Rosenqvist 1993). Erkekler seçicidir (Rosenqvist ve Johansson 1995). çiftli seçim testlerinde (Şekil 9.24a), *S. typhle* erkeği, parazit bir kurtla enfeksiyon göstergesi durumundaki koyu benekleri az sayıda taşıyan dişileri tercih etmiştir ve ister bu beneklere gerçekten parazitler neden olmuş olsun (Şekil 9.24d), isterse bunlar dişilerin üstüne yapay olarak çizilmiş olsun (Şekil 9.24e) bu durum değişmemiştir. Daha az parazit taşıyan dişiler, erkeğin dölleyip bakması için daha çok sayıda yumurta yaptığından, bu seçicilik erkeğe doğrudan yarar sağlamış olur.

Deniziğnesi erkek ve dişilerinin çiftleşme davranışları eşeysel seçilim kuramına uygunluk göstermektedir. Davranışları bu kuramı destekler gibi görünen "eşeysel rolleri tersine dönmüş" diğer örnekler arasında, saztavukları (Petrie 1983), benekli

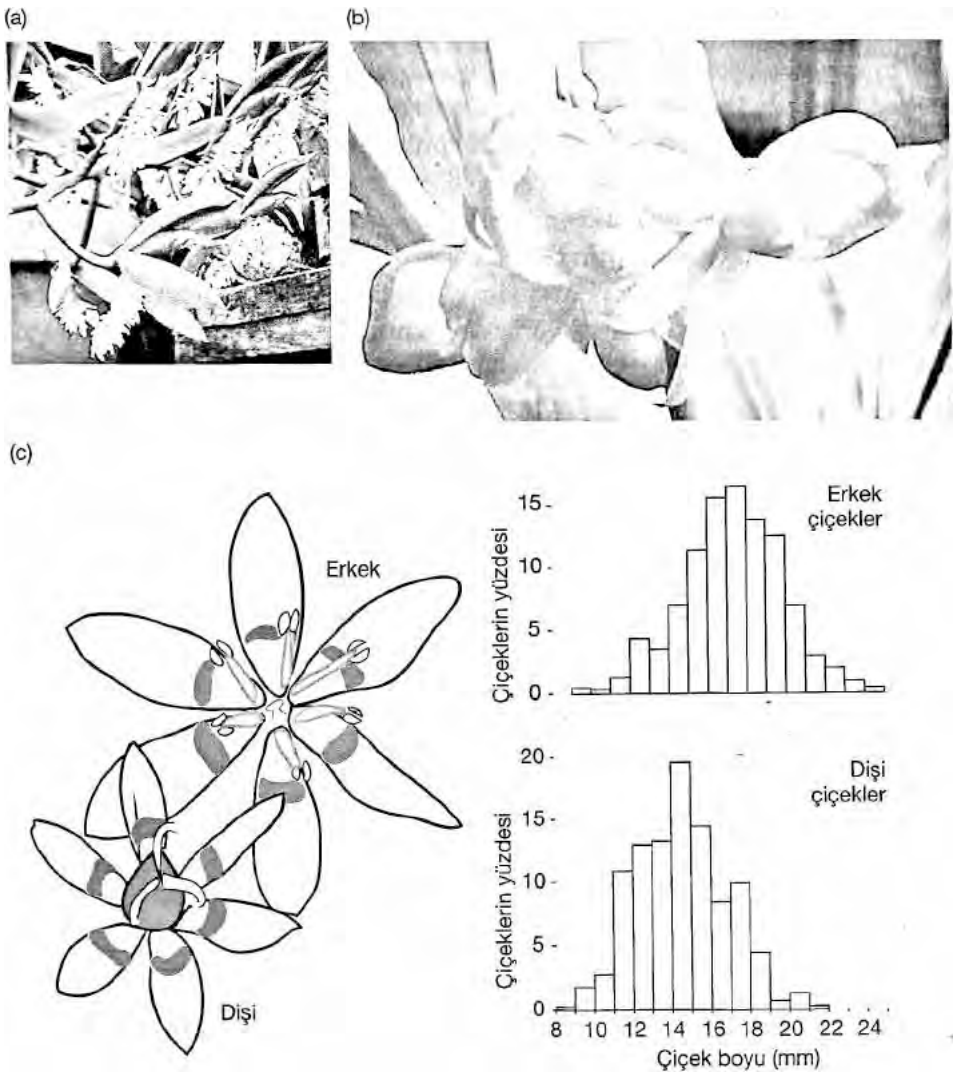
düdükçünler (Oring vd. 1991a,b, 1994), dev suböcekleri (bkz. Anderson 1994) ve bazı çayırçekirgesi türleri (Gwynne 1981; Gwynne ve Simmons 1990) bulunmaktadır.

9.5 Bitkilerde Eşeysel Seçilim

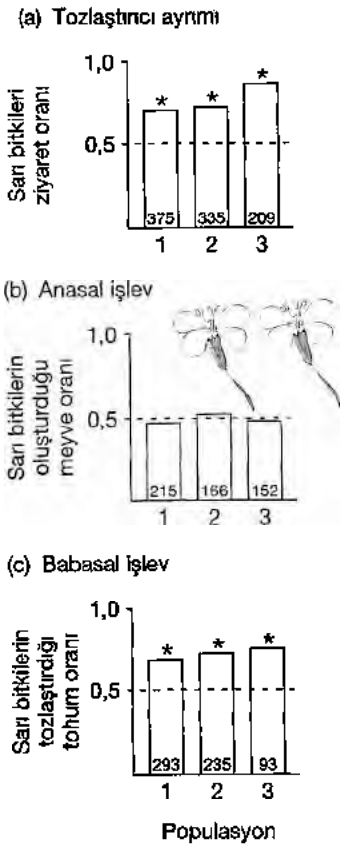
Eşeysel seçilim kuramı hayvanlara olduğu gibi bitkilere de uygulanabilir.

Çoğu bitki eşeysel olarak dimorfiktir. En ilgi çekici örneği *Catasetum* cinsinden orkideler oluşturmaktadır. İki eşeyin çiçekleri birbirinden o denli farklıdır ki orkide sistematikçileri önceleri erkekler (Şekil 9.25a) ile dişilere (Şekil 9.25b) ayrı ayrı cinsler içinde yer vermişlerdi. Avustralya'da yayılış gösteren *Wurmbea dioica* adlı bitki daha tipik bir örnek oluşturmaktadır. Erkeklerin çiçekleri dişilerinkinden daha büyük olur (Şekil 9.25c). Hayvanlarda eşeysel dimorfizmi açıklayabildiğini gördüğümüz eşeysel seçilim, acaba bitkilerdeki eşeysel dimorfizmi de açıklayabilir mi?

Hayvanlarda çiftleşme bağlamındaki eşeysel seçilim ile ilgili geliştirilmiş yaklaşımların birçoğu gerçekten de bitkilere uygulanabilir (Bateman 1948; Willson 1979). Bitkilerde çiftleşme, bir bireyden başka bir bireye polen taşınmasını gerektirmektedir. Polen alıcısının, yani tohumcu ebeveynin, bir meyve oluşturma zorunluluğu vardır. Bunun sonucu olarak tohumcu ebeveyn, her bir tohum için, yalnızca polen oluş-



Şekil 9.25 Bitkilerde Eşeysel Dimorfizm (a) *Catasetum barbatum* türü orkidelerde erkekler (a) ile dişiler (b) belirgin biçimde farklı çiçekler oluştururlar. (Sharon Dahl) *Wurmbea dioica* (c) türü otlarda, erkekler daha büyük çiçekler açar. Vaughton ve Ramsey (1998)'den alınmıştır. Copyright © 1998, Springer Verlag. İzin alınarak yeniden basılmıştır.



Şekil 9.26 Tozlaştırıcılarla ziyaret edilme sayısı, polen verme yoluyla sağlanan üreme başarısı üzerinde, tohum oluşturma yoluyla elde edilen üreme başarısı üzerindekinden daha güçlü bir etki yapar Sütun içlerindeki sayılar, incelenen tozlaştırıcı ziyaretlerinin sayısını (a), meyve sayısını (b) ve tohum sayısını (c) göstermektedir. Yıldızla işaretli sütunlar 0,5'ten anlamlı derecede farklı yüksekliktedir ($P < 0,0001$). (a) Beyaz ve sarı çiçeklerin eşit sayıda olduğu populasyonlarda, tozlaştırıcı ziyaretlerinin en çoğunu sarı çiçekli bitkiler elde etmiştir. (b) Tozlaştırıcı ziyaretlerindeki eşitsizliğe karşın, beyaz ve sarı çiçekli bitkiler eşit sayıda meyve oluşturmuşlardır. (c) Ancak tohumların çoğunluğu sarı bitkiler tarafından tozlaştırılmıştır. Stanton vd. (1986)'den. Copyright © 1986, Association for the Advancement of Science.

turması gereken polen vericisinden daha büyük bir üreme yatırımında bulunuyor olabilir. Polen bir bireyden diğerine hayvanlar tarafından taşınıyorsa, bir bitkinin eş elde etmesinin yolu polen taşıyıcısını elde etmektir. Hayvanlardaki eşeysel seçilim ilkelerine dayanarak, tozlaştırıcıları elde etmenin, polen vericisinin üreme başarısını, tohumcu ebeveyne göre daha büyük ölçüde sınırladığı hipotezini kurabiliriz.

Maureen Stanton ve arkadaşları (1986) bu hipotezi yabani turpta (*Raphanus raphanistrum*) sınamışlardır. Yabani turp, kendi kendini tozlayamayıp, balarıları, yabanarıları ve kelebekler gibi çeşitli böcekler aracılığıyla tozlaşan tek yıllık bir bitkidir. Yabani turpun doğal populasyonlarından birçoğu, karışık durumdaki beyaz ve sarı çiçekli bireylerden oluşur. Çiçek rengi tek bir lokus tarafından belirlenir: Beyaz (*B*), sarı (*b*) üzerinde baskın durumdadır. Stanton ve arkadaşları, sekiz homozigot beyaz (*BB*) ile sekiz sarı (*bb*) çiçekten oluşan bir araştırma populasyonu kurdu. Bilim adamları, her bir renkteki bitkileri ziyaret eden tozlayıcıların sayısını gözledikten sonra, erkek ve dişi işlevlerine göre bitkilerin üreme başarısını ölçtü.

Dişi işlevi yoluyla üreme başarısının ölçülmesi kolaydı: Araştırmacılar yalnızca, her renkteki bitkilerden her birinin oluşturmuş olduğu meyveleri saydı. Erkek işlevi yoluyla üreme başarısının ölçümü ise daha zordu; daha doğrusu, her bir bitki için bunu tek tek yapmak olanaksızdı. Ama, sarı bir tohumcu ebeveynin (*bb*), eğer sarı bir polen vericisi (*bb*) ile çiftleşmişse sarı yavru döller (*bb*), beyaz bir polen vericisi (*BB*) ile çiftleşmiş olması durumunda ise beyaz döller (*Bb*) oluşturacağına dikkat etmek gerekir. Dolayısıyla, sarı renkli tohumcu ebeveynler tarafından oluşturulmuş tohumları ektikten sonra bunlardan yetişen bitkilerin çiçek renklerine bakarak, Stanton ve arkadaşları, sarı ve beyaz renkli polen vericilerin üreme başarısını populasyon düzeyinde karşılaştırabildiler. Sarı renkli tohumcu ebeveynler yoluyla polen vericilerinin göreceli üreme başarısı, her iki renkten tohumcu ebeveynler yoluyla polen vericilerinin göreceli üreme başarısı için akla yatkın bir gösterge olmalıydı. Bilim adamları, deneylerini üç kez tekrarladı.

Stanton ve arkadaşlarının, daha önceki çalışmalardan, tahmin ettikleri gibi, tozlaştırıcı ziyaretlerinin 3/4'ü sarı çiçekli bitkilere yapılmıştı (Şekil 9.26a). Eğer üreme başarısı tozlaştırıcı ziyareti sayısıyla sınırlıysa, o zaman sarı çiçekli bitkilerin de üreme başarısının yaklaşık 3/4'ünü elde etmiş olmaları gerekiyordu. Polen verme yoluyla elde edilen üreme başarısı için doğru olan bu durum (Şekil 9.26c), tohum oluşturma yoluyla sağlanan üreme başarısı için öyle değildi (Şekil 9.26b). Tohum oluşturma yoluyla elde edilen üreme başarısı yalnızca her tip bitkinin sayısıyla orantılıydı. Bu sonuçlar tipik olarak hayvanlarda görülen duruma uygunluk göstermektedir: Erkeklerin üreme başarısı, eşi elde etmeyle, dişilerinkinden daha fazla sınırlanmaktadır. Sonuçlar ayrıca, tozlaştırıcıları cezbeden gösterişli çiçeklerdeki evrimin, bunların, dişilerin üreme başarısı üzerindekinden çok, erkeklerin üreme başarısı üzerindeki etkisiyle yönlendiğini göstermektedir (Stanton vd. 1986).

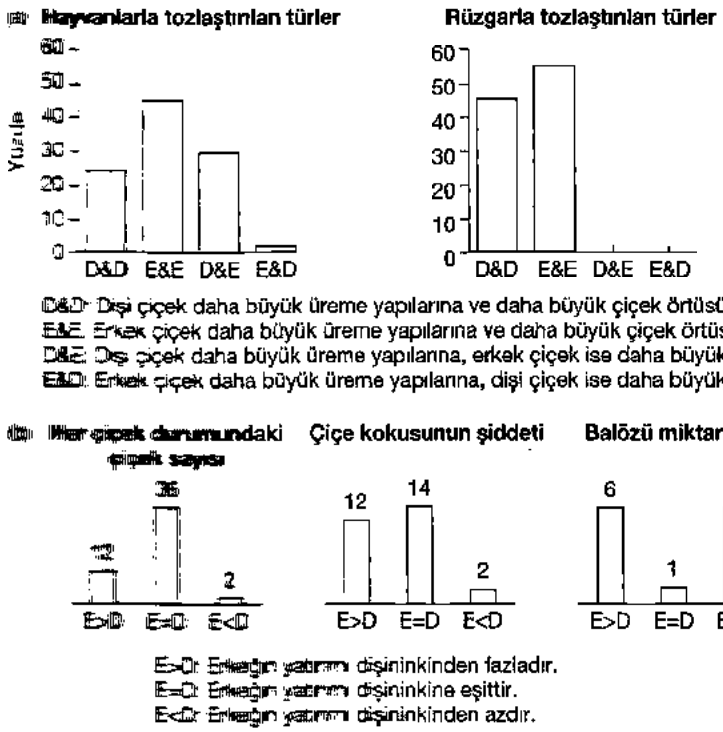
Eğer genel olarak, tozlaştırıcıların ziyaret sayısının, erkeklerin üreme başarısı için, dişilerinkinden daha önemli olduğu doğruysa, o zaman erkek ve dişi çiçekleri ayrı ayrı olan ve hayvanlar tarafından tozlaştırılan bitkilerde çiçeklerin dimorfik olması ve erkek çiçeklerin daha çekici olması gerekir. Bu hipotezi sınamak üzere Lynda Delph (1996) ve arkadaşları, aralarında gerek **ikievcikli** (birbirinden ayrı erkek ve dişi bireyler) gerekse **birevcikli** (aynı birey üzerinde birbirinden ayrı erkek ve dişi çiçekler) türlerin bulunduğu, hayvanlarla ve rüzgârla tozlaştırılan bitkileri inceledi.

Delph ve arkadaşları öncelikle, bir çiçeğin en gösterişli kısımları olan ve bir araya gelerek çiçek örtüsünü oluşturan petal ve sepalin, yalnızca tozlaştırıcıları cezbetmekle kalmayıp, aynı zamanda çiçek tomurcuk içinde gelişirken üreme işlevi gören yapıları korumaya da yaradığını belirlediler. Çiçek örtüsünün tek işlevi koruma olsaydı, üreme ile ilgili yapıları daha büyük olan eşeyin her zaman daha büyük çiçek örtüsüne

sahip olması gerekirdi. Aslında Delph ve arkadaşlarının ölçtüğü, rüzgârla tozlaştırılan 11 türün tümünde durum böyleydi (Şekil 9.27a, sağda). Ancak, eğer tozlaştırıcıları cezbetmek de önemliyse ve dişilerden çok erkekler için önemliyse, o zaman dişi çiçeklerin daha büyük üreme parçalarına, erkek çiçeklerinse daha büyük yaprak örtüsüne sahip olduğu çok sayıda tür bulunmalıydı. Delph ve arkadaşlarının ölçtüğü, hayvanlarla tozlaşturılan 42 bitkinin %29'unda durum böyleydi (Şekil 9.27a, solda). Bunun yanı sıra, eşeysel dimorfizm gösteren türlerde erkek işlevi, balözü miktarı açısından olmasa bile, her çiçek durumundaki çiçek sayısı ve çiçek kokusunun şiddeti açısından daha büyük bir yatırımda bulunma eğilimindedir (Şekil 9.27b). Bu sonuçlar, tozlaştırıcıları cezbetme yoluyla eşeysel seçilimin, erkek çiçeklerde, dişi çiçeklerdekinden daha güçlü olduğu hipotezine uygunluk göstermektedir.

Eşeysel seçilim, bu bölümün başında sözü edilen eşeysel dimorfizmin özel örneklerini açıklayabilir mi? *Wurmbea dioica* bitkisinde erkeklerin dişilerden daha büyük çiçekler açtıklarını anımsayınız. Bu bitki; arılar, kelebekler ve sinekler tarafından tozlaştırılır. Glenda Vaughton ve Mike Ramsey (1998), arıların ve kelebeklerin büyük çiçekleri küçük çiçeklerden daha fazla ziyaret ettiklerini belirlediler. Bunun bir sonucu olarak büyük çiçeklerden, küçük çiçeklere oranla daha hızlı bir şekilde polen taşınmış olur. Eğer dişilerin yumurtalıklarına ulaşma yarışına erken başlamaları öbür erkeklerin polenleri karşısında bir üstünlük elde etmelerini sağlıyorsa, büyük çiçekli erkekler, polenlerinin daha hızlı alınmasından kazançlı çıkabileceklerdir. Ayrıca, daha büyük erkek çiçekler, polen vericilere daha fazla kazanma şansı vermek üzere, daha fazla polen üretirler. Dişiler için ise, çiçeklerin daha büyük olması muhtemelen herhangi bir yarar sağlamaz. Dişi çiçekler genel olarak, bütün yumurtalarının döllenmesi için gerekenden dört kat daha fazla polen alırlar ve dolayısıyla tohum oluşumu, polen sayısı ile sınırlanmış olmaz. Bu durumlar, çiçek büyüklüğü bakımından görülen eşeysel dimorfizmden, erkeklerdeki eşeysel seçilimin sorumlu olduğu hipotezine uymaktadır.

Erkeklerde üreme başarısı tozlaştırıcıları elde etme ile sınırlıysa, buna karşılık dişilerde öyle değilse, erkek çiçeklerde dişi çiçeklerden daha gösterişli görünümler evrimleşmesi olasıdır.



Şekil 9.27 Erkek ve dişi çiçeklerin ayrı ayrı bulunduğu bitkilerde eşeysel dimorfizm örnekleri (a) Ölçülmüş olan, rüzgârla tozlaştırılan 11 türün tümünde (sağda), üreme yapıları daha büyük olan eşey daha büyük çiçek örtüsüne sahiptir. Ölçülmüş olan, hayvanlarla tozlaştırılan 42 türden %29'unda (solda), dişi daha büyük üreme yapılarına, erkek ise daha büyük çiçek örtüsüne sahiptir; bu durum, rüzgârla tozlaştırılan türlerdekinden anlamlı ölçüde farklıdır ($P < 0{,}001$). Delph vd. (1996)'den. (b) Hayvanlarla tozlaştırılan bitkiler, tozlaştırıcıların cezbedilmesine yatırım için eşeysel olarak dimorfik çiçeklere sahip olduklarında, araştırılan üç özellikten ikisi için erkeklerin yatırımı daha fazla olma eğilimi gösterir ($P < 0{,}01$; $P = 0{,}01$; Anlamlı değil). Delph vd. (1996)'deki verilere göre yeniden çizilmiştir. Copyright © 1996, American Naturalist. The University of Chicago Press'in izniyle basılmıştır.

Çok çarpıcı dimorfik çiçekleri olan *Catasetum* cinsi orkidelerin olağandışı bir tozlaşma sistemleri vardır. Yalnızca *Euglossina* arılarının erkekleri tarafından tozlaştırılırlar. Orkideler arıları, arıların kendi çiftlerini cezbetmek için toplayıp kullandıkları, sineol gibi güzel kokulu kimyasal maddelerle kendilerine çekerler. Erkek *Catasetum* orkidelerinin çiçeklerinde, polinaryum adı verilen polen taşıyıcı tek bir yapı bulunur. Bir arı, bir erkek çiçeğin içinde gezindiği zaman, polinaryum, tıpkı lastik bir bandın parmakla atıldığı gibi arıya doğru fırlatılır. Polinaryum, arının arkasına, arı tarafından sökülüp atılmasını olanaksız kılan yapışkan bir maddeyle yapışır. Arı daha sonra dişi bir çiçeği ziyaret ettiği zaman, polinaryum üzerindeki polen kütlelerinden biri, dişi çiçek yapısı üzerindeki stigmatik yarık adı verilen alıcı yapıya dokunur ve polinaryumdan kopar. Stigmatik yarık çabucak şişerek kapanır. Bu, dişi bir çiçeğin genel olarak yalnızca bir erkekten polen aldığı anlamına gelir.

Gustavo Romero ve Craig Nelson (1986), *Catasetum ochraceum* çiçeklerini tozlaştıran arıları gözlemledi. Araştırmacılar, bir erkek çiçeğin fırlattığı polinaryumu aldıktan sonra, arıların başka erkek çiçekleri ziyaret etmekten kaçındıklarını, yalnızca dişi çiçeklerde yiyecek aramayı sürdürdüklerini belirlediler. Romero ve Nelson, *Catasetum ochraceum* çiçeklerindeki eşeysel dimorfizm için şu senaryoyu önermektedir: Herhangi bir zamanda, dişi çiçeklerden daha fazla sayıda erkek çiçek açar. Bu, dişi çiçeklerin yalnızca bir erkekten polen aldığı gerçeğiyle bir arada düşünüldüğünde, çiftleşme olanakları için erkek çiçekler arasında bir rekabetin olduğu anlamına gelir. Bu rekabet, bir arıya yapışan ikinci bir polinaryumun ilki tarafından muhtemelen engelleneceği gerçeğiyle daha da belirginleşir. Bir arıyı cezbetmiş ve ona polinaryum yüklemiş olan bir erkek çiçek, eğer arının başka erkek çiçeği ziyaret etmesini engelleyebilirse belirli bir seçilim avantajı elde etmiş olacaktır. Bu yüzden, arıları diğer erkek çiçeklerden kaçınmaya alıştırmak, onları dişi çiçeklerden de kaçınmaya alıştırmadığı sürece, erkek çiçekler açısından uyumsaldır. Bu senaryonun doğru olması durumunda, polinaryumun arılara istemleri dışında yapıştırılması ve eşeysel olarak dimorfik olan çiçekler birlikte anlam kazanmaktadır ve bunların her ikisi de çiftleşme için yapılan rekabete, bir başka deyişle eşeysel seçilime bağlı olarak ortaya çıkmıştır.

9.6 İnsanda Vücut Büyüklüğü Yönüyle Eşeysel Dimorfizm

Bu bölümün başında sözü edilen eşeysel dimorfizm örneklerinden biri insanlarda vücut büyüklüğüydü (Şekil 9.2). Şimdi, insanda vücut büyüklüğü açısından eşeysel dimorfizmin, eşeysel seçilimin bir sonucu olup olmadığı sorulabilir. Eşeysel seçilim çiftleşme davranışlarıyla ilgili olduğundan, bu, yanıtlanması zor bir sorudur. İnsan davranışlarının evrimsel anlamı araştırılırken en azından iki güçlükle karşılaşılır:

- İnsan davranışına yön veren, biyoloji ve kültürün karmaşık bir kombinasyonudur. Herhangi bir kültürdeki insanların davranışlarına dayanan araştırmalar bu iki etkinin çözülmesi için hiçbir yarar sağlamaz. Çapraz kültür araştırmaları, biyolojiyle açıklanabilecek evrensel özellikleri ya da yaygın davranış örneklerini tanımlayabilir. Ne var ki kültürel çeşitlilik hızla azalmaktadır ve kimi biyologlar gerçek bir çapraz kültür araştırması yapma olanağının artık kalmadığı görüşündedir.
- Etik ve uygulamayla ilgili etmenler diğer türlerin bireyleri üzerine yürütebildiğimiz deney çeşitlerinin çoğuna olanak tanımaz. Bu, insan davranışı çalışmalarından çoğunun gözleme dayandığı anlamına gelir. Gözleme dayalı araştırmalar değişkenler arasındaki korelasyonu ortaya koyabilir, ama neden ve etkiye ilişkin pek fazla kanıt sunmaz.

Bununla birlikte, insan davranışı doğal olarak etkileyicidir ve bundan dolayı, insanlarda vücut ölçüsü ve eşeysel seçilim sorusunu kısaca ele almak üzere bu konu, dikkatli olunması koşuluyla işlenecektir.

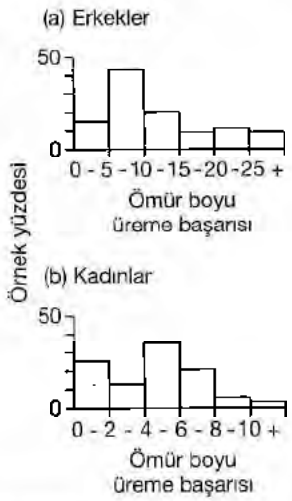
İnsan üreme biyolojisine ilişkin en temel bilgiler, eşeysel seçilim olanağının erkeklerde kadınlardakinden daha fazla olduğunu göstermektedir. Tek bir kültürden elde edilmiş veriler bu noktayı gözler önüne sermeye yeterli olacaktır. Monique Borgerhoff Mulder (1988) tarafından, Kenya'nın güneybatısında yaşayan Kipsigis'ler üzerinde yapılan araştırma, en doğurgan kadınların nadiren 10'dan fazla çocuğu varken, en yüksek üreme başarısına sahip erkeklerin 25'ten fazla sayıda çocuk sahibi olduklarını göstermiştir (Şekil 9.28). Kipsigis kültüründe, öyle görünmektedir ki, erkeklerin üreme başarısı kadınlarınkinden daha büyük ölçüde, çiftleşme olanaklarıyla sınırlıdır. Ama üreme rekabetinin, erkekler arası etkileşim ya da kadınlarınn seçimi yoluyla, insanlarda daha büyük vücudun seçilimini sağladığını gösteren herhangi bir kanıt var mıdır?

Eşeysel seçilimin görülebilir en somut biçimi, diğer birçok türde erkek vücut büyüklüğünün evrimini yönlendiren erkekler arası rekabettir. Erkekler, duruma göre, bir eşi elde edebilmek için kendi aralarında rekabete girerler; ne var ki bunu kadınlar da yapar. Erkeklerin rekabeti acaba daha mı şiddetli olmaktadır? Çatışmaların kesin bir göstergesinin cinayetler olduğu ve hemen hemen tüm cinayetlerin polis kayıtlarına geçtiğini varsayarak, Martin Daly ve Margo Wilson (1988), çeşitli modern ve geleneksel kültürlerde aynı eşeyden kimselerce işlenen cinayet oranlarına ilişkin verileri bir araya toplamıştır. Bu kültürlerin tümünde, erkeklerin erkekler tarafından öldürülme oranı, kadınların kadınlarca öldürülme oranından çok daha yüksekti. Erkeklerin erkeklerce öldürülme oranları ile kadınların kadınlarca öldürülme oranlarının en dengeli olduğu kültürde, aynı eşey cinayetlerinin %85'ini erkekler işlemişti. Birçok kültürde, aynı eşey cinayetlerinin tümünü erkekler gerçekleştirmişlerdi. Amerika Birleşik Devletleri ve Kanada'dan elde edilen veriler, erkekler arasındaki cinayetlerde katil ve kurbanların çoğunluğunun onlu yaşların sonlarında, yirmili yaşlarda ve otuzlu yaşların başlarında olduklarını gösteriyordu. Bu ve bunun gibi bulgulara dayanarak, Daly ve Wilson, erkekler arasındaki cinayetleri, erkeklerde eşeysel seçilim rekabetinin kendini göstermesi olarak yorumlamışlardır.

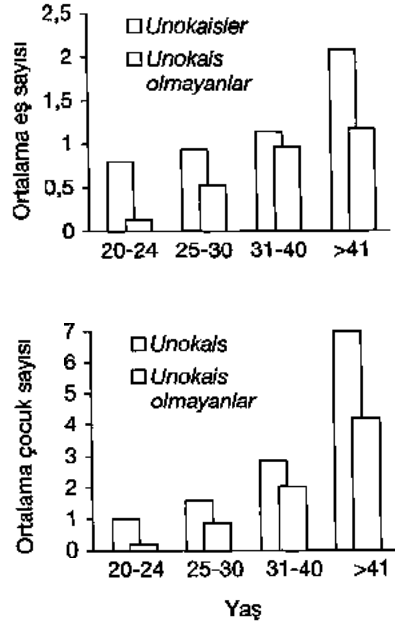
Daly ve Wilson'un yorumları doğru ise, o zaman, en azından resmî polisin ve adalet sisteminin olmadığı modern öncesi kültürlerde, erkekler arasındaki kavgalarda daha başarılı olan erkeklerin çiftleşmede daha başarılı olmaları ve daha yüksek uyum gücüne sahip olmaları gerekmektedir. Napoleon Chagnon (1988), bu öngörüyü en azından bir kültür, Yanomamö için doğrulayan gözlemler bildirmiştir. Yanomamö, Brezilya ve Venezuela'daki Amazon yağmur ormanlarında yaşayan modern öncesi bir halktır. Sertlikleriyle övünürler. Chagnon'un gözlediği yetişkin erkeklerin kabaca %40'ı bir cinayete katılmışlardı ve yetişkin erkekler arasındaki ölümlerin kabaca %25'i cinayetlerden dolayı idi. Yanomamö dilinde adam öldüren erkekler *unokais* diye anılmaktadır. Chagnon'un verileri, *unokais*lerin, *unokais* olmayanlardan anlamlı derecede daha fazla sayıda çiftlerinin ve yine anlamlı derecede daha fazla sayıda çocuklarının bulunduğunu göstermektedir (Şekil 9.29).

Yanomamö halkı sopa, ok, mızrak, büyük bıçak ve baltalarla kavga ederler. *Unokais*lerin *unokais* olmayanlardan daha iri olduklarını tahmin etmek akla yatkın gelebilir. Ancak, Chagnon (1988) şunu belirtmektedir: "Bu araştırmadaki yetişkin erkeklerle olan kişisel ve uzun süreli tanışıklığım, bana bu noktada, somut biyometrik özelliklerine bakılarak onların birbirinden ayrı iki sınıfa kolayca sokulabilecekleri sonucuna varma cesareti vermemektedir, nitekim çok sayıda Yanomamö erkeği üzerindeki ayrıntılı antropometrik araştırmalar bunun pek de olabileceğini göstermemiştir." Diğer kültürlerdeki erkekler arası rekabet, vücut büyüklüğü ve çiftleşme başarısı arasındaki ilişkiler konusunda çok az veri bulunmaktadır.

B. Pawlowski ve arkadaşları (2000), insan vücut büyüklüğündeki eşeysel dimorfizmin dişi seçiciliğinin bir sonucu olduğu hipotezini araştırmışlardır. Araştırmacılar Polonyalı 3201 erkeğe ait tıbbî kayıtlardan veri toplamışlardı. Kırsal alanda ya da



Şekil 9.28 Kipsigis erkekleri ve kadınlarının ömür boyunca gösterdikleri üreme başarısındaki varyasyon (a) Erkekler için, her sütunun yüksekliği, sırasıyla 0 ila 5, 6 ile 10 vb sayıda çocuk sahibi erkeklerin yüzdelerini ifade etmektedir. (b) Kadınlar için, her sütunun yüksekliği, sırasıyla 0 ile 2, 3 ile 4, 5 ile 6 vb sayıda çocuk sahibi kadınların yüzdelerini ifade etmektedir. Bazı erkeklerin 25'ten fazla, az sayıda kadının ise 10'dan fazla çocuğu vardı. Borgerhoff Mulder (1988)'den. Copyright © 1988, The University of Chicago Press. İzin alınarak basılmıştır.



Şekil 9.29 Yanomamö erkekleri arasında *unokais* (katil) olan ve olmayanların çiftleşme ve üreme başarısı Bu grafikler, çeşitli yaşlardaki yetişkin erkeklerin sahip olduğu kadınların (üstte) ve çocukların (altta) ortalama sayısını göstermektedir. Birlikte ele alındığında, veriler *unokais*lerin *unokais* olmayanlardan daha başarılı olduklarını göstermektedir ($P < 0{,}00001$). Chagnon'daki (1988) verilere göre yeniden çizilmiştir.

kentte oturma, yaş ve eğitim durumu gibi çeşitli karıştırıcı değişkenlerin etkisini ortadan kaldırmak için istatistiksel teknikler kullandılar. Pawlowski ve arkadaşları daha sonra, bekâr ve evli erkekleri karşılaştırdı. Evli erkekler, küçük ama istatistiksel olarak anlamlı bir farkla daha uzundu. Ayrıca bir ya da daha fazla çocuk sahibi erkekler çocuksuz olanlardan anlamlı derecede daha uzundu. Bu durumun tek istisnası, ellili yaşlarındaki erkeklerden oluşan gruptu; bunlarda çocuksuz erkekler ile baba olanlar arasında boy açısından farklılık görülmüyordu. Pawlowski ve arkadaşları, ellili yaşlardaki erkeklerin, Polonya'da kadınların erkeklere oranının olağandan yüksek olduğu, II. Dünya Savaşından kısa bir süre sonra evlenme çağına gelmiş olduklarını fark ettiler. Araştırmacılar ellili yaşlarındaki erkeklerin, dişi seçimi yoluyla eşeysel seçilimden, normalden daha düşük yoğunlukta etkilendiklerini düşünmektedir.

Eşeysel seçilimin insanlarda vücut büyüklüğü açısından eşeysel dimorfizmin oluşmasında rol oynayıp oynamadığı belli değildir. Erkekler çiftleşme için rekabete girerlerse de mutlaka daha büyük yapılı erkeklerin kazanması gerekmez. Dişiler seçicidir ve sınırlı miktardaki bulgular, daha uzun boylu erkekler lehine hafif bir tercihin olduğunu göstermektedir. Çok daha çeşitli kültürlerde daha çok araştırma yapılması gerekmektedir.

İnsanlarda vücut büyüklüğü açısından eşeysel dimorfizmin evrimsel önemi kesinleşmiş değildir. Ele alınmış olan gözleme dayalı bu araştırmalar karışık sonuçlar vermiş ve en iyi anlamlandırılabilecek kanıtları sağlamışlardır. Biz insanlar, vücut büyüklüğü açısından eşeysel olarak dimorfik oluşumuzu, yalnızca, bizden daha ileri ölçüde öyle olan atalarımızdan kalıtımla almış da olabiliriz (McHenry 1992). Sorunun anlaşılması için asıl gerekli olan, hem erkekler hem de kadınlar için, vücut büyüklüğü, çiftlerin sayısı, hayatta kalma oranı ve üreme başarısı arasındaki ilişkiler konusunda daha çok sayıda kültürden elde edilecek verilerdir. Bu veriler tercihen, türümüzün atasal yaşam biçimini sürdüren avcı ve toplayıcı kültürlerin üyelerine ait olmalıdır. Kesin bir şekilde ölçümü teknik açıdan en güç faktör erkeklerin üreme başarısıdır. Modern genetik analiz teknikleri bu tür bilgiler toplamayı ilke olarak kolaylaştırmıştır (Şekil 9.15). Ancak araştırmalar, henüz yapılmayı beklemektedir.

Özet

Dişiler ve erkekler arasındaki görünüm ya da davranış farklılığını ifade eden eşeysel dimorfizm, yaygındır. Bu farklılık çoğu zaman, tavuskuşlarının muazzam kuyruk teleklerinde olduğu gibi, doğal seçilime karşıtmış gibi görünen özelliklerde olmaktadır. Bu şaşırtıcı özellikleri açıklamak için Darwin eşeysel seçilim kavramına başvurmuştur. Eşeysel seçilim, çiftleşme başarısındaki çeşitliliğin sonucu olarak üreme başarısının farklı olmasıdır.

Çiftleşme başarısı çoğu kez bir eşey için uyum gücünün (fitness), diğeri için olduğundan daha önemli bir belirleyicisidir. Hiçbir şekilde her zaman için değil ama genellikle, üreme başarıları çiftleşme olanaklarından sınırlananlar erkekler; çiftleşmeden çok kaynaklarla sınırlananlar ise dişilerdir.

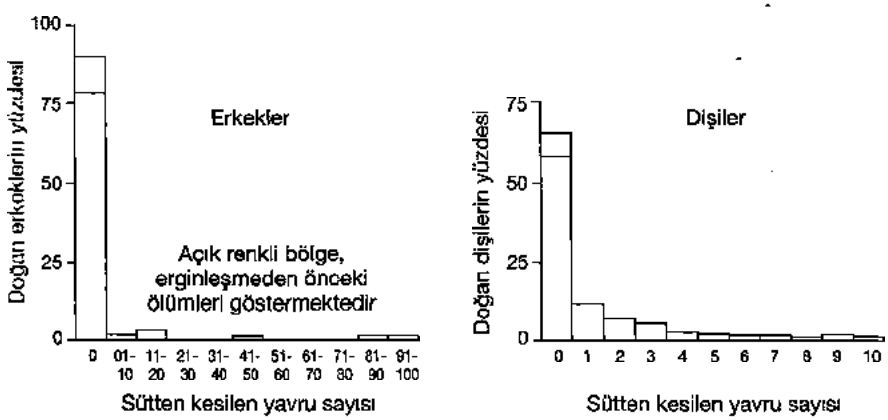
Güçlü bir eşeysel seçilime uğrayan eşeyin üyeleri tipik olarak, eşi elde etmek için kendi aralarında rekabet ederler. Bu rekabet, doğrudan doğruya kavga, gametlerin yarışı, yavru kıyımı ya da gösterilerle kendini ortaya koyma biçiminde olabilir.

Üreme başarıları çiftleşme olanaklarından ziyade kaynaklarla sınırlanan eşeyin üyeleri genel olarak seçici durumundadır. Bu seçicilik, seçiciye, besin ya da dölleri için iyi genler gibi, doğrudan ya da dolaylı yararlar sağlayabilir ya da önceden mevcut duyusal bir eğilimin sonucu olabilir.

Eşeysel seçilim kuramı hayvanlarda eşeysel dimorfizmi açıklamak için geliştirilmiş olmakla birlikte, bitkilere de uygulanabilir. Bitkilerde tozlaştırıcıları elde etme, çoğu kez, tohum oluşturma yoluyla olandan çok, polen verme yoluyla üreme başarısı için sınırlayıcı olmaktadır. Bu, erkek çiçeklerin dişi çiçeklerden daha gösterişli olduğu bir eşeysel dimorfizmin evrimine yön verebilir.

Sorular

1. Şekil 9.30'daki grafik deniz fili erkek ve dişilerinin ömürleri boyunca sergiledikleri üreme başarısındaki çeşitliliği göstermektedir (Le Boeuf ve Reiter 1988). Yazı ekseni üzerindeki ölçülerin farkın olduğunu dikkat edin. Üreme başarısındaki çeşitlilik erkeklerde neden dişilerdekinden çok daha fazla büyüklükte olmaktadır? Deniz fili erkek ve dişilerinde cinleşme sayıları ile üreme başarısı arasındaki ilişki için hipotezinizi gösteren bir grafik çiziniz. Sizce deniz fili erkekleri niçin dişilerden dört kez daha büyüktür? Erkekler neden daha da büyük olmamaktadır?
2. Şekil 9.31'de resmi görülen bilge ormantavuğu hangi eşeydendir? Ne yapıyor ve neden yapıyor? Sizce bu birey yavru bakımına katılıyor mudur? Bu türdeki toplumsal sisteme ilişkin başka ne gibi tahminlerde bulunabilirsiniz?
3. Bu bölümün başında, dimorfik türlere bir örnek olarak uzun kuyruklu dulkuşlarından söz edilmişti. Erkek dulkuşlarının bu kadar uzun bir kuyruğa neden sahip olduklarını açıklamaya yönelik iki hipotez kurunuz. Düşüncelerinizi sınayabileceğiniz bir deney tasarlayınız. (*İpucu*: Malte Anderson, dulkuşları üzerindeki araştırmalarında, Anders Møller'in kır kırlangıçlarıyla yaptığı deneylerden esinlenmişti.) Anderson'un, dulkuşlarına ilişkin makalesine (Anderson 1982) göz atarak, onun sizinkiyle aynı deneyi tasarlayıp tasarlamadığına bakınız.
4. Kelebek ve güve erkekleri genel olarak birikintilerden su içerler. Scott Smedley ve Thomas Eisner (1996), *Galleria mellonella* güvesinde bu su içme davranışının ayrıntılı bir fizyolojik çözümlenmesini bildirmektedir. Bir *G. mellonella* erkeği, bir defada saatlerce su içebilmektedir. Büyük miktarda suyu hızlı bir şekilde işleyerek sodyumu özütler ve artık sıvıyı anal fiskiyelerden dışarı atar (çarpıcı bir fotoğraf için Smedley ve Eisner'in makalesine bakınız). Erkek güve, elde ettiği sodyumu daha sonra çiftleşme sırasında bir dişiye verecek, dişi de bunun büyük bölümünü yumurtalarının içine katacaktır. Bu armağanın güvelerin çiftleşme seremonilerindeki rolü ve kur yapma sırasında erkeğin ve dişinin rollerine ilişkin yorumlarda bulununuz. Düşüncelerinizi nasıl sınayabilirsiniz?
5. Birçok türde erkekler sık sık, açık bir şekilde uygunsuz bireylerle çiftleşme girişiminde bulunurlar. Sözgelimi, Ryan (1985), erkek tüngara kurbağalarının başka erkekleri kavradıklarını belirtmektedir. Bazı orkideler dişi yabanarılarını taklit eder ve aşka gelen erkek arılar tarafından tozlaştırılır; bu arada, stratejinin işlemesi için arıların iki



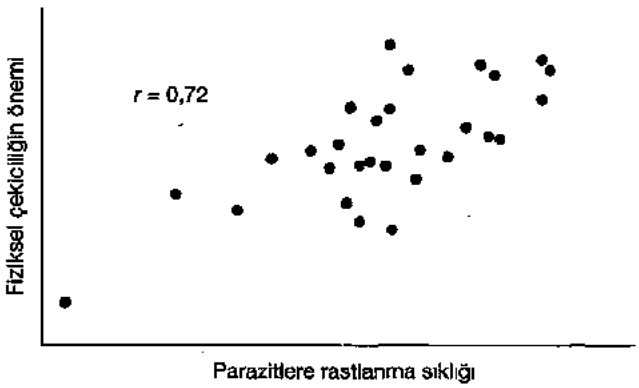
Şekil 9.30 Deniz fili erkek ve dişilerinde ömür boyu üreme başarısının dağılımı Le Boeuf ve Reiter (1988)'den. Copyright © 1988, The University of Chicago Press. İzin alınarak yeniden basılmıştır.



Şekil 9.31 Bilge ormantavuğu

kez kandırılması gerekir. Dişi bir tüngara kurbağası ya da dişi bir yabanarısı da aynı şekilde kandırılabilir miydi? Evet ya da hayırsa neden? (Başka türlere de uygulanabilecek daha genel yanıtlar daha iyi olur.)

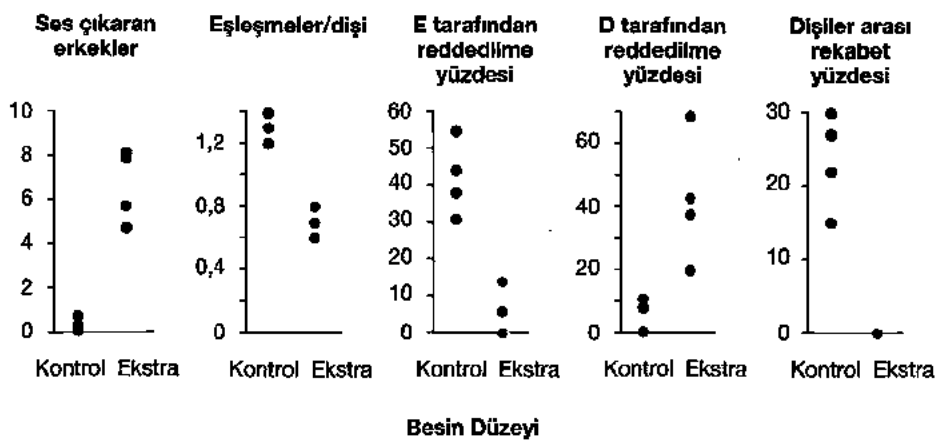
6. Sizce insanlarda parazitlerle bulaşma ile fiziksel görünüş arasında herhangi bir ilişki var mıdır? Şekil 9.32'deki dağılım grafiği 29 kültürde. (bir anketi yanıtlayanların bildirdikleri doğrultusunda), eş seçiminde çekiciliğin önemi ile (aralarında cüzam, sıtma ve filarya da olmak üzere) altı parazit türünün görülme sıklığı arasındaki ilişkiyi göstermektedir (Gangestad 1993; Gangestad & Buss 1993). (Enlem, coğrafi bölge ve ortalama gelirin etkilerini gidermek için istatistiksel tekniklerin kullanıldığını göz önünde bulundurunuz). Bu grafikte görülen durum nedir? Bu durum evrimsel açıdan bir anlam taşır mı? Parazit hastalıklarından biri şistomiyasistir. Bölüm 4'de, şistomiyasise dirençliliğin kalıtsal olduğuna ilişkin bulgular sunulmuştu. Çekici bir eş seçmekle kadınlar (evrimsel açıdan) ne elde ederler? Çekici bir eş seçmekle erkekler (evrimsel açıdan) ne elde ederler? Bu duruma neden olabilecek kültürel bir açıklama önerebilir misiniz?



Şekil 9.32 29 insan kültürü için, eş seçiminde fiziksel çekiciliğin önemi ile parazitlere rastlanma sıklığı arasındaki ilişki

7. Çayırçekirgelerin birçoğunda erkek, spermlerini, dişinin yediği besin maddeleri içeren büyük bir spermatofor içinde dişiye ulaştırır (fotoğraf için bkz. Gwynne 1981). Dişi bu besin maddelerini yumurtaların oluşumunda kullanır. Darryl Gwynne ve L.W. Simmons (1990) Avustralya'da yaşayan bir çayır çekirgesinin kafes içindeki populasyonlarının, zayıf besin (kontrol) ve zengin besin (ekstra) koşullarındaki davranışlarını araştırmışlardır. Elde ettikleri sonuçlardan bir bölümü Şekil 9.33'teki grafikte görülmektedir. (Grafik, birbirinin aynı dört takım kafesteki sonuçları göstermektedir; ses çıkaran erkekler = belli bir zamanda ses çıkaran erkeklerin ortalama sayısı; çiftleşmeler/dişi = dişi başına ortalama çiftleşme sayısı; E tarafından reddedilme yüzdesi = bir dişinin çiftleşmek üzere bir erkeğe yanaşıp reddedilme sayısının payı; D tarafından reddedilme yüzdesi = bir dişinin erkeğe yaklaşması, ama daha çiftleşme olmadan önce erkeği reddetme sayısının payı; Dişiler arası rekabet yüzdesi = bir ya da daha fazla dişinin, erkek için kavga ettiği görülen çiftleşmelerin payı.) Ne zaman dişiler seçici, erkekler rekabetçi olmaktaydı? Ne zaman erkekler seçici, dişiler rekabetçi olmaktaydı? Neden?

8. Derin denizlerde yaşayan fenerbalıklarının bazı türlerinde erkekler, dişilere sürekli yapışık bir simbiyont olarak yaşar (bkz. Gould 1983, deneme 1). Dişi ile karşılaştırıldığında erkek çok küçüktür. Erkekte, aralarında gözlerin de bulunduğu birçok organ indirgenmiş durumda olduğu halde, testisler büyük kalmıştır. Çene ve dişler gibi diğer bazıları ise, dişiye yapışmak üzere değişime uğramıştır. İki eşeyin dolaşım sistemleri kaynaşmıştır ve erkek tüm besinini ortaklaşa kan dolaşımı yoluyla dişiden alır. Çoğu kez bir tek dişiye iki ya da daha çok sayıda erkek yapışmış durumdadır. Erkeğin simbiyotik yaşamının erkek açısından maliyeti ve buna karşılık sağladığı yararlar nelerdir? Peki ya dişi açısından? Her bir eşeyin elde ettiği ömür boyu



Şekil 9.33 Kontrol ile ekstra besin koşullarındaki çayırçekirgesi erkek ve dişilerinin davranışı

üreme başarısı ne ile sınırlanmaktadır; kaynakları elde etme yeteneği ile mi yoksa eş bulma yeteneği ile mi? Sizce erkeğin simbiyotik davranışı eşeysel seçilimin mi yoksa doğal seçilimin mi sonucu olarak evrimleşmiştir? (Erkeğin simbiyotik durumunu, ömür boyu tek bir dişiyle birlikte kalma, dişiye fiziksel bağlılık, vücut boyunun indirgenmesi ve dişiye besin açısından bağımlılık gibi ayrı ayrı özelliklere bölmek yararlı olabilir.)

Kaynak Araştırması

9. Bir defada bırakılan tüm yumurtaları döllemek için gerekli spermlerin tümü tek bir döllemede sağlandığına göre, eş dışı çiftleşmelerde bulunmak dişilere ne kazandırmaktadır? Hipotezler ve bunların sınanmaları konusunda bkz.

   Kempenaers, B., G. R. Verheyn, M. van den Broeck, T. Burke, C. van Broeckhoven, and A. A. Dhondt. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494–496.

   Madsen, T., R. Shine, J. Loman, and T. Hakansson. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440–441.

   Gray, E.M. 1996. Female control of offspring paternity in a western population of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 267–278.

   Gray, E. M. 1997. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour* 53: 605–623.

   Gray, E. M. 1997. Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour* 53: 625–629.

10. Neden dişiler bazen aynı erkekle birden fazla kez çiftleşir?

    Petrie, M. 1992. Copulation frequency in birds: Why do females copulate more than once with the same male? *Animal Behaviour* 44: 790–792.

11. Aralarında insanların da bulunduğu birçok memelide testisler abdominal boşluğun dış tarafındaki bir torba içinde bulunur. Bu riskli yerleşim konusunda uygun bir evrimsel açıklama bulunmakta uzun süre güçlük çekilmişti. Bu konuya ilişkin hipotezlerden biri, torba içindeki testislerin evrimine sperm rekabetinin neden olduğudur. Bkz.:

    Freeman, S. 1990. The evolution of the scrotum: A new hypothesis. *Journal of Theoretical Biology* 145: 429–445.

12. Sperm rekabetinin bitkilerdeki analogu, polen tüplerinin yumurtalıklara ulaşma yarışıdır. Bazı vericilere ait polenlerin diğer vericilerin polenleri ile olan yarışta sürekli üstünlük sağlayıp sağlamadıklarını öğrenmek için, bkz.:

    Snow, A. A., and T. P. Spira. 1991. Pollen vigor and the potential for sexual selection in plants. *Nature* 352: 796–797.

    Snow, A. A., and T. P. Spira. 1996. Pollen-tube competition and male fitness in *Hibiscus moscheutos*. *Evolution* 50: 1866–1870.

13. Tavuskuşları, erkeklerindeki incelikli çiftleşme gösterileri en çok bilinen hayvanlardandır. Tavuslarda eşeysel seçilim konusundaki araştırmalar için, bkz.:

    Manning, J. T., and M. A. Hartley. 1991. Symmetry and ornamentation are correlated in the peacock's train. *Animal Behaviour* 42: 1020–1021.

    Petrie, M. 1992. Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation. *Animal Behaviour* 44: 585–586.

    Petrie, M., T. Halliday, and C. Sanders. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Animal Behaviour* 41: 323–331.

Kaynaklar

Anderson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818–820.

Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Arnold, S. J. 1983. Sexual selection: The interface of theory and empiricism. In P. Bateson, ed. *Mate Choice*. Cambridge: Cambridge University Press, 67–107.

Arnold, S. J., and D. Duvall. 1994. Animal mating systems: A synthesis based on selection theory. *American Naturalist* 143: 317–348.

Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in Drosophila. *Heredity* 2: 349–368.

Berglund, A. 1991. Egg competition in a sex-role reversed pipefish: Subdominant females trade reproduction for growth. *Evolution* 45: 770–774.

Berglund, A., and G. Rosenqvist. 1993. Selective males and ardent females in pipefish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 331–336.

Berglund, A., G. Rosenqvist, and P. Bernet. 1997. Ornamentation predicts reproductive success in female pipefish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 145–150.

Berglund, A., G. Rosenqvist, and I. Svensson. 1989. Reproductive success of females limited by males in two pipefish species. *American Naturalist* 133: 506–516.

Bernet, P., G. Rosenqvist, and A. Berglund. 1998. Female-female competition affects female ornamentation in the sex-role reversed pipefish *Syngnathus typhle*. *Behaviour* 135: 535–550.

Berram, C. R. 1975. Social factors influencing reproduction in wild lions. *Journal of Zoology* 177: 463–482.

Boellstorff, D. E., D. H. Owings, M. C. T. Penedo, and M. J. Hersek. 1994. Reproductive behavior and multiple paternity of California ground squirrels. *Animal Behaviour* 47: 1057–1064.

Borgerhoff Mulder, M. 1988. Reproductive success in three Kipsigis cohorts. In T.H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive Success*. Chicago: University of Chicago Press, 419–435.

Burkhardt, D., and I. de la Motte. 1983. How stalk-eyed flies eye stalk-eyed flies: Observations and measurements of the eyes of *Cyrtodiopsis whitei* (Dopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology* 151: 407–421.

Burkhardt, D., and I. de la Motte. 1987. Physiological, behavioural, and morphometric data elucidate the evolutive significance of stalked eyes in Diopsidae (Diptera). *Entomologia Generalis* 12: 221–233.

Burkhardt, D., and I. de la Motte. 1988. Big "antlers" are favored: Female choice in stalk-eyed flies (Diptera, Insecta), field collected harems and laboratory experiments. *Journal of Comparative Physiology* A 162: 649–652.

Chagnon, N. A. 1988. Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science* 239: 985–992.

Clutton-Brock, T. H. 1985. Reproductive Success in Red Deer. *Scientific American* 252(February): 86–92.

Daly, M., and M. Wilson. 1988. *Homicide.* New York: Aldine de Gruyter.

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.* London: John Murray.

David, P., A. Hingle, et al. 1998. Male sexual ornament size but not asymmetry reflects condition in stalk-eyed flies. *Proceedings of the Royal Society London,* Series B 265: 2211–2216.

Delph, L. F., L. F. Galloway, and M. L. Stanton. 1996. Sexual dimorphism in flower size. *American Naturalist* 148: 299–320.

Enquist, M., and A. Arak. 1993. Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature* 361: 446–448.

Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics.* New York: John Wiley & Sons.

Fisher, R. A. 1915. The evolution of sexual preference. *Eugenics Review* 7: 184–192.

Fisher, R. A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection,* 2nd ed. New York: Dover.

Gage, M. J. G. 1991. Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the Mediterranean fruit fly. *Animal Behaviour* 42: 1036–1037.

Gangestad, S. W. 1993. Sexual selection and physical attractiveness: Implications for mating dynamics. *Human Nature* 4: 205–235.

Gangestad, S. W., and D. M. Buss. 1993. Pathogen prevalence and human mate preferences. *Ethology and Sociobiology* 14: 89–96.

Gerhardt, H. C., M. L. Dyson, and S. D. Tanner. 1996. Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: Patterns of variability and female choice. *Behavioral Ecology* 7: 7–18.

Gibbs, H. L., P. J. Weatherhead, P. T. Boag, B. N. White, L. M. Tabak, and D. J. Hoysak. 1990. Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science* 250: 1394–1397.

Gilbert, L. E. 1976. Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: A male-contributed anti-aphrodesiac? *Science* 193: 419–420.

Gould, S. J. 1983. *Hen's Teeth and Horse's Toes.* New York: W.W. Norton & Company.

Gray, E. M. 1997. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour* 53: 605–623.

Gross, M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In G. W. Potts and R. J. Wootton, eds. *Fish Reproduction: Strategies and Tactics.* London: Academic Press, 55–75.

Gross, M. R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313: 47–48.

Gross, M. R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments. *Ecology* 72: 1180–1186.

Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science* 213: 779.

Gwynne, D. T., and L. W. Simmons. 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature* 346: 172–174.

Hooper, R. E., and M. T. Siva-Jothy. 1996. Last male sperm precendence in a damselfly demonstrated by RAPD profiling. *Molecular Ecology* 5: 449–452.

Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 78: 3721–3725.

Le Bocuf, B. J., and J. Reiter. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. In T.H. Cutton-Brock, ed. *Reproductive Success.* Chicago: University of Chicago Press, 344–362.

McHenry, H. M. 1992. Body size and proportions in early hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 87: (4) 407–431 Apr 1992

Møller, A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640–642.

Møller, A. P. 1991. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution* 45: 1823–1836.

Nakatsuru, K., and D. L. Kramer. 1982. Is sperm cheap? Limited male fertility and female choice in the lemon tetra (Pisces, Characidae). *Science* 216: 753–755.

Nowak, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World.* Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Olsson, M., A. Gullberg, and H. Tegelstrom. 1994. Sperm competition in the sand lizard, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 48: 193–200.

Oring, L. W., M. A. Colwell, J. M. Reed. 1991a. Lifetime reproductive success in the spotted sandpiper (*Actitis macularia*)—sex-differences and variance-components. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 425–432.

Oring L. W., J. M. Reed, et al. 1991b. Factors regulating annual mating success and reproductive success in spotted sandpipers (*Actitis macularia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 433–442.

Oring, L. W., J. M. Reed, and S. J. Maxson. 1994. Copulation patterns and mate guarding in the sex-role reversed, polyandrous spotted sandpiper, *Actitis macularia*. *Animal Behaviour* 47: (5) 1065–1072.

Packer, C., L. Herbst, A. E. Pusey, J. D. Bygott, J. P. Hanby, S. J. Cairns, and M. Borgerhoff Mulder. 1988. Reproductive success of lions. In T. H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems.* Chicago: University of Chicago Press, 263–283.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1983. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *American Naturalist* 121: 716–728.

Panhuis, T. M., and G. S. Wilkinson. 1999. Exaggerated male eye span influences contest outcome in stalk-eyed flies (Diopsidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 221–227.

Pawlowski, B., R. I. M. Dunbar, and A. Lipowicz. 2000. Tall men have more reproductive success. *Nature* 403: 156.

Petrie, M. 1983. Female moorhens compete for small fat males. *Science* 220: 413–415.

Proctor, H. C. 1991. Courtship in the water mite, *Neumania papillator*: Males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour* 42: 589–598.

Proctor, H. C. 1992. Sensory exploitation and the evolution of male mating behaviour: a cladistic test using water mites (Acari: Parasitengona). *Animal Behaviour* 44: 745–752.

Prum, Richard O. 1997. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: Trait macroevolution in a polygynous clade (*Aves: Pipridae*). *American Naturalist* 149: 668–692.

Rauch, N. 1985. Female habitat choice as a determinant of the reproductive success of the territorial male marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 125–134.

Rauch, N. 1988. Competition of marine iguana females *Amblyrhynchus cristatus* for egg-laying sites. *Behavior* 107: 91–106.

Rogers, A. R., and A. Mukherjee. 1992. Quantitative genetics of sexual dimorphism in human body size. *Evolution* 46: 226–234.

Romero, G. A., and C. E. Nelson. 1986. Sexual dimorphism in *Catasetum* orchids: Forcible pollen emplacement and male flower competition. *Science* 232: 1538–1540.

Rosenqvist, G. 1990. Male mate choice and female-female competition for mates in the pipefish *Nerophis ophidion*. *Animal Behaviour* 39: 1110–1115.

Rosenqvist, G., and K. Johansson. 1995. Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish. *Animal Behaviour* 49: 1039–1045.

Ryan, M. J. 1985. *The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication.* Chicago: University of Chicago Press.

Schenk, A., and K. M. Kovacs. 1995. Multiple mating between black bears revealed by DNA fingerprinting. *Animal Behaviour* 50: 1483–1490.

Sillén-Tullberg, B. 1981. Prolonged copulation: A male "postcopulatory" strategy in a promiscuous species, *Lygaeus equestris* (Heteroptera: Lygaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 283–289.

Smedley, S. R., and T. Eisner. 1996. Sodium: A male moth's gift to its offspring. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 809–813.

Smith, R. L. 1984. Human sperm competition. In R. L. Smith, ed. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems.* Orlando: Academic Press, 601–659.

Stanton, M. L., A. A. Snow, and S. N. Handel. 1986. Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625–1627.

Thornhill, R. 1976. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *American Naturalist* 110: 529–548.

Thornhill, R., and J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Trillmich, K. G. K. 1983. The mating system of the marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 63: 141–172.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell, ed. *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971.* Chicago: Aldine, 136–179.

Trivers, R. 1985. *Social Evolution.* Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings.

Vaughton, G. and M. Ramsey. 1998. Floral display, pollinator visitation, and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Oecologia* 115: 93–101.

Waage, J. K. 1984. Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In R. L. Smith, ed. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems.* Orlando: Academic Press, 251–290.

Waage, J. K. 1986. Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting is presence. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 285–300.

Watson, P. J. 1991. Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra dome spiders, *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Animal Behaviour* 41: 343–360.

Welch, Allison, R. D. Semlitsch, and H. Carl Gerhardt. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928–1930.

Wikelski, M., and S. Bäurle. 1996. Precopulatory ejaculation solves time constraints during copulations in marine iguanas. *Proceedings of the Royal Society of London,* Series B 263: 439–444.

Wikelski, M., C. Carbone, and F. Trillmich. 1996. Lekking in marine iguanas: Female grouping and male reproductive strategies. *Animal Behaviour* 52: 581–596.

Wikelski, M., V. Carrillo, and F. Trillmich. 1997. Energy limits to body size in a grazing reptile, the Galapagos marine iguana. *Ecology* 78: 2204–2217.

Wikelski, M., and C. Thom. 2000. Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature* 403: 37.

Wikelski, M., and F. Trillmich. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as result of opposing natural and sexual selection: An island comparison. *Evolution* 51: 922–936.

Wilkinson, G. S., H. Kahler, and R. H. Baker. 1998. Evolution of female mating preferences in stalk-eyed flies. *Behavioral Ecology* 9: 525–533.

Wilkinson, G. S., D. C. Presgraves, and L. Crymes. 1998. Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature* 391: 276–279.

Wilkinson, G. S., and P. R. Reillo. 1994. Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a stalk-eyed fly. *Proceedings of the Royal Society of London,* Series B 255: 1–6.

Wilkinson, G. S., and M. Taper. 1999. Evolution of genetic variation for condition-dependent traits in stalk-eyed flies. *Proceedings of the Royal Society London,* Series B 266: 1685–1690.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

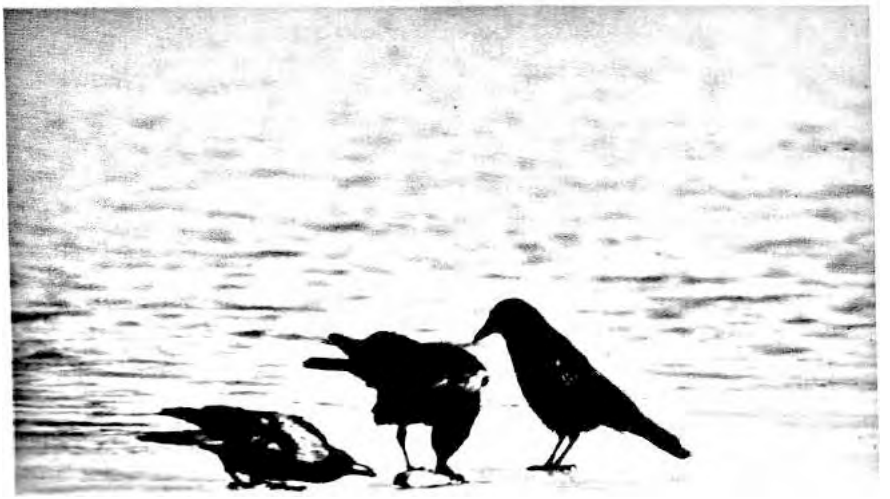
Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777–790.

Woodroffe, R., and A. Vincent. 1994. Mother's little helpers: Patterns of male care in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 294–297.

Zahavi, A. 1975. Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205–214.

BÖLÜM 10

Akraba Seçilimi ve Sosyal Davranış



Bu kargalardan biri bir balığa sahip, diğer ikisi ise bunu istiyor gibi görünmektedir. Çoğu durumlarda, buradaki gibi, bir sosyal etkileşimin sonucu katılımcılar arasındaki genetik akrabalığa bağlıdır. (Gregory K. Scott/Photo Researchers, Inc.)

SOSYAL ETKİLEŞİMLER ÇATIŞMA VE İŞBİRLİĞİ OLASILIĞI YARATIR. KOMŞU yuvalama savunakları civarında devriye gezen iki Amerikan kargasını (*Corvus brachyrhynchos*) ele alalım. Bunlardan birinin var olan sınırı geçmesi diğerinde saldırgan bir sese, kovalama uçuşuna veya hatta fiziksel bir kavgaya yol açabilir. Fakat yakınlarından bir atmaca uçuyorsa, bu iki birey avcıyı uzaklaştırmak için işbirliği yapar. Günün ilerleyen vakitlerinde bu bireyler kendi yuvaları dışında bulunan yavruları (hatta bu yavrular kendi yavruları değil de, kardeş veya üvey kardeş yuvalarındaki yavrular olsalar bile) beslemek için oldukça fazla zaman ve çaba harcayabilirler.

Bu bireyler ne zaman ve neden birbirleriyle işbirliği yaparlar ve neden kendi yavrularını yetiştirmekten ziyade, kardeşlerinin yetişmesi için ebeveynlerine yardım ederler? Hangi koşullar bunların birbirleriyle ve ebeveynleriyle anlaşmazlığa düşmesine yol açar ve bu çatışmalar nasıl çözümlenir? Bu bölümde bu ve benzer soruları ele alacağız.

Uyum gücü terimi yönüyle, bireyler arasındaki etkileşimde dört olası sonuç söz konusudur (Tablo 10.1). İşbirliği terimi (**cooperation** ya da **mutualism**) her iki katılımcının uyum gücü açısından kazanç sağladığı durumları tanımlamak için kullanılır. **Fedakârlık (altruism)** terimi, uyum gücü bakımından aktör bireyin bedel ödediği alıcı bireyin yarar sağladığı durumları ifade etmek için kullanılır. Bunun tam tersi ise **bencilliktir** (**selfishness**): Bu durumda aktör kazanır ve alıcı kaybeder. Her iki katılımcının uyum gücü kaybı ile sonuçlanan davranışlar için de **kindarlık** (**spiteful**) terimi kullanılır.

Tablo 10.1 Sosyal etkileşim tipleri

Herhangi bir sosyal etkileşimde "aktör" hareketin alıcısını olduğu kadar kendisini de etkiler. Etkileşimlerin kazanç ve kayıpları, hayatta kalan yavruların miktarları ile ölçülür (uyum gücü).

	Aktör kazanç sağlar	**Aktör zarar görür**
Alıcı kazanç sağlar	İşbirlikçi	Fedakar
Alıcı zarar görür	Bencil	Kindar

Doğada, kindarlığın kesin sınarlarla tanımlanan örnekleri olmadığından, bu dört etkileşimin evrimini anlamak işi basitleştirir (Keller vd. 1994). Kindarlığın neden evrimleşmediğini anlamak kolaydır: Hem aktör hem de alıcıda uyum gücü kaybına yol açan bir alel, doğal seçilim tarafından hızlı bir şekilde elenir. Ancak, kindarlığın evrimini anlamak ne kadar kolay ise fedakârlığın evrimini anlamakta o derece zordur, çünkü katılımcılardan biri için uyum gücü kaybı söz konusudur. Bununla birlikte, fedakâr davranış, kargaların yuvada ebeveynlerine yardımcı olmalarından tutunda bir insanın boğulan bir çocuğu kurtarmak için nehre atlamasına kadar, geniş bir yelpazede yaygın olarak görülmektedir. Üzerinde durmamız ve açıklamamız gereken ilk soru şudur: Neden fedakârlık doğada vardır?

10.1 Akraba Seçilimi ve Fedakarlığın Evrimi

Fedakarlık davranışını açıklamaya çalışmak, doğal seçilim yoluyla evrim teorisinin doğruluğunu sorgulamaktır.

Fedakârlık Darwinizm'in temel paradoksudur. Bireyin sahip olduğu bir alelin yol açtığı davranış aleli taşıyan bireyde kayba neden oluyor ve başka bireylere kazanç sağlıyorsa böyle bir alelin doğal seçilim tarafından tutulması imkansız görünmektedir. Fedakârlığın tartışmasız varlığı, Darwin (1859: 236)'e göre "ilk anda açıklanamaz ve hatta bütün teorimi öldürücü sıra dışı bir zorluktur". Yine de Darwin, sözünü ettiğimiz paradoksa bir ipucu sunabilmiştir: Eğer özellikler bireysel uyum gücünü düşürürken yakın akrabalarının hayatta kalma ve üreme başarısını artırıcı sonuçlara yol açıyorsa, doğal seçilim bu özellikleri tutabilir. Bununla birlikte, bu çıkarsamanın kabul görmesi ve yaygın olarak uygulanması bir yüzyıldan fazla zaman almıştır.

Toplam Uyum Gücü (Inclusive Fitness)

William Hamilton, 1964 yılında, fedakâr davranış yönünde işleyen bir alelin belli koşullar altında yaygın hale gelebileceğini gösteren bir genetik model geliştirdi. Hamilton'un formülünde anahtar parametre **akrabalık katsayısı (coefficient of relationship)** (r)'dır. Bu katsayı, homolog alellerin soy yoluyla iki farklı iki bireyde aynı olma olasılığıdır (Kutu 10.1). Bu katsayı, Bölüm 6'da ele alınan akrabalı üreme katsayısı (F) ile yakından ilişkilidir. F aynı bireydeki homolog alellerin kalıtım yoluyla aynı olma olasılığıdır.

Aktör ve alıcı arasındaki akrabalık katsayısı (r) göz önünde tutulduğunda Hamilton kuralı fedakâr davranışa yol açan bir alelin ancak

$$Br - C > 0$$

olduğunda populasyonda artabileceğini ifade eder. Burada, B alıcının kazancı, C ise aktörün kaybıdır. Hem B hem de C, hayatta kalan yavru sayısı ile ifade edilir. Bu basit kural, katılımcıların yakın akraba olduğu ve alıcının kazancının aktörün kaybından büyük olduğu durumlarda fedakârlığın populasyonda artması olasılığının yüksek olduğunu ifade eder.

KUTU 10.1 Akrabalık katsayısının hesaplanması

Akrabalık katsayısını (r) hesaplamak için aktör (davranışı yapan birey) ve alıcıyı (davranışı alan birey) içeren soyağacını bilmemiz gerekir. Böylece araştırmacı, soy yolu analizi yapabilir. Aktörle başlayıp alıcıya kadar giden soya ait tüm yollar bir pedigride izlenebilir. Örneğin, Şekil 10.1a'da gösterildiği gibi, üvey kardeşler bir ebeveyni paylaşırlar ve iki soy bağına sahiptirler. Ebeveynler yavrularının her birine genlerinin yarısını aktarırlar, dolayısıyla genlerin soy yoluyla özdeş (syö) olma olasılığı pedigrideki her adım için 1/2 dir. Bir başka deyişle, belli bir alelin ebeveynden aktöre aktarılma olasılığı 1/2 dir. Aynı alelin ebeveynden alıcıya aktarılma olasılığı da 1/2 dir. Aynı alelin hem aktör hem de alıcıya aktarılma olasılığı (aktör ve alıcıdaki alellerin soy yoluyla özdeş olması demektir) bu iki bağımsız olasılığın toplamı, yani 1/4 dür.

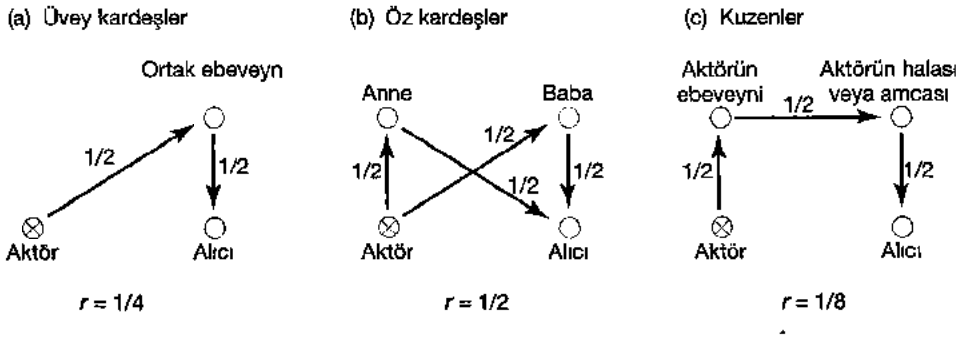
Diğer yandan, öz kardeşler her iki ebeveynden kalıtılan genleri paylaşırlar. Aktör ve alıcı öz kardeş olduklarında, r'yi hesaplarken genler hem ana hem de baba nedeniyle soy yoluyla özdeş olma olasılıklarını toplamamız gerekir. Bu da $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$'dir (bkz. Şekil 10.1b).

Bu protokol kullanıldığında aşağıdaki akrabalık katsayıları bulunur:

- İlk kuzenler arası akrabalık, $\frac{1}{8}$ (Şekil 10.1c)
- Ana veya babanın yavruya akrabalığı, $\frac{1}{2}$
- Büyükana veya büyükbabanın toruna akrabalığı, $\frac{1}{4}$
- Teyze ya da amcanın yeğenlere akrabalığı, $\frac{1}{4}$

Buradaki analizimiz eşeyli üreyen organizmaların otozomal lokusları için olup, akrabalı üreme olmadığını varsaymaktadır. Eğer populasyonda akrabalı üreme varsa katsayılar daha yüksek olacaktır. Fakat, arazide populasyonları çalışırken genellikle araştırmacılar akrabalı üreme hakkında verilere sahip değildirler ve bireylerin tamamen akraba dışı üremeyle çoğaldıklarını varsaymak zorundadırlar. Bu temelde, literatürde verilen akrabalık katsayıları en küçük değerler olarak göz önüne alınmalıdır. Ayrıca, r'değerlerini hesaplamadaki diğer bir belirsizlik durumu da soyağacındaki babalık payı değerlendirmesinden gelmektedir. Bölüm 9'da belirttiğimiz gibi, birden fazla eşle çiftleşme çok sayıda türde yaygın olarak görülmektedir. Eğer babalık dişi-erkek birlikteliği temelinde ele alınır ve başka eşlerle çiftleşme gözardı edilirse r değerleri şişebilir.

Pedigri oluşturmanın pratik olmadığı durumlarda, akrabalık katsayıları doğrudan genetik verilerden de tahmin edilebilir (Queller ve Goodnight 1989). Bölüm 18'de ele alınan mikrosatellit lokusları, çok sayıda sosyal böcek türünde, r'yi hesaplamada son derece kullanışlı belirteçler vermektedir (bkz. Peters vd. 1999).



Şekil 10.1 Pedigri ile yol analizi Oklar kalıtım yoluyla özdeş olabilecek genlerin yollarını tanımlamaktadır. Akrabalık katsayısı olan (r)'nin hesaplamasında bu yolların nasıl kullanıldığı metinde açıklanmaktadır.

Bu sonucu genelleştirmek için, Hamilton **toplam uyum gücü (inclusive fitness)** kavramını getirmiştir. Hamilton, bir bireyin uyum gücünün doğrudan ve dolaylı olarak iki bileşene ayrılabileceğini ifade etmektedir. **Doğrudan uyum gücü (direct fitness)** bireyin kendi üremesinin sonucudur. **Dolaylı uyum gücü (indirect fitness)** ise bir bireyin davranışı sonucu akrabalarının üremesine yaptığı katkıyla oluşmaktadır. Dolaylı uyum gücü, ancak akrabalar, bireyin kendisinin yardım olmaksızın gerçekleştirdiğinin üzerinde bir üreme başarısı gerçekleştirdiklerinde söz konusudur. Doğal seçilim, uyum gücünün dolaylı bileşenlerini artıran alellerin populasyonda artması yönünde çalışıyorsa, bu durumda **akraba seçilimi (kin se-**

lection) görülür. İleride göreceğimiz gibi, fedakârlığın çoğu doğal örnekleri akraba seçiliminin sonuçlarıdır.

Toplam uyum gücü kişinin kendi üremesine bağlı olan doğrudan uyum gücü ve akrabalar tarafından gerçekleştirilen ilave üremeden kaynaklanan dolaylı uyum gücüden oluşmaktadır. Dolaylı uyum gücü kazançlarına yol açan davranış akraba seçilimi tarafından tutulur.

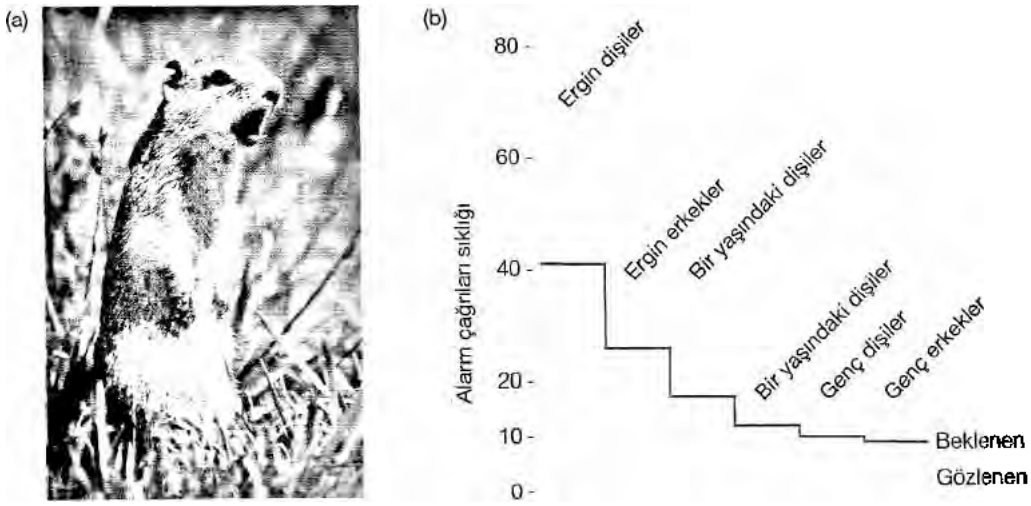
Robert Trivers (1985:47), Hamilton kuralını ve kapsamlı uyum gücü kavramını "Charles Darwin ve Gregor Mendel'in çalışmalarından bu yana evrimsel teorideki en önemli ilerleme" olarak nitelemektedir. Bunun neden böyle olduğunu anlamak için, California'nın Sierra Nevada bölgesinde yaşayan ve yüksek derecede sosyal bir memeli olan Belding yer sincabı (*Spermophilus beldingi*) örneği üzerinde teoriyi tartışacağız.

Belding Yer Sincaplarında Alarm Çağrısı

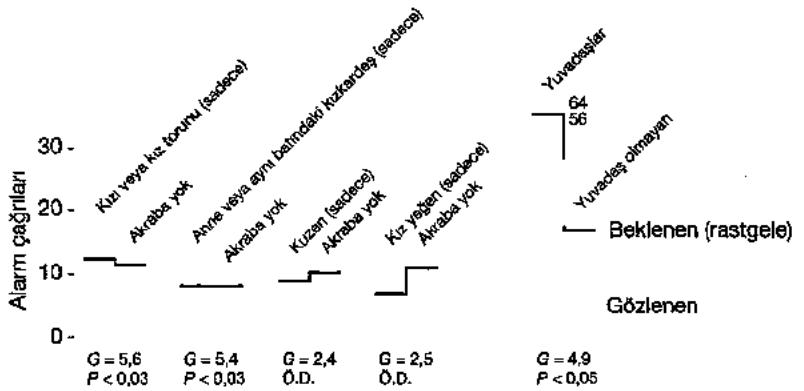
Kuş ve memelilerin alarm çağrısının açıklanması, kapsamlı uyum gücü teorisinin klasik uygulamalarından biridir. Sürüler bir avcı tarafından izlendiğinde, bunu fark eden sürüdeki bazı bireyler yüksek sesle bağırırlar. Bu ikazlar, etraftaki diğer bireyleri uyararak hemen saklanmalarını veya kaçmalarını sağlar. Alarm çağrıları, bunu çıkaran bireyleri de tehlikeye atabilir. Yer sincaplarında alarm çağrısı yapanların %13'ü avcılar tarafından izlenmiş ya da kovalanmışken çağrı yapmayanların yalnızca %5'i bu durumlarla karşılaşmıştır (Sherman 1977).

Paul Sherman (1977, 1980), görünüşte fedakâr olan böyle bir davranışın neden evrimleştiğini tespit etmek için, yer sincaplarının alarm çağrı modelleri üzerinde çalışmıştır. Bu sincaplar, yüksek rakımlarda bulunan çayırlıklarda koloniler halinde yaşayan kemiricilerdir. Erkekler doğdukları yuva oyuklarından uzaklara dağılırken, dişi yavrular bu oyukta kalmayı ve bir arada çoğalmayı tercih ederler. Dolayısıyla, bir arada bulunan dişiler çok yakın akrabadırlar. Sherman, araştırma süresince çok sayıda bireyi kendisi işaretlediği için pedigrilerini çıkarabilmiş ve koloninin çoğu üyesi için akrabalık katsayısını hesaplamıştır.

Sherman, yer sincaplarının gelincik, kırkurdu veya porsuk yaklaştığında çıkardıkları alarm çağrıları hakkındaki verileri edindiğinde iki model göze çarpmıştır: Dişilerin alarm çağrısı yapması erkeklerin yapmasından çok daha olasıdır (Şekil



Şekil 10.2 **Yer sincaplarında alarm çağrılarının çoğu dişiler tarafından yapılır** (a) Bu dişi yer sincabı alarm çağrısı yapmaktadır (Richard R. Hansen/Photo Researchers, Inc.) (b) Bar grafiği, avcı memelilerle olan 102 karşılaşmada Belding yer sincabına ait farklı cinsiyet ve yaş gruplarından bireylerce yapılan alarm çağrılarının gözlemlenen ve beklenen sıklıklarını göstermektedir. Beklenen değerler mavi çizgilerle gösterilmiş olup bireylerin rastlantısal çağrı yaptığı (avcı yaklaştığında orada kaç defa olduklarına göre) varsayılarak hesaplanmıştır. Gözlenen ve beklenen değerler anlamlı şekilde birbirinden farklıdır ($P = 0{,}001$). Sherman (1977)'ın izni ile basılmıştır.



Şekil 10.3 Yakın akrabaları etrafta ise dişi yer sincaplarının alarm çağrısı yapması çok daha olasıdır Bu bar grafik memeli bir avcının yer sincabı kolonisine yaklaştığı 119 olaydan elde edilen verileri özetlemektedir. Her ikili karşılaştırma her bir kategoride en azından bir dişinin var olduğu, ama diğerlerinin olmadığı durumları göstermektedir. Beklenen değerler Şekil 10.2'de olduğu gibi hesaplanmıştır. Buradaki G değerleri Bölüm 5'de ele alınan χ^2 testinin değiştirilmiş bir formunu göstermektedir. "Ö.D." önemli değil anlamındadır. Sherman (1980)'dan.

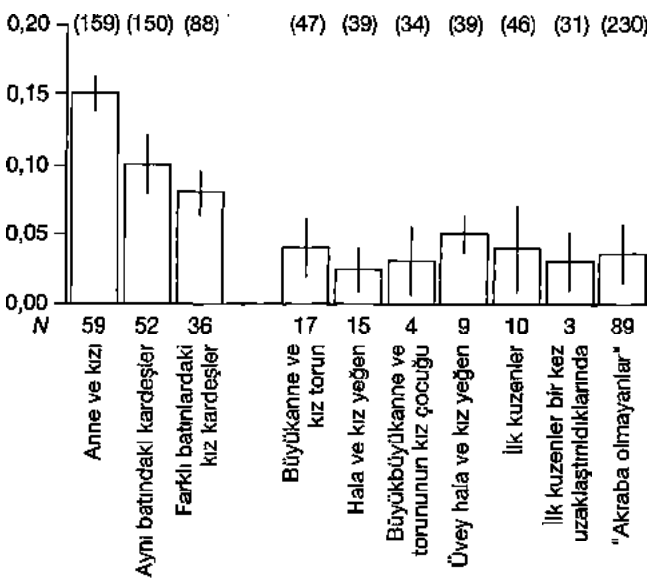
10.2), ve yakın akrabaları işitme mesafesinde ise dişilerin alarm çağrısı yapma olasılığı daha da fazladır (Şekil 10.3). Bu veriler, alarm çağrısının evriminde akraba seçiliminin sorumlu olduğunu savunan hipotezi güçlü bir şekilde desteklemektedir. Sherman (1981), savunaklarından geçen diğer sincapları kovalamada uzak akraba ya da akraba olmayanlara göre ana, kız ve kız kardeşlerin kendi aralarında işbirliği yapmalarının çok daha olası olduğunu da göstermiştir (Şekil 10.4).

Eğer yakın akrabaları etrafta iseler, bireylerin alarm çağrısı yapması çok daha olasıdır.

Bu veriler fedakâr davranışın rastlantısal olmadığını, nepotistik (akraba kayırma) olduğunu göstermektedir. Kendini feda etme davranışı yakın akrabaya yöneliktir ve dolaylı uyum gücü kazançlarıyla sonlanıyor olmalıdır.

Beyaz Alınlı Arıkuşları

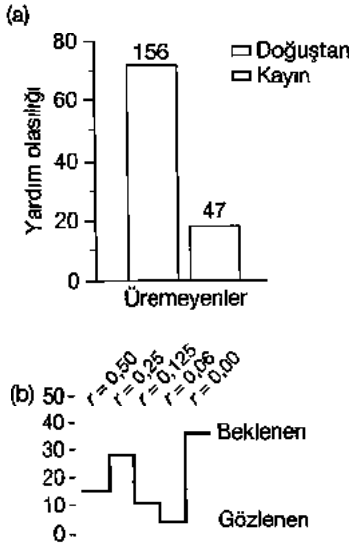
Omurgalılarda akraba eçiliminin çalışılmasında diğer bir klasik sistem kuşlardaki yardımlaşma davranışıdır (bkz. Brown 1987; Stacey ve Koenig 1990). Çok farklı familyalara ait kuş türlerinde üreme çağına gelmiş gençlerin kendileri üremez, bunun yerine kendi erkek-kız kardeşlerinin ya da üvey kardeşlerinin yetiştirilmesinde ebeveynlerine yardım ederler.



Şekil 10.4 Yakın akraba dişi yer sincaplarının aralarında işbirliği yapma olasılığı uzak akrabalarıyla yapmalarından daha fazladır Bu bar grafik, savunak sahibi dişilerin, savunaklarına tecavüz eden diğer yer sincaplarını kovalamada, farklı akraba ve akraba olmayan birey kategorileriyle yaptıkları işbirliği sıklığını göstermektedir. Parantez içindeki sayılar, her iki tip (akraba ve akraba olmayan) bireylerin varlığında görülen kovalama sayısını göstermektedir. *N*, farklı her bir tipte gözlenen çift sayılarını vermektedir. Yatay barlar, sıklıkların standart sapmalarını vermektedir. Soldaki üç kategori ile sağdaki yedi kategori arasında işbirliği sıklığında anlamlı bir farklılık vardır ($P < 0,01$), fakat sağdaki yedi akrabalık kategorisi arasında anlamlı bir farklılık yoktur ($P > 0,09$). Sherman (1981)'dan.



Şekil 10.5 Beyaz alınlı arıkuşları Ortadaki birey kanat çırpma gösterisi yapmaktadır ve bu yemek talebi olabilir.



Şekil 10.6 Arıkuşlarında yardımcılar yakın akrabalarına yardım ederler (a) Arıkuşu klanları, sıklıkla üremeyen ve klanın diğer üyeleri ile çift oluşturan bireyler içerir. Bu bireylerin o mevsimde büyütülen döllerle olan *r* değeri 0'dır. Bar grafik, üremeyen bireylerin klanlarından olmayanlara yardım olasılığının çok az olduğunu göstermektedir ($P < 0,01$). (b) Bu bar grafikte beklenen yardım olasılığı, klandaki yuvalarda bulunan yavrulara olan "*r*" değerlerine göre, klan üyelerine rastgele yardım ettiği varsayılarak hesaplanmıştır. G-testi yardımın akrabalığa bağlı olarak rastgele yönelditği şeklindeki sıfır hipotezini ret eder ($P < 0,01$). Emlen ve Wrege (1988)'den.

Yardımcılar yuva yapımında, yuva savunmasında veya kuluçkaya yatan ebeveynlere ve yavrulara besin getirmede yardımcı olurlar. Yuvada yardım olayı, genellikle ya mevcut habitatların üreyen çiftler tarafından doldurulmuş olması ya da uygun yuva yerleri bulma zorluğu nedeniyle üreme fırsatlarının oldukça kısıtlı olduğu türlerde görülür. Bu durumlarda genç erginler için doğrudan uyum gücü kazanma hemen hemen olanaksızdır. Yardım etme yoluyla elde edilen dolaylı uyum gücü kazancı "kötünün iyisi" stratejisi olmuştur.

Steve Emlen, Peter Wrege ve Natalie Demong, beyaz alınlı arıkuşlarında (*Merops bullockoides*) görülen yardımlaşma davranışı ile ilgili kapsamlı bir çalışma tamamlamışlardır. Koloni halinde yaşayan bu tür, doğu ve orta Afrika'nın yerli kuşlarındandır ve kumul nehir yamaçlarında açtıkları yuva odacıklarında kuluçkaya yatarlar (Şekil 10.5). Bir kolonide 40-450 arası birey bulunabilir ve bunlar 3-17 bireyli alt gruplar oluşturabilir ki, bunlardan her biri 7 km genişliğe varan beslenme savunakları oluştururlar. Bu klanlar birkaç seri ebeveyn ve yavru içerebilir.

Çok farklı yaşlarda ergin arıkuşları, ilk üreme mevsiminde üreyeceklerine, yuvada kalarak yardım işine katılırlar. Klan üyeleri birbiriyle akrabadır, dolayısıyla yardımcılar genellikle, yardım davranışının alıcıları farklı derecede akrabaları olan yavrulara yardım etme seçimine sahiptir (Hegner vd. 1982; Emlen vd. 1995). Bu seçim işin püf noktasıdır: Fedakâr davranışı alacak potansiyel alıcıların akrabalıkları değişkenlik gösterdiğinden, araştırmacılar için beyaz alınlı arıkuşları akraba seçilimi hakkındaki teorileri sınamak için mükemmel türlerdir.

Sekiz yılı aşkın bir sürede, çok sayıda bireyi işaretleyip bunların soyağaçlarını çıkardıktan sonra, Emlen ve Wrege (1988, 1991) arıkuşlarının Hamilton kuralının öngörülerine uyduğunu bulmuşlardır. Örneğin alıcılar ile olan akrabalık katsayılarının klanın üremeyen bir üyesinin yardım edip etmemesinde büyük etken olduğunu saptamışlardır (Şekil 10.6a). Üstelik, üremeyen bireyler yardım ederken aktif olarak ulaşabildikleri en yakın akrabalarına yardım etmeye karar verirler (Şekil 10.6b). Diğer bir deyişle, klan içinde farklı akrabalık katsayılarına sahip yavrular yetiştirilirken, yardımcılar neredeyse daima kendileri ile en yüksek *r* değerlerine sahip yavrulara yardım etmeyi seçmektedirler (Kutu 10.2). Bunların yardımı ebeveynler için oldukça önemli bir kazançtır. Çünkü, arıkuşları yavrularının yarıdan fazlası yuvayı terk etmeden önce açlıktan ölmektedir. Her bir yardımcının varlığı, yavruların büyütülüp yuvadan uçurulmasında, ortalama olarak 0,47 oranında bir artışla sonuçlanmaktadır (Şekil 10.7). Genç kuşlar için yuvada yardım kapsamlı uyum gücü için belirgin bir kazanç sağlar. Genç kuşlar tarafından bakıldığında, kapsamlı uyum gücü yönüyle belirgin bir kazanç vardır.

KUTU 10.2 Akraba tanıma

Şekil 10.2-6'daki veriler, bireylerin kendi türünden bireylerle olan akrabalık derecelerini anlamada kesin ve doğru bir mekanizmaya sahip olduğunu göstermektedir. Akraba tanıma olarak isimlendirilen bu olgu, doğrudan ve dolaylı tanıma olmak üzere iki ana kategoriye ayrılabilir (Pfennig ve Sherman 1995). Dolaylı akraba tanıma, etkileşimin yeri ve zamanlaması gibi ipuçlarına bağlıdır. Çoğu kuş türlerinin erginlerinde, yavruların genç olduğu dönemde dolaylı akraba tanımaya güvenilir ve yuvada görülen herhangi bir yavru beslenir. Bunun aksine, doğrudan akraba tanıma özel kimyasal, ses veya benzer sinyallere dayalıdır.

Ana doku uygunluk kompleksindeki (Major Histocompatibility Complex -MHC) lokusların doğrudan akraba tanımada rolü olup olmadığına ilişkin devam etmekte olan birçok çalışma vardır. Bölüm 5'te, MHC ve bu kompleksin bağışıklık sisteminin hücreleri aracılığıyla kişiyi tanıma veya ret etme üzerine olan etkileri ele alınmıştır. MHC lokusları asıl olarak hastalık önleyici işlevleri için evrimleşmiş olmalarına rağmen, bu genlerde polimorfizm o kadar fazladır ki akraba olmayanlarda az sayıda ortak alel bulunur. Sonuç olarak, bu genler akrabalık için güvenilir belirteçler olarak ele alınabilir (bkz. Brown ve Eklund 1994). MHC'deki benzerlikler, akrabalık için güvenilir ipuçları sağlayarak fedakârlık davranışını açıklamada bize bir ölçüt olabilir mi?

Jo Manning ve meslektaşları (1992), bu sorunun cevabını bir ev faresi (*Mus musculus domesticus*) populasyonu üzerinde çalışarak aramışlardır. Akraba tanıma sistemi üç bileşen gerektirir: sinyal üretimi, sinyalin türün diğer bireyleri tarafından tanınması ve bu tanımaya dayalı tepki. Daha önceki çalışmalar, MHC lokusları tarafından kodlanan glikoproteinlerin farelerin idrarlarına salındığı ve farelerin bu molekülleri koklayarak akrabalarını tanıdıklarını ortaya koymuştur. Örneğin, fareler MHC genotiplerine dayanarak öz kardeşlerini üvey kardeşlerinden ayırt edebilirler. Acaba, fareler fedakâr davranışlarını da buna göre mi yapmaktadırlar?

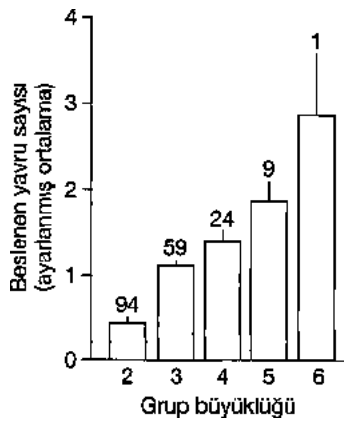
Ev fareleri komünal yuvalar oluşturur ve birbirlerinin yavrularına bakarlar. Bireyler ürettiklerinden daha fazla miktarda süt payı alarak bu kooperatif sistemden avantaj sağlayabildiklerinden, Manning ve meslektaşları anaların yavrularını yakın akrabaların bulunduğu yuvalara yerleştirmeyi tercih edeceklerini varsaymışlardır. Buradaki mantık, onların dolaylı uyum güçlerine zarar verebileceğinden, birbirlerini aldatma olayının yakın akrabalarda daha az olacağı şeklindedir. Kontrollü üretme programı süresince, arazide yakalanmış yabani fareler ile laboratuvarda yetiştirilmiş ırklar arasında yapılan çaprazlamalar sonucu, Manning ve meslektaşları MHC genotipleri bilinen bir populasyon oluşturmuşlardır. Bu populasyonun büyük bir ambara yerleşmesi ve burada çoğalmasına olanak sağlandı. Daha sonra araştırmacılar, bu populasyondaki anaların yeni doğan yavrularını (doğum sonrasında) nerelere yerleştirdiklerini kaydetti. Sıfır hipotez, anaların yavrularını yetiştirmede o sırada ulaşılabilen komünal yuvalarda bulunan MHC genotipleri bakımından rastgele bir seçim yapacağını varsaymaktadır. Sıfır hipotezinin beklentisinin aksine, analar benzer MHC genotiplerindeki yavruları içeren yuvalarda kendi yavrularını yetiştirme yönünde güçlü bir tercih göstermişlerdir. Bu sonuç doğrudan, akraba tanımada MHC'nin bir sinyal rolünün olduğunun kanıtıdır ve MHC genotipine bağlı olarak farelerin fedakârlık davranışı gösterme kapasitesine sahip olduklarını ortaya koymaktadır.

10.2 Ösosyalliğin (Eusociality) Evrimi

Darwin (1859) sosyal böceklerin fedakârlığın somut bir örneğini gösterdiğini ve bunun doğal seçilim yoluyla evrim teorisine ters düştüğünü fark etmiştir. Örneğin, çoğu işçi karıncalar ve arılar hiç üremezler. Yaşamları boyunca yuvada ebeveynlerine yardımcıdırlar. Bu durum üreme fedakârlığının uç bir biçimidir.

Ösosyallik (tam sosyal), üç karakteristiği olan sosyal sistemleri tanımlamada kullanılır (Michener 1969; Wilson 1971; Alexander vd. 1991): (1) ebeveyn ve döl nesillerinde çalışma, (2) ortaklaşa yavru bakımı ve (3) üreme kapasitesine sahip olmayan bireylerden oluşan özelleşmiş kastların varlığı. Ösosyallik değişik böcek takımlarında (Tablo 10.2), bir karides türünde (Duffy 1996) ve kemiriciler takımından bir familyada (Bathyergidae familyası, köstebekler) görülür.

Ösosyallik üzerinde yapılmış kapsamlı literatüre giriş olarak, bu bölümde iki farklı grupta (Hymenoptera takımından karıncalar, balarıları ve yabanarıları ile köstebeklerde) üreme fedakârlığının nasıl evrimleştiğini ele alacağız.



Şekil 10.7 Yardıma bağlı uyum gücü kazançları Emlen ve Wrege (1991)'den.

Haplodiployidi ve Ösosyal Zarkanatlılar (Hymenoptera)

Zarkanatlılar sosyal evrimin doruk noktasını temsil eder. Tek bir karınca kolonisi milyonlarca bireyden oluşabilir ve bunların her biri bireysel olarak kendi üremesinden ziyade bir süper organizmanın hücreleri gibi fonksiyon görürler. Bir vücuttaki dokulara benzetebileceğimiz işçi, asker ve üreme sınıflarının tanımı morfolojilerine ve yaptıkları işlere göre yapabilir. Fakat hücre ve dokuların aksine, kolonideki bireyler genetik olarak aynı değildirler. Bu tür kapsamlı bir fedakârlığın altında ne yatıyor? Ösosyallik neden zarkanatlılarda yaygındır?

William Hamilton (1972) karınca, balarısı ve yabanarılarının kendilerine özgü genetik sistemlerinin, bunları ösosyalliğe götürmede etkili olduğunu öne sürmüştür. Zarkanatlılarda alışık olmadığımız bir eşey saptama yöntemi vardır: Erkekler haployit dişiler ise diployittir. Erkekler döllenmemiş yumurtadan dişiler ise döllenmiş yumurtadan gelişirler. **Haplodiployidi** olarak isimlendirilen bu sistemin bir sonucu olarak genetik açıdan dişi karıncalar, balarıları ve yabanarıları kendi yavrularından ziyade kız kardeşlerine daha yakındırlar. Çünkü kız kardeşler, babadan gelen genlerin (ki bu genomlarının yarısını oluşturur) tümünü paylaşırlarken ananın (koloninin kraliçesi) genlerinin yarısını (bu da genomlarının diğer yarısını oluşturur) alırlar. Dolayısıyla, zarkanatlı kız kardeşlerde homolog alellerin kalıtım yoluyla özdeş olma olasılığı $(1 \times 1/2) + (1/2 \times 1/2) = 3/4$'tür. Ancak, bu dişilerin kendi yavrularına olan yakınlıkları (r değeri) diğer eşeyli türler için normal değer olan 1/2'dir. Bu benzersiz sistem, kız evlat, erkek evlat ya da erkek kardeşten daha fazla sayıda üretken kız kardeş üretme yönünde çalışır (dişiler, erkek kardeşlerine $r = 1/4$ oranında genetik olarak akrabadırlar (bkz. Şekil 10.8). Bu nedenle, dişilerin üretici olmaktan ziyade, işçi olarak görev yapmaları onların kapsamlı uyum güçlerini en yüksek dereceye çıkaracaktır (Hamilton 1972). Özellikle kendi çocuklarını üretmek yerine, kız kardeşlerinin üremelerine yapacakları yatırım kendi alellerinin populasyonda çok daha hızlı bir şekilde artmasını sağlayacaktır. Bu durum zarkanatlılarda görülen ösosyalliğin evrimini açıklayan haplodiployidi hipotezidir.

Haplodiployit türlerde dişiler kendi yavrularından ziyade kendi kız kardeşlerine genetik açıdan daha yakındır.

Haplodiployidi Hipotezini Sınama

İşçilerin kendi yavrularından ziyade, neden kız kardeşlerinin üremelerine yatırım yaptıklarıyla ilgili açıklamanın yanı sıra, haplodiployidi hipotezi aynı zamanda, işçilerin bu tercihi erkek kardeşler yerine neden kız kardeşler yönünde yaptıklarını da açıklar. Erkek kardeşleriyle olan r ilişkisi 1/4 iken kız kardeşleriyle olan r ilişkisi 3/4 olduğundan, işçilerin cinsiyet tercihlerinin 3:1 oranında dişi ağırlıklı olmak üzere üretken döller (üretken döllerle kastedilen, henüz kısır dişi ya da asker olmadan önceki dişi genotipli bireylerdir, Trivers ve Hare 1976) lehine olması gerekir. Aksine, kraliçe hem erkek hem de kız çocuklarına genetik olarak eşit oranda akraba olduğundan, verimli döllerde eşey tercih oranının 1:1 olması beklenmelidir (bkz. Kutu 10.3). Sonuç olarak, işçi ve kraliçenin uyum gücü kazançlarının aynı olmadığını görmekteyiz. Sorulması gereken soru şudur: Bu zıtlığın galibi kimdir? Üretken döllerin cinsiyet oranını kraliçe mi yoksa işçiler mi tayin ediyor?

Liselotte Sundström ve arkadaşları (1996) odun karıncası *Formica exsecta*'nın kolonilerindeki üretken döllerin eşey oranını saptayarak bu soruya cevap aradılar. Araştırmacılar, kraliçenin kabaca eşit miktarda erkek ve dişi yavru yumurta bıraktığını, fakat yumurtadan çıkma aşamasında eşey oranının ağırlıklı olarak dişi yönünde olduğunu saptadılar. Bu sonucu anlamlı kılabilmek için araştırmacılar, işçilerin yumurtaların cinsiyetlerini tayin ederek, erkek dölleri seçip yok ettiklerini varsaydılar.

Benzer çalışmalardan elde edilen diğer sonuçlara dayalı olarak, çoğu araştırmacılar ösosyal zarkanatlılarda dişi ağırlıklı eşey oluşumunun yaygın olduğunu kabul ederler (son yıllardaki derlemeler için bkz. Bourke ve Franks 1995; Crozier ve Pamilo 1996). Uyum gücü kazançlarıyla ilgili bu savaşta işçilerin kraliçelere üstün geldiği anlaşılmaktadır.

Tablo 10.2 Böceklerde sosyallik

Bu tablo, böceklerdeki ösosyalliğin taksonomik dağılımını özetlemektedir. Eğer kraliçeler morfolojik olarak diğer bireylerden farklı değillerse bu türler "ilkel ösosyal türler" olarak adlandırılır.

Takım	Familya	Altfamilya	Ösosyal türler
Hymenoptera	Anthophoridae (marangoz arılar)		Yedi cins
	Apidae	Apinae (balarıları)	Oldukça gelişmiş ösosyal altı tür
		Bombinae (pizosarıları)	İlkel ösosyal 300 tür
		Euglossinae (orkide arıları)	Hiç yok
		Meliponinae (iğnesiz arılar)	Ösosyal 200 tür
	Halictidae (terarıları)		6 cins
	Sphecidae (sphecoid arıları)		Tek bir cinste
	Vespidae, (eşekarıları)	Polistinae	500'ün üzerinde, tümü ösosyal
		Stenogastrinae	Bazı ilkel ösosyal türler
		Vespinae	Yaklaşık 80 tür, tümü ösosyal
	Formicidae (karıncalar)	11 altfamilya	Tanımlanmış 8800'ün üzerinde tür, tümü gerçek sosyal ya da ösosyal türlerden köken almış
	Diğer birçok familya		Hiç yok
Isoptera (termitler)	Dokuz familya		Tüm türler (2288'den fazla) ösosyal
Homoptera (bitki bitleri)	Pemphigidae		6 cinste kısır askerler var
Coleoptera (kınkanatlılar)	Curculionidae		*Austroplatypus incompertus*
Thysanoptera (thrips)	Phlaeothripidae		*Oncothrips*'de subfertil askerler var

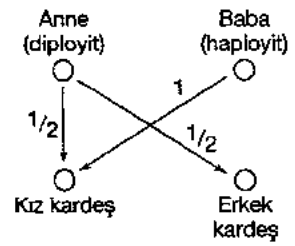
Kaynak: Crozier ve Pamilo (1996).

Belki de bu çalışmanın en önemli genel mesajı karınca, arı ve yabanarıları kolonilerinin pek de öyle uyum içinde bir süper organizma olmadıklarıdır. Kraliçe ve yavrular ile işçi ve yavrular arasındaki akrabalık asimetrisi çok belirgin bir çıkar çatışmasına neden olmaktadır.

Haplodiployidi Hipotezi Ösosyalliği Açıklayabilir mi?

En azından bazı zarkanatlıların üretken döllerinin 3:1 eşey oranı tahmini ve doğrulanması, eşeyi belirleyen haplodiployit sistemin işçilerin davranışı üzerinde büyük etkisi olduğunu kanıtlamaktadır. Fakat, çok sayıda zarkanatlı türünün ösosyal türler olmasının nedeni sadece haplodiployidi midir? Çoğu araştırmacı bu soruya hayır yanıtını vermektedir. Bunun birkaç nedeni vardır.

İlk olarak, işçilerin kendi yavrularından ziyade kız kardeşlerinin çoğalmasını istedikleri yönündeki tahmin önemli bir varsayıma dayanmaktadır: Kolonideki bütün dişi işçiler aynı babaya sahiptir. Çoğu türlerde bu geçerli değildir. Ösosyal zarkanatlıların bilinen bazı gruplarında çoklu çiftleşme yaygın bir durumdur. Örneğin, balarısı kraliçeleri kolonilerini kurmadan önce ortalama olarak 17,25 defa çiftleşir (Page ve Metcalf 1982). Sonuç olarak, balarısı işçileri arasındaki akrabalık katsayısının 1/3'ün altında olması yaygın bir durumdur (Oldroyd vd. 1997, 1998). Bu kolonilerde işçilerin kız kardeşlerine olan genetik yakınlığı kendi yavrularına olandan fazla değildir.



Şekil 10.8 Haplodiployidi olağan olmayan akrabalık katsayıları verir Oklar, Zarkanatlılarda genlerin kalıtım yoluyla özdeş olabileceği yolları göstermektedir. Baba aracılığıyla kız kardeş ve erkek kardeşler arasında kalıtım bağı olmadığına dikkat ediniz, çünkü erkeklerin babası yoktur.

KUTU 10.3 Eşey oranının evrimi

Birçok türde yumurtadan çıkış, çimlenme veya doğum sırasında eşey oranı 1:1'dir. Ronald Fischer (1930) bu durumun neden böyle olması gerektiğini açıklamıştır. Fischer populasyonda eşeylerden biri az sayıda ise, nadir olan eşeyin oluşumunu sağlayan alelin korunacağına işaret etmiştir. Çünkü, nadir eşeye ait bireyler erginleştiklerinde, ortalama olarak birden fazla çiftleşme şansı bulacaklardır; yani eşeyli üreyen türlerde her bir bireyin bir anne ve bir babası olmalıdır. Nadir eşeye sahip bireyler, yaygın olan eşeyin bireylerine göre artmış bir üreme başarısına sahip olacaklardır. Aslında, her ne zaman eşey oranı 1:1'den saparsa, nadir eşeyin lehine olan seçilim eşey oranı eşit duruma gelene kadar var olacaktır. Fisher'in açıklaması, Bölüm 5'te değindiğimiz sola ve sağa dönük ağızlı pulyiyici balık örneğinde olduğu gibi klasik bir "sıklığa bağlı seçilim" örneğidir.

Fisher'in çıkarsaması önemli bir tahmine dayanmaktadır; ebeveynlerin her iki eşeye yatırımları eşittir. Eşeylerden bir tanesinin maliyeti diğerine göre daha fazla olduğunda, ebeveynler yatırımlarını dengelemek için eşey oranını ayarlamalıdırlar. Bu nedenle, evrim çalışan biyologlar sayısal eşey oranını, yatırım yapılan eşey oranından ayrı tutarlar ve genel anlamda eşey tahsisatından bahsederler (Charnov 1982).

Robert Trivers ve Dan Willard (1973), Fisher'in modeline önemli bir ek yapmışlardır. Dişilerin fizyolojik koşulları iyi ve yavrularına daha iyi bakabiliyor iseler ve gençlerin durumlarındaki farklılıklar erginlikte de devam ediyorsa, tercihen erkek yavrulara yatırım yapmaları gerektiğini önermişlerdir. Çünkü, koşullardaki farklılıklar erkeklerin üreme başarılarını dişilerin üreme başarısına oranla daha fazla etkiler (bkz. Bölüm 9). Duruma bağlı eşey tahsisi (condition-dependent sex allocation) olarak adlandırılan bu kestirim insanların da dahil olduğu pek çok memelide de saptanmıştır (Örnekler için bkz. Clutton-Brock vd. 1984; Betzig ve Turke 1986).

Eşey oranı teorisindeki üçüncü önemli sonuç William Hamilton (1967)'un çalışmalarından gelir. Yumurtalarını meyve veya diğer böceklere bırakan böceklerde, yavrular genellikle konak içinde yumurtadan çıkar, konak içinde gelişir ve konak içinde çiftleşirler. Konaklar çoğunlukla tek bir dişi tarafından parazitlenir. Hamilton bu durumdan yola çıkarak seçilimin, yalnızca kızkardeşlerinin döllenmesini garantiye almaya yetecek kadar erkek üreten dişiler tarafında olması gerektiğini fark etmiştir ki bunun sonucunda da dişiler yönünde güçlü bir eğilimin olduğu bir eşey oranı meydana gelir. "Lokal eş rekabeti" olarak bilinen bu olay çeşitli parazitik böceklerde gözlenmiştir (Örnekler için bkz. Hamilton 1967; Werren 1984).

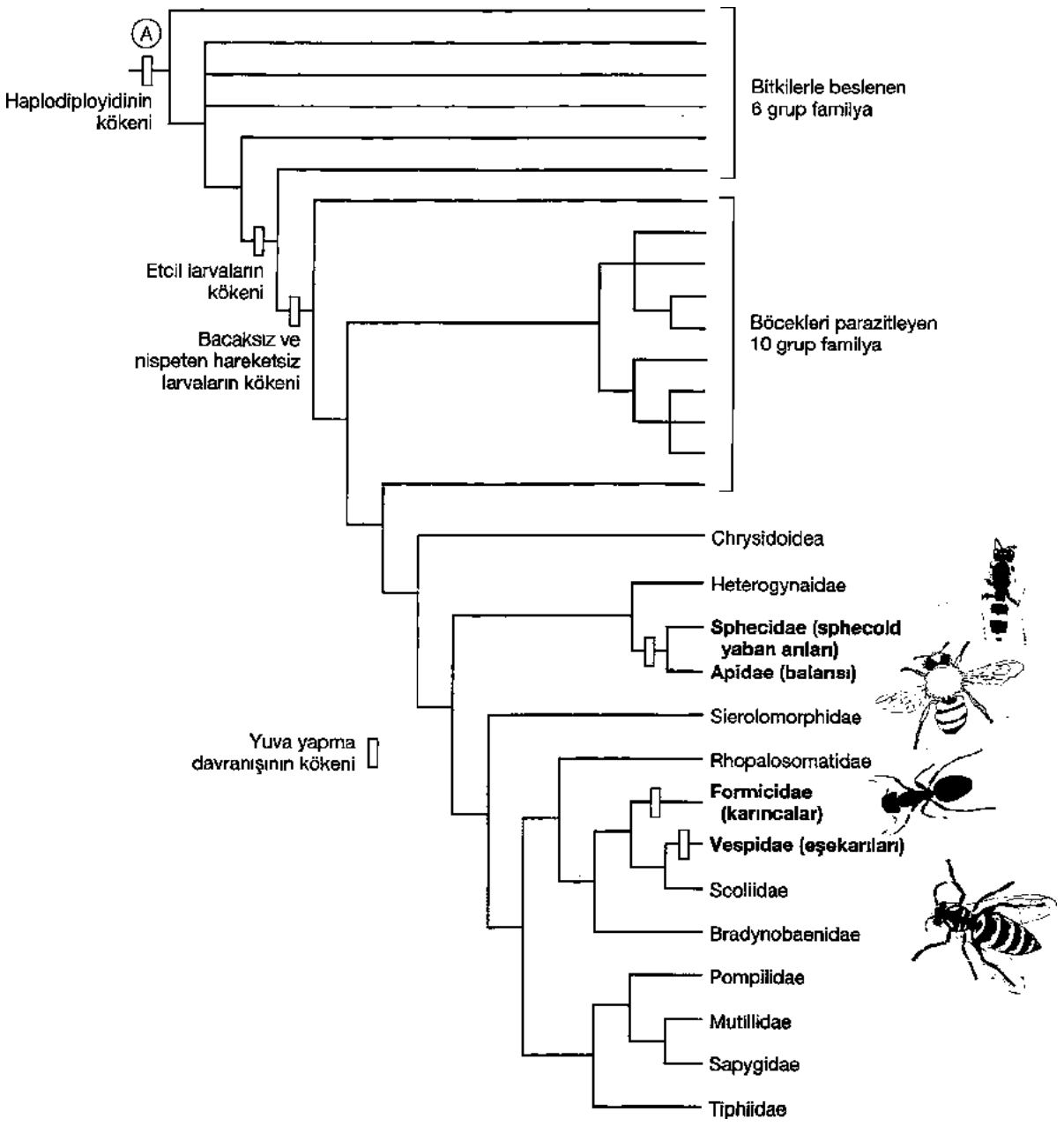
Haplodiploydi, ösosyal türlerin davranışını etkiler, fakat ösosyalliğin evrimleşmesine yol açan en önemli faktör değildir.

İkinci olarak, çoğu türlerde yuva kurucu olarak birden fazla kraliçe vardır. Eğer ebeveynlerin hiç biri ortak değilse, bu kolonilerde akrabalık katsayısı 0'dır.

Üçüncü olarak, birçok ösosyal tür haplodiployit değildir ve yine çok sayıda haplodiployit tür de ösosyal değildir. Örneğin termitler diployit olmasına ve eşey tayininde normal kromozomal sistemi işlemesine rağmen üremeyen kastlar tüm termit türlerinde bulunur (Thorne 1997). Zarkanatlılar arasında ösosyallik yaygın olsa da, asla evrensel olduğu anlamına gelmez. Bu son noktayı anlamada zarkanatlıların filogenisi ile ilgili yapılan son çalışmaları gözden geçirmemiz yararlı olacaktır.

Sosyal Evrimi Analiz Etmede Filogeninin Kullanımı

Hangi özelliklerin zarkanatlılarda (Hymenoptera) ösosyalliğin evrimiyle daha yakından ilişkili olduğunu anlamak için, James Hunt (1999) Şekil 10.9'da gösterilen evrimsel ağacı analiz etti. Bütün zarkanatlılar haplodiployit olduğu için, Hunt bu eşey saptama sisteminin ağaçta A ile gösterilen noktada, yani grubun evriminin erken evrelerinde evrimleşmiş olabileceği sonucuna vardı. Ancak, ösosyallik zarkanatlıların sadece birkaç familyasında bulunur. Bu familyalar filogenetik ağaçta serpil-



Şekil 10.9 Zarkanatlılar filogenisi Bu ağacın uçlarındaki taksonlar ya familya ya da familya gruplarıdır. Ösosyal türleri içeren familyalar koyu yazılmıştır (Ancak, bu familyalara dahil bütün türler ösosyal türler değildir). Oklar, belli anahtar özelliklerin evrimleştiği yerleri göstermektedir. Hunt (1999)'dan uyarlanmıştır. Copyrigth © Evolution. İzin alınarak basılmıştır.

miş şekilde yer aldıklarından, ösosyalliğin birden fazla kez bağımsız olarak evrimleşmiş olması olasıdır. Hunt, ösosyalliğin sadece kompleks yuvalar yapan ve uzun süreli larva bakımı olan gruplarda evrimleşmiş olduğunu belirtmiştir.

Yuva yapma, larva bakımı ve ösosyallik arasındaki birliktelik durumu önemlidir. Çünkü, bu durum doğadaki üreme fedakârlığının temel etmeninin ekolojik olduğunu, haplodiployidi hipotezinin önerdiği gibi genetik olmadığını ifade etmektedir. Buradaki mantık, kuşlarda yardım etme davranışı için önerilen (Seksiyon 10.1'de ele alınan) "kötünün iyisi" açıklamasına benzerdir. Yuva yapma ve larvalara sürekli besin temini, dişinin kendi başına kuluçkaya yatmasını zorlaştırır ya da imkansız kılar (bkz. Alexander vd. 1991). Ayrıca, avlanma oranı yüksek olup, yavrular uzun dö-

nem ana bakımına muhtaç iseler kendi başlarına kuluçkaya yatan bireylerin yavrularını büyütebilecek kadar uzun yaşaması da olası değildir (Queller 1989; Queller ve Strassmann 1998). Sonuç olarak, ösosyalliğin evrimleşmesini açıklarken, *r*'yi dikte ettiren genetik faktör kadar, B ve C'yi etkileyen ekolojik faktörleri de göz önüne almalıyız.

Kağıt Arılarında İsteğe Bağlı Stratejiler

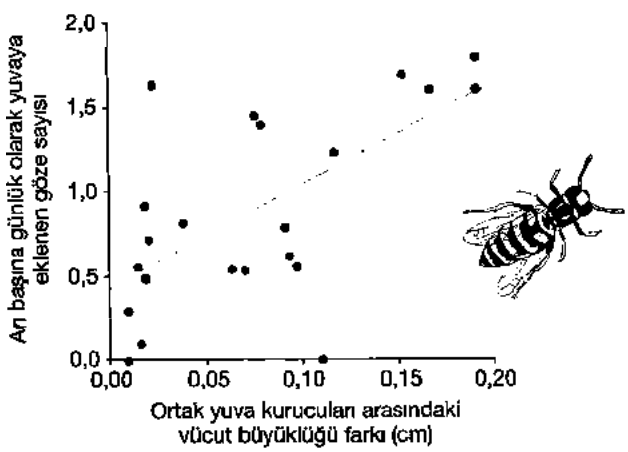
Sosyal eşek arılarından *Polistes* cinsine ait kağıt arıları, üreme fedakârlığının kazanç ve kayıplarını araştırmada oldukça kullanışlı bir gruptur. Termit ve karıncalardaki işçi ve askerlerin aksine kağıt arılarının işçileri kısır değildir. Zorunlu yardımcılar olma yerine, *Polistes* dişileri üreme kapasitesine sahiptir. Bu zıtlık önemlidir. Üreme başarılarını gerçekleştirmede termit ve karınca işçi ve askerleri akrabalarına yardım etmekten başka bir seçeneğe sahip değildir. Larva halindeyken kendilerine verilen besin onları kısır yapar. Fakat, kağıt arılarında dişiler akrabalarına yardım etme veya kendi kendilerine üreme seçeneğine sahiptirler.

Sosyal eşek arıları olan kâğıt arılarında üreme fedakârlığı seçime bağlıdır, dişiler yuvada yardımcı olmayı veya kendi başına üremeyi seçebilirler.

Peter Nonacs ve Hudson Reeve (1995) *Polistes dominulus* dişilerinin üç belirgin stratejiden birini izlediklerini bulmuşlardır: (1) kendi yuvalarını yapmaya başlarlar veya (2) yardımcı olarak bir yuvaya katılırlar ya da (3) üreme fırsatı için beklerler. Her seçim kazanç ve kayıpla ilişkilidir.

Bir yuva kurmanın kazanç ve kayıpları nelerdir? Nonacs ve Reeve'in çalıştığı populasyonda yuvalar, ya tek dişiler veya çoklu dişi grupları tarafından kurulmuştur. Önceki çalışmalar tek dişili yuva kurmanın, çok dişili koalisyona oranla belirgin dezavantajlar getirdiğini göstermiştir. Ergin ölümü yüksek olduğunda, hayatta kalan dişiler yuvanın devamlılığını sağlayacaklarından, çok dişili yuva kurmanın başarısız olma olasılığı düşüktür. Ayrıca, Nonacs ve Reeve, yuva tahrip edildiğinde yeni bir yuva kurma olasılığının çok dişili koalisyonlarda daha yüksek olduğunu bulmuşlardır. Bu araştırmacılar, avlanma veya deneysel uzaklaştırma nedeniyle ortaya çıkan yuva başarısızlığıyla ilgili 106 durum incelediklerinde, bozulan tek dişili 54 yuvadan 5'inin, bozulan çok dişili 51 yuvadan 21'inin tekrar inşa edildiğini tespit etmişlerdir.

Tek dişili yuvalara oranla çok dişili yuva kurucuların başarı oranları yüksek olmasına rağmen, çok dişili koalisyonlar çatışmalardan arınmış değildir. Arılar arasındaki kavganın sonucu vücut büyüklüğüne bağlıdır. Şekil 10.10'daki grafikte görüldüğü gibi, baskın dişi ile onun alt kademesindeki yardımcı dişiler arasında vücut büyüklüğünde büyük farklılıklar varsa, çok kuruculu yuvalar daha hızlı büyümektedirler. Bu sonucu yorumlarken, Nonacs ve Reeve, vücut büyüklüklerinin benzer olduğu durumlarda, ikincil dişiler sıklıkla yuvayı yönetme ve yumurtaların çoğunu üret-



Şekil 10.10 Kâğıt arılarda, dişi koalisyonlarının başarısı değişkendir Bu grafik *Polistes dominulus*'da, birlikte yuva kurucular arasındaki vücut büyüklüğü farklılığının bir fonksiyonu olarak yuvaların büyüme hızını göstermektedir. Kurucu dişiler arasında büyüklük farkı belirgin ise yuvalar daha hızlı büyümektedir. Nonacs ve Reeve (1995)'den değiştirilerek alınmıştır. Copyrigth ©, Ecological Society of America. İzin alınarak basılmıştır.

me hakkını elde etmek için mücadele ettiklerinden, vücut büyüklüklerinin benzer olduğu koalisyonlarda verimliliğin düşük olduğunu ileriye sürmüşlerdir.

Neden dişiler bir koalisyon halinde birleşir ve neden kendilerinin olmayan yavruların büyütülmesine yardımcı olurlar? İkincil dişilerin dolaylı uyum gücü kazançları söz konusudur. Çünkü, onlar genellikle baskın dişiyle yakın akrabadırlar. Eğer baskın dişi ölürse, onlar yuvayı ele geçirebilirler ve bu durumda doğrudan uyum gücü kazanabilirler. Dolayısıyla, onların yardım etmedeki kazanç ve kayıpları dişinin vücut büyüklüğüne ve dişinin koalisyondaki diğer üyelerle olan akrabalık katsayısına bağlıdır.

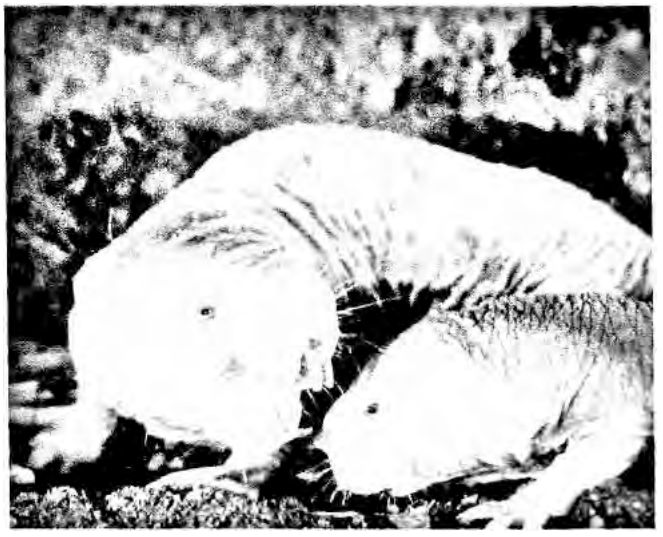
Nonacs ve Reeve "otur ve bekle" stratejisinin de uyum gücü yönüyle anlamlı olduğunu bulmuşlardır, çünkü yuva yapımına katılmayan dişiler yetim kalmış (ergin dişilerin tümü öldükten sonra) yuvaları evlat edinebilirler ya da sezonun sonlarına doğru ufak yuvaları, katılımcı dişi ya da dişilerle yaptıkları savaşı kazandıktan sonra gasp ederler. Reeve ve arkadaşları (1998) bazı *Polistes fuscatus* dişilerinin bu 'otur ve bekle' taktikleri üzerinde ilginç bir yol izlediklerini bulmuşlardır. Bu dişiler baharın başlarında yuvayı terk ederler, korunaklı bir yerde hareketsiz konuma geçerler ve yuva yapmaya kalkışmadan önce bir sonraki üreme sezonuna kadar beklerler.

Dişi kâğıt arıları için, var olan bir yuvaya katılmak ya da kendi başına üremek bir seri kazanç ve kayıpla bağlantılıdır. Bu kazanç ve kayıplar birtakım çevresel ve sosyal koşullar tarafından belirlenir ve zamanla değişebilir.

Bu çalışmaların ana mesajı üreme fedakârlığının istemli olduğudur. Bu durum çevresel koşullara uyumsal bir tepkidir. Nonacs ve Reeve'in populasyon çalışmasında, dişinin ilişkili olduğu çevresel koşullar, dişinin rakiplerine göre vücut büyüklüğü, yuva koalisyonundaki üyelerle olan akrabalık katsayısı, uygun yuva ya da yuva yerlerinin bulunabilirliğidir. Çıplak köstebeklerde ösosyalliği açıklamada genetik, sosyal ve ekolojik faktörler de uyarıcı olmuştur.

Çıplak Köstebekler

Çıplak köstebekler (*Heterocephalus glaber*) memeliler sınıfındaki en büyük tuhaflıklardan biridir (Şekil 10.11). Onlar ne köstebek ne de sıçandırlar, fakat Bathyergidae familyasının üyeleridir ve Afrika çöllerinin yerli türlerindendir. Bitki yumruları ile beslenir, 70-80 üyeden oluşan koloniler halinde yaşarlar ve yeraltında birlikte bir alaylı edasıyla kazdıkları 3 km kadar uzunlukları olan tünel sistemleri inşa ederler. Çıplak köstebekler hemen hemen tüysüz ve ektotermdirler (soğukkanlı) ve bağırsaklarında bulunan termit gibi özelleşmiş mikroorganizmalar sayesinde selülozu sindirebilirler.



Şekil 10.11 **Çıplak köstebekler** Bu fotoğraf bir işçiyi tehdit eden çıplak köstebek kraliçesini göstermektedir. Çıplak köstebeklerin biyolojisine ilişkin renkli bir tanıtım için bkz. Honeycutt (1992), Sherman vd. (1992). (Raymound A. Mendez/Animals Animals/Earth Scenes)

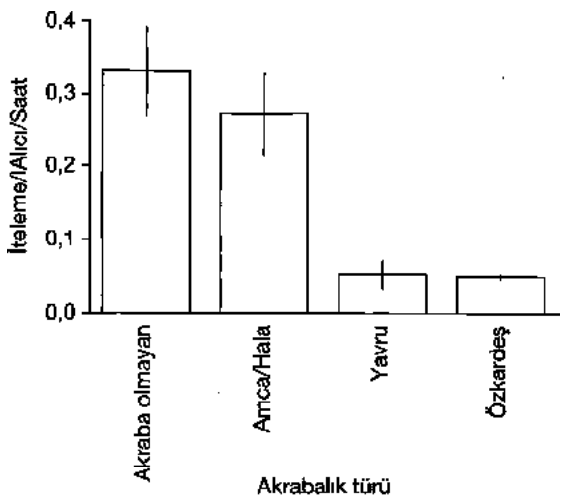
Çıplak köstebekler de ösosyal hayvanlardırlar. Bütün yavrular tek bir kraliçe tarafından üretilmekte ve tüm döllenmeler 2-3 kişilik bir grup üretken erkek tarafından gerçekleştirilmektedir. Koloninin diğer bireyleri yaşlanıp vücut büyüklükleri arttıkça yavru bakımı ve tünel kazma yerine yuva savunmasına özelleşirler. Bilinmeyen bir nedenle kolonide cinsiyet oranı 1,4:1 ile biraz erkekler yönündedir. Çıplak köstebekler diployittir ve cinsiyet tayininde XY kromozom sistemine sahiptirler.

Çıplak köstebeklerde yardımcıların dolaylı uyum gücü kazançları vardır, çünkü bunlar kraliçenin yavrularıyla yakın akrabadır.

Çıplak köstebeklerin neden ösosyal olduklarıyla ilgili ikna edici hipotez soyiçi üremeye odaklanmaktadır. Mikrosatellit lokuslarının analizi, kolonilerin çok yüksek oranda soyiçi üreme gösterdiklerini doğrulamaktadır (Reeve vd. 1990). Laboratuvarda yetiştirilen koloniler üzerinde yapılan çalışmalarda, araştırmacılar tüm çiftleşmelerin yaklaşık %85'inin ebeveynler ile yavruları ya da öz kardeşler arasında gerçekleştiğini ve koloni üyeleri arasındaki akrabalık katsayısının ortalama 0,81 olduğunu tespit etmişlerdir (Sherman vd. 1992). Bu katsayı, şimdiye kadar hayvanlarda kaydedilen en yüksek akrabalık katsayıları arasındadır.

Ancak, bu aşırı soyiçi üreme bile, işçi ve üreyen bireylerin üreme çıkarlarının aynı olduğu anlamına gelmez. İşçiler hala kendi yavrularına, öz ya da üvey kardeşlerinden daha yakın akraba oldukları için çatışmalar vardır. Bununla birlikte, kraliçeler fiziksel baskınlıkla kontrolün devamını sağlayabilmektedirler. Eğer üremeyen bireyler (işçiler) işi yavaşlatırlarsa, kraliçeler de işin hızlanması için onlara baskı yaparlar (iterler). Bu kafa kafaya itme (toslama) saldırgancadır ve kraliçe bir işçiyi tünelin bir metreden daha gerisine itebilir. Bu itme tercihen akraba olmayanlara ve kraliçenin yavruları ve öz kardeşleri dışındaki daha uzak akrabalara yöneliktir (Şekil 10.12). İşçiler, bu itmeye neredeyse işi iki kat daha hızlı çalışarak karşılık verirler (Tablo 10.3). Bu veriler kraliçelerin mahiyetindekilere gözdağı vererek kendi üreme çıkarlarını zorla kabul ettirdiğini göstermektedir.

Akrabalı üreme termitleri de ösosyalliğe götüren anahtar faktör olarak düşünülmektedir (Bartz 1979; keza bkz. Pamilo 1984; Roisin 1994). Ancak, soyiçi üreyen türlerin hepsi ösosyal hayvanlar değildir. Bu demektir ki, akrabalı üreme termit ve çıplak köstebeklerde ösosyalliğe gidişi sağlayan birkaç faktörden birisidir. Uzun süreli yavru bakımı, avlanma baskısına karşı grup halinde savunma ve son derece kısıtlı üreme fırsatları gibi ekolojik faktörler de üreme fedakârlığının evrimini açıklamada önemlidir.



Şekil 10.12 Çıplak köstebek kraliçeleri tercihen akraba olmayanları iter Bu veriler tutsak bir çıplak köstebek kolonisinden edinilmiştir. Barlar, kraliçe tarafından farklı akraba sınıflarına yapılan itmelerin ortalamasını ve standart hatalarını göstermektedir. İstatistiksel olarak akraba olmayanlar ve amca/hala ile iki yakın akraba sınıfına olan itme oranları arasında anlamlı bir farklılık vardır. Reeve ve Sherman (1991)'dan. Copyrigth © 1991, Princeton Universty Press. Princeton Universty Press'in izniyle basılmıştır.

Tablo 10.3 Çıplak köstebek kraliçelerinin itmesi işçileri motive eder

Tutsak kolonilerle yapılan çalışmalarda, Hudson Reeve (1992) düzenli gözlemler yapmış ve kolonideki bütün bireylerin faaliyetlerini kaydetmiştir. Bu tabloda verilen çalışma düzeyi, bireylerin işi yaptığı sıradaki gözlenme oranını göstermektedir. Standart hatalar parantez içinde verilmiştir. Kraliçe tarafından kutu yuva ya da tünelde yapılan itme durumları da kaydedilmiştir. Hem kutu yuva hem de tünelde itme öncesi ve itme sonrası iş oranında istatistiksel olarak anlamlı bir farklılık vardır ($P < 0,01$).

İtme yapılanın iş düzeyi	İtmeden öncesi	İtmeden sonrası
Bütün itmeler	0,14 (0,03)	0,25 (0,06)
Yalnız tünel itmeleri	0,34 (0,05)	0,58 (0,07)

10.3 Ebeveyn-Yavru Çatışması

Akraba seçilimi arıkuşu klanları ve yabanarısı kolonileri gibi sosyal grupların yapısı ve dinamiğini açıklamada oldukça başarılı olmuştur. Şimdi, bu teorinin daha temel bir sosyal ünite olan ebeveyn ve yavru hakkındaki sorulara nasıl bilgi sağlayabileceğine bakalım.

Yavru bakımı yakın akrabalar için uyum gücü kazançları sağlayan özel bir durumdur. Akraba seçilimi, ebeveyn ve yavrular gibi genetik olarak yakın akraba bireyler arasında sıkı işbirliğine yol açsa da, fedakârlığın kazanç ve kayıpları değiştiğinde veya akrabalık dereceleri asimetrik olduğunda çok yakın akrabalar bile anlaşmazlığa düşebilirler. Robert Trivers (1974) yavru ve ebeveynlerin her birinin uyum gücü kazançları hakkında aralarında bir çatışma olmasının beklenilir bir durum olduğunu belirten ilk kişidir. Kuş ve memelilerde yavru bakımı çok kapsamlı olduğundan, ebeveynin yatırım miktarı üzerindeki çatışmaların özellikle keskin olması beklenmelidir.

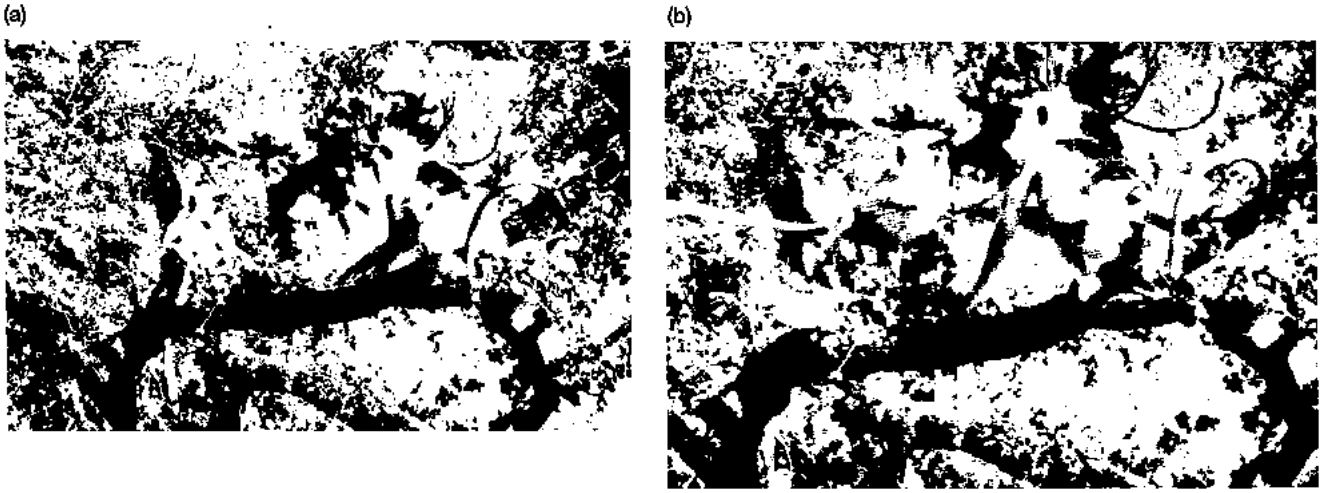
Sütten Kesme Çatışması

Sütten kesme, ebeveyn-yavru çatışmasının en iyi araştırılmış örneklerinden biridir. Çok sayıda memeli türünde emzirme döneminin sonlarına doğru saldırgan ve kaçınma davranışları yaygındır. Genç yavrular süt emmeye kalkıştıklarında analar onlara aldırmazlar ya da öteye iterler ve yavrular buna misilleme olarak analarına bağırır ya da saldırırlar (Şekil 10.13).

Sütten kesme çatışmasını açıklamak, ebeveyn ve yavruların uyum gücü çıkarlarının simetrik olmadığını bilmekten geçer. Yavruların kendileriyle olan akrabalıkları $r = 1$, fakat ebeveynlerin yavrularıyla akrabalıkları $r = 1/2$'dir. Ayrıca, ebeveynler bütün döllerine genetik olarak eşit oranda akrabadırlar ve her biri için yatırımlarını eşit oranda yapmaları beklenir. Bunun aksine, öz kardeşler genetik olarak kendi kendilerine $r = 1$ ve birbirlerine $r = 1/2$ oranında akrabadırlar. Doğal seçilim yoluyla evrim teorisi her bir yavrunun kendisine eşit miktarda yatırım yapılmasını isteyeceğini varsayar.

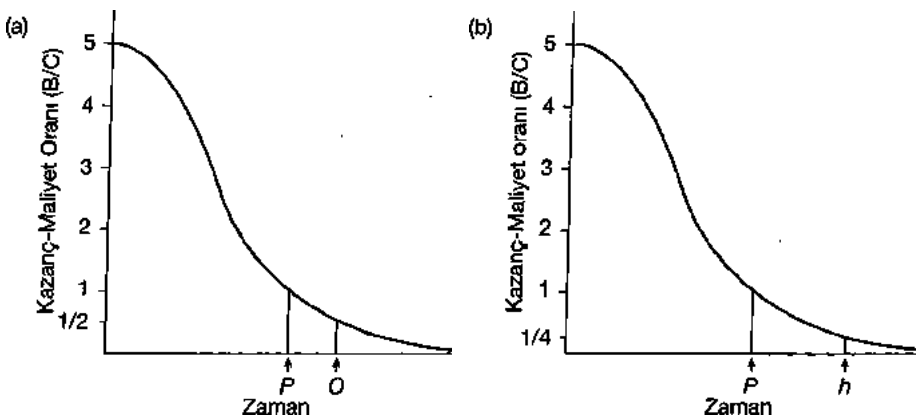
Ebeveynler bütün döllerine eşit yatırım yaparak uyum güçlerini en yüksek dereceye çıkarırlar. Bunun aksine yavrular, kendi öz kardeşlerinden daha fazla bakım almaya çalışarak kendi uyum güçlerini en yüksek dereceye çıkarırlar.

Bu asimetriler emzirmeye uygulandığında çatışmalar ortaya çıkar. Emzirmenin başlangıcında yavruya olan fayda, anaya olan maliyete oranla daha yüksektir (Şekil 10.14a). Ancak, emzirme sürdükçe bu oran düşer. Yavru büyür ve daha fazla süt ister ki bu durum bakımın maliyetini artırır. Aynı zamanda genç yavrular artık kendi yiyeceklerini bulabilirler ve bu da kazancı azaltıcıdır. Doğal seçilim, kazanç–maliyet oranı 1'e ulaştığında (Şekil 10.14a'daki P zamanı) süt vermeyi durduran annenin lehine işliyor olmalıdır. Ana tarafından bakıldığında bu zaman sütten kesme zama-



Şekil 10.13 Sütten kesme çatışması (a) Solda görülen langur maymununun küçük çocuğu sağ taraftaki anasından süt emmeye kalkışıyor. Ana emzirmeyi reddediyor. Tepki olarak, çocuk anasına bağırıyor. Trivers, *Social Evolution*, sayfa 147, Şek. 7.2a Menjo Park; Benjamin Cummings Publishing Co (1985) izni ile yeniden hazırlanmıştır. (b) Çocuk daha sonra daldan sıçrayarak anasını tokatlıyor.

nıdır. Diğer yandan, yavrular ananın bakım sağlama maliyetini düşürür. Sütten kesme ile ananın yaptığı tasarruflar r=1 olan kendileri yerine r = 1/2 olan kız veya erkek kardeşlerine harcanacağından sütten kesme gerçekleşir. Doğal seçilim yarar-zarar oranı 1/2 olana kadar ebeveyn yatırımının devamını zorlayan yavrular lehine işleyecektir (Şekil 10.14a'daki *O* zamanıdır). *P* ve *O* arasındaki periyot sütten kesme çatışması aralığını tanımlamaktadır. Kaçınma ve saldırgan davranışlar bu periyotta görülecektir. Eğer çiftleşme sistemleri, anaların tekrar tekrar çiftleşip üvey döller vermesi şeklindeyse, sütten kesme çatışması periyodu kazanç-maaliyet oranının (B/C) = 1/4 olduğu *h* zamanına kadar uzar (Şekil 10.14b). Sütten kesme çatışması



Şekil 10.14 Ebeveyn – yavru çatışması, yavru bakımındaki kazanç – maliyet oranının değişimi ve akrabalıktaki asimetrilerden kaynaklanır (a) Bu grafik neden ebeveyn-yavru çatışmasının meydana geldiğini göstermektedir. Grafikteki *y* – ekseni, ebeveyn tarafından yapılan bir bakım için, süt sağlama gibi, kazanç – maliyet (B/C) oranını göstermektedir. Kazanç, bakım alan yavruların hayatta kalma olasılığının artışı, maliyet ise ebeveynin fazladan döl üretimindeki düşüş olarak ölçülür. Zaman *x*- ekseninde gösterilmiştir. Burada çizilen eğri bir varsayımdır; eğrinin şekli türden türe değişecektir. Bu eğrinin nasıl yorumlanacağı ile ilgili açıklamalar için metine bakınız. (b) bu grafik a'daki ile aynıdır, ebeveynler öz kardeş yerine üvey kardeş ürettikleri zaman ebeveyn–yavru çatışma periyodunun nasıl uzayabileceğini göstermek üzere değiştirilmiştir. Trivers (1985)'dan.

ile ilgili alan çalışmaları için bkz. Trivers (1985, Bölüm 7); ebeveyn–yavru çatışmasının diğer tipleri ile ilgili teorik yaklaşımlar için bkz. Godfrey (1995).

Beyaz – Alınlı Arıkuşlarında Taciz

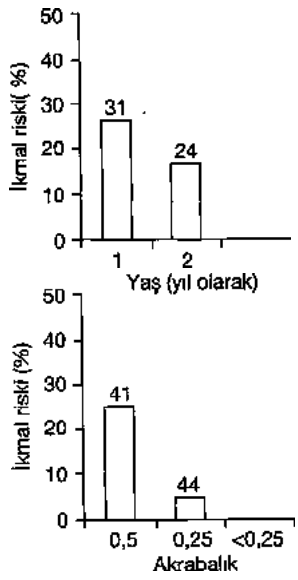
Ebeveyn–yavru çatışmasının dramatik diğer bir örneği, daha önce değindiğimiz beyaz alınlı arıkuşlarında görülür. Steve Emlen ve Peter Wrege (1992)'nin topladıkları veriler, babaların öz kardeşlerinin yetiştirilmesinde erkek evlatlarını ara sıra yardıma zorladıklarını göstermektedir. Babalar kendi yavrularını yetiştirmeye çalışan erkek evlatlarını taciz ederek bu işi yaptırırlar.

Arıkuşu kolonilerinde değişik taciz davranışları gözlenmiştir. Bireyler kendi savunaklarının sakinlerini kovar, kur davranışı sırasında fiziksel olarak besin taşınımını engeller veya yumurta bırakımından ya da yumurtadan çıkıştan önce kendilerine ait olmayan yuvaları ziyaret (taciz) ederler. Emlen ve Wrege çalışmaları esnasında 47 taciz gözlemlemişlerdir. Tacizi başlatanların %90'ından fazlasının erkek ve %70'inin hedef bireyden yaşlı olduğunu tespit etmişlerdir. Taciz olaylarının %58'inde tacizi başlatan ve tacize uğrayanlar birbirleriyle genetik olarak yakın akraba çıkmışlardır. Gerçekten, istatistiksel testler taciz davranışının rastgele hedeflenmediğini, tercihen yakın akrabalara yöneldiğini göstermektedir ($P < 0,01$; χ^2 test).

Emlen ve Wrege, tacizcilerin yakın akrabalarının yuva yapma girişimlerini aktif olarak engellemek amacıyla bu davranışı yaptıkları şeklinde bir yorum getirmektedirler. Yine bu araştırmacılar, tacizcilerin, tacize hedef olan bireyleri kendi yuvalarında yardımcı olarak ikmal etmek amacıyla taciz davranışını yaptıklarını savunmuşlardır.

Emlen ve Wrege, bu hipotezi desteklemek için hangi kanıtları sunmaktadır? Gözlemlenen 47 taciz olayından 16'sında taciz davranışının ikmalle sonuçlandığı tespit edilmiştir: Taciz edilen bireyler kendi yuvalarını yapma girişiminden vazgeçmişler ve tacizcinin yuvasına yardımcı olmuşlardır. Başarı ile suçlanan taciz durumların %69'u ebeveyn ve yavru, %62'si de baba ve erkek evlat arasında olmuştur. İkmalci olma riski, belirgin olarak genç erkekler ve klanda üreyen genetik olarak yakın akraba erkekler için çok yüksektir (Şekil 10.15).

Bu veriler, neden erkek evlatların tacize daha etkin olarak karşı koymadıkları sorusunu akla getirmektedir. Emlen ve Wrege tacizin erkek evlatların hem kendi çocuklarına hem de öz kardeşlerine, genetik olarak eşit oranda akraba oldukları için tacizin başarılı olabileceği önerisini ortaya atmaktadırlar. Bunun aksine ebeveynler torunlarından ($r = 1/4$) ziyade kendi çocuklarına ($r = 1/2$) genetik olarak daha yakın akraba olduklarından dolayı tacizle motive olmaktadırlar. Daha önce bahsedildiği gibi, her bir yardımcı ortalama olarak, 0,47 daha fazla yavru yetiştirilmesinden sorumludur. Karşılaştırıldığında, bir yuvadaki her bir ebeveyn, akraba yardımı olmaksızın 0,51 yavru yetiştirebilir. Bu ilk defa kuluçkaya yatan bireyin, kendi başına kuluçkaya yatmasından hesaplanan uyum gücünün, yardımcı bulunduğunda hesaplanan uyum gücünden biraz fazla olduğu anlamına gelmektedir. Bu değerler ebeveynlerin uyum gücü alt sınırını değiştirebileceklerini savunamayacak kadar bir birlerine yakındır. Belki de, bir erkek evladı taciz etmek, onun kendi yavrusunu yetiştirme maliyetini artırarak ucu ucuna dengeyi sağlamaktadır. Böylece, yardım etme bir erkek evladın kendi yavrusunu büyütmesinden daha lehte bir strateji haline gelmektedir. Emlen ve Wrege'in verileri, baba kuşların erkek evlatlarını tanıdıklarını ve onları kendi menfaatleri doğrultusunda zorladıklarını göstermektedir.



Şekil 10.15 Arıkuşları genç ve yakın akraba olanları yardımcı olarak ikmal ederler Emlen ve Wrege (1992), kolonide bulunan aynı yaşta veya daha yaşlı her bir erkek çiftini dikkate almış ve tacize uğradıktan sonra yardımcı olarak ikmal edilen bu bireylerin yüzdesini hesaplamıştır. Her iki bar grafikte bu olasılık *y* ekseni üzerinde gösterilmiştir. Farklı yaş ve akrabalık kategorilerindeki hedef bireyler *x* ekseninde gösterilmiştir. Bu grafikte akrabalık, hedef bireyle tacizcinin yuvasındaki yavru arasındaki *r* değerlerini ifade etmektedir.

Kardeş Öldürme (Siblicide)

Belli bazı memeli ve kuş türlerinde, anaları pasif olarak seyrederken, genç öz kardeşlerin birbirlerini öldürmeleri yaygın bir durumdur. Ebeveyn ve öz kardeşler $r = 1/2$ oranında genetik olarak akraba olduklarına göre böyle bir davranış nasıl uyumsal olabilir?

Lynn Lougheed ve David Anderson (1999), bu soruyu cevaplayacak deneysel bir yaklaşım getirdiler. Onların denekleri, deniz kuşlarından mavi ayaklı bubi (*Sula nebouxii*) ve maskeli bubi (*Sula dactylatra*) olarak isimlendirilen türlerdi (Şekil 10.16). Her iki taksonda da dişiler normalde iki yumurta yumurtlarlar. Yumurtalar 2–10 gün ara ile bırakıldığından, civcivlerden biri diğerinden önce yumurtadan çıkar. Maskeli bubide yaşlı civciv yumurtadan çıktıktan 1 ya da 2 gün sonra kendinden genç olan öz kardeşini yuvadan iter. Ufak civcivler ya açıkta kaldıkları için ölür ya da avcılara yem olur.

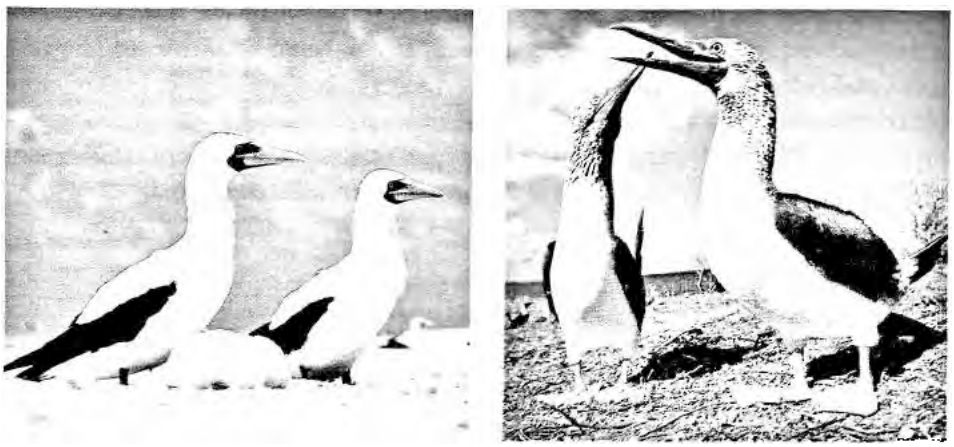
Ancak, mavi ayaklı bubide kardeş öldürme olayı (siblisidi) daha da komplekstir. Yaşlı civciv, genç öz kardeşini her zaman yumurtadan çıktıktan sonra öldürmez. Anderson ve Robert Ricklefs (1995) kısa dönemli besin kıtlığında aslında yaşlı civcivlerin besin alımını azalttıklarını bulmuşlardır. Bunu yaparak, genç öz kardeşlerinin hayatta kalmalarına yardımcı olurlar. Fakat, eğer besin kıtlığı devam ederse yaşlı civciv genç olana saldırarak onu öldürür. Muhtemelen, bununla yaşlı civciv besin rekabetini ortadan kaldırarak hayatta kalma şansını artırmaktadır.

Lougheed ve Anderson (1999) bu olaylarda ebeveynlerin rol oynayıp oynamadıklarını anlamak istediler. Hem mavi ayaklı hem de maskeli bubide, bireylerin (r =1 olduğu) kendilerine ve öz kardeşlerine (burada r = 1/2 dir) olan akrabalıklarını arasındaki asimetriyi dikkate aldığımızda kardeş öldürme makul görülmektedir. Fakat, ebeveynler her bir civcive genetik olarak eşit uzaklıkta akrabadırlar ve müdahale ederek bu saldırıları engellemeleri gerekir.

Lougheed ve Anderson, maskeli ve mavi ayaklı bubilerde ebeveyn davranışlarının farklı olup olmadığını araştırmak için karşılıklı nakil deneyleri yaptılar. Yumurtadan yeni çıkmış maskeli bubi civcivlerini mavi ayaklı bubi yuvalarına, mavi ayaklı bubi civcivlerini de maskeli bubi yuvalarına yerleştirdiler. Kontrol olarak bir başka maskeli bubi yuvasına transfer edilmiş maskeli bubi civcivleri ile yine aynı durumdaki mavi ayaklı bubi civcivlerinin akıbetlerini izlediler.

Eğer öldürülen yavru zaten herhangi bir şekilde ölecekse, kardeş öldürme ebeveynlerin ve kardeş öldüren yavruların uyum güçlerini artırabilir.

Tablo 10.4'deki verilerin gösterdiği gibi, bu dört deney uygulamasında civcivlerin akıbetleri dramatik olarak farklıydı. Eğer civcivler bir maskeli bubi yuva arkadaşına sahipse, ölme olasılıkları çok daha yüksektir. Bu durum bu türde kardeş öldürmenin neredeyse evrensel olduğu gözlemleri ile uyuşmaktadır. Fakat, eğer yuva sakinlerinin ebeveynleri maskeli bubi ise ölme olasılıkları çok daha yüksektir. Bu sonucu açıklamak için, Lougheed ve Anderson, maskeli bubi ebeveynlerin kardeş öldürücü civcivlere hoşgörülü olduklarını ancak, mavi ayaklı bubi ebeveynlerin ise müdahale ederek kendi genç civcivlerinin ölümünü engelledikleri varsaydılar. Bu araştırmacıların veri setleri, öldürmenin görüldüğü bazı türlerde, ebeveynlerin kendi üreme çıkarlarını korumak yönünde davrandıklarına işaret eden ilk verilerdir.



Şekil 10.16 Mavi ayaklı ve maskeli bubiler Bu fotoğraf maskeli bubileri (solda) ve mavi ayaklı bubileri (sağda) göstermektedir. Bu iki tür, Güney Amerika'nın kuzey-batı açıklarındaki Galapagos adalarında Lougheed ve Anderson'un kurduğu çalışma alanında yan yana koloniler halinde yuva yaparlar. (Sol: D. Cavagnaro/Visual Unlimited; sağ: Tui De Roy/Minden Pictures)

Tablo 10.4 Bubilerde kardeş öldürme olasılığı ebeveyn türü ve yuva arkadaşı türüne göre değişir

Bu veriler mavi ayaklı bubi ebeveynlerinin veya mavi ayaklı yuvadaşların bulunduğu yuvalara oranla, maskeli bubi ebeveynlerinin ya da maskeli bubi yuvadaşların bulunduğu yuvalarda kardeş öldürmenin çok daha yaygın olduğunu göstermektedir. Bu modelleri açıklamak için Lougheed ve Anderson, maskeli bubi sakinlerinin mavi ayaklı bubi sakinlerine oranla daha kardeş öldürücü olduklarını ve mavi ayaklı bubi ebeveynlerinin kardeş öldürmeye müdahale ederek kardeş öldürmeyi engelledikleri şeklinde hipotezlendirmektedirler.

Uygulama	Kardeş öldürme	
	yok	var
Maskeli bubi civcivler, maskeli bubi ebeveynlerle birlikte	0	25
Mavi ayaklı bubi civcivler, maskeli bubi ebeveynlerle birlikte	12	8
Maskeli bubi civcivler, mavi ayaklı bubi ebeveynlerle birlikte	4	16
Mavi ayaklı bubi civcivler, mavi ayaklı bubi ebeveynlerle birlikte	17	0

Kaynak: Lougheed ve Anderson (1999).

Mavi ayaklı bubi ile maskeli bubi neden ebeveyn–yavru çatışmasına olan tepkileri bakımından bu derece farklıdırlar? Bu konuda önde gelen hipotez, maskeli bubilerde besin kıtlıklarının çok daha olası olduğu ve kardeş öldürme olmasa da zaten bu ikinci civcivin açlıktan öleceğidir. Bununla birlikte, bu hipotez henüz sınanmıştır. Kardeş öldürme dinamikleri ve ebeveyn–yavru çatışmasının diğer formları üzerinde araştırmalar devam etmektedir (bkz. Mock ve Parker 1997).

10.4 Karşılıklı Fedakârlık

Kapsamlı uyum gücü teorisi, sosyal evrimde görülen çok sayıda olguyu açıklamada oldukça başarılı olmuştur. Çoğu durumlarda fedakârca davranışlar Hamilton kuralının ışığında, çatışmalar ise akrabalık katsayılarındaki asimetrinin ve uyum gücü kazanç – kayıp farklılıkların incelenmesi ile anlaşılabilir. Fakat, şu ana kadar değerlendirdiğimiz teori ve veriler yalnızca akrabalar arası etkileşimlerle ilgilidir. Akraba olmayan bireyler arasında sık olarak görülen işbirliği için ne denebilir?

Karşılıklı fedakârlık (neciprocal alturism), akraba olmayanlar arasındaki işbirliğini çalışanlar için teorik bir çatı sağlar. Robert Trivers (1971), eğer alıcıdan eşit değerde yardım daha sonra aktöre dönüyorsa fedakar davranışları gösteren bireylerin seçilebileceğini ileri sürmüştür. Trivers'e göre, eğer alıcı karşılığını veriyorsa, doğal seçilim fedakar davranışların lehine işleyebilir.

Karşılıklı fedakarlığın evrimleşmesi için iki önemli koşulun sağlanması gerekir. Birincisi, eğer yalnızca aktöre olan maliyet alıcıya sağlanan kazançtan az ya da ona eşit ise seçilim fedakar davranışın lehine işleyebilir. Davranışın karşılığı verilse dahi, yüksek maliyetli ve düşük kazançlı bir davranışa yol açan aleller populasyonda artamazlar (akraba seçiliminde olduğu gibi, fedakar davranışların yarar ve zararı yaşayan yavruların sayısıyla ölçülür). İkinci olarak, karşılık vermede başarısız olan bireyler bir şekilde cezalandırılıyor olmalıdır. Eğer cezalandırılmazlarsa, fedakar bireyler dönüşü olmayan bir şekilde uyum gücü kayıplarına uğrayacaklardır. Bir aldatma davranışına yol açan aleller, populasyonda artacak ve fedakarlar hızlı bir şekilde eleneceklerdir. Sonuç olarak, teori, aldatanları bulan ve onlara fiziksel olarak saldıran ya da gelecekte onları bu faydadan mahrum kılan fedakarların seçilmiş olacağını varsaymaktadır (Kutu 10.4).

KUTU 10.4 Mahkumun çıkmazı: Oyun teorisini kullanarak işbirliği ve çatışmayı inceleme

Robert Trivers (1971), akraba olmayanların etkileşimlerinde karar verirlerken karşı karşıya kaldıkları problemleri, matematikte klasik bir problem olan oyun teorisiyle neredeyse aynen canlandırılabileceğini fark etmiştir. Oyun teorisindeki ana fikir, oyundaki herhangi bir hareketin sonuçlarının şarta bağlı olmasıdır: Bir hareketten dolayı ortaya çıkan sonuç veya kazanç-kayıp, rakip tarafından yapılan harekete bağlıdır. Oyunda, oyuncular zıt stratejiler izlediklerinde sonuçları ölçme ve hangi stratejinin en iyi çalıştığını karar vermede oyun teorisi bir yol sağlar.

Oyun teorisi, 1940'larda poker ve satranç gibi oyunlarda zıt stratejileri incelemek için icat edilmiştir. Daha sonra bu yaklaşım, ekonomistlerce pazar ekonomisi ve iş rekabeti alanlarında çeşitli problemlere uygulanmıştır. John Maynard Smith (1974, 1982) evrimsel biyolojide hayvanlar arası mücadeleyi analiz etmede oyun teorisinin kullanımına öncülük etmiştir. Smith'in çalışmaları, gösteri ve savaş davranışı hakkında bir seri verimli çalışmaya esin kaynağı olmuştur (örneğin Sigurjonsdottir ve Parker 1981; Hammerstein ve Reichert 1988).

Trivers'ın işbirliğini incelemek üzere kullandığı oyun 'Mahkumun Çıkmazı' olarak adlandırılmaktadır. Mahkumun çıkmazı şu durumu modeller: Bir suçla ilgili suç ortağı olarak itham edilen iki mahkum ayrı ayrı hücrelere kilitlenir. Çekecekleri ceza, işbirliği yaparak masumiyetlerini devam ettirme veya birinin diğerini suçlamasına bağlıdır. Her bir mahkum diğerinin seçimini bilmeden kendi stratejisini seçmek zorundadır. Bu oyunda A oyuncusunun kazanç ve kayıpları aşağıdaki gibidir:

		Oyuncu B'nin hareketi	
		İ İşbirliği	**İh İhanet**
Oyuncu A'nın hareketi	**İ İşbirliği**	Ö (ödül) (işbirliğinden dolayı ödül—her ikisi de az hapis cezası alır)	E (enayi) (eğer partneri ihanet ederse enayi uzun hapis cezası alır)
	İh İhanet	Al (Aldatma) (aldatma—ihanet eden) daha az hapis cezası alır)	C (ceza) (karşılıklı ihanet için ceza—her ikisi orta uzunlukta bir hapis cezası alır)

Al > Ö > C > E ve Ö > (E + Al)/2'dir. Oyundaki en yüksek kazanç A ve B oyuncuları sessiz kalarak işbirliği yaptıklarında ortaya çıkar. Fakat A aldatıp B işbirliği yaptığında, A en iyisini yapmış olur. Eğer A ve B oyuncuları tek bir defa karşılaşır ve bir daha asla karşılaşmazlarsa her oyuncu için en iyi strateji ihanet etmektir.

Her iki oyuncu tekrar tekrar karşılaşırlarsa durum ne olur? Robert Axelrod ve William Hamilton (1981) mahkumun çıkmazı üzerine oldukça fazla atıf alan bir inceleme yaptılar. Oyunun bilgisayarda simule edilmiş hali üzerine, oyuncular için stratejilerini sunmak üzere dünyanın her yanından oyun kuramcılarını yarışmaya davet ettiler. Bu turnuvadaki her tur şu kazanç ve kayıplara sahipti: Ö = 3, Al = 5, E = 0, ve C = 1. Axelrod ve Hamilton her bir stratejinin sunulan bütün diğer stratejilere karşı oynamasına izin verdiler ve çok sayıda etkileşim sonrasında her birinin bire bir sonuçlarını hesapladılar. Kuramcıların çoğu komplike karar verme algoritmaları sundular, fakat her zaman kazanan kısasa kısas (KK-kısasa kısas) olarak adlandırılan en basit stratejiydi. KK oynayan bir birey işbirliği ile başlar ve sonra sadece rakibin bir önceki turda yaptığının aynısı ile karşılık verir. Bu strateji üç önemli özelliğe sahiptir: (1) asla ilk ihanet eden değildir, (2) ihanete anında misillemeyle karşılık vermeye hazırdır, (3) ihanete karşın, bir misilleme sonrasında yine işbirliği için gönüllüdürler.

Böylesi oyunların sonuçlarını analiz etmede araştırmacılar, kararlı evrimsel strateji (evolutionarily stable strategy) (KES) kavramını kullanırlar. Bir populasyonu oluşturan bireylerce kullanılan bir strateji, farklı bir stratejiyi benimseyen nadir bir mutant tarafından işgal edilemezse o strateji evrimsel olarak kararlı bir stratejidir. Axelrod ve Hamilton'un turnuvası, turnuvada yer alan diğer stratejilerle karşılaştırıldığında KK'nin evrimsel olarak kararlı strateji olduğunu göstermiştir. Bu araştırmaların ulaştıkları sonuç, akraba olmayan bireyler arasındaki işbirliği davranışının evrimine açıklama sunmaktadır. Lepistes ve dikenli balıklarla yapılan laboratuvar deneyleri, hayvanların birbirleriyle etkileşimlerinde gerçekten KK oynayabileceğini göstermektedir (bkz. Milinski 1996; Dugatkin 1998).

Trivers,

- her birey, tekrar tekrar aynı birey setiyle (gruplar kalıcıdır) etkileşim halindeyse;
- bir bireyin yaşamı boyunca çok sayıda fedakârlık fırsatı doğarsa;
- bireyler iyi bir hafızaya sahipse; ve
- potansiyel fedakâr bireyler simetrik durumlarda etkileşirlerse

Karşılıklı fedakârlık sadece sınırlı bir takım koşulların varlığında evrimleşebilir.

karşılıklı fedakarlığın evrimleşmesinin daha olası olduğunu belirtmektedir. Bu, etkileşim içindeki bireylerin kabaca eşit maliyete eşit kazanç şeklinde hareket edebildikleri anlamına gelmektedirler.

Buna göre, karşılıklı fedakârlığın uzun ömürlü, zeki, küçük gruplar halinde bulunan sosyal türler, grup dışına fazla çıkamayan ve grup savunması, besin arama ve diğer aktivitelerde yüksek derecede birbirine bağımlı olan sosyal türler için tipik olmasını bekleriz. Şiddetli baskınlık hiyerarşilerinin kural olduğu türlerde, karşılıklı evrimleşme olasılığı çok az olmadır. Böylesi sosyal sistemlerde, alt kademedeki bireylerin yaptıkları fedakâr bir davranışa karşılık, baskın bireylerden çok nadir olarak fayda temin edebilmektedir.

Bu özellikler temel alınarak, Trivers (1971, 1985; ayrıca bkz. Packer 1977) babunlar, şempanzeler ve insanlar gibi primatlarda gözlenen kooperatif davranışların çoğundan karşılıklı fedakârlığın sorumlu olduğunu ileri sürmüşlerdir. Gerçekten, Trivers, ahlaki saldırganlık, minnettarlık, suçluluk ve güven gibi insani duyguların karşılıklı fedakarlık yönünde işleyen seçilime cevap olarak evrimleşen adaptasyonlar olduğunu varsaymışlardır. Trivers, bu duyguların karşılıklı olarak fedakâr olan bireyler arasındaki işlemlerin idare edilmesinde kullanışlı bir "çetele tutma" mekanizması olarak işlev gördüğünü ileri sürmektedir.

Bununla birlikte, doğal populasyonlarda karşılıklı fedakârlığı çalışmak oldukça zordur. Örneğin, çoğu sosyal gruplarda akraba seçilimi ve karşılıklı fedakârlık birbiriyle etkileşim içindedir ve birbirlerini takviye etmeleri olasıdır. Bu durum her bir seçilim tipi etkisinin birbirinden bağımsız olup olmadığı ayrımını yapmada araştırmacıları zorlamaktadır. Ayrıca, bazı fedakâr davranışların uyum gücüne olan etkilerini ölçmek zor olabilir. Genç bir babun erkeği, dişiyi elde etmede yaşlı ve akrabası olmayan erkeğe yardım ettiğinde veya genç bir aslan savunak savunma grubuna katıldığında her bir katılımcının uyum gücü kazanç ve kayıplarını nasıl ölçebiliriz? Keza, fedakarlık davranışına verilen tepkiyi gözlemleme ve hatta bunun maliyet ve kazançlarını ölçme şansı nedir? Sonuç olarak, biyologların yanürün mutualizmi (by-product mutualism) olarak adlandırdıkları durum ile karşılıklı fedakârlığı birbirinden ayırmak güç olabilir. Yanürün mutualizmi az ya da çok eşit olarak her iki bireyin de kazancına olan bir işbirliği davranışıdır. Karşılıklılık ve mutualizm arasındaki kritik fark, karşılıklı fedakârlıktaki karşılıklı kazanç değişiminin ara (süre) ile ayrılmış olmasıdır.

Bu nedenlerden dolayı, karşılıklı fedakârlığı belgelendirmek evrim çalışan biyologlar için zordur. Hatta birçok biyoloğu, bu tip bir doğal seçilimin nadir olduğu şeklinde bir şüpheye düşürecek derecede zordur. Burada bugüne kadar yapılmış en sağlam çalışmalardan birini, vampir yarasalarda besin paylaşımını, inceleyeceğiz. Bu sistemde fedakâr davranış, emdiği kanı aç olana kusarak vermek şeklindedir. Fedakârlığın bedeli açlıktan ölme riskinde artış ve kazancı da açlıktan ölme riskinde azalış olarak ölçülebilir.

Vampir Yarasalarda Kan Paylaşımı

Gerald Wilkinson (1984), Costa Rica'daki bir çalışma alanında yaklaşık 200 vampir yarasadan (*Desmodus rotundus*) oluşan bir populasyon üzerinde çalışmıştır (Şekil 10.17). Bu türdeki temel sosyal ünite, 8-12 ergin dişi ve bunların bağımlı döllerinden oluşmaktadır.



Şekil 10.17 Vampir yarasalar Bu fotoğraf, bir ağaç kovuğunda tüneyen bir grup vampir yarasayı göstermektedir.

Bu grupların üyeleri genellikle alt gruplar halinde ağaçtan ağaca gidip gelseler de, gün boyunca sık sık ağaç oyuklarında birlikte tünerler (Wilkinson'ın çalışma sahasında toplam 14 tünek ağacı vardı). Bu sosyal yapının bir sonucu olarak, populasyondaki çoğu bireyler günlük olarak bir aradadırlar. Ancak, bireyler arasındaki birliktelik derecesi oldukça değişkendir. Wilkinson, populasyondaki her bir yarasa çifti arasındaki birliktelik derecesini bir tünekte kaç kez birlikte görüldüklerini sayıp, bunu gözlenen toplam birlikte tüneme sayısına bölerek hesapladı.

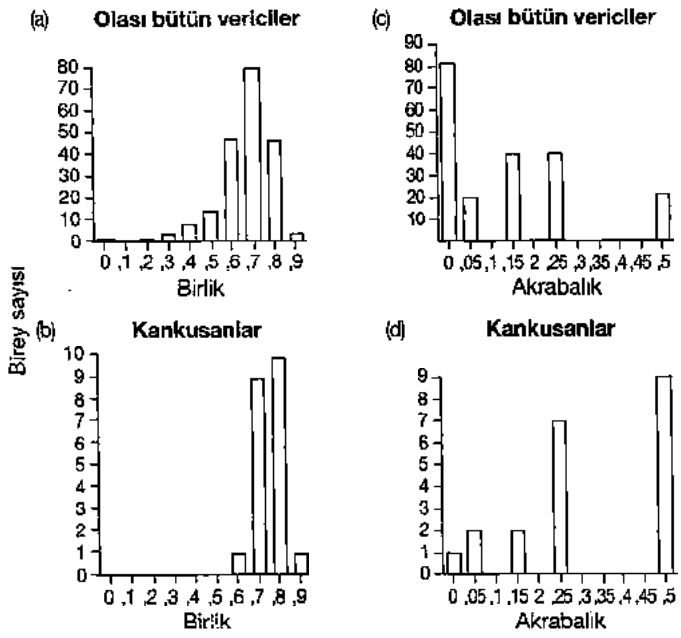
Wilkinson, dörtbuçuk yılı aşkın bir sürede, çalışma alanındaki hemen bütün bireyleri yakalayarak ve tek tek işaretlemeyi pedigri analizi yaparak akrabalık katsayılarını hesaplamayı başarabilmiştir. En eksiksiz verilerini toplamış olduğu dişi grubunda, bireyler arasındaki ortalama r değeri 0,11'di (kuzenler arası r değerinin 0,125 olduğunu hatırlayınız).

Birlik ve akrabalık kombinasyonundaki çeşitlilik fedakârlığın evrimi hakkında ilginç sorular akla getirmektedir. Vampir yarasalar, fedakâr davranışı, elde ettikleri kanı birbirlerine kusarak gerçekleştirirler. Kan olan yemeğin elde edilmesi zor olduğundan, bu besin paylaşımı önemlidir. Vampirler kendilerine yemek sağlayabilecek sığır ve at gibi iri memelileri aramak için gece tüneklerinden ayrılırlar. Ancak, avları tedbirlidir ve genç yarasaların %33'ünün ve erginlerin %7'sinin bir gecedeki kan emme girişimi başarısızlıkla sonuçlanır. Wilkinson, besin alamayan yarasaları yakalayıp, bunların ağırlık kayıplarını çalışığında, peş peşe üç gece besin elde edemeyen yarasaların açlıktan dolayı ölme olasılıkları olduğunu gösterebilmiştir.

Vampir yarasalar kandan oluşan yemeklerini paylaşarak karşılıklı yardımlaşma içindedirler. Bunlar, genellikle paylaşımı yakın akrabaları ya da daha sonra karşılıklı yardımlaşma içinde olabilecek yuvadaşlarıyla yaparlar.

Populasyondaki bireyler arasındaki birlik derecesi ve akrabalık derecesi değişken olduğundan, bu sistemi ya karşılıklı fedakârlık ya da akraba seçilimi işletiyor olabilir. Wilkinson, sistemde hem karşılıklı fedakarlığın hem de akraba seçiliminin yer aldığını gösterebilmiştir. Çalışması süresince 110 kusma olayına şahit olmuştur. Bunların 77'si ana–yavru arasında olup yavru bakımının bilinen örnekleridir. Kalan diğer 33 olayın 21'inde, Wilkinson aktör ve alıcının hem r derecesi hem de birlik derecesini biliyordu ve her iki değişkenin de etkisini inceleyebilirdi. Wilkinson kusma olasılığı tahmininde hem birlik derecesinin hem de akrabalık derecesinin istatistiksel olarak önemli etkisi olduğunu keşfetti (Şekil 10.18). Vampir yarasalarda, bir yarasanın diğerini kan kusarak beslemesi rastgele değildir. Akrabalara ya da akraba olmayan birlikte sık tünediği tünekdaşlarına kan kusma olasılığı çok daha yüksektir.

Yarasaların karşılıklı ilişkisini doğrulamak için, Wilkinson dokuz bireyi birkaç hafta boyunca bir kafeste tutarak her gece bir bireyin besin almasını engelledi ve deney boyunca kimin kime kan kusarak beslediğini kaydetti. İstatistiksel testler, aç bireylerin kafesdaşlarından rastgele besin aldıkları şeklindeki sıfır hipotezi ret etmekteydi ve aksine aç bireylerin daha önce besin verdikleri bireylerden kan alma olasılığı çok daha yüksekti. Bu sonuç, vampir yarasaların karşılıklı olarak fedakâr olduklarını doğrulamaktadır.



Şekil 10.18 Vampir yarasalarda birlik, akrabalık ve fedakârlık Bu histogramlar Gerald Wilkinson'un çalışma sahasındaki; yarasa çiftlerinin (a) tünekteki bütün potansiyel kan vericilerin birlik derecesine, (b) bir ana–döl akrabalığı olmayan kan paylaşan çiftlerin birlik derecesine, (c) tünekteki bütün potansiyel kan vericilerin akrabalık katsayılarına, ve (d) ana–döl akrabalığı olmayan kan paylaşan çiftlerin akrabalık katsayılarına karşılık toplam yarasa çiftlerinin sayılarını göstermektedir. Bu şekillerin verdiği görsel izlenim, kan kusanların genel populasyondan ziyade, akrabalarına veya tünekdaşlarına kan vermelerinin daha olası olduğudur. Bu durum istatistiksel prosedürle de (Stepwise logistic regression analizi) doğrulanmaktadır. Hem akrabalık hem de birlik kan paylaşma olasılığında etkilidir. Wilkinson (1984)'dan.

Aslanlarda Savunak Savunması

Aslanlar (*Panthera leo*, Şekil 10.19) kedigiller içinde sosyal gruplar halinde yaşayan tek türdür. Aslan kümeleri olarak adlandırılan bu gruplar 3- 6 akraba dişi, bunların yavruları ve bir erkek koalisyonundan oluşur. Erkekler çoğunlukla birbirleriyle akraba olup kümedeki dişilerle akrabalıkları yoktur (Packer ve Pusey 1982; Packer vd. 1991). Erkekler, kümeye saldıran ve kümeyi ele geçirmeye çalışan diğer erkek koalisyonlarına karşı kendilerini savunmak için işbirliği yaparlar. Eğer küme ele geçirilirse yeni gelen erkekler çoğunlukla kümedeki genç yavruları öldürür (bkz. Seksiyon 9.2).

Dişiler, yavru öldürme saldırılarına karşı koymada, yavru emzirmede, yakalaması zor olan avları yakalamada (aslanlarda avlanmanın çoğunu dişiler yapar) ve komşu kümelerdeki dişilerin baskınlarına karşı küme savunağını savunmada, aralarında işbirliği yaparlar (Packer ve Pusey 1983, 1997). Özellikle kümedeki dişiler işbirliği yapmazlarsa, davetsiz misafirlerle yapılan savaş tehlikelidir. Soliter aslanlar, genellikle karşılaştıkları aynı cinsiyetten aslanlar tarafından öldürülür.



Şekil 10.19 Afrika aslanları Dişi aslanlar tanımadıkları başka dişi aslanların kükremelerini duyduklarında, savunaklarından sesin kaynağına doğru hareket ederler. Harekete öncülük eden aslan, sık sık geriye dönüp kümenin geride oyalanan üyelerine bakar.

Robert Heinsohn ve Craig Packer (1995), savunağı tehdit eden yabancı dişilerin baskınları sırasında yapılan işbirliğini incelemek için küme savunakları etrafına yakın yerlere hoparlörler yerleştirerek, küme üyelerine yabancı dişilerin kayıt edilmiş kükremeleri dinlettiler. Kümenin dişileri hoparlörlerin yanına kadar gelerek tepki vermişlerdir; hatta hoparlörün yanına doldurulmuş aslanlar konmuş ise onlara da saldırmışlardır. Ayrıca, aslanlarda buna alışkanlık oluşmamış ve deney her tekrarlandığında aynı tepkiyi vermişlerdir. Sonuç olarak, Heinsohn ve Packer çok sayıda deneme sonrasında dişilerin tehditlere nasıl tepki verdiklerini ölçmeyi başarmışlardır. Bu araştırmacılar, bir bireyin kümenin orijinal yeri ile hoparlörün bulunduğu yer arasındaki orta noktaya ne kadar sürede ulaştıklarını kayıt etmenin yanında, her bir birey ile lider arasında orta noktaya ulaşma zamanındaki farklılıkları hesaplamış, kümedeki bireylerin orta noktaya ulaşma sıralamalarını belirlemiş ve bir dişinin kaç kez geriye dönerek kümenin gerisinde oyalanan dişilere göz attığını saymışlardır. Araştırmacılar, sekiz farklı kümeyi çalışarak dişilerin tepkileriyle ilgili veriler toplamışlardır.

İstatistiksel analizler, tepki şiddetinde kümedeki dişiler arasında anlamlı farklılıklar olduğunu göstermiştir. Her kümede bazı dişiler her zaman öncü iken diğerleri arkada oyalanırlar. Kimi dişiler şartlı stratejileri benimsemiştir: Heinsohn ve Packer, çok dişili kükreme (sürüye olan tehdit daha büyük demektir) kayıtlarını kümeye dinlettiklerinde oyalanan dişilerin öncü(ler)e daha sık yardımcı olduklarını gözlemişlerdir. Çoklu kükremeler dinletildiğinde bile, diğer bazıları halen arkada oyalanmaktaydı. Bu farklılıklar, dişilerin vücut büyüklüğü veya yaşı ya da kümenin diğer üyeleriyle olan akrabalık katsayıları ile ilişkili değildi.

Aslanlarda grup savunma dinamiği halen akraba seçilimi veya karşılıklı fedakârlık teorileri ile açıklanmayı beklemektedir.

Bu sonuçlar, hem karşılıklı fedakârlık hem de kapsamlı uyum gücü teorileri açısından çelişkilidir. Neden liderler arkada oyalananlara hoşgörü gösterirler? Daha önce geliştirmiş olduğumuz teoriye göre bunlar cezalandırılmalıdır. Fakat, liderlerin bunları tehdit ettiği ya da yararlardan mahrum bıraktığı hiç gözlenmedi. Örneğin, takip edenler ona yetişene kadar öncülüğe devam etti. Liderler arkalarına göz attılar ve oyalananları bilir göründüler, ama hoparlöre doğru hareketlerine devam ettiler.

En basit cevap aslanlar arasında fedakâr ve karşılıklı olmayan stratejiler kombinasyonun neden var olduğunu bilmediğimizdir. Konu ile ilgili önde gelen ve halen sınanması gereken hipotez, arkadan izleyen aslanların bir yolla (örneğin, ekstra avlanma gücü veya süt üretimi) öncülere uyum gücü kazançları sağladığı şeklindedir: Fakat, aslanlar arasındaki sosyal iletişimin şu anki teorinin öngörülerinden çok daha karmaşık olduğu açıktır.

Özet

Bireylerin birbirleriyle olan etkileşimlerinde uyum gücü açısından 4 sonuç olasıdır: işbirliği, fedakârlık, bencillik ve kindarlık. Son zamanlardaki iki önemli gelişmeye kadar fedakârlığın evrimi evrimsel biyolojinin en büyük paradokslarından biriydi:

1. William Hamilton, $Br - C > 0$ olduğunda fedakârlık geninin yaygın hale gelebileceğini matematiksel olarak göstermiştir. Burada; B hayatta kalan yavru sayısıyla ölçülen alıcı kazancını, r aktör ve alıcı arasındaki akrabalık katsayısını ve C aktörün maliyetini ifade etmektedir. Hamilton kuralı göz önüne alındığında akraba seçilimi fedakâr davranışla sonuçlanır.
2. Robert Trivers karşılıklı fedakârlık teorisini geliştirmiştir. Eğer fedakâr bir davranışın alıcıya sağladığı kazanç büyük ve aktöre olan maliyeti küçükse ve da-

ha sonra alıcı bunun karşılığını aktöre ödüyorsa akraba olmayan bireyler arasında da fedakârlık evrimleşebilir.

Akraba seçilimi, yer sincaplarının alarm çağrısı ve kuşlardaki yardım davranışı gibi olguları açıklamaktadır. Eğer etraflarında yakın akrabalar varsa, yer sincabı bireyleri, alarm çağrısı vererek riske girmede daha isteklidirler. Beyaz alınlı arıkuşlarında, 1 yaşına gelmiş bireyler öncelikle yakın akrabalarının (genellikle ebeveynlerinin) yuvalarında kalarak yardım ederler.

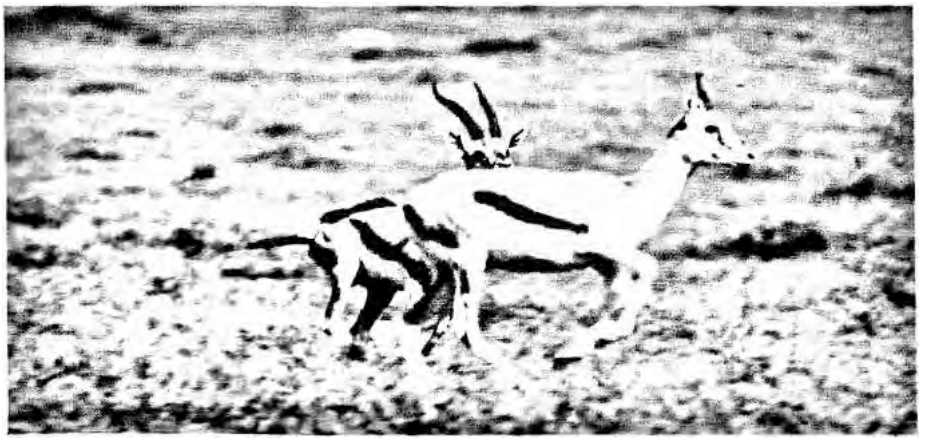
Akraba seçilimi, zarkanatlılar ve çıplak köstebeklerdeki ösosyalliğin evrimini açıklamada da önemli olmuştur. Filogenetik analizler yuva yapımı ve gelişmiş yavru bakımının karıncalar, yaban arıları ve balarılarındaki üreme fedakârlığının evrimi için bir ön koşul olduğunu göstermektedir. Bu gruplarda bireylerin kendi başlarına başarılı şekilde çoğalmaları olası değildir, dolayısıyla üreme fedakârlığı akraba seçilimi tarafından desteklenir. Karınca ve balarıları gibi zorunlu ösosyal gruplarda, yumurta bırakan kraliçeler ile kısır işçiler arasındaki akrabalık asimetrileri cinsiyet tayinindeki haplodiployit sistemden kaynaklanır ve döllerin cinsiyet oranında keskin zıtlıklara yol açar. Bununla birlikte, *Polistes* yaban arılarında yardım davranışı istemlidir. Polisteslerde, yuvadaşlarına göre vücut büyüklükleri ve akrabalık katsayılarına bağlı olarak, dişiler yuvaya yardım edebilir ya da etmeyebilir. Çıplak köstebeklerde ösosyallik kraliçenin fiziksel baskınlığı ve bireyler arasında çok yüksek akrabalık katsayılarının olmasına yol açan yaygın soyiçi üreme tarafından desteklenmektedir.

Ebeveyn–yavru ve kardeş çatışmaları, aile içindeki bireylerin uyum gücü çıkarları çakıştığında ortaya çıkar. Ebeveynler her bir dölüne genetik olarak eşit oranda akrabadır, fakat yavruların kendilerine olan akrabalıkları kardeşleri ile olan akrabalıklarından daha fazladır. Genç memeliler kendilerine, kardeşlerinden daha fazla kaynak ayrılmasını istediklerinden sütten kesme çatışması görülür; eğer kardeş öldüren besin rekabetini ortadan kaldırarak, bir kardeşi öldürmenin dolaylı uyum gücüne üstün gelecek şekilde yeterli doğrudan uyum gücü kazançları elde edebiliyorsa, kardeş öldürme görülür. Eğer en azından bir yavrunun yaşamasını olası kılacaksa, ebeveynler kardeş öldürmeyi kabullenebilirler.

Vampir yarasalarda besin paylaşımını açıklamada karşılıklı fedakârlık oldukça başarılı olmuştur. Karşılıklı fedakârlık aslan kümelerindeki dişilerin birbirleriyle olan etkileşimlerinde de yer alıyor olabilir. Ancak, işbirliğinin ne zaman fedakârlıktan, ne zaman akraba seçiliminden ya da ne zaman mutualizmden kaynaklandığını ayırt etmek genellikle zordur.

Sorular

1. Ergin arıkuşları yardımcı varlığında, yardımcının olmadığı duruma göre, 0,3 daha fazla yavru büyütebildiğini varsayın. Bu durumda, erkek arıkuşlarının babalarının tacizine boyun eğmelerini mi yoksa karşı koyma eğiliminde olmalarını mı beklerdiniz? Çıkarsamanızı açıklayınız.
2. Bir Thomson ceylanı, kendilerini gözleyen bir çitayı fark ettiğinde, genellikle "stotting" denen sert ayak hareketleri ile aşağı yukarı zıplamaya başlar (Şekil 10.20). Bir hipoteze göre, bu zıplama yer sincaplarının alarm çağrılarındaki gibi, avcının varlığından akrabaları haberdar edebildiği için evrimleşmiştir. Caro (1986) bu davranışın ceylanın saldırıya uğrama riskini artırmadığını bildirmektedir. Aslında ceylan bu şekilde zıplamaya başladığında genellikle çitalar avdan vazgeçerler. Yer sincabı için olan C (alarm çağrısı maliyeti) ile ceylan için olan C'nin (zıplama maliyeti) farkı nedir? "Stotting"şeklindeki zıplamanın fedakâr



Şekil 10.20 Sert zıplama hareketi (stotting yürüyüşü) yapan bir Thomson ceylanı (R. D'Estes/Photo Researchers, Inc.)

bir davranış olması olası mıdır? Bunu akılda tutarak, etrafta başka ceylanlar olmadığında bir ceylanın bu zıplamayı yapıp yapmayacağı hakkında bir tahminde bulunun ve tahmininizin doğruluğunu görmek için Caro'nun makalelerine bakınız.

Caro, T. M. 1986. The function of stotting in Thomson's gazelles: Some tests of the hypotheses. *Animal Behaviour* 34: 663–684.

Caro, T. M. 1994. Ungulate antipredator behaviour: Preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour* 128: 189–228.

3. Çoğunlukla, benekli sırtlanların yavruları doğar doğmaz kavgaya başlarlar ve genellikle yavrulardan biri ölür. Ana sırtlan bir müdahalede bulunmaz. Böyle bir davranış nasıl evrimleşmiş olabilir? Örneğin, kazanan kardeşin penceresinden baktığımızda, kardeş öldürmenin evrimi lehinde olacak şekilde, *B* (kardeş öldürmenin kazancı) *C*'ye (kardeş öldürmenin maliyeti) göre ne olmalıdır? Ebeveyn tarafından baktığımızda, ebeveynin müdahale etmesinden ziyade sessizce seyretmesi durumu için *B*, *C*'ye göre ne olmalıdır? [Benekli sırtlanların olağan olmayan sosyal sistemleri hakkında daha fazla bilgi için Frank (1997)'ye bakınız ve yabani sırtlanlarla yapılan son çalışmalarla ilgili bilgiler için Golla vd. (1999)'a bakınız].

Frank, Laurence G. 1997. Evolution of genital masculinization: Why do female hyaenas have such a large 'penis'? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 58–62.

Golla, W., H. Hofer, and M. L. East. 1999. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: Effect of maternal nursing, sex and age. *Animal Behaviour* 58: 715–726.

4. Mavi alakarga (*Cyanocitta cristata*) bireyleri tanımada Amerikan ardıçkuşlarından (*Turdus migratorius*) daha iyi gibi görünmektedir. Yapılan bir çalışma, Amerikan ardıçkuşlarıyla birlikte yetiştirilen mavi alakargaların yabancı ardıçkuşlarını ayırt etmede ardıçkuşlarının kendilerinden daha iyi olduklarını göstermiştir (Schimmel ve Wasserman 1994). Bu türlerin akraba seçilimi ve karşılıklı fedakârlık (ya da her ikisi) durumları yönüyle farklılık göstereceklerini düşünür müsünüz? Neden?

Schimmel, K. L. and F. E. Wasserman. 1994. Individual and species preference in two passerine birds: Auditory and visual cues. *Auk* 111: 634–642.

5. Bu bölümün ilk paragrafı avcıyı kovmada işbirliği (mobbing- sürü halinde hücum etme) yapan ve kardeşlerinin büyütülmesinde ebeveynlerine yardım eden kargalardan söz etmektedir. Hangi davranış mutualistiktir ve hangi davranış akraba seçilimi tarafından desteklenir? Bazı populasyonlardaki bazı kargalar yuvada yardımcı olarak kalırken diğer bazılarının kendi yuvalarını yapmalarının nedenini açıklamak için bir hipotez önerin.

6. Biyolog J.B.S. Haldane, bir seferinde, barda arkadaşlarına akraba seçilimini anlatıyordu. Bir zarf üzerine bazı hesaplamalar karaladı ve iki kardeş ya da sekiz kuzeni için ölmeye gönüllü olabileceğini söyledi. Haldane'nin gerekçeleri neler olabilir? Açıklayınız.

7. Ebeveyn– yavru çatışmasıyla ilgili olan Şekil 10.14'e bakınız. Genel anlamda, neden dişilerin davranışı evrimleşmiş olsun ki, *B/C* oranı 1'in altına düştüğünde anaların sütten kesmeye başlasın? (*İpucu*: sütten kesmeyi çok erken ve çok geç başlatan anaların üreme başarılarını göz önüne alın). Eğer ana yaşamı boyunca tek bir yavru verebiliyorsa, sütten kesme çatışmasının dönemi nasıl değişirdi?

8. Metinde, zarkanatlılarda ösosyalliğin birbirinden bağımsız olarak birçok kez evrimleştiği ileri sürülmektedir. Bu saptamanın kanıtı nedir? Eğer bu saptama doğru ise karıncalar, balarıları ve yaban arılarındaki ösosyallik hangi anlamda bir daralan evrim örneği olabilir? (Bölüm 9'a bakınız).

9. Aslanlarda savunak savunmasına katılmayan dişilerin, savunak savunucularının yavrularına süt vererek karşılık verdikleri hipotezini nasıl sınardınız? Hipotezin öngörülerini ve toplamanız gereken veri tiplerini listeleyiniz.

10. Ev serçeleri çoğunlukla başarılı şekilde iki kuluçka üretirler. Erkekler, ilk kuluçkadaki yavruları kısa bir süre beslerlerken ikinci kuluçkadakileri çok daha uzun süre beslerler [daha fazla bilgi için Hegner ve Wingfield (1986)'a bakınız]. Neden erkekler ilk kuluçkadaki yavruları ikincidekilerden daha az beslerler? [*İpucu*: kuluçkayı besleme maliyeti olan *C*'deki değişmeyi dikkate alın]. Hipotezinizi nasıl sınardınız? Bu durum memelilerdeki sütten kesme çatışmasına nasıl benzer olabilir?

Hegner, R. E. and J. C. Wingfield. 1986. Behavioral and endocrine correlates of multiple brooding in the semicolonial house sparrow *Passer domesticus*. I. Males. *Hormones and Behavior* 20: 294–312.

11. İnsan kültüründe, ösosyallik mi yoksa yuvada yardımcı olma sistemimi daha yaygındır (ösosyalliğin üç koşuluna tekrar bakınız, insan kültüründe buna uyan herhangi bir durumun bulunduğunu düşünüyor musunuz?). Sosyal hayvanlarda, ösosyalliğin mi yoksa yuvada yardımcı olma sisteminin mi daha yaygın olduğunu düşünüyorsunuz? Neden?

12. Sıklıkla insan kardeşler arasında, tipik olarak ergenlikle birlikte azalan şiddetli bir kardeş rekabeti vardır. Bu model için bir evrimsel açıklama önerin.

Kaynak Araştırması

13. Bu bölümün tümünde sosyal etkileşimlerin uyum gücü sonuçlarına yoğunlaştık ve ilk aşamada organizmaların neden grup halinde yaşadıkları konusuna pek değinmedik. Sosyal yaşamın avcılara karşı grup halinde savunma

gerekliliği, grup halinde beslenmenin yararları, bağımlı yavrunun uzun dönemli bakım ihtiyacı gibi faktörlerce nasıl desteklendiği öğrenmek için aşağıdaki çalışmalara bakınız:

Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325–383.

Packer, C., D. Scheel, and A. E. Pusey. 1990. Why lions form groups: Food is not enough. *American Naturalist* 136: 1–19.

14. Bu bölüm, uyum gücü maliyeti işin içine girdiğinde neden işbirliği davranışının evrimleşebileceğini açıklayan teoriler üzerinde durduğu için, mutualizmin evrimine pek değinilmedi. Akraba seçilimi ve karşılıklı fedakârlığın yol açmadığı işbirliği davranışları için aşağıdaki çalışmalara bakınız.

McDonald, D. B., and W. K. Potts. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-breeding bird. *Science* 266: 1030–1032.

Watts, D.P. 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 43–55.

15. Birçok model ve deney (bazıları denek olarak kolej öğrencilerini kullanmıştır), kısasa kısas (KK) stratejisindeki belli varyasyonların bireyler arasındaki etkileşimlerde oldukça başarılı olduğunu göstermektedir. Bununla ilgili literatür için bakınız:

Wedekind, C., and M. Milinski. 1996. Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma: Pavlov versus generous tit-for-tat. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 2686–2689.

Roberts, G., and T. N. Sherratt. 1998. Development of cooperative relationships through increasing investment. *Nature* 394: 175–179.

Kaynaklar

Alexander, R. D., K. M. Noonan, and B.J. Crespi. 1991. The evolution of eusociality. In P.W. Sherman, J.U.M. Jarvis, and R.D. Alexander. *The Biology of the Naked Mole Rat.* Princeton, NJ: Princeton University Press, 3–44.

Anderson, D. J., and R. E. Ricklefs. 1995. Evidence of kin-selected tolerance by nestlings in a siblicidal bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 163–168.

Axelrod, R., and W. D. Hamilton. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211:1390–1396.

Bartz, S. H. 1979. Evolution of eusociality in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76:5764–5768.

Betzig, L. L., and P. W. Turke. 1986. Parental investment by sex on Ifaluk. *Ethology and Sociobiology* 7:29–37.

Bourke, A. F. G., and N. R. Franks. 1995. *Social Evolution in Ants.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Brown, J. L. 1987. *Helping and Communal Breeding in Birds.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Brown, J. L., and A. Eklund. 1994. Kin recognition and the major histocompatibility complex: An integrative review. *American Naturalist* 143: 435–461.

Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358–360.

Crozier, R. H., and P. Pamilo. 1996. *Evolution of Social Insect Colonies.* Oxford: Oxford University Press.

Darwin, C. 1859. *The Origin of Species.* London: John Murray.

Duffy, J. E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* 381: 512–514.

Dugatkin, A. L. 1998. *Cooperation among animals.* Oxford: Oxford University Press.

Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 305–315.

Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1991. Breeding biology of white-fronted bee-eaters at Nakuru: The influence of helpers on breeder fitness. *Journal of Animal Ecology* 60: 309–326.

Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1992. Parent–offspring conflict and the recruitment of helpers among bee-eaters. *Nature* 356:331–333.

Emlen, S. T., P. H. Wrege, and N.J. Demong. 1995. Making decisions in the family: An evolutionary perspective. *American Scientist* 83: 148–157.

Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection.* Oxford: Clarendon Press.

Godfrey, H. C. J. 1995. Evolutionary theory of parent–offspring conflict. *Nature* 376: 133–138.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1–16.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17–52.

Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477–488.

Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in the social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 193–232.

Hammerstein, P., and S. E. Riechert. 1988. Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of the spider *Agelenopsis aperta*. *Evolutionary Ecology* 2: 115–138.

Hegner, R. E., S. T. Emlen, and N. J. Demong. 1982. Spatial organization of the white-fronted bee-eater. *Nature* 298: 264–266.

Heinsohn, R., and C. Packer. 1995. Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. *Science* 269: 1260–1262.

Honeycutt, R. L. 1992. Naked mole-rats. *American Scientist* 80: 43–53.

Hunt, J. H. 1999. Trait mapping and salience in the evolution of eusocial vespid wasps. *Evolution* 53: 225–237.

Keller, L., M. Milinski, M. Frischknecht, N. Perrin, H. Richner, and F. Tripet. 1994. Spiteful animals still to be discovered. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 103.

Lougheed, L. W., and D. J. Anderson. 1999. Parent blue-footed boobies suppress siblicidal behavior of offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 11–18.

Manning, C. J., E. K. Wakeland, and W. K. Potts. 1992. Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition. *Nature* 360: 581–583.

Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209–221.

Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games.* Cambridge: Cambridge University Press.

Michener, C. D. 1969. Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* 14: 299–342.

Milinski, M. 1996. By-product mutualism, tit-for-tat reciprocity and cooperative predator inspection: A reply to Connor. *Animal Behaviour* 51: 458–461.

Mock, D. W., and G. A. Parker. 1997. *The evolution of sibling rivalry.* Oxford: Oxford University Press.

Nonacs, P., and H. K. Reeve. 1995. The ecology of cooperation in wasps: Causes and consequences of alternative reproductive decisions. *Ecology* 76: 953–967.

Oldroyd, B. P., M. J. Clifton, S. Wongsiri, T. E. Rinderer, H. A. Sylvester, and R. H. Crozier. 1997. Polyandry in the genus *Apis*, particulary *Apis andreniformis. Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 17–26.

Oldroyd, B. P., M. J. Clifton, K. Parker, S. Wongsiri, T. E. Rinderer, and R. H. Crozier. 1998. Evolution of mating behavior in the genus *Apis* and an estimate of mating frequency in *Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America* 91: 700–709.

Packer, C. 1977. Reciprocal altruism in *Papio anubis. Nature* 265: 441–443.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: Kin selection or game theory? *Nature* 296: 740–742.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1983. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *American Naturalist* 121: 716–728.

Packer, C., and A. E. Pusey. 1997. Divided we fall: Cooperation among lions. *Scientific American* 276 (May): 52–59.

Packer, C., D. A. Gilbert, A. E. Pusey, and S. J. O'Brien. 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature* 351: 562–565.

Page, R. E. Jr., and R. A. Metcalf. 1982. Multiple mating, sperm utilization, and social evolution. *American Naturalist* 119: 263–281.

Pamilo, P. 1984. Genetic relatedness and evolution of insect sociality. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 241–248.

Peters, J. M., D. C. Queller, V. L. Imperatriz-Fonseca, D. W. Roubik, and J. E. Strassmann. 1999. Mate number, kin selection and social conflicts in stingless bees and honeybees. *Proceedings of the Royal Society of London,* Series B 266: 379–384.

Pfennig, D. W., and P. W. Sherman. 1995. Kin recognition. *Scientific American* 272: 98–103.

Queller, D. C. 1989. The evolution of eusociality: Reproductive head starts of workers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 3224–3226.

Queller, D. C., and K. F. Goodnight. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 258–275.

Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* 48: 165–175.

Reeve, H. K. 1992. Queen activation of lazy workers in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Nature* 358: 147–149.

Reeve, H. K., D. F. Westneat, W. A. Noon, P. W. Sherman, and C. F. Aquadro. 1990. DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 2496–2500.

Reeve, H. K., J. M. Peters, P. Nonacs, and P. T. Starks. 1998. Dispersal of first "workers" in social wasps: Causes and implications of an alternative reproductive strategy. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 13737–13742.

Reeve, H. K., and P. W. Sherman. 1991. Intracolonial aggression and nepotism by the breeding female naked mole-rat. In P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander, eds. *The Biology of the Naked Mole Rat.* Princeton, NJ: Princeton University Press, 337–357.

Roisin, Y. 1994. Intragroup conflicts and the evolution of sterile castes in termites. *American Naturalist* 143: 751–765.

Sherman, P. W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* 197:1246–1253.

Sherman, P. W. 1980. The limits of ground squirrel nepotism. In George W. Barlow and J. Silverberg, eds. *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* Washington, DC: AAAS; and Boulder, CO: Westview Press, 505–544.

Sherman, P. W. 1981. Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:251–259.

Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and S. H. Braude. 1992. Naked mole rats. *Scientific American* 267: 72–78.

Sigurjónsdóttir, H., and G. A. Parker. 1981. Dung fly struggles: Evidence for assessment strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 219–230.

Stacey, P. B., and W. D. Koenig, eds. 1990. *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behaviour.* Cambridge: Cambridge University Press.

Sundström, L., M. Chapuisat, and L. Keller. 1996. Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: A test of kin selection theory. *Science* 274: 993–995.

Thorne, B. L. 1997. Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 27–54.

Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46: 35–57.

Trivers, R. L. 1974. Parent–offspring conflict. *American Zoologist* 14: 249–264.

Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution.* Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Trivers, R. L., and D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90–92.

Trivers, R. L., and H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249–263.

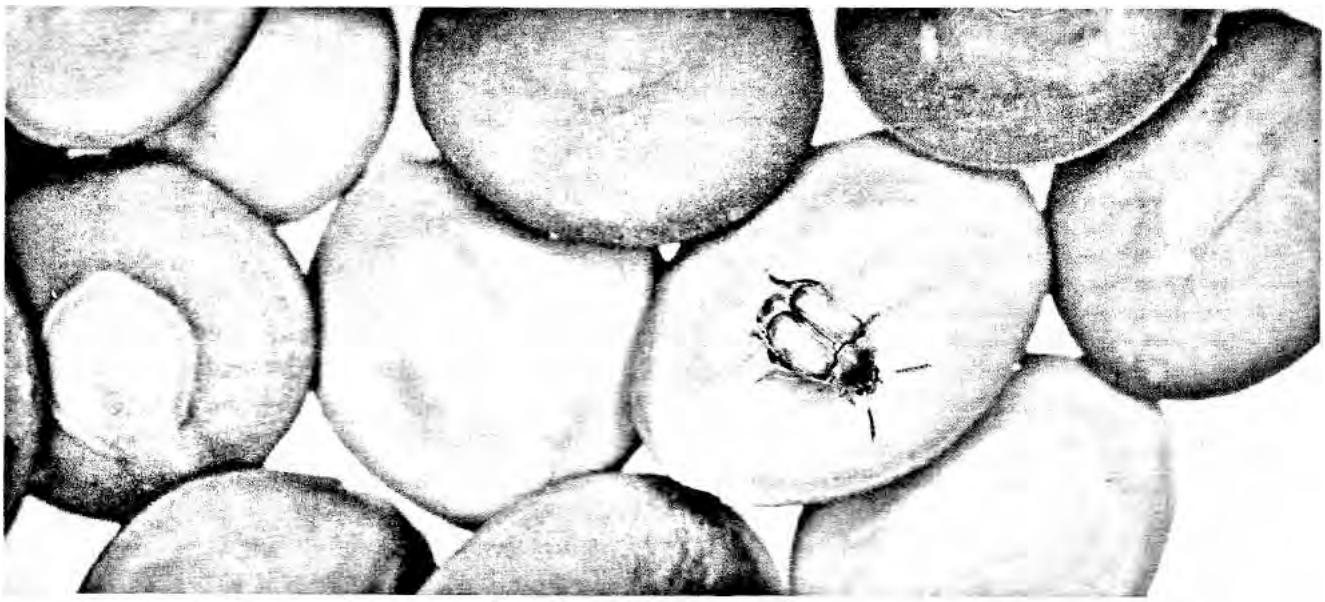
Werren, J. H. 1984. A model for sex ratio selection in parasitic wasps: Local mate competition and host quality effects. *Netherlands Journal of Zoology* 34: 81–96.

Wilkinson, G. S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* 308: 181–184.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

BÖLÜM 11

Yaşlanma ve Diğer Yaşam Öyküsü Karakterleri



Dişi bir tohum kınkanatlısı (*Stator limbatus*) akasya (*Acacia greggii*) ve mavi palo verde (*Cercidium floridum*) tohumlarına yumurta bırakabileceği uygun bir yer arıyor. (Timothy A. Mousseau, University of South Carolina).

DOĞAL SEÇİLİM YOLUYLA EVRİM, TÜM ORGANİZMALARI AYNI GÖREVİ YERİNE getirmek üzere düzenlemiştir: Üreme. Ancak, organizmaların üreme işlevi, kendi aralarında oldukça farklılık gösterir. Bu çeşitliliği birkaç örnekle açıklayalım:

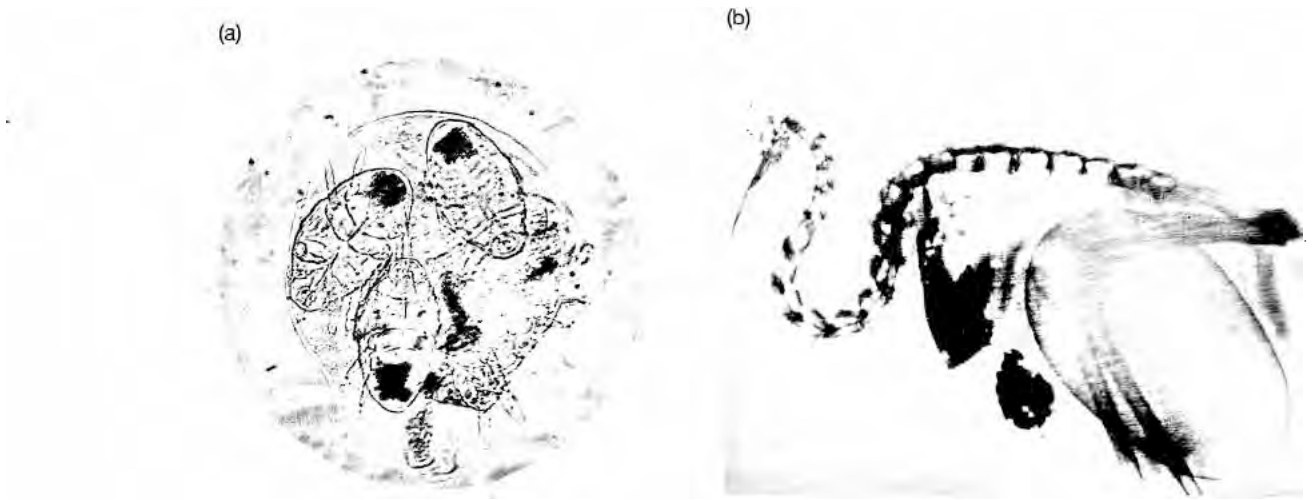
- Bazı memeliler erken erginleşir ve hızlı ürerlerken, diğerleri daha geç erginleşir ve yavaş ürerler. Örneğin, dişi tarla faresi (*Peromyscus maniculatus*) yaklaşık yedi haftada erginleşir ve yılda üç ya da dört kez yavru verirken, siyah ayılar (*Ursus americanus*) dört ya da beş yaşında erginleşir ve her iki yılda bir yavrulayabilir (Nowak 1991).
- Bitkilerde verimli dönem geniş bir dağılım sergiler. Kalifornia gelinciği (*Eschscholtzia californica*) gibi bazı bitkiler tek bir sezon yaşar ve çiçek açarlar. Siyah erik (*Prunus serotina*) gibi bazıları ise yıllarca her yıl çiçek açarlar.
- Bazı yumuşakçalar (çift kapaklılar) çok sayıda küçük yumurtalar verirken, bazıları daha az sayıda, ancak daha büyük yumurtalar üretirler (Strathmann 1987). Örneğin bir istiridye türü olan *Crassostrea gigas*, bir seferde her biri 50-55 µm çapında olan 10-50 milyon yumurta bırakır. Diğer taraftan, başka bir istiridye türü olan *Lasaea subviridis* ise, her seferinde her biri 300 µm çapında olan 100'den daha az sayıda yumurta bırakır.

Üreme stratejilerindeki çeşitliliğin anlamını açıklamaya çalışan evrimsel biyoloji dalı "yaşam öyküsü analizi" olarak adlandırılır.

Tamamen üreme için düzenlenmiş bir organizma doğumda olgunlaşan, sürekli olarak yüksek kaliteye sahip çok sayıda döl üreten ve sonsuza dek yaşayabilecek bir organizmadır. Richard Law (1979) böyle bir organizmayı "Darwin yaratığı" olarak adlandırmaktadır: Böyle bir organizma mevcut olsaydı, diğer tüm organizmaları yok eder ve sonuçta gezegen üzerindeki yaşamın tek hakimi olurdu. Ancak, böyle bir organizma, doğal seçilim yoluyla evrimin 3,8 milyar yıl sonrasında bile mevcut değildir. Böyle bir organizmanın oluşması da imkansızdır. Mevcut bazı organizmalar ideal üreme yeteneğine sahip böyle bir organizmanın özelliklerinden birini ya da diğerini bulundursalar da, böyle bir organizma olabilmek için gerekli tüm özelliklere sahip değildirler. Örneğin, ekin yumurta güvesi (*Adactylidium* sp.) dişisi doğduğunda ergin haldedir. Ayrıca bu dişiler, yumurtadan çıktıktan sonra analarının vücudunda erkek kardeşleri ile çiftleştikleri için döllenmiş olarak doğarlar (Elbadry ve Tawfik 1966; ayrıca bkz. Gould 1980). Ancak, bu dişiler yalnızca bir döl verirler ve yaşamları kısadır: Bu dişiler, vücudu içindeki yavruları tarafından yenmesi sonucunda dört gün içinde ölürler (Şekil 11.1a). Diğer bir örnek, yüksek kalitede yavrular üreten kahverengi kivi kuşu (Yeni Zelanda ve Avustralya'ya özgü bir kuş türü), (*Apteryx australis mantelli*)'dur (Taborsky ve Taborsky 1993). Dişi kiviler yaklaşık 3 kg ağırlığındadır ve 450 gr kadar ağırlıkta yumurtalar bırakırlar (Şekil 11.1b). Bu büyük yumurtalardan çıkan yavrular bir hafta içinde yeterli büyüklüğe ulaşırlar. Bununla birlikte, ebeveynler bu tipte yavruları sürekli ve çok sayıda üretmez. Dişinin kuluçkaya bırakılan iki yumurtadan her birini yapması bir aydan fazla sürer. Erkek kuş, yumurtaları yaklaşık üç ay kuluçkada tutar ve bu sürede vücut ağırlığının %20'sine yakınını kaybeder.

Organizmalar zaman ve enerjilerini kullanmada önemli uzlaşılar ile karşı karşıyadır.

Yumurta güvesi ve kivi örneklerinin gösterdiği gibi, fizik ve biyoloji kuralları önemli uzlaşıların gelişimini zorlar. Bir organizmanın üretebileceği enerji miktarı sınırlıdır ve biyolojik işlemler zaman alır. Bir aktivite için gereken enerji ve zaman, bu aktivite için ayrılmış olup, bu enerji ve zaman başka bir aktivite için kullanılamaz. Örneğin, bir birey enerjisini uzun süreli bir gelişim geçirmek için ayırabilir ve



Şekil 11.1 Ekstrem üreme stratejileri (a) Üç yumurta güvesi (*Adactylidium* sp.), analarını içten içe yedikten sonra boş kütikülayı terk etmeye hazırlanıyorlar. Ananın üyeleri alt sağ tarafta görünmektedir (180×). E.A. Elbardy ve M.S.F. Tawfik (1966)'den izin alınarak basılmıştır. Life cycle of the mite *Adactylidium* sp. (Acarina: Pyemotidae). A predator of thrips eggs in the United Arab Republic. *Annals of the Entomological Society of America* 59(3): 458-61, May 1996, sayfa 460, Şekil 6. (b) Bir yumurta bırakmaya hazırlanan dişi bir kahverengi kivi (*Apteryx australis mantelli*)'nin röntgeni (Otorohanga Kiwi House, New Zealand)

bu uzun süreli gelişim bu organizmanın daha büyük bir vücuda sahip olmasına, sonuçta daha fazla döl vermesine olanak sağlayabilir. Bununla birlikte, daha büyük bir vücuda sahip olmak bir bedel ile dengelenmiştir. Bireyin daha büyük bir vücuda ulaşmak için gelişim sürecini uzun tutması demek, bu bireyin avcılar, hastalıklar ya da kazalara bağlı risklerinin artması demektir. Bu nedenle, daha büyük vücut yapısına sahip olmak için gelişim süresini uzun tutan bir birey, belki de yeni nesiller oluşturmadan ölmek gibi bir risk ile karşı karşıya kalabilir. Karşılıklı uzlaşı kavramını Bölüm 8'de tanımlamış ve uzlaşıların uyumun evrimini nasıl sınırladığını tartışmıştık. Uyum gücünün bileşenleri arasında bir uzlaşının söz konusu olduğu durumlarda, doğal seçilimin yarar ve bedel arasında ideal bir denge kuracak şekilde, enerji ve zamanı ayıran ve böylece ömür boyu üreme başarısını maksimum hale getiren bireyleri korumasını bekleriz. Farklı dengeler, farklı çevrelerde en elverişli durumdadır. Çevresel varyasyonların, organizmalar arasındaki birçok yaşam öyküsü farklılığının da kaynağını oluşturacağı şüphesizdir.

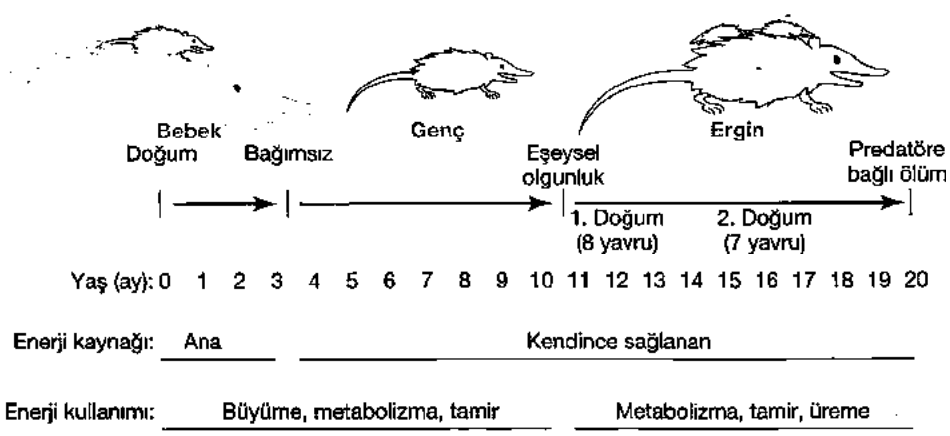
Yaşam öyküsünün evrimini incelemek için, aşağıda verilen sorular doğrultusunda, yararlar ve maliyetler ile uyum gücü uzlaşılarını analiz edeceğiz:

- Organizmalar niçin yaşlanır ve ölürler?
- Bir birey, belli bir yılda ne kadar yavru üretmelidir?
- Doğan yavruların her biri ne kadar büyüklükte olmalıdır?

Bu sorular bir bireyin uyum gücünün farklı özellikleri arasındaki dengeye dikkat çekmektedir. Yaşam öyküsü ile ilgili yeni bir çalışma alanı, aynı türden organizmalar arasındaki çıkar çatışmaları ve bu çıkar çatışmalarını yönlendiren evrimsel stratejileri analiz etmektir. Burada, erkek ve dişi ebeveynler arasındaki çıkar çatışmalarından ikisini kısaca tartışacağız. Son seksiyonda, genetik varyasyonların sürdürülmesi ve yaşam öyküsü ile ilgili evrimsel geçişleri göz önüne alarak, yaşam öyküsü analizini daha geniş bir evrimsel çerçevede ele alacağız.

11.1 Yaşam Öyküsü Analizlerinde Temel Konular

Yaşam öyküsü örneklerinden birisi, Seksiyon 11.2'nin sonunda yeniden değineceğimiz, Şekil 11.2'de verilen örnektir. Şekil, hipotetik olarak dişi bir keseli sıçanının (opossum) (*Didelphis virginiana*) yaşamını göstermektedir. Bir bebek olarak bu dişi, üç aydan biraz fazla bir süre için bakıma gereksinim duyar ve sütten kesildiğinde bağımsızlığını kazanır. Bu dişi, gelişimini birkaç ay daha sürdürür ve yaklaşık 10 aylık olduğunda eşeysel olgunluğa erişmiş olur. Bundan kısa süre sonra, bu dişi sekiz



Şekil 11.2 Hipotetik bir dişi Virginia keseli sıçanının (*Didelphis virginiana*) yaşamı Bu hipotetik dişi, Amerika Birleşik Devletlerinde yaşayan bir dişi Virginia keseli sıçanları için tipik olan yaşam öyküsünü göstermektedir (Austad 1988; 1993). Şekil Charnov ve Berrigan (1993)'dan hazırlanmıştır.

yavruluk ilk doğumunu gerçekleştirir. Aynı dişi, birkaç ay sonra bu kez yedi yavrudan oluşan ikinci doğumunu gerçekleştirir. Yirminci ayın sonuna geldiğinde, dişi bir avcı tarafından öldürülür.

Bu şekil, aynı zamanda, dişi keseli sıçanın hayatının farklı dönemlerinde sahip olduğu enerjisini nerelerden sağladığını ve sınırlı enerji kaynağını ayırdığı farklı işlevleri de göstermektedir. Dişi keseli sıçan, eşeysel olgunluğuna erişmeden önce enerjisini büyüme, vücut sıcaklığını düzenleme gibi metabolik fonksiyonlar ve doku hasarının onarılması için harcamıştır. Eşeysel olgunluğa eriştikten sonra ise büyümesini durdurmuş ve sahip olduğu enerjiyi metabolizma, tamir ve üreme için kullanmıştır.

Yaşam öyküsündeki değişimlere, enerji tahsisindeki değişimler neden olmaktadır.

Temel olarak, yaşam öyküleri arasındaki farklılıklar, enerji kullanım şeklindeki farklılıklarla ilgilidir. Örneğin, Şekil 11.2'de gösterilenden farklı bir dişi keseli sıçan, eşeysel olgunluğa daha erken ulaşmak için enerjisini büyümeye harcamayı daha erken yaşlarda durdurabilir ve bu strateji bir uzlaşıyı gerektirir: Dişi birey küçük vücutlu iken de eşeysel olgunluğa erişebilir, ki bu da daha küçük yavrular üretmek demektir. Başka bir dişi, eşeysel olgunluğa ulaştıktan sonra enerjisinin daha az bir bölümünü üremeye ve daha fazlasını ise tamir için harcayabilir ve bundan dolayı, dokularını daha iyi durumda tutabilir. Yine burada bir uzlaşı vardır: üremeye daha az enerji ayırmak daha küçük yavrulara sahip olmak demektir. Doğal seçilim, enerji paylaşımı ayarını, yaşam boyu toplam döl verimini maksimum hale getirecek şekilde yaşam öyküsü üzerine etki eder.

11.2 Organizmalar Niçin Yaşlanır ve Ölür?

Yaşlanma, doğal seçilim tarafından engellenebilir.

Yaşlanma ya da diğer bir ifade ile **senesens**, yaşamın son evrelerinde bireyin üreme verimliliği ve yaşama olasılığında bir azalmadır (Partridge ve Barton, 1993). Şekil 11.3, üç türe ait yaşlanma verilerini vermektedir: Bu veriler bir kuş, bir memeli ve bir böcek türüne aittir. Her üç tür de hem üretkenlik, hem de yaşayabilirlikte bir azalma göstermektedir. Başka her şey eşit olsa da, yaşlanma bireysel uyum gücünü azaltır. Bundan dolayı, yaşlanma doğal seçilim ile engellenecektir.

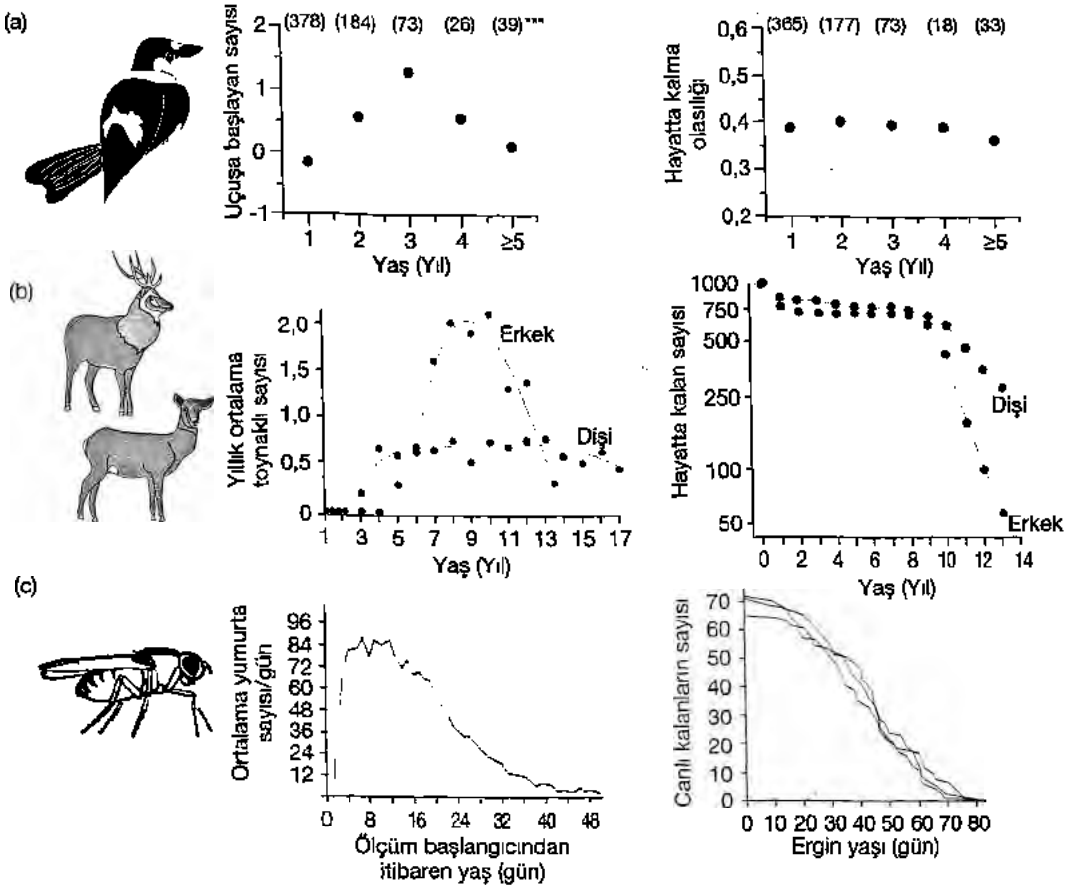
Burada yaşlanmanın niçin kaçınılmaz olduğu ile ilgili iki teoriyi ele alacağız. Birincisi "yaşam hızı teorisi" olarak adlandırılır ve evrimsel bir zorlanmaya dayanmaktadır (bkz. Bölüm 8); bu teori, populasyonların yaşlanmaya karşı işleyen doğal seçilime daha fazla karşı koyacak genetik varyasyonlardan yoksun oldukları görüşünü savunur. İkincisi, "evrimsel teori" olarak adlandırılmaktadır ve tamir yerine üreme işlevlerine enerji harcama durumundaki uzlaşıya dayalı bir teoridir.

Yaşam Hızına Bağlı Yaşlanma Teorisi

Yaşlanma ile ilgili yaşam hızı teorisi, yaşlanmanın hücre ya da dokularda geri dönüşümü olmayan bir hasarın birikimi sonucu meydana geldiğini savunmaktadır (Austad ve Fischer 1991'de derlenmiştir). Replikasyon, transkripsiyon/translasyon esnasındaki hatalar ve zehirli metabolik ürünlerin birikimi, hücre ve dokularda hasara yol açabilir. Yaşam hızı teorisine göre, tüm organizmalar hücre ve doku tahribine karşı, fizyolojik olarak mümkün olan maksimum direnç ve tamir kapasitesine sahip olacak şekilde seçilime uğramaktadırlar. Bu organizmalar, biyolojik olarak olası tamirin uç sınırına ulaşmışlardır. Başka bir ifade ile, populasyonlar sahip olabilecekleri etkili tamir mekanizmalarına zaten sahip olup, daha etkili tamir mekanizmaları geliştirecek yönde evrimleşmek için gerekli varyasyonlardan yoksundurlar.

Bir teori, yaşlanmanın metabolik hızın bir fonksiyonu olduğunu savunmaktadır...

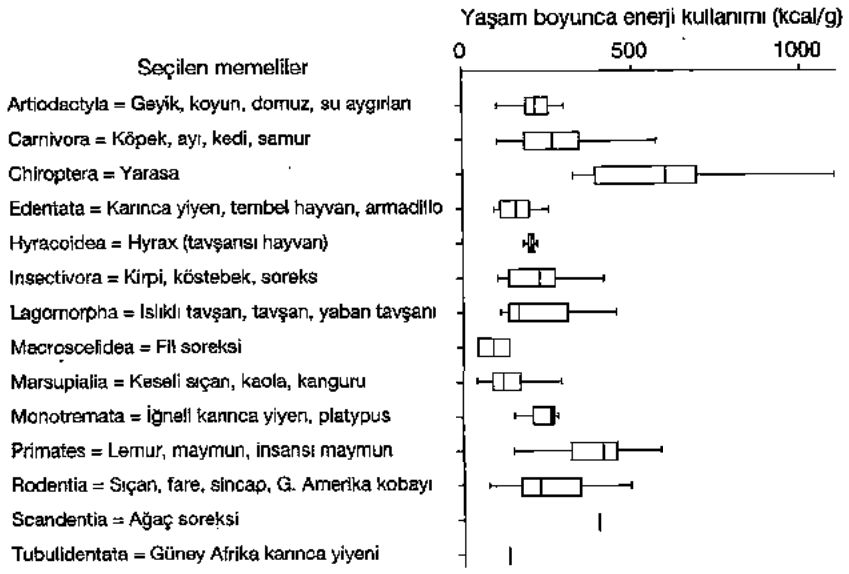
Teori iki olasılıktan söz eder: (1) hücre ve doku hasarına kısmen metabolik ürünler neden olduğundan, yaşlanma oranı da metabolik hız ile ilişkili olmalıdır; ve (2) organizmalar, olası en üst seviyede hasara karşı koyacak ve hasarları onaracak şekilde seçilime tabi kalmış olduklarından, doğal ya da yapay seçilime maruz bırakılsın ya da bırakılmasın, türler daha uzun ömre sahip olacak şekilde evrimleşemezler.



Şekil 11.3 Üç hayvanda yaşlanma (a) Kuşlarda yaşlanma. Yakalı sinekçil kuşunun (*Ficedula albicollis*) yabanıl populasyonundaki dişiler tarafından meydana getirilen genç bireylerin sayısı, üç yaşından sonra her yıl azalış göstermektedir (yavruların sayısındaki yaşa bağlı farklılık $P < 0,001$ düzeyinde önemlidir). İki yaşından sonra yaşayabilirlik oranı bir yıldan diğerine yavaş şekilde azalır ancak, bu azalma istatistiksel olarak önemli değildir. Örnek büyüklüğü parantez içindedir. Gustafsson ve Pärt (1990)'dan alınmıştır. (b) Memelilerde yaşlanma. Yabanıl populasyonlardaki bir erkek kızıl geyik (*Cervus elaphus*), dokuz yaşında görülen bir pikten sonra, baba olduğu buzağı sayısı her yıl kesin bir azalış göstermektedir; dişilerin doğurduğu yeni yavru (buzağı) sayısında aşamalı bir şekilde seyreden azalma ise yaklaşık 13 yaşında başlar. Her iki eşey için, iki yaşından dokuz yaşına kadar olan süre içinde, bir yıldan diğer yıla hayatta kalma olasılığı yaklaşık %100'dür. Dokuz yaşından sonra hayatta kalma olasılığı ani bir düşüş gösterir. Clutton-Brock vd. (1988)'den. (c) Bir böcekte yaşlanma. Meyve sineğinin (*Drosophila melanogaster*) bir laboratuvar populasyonunda, dişiler tarafından bırakılan ortalama günlük yumurta sayısı 12. günden sonra azalır. Üç laboratuvar populasyonunda, 20 günlük yaşı takiben, sineklerde hayatta kalış olasılığı günden güne düşüş gösterir. Rose (1984)'den uyarlanmıştır.

Steven Austad ve Kathleen Fischer (1991), farklı memelilerden elde edilen verileri karşılaştırarak, yaşlanma oranının metabolik hız ile ilişkili olacağı görüşünü sınadılar. Austad ve Fischer, literatür verilerini kullanarak 14 memeli takımına ait 164 türde yaşam boyunca her gram doku ağırlığı başına harcanan enerjinin miktarını hesapladılar. Yaşam hızı teorisine göre, tüm türler ister uzun bir yaşam süresinde yavaş, ister kısa bir yaşam süreçlerinde hızlı enerji harcasalar da, ömürleri boyunca her gram başına yaklaşık aynı miktarda enerji harcayacaklardır. Gerçekten, bu yönde memeli türleri arasında büyük oranda bir varyasyon vardır (Şekil 11.4). Austad ve Fischer'in incelemiş olduğu 164 memeli türü arasında, enerji kullanım oranı fil soreksinde (sivriburun) yaşam boyunca 39 kcal/gr ve yarasada ise 1102 kcal/gr değerleri arasında değişmekteydi. Aynı memeli takımı içerisinde dahi, enerji kullanım oranı büyük miktarlarda değişim gösterir. Örneğin, yarasa türleri için enerji kullanım oranı yaşam boyunca 325-1102 kcal/gr değerleri arasında değişir. Grup olarak yarasalar, aynı vücut büyüklüğüne sahip diğer memeli türleri ile benzer bir metabolik hıza sahiptirler, fakat, ömür uzunlukları ortalama, yaklaşık üç katı daha fazladır. Keseli

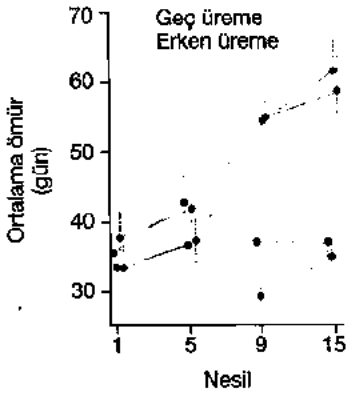
... ancak, memeliler arasında yaşlanma ve metabolik hızdaki varyasyon ile ilgili veriler bu teoriyi ret etmektedir.



Şekil 11.4 Memeliler arasında yaşam boyu enerji kullanımında varyasyon Kutu grafikler, incelenen 14 memeli ordosunun her birinin, yaşam süresince enerji harcama oranını temsil etmektedir. Her bir kutuyu kesen düşey çizgi, söz konusu memeli ordosu için ortalama değeri ifade etmektedir. Her bir kutunun sağ ve sol uçları, %75 ve %25'lik frekansı ifade etmektedir. Her bir kutunun sağında ve solunda uzanan yatay çizgiler, değerlerin dağılışını ifade ediyor. Yıldız simgeleri istatistiksel olarak hesaplanamayan değerlerdir. Austad ve Fischer (1991)'den alınmıştır. © 1991. Gerontological Sciety of America. İzin alınarak basılmıştır.

memeliler için enerji kullanım oranı, yaşam boyunca 43-406 kcal/gr arasında değişir. Grup olarak Marsupilia, aynı vücut büyüklüğüne sahip diğer memeli türlerinden önemli derecede ($P = 0{,}001$) daha düşük bir metabolik hıza, ancak yine önemli derecede ($P < 0{,}001$) daha kısa bir ömür uzunluğuna sahiptir. Görüldüğü gibi, burada belirtilen durumlar yaşlanma ile ilgili yaşam-hızı teorisi ile uyuşmamaktadır.

Leo Luckinbill ve arkadaşları (1984), meyve sineklerinin (*Drosophila melanogaster*) laboratuvar populasyonlarında ömür uzunluğu için yapay seçilim uygulayarak, türlerin daha uzun bir ömür geliştirmeyeceği görüşünü ileri süren ikinci savı sınadılar. Araştırmacılar, yabanıl sinekleri topladılar ve bunları dört laboratuvar populasyonu oluşturmak için kullandılar. Araşurmacılar, erken yaşta üreme için seçtikleri iki populasyondaki genç erginlerden (2-6 günlük erginler) yumurta topladılar ve bu yumurtalardan çıkan bireyleri bir sonraki nesli verecek bireyler olarak kullandılar. Bu populasyonlarda ömür uzunluğu 13 nesillik seçilim süresince değişmedi (Şekil 11.5). Araştırmacılar, geç yaşta üreme için seçtikleri diğer iki populasyondan yaşlı erginlerin yumurtalarını topladılar. "Yaşlı" terimi bu bireylerin deneyin başlandığında 22 günlük, deneyin bitiminde 58 günlük olduklarını ifade etmektedir. Bu populasyonlarda, 13 nesillik seçilim süresince ömür uzunluğu çarpıcı şekilde artış gösterdi (Şekil 11.5). Deneyin başlangıcında, bu populasyonlardaki sineklerin ortalama ömür uzunlukları yaklaşık 35 gün iken, deneyin sonunda ortalama ömür uzunluğu yaklaşık 60 gün oldu. Benzer çalışmaları yürüten diğer araştırmacılar, *Drosophila* populasyonlarındaki ortalama ömür uzunluğunun, geç yaşta üreme yönünde uygulanan seçilime tepki olarak, arttığını doğrulamışlardır (Rose 1984; Partridge 1987; Partridge ve Fowler 1992; Roper vd. 1993). Yalnız, eğer uzun ömürlü populasyonlar düşük metabolik hız geliştirmişlerse bu sonuçlar yaşam hızına bağlı yaşlanma teorisi ile uyuşmaktadır. Phillip Service (1987), uzun ömre sahip olacak yönde seçilen meyve sineklerinin gerçekten de kontrol grubu sineklere göre daha düşük metabolik hıza sahip olacak şekilde evrimleştiğini buldu. Ancak, bu düşük metabolik hız, seçilime uğrayan sineklerin yaşamlarının sadece ilk 15 gününde ortaya çıkmıştır. Metabolik hızda evrimleşen bir farklılığın, Luckinbill ve meslektaşlarının elde ettikleri büyüklükteki, ömür uzunluğunda evrimleşen bir farklılığı açıklayabildiği açık değildir.



Şekil 11.5 Yapay seçilim meyve sineklerinde ömür uzunluğunu arttırır Grafik, en az 13 nesillik seçilime uğratılan *Drosophila melanogaster*'in dört laboratuvar populasyonunun her birinde ortalama ömür uzunluğunu gösteriyor. Düşey çizgiler tahmini populasyon ortalamaları için %95 güven aralığını göstermektedir. Luckinbill vd. (1984).

Bu deneyler ve gözlemler yaşam hızı teorisi ile ilgili tahminleri boşa çıkarıyor gibi görünmektedir. Bununla birlikte, belki hücresel ve genetik mekanizmalar, yaşam öyküsünün bu iki hususunu birbiri ile ilişkilendiriyor gibi göründüğünden, hızlı ya-

şayan organizmaların genç yaşta öldükleri yönündeki genel kanı kısmen de olsa devam etmektedir. Hayvanlardaki bir mekanizma bireylerin enerji harcama hızına dayandırılmaktan çok, hücrelerinin ve kromozomlarının bölünme hızı ile ilişkilendirilmiştir. Normal hayvan hücreleri sınırlı sayıda bölünme (ve kromozomlarının dublikasyonu) yeteneğindedir. Belli bir sayıdan sonra bölünmeler durur ve hücreler sonunda ölürler. Bu olay üreme hücreleri, kanser hücreleri, bazı embriyonik hücreler ve kan kök hücreleri haricindeki tüm hücreler için geçerlidir ve kromozomlardaki hasarlara bağlanabilir (Campisi 1996; Reddel 1998). Her bir ökaryotik kromozomu uç ya da telomer bölgesinde, telomeraz olarak adlandırılan bir DNA polimeraz enzimi tarafından kromozomun ucuna eklenen ve birçok defa tekrarlanan bir DNA dizisi (insanda tekrarlanan dizi TTAGGG dir) bulundurur. Telomeraz kanser ve üreme hücrelerinde kuvvetli olarak ifade edilirken, diğer birçok hücrede etkin değildir. Her bir DNA replikasyon döngüsü ve hücre bölünmesi ile telomerin bir kısmı kaybedilmektedir (Harley vd 1990). Her bir hücre bölünmesi ile sürekli telomer kaybı, hücrenin yaşlanması ve hücre ölümü ile ilişkilidir (Harley vd 1990; Reddel 1998).

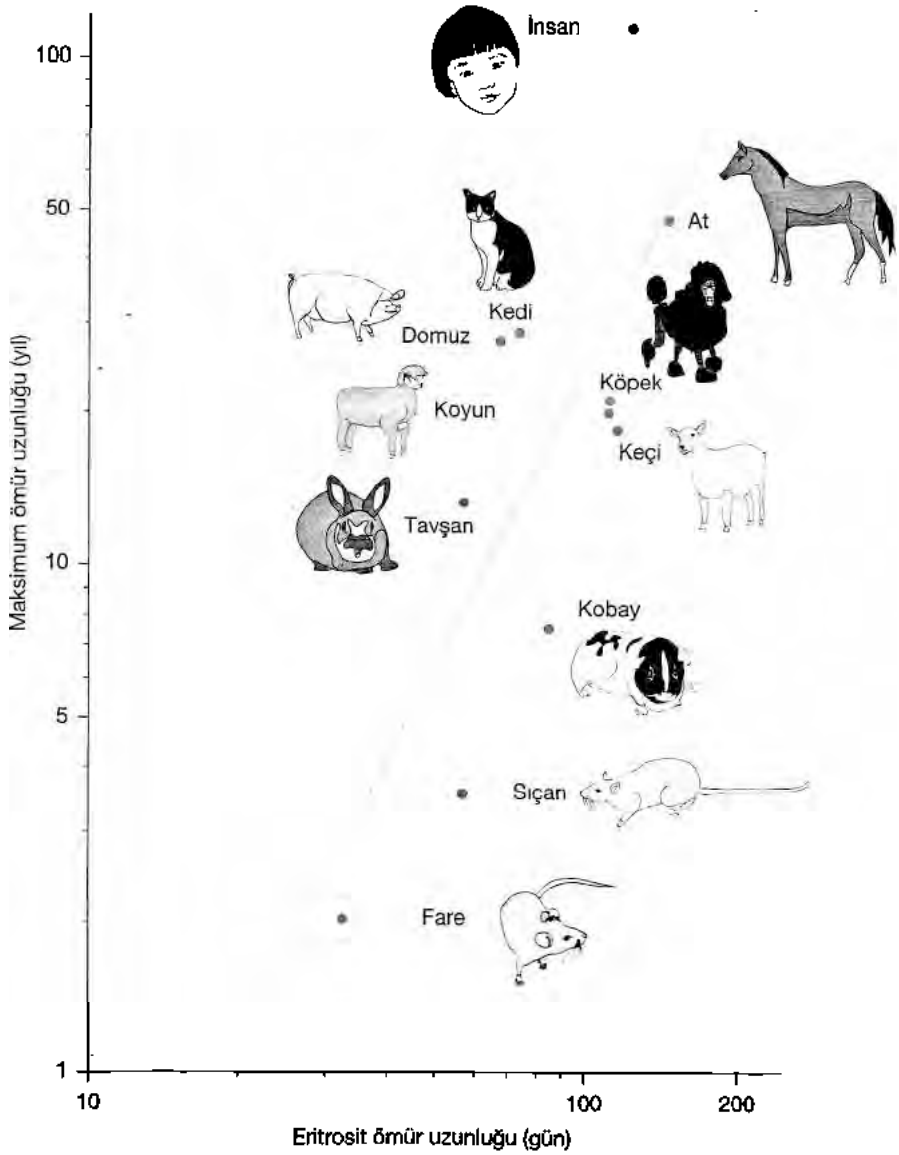
Bu gözlem, "organizmalar niçin yaşlanır ve ölür" sorusuna basit bir yanıt önermektedir. Organizmalar (kısmen), telomerlerini kaybetmesi ve kromozomları fonksiyon göremeyecek kadar fazla hasara uğraması nedeniyle ölürler. Ancak, bu yaşam öyküsünün evrimi ile nasıl ilişkilidir? Yanıt, her bir hücrenin yaşlanması ve bütün bir organizmanın ömür uzunluğu arasındaki ilişkiye bağlıdır. Dan Röhme (1981) memeli türlerinin ömür uzunluğunun (yıl olarak), deri ve kan hücrelerinin ömür uzunluğu (gün olarak) ile bağlantılı olduğunu göstermiştir (Şekil 11.6). Bu korelasyonlar hem laboratuvarda hücre kültürleri hem de tam bir organizmadaki hücre ömür uzunluğu ölçümleri için geçerlidir (de Haan ve Van Zant 1999) ve eğer hücreler ne kadar çok sayıda bölünme yeteneğinde iseler organizmaların daha uzun yaşayacağını da göstermektedir. Ancak, bu korelasyon telomerlerin yıkımı ve organizmanın yaşlanması arasındaki nedensel bir ilişkiye dayandırılabilir mi? Muhtemelen evet: Deri hücrelerinin laboratuvar kültürlerinin telomeraz için gen ifadesine zorlanması sonucunda, Bodnar ve arkadaşları (1998) bu laboratuvar hücre soylarında telomer kaybını önleyebilmiş ve bu hücrelerin ömür uzunluklarında en azından fazladan 20 bölünme için artış sağlayabilmiştir. Eğer böyle bir deneme, canlı bir tam organizma ile yapılabilseydi, bu yöntem telomer kaybı, hücre ömür uzunluğu ve organizmanın ölümü arasında bağlantının doğrudan test edilmesinde kullanılabilirdi.

Artan telomeraz aktivitesi, hücrelerin ömür uzunluğunu arttırır.

Bu sonuçlar, yaşama hızına bağlı yaşlanma teorisi ile uyuşuyor görünmektedir. Bununla birlikte, temel bir çelişkiyi de içermektedir: Organizmalar, çok sayıda hücresinde daha yüksek telomeraz aktivitesi evrimleştirerek yaşamlarını uzatabilecek gibi görünse de, yaşam hızı teorisi, organizmaların daha uzun yaşamayı evrimleştiremeyeceğini öngörmektedir. Niçin organizmalar bunu yapmazlar? Cevap, telomeraz aktivitesi ile hücrelerin yaşamını uzatmak ve kansere neden olan kontrolsüz hücre çoğalmasının önlenmesi arasındaki uzlaşı ile ilişkilidir. Uzlaşı ileride tartışılacak olan alternatif teorinin özüdür.

Evrimsel Yaşlanma Teorisi

Şu ana kadar yapılan tartışmalar mevcut bir paradoksu ortaya koymaktadır. Meyve sineği populasyonları daha uzun ömür geliştirebilir, yarasa türleri, görünüşte, diğer plasentalı memelilerden daha uzun ömre sahip olma yönünde evrimleşmiştir ve genetik mühendisleri telomeraz ifadesini arttırarak hücrenin ömür uzunluğunu yapay olarak uzatabilirler. Doğal seçilim daha fazla ömür uzunluğuna yol açabiliyor ise ve daha uzun yaşamak için gerekli fizyolojik mekanizmalar zaten mevcut ise, neden doğal seçilim bütün türlerde bu sonuca yol açmamıştır? Evrimsel yaşlanma teorisi



Şekil 11.6 Hücre ve organizma ömür uzunluğu Bu grafik, 11 memeli türünde maksimum ömür uzunluğu ile alyuvarlarının ömür uzunluğu arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Her bir tür için, yatay çubuklar hesaplanan alyuvarların ömür uzunluklarının dağılımını gösterirken, noktalar en düşük ve en yüksek değerlerin ortalamalarını göstermektedir (Röhme 1981'den). Her iki eksenin de logaritmik ölçekler olduğuna dikkat ediniz: İnsanlar fareden 50 kat daha uzun yaşar fakat, logaritmik ölçek aralarındaki daha küçük farklılıklara göre (örneğin fare ve sıçan arasındaki farklılık), bu farklılıkları sıkıştırır. Noktalar arasındaki doğru, en küçük karelerin regresyonudur.

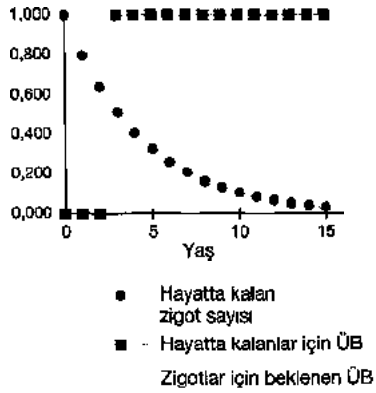
bu paradoksun çözümüne ilişkin iki mekanizma önermektedir (Medawar 1952; Williams 1957; Hamilton 1966; Partridge ve Barton 1993; Neese ve Williams 1995). Evrimsel teoriye göre yaşlanma, hücre ve doku tahribinden çok, organizmanın bu tipteki hasarları tam olarak tamir etmedeki başarısızlığından kaynaklanır. George C. Williams, tam bir tamirin fizyolojik olarak olması gerektiğini varsaymaktadır (Williams 1957; Neese ve Williams 1995). Organizmaların kompleks gelişim süreçleri ile kendilerini oluşturma yeteneklerinde oldukları düşünülürse, prensip olarak, bu organizmalar bu şekilde oluşturdukları organ ve dokuların devamlılığını sağlama şeklindeki daha kolay bir işi yapabilme yeteneğinde olmalıdırlar. Aslında, organizmalar hasara uğraşmış kısımlarını tamir etme ya da yenilemede dikkate değer bir yeteneğe sahiptirler. Bununla birlikte, birçok organizmada tamir tam değildir. Evrimsel yaşlanma teorisine göre, ya zararlı mutasyonlar ya da tamir ve üreme arasındaki uzlaşılar sonuçta hasarın tam olarak tamirindeki başarısızlığa neden olur.

Şekil 11.7, zararlı mutasyonların ya da uzlaşıların yaşlanmanın evrimine nasıl yol açabileceğini göstermek için, hipotetik bir populasyona ait basit bir genetik ve de-

(a) **Yabanıl tip bireyler 3 yaşında erginleşir ve 16 yaşında ölür; 16 yaşına kadar hayatta kalış oranı = 0,8**

Yaş	Hayatta kalan zigot sayısı	Hayatta kalanlar için ÜB	Zigotlar için beklenen ÜB
0	1,000	0	0,000
1	0,800	0	0,000
2	0,640	0	0,000
3	0,512	1	0,512
4	0,410	1	0,410
5	0,328	1	0,328
6	0,262	1	0,262
7	0,210	1	0,210
8	0,168	1	0,168
9	0,134	1	0,134
10	0,107	1	0,107
11	0,086	1	0,086
12	0,069	1	0,069
13	0,055	1	0,055
14	0,044	1	0,044
15	0,035	1	0,035

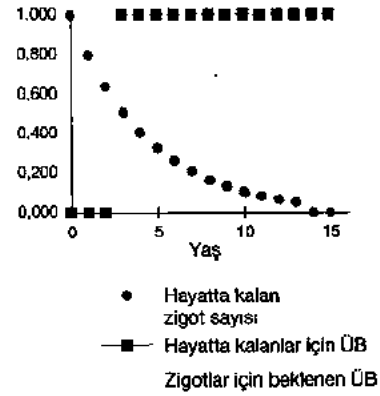
Beklenen yaşam boyu ÜB: 2,419



(b) **Mutasyon 14 yaşında ölüme neden olur; 14 yaşına kadar haytta kalış oranı = 0,8**

Yaş	Hayatta kalan zigot sayısı	Hayatta kalanlar için ÜB	Zigotlar için beklenen ÜB
0	1,000	0	0,000
1	0,800	0	0,000
2	0,640	0	0,000
3	0,512	1	0,512
4	0,410	1	0,410
5	0,328	1	0,328
6	0,262	1	0,262
7	0,210	1	0,210
8	0,168	1	0,168
9	0,134	1	0,134
10	0,107	1	0,107
11	0,086	1	0,086
12	0,069	1	0,069
13	0,055	1	0,055
14	0,000	1	0,000
15	0,000	1	0,000

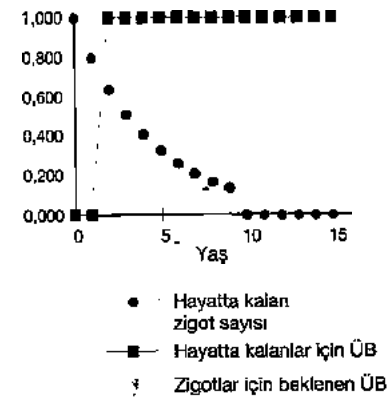
Beklenen yaşam boyu ÜB: 2,340



(c) **Mutasyon 2 yaşında eşeysel olgunluğa ve 10 yaşında ölüme neden olur; 10 yaşına kadar hayatta kalış oranı = 0,8**

Yaş	Hayatta kalan zigot sayısı	Hayatta kalanlar için ÜB	Zigotlar için beklenen ÜB
0	1,000	0	0,000
1	0,800	0	0,000
2	0,640	1	0,640
3	0,512	1	0,512
4	0,410	1	0,410
5	0,328	1	0,328
6	0,262	1	0,262
7	0,210	1	0,210
8	0,168	1	0,168
9	0,134	1	0,134
10	0,000	1	0,000
11	0,000	1	0,000
12	0,000	1	0,000
13	0,000	1	0,000
14	0,000	1	0,000
15	0,000	1	0,000

Beklenen yaşam boyu ÜB: 2,663



Şekil 11.7 Yaşlanmanın evrimleşebildiği iki mekanizmayı gösteren basit bir genetik model (a) Yabanıl tip genotipe sahip bireylerin yaşam öyküleri. Sütun 4'deki değerlerin toplamı, yabanıl tip zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısını (ÜB) verir: 2,419. (b) Ondört yaşında ölüme neden olan bir mutasyona sahip bireylerin yaşam öyküsü. Bu mutasyona sahip zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısı 2,340'dır. Mutasyon zararlıdır ancak, bu zaran çok fazla değildir. (c) İki yaşında erginleşmeye ve 10 yaşında ölüme yol açan bir mutasyona sahip bireylerin yaşam öyküleri. Bu mutasyona sahip zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısı 2,663'dür. Bu tip mutasyon avantajlıdır. Ayrıntılar için metne bakınız.

Populasyonlarda neden daha uzun bir ömrün evrimleşmediğini anlamak için, araştırıcılar, birey yaşının fonksiyonu olarak doğal seçilimin nasıl değişkenlik gösterdiğine baktılar.

mografik modeli ele almaktadır. Şekil, doğumundan ölüme kadar, populasyondaki bireylerin yaşam öykülerini göstermektedir. Populasyondaki bireyler her zaman için kazalar, düşmanlar ve hastalıklara bağlı ölüm riski ile karşı karşıyadır. Başka bir değer belirtilmemiş ise, bir bireyin bir sonraki yıla kadar hayatta kalma olasılığı 0,8'dir. Bu durum zamanla, halen hayatta kalan bireyler fraksiyonunda geometrik bir azalmaya yol açar.

Şekil 11.7a, yabanıl-tip genotipe sahip bireylerin yaşam öyküsünü göstermektedir: Bu bireyler 3 yaşında erginleşir ve 16 yaşında ölürler. Tablonun sütunları bize şunu ifade eder:

- Birinci sütun yaşları göstermektedir.
- İkinci sütun her bir yaş grubundan halen hayatta olan tüm yabanıl-tip zigotların sayısına işaret etmektedir. Birinci yaştan sonra, ikinci sütundaki her sayı kendisinin hemen üstündeki sayının 0,8 ile çarpımından elde edilir. Çok az sayıda birey 15 yaşına kadar yaşar. Tabloyu uygun büyüklükte tutmak için, 16 yaşına kadar yaşayan tüm bireylerin o yıl üremeden öldüğünü kabul ediyoruz (ve bu varsayım sadece populasyonun % 3 kadarını etkiler).
- Üçüncü kolon, 3 yaşında eşeysel olgunluğa erişen yabanıl tip bireyleri göstermektedir. Organizmalar 3 yaşında üremeye başladığından, her biri her yıl bir döle sahip olur (yaşamları boyunca).
- Dördüncü kolon, yabanıl tip zigotlar için her yaşta beklenen üreme başarısını göstermektedir. Örneğin, 5 yaşında beklenen üreme başarısı, basitçe zigotlardan 5 yaşına kadar hayatta kalacakların oranı ile, 5 yaşına ulaşmış her bir bireyin meydana getirdiği yavru sayısının çarpımı sonucu bulunur. Bu sütundaki sayıların toplamı, yabanıl tip zigotların beklenen ömür boyu üreme başarısını verir.

Tablodaki sayılar grafikte de gösterilmiş olup, yabanıl tip zigotların beklenen ömür boyu üreme başarısı gölgeli kısımdaki alana eşittir. Yabanıl tip bireylerin beklenen yaşam boyu üreme başarısı yaklaşık 2,42'dir.

Şimdi taşıyıcısının yaşam öyküsünü değiştiren iki mutasyonu düşünelim. Bu mutasyonların etkilerini başat olarak gösterdiklerini kabul edersek, hem homozigot hem de heterozigotları dikkate alırız. Diğer taraftan, mutasyonların çekinik olduklarını düşünürsek, sadece homozigotları göz önüne almış oluruz.

Zararlı Mutasyonlar ve Yaşlanma: Mutasyon Birikim Hipotezi

Şekil 11.7b, 14 yaşında ölüme yol açan bir mutasyonu göstermektedir. Diğer bir ifade ile, mutasyon erken yaşlanmaya neden olmaktadır. Yaşam öyküsünün diğer durumlarının hiçbirinde bir değişim yoktur. Mutasyon kesinlikle zararlıdır ancak, bu mutasyon aleyhine işleyen seçilim ne kadar güçlü olacaktır? Tablo ve grafikte gösterildiği gibi, mutant zigotun beklenen yaşam boyu üreme başarısı yaklaşık 2,34'tür. Bu yabanıl tip zigotların uyum gücünün %96'dan fazlası demektir. Az sayıda zigot 14 yaşına kadar hayatta kalacağından, 14 yaşında ölüme yol açan mutasyonu taşıyan bireyler kabaca bu zarardan fazla etkilenmezler. Bu mutasyona karşı kuvvetli bir seçilim yoktur.

İleri yaşlarda doğal seçilim zayıf olduğundan, yaşlanmaya neden olan aleller daha az zararlıdırlar. Bunlar mutasyon-seçilim dengesinde kalabilir veya sürüklenme ile yüksek frekanslara ulaşabilirler.

İlk bakışta, ölüme neden olan bir mutasyonun orta derecede zararlı olması bir parça sürprizdir. Ölüme yol açan birçok mutasyon, aslında yüksek derecede zararlıdır. Örneğin, 2 yaşında ölüme neden olan bir mutasyon kuvvetli bir şekilde seçilime uğrayacaktır. Böyle bir mutasyonu taşıyan zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısı sıfırdır. Ancak, üreme başladıktan sonra ölüme yol açan mutasyonlara karşı olan seçilim daha zayıftır. Bu tür mutasyonlar zararlı etkilerini ne kadar yaşamın daha sonraki evrelerinde gösterirlerse, bu mutasyonlara karşı olan seçilim de o derece zayıf olur. Zayıf bir şekilde seçilime uğrayan mutasyonlar, mutasyon-seçilim dengesinde varlıklarını sürdürebilirler (bkz. Bölüm 5). Yaşamın yalnızca ileri evre-

lerinde etkisini gösteren zararlı mutasyonların populasyonlarda birikimi, yaşlanma için evrimsel bir açıklamadır (Medawar 1952).

Netür bir mutasyon yalnızca ileri bir yaşta ölüme yol açabilir? Olasılıklardan biri, organizmanın kendisini iyi bir şekilde onarabilme yeteneğinin azalmasına neden olan bir mutasyon olmasıdır. İnsanlar buna örnektir. DNA'daki hatalı baz eşleşmeleri insanların (ve diğer organizmaların) tamir etmeleri gereken hücresel hasar çeşitlerinden biridir. Hatalı eşleşmiş nükleotid çiftleri DNA replikasyonları esnasında kazara meydana gelebilir ya da kimyasal hasar sonucunda indüklenebilir (Vani ve Rao 1996). Bu hataların onarımı özel bir enzim takımı tarafından gerçekleştirilir. Üreme hücrelerinde, bu enzimleri şifreleyen genlerde meydana gelen mutasyonlar, yanlış eşleşme hatalarının birikimi ile sonuçlanabilir ve bu da kanserle sonuçlanabilir.

Üreme hücrelerinde, DNA hatalı eşleşmelerini onaran genlerde meydana gelen mutasyonlar, insanlarda kalıtsal poliplere bağlı olmayan kolon kanseri olarak bilinen bir kansere yol açar (Eshleman ve Markowitz 1996; Fishel ve Wilson 1997). Bir çalışmada, bu hastalığı taşıyan bireylerin yaşlarının 17-92 arasında değiştiği bildirilmiştir. Hastalığı teşhis edilenlerin yaş ortalaması 48 idi (Rodriguez Bigas vd. 1996). Dolayısıyla, DNA'daki yanlış eşleşmeleri tamir eden enzimlerin genlerinde mutasyonlar taşıyan insanların çoğu, üreme başladıktan çok sonrasına kadar mutasyonların zararlı sonuçlarından etkilenmezler. Evrimsel anlamda, kalıtsal poliplere bağlı olmayan kolon kanseri, zararlı mutasyonun yol açtığı bir yaşlanma ifadesidir. Bu zararlı mutasyonlar, hayatta kalmayı yalnızca yaşamın ileri evrelerinde azalttığından populasyonda varlıklarını sürdürürler.

Kalıtsal polip oluşturmayan kolon kanserine, yaşamın geç evrelerinde (genellikle üreme çağının başlangıcından çok daha sonraki evrelerde) etkili olan bir mutasyon neden olur.

Bu tipte zararlı mutasyonlar hızla birikebilir. Meyve sinekleri üzerine yapılan birkaç deneyde, seçilime uğramamış laboratuvar populasyonlarının (eğer seçilim olsa idi, bu tip mutasyonlar populasyondan elimine edebilirdi) uyum gücünde azalma ölçülmüştür. Yakın zamanlardaki yenilikçi bir yaklaşım, yabanıl sinekleri toplayıp çiftleştirmek ve zararlı mutasyonların biriktiği bir laboratuvar populasyonu oluşturmak üzere bazılarının gelişimine izin verilirken, diğer bazılarının embriyolarını ani şok ile dondurmaktır (Shabalina vd. 1997). Sonra, dondurulmuş sinekler yeniden canlandırılabilir ve bunların uyum güçleri, mutasyon birikimine maruz kalmış sineklerinki ile karşılaştırılabilir. Böyle bir deneyin can alıcı noktası, sineklerin uyum gücünün mutasyon birikimi öncesi ve sonrasında aynı koşullar altında ve aynı zamanda ölçülebilmesidir. Ancak, şok dondurma olmaksızın bir başarı sağlanması imkansız olacaktır. Shabalina ve arkadaşları (1997), böyle bir populasyonda yalnızca 30 nesillik bir süreçte, her nesilde uyum gücünün (her dişi başına hayatta kalan yavruların sayısı olarak hesaplandı) ortalama %0,2-2 oranında azaldığını buldular. Bu potansiyel olarak hemen hemen sadece mutasyon birikimi sonucunda ortaya çıkan ciddi bir azalmadır. Yapay seçilime tabi tutulmuş bu populasyon ile doğal bir populasyon (meyve sineği ya da diğer başka bir organizma olabilir) arasındaki en önemli farklılık, doğal bir populasyonda erken yaşlarda hayatta kalış ve üremeyi etkileyen mutasyonlara karşı etkili bir seçilim varken, geç yaşlarda bu mutasyonların birikmesidir. Kalıtsal poliplere bağlı olmayan kolon kanserinde olduğu gibi, bu mutasyonlar yaşam boyu üreme başarısı üzerinde küçük etkilere sahiptir ve bundan dolayı yaşlanma ve ölümle sonuçlanacak şekilde artabilirler.

Uzlaşılar ve Yaşlanma: Antagonistik Pleiotropi Hipotezi

Şekil 11.7c, iki farklı yaşam öyküsü karakterini etkileyen bir mutasyonu tanımlamaktadır. Bu mutasyon pleiotropiktir. Söz konusu mutasyon, 3 yaş yerine 2 yaşında üreme olgunluğuna erişmeye neden olur ve 10 yaşında ölüme yol açar. Diğer bir

ifade ile, bu mutasyon erken yaşta üreme ve geç yaşta hayatta kalma arasında bir uzlaşıyı gerektirir; bu mutasyonun pleiotropik etkileri zıttır.

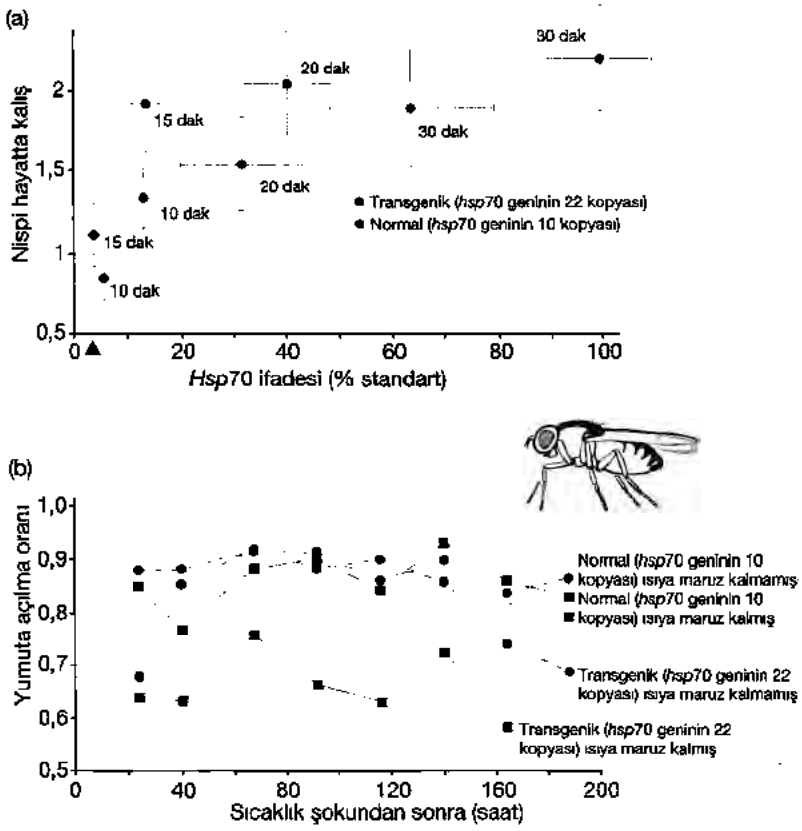
Doğal seçilim yaşamın ileriki evrelerinde zayıf olduğundan, yaşamın erken evrelerinde üremeyi arttıran aleller lehine, ölümcül olsalar bile, bir seçilim olabilir.

Tablo ve grafikte gösterildiği gibi, mutasyonu taşıyan zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısı yaklaşık 2,66'dır. Bu oran yabanıl tip zigotların beklenen yaşam boyu üreme başarısının 1,1 katıdır. Bir mutasyona sahip olarak doğan yavruların çoğu erken üremenin getirilerinden faydalanacak kadar uzun yaşarken, bunların sadece birkaçı erken yaşlanmanın getirdiği bedeli ödeyecek kadar uzun yaşayacaktır. Bu mutasyon hem erken olgunlaşmaya hem de erken yaşlanmaya neden olduğu için seçilimde tercih edilir. Yaşamın erken evrelerinde avantajlı ve geç evrelerinde zararlı etki gösteren pleiotropik aleller ile ilgili seçilim, yaşlanma için ikinci bir evrimsel açıklamadır (Williams 1957; Rose 1991).

Hangi mutasyon çeşidi erken yaşta üremeyi artırırken, aynı zamanda ileri yaşta üremeyi ya da hayatta kalışı azaltır? Belki, erken yaşta onarıma daha az enerji ve üremeye daha fazla enerji tahsis edilmesine neden olan bir mutasyon, böyle bir mutasyon olabilir (bkz. Şekil 11.2). Çok yakın zamanlara kadar bu tipte pleiotropik bir etkiye sahip özgül genler tanımlanmamıştı. Ancak, bu işleve aday en azından bir gen bulundu: Bu gen 70 kilodaltonluk sıcaklık şoku proteinini kodlayan ve *hsp70* olarak adlandırılan bir gendir.

Sıcaklık şoku proteinleri, şaperonlar olarak adlandırılan bir protein molekülü sınıfındandır: Bu genlerin ürünleri, yüksek sıcaklık ya da diğer çevresel stres kaynaklarına bağlı olarak oluşan katlanmış proteinlerin denatürasyonu gibi hasarları önlemek için, hücredeki diğer makro moleküllere bağlanarak stres azaltıcı olarak rol oynarlar (Morimoto vd. 1994). Bununla birlikte, sıcaklık şoku proteinlerinin diğer hücre bileşenlerine koruyucu olarak bağlanması, bazı normal hücresel fonksiyonların yürümesine engel teşkil eder ve bundan dolayı, sıcaklık şoku protein genleri yalnızca çevresel stres (örneğin, sıcaklık artışı gibi) saptandığında ifade edilir. Sıcaklık şoku proteinleri stres ortadan kalktığında, hızla sitoplazmadan uzaklaştırılırlar. Bu genlerden *hsp70*'in geçici olarak ifade edilmesi, laboratuvar koşullarında sıcaklık şokunu takiben 2-3 haftalık süre için *Drosophila melanogaster*'in ölüm oranını yaklaşık 2 kat azaltarak, ömür uzunluğunu arttırır (Tatar vd. 1997; Tatar 1999; Şekil 11.8a). Rebecca Silbermann ve Marc Tatar (2000), ömür uzunluğundaki bu artışın yaşamın erken evrelerinde yavru veriminde azalmaya neden olduğunu ve erken yumurta verimi ile daha uzun ömür arasında bir uzlaşının doğrudan doğruya *hsp70* ifadesi ile yönlendirildiğini gösterdiler. Araştırmacılar, sineklerde *hsp70* genlerinin sayısını iki katından daha fazla arttırmak için akıllıca bir genetik teknik kullandılar ve daha sonra hem transgenik hem de kontrol sineklerini (*hsp70* genleri için normal bileşenlerine sahip) orta dereceli ve kısa süreli sıcaklık artışına maruz bıraktılar. Silbermann ve Tatar, sinek dokularında üretilen *hsp70* proteini miktarını ölçtüklerinde, transgenik sineklerin artan miktarda *hsp70* proteini ürettiğini (her iki gruba da aynı çevresel sıcaklık uygulandığı halde) saptadılar. Sıcaklık-şoku uygulanmasından iki gün sonra başlamak üzere, transgenik sineklerde *hsp70*'in miktarındaki artış, her dişinin ürettiği yumurtaların açılmasında yaklaşık %30 azalmaya neden olmuştur (Şekil 11.8b). Bu azalışa, muhtemelen yumurta oluşumunda *hsp70*'in hücresel etkileri neden olmuştur.

Kısaca, *Drosophila* hücrelerinde *hsp70*'in ifadesi erken üreme ve daha uzun ömür arasında bir uzlaşıya aracılık etmektedir. Bu genin ifadesini arttıran ya da azaltan mutasyonlar ananın hem üreme başarısını hem de ömür uzunluğunu etkilemektedir. Sonuç olarak, bu protein ifadesinin birbiri ile rekabet halindeki bu iki yaşam öyküsü çıkarları arasındaki dengeyi yansıtmasını bekleriz. Eğer *hsp70* ifadesi meyve sineği populasyonlarında bu uzlaşıyı sağlayan ortak mekanizma ise, *Drosophila*'nın, ömür uzunluğu ve yumurta verimliliği yönünden seçilime tabi tutulmuş birçok de-



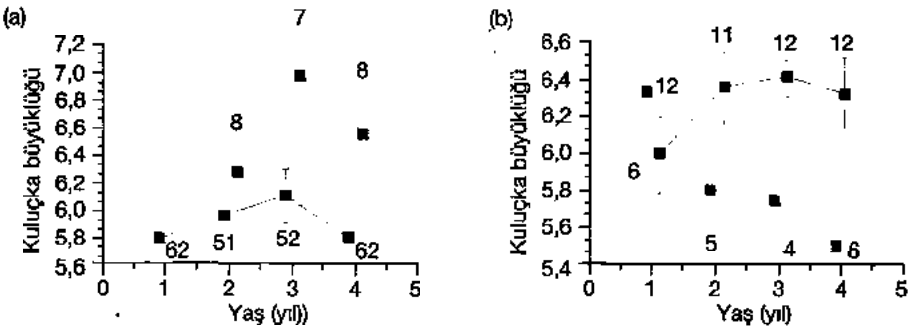
Şekil 11.8 Transgenik meyve sineklerinde antagonistik pleiotropi üreten bir sıcaklık şoku proteininin ifade edilmesi (a) Transgenik sinekler, fazladan *hsp70* geninin 12 kopyasına sahiptir (kontrol sinekleri ya da normal sineklerde 10 kopya bulunuyor). Her bir sembolün yanındaki sayılar sıcaklık şokunun süresini (sıcaklık 24-36°C arasında değişmektedir) gösterir. Bu grafiği anlamak için, aynı süre sıcaklığa maruz kalmış transgenik ve normal sineklerin *hsp70* ifadesi düzeyini ve hayatta kalma durumunu karşılaştırınız. Her durumda transgenik bireyler daha fazla *hsp70* proteini üretirler ve daha yüksek bir hayatta kalma oranına sahiptirler. Hata çubukları ±1 standart hata değerini göstermektedir. x-eksenindeki ok, sıcağa maruz kalmamış sineklerde göreli *hsp70* ifadesi miktarını göstermektedir. Tatar vd. (1987)'den. Nature'dan alınan izin ile basılmıştır. © 1997, Macmillan Magazines Ltd. (b) Artan *hsp70* üretimi açılan yumurta oranını azaltır. Bu farklılık sıcaklık şoku sonrasında bir haftaya kadar devam eder. Sıcaklık şokuna maruz kalmamış sinekler (noktalı çizgi ile gösterilmiştir) normal sinekler ile aynı yumurta açılım oranına sahiptir. Silbermann ve Tatar (2000)'dan. M. Tatar'ın izni ile basılmıştır.

neysel laboratuvar populasyonları *hsp70*'in ifade edilme şekli bakımından farklılık göstermelidir.

Pleiotropi için özgül genetik mekanizma tanımlamaya ek olarak, evrim çalışan biyologlar erken yaşta üreme ve geç yaşta üreme ya da hayatta kalma arasında gerçekten bir uzlaşı olduğuna ilişkin yaygın kanıtlar buldular. Bu kanıtların çoğu özellikler arasındaki kantitatif genetik ya da fenotipik uzlaşıların analizinden edinilmiştir. İzleyen paragraflarda bununla ilişkili iki örneği inceleyeceğiz.

Araştırıcılar, yaşamın erken evresindeki üreme çabaları ile yaşamın geç evresindeki üreme başarısı arasında bir uzlaşı olduğunu ortaya koydular

Lars Gustafsson ve Tomas Pärt (1990) yakalı sinekçil kuşunda (*Ficedula albicollis*) uzlaşıları çalıştılar. İsveç'in Gotland adasında bir sinekçil populasyonu üzerinde 10 yıl süreyle çalışarak, Gustafsson ve Pärt, yumurtadan çıkıştan ölüme kadar bireylerin yaşam öykülerini izlediler. Bu araştırmacılar, bazı dişi kuşların bir yaşında üremeye başlarken, diğerlerinin 2 yaşına kadar beklediklerini buldular. Bir yaşında üreyen dişiler, yaşam boyunca daha küçük yumurtalar verirler (Şekil 11.9a); bu durum erken üremeye başlamanın yaşamın ileri dönemlerinde bir bedelinin olduğuna işaret etmektedir. Bu açıklamayı daha iyi incelemek için, Gustafsson ve Pärt, ilk yıl üreyenlere fazladan yumurta vererek erken üreme çabasını manipule ettiler. Kontrol dişileri 4 yaşına kadar üreme bakımından yaşlanma göstermezlerken, fazladan yumurta verilen dişiler izleyen yıllarda giderek daha küçük yumurtalar ürettiler (Şekil 11.9b). Gustafsson ve Pärt, yakalı sinekçil kuşlarında erken yaşta üreme ile geç yaşta üreme arasında bir uzlaşı olduğu sonucuna vardılar. Araştırmacılar, bu uzlaşıya rağmen ilk yılda üreyenlerin, ikinci-yılda üreyenlerden daha yüksek yaşam boyu üreme başarısına sahip olduklarını vurgulamaktadır (ilk yıl 1,24 ± 0,08'e karşılık ikinci yıl 0,9 ± 0,14 dölün erginlik çağına kadar yaşaması $P < 0,05$).



Şekil 11.9 Yakalı sinekçilde (*Ficedula albicollis*) doğal varyasyon ve deneysel müdahaleler, yaşamın erken evrelerindeki üreme ile daha geç evrelerdeki üreme arasında bir uzlaşıya işaret etmektedir (a) İlk olarak 1 yaşındayken üreyen dişiler (mavi kutular), 2 yaşına kadar üremeyen dişilere göre (kırmızı kutular) 2, 3 ve 4 yaşlarında daha az yumurtalı kuluçkalar üretirler. Hata çubukları ortalama tahmini kuluçka sayısı büyüklüğünün standart hatalarını gösterirken, sembollerin üstündeki rakamlar örnek sayısını ifade etmektedir. (b) Bir yaşında, fazladan yumurta verilen dişiler (kırmızı kutular) 2, 3 ve 4 yaşlarında her yıl giderek daha da küçük kuluçkalar üretirler. Bunun tersine, kontrol dişileri (mavi kutular) 4 yaşına kadar kuluçka büyüklüklerinde bir azalma göstermeye başlamazlar. Gustafsson ve Pärt (1990)'dan.

Truman Young (1990), uzlaşıyı bitkilerde çalıştı. Young, yakın akraba tek yıllık ve çok yıllık çiftler tarafından üremeye ayrılan enerji üzerine bir derleme hazırladı (Tablo 11.1). Bir kez üreyen ve ölen tek yıllıklar, her zaman kendi üremeleri için, çok yıllıkların herhangi bir seferlik üremeleri için ayırdıkları enerjiden daha fazlasını ayırırlar. Bu durum bitkilerde üreme ve hayatta kalma arasında bir uzlaşının varlığına işaret eder. Tek yıllık bitkiler artan yaşlanma pahasına, ilk üreme mevsiminde arttırılmış üremenin tadını çıkarırlar.

Yaşlanmanın Evrimi Üzerine Doğal Bir Deney

Steven Austad, geçmişlerinde avcılar, hastalıklar ve kazalar gibi dışsal etkenlerce neden olunan farklı ölüm oranlarına maruz kalan populasyonları karşılaştırmak için doğal bir deneyden yararlandı. Organizmanın vücut kısımlarının zamanla yıpranması gibi içsel nedenlere bağlı ölümlerin (içsel faktörlerce neden olunan ölüm fizyolojik ölüm olarak adlandırılmalıdır) aksine, dışsal etmenlere bağlı bu tip ölümleri "ekolojik ölüm" olarak adlandıracağız.

Evrimsel yaşlanma teorisi, düşük ekolojik ölüm oranına sahip populasyonlarda gecikmiş bir yaşlanmanın evrimleşeceğini tahmin eder (Austad 1993). Bu tahminin gerisindeki mantık nedir? Yaşlanmaya yol açan evrimsel mekanizmaların ikisi de düşük ekolojik ölüm oranına sahip olan populasyonlardaki etkinliği azaltmıştır. Etkilerini geç gösteren zararlı mutasyonların durumu için (Şekil 11.7b), daha düşük ekolojik ölüm oranı, daha yüksek bir zigot fraksiyonunun bu zararlı mutasyonlardan etkilenecek kadar uzun ömürlü olmaları anlamına gelir. Bu nedenle, etkileri sonradan ortaya çıkan zararlı mutasyonların alehine daha güçlü bir seçilim vardır ve frekansları en düşük mutasyon-seçilim dengesi frekansında tutulacaklardır. Pleiotropik etkili mutasyonların durumu için (Şekil 11.7c), daha düşük ekolojik ölüm zigotların büyük bir kısmının hem erken yaş döneminin yararlarını kullanmaları hem de geç yaş döneminin bedellerini ödeyecek kadar uzun yaşamaları demektir. Ancak, hem yararlanmış hem de bedel ödemiş zigot fraksiyonundaki değişim, bedel ödeme yönünde daha belirgindir. Böylece, pleiotropik etki gösteren mutasyonlar lehine

Tablo 11.1 Çok yıllık bitkilere karşı tek yıllık bitkilerde üreme için enerji tahsisi

Tabloda verilen değerler, tek yıllık bitkilerin tek seferlik üremeleri sırasında tahsis edilen enerji miktarının, yakın akraba olan çok yıllık bitkilerin herhangi bir üreme dönemleri sırasında tahsis ettikleri enerji miktarına bölünmesi ile elde edilmiştir. Tüm değerler birden büyük olup, tek yıllıkların her zaman için tek seferlik üremelerine daha fazla enerji tahsis ettiğine işaret etmektedir. *Oryza perennis* ve *Ipomopsis aggregata* için verilen karşılaştırmalar tür içi karşılaştırmalar olup, diğer tüm karşılaştırmalar türler arası karşılaştırmalardır. Young (1990)'dan. Çalışmalar için bu kaynağa bakınız.

Tür	Tek yıllık tarafından ayrılan/çok yıllık tarafından ayrılan
Oryza perennis	2,9
Oryza perennis	5,3
Gentiana türleri	2,2–3,5
Lupinus türleri	2,2–3,2
Helianthus türleri	1,7–4,0
Ilımlı bitkiler	2,8–2,9
Eski arazi bitkileri	1,7
Ipomopsis aggregata	1,5–2,3
Sesbania türleri	2,1–2,3
Hypochoeris türleri	2,4–3,7

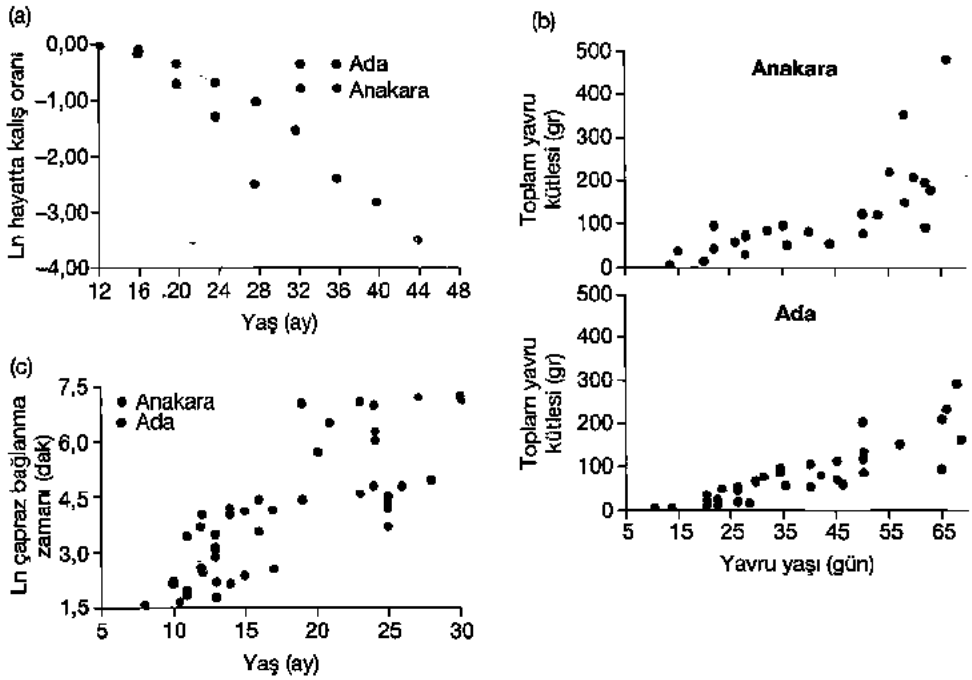
daha zayıf bir seçilim vardır. Diğer her şey eşit ise, o zaman, daha düşük ekolojik ölüm görülen populasyonlardaki bireyler daha geç yaşlanmalıdırlar.

Austad (1993), Virginia keseli sıçanlarını çalıştı (Şekil 11.2). Araştırmalarında, Birleşik Devletler'in güneydoğusunda yaşayan bir populasyon ile Georgia açıklarındaki Sapelo adasında yaşayan bir populasyonu karşılaştırdı. Anakara populasyonunda, keseli sıçanlar yüksek bir ekolojik ölüm oranına sahiptir. Austad tarafından derlenen bir çalışmada, doğal olarak meydana gelen tüm keseli sıçan ölümlerinin yarısından çoğuna yırtıcılar neden olur. Bu avcıların üçte-ikisinin, vaşak ve yabani köpekler de dahil, memeliler olduğu saptandı. Ancak, Sapelo adasında memeli avcılar bulunmamaktadır. Sapelo adası, anakara populasyonundan dört veya beş bin yıl önce ayrılmış bir keseli sıçan populasyonunu barındırmaktadır. Memeli avcı farkından başka, Sapelo adası Austad'ın anakara çalışma bölgesi olan Güney Carolina'daki Savanna nehrinden çok az farklıdır. Bu iki habitat sıcaklık, yağış, keseli sıçan ektoparazit yükü ve birey başına edinilebilir besin miktarı bakımından benzerdir. Evrimsel yaşlanma teorisi, Sapelo adası keseli sıçanlarının, anakaradakilerine göre, daha geç yaşlanma göstereceklerini tahmin eder.

Ölüm oranının yüksek olduğu populasyonlarda, bireylerin yaşamın erken evresinde üreme eğilimleri vardır.

Austad, bu tahmini sınamak için, adada yaşayan dişilerden 34 tanesine ve anakarada yaşayan dişilerden 37 tanesine radyo vericisi bağladı ve böylece, doğumdan ölümlerine kadar onların yaşamlarını izledi. Üç farklı ölçümde de, gerçekten ada dişileri gecikmiş yaşlanma gösterdiler:

- Ada dişileri, aydan aya hayatta kalma olasılığı bakımından gecikmiş yaşlanma gösterirler (Şekil 11.10a). Yaşlanmanın göstergesi olarak, her iki populasyonda da yaşlanma ile bir aydan diğerine hayatta kalma olasılığı düşüş gösterir. Ancak, aylık hayatta kalış, ada dişilerinde anakara dişilerine göre daha yavaş düşer. Sonuç olarak, ada dişilerinin ortalama ömür uzunluğu, anakara dişilerinin ortalama ömür uzunluğundan önemli derecede daha fazladır (24,6 ya karşılık 20,0; $P < 0,02$).



Şekil 11.10 Sapelo adasındaki dişi keseli sıçanlar, anakaradaki dişilerden daha yavaş yaşlanırlar (a) Aydan aya hayatta kalma oranı anakaradaki keseli sıçanlarda, adadakilerine göre daha hızla azalır. (b) Her bir grafik, ilk (mavi) ve ikinci (kırmızı) üreme yıllarındaki dişiler için, yavru yaşının fonksiyonu olarak toplam yavru kütlesini gösteriyor. Anakara dişilerinde (üstteki grafik), ikinci yılın yavruları, ilk yıl yavrularından daha yavaş gelişmektedirler ($P < 0,001$). Ada dişilerinde ikinci yıl yavruları en azından ilk yıl yavruları kadar hızlı gelişiyorlar. (c) Ada dişilerinde, anakaradakilerine göre, Kuyruk-kollojen lifleri kırılma zamanı, yaşlanma ile daha yavaş artış gösteriyor ($P < 0,001$). Austad (1993)'dan.

- Ada dişileri, üreme performanslarında gecikmiş yaşlanma gösterirler (Şekil 11.10b). Austad, gençlerin doğurduğu yavruların gelişmesini izleyerek üreme performanslarını ölçtü. Anakara dişilerinde, ananın ikinci yılda verdiği yavrular, ilk yılında verdiği yavrulardan çok daha yavaş geliştiler. Bu farklılık, iki-yıllık anaların yavrularını beslemede daha az etkin olduğunu göstermektedir. Ada dişileri yaşlanma ile böyle bir performans azalışı göstermedi.
- Ada dişileri bağ doku fizyolojilerinde gecikmiş yaşlanma gösterir (Şekil 11.10c). Memeliler yaşlandıkça, tendonlarındaki kollojen lifler, protein molekülleri arasında çapraz bağlar geliştirir. Bu çapraz bağlar tendonların esnekliğini azaltır. Bir tendondaki çapraz bağların miktarı, kollogen liflerin tendon durumdan kırılma durumuna geçmeleri için ne kadar bir süre gerektiğinin ölçülmesi ile saptanabilir. Hem ada hem de anakara keseli sıçanlarında, kuyruk tendon kollojenlerinde kırılma zamanı yaşlanma ile artar. Ancak, ada keselilerinde yaşlanma ile kırılma zamanı artışı daha yavaştır. Diğer bir deyişle, ada keselileri daha düşük bir fizyolojik yaşlanma oranına sahiptirler.

Bu sonuçlar evrimsel yaşlanma teorisi ile bütünüyle uyuşmaktadır.

Ekolojik ölümün, yaşlılığın evriminde önemli bir faktör olduğu sonucu desteklense de, Austad'ın sonuçları evrimsel teorinin iki hipotezinden hangisinin daha önemli olduğunu saptamamıza olanak vermemektedir. Anakara keselilerinin daha hızlı yaşlanması, acaba geç-etkili zararlı mutasyonlara mı bağlıdır, yoksa erken üreme ile geç üreme ve hayatta kalma arasındaki uzlaşıya mı bağlıdır? Yaşlanma ora-

nındaki farklılık en azından kısmen uzlaşılara bağlı gibi görünmektedir. Ada keseli sıçanları, ortalama olarak, önemli oranda daha küçük yavrulara sahipler (adada 5,66, anakarada 7,61; $P < 0,001$). Bu durum, anakara keselilerinin fizyolojik ve evrimsel olarak, erken üremede artışa karşılık geç üreme ve hayatta kalmada azalışının uzlaşısının akla getirmektedir.

Özetle, evrimsel yaşlanma teorisi, yaşamın geç evresinde doğal seçilimin gücünün azaldığı gözlemine dayanıyor. Çünkü, avcılara hastalıklara ya da kazalara bağlı olarak, çoğu bireyler yaşamlarının geç dönemlerine erişmeden ölürler. Yaşlanmanın evrimine iki mekanizma yol açabilir: (1) Etkileri yaşamın geç dönemlerinde ortaya çıkan zararlı mutasyonlar populasyonda birikebilir ve (2) üreme ile tamir ve bakım arasında uzlaşılar var olduğunda, hatta bu durum hücre ve dokuların iyi şekilde tamir edilmemeleri pahasına olsa bile, seçilim erken üreme yönünde işler. Evrimsel yaşlanma teorisi populasyonlar ve türler arasındaki yaşam öykülerindeki varyasyonu açıklamada başarılıdır. Cevaplanamamış sorulardan bazıları şunlardır: Yaşlanmanın evriminde uzlaşıların ve zararlı mutasyonların oransal önemi nedir (Partridge ve Barton 1993)? Evrimsel teori, kadınlardaki menopoz gibi, beklenmedik üreme öykülerini açıklayabilir mi (Kutu 11.1)?

11.3 Bir Birey Bir Yılda Kaç Yavru Üretmelidir?

Bölüm 11.2, kısmen, bir organizmanın tüm yaşamı boyunca onarım ve üreme için optimal enerji paylaşımı ile ilgiliydi. Bu kısımda, yakından ilişkili bir konu olan bir organizmanın tek bir üreme periyodu için ne kadar yatırım yapması gerektiğine döneceğiz. Biz burada tekrar uzlaşılar ile ilgileniyoruz. Bunlardan en önde geleni, şu açık sınırlayıcı durumdur: Bir ebeveyn (ya da ikisi) bir seferinde ne kadar fazla döl büyütmeye çalışırsa, bu yavruların her birine bakmak için harcayacağı zaman ve enerji o oranda az olacaktır.

Optimal döl sayısının ne olması gerektiği ile ilgili sorular, daha çok kuşlarda kuluçka büyüklüğünü (yumurta sayısı) çalışan biyologlar tarafından sorulmuştur. Bunun nedeni muhtemelen, bir yuvadaki yumurtaları saymanın kolay olması ve yumurta alarak veya ekleyerek yuvadaki yumurta sayısının kolayca değiştirilebilmesidir. Yumurta büyüklüğünün sabit olduğunu farz edersek, bu durumda bir kuş tek bir seferde kaç tane yumurta bırakmalıdır?

Kuşlarda Kuluçka Büyüklüğü

İlk defa Davis Lack (1947) tarafından ifade edilmiş olunan, kuluçka büyüklüğünün evrimi ile ilgili en basit hipotez, en fazla hayatta kalan yavruları üreten kuluçka büyüklüğünün seçilim tarafından destekleneceği şeklindedir. Şekil 11.12 (Sayfa 378), bu hipotezin basit bir matematiksel versiyonunu göstermektedir (daha ayrıntılı matematiksel uygulama için Stearns 1992'ye bakınız). Söz konusu model, her bir yavrunun yaşama ihtimalinin kuluçka büyüklüğünü düşüreceği şeklinde bir uzlaşıyı öngörür. Birçok araştırmacı varsayılan bu uzlaşıyı yuvaya yumurta ekleyerek sınadılar; birçok durumda araştırmacılar eklenen yumurtaların, gerçekten, kuşların hayatta kalış oranını düşürdüğünü buldular (Stearns 1992). Bunun bir açıklaması, yavru sayısının artışına bağlı olarak, ebeveynlerin her bir yavruyu besleme yeteneğinin azalması olabilir. Şekil 11.12a'da yavruların hayatta kalmasındaki azalmanın kuluçka büyüklüğünün doğrusal bir fonksiyonu olduğunu farz etmekteyiz ancak, bu model sadece hayatta kalmanın azalan bir fonksiyon olduğu temeline dayanır. Döllerin hayatta kalması tanımlayıcı fonksiyon olarak alındığında, belli sayıda yumurta içe-

KUTU 11.1 Menapozun evrimsel bir açıklaması var mı?

İnsanda, üreme kapasitesi kadınlarda erkeklere göre daha erken ve daha hızlı gerileme gösterir (Şekil 11.11a). Özellikle, kadınların diğer fizyolojik kapasite değerlerinin çok daha yavaş gerilediği düşünüldüğünde, üreme kapasitesindeki bu erken gerileme bir bilmecedir (Şekil 11.11b). Kadınlarda, diğer organ ve dokular hala iyi tamir edilebilirken, neden üreme sistemi faaliyetleri 50 yaşlarında durur?

Burada iki hipotez üzerinde duracağız. Hipotezlerden birisi, menapozun modern yaşam tarzımızdan kaynaklanan, uyumsal olmayan yapay bir özellik olduğunu ileri sürer (bkz. Austad 1994). Diğer hipotez ise, menapozun atasal büyükanalarımızın torunlarının beslenmesine yardımcı olmaları ile ilişkili bir yaşam öyküsü adaptasyonu olduğunu ileri sürer (Hawkes vd. 1989).

Menapozun bir yanürün özellik olduğunu ileri süren hipotezin savunucuları, arkeologların eski insanların demografilerinden elde ettikleri verilere göre modern çağ öncesi kültürlerinde erişkinlerin gerçekte 50-55 yaşlarında öldükleri sonucuna varıldığına dikkat çekerler (bkz. Hill ve Hurtado 1991). Eğer avcı-toplayıcı atalarımızda 50-55 yaşlarında ölüm kural idi ise, bu durumda çağımızdaki bireylerin genellikle 80-90 yaşlarına kadar yaşaması bizim evrimsel tarihimizde emsalsiz bir olaydır. Menapoz bir adaptasyon olamaz, çünkü bizim avcı-toplayıcı atalarımız menapozu hiç bir zaman yaşamadılar. Diğer memeliler insanlarca oluşturulmuş ortamlarda tutulduğunda ve modern tıbbi bakım yapıldığında aynı türe ait doğal yaşayan bireylerinden çok daha uzun yaşarlar. Bu evcil, yani tutsak memelilerde (en azından bazı türlerde), dişilerin üreme kapasiteleri ölümden ve erkeklerin üreme kapasitelerinin azalmasından çok daha önce, bir azalma gösterir (Şekil 11.11c). Bu nedenle menapozu açıklamak için, bizim modern yaşam tarzımızın atalarımızın yaşadıklarından daha uzun bir ömür sağladığını söylemekten başka bir açıklamaya gerek yoktur.

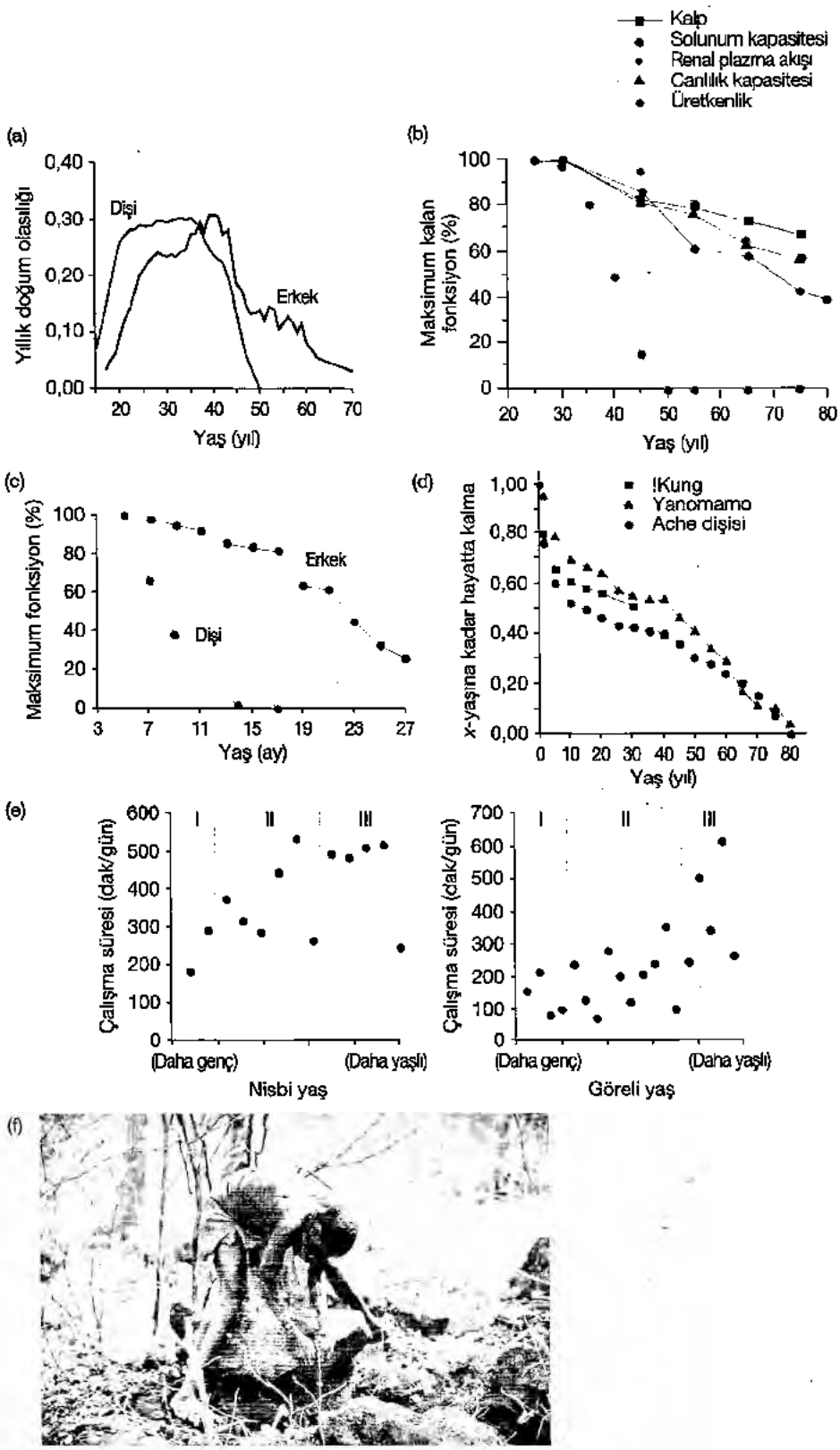
Yanürün özellik hipotezine karşıt görüş bildirenler, günümüzün avcı-toplayıcı topluluklarında birçok bireyin 60-70 yaşlarına kadar yaşadıklarına işaret ederler (Şekil 11.11d). Bu veriler, avcı-toplayıcı atalarımızın demografisinden edinilen arkeolojik bilgilere göre, daha güvenilir işaretler taşıyabilir (Hill ve Hurtado 1991; ayrıca bkz. Austad 1994). Eğer dişi avcı-toplayıcı atalarımızın büyük bir kısmı menapoz geçirecek kadar uzun süre yaşadıysa, bu durumda menapoz evrimsel bir açıklama gerektirir.

"Büyükana hipotezinin" savunucuları, doğumdan sonra da özellikle besin için birkaç yıl süre ile, çocukların analarına bağımlı olduklarını belirtirler. Bu durum, özellikle günümüz avcı ve toplayıcı kültürlerde ve özellikle çocukların yapmaları zor olan, fakat erginler için yüksek getirisi olan yiyecekleri analar hasat ettikleri zaman doğrudur (Hawkes vd. 1989). Böylece, bir kadının fazladan çocuğa sahip olma yeteneği, onun büyümüş ancak kendisine halen bağımlı olan çocuklarına bakma zorunluluğu ile sınırlandırılmıştır. Ayrıca, bir kadın yaşlandıkça birçok ilişkili durumun ortaya çıkması olasıdır: (1) Başka bir çocuğu, doğumdan kendi bağımsızlığını kazanana kadar, bakabilecek uzunlukta yaşama olasılığı azalır. (2) gebelik ve doğum ile ilişkili riskler artar, ve (3) kendisinin kız çocukları, kendi çocuklarına sahip olmaya başlayacaklardır. Büyükana hipotezi, daha yaşlı kadınların üremelerini durdurup, bunun yerine sütten yeni kesilmiş torunlarına bakarak kendi kızlarının daha çok bebek edinmelerini sağlayarak, kendi genlerinden fazladan kopyaları sonraki nesillere aktarabilecekleri bir noktaya ulaşabileceklerini ileri sürer. Diğer bir deyişle, büyükanalar çocuklarına ve torunlarına yatırım yapma arasında bir uzlaşı ile karşı karşıya kalırlar.

Kristen Hawkes ve meslektaşları (1989; 1997) Doğu Afrika'da çağdaş avcı-toplayıcı bir toplum olan Hadza'da menapoza girmiş kadınlar üzerinde çalıştılar. Eğer büyükana hipotezi doğru ise, 50, 60, 70'li yaşlarındaki kadınlar besin toplanmak için sıkı bir şekilde çalışmaya devam etmelidirler. Eğer bu hipotez geçersiz ise, yaşlı kadınların (artık kendilerine bağımlı çocukları olmayan) fazla bir iş yapmamalarını bekleyebiliriz. Gerçekte, yaşlı Hadza kadınları yiyecek sağlamak için diğer herhangi bir gruptaki kadınlardan daha fazla çalışırlar (Şekil 11.11e). Ayrıca, yılın belirli zamanlarında, en azından bazı ürünlerin hasat edilmesi için, bu yaşlı kadınlar daha becerikli toplayıcılardır (Şekil 11.11f). Yaşlı kadınlar fazla miktardaki besinlerini, tıpkı büyükana hipotezinin tahmin ettiği şekilde değerlendirirler: çocukların daha iyi beslenmesini sağlamak üzere besinlerini genç akrabaları ile paylaşırlar.

Bu veriler, Hawkes vd. (1998) tarafından özetlendiği gibi, birçok yönden büyükana hipotezi ile uyuşmaktadır. Ancak, veriler bunu kesin olarak test etmeyi sağlamamaktadır. Austad (1994)'ın belirttiği gibi, kritik olan konu, bu yardımsever büyükanaların kızlarının, gerçekten daha çok çocuğa sahip olup olamayacakları ve büyükanalarının kendilerinin daha fazla çocuk sahi-

KUTU 11.1 Devamı

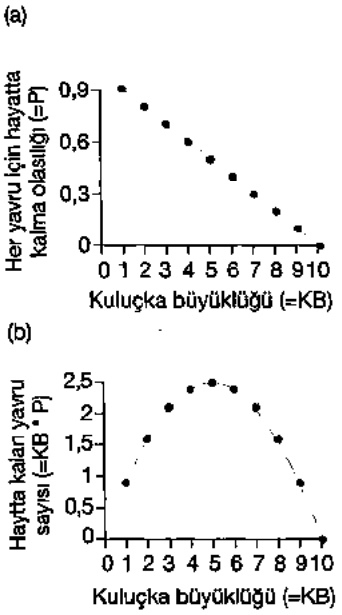


Şekil 11.11 Menapoz hakkında veriler (a) Kadınlar ve erkeklerde üretkenlik yaşlanması. Veriler Paraguay'ın avcı-toplayıcıları olan Ache'lerden elde edilmiştir. Grafik, erkek ve kadınların bulundukları herhangi bir yaşta çocuk sahibi olabilme olasılığını göstermektedir. Hill ve Hurtado (1996)'dan. (b) Bu grafik, yaşın bir fonksiyonu olarak, kadınlarda farklı fizyolojik sistemlerin işlevsel kapasitesini gösteriyor. Kapasite, halen korunan gençlik kapasitesinin bir parçası olarak hesaplanmıştır. Hill ve Hurtado, (1991)'dan; ayrıntılı veriler için makalede kullanılan referanslara bakınız. (c) Laboratuvar sıçanlarında yaşın bir fonksiyonu olarak üreme kapasitesi. Austad (1994)'dan; veri kaynakları için makalede kullanılan referanslara bakınız. (d) Üç farklı avcı-toplayıcı kültürde, yaşın bir fonksiyonu olarak hayatta kalan birey fraksiyonu. Hill ve Hurtado (1991)'den; ayrıntılı bilgi için makalede kullanılan referanslara bakınız. (a, b, d) grafikleri izin alınarak basılmıştır. Copyright © 1996, Walter de Gruyter, Inc., New York. (e) Farklı yaşlardaki Hadza kadınlarının yağışlı (solda) ve kurak (sağda) mevsimlerde yiyecek toplamak için harcadığı gün sayısı: I = ergenlik çağına erişmiş ancak, henüz evlenmemiş ya da henüz çocuk sahibi olmamış kadınlar; II = gebe ya da küçük çocuk sahibi kadınlar; III = çocuk doğurma yaşını geçmiş ve 15 yaşından küçük çocuğu olmayan kadınlar. Mavi halkalar, emziren kadınları göstermektedir. Hawkes vd. (1989)'den. (f) Bu Hadza kadını yaklaşık 65 yaşındadır. Bu kadın, bir sopa ve kas gücünü kullanarak büyük kayaların altından yumruları çıkartmaktadır. Yumruların kazılarak çıkarılması bilgi, ustalık, deneyim, alışkanlık ve güç gerektiriyor; bu hünerlere sahip olmak, Hadza analarını en becerikli yiyecek sağlayıcıları yapmaktadır (Copyright James F. O'Connell, University of Utah).

KUTU 11.1 Devamı

bi olduklarındakine göre daha yüksek bir uyum gücü elde edip edemeyecekleridir (bkz. Bölüm 16). Kim Hill ve Magdelena Hurtado (1991; 1996) bu konuyu Paraguay'ın Ache avcı-toplayıcılarından elde edilen veriler ile açıklamaya çalıştılar. Hill ve Hurtado'nun verileri, ortalama 50 yaşındaki bir kadının, hayatta kalma bakımından 1,7 oranında erkek ve 1,1 oranında kız çocuklara sahip olduğunu göstermektedir. Araştırmacılar, çocuklarının üremelerine yardımcı olmak suretiyle, bir Ache büyükanasının ortalama olarak kendilerinin çocuk vermelerine göre fazladan %5'lik bir döl sağlayacak kadar toplam uyum gücü kazancı elde edebilecekleri sonucuna varmışlardır. Bu sonuç büyükana hipotezi için bazı küçük destekler sağlamaktadır. Ancak, hem büyükana hipotezinin, hem de yanürün özellik hipotezinin değerlendirmesini yapmak için birçok kültür üzerinde daha fazla tamamlayıcı veriye gereksinim bulunmaktadır.

ren bir kuyuçkaya ait hayatta kalan döl sayısı, kuluçka büyüklüğü ve yaşama olasılığının bir ürünüdür (Şekil 11.2b). Hayatta kalan yavruların sayısı ortalama büyüklüğe sahip bir kuluçkada en yüksek bir seviyeye ulaşır. İşte bu durum Lack'ın hipotezine göre seçilim ile tercih edilecek en verimli kuluçka büyüklüğüdür.

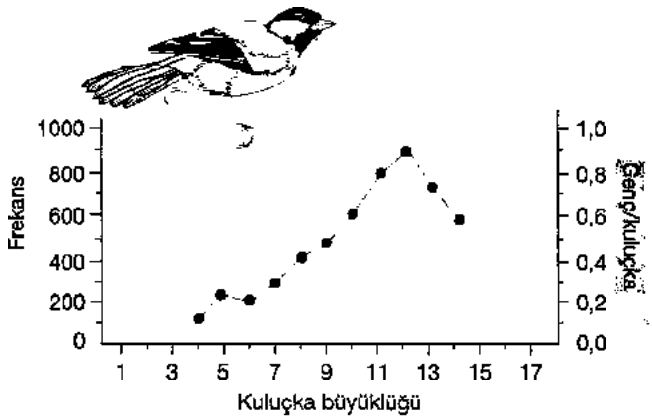


Şekil 11.12 Kuluçka büyüklüğünün evrimine Lack'ın hipotezinin matematiksel olarak uygulanması (a) Herhangi bir yavrunun hayatta kalma olasılığı, kuluçka büyüklüğündeki artışa paralel olarak azalır. Hayatta kalma olasılığı, tek yumurtalı bir kuluçkadaki yavru için 0,9 iken, bu olasılık kuluçka büyüklüğündeki her bir yumurtalık artışı ile 0,1 oranında düşer. (b) Her kuluçkada hayatta kalan yavru sayısı, yumurta sayısının her hangi bir bireyin hayatta kalma olasılığına çarpılması ile elde edilir. Optimal kuluçka büyüklüğü en fazla sayıda hayatta kalan birey veren kuluçkadır. Burada, optimal kuluçka büyüklüğü beş yumurtalı kuluçkadır.

Mark Boyce ve C. M. Perrins (1987), İngiltere'de Oxford yakınlarında bulunan Wytham Wood'daki bir araştırma alanında büyük baştankara (*Parus major*) yuvalarında yapılan uzun süreli bir çalışmadan edinilen verilerle Lack'ın hipotezini sınadılar. Araştırmacılar, 1960-1982 yılları arasında 4489 kuluçkayı izleyip elde ettikleri verileri bir araya getirerek, populasyonda kuluçka büyüklüğü dağılışını gösteren bir grafik hazırladılar (Şekil 11.13). Ortalama kuluçka büyüklüğü yuva başına 8,53 yumurtaydı. Araştırmacılar ayrıca, ortalama olarak her bir kuluçkadan hayatta kalan yavruların sayısını da saptadılar (Şekil 11.13). En yüksek değer 12 yumurta içeren yuvalar için elde edildi. Araştırmacılar çok sayıda kuluçkanın her birine üçer adet yumurta eklediklerinde, en verimli kuluçkalar yine 12 yumurta içerenlerdi. Diğer bir ifadeyle, daha az küçük kuluçkalar yapan kuşlar da yılda 12 yumurta üreterek üreme başarılarını arttırabilirlerdi. İlk bakışta bu veriler, Wytham Wood'da doğal seçilimin populasyondaki kuşların şu an ürettiklerinden daha fazla sayıda yumurtaya sahip kuluçkaları tercih ettiğini gösteriyor. Ortalama kuluçka büyüklüğü en verimli kuluçka büyüklüğünden daha düşük olduğu için, bu sonuçlar Lack'ın hipotezi ile uyuşmamaktadır.

Lack'ın hipotezi ile ilgili oldukça fazla yayın vardır ve birçok araştırmacı Boyce ve Perrins'in çalışmalarına benzer çalışmalar yapmıştır (Roff 1992 ve Stearns 1992'deki derlemelere bakınız). Boyce ve Perrins'in sonuçları oldukça tipiktir: Çalışmaların büyük bir çoğunluğu kuşların öngörülenden daha az yumurta bıraktıklarını göstermektedir. Bu aykırı durumu nasıl açıklayabiliriz? Lack'ın hipotezinin matematiksel mantığı doğrudur. Bundan dolayı, bu hipotez çoğu zaman yanlış sonuçlanan bir ya da daha fazla varsayım ima ediyor olmalıdır. Evrim çalışan biyologlar, Lack'ın hipotezinde ima edilen birkaç varsayımı tanımladılar ve sınadılar. Şimdi bunların ikisini burada tartışacağız.

İlk olarak, Lack'ın hipotezi bir ebeveynin bir yıldaki üreme çabası ile onun gelecek yıllardaki hayatta kalma ya da üreme performansı arasında bir uzlaşı olmadığını varsayar. Ancak, Seksiyon 11.2'de tartıştığımız gibi, üreme tam olarak böyle bir bedel gerektirir. Şekil 11.9b'deki veriler, dişi yakalı sinekçillerine ilk yılda dışarıdan fazladan bir yumurta verildiğinde, sonraki yıllarda bunların kuluçka büyüklüğünün kontrol dişilerden daha düşük olduğunu göstermiştir. Kuşlarda üremenin bedeli ile ilgili literatürü derledikleri bir çalışmalarında, Mats Lindén ve Anders Møller (1989), 60 araştırmanın 26'sında, o anki üreme gayreti ile ileri dönemlerdeki üreme performansı arasında uzlaşı beklentisi bulunduğunu saptadılar. Buna ek olarak, Lindén ve Møller, 16 çalışmanın 4'ünde o anki üreme gayreti ile ileri dönemlerdeki



Şekil 11.13 Büyük baştankara (*Parus major*) ile ilgili veriler kullanılarak Lack'ın hipotezi sınandı Barlar ve sol dikey eksen, kuluçka büyüklüğündeki varyasyonu gösteren bir histogram oluşturmaktadır. Ortalama kuluçka büyüklüğü, 4489 kuluçka için, 8,53'dür. Çizgilerle birleştirilmiş kırmızı noktalar ve sağ dikey eksen, kuluçka büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak, kuluçka başına hayatta kalan gençlerin sayısını göstermektedir. Her bir kuluçkada hayatta kalan genç sayısı, 12 yumurtalık kuluçkalar için en yüksek düzeydeydi. Roff (1992)'dan; Boyce ve Perrins (1987)'den yeniden çizilmiştir.

hayatta kalma arasında uzlaşı beklentisi buldular. Üreme maliyetli olduğunda ve seçilim gelecek için bazı üreme çabalarının korunmasını tercih ettiğinde, en uygun kuluçka büyüklüğü en üretken kuluçka büyüklüğünden daha küçük olabilir.

İkinci olarak, Lack'ın hipotezi kuluçka büyüklüğünün döller üzerindeki esas etkisi döllerin yaşayıp yaşayamayacağını belirlemek olduğunu varsayar. Ancak, büyük bir kuluçkadan gelen birey olmak, sadece döl bireylerinin hayatta kalma olasılıklarını düşürmekle kalmaz, diğer bazı bedellerin ödenmesine de neden olabilir. Dolph Schluter ve Lars Gustafsson (1993) yakalı sinekçillerin yuvalarına eklenen ya da yuvalardan alınan yumurtalardan çıkan civcivlerin bacaklarına bantlar taktılar ve daha sonra onların yaşam öykülerini izlediler. Dişi civcivler erginleştiklerinde ve kendi yuvalarını yaptıklarında, ürettikleri kuluçka büyüklüğü ile onların civcivken bulundukları kuluçkalara dışardan müdahale ile oluşturulmuş kuluçka büyüklüğü arasında oldukça kuvvetli bir ilişki vardı (Şekil 11.14). Yumurtaları alınmış kuluçkalardan gelen dişiler, daha fazla sayıda yumurta bulunduran kuluçka üretirken, yumurta eklenen kuluçkalardan gelen dişiler ise daha az sayıda yumurta bulunduran kuluçkalar üretmişlerdir. Bu durum, kuluçka büyüklüğünün sadece yavruların hayatta kalmasını değil, aynı zamanda yavruların üreme performanslarını da etkilediğine işaret etmektedir. Bu veriler, verilen döllerin nitelik ve nicellikleri arasında bir uzlaşının olduğunu göstermektedir. Daha büyük kuluçka demek, yavruların üreme başarısının düşmesi anlamına geldiğinde, ideal kuluçka büyüklüğü sayısal olarak hesaplanan en verimli kuluçka büyüklüğünden daha küçük olacaktır.

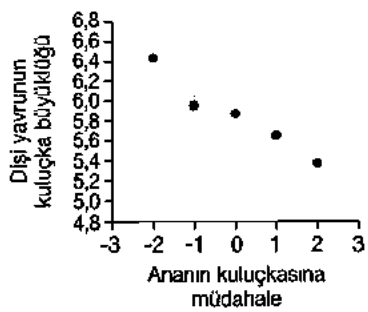
Lack'ın varsayımlarının hangilerinin bozulduğunu belirleme çabaları, yeni uzlaşıların keşfini ve daha iyi yaşam boyu uyum gücü tahminlerinin gelişimini sağladı.

Herhangi bir genotip için kuluçka sayısının sabit olduğunu varsaydığımıza dikkat edin. Aslında, kuluçka sayısı fenotipik olarak esnektir (Bölüm 8'e bakınız). Kuluçka sayısı esnek olduğunda ve kuşlar iyi veya kötü bir yıl geçireceklerini tahmin ettikleri zaman, bu durumda bireylerin herhangi bir yılın durumuna göre kendi kuluçka büyüklüklerini ideal değere göre ayarlayabilmelerini bekleriz (örneğin bkz Sanz ve Moreno 1995).

Lack'ın Hipotezinin Parazit Yabanarılarına Uygulanması

Lack'ın hipotezi sıklıkla kuluçka büyüklüğünü doğru olarak tahmin etmek için çok basit olarak tanıtılsa da, şu ana kadar gördüğümüz örnekler bu hipotezin sınanabilir bir model sağladığını göstermektedir. Asgari varsayımlara göre ne beklediğimizi açık olarak beklemek kaydıyla, Lack'ın hipotezi başka türlü değinmeyeceğimiz ilginç örnekler hakkında bizi uyarır. Lack'ın hipotezi ile ilgili uygulamalar kuşlarla sınırlı değildir.

Eric Charnov ve Samuel Skinner (1985), parazitoit yabanarılarında kuluçka büyüklüğünün evrimini araştırmak amacıyla Lack'ın hipotezini kullandılar. Parazitoit yabanarıları iğne gibi bir ovipozitör (yumurta koyma borusu) kullanarak yumurtalarını konak böceğin vücut boşluklarına ya da yumurtalarına enjekte ederler. Larval parazitoidler yumurtadan çıktıklarında, konaklarını içten içe yerler. Larvalar daha



Şekil 11.14 Kuluçka büyüklüğü yavruların üreme performansını etkiler mi? Grafik, dişi yavrunun kuluçka büyüklüğünü ile bu yavruların annelerinin yuvalarına (yavruların yetişmiş olduğu) eklenen veya yuvadan alınan yumurta sayısı arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Schluter ve Gustafsson (1993)'dan alınmıştır.

sonra konağın boş kutikulası içinde pupalaşır ve sonunda çiftleşmek ve hayat döngülerini tekrarlamak üzere erişkin olarak konağı terk ederler.

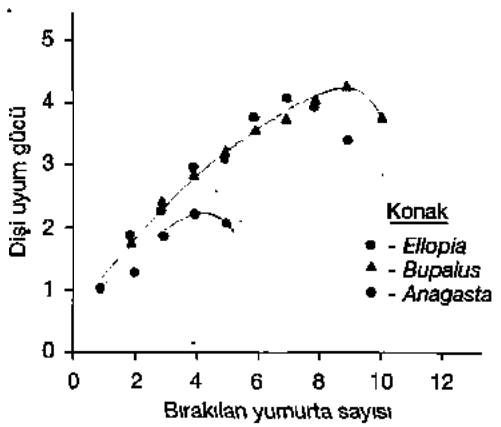
Bir parazitoit için bir konak, bir yuvaya analogdur. Dişi bir parazitoit, konağa bir kuluçka olarak bir ya da daha fazla sayıda yumurta bırakabilir. Larvalar kendi aralarında besin için rekabet ederler, dolayısıyla kuluçka büyüklüğü ve her bir larvanın hayatta kalabilmesi arasında bir uzlaşı vardır. Böceklerle ilgili önemli bir özellik, erişkinlerin büyüklüğünün oldukça değişken olmasıdır. Besin için rekabet, döllerin hayatta kalmasında azalmaya ek olarak, larvaların daha küçük erginlere gelişmesine de neden olabilir. Bu nedenle, belirli bir kuluçka büyüklüğü ile ilişkili anasal uyum gücü, kuluçka büyüklüğünün ürünü, her bir larvanın hayatta kalma olasılığı ve bu yumurtalardan çıkan dölün büyüklüğüne göre yaşam boyu yumurta verimi olarak hesaplanmalıdır.

Lack'ın hipotezi, diğer tüm organizmalar için de kullanışlı bir sıfır modeldir.

Charnov ve Skinner, Lack'ın hipotezinin bu değiştirilmiş versiyonunu kullanarak *Trichogramma embryophagum* türü dişi parazitoit yabanarılarının yumurta bırakma davranışını analiz ettiler. Bu arılar yumurtalarını bir dizi konak böceğin yumurtaları içerisine bırakırlar. Literatür verilerini kullanılarak, Charnov ve Skinner üç farklı türden konak için, kuluçka büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak anasal uyum gücünü hesapladılar (Şekil 11.15). Tablo 11.2, en verimli kuluçka büyüklüğünü ve her bir konak türünün yumurtasına, dişi yaban arılarının bıraktığı gerçek kuluçka büyüklüklerini vermektedir. Veriler, dişi arıların davranışlarını konaklara uygun şekilde değiştirdiklerini gösteriyor. Dişiler, göreceli olarak daha fakir olan konaklara daha az yumurta bırakırlarken, daha iyi olan konaklara daha fazla yumurta bırakırlar. Bununla birlikte, birçok kuşta olduğu gibi, dişi yabanarıları Lack'ın hipotezinin öngördüğünden daha küçük kuluçkalar vermektedirler.

Dişi yabanarıları neden öngörülen ölçülerden daha küçük kuluçkalar bırakırlar? Charnov ve Skinner üç neden üzerinde durmaktadır. Bunların ikisi bizim kuşlar için tartıştığımız etmenlerle benzerlik gösteriyor: Charnov ve Skinner'in hesaplamalarında dikkate almadıkları, daha büyük kuluçkalar, bir yolla yavruların uyum gücünü azaltabilir; ve bir dişinin belirli bir kuluçkaya yaptığı yatırım ile onun gelecekteki hayatta kalma veya üreme performansı arasında bir uzlaşı olabilir. Charnov ve Skinner'in üçüncü hipotezi parazitoit arılar için yenidir. Kuşlardan farklı olarak, dişi parazitoit arılar, sık aralıklarla birden fazla sayıda kuluçka üretebilirler. Bir dişi arı, kuluçkayı yumurtladıktan hemen sonra, başka bir konağı enfekte etmek için yeni konaklar aramaya başlayabilir. Bir yabanarısının kuluçka sayısı bakımından uyum gücünün uygun bir şekilde ölçülmesi, onun tek bir kuluçkadan kazandığı uyum gücünden ibaret olmayabilir. Bunun yerine, dişi konakları arayıp onlara yumurtalarını bıraktıkça onun uyum gücünde artış olabilir. Davranış ekolojisi konusunda bilgisi olan okuyucular, bunun ideal bir beslenme problemi olduğunu anlayabilirler.

Şekil 11.16, zamana bağlı olarak bir dişinin uyum gücü artış oranının grafiksel analizini göstermektedir. Bu şekil, dişinin, bir konak yumurta bulmak için yola ko-



Şekil 11.15 Lack'ın hipotezinin parazitoit yaban arılarına uygulanması
Bu grafik, kuluçka sayısının bir fonksiyonu olarak, dişi parazitoit yabanarılarının (*Trichogramma embryophagum*) uyum gücünü göstermektedir. Her bir eğri, farklı türlere ait konak yumurtalarına bırakılan arı kuluçkaları göstermektedir. Charnov ve Skinner (1985)'den.

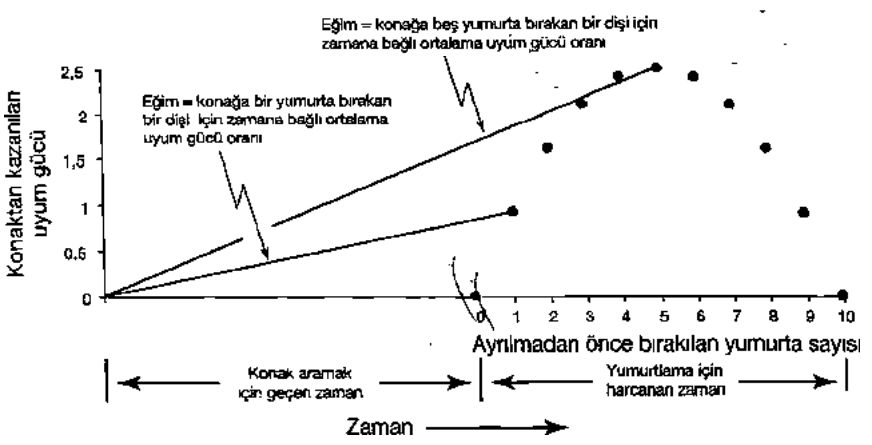
Tablo 11.2 Üç konak tür için, parazitoit yabanarısının (*Trichogramma embryophagum*) gerçek ve Lack'ın hipotezine göre öngörülen kuluçka büyüklüğü

Konak Cinsler	Lack'ın optimal kuluçka büyüklüğü	Gerçek kuluçka büyüklüğü
Anagasta	4	1–2
Ellopia	7	5–8
Bupalus	9	5–8

Kaynak: Charnov ve Skinner (1985)'den.

yulduğu andan, o yumurtayı terk edip başka bir yumurtayı aradığı ana kadar geçen süredeki davranışını göstermektedir. Dişi konak arama esnasında uyum gücü kazanamaz. Ancak, dişi bir konak bulup bu konağa yumurtalarını bırakmaya başladığında uyum gücü artmaya başlar. Herhangi büyüklükteki bir kuluçkadan dişinin sağlayacağı uyum gücü, Lack'ın hipotezi ile ilgili orijinal tanımlamamızda olduğu gibi, parabolik bir fonksiyon ile belirlenir (Şekil 11.12). Bu örnekte, eğer bir dişi sadece bir yumurta bıraktıktan sonra yeni bir konak aramak için ayrılırsa, onun ilk konaktan toplam uyum gücü kazancı 0,9'dur. Bu dişinin birinci konağı aramak için yola koyulduğu andan, ikinci bir konağı bulmak üzere yola koyulduğu ana kadarki sürede ortalama uyum gücü kazancı oranı, 0.9'un toplam geçen zamana bölümüdür. Söz konusu uyum gücü kazancı oranı, orijinden bir yumurtalık kuluçka büyüklüğünü gösteren noktaya kadar olan diagonal hattın eğimine eşittir. Aynı şekilde, eğer dişi beş yumurta bırakacak kadar beklerse, dişinin tüm seyahat boyunca ortalama uyum gücü kazancı oranını üst diagonal hattın eğimi verir. Bu örnekte, eğer dişi dört yumurta bıraktıktan sonra ayrılırsa, bu konaktan en yüksek uyum gücü kazancı oranı elde edecekti. Bu en verimli kuluçkadan bir yumurta eksiktir. Böylece, dişi parazitoidler uyum gücü artış oranını en yüksek düzeyde tutmak üzere seçilmekte iseler, Lack'ın hipotezinde tahmin edilene göre daha küçük kuluçkalar üretmeleri olasıdır.

Özet olarak, Lack'ın hipotezi kuluçka büyüklüğünün evrimsel analizi için kullanışlı bir başlangıç noktasıdır. Bir kuluçkadaki döl sayısı ve döldeki bireylerin hayatta kalması arasında bir uzlaşı olduğu kabul edildiğinde, Lack'ın hipotezi, ebeveynlerin hayatta kalan yavruların sayısını en üst düzeye çıkaracak kuluçkalar üreteceğini öngörür. Bu öngörü, sıklıkla, tipik olarak beklenenden daha az sayıda gerçek kuluçkalar ile ihlal edilmektedir. Bu ihlaller, diğer uzlaşıların olası varlığına işaret ederler. Varolan ebeveyn üreme çabası, ebeveynin gelecekteki hayatta kalış ya da üreme performansı ile negatif olarak ilişkili olabilir. Keza, kuluçka büyüklüğü yavruların



Şekil 11.16 Konak aramak ve yumurtlamak için geçen zamana bağlı olarak parazitik anasal uyum gücünün artış oranı Yatay eksen, bir dişi parazitoidin bir konak yumurta arayıp, ona yumurta bırakması için geçen zamanı göstermektedir. Dikey eksen, hayatta kalan dölleri birim alarak, dişi uyum gücünü ifade etmektedir. Kırmızı noktalar, Lack'ın hipotezindeki gibi, yaşayan döller ile kuluçka büyüklüğü arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Charnov ve Skinner (1985)'den.

üreme performansı ile negatif yönde ilişkili olabilir. Alternatif olarak, öngörülen kuluçka büyüklüğündeki bir sapma ebeveyn uyum gücü ölçümüzün hatalı olduğuna işaret edebilir.

11.4 Her Bir Döl Hangi Büyüklükte Olmalıdır?

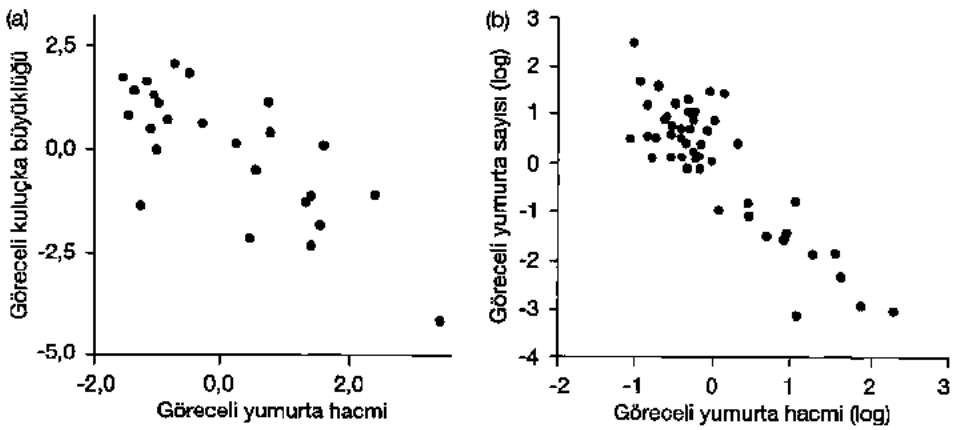
Kısım 11.3'de bireysel döl büyüklüğünün sabit olduğunu varsayımıştık. Şimdi bu varsayımımızı gevşetiyoruz. Bir organizmanın üremenin bir döneminde belirli bir miktarda enerji harcayacağını kabul ederek, bu enerjinin çok sayıda küçük döl için mi, yoksa daha az sayıda büyük döl için mi harcanacağını sorabiliriz.

Organizmalar, çok sayıda düşük kaliteli döller ya da az sayıda yüksek kaliteli döller üretme arasında bir uzlaşı ile karşı karşıyadırlar.

Döllerin sayısı ve büyüklüğü arasındaki bir uzlaşı temel önemde olmalıdır. Bir pasta birçok küçük parçaya ya da daha az büyük parçaya bölünebilir, ancak çok sayıda büyük parçaya bölünemez. Biyologlar çeşitli taksonlarda, büyüklüğe karşı sayı arasındaki uzlaşı ile ilgili deneysel kanıtlar bulmuşlardır. Örneğin, Mark Elgar (1990), 26 balık familyası ile ilgili literatür verilerini analiz etti. Elgar, kuluçka ve yumurta büyüklükleri arasında belirgin bir negatif ilişki olduğunu buldu: Daha büyük yumurta üreten balıklar her bir kuluçkada daha az sayıda yumurta bırakırlar (Şekil 11.17a). David Berrigan (1991), üç böcek takımına ait türler arasında yumurta büyüklüğü ve sayısındaki varyasyonla ilgili benzer bir analiz yaptı. Berrigan, her durumda yumurta sayısı ve büyüklüğü arasında belirgin şekilde negatif bir ilişki olduğunu buldu (Şekil 11.17b).

Döl Büyüklüğü Üzerinde Seçilim

Ebeveynler üzerine olan seçilim, dölün sayısı ve büyüklüğü arasında bir denge kurmak için önemli bir sınırlanma tarafından baskılanırsa, bu durumda ideal uzlaşma nedir? Christopher Smith ve Stephen Fretwell (1974) bu soru için matematiksel bir



Şekil 11.17 Değişik taksonlarda döl sayısı ve büyüklüğünde uzlaşılar (a) 26 balık familyası içindeki bir uzlaşı. Büyük balıklar daha büyük kuluçkalar ürettiklerinden, Elgar, balık familyaları arasında vücut büyüklüğünde varyasyonun etkisini ortadan kaldıracak bir istatistiksel bir teknik kullanmak zorundaydı. Dikey eksen, göreli kuluçka büyüklüğünü ya da familyalar arası, vücut büyüklüğünde farklılıklara göre normalleştirilmiş kuluçka başına yumurta sayısını göstermektedir. Yatay eksen, göreli yumurta hacmini ya da familyalar arası, vücut büyüklüğündeki farklılıklara göre normalleştirilmiş kuluçka başına yumurta büyüklüğünü göstermektedir. Yumurta sayısı ve büyüklüğü arasındaki negatif korelasyon istatistiksel olarak önemlidir ($P < 0,001$). Elgar (1990)'dan. (b) Meyve sineği türlerinde görülen bir uzlaşı. Daha büyük meyve sinekleri daha büyük ve daha fazla sayıda yumurta üretiklerinden, Berrigan, vücut büyüklüğündeki varyasyonun etkisini ortadan kaldırmak için istatistiksel bir teknik kullanmak zorundaydı. Dikey eksen göreli yumurta sayısını, yatay eksen göreli yumurta hacmini göstermektedir. Negatif ilişki istatistiksel olarak önemlidir ($P < 0,001$). Berrigan, yabanarıları ve kınkanatlılarda da benzer modeller buldu. Berrigan (1991)'deki veriler kullanılarak, David Berrigan tarafından hazırlanmıştır.

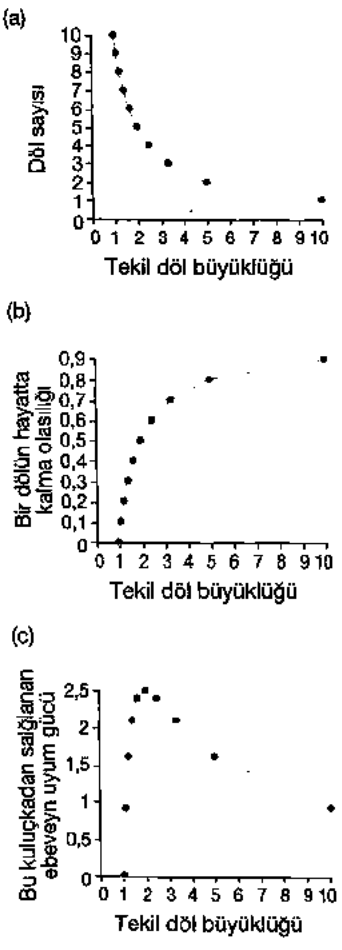
analiz yaptılar. Smith ve Fretwell'in analizi iki varsayıma dayandırılmıştır. İlk varsayım döl büyüklüğü ve sayısı arasındaki uzlaşıdır (Şekil 11.18a). İkinci varsayım, daha büyük olmaları durumunda, döllerin daha fazla yaşama şansına sahip olacakları yönündedir (Şekil 11.18b). Döllerin hayatta kalmasının olası olmadığı minimum bir büyüklük olmalıdır. Döllerin büyüklükleri arttıkça hayatta kalma olasılıkları yükselir. Hayatta kalma olasılığı 1'e yaklaşırsa, bu olasılık biri aşmayacağından, bu durum doyum seviyesinde seyretmelidir. İki varsayıma göre, analiz basittir: Belirli bir büyüklükte döl vermede bir ebeveynin beklenen uyum gücü, ebeveynin verebileceği bu büyüklükteki döllerin sayısı ile herhangi bir dölün hayatta kalma olasılığının çarpımıdır. Döl büyüklüğüne karşı beklenen ebeveyn uyum gücü eğrisi (Şekil 11.18c), en yüksek ebeveyn uyum gücünü veren dölün büyüklüğünü verir.

Ebeveynler üzerindeki seçilim döl sayısı ve kalitesi arasındaki bir uzlaşma lehine işler. Fakat, bir döl bireyi üzerindeki seçilim yüksek kalite lehine işler.

İdeal döl büyüklüğü, dölün büyüklüğüne karşılık sayısı ve dölün büyüklüğüne karşılık hayatta kalmasına bağlıdır. Birçok durumda, Şekil 11.18'de gösterildiği gibi, ideal döl büyüklüğü orta seviyelerdedir. Buradaki önemli nokta, ebeveyn uyum gücü üzerine olan seçilimin, genellikle döl uyum gücü üzerine olan seçilimin tercih ettiğinden daha küçük dölleri tercih ettiğidir. Ebeveynler ve döl arasında olası bir çıkar çatışması ile ilgili bu tanımlama Smith ve Fretwell modelinin yaptığı temel katkıdır.

Döllerin hayatta kalış eğrisinin şekli özellikle önem taşımaktadır (Şekil 11.18b). Smith ve Fretwell'in modelinde, hayatta kalış olasılığı dölün büyüklüğü ile artar, ancak, artış oranı düşer: yani büyüklükleri gittikçe artan döller kademeli olarak azalan bir hayatta kalma başarısına sahip olurlar. Bu doğrudan ideal bir döl büyüklüğünün öngörülmesine yol açar ve en yüksek atasal uyumu tayin eder (Şekil 11.18c). Eğer dölün hayatta kalış eğrisi, konkav bir eğri yerine doğrusal bir ilişki şeklinde olsaydı (Vance 1973), model, seçilimin büyüklük bakımından uç noktalardaki döllerin lehine olan bir seçilimi öngörürdü: yani, ideal ortalama bir büyüklük yerine, gelişebilme yeteneğinde olan en küçük döller ya da dişinin üretebileceği en büyük bireyler lehine bir seçilim (bkz. Levitan 1993; 1996; Podolsky ve Strathmann 1996).

Smith ve Fretwell analizinin deneysel olarak sınanması, yalnızca eğer bir populasyondaki ebeveynlerin dölleri arasında önemli bir varyasyon varsa mümkündür. Döl büyüklüğündeki varyasyon birçok türde göreceli olarak küçüktür (Stearns 1992). Burada Smith ve Fretwell analizinin hem varsayımlarını hem de sonucunu doğrulayan yakın zamana ait iki çalışmayı gözden geçireceğiz. Bir çalışmada araştırmacılar, kertenkelenin cerrahi olarak müdahale edilmiş dişilerinde yumurta büyüklüğünde olağanüstü varyasyon meydana getirdiler. Bir başka çalışmada araştırmacılar, bir kınkanatlıda yumurta büyüklüğünde fenotipik esnekliğin avantajlarından yararlandılar.



Şekil 11.18 Döl büyüklüğü ve sayısı arasında optimal uzlaşma (a) Varsayım 1: Döl sayısı ve büyüklüğü arasında bir uzlaşı vardır. Burada kullandığımız birimler varsayımsaldır. Eğrinin şekli türden türe değişebilir. Burada, Sayı = 10/büyüklük eşitliğini kullandık. (b) Varsayım 2: Minimum büyüklüğün altında, bir dölün hayatta kalabilme olasılığı, o dölün büyüklüğünün artan bir fonksiyonudur. Burada, aynı şekilde varsayımsal birimler kullanılmıştır. Eğrinin şekli türden türe değişebilir. Kullandığımız eşitlik: Hayatta kalış = 1 − (1/büyüklük). (c) Analiz: Belirli büyüklükteki döllerin bulunduğu tek bir kuluçkadan kazanılan atasal uyum gücü, kuluçkadaki döl sayısı ile bir dölün hayatta kalma olasılığının çarpımıdır. Örneğin, burada kullanılan eşitlik ve birimlere göre, beş döl verebilen bir ebeveyn, iki döl verirse her birinin hayatta kalma şansı 0,8'dir. Böylece, bu kuluçkadan ebeveyn aracılığı ile kazanılması beklenen uyum gücü 2 × 0,8 = 1,6'dır. Bazı (tümü değil) uzlaşı fonksiyonlarının kombinasyonları (a) ve hayatta kalış işlevi için (b), ebeveynler orta büyüklükte döllerden en üst düzeyde uyum gücü kazanırlar (c'de olduğu gibi). Smith ve Fretwell (1974)'den.

Bir Kertenkelede Döl Büyüklüğü Üzerinde Seçilim

Barry Sinervo ve meslektaşları (1992), Kuzey Amerika'nın batısındaki çöllerde yaşayan bir kertenkele türü (*Uta stansburiana*) üzerinde çalıştılar. Dişiler bir kuluçkada 1-9 yumurta bırakırlar (Sinervo ve Licht 1991). Türün yabanıl populasyonları yumurta büyüklüğünde kalıtsal bir varyasyon sergilerler (Sinervo ve Doughty 1996). Sinervo ve meslektaşları (1992) yumurta taşıyan dişilere uygulanan operasyon sonucunda yumurta büyüklüğü varyasyonunu daha da genişlettiler. Araştırmacılar, daha sonra her bir yumurtanın sarısından bir parçayı almak suretiyle, yumurtlamaya yakın dişileri küçük yumurtalar bırakmaya teşvik ettiler. Keza araştırmacılar, gelişen iki ya da üç folikül dışındakileri tahrip etmek suretiyle, erken dönemdeki dişileri daha büyük yumurtalar bırakmaya teşvik ettiler. Bu durum, dişilerin normal olarak daha fazla yumurtaya ayırmaları gereken yumurta sarısını geride kalan birkaç yumurtaya paylaştırmasına neden oldu. Şekil 11.19a'daki grafikler, iki farklı kertenkele populasyonunun her birinde, iki yılda yumurta büyüklüğündeki varyasyonu göstermektedir.

Sinervo ve arkadaşları (1992), tekil dişiler düzeyinde Smith ve Fretwell'in ilk varsayımını sınadılar. Şekil 11.19b'deki her bir eğri, 1989 ya da 1990 yıllarında, bir populasyondaki dişilerin yumurta büyüklüğü ile kuluçka büyüklüğü arasındaki tahmini ilişkiyi göstermektedir. Hem her iki populasyonda hem de her iki yılda, yumurta sayısı ile büyüklüğü arasında bir uzlaşı vardır.

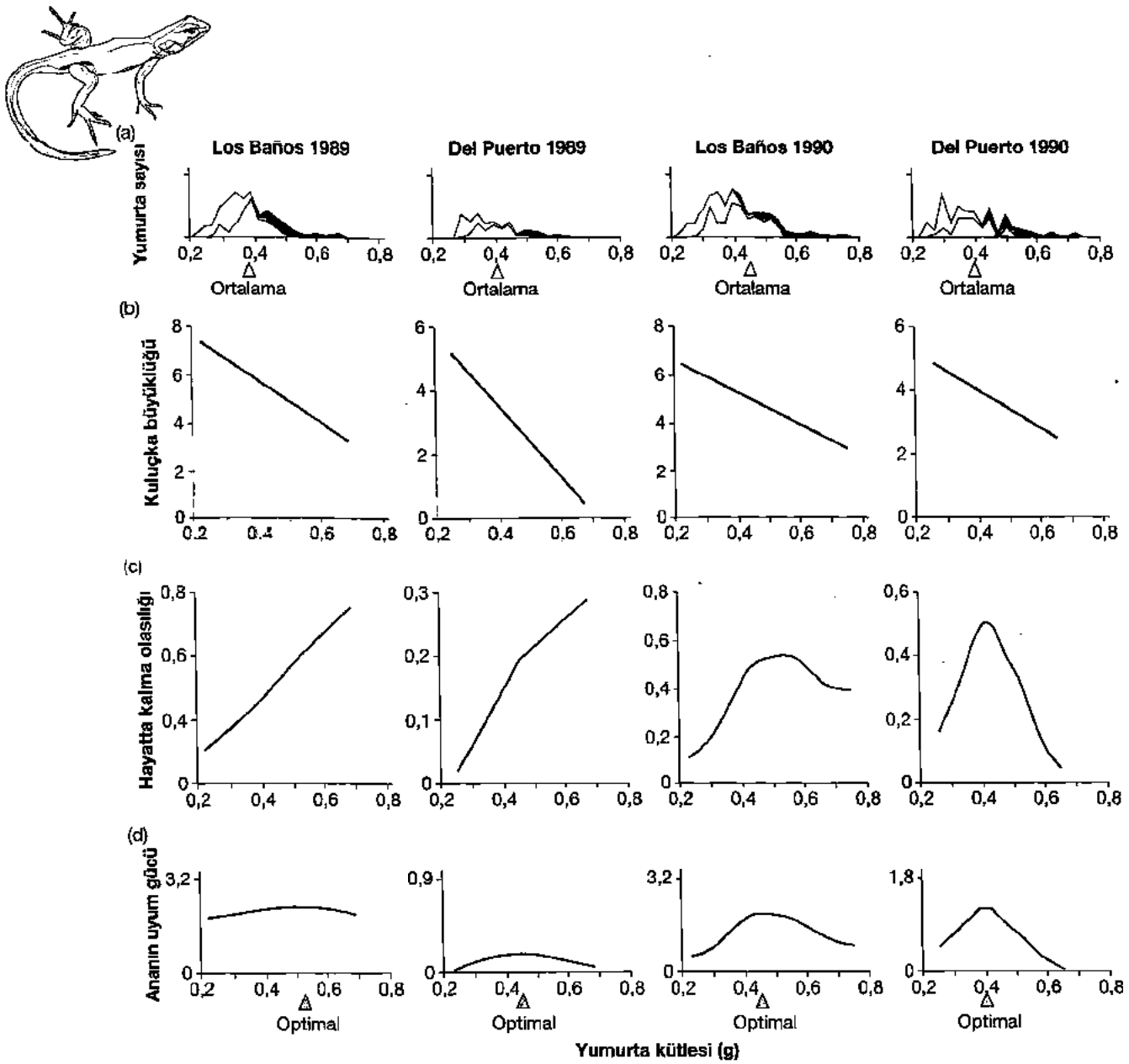
Sinervo ve arkadaşları, Smith ve Fretwell'in ikinci tahminini yumurtadan çıkan bireylerin yaşamlarını izleyerek sınadılar. Araştırmacılar, yumurtadan çıkan yüzlerce yavru kertenkeleyi işaretlediler ve bunları doğaya salıverdiler. Bir ay sonra, hayatta kalanları saptamak amacıyla sayım yaptılar. Şekil 11.19c'deki her bir eğri yumurta kütlesinin bir fonksiyonu olarak, yavruların tahmini hayatta kalma olasılıklarını göstermektedir. 1989 yılında, seçilim her iki populasyonda da, aynen Smith ve Fretwell'in öngördüğü gibi, daha büyük döllerin lehine işlemiştir. Sürpriz sonuç olarak, 1990 yılında, seçilim orta büyüklükteki döller lehine işlemiştir.

Yumurta büyüklüğüne karşın yumurta sayısı arasındaki uzlaşı ve yumurtadan çıkış üzerine olan seçilim birlikte, analar üzerinde olan seçilimde nasıl kombine oldu? Şekil 11.9d'deki her bir eğri yumurta büyüklüğü ve anasal uyum gücü arasındaki tahmini bir ilişkiyi göstermektedir. Bütün durumlarda analar üzerine olan seçilim orta büyüklükte yumurtalar lehine sonuçlanmıştır. 1989 yılında analar üzerine olan seçilim, döller üzerine olan seçilimin tercih ettiğinden daha küçük olan yumurtaların lehine işlemiştir. Bu durum, Smith ve Fretwell'in öngördüğü, bazen ortaya çıkabilecek bir çıkar çatışmasıdır. 1990 yılında, analar üzerine olan seçilim, yavrular üzerine olan seçilim ile neredeyse tamamen aynı büyüklükte yumurtalar lehine işledi.

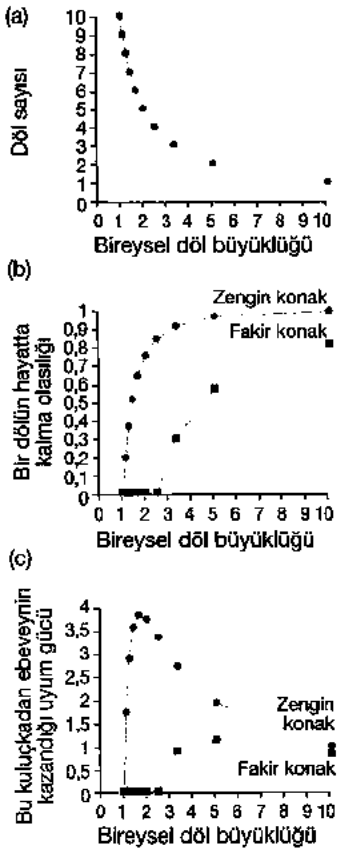
Bir Kınkanatlının Yumurta Büyüklüğünde Fenotipik Esneklik

Charles Fox ve arkadaşları (1997) tohum kınkanatlısı (*Stator limbatus*) (sayfa 359'daki fotoğrafa bakınız) üzerinde çalıştılar. Bu küçük kınkanatlının dişileri yumurtalarını doğrudan konak tohumların yüzeyine bırakırlar. Larva, tohumun içinde yumurtadan çıkar ve burada yuvalanır. Larva içerde beslenir, gelişir ve pupa evresine girer. Tohumu ergin olarak terk ederler. *S. limbatus* genel bir tohum yiyicisidir; 50'den fazla farklı konak bitkinin tohumları üzerinde beslenip büyüyebilmektedir.

Fox ve arkadaşları, böceğin doğal iki konağı üzerinde *S. limbatus*'u çalıştılar: bu türlerden biri akasya (*Acacia greggii*) diğeri bir palo verde (*Cercidium floridum*)'dir. Akasya iyi bir konaktır; akasya tohumlarında yaşayan larvaların çoğu erişkin evreye ulaşacak kadar hayatta kalır. Palo verde ise fakir bir konaktır; bu bitkinin tohumlarında yaşayan larvaların yarıdan daha azı hayatta kalabilmektedir. Farklı kalitedeki konakları kolaylıkla Smith ve Fretwell analizine ilave edebiliriz (Şekil 11.20). Bu işlemi yaptığımızda, açık bir şekilde, dişilerin fakir konaklara, zengin konaklara bıraktıklarından daha büyük yumurtalar bırakması gerektiği öngörüsünde bulunabiliriz. Bölüm 8'den seçilim farklı zamanlarda ya da farklı yerlerde farklı fenotipleri desteklediğinde, organizmaların bazen fenotipik esneklik geliştirdiklerini hatırlaya-



Şekil 11.19 Şeritli kertenkelede (*Uta stansburiana*) yumurta büyüklüğü üzerinde seçilim (a) Bu grafikler, populasyonlardaki yumurta büyüklüğü dağılımını göstermektedir. Gölgeli bölge doğal varyasyonu gösterir; beyaz bölgeler cerrahi olarak oluşumu sağlanmış küçük yumurtaları gösterir; koyu mavi kısımlar operasyon ile oluşumu sağlanmış büyük yumurtaları gösterir. Her bir populasyonda doğal yumurtalar için ortalama yumurta büyüklüğü koyu renkli üçgen ile gösterilmektedir. (b) Her bir eğri anasal kuluçka büyüklüğü ve yumurta büyüklüğü arasındaki tahmini ilişkiyi göstermektedir. Kuluçka büyüklüğü yumurta büyüklüğünün azalan bir fonksiyonuydu. Bu durum, Smith ve Fretwell analizinin birinci varsayımını doğrulayan bir uzlaşıya işaret eder. (c) Her bir eğri, doğadaki yumurta büyüklüğü ve yumurtanın açılmasından bir aylık olana kadar geçen sürede hayatta kalma olasılığı arasındaki tahmini ilişkiyi göstermektedir. Smith ve Fretwell analizinin ikinci varsayımını doğrular şekilde, 1989 yılında döllerin hayatta kalışı, yumurta büyüklüğüne paralel şekilde artış gösterdi. Diğer taraftan, 1990 yılında yavruların hayatta kalışı orta büyüklükteki yumurtalardan çıkanlar için en yüksek düzeyde idi. (d) Her bir eğri, anasal uyum gücü (kuluçka büyüklüğü × bir yavrunun hayatta kalabilme olasılığı) ve yumurta büyüklüğü arasındaki tahmini ilişkiyi gösteriyor. Her iki yıl, her iki populasyonda da, analar için optimal yumurta büyüklüğü (kırmızı üçgen) ortalama bir değerdi. Bu değer, 1989 yılında, döl için optimal yumurta büyüklüğünün altındaydı. Sinerve vd. (1992)'nin izni ile basılmıştır. Copyright © 1992, American Association for the Advancement of Science.



Şekil 11.20 Zengin ve fakir bir konak üzerinden, döl sayısı ve büyüklüğü arasındaki optimal uzlaşma (a) Şekil 11.18'de olduğu gibi, döl sayısı ve büyüklüğü arasında bir uzlaşı olduğunu varsayalım. (b) Şekil 11.18'de olduğu gibi, bu değerin altında bir döl bireyinin yaşayamadığı minimum bir büyüklüğün var olduğunu varsayıyoruz; bu minimum değerin üzerindeki değerlerde bir döl bireyinin hayatta kalma olasılığı, döl büyüklüğünün artan bir fonksiyonudur. Dölün hayatta kalışı için minimum büyüklük, zengin konakta en küçük düzeydedir. Ayrıca, minimum büyüklük üzerindeki tüm değerlerde, hayatta kalma olasılığı zengin konakta daha yüksektir. (c) Analiz: Belli bir büyüklükteki tek bir kuluçkalık döllerden ebeveynin kazandığı uyum gücü, kuluçkanın döl sayısı ile bir döl bireyinin hayatta kalabilme olasılığı çarpımıdır. En optimal döl büyüklüğü (ana için) fakir konakta zengin konaktakinden daha büyüktür. Smith ve Fretwell (1974)'den.

lım. Şekil 11.20'deki analiz, *S. limbatus*'un yumurta büyüklüğünde fenotipik esneklik sergilediğini öngörmektedir.

Tahmin edildiği gibi, Fox ve meslektaşları, dişi *S. limbatus*'un konağına bıraktığı yumurta sayısını ayarladığını buldular. Araştırmacılar, aynı populasyondan, yumurtadan yeni çıkmış dişileri alıp onlara sadece tek çeşit tohumlar verdiklerinde, bunlardan palo verde tohumu (fakir konak) verilenler akasya tohumu (zengin konak) verilenlere göre, önemli derecede daha büyük yumurtalar bıraktılar (Şekil 11.21a). Daha büyük yumurta üretmek yaşam boyu az sayıda yumurta verme şeklinde bir bedele yol açmış olup, bu durum Smith ve Fretwell'in birinci varsayımını desteklemektedir (Şekil 11.21b).

Palo verde tohumlarına yumurta bırakan dişilerin büyük yumurtalar üretmeleri adaptiftir. Fox ve diğerleri, dişileri ilk yumurtalarını bırakıncaya kadar akasya tohumlarında muhafaza edip, daha sonra palo verde tohumlarına taşımak suretiyle palo verde tohumlarında küçük yumurtalar bırakacak şekilde yönlendirdiler. Palo verde tohumlarındaki küçük yumurtalardan çıkan larvaların yalnızca % 0,3'ü ergin döneme kadar hayatta kalırken, palo verde tohumlarındaki büyük yumurtalardan çıkan larvaların % 24'ü hayatta kaldı ($P < 0{,}0001$). Smith ve Fretwell'in ikinci varsayımını doğrulayacak şekilde, palo verde tohumlarındaki büyük yumurtalarda bile, yumurtadan ergin döneme kadar hayatta kalma olasılığı tamamen yumurta büyüklüğü ile pozitif olarak ilişkiliydi. Akasya tohumlarına yumurta bırakan dişiler için küçük yumurtaların üretilmesi adaptiftir. Akasya tohumlarına bırakılan yumurtalardan çıkan hemen tüm larvaların hayatta kaldıkları göz önüne alındığında, küçük ve daha fazla sayıda yumurta bırakan dişiler daha yüksek yaşam boyu üreme başarısına sahip olurlar.

Fox ve meslektaşları, belli bir konak için uygun büyüklükte yumurtalar bırakmaya başlayan bir dişinin bile konak değiştirdiğinde yumurta büyüklüğünü yeniden ayarlayabileceğini gösterdiler (Şekil 11.21c). Tek çeşit tohum üzerinde tutulan kontrol dişileri, yaşamları boyunca sürekli olarak büyük ya da küçük yumurtalar bıraktılar (Şekil 11.21d).

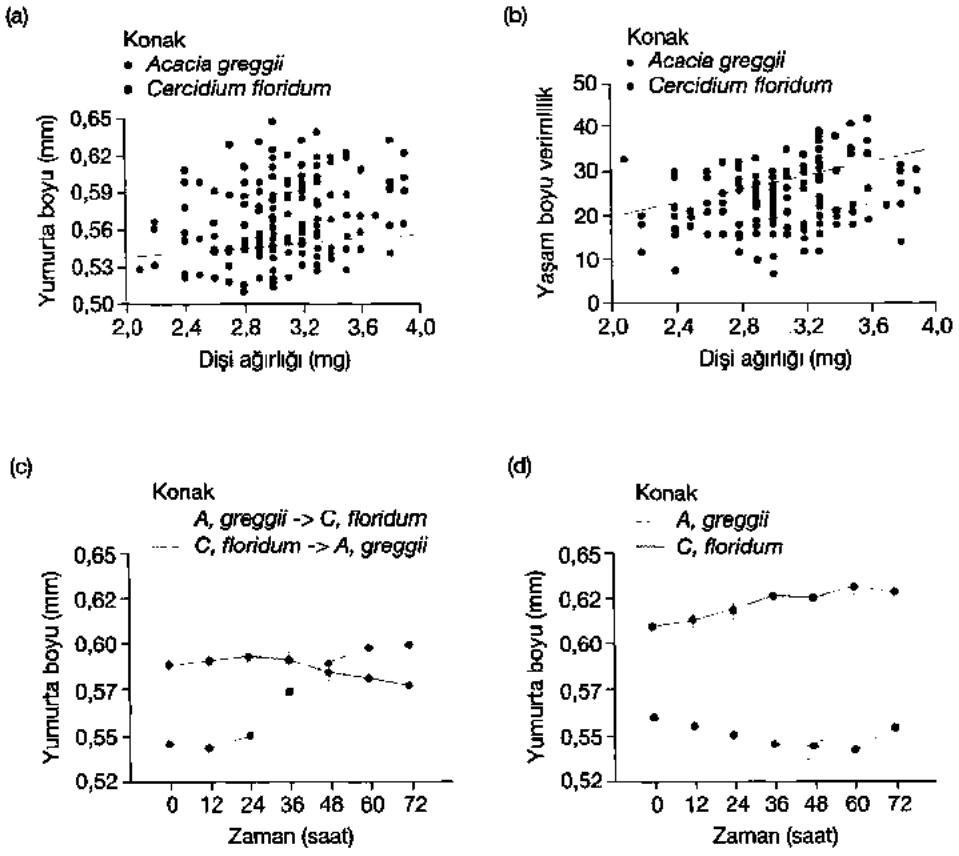
Özet olarak, döl büyüklüğü üzerine olan seçilim, sıklıkla döl ve ebeveynin arasında bir çıkar çatışmasına yol açar. Daha büyük yavru döl vermek aynı zamanda daha az döl vermek anlamına geleceğinden, ebeveynler üzerine olan seçilim yaşayabilir ideal döl büyüklüğünden daha küçük döller lehine olabilir. Döllerin büyüklük ve sayısı arasındaki tam denge, döl büyüklüğü ile hayatta kalışları arasındaki ilişkiye bağlıdır. Fakir ortamlar dölün hayatta kalışı için daha büyük engellere sahiptir ve bu nedenle daha büyük döller tercih edilir.

11.5 Yaşam Öyküleri Arasında Çıkar Çatışmaları

Yaşam öyküsü karakterleri arasındaki uzlaşıların analizi, yaşayan organizmaların bilinen olağanüstü yaşam öyküsü çeşitliliğinin birçok yönünün açıklanmasına yardımcı olmuştur. Bununla birlikte, aslında diğer organizmaları da kapsayan bir ekolojik çevrede her bir organizmanın yaşam öyküsünü göz önüne seren bu bakışı anlamak bazen güç olabilir. Örneğin, Şekil 11.2'deki keseli sıçanın yaşam öyküsü, hipotetik bir dişinin üremesini gösterir, fakat dölü vermek üzere bu dişi ile çiftleşmiş olan erkeği göstermemektedir. Bu şekilde basitleştirme, erkeklerin sadece sperm sağladıkları ve erkeklerin döl üretimindeki çıkarlarının şekilde gösterilen dişilerin çıkarları ile aynı olduğunu düşündürebilir. Gerçekte, erkek ve dişilerin üreme çıkarları çoğunlukla farklı olacaktır. Bu bölümde, bu şekildeki iki çıkar çatışmasını ve bunların evrimsel sonuçlarını tartışıyoruz.

Eşler Arası Genetik Çatışma: Genomik Etiketleme

Keseli sıçanlar ve yavrularını bir plasenta aracılığı ile besleyen diğer memeliler, dişilerin (yavruları taşıyan) ve erkeklerin (bunu yapmayanlar) üreme çıkarları arasında



Şekil 11.21 Tohum güvesinde (*Stator limbatus*), yumurta büyüklüğünde fenotipik esneklik (a) Daha büyük dişiler, nispeten daha büyük yumurtlarlar bırakırlar ancak *Cercidium floridum* üzerine yumurta bırakan dişiler büyüklüklerine göre daha büyük yumurta bırakırlar ($P < 0{,}001$). (b) Daha büyük dişiler daha yüksek bir üretkenliğe (yumurta sayısı olarak) sahiptirler ancak, *A. greggii* üzerine yumurta bırakan dişiler büyüklüklerine göre daha yüksek verimlilik sergilerler ($P < 0{,}001$). (c) Bir konak değiştirme deneyinde, Fox ve arkadaşları, yumurtadan yeni çıkmış dişileri her bir tohum çeşidi üzerine yerleştirdiler, bunların yumurta bırakmalarını beklediler ve bu yumurtaları başka tohum çeşidine aktardılar. Grafik, sonraki 72 saatlik süre için, zamanın fonksiyonu olarak, yumurta büyüklüğünü göstermektedir. İlk yumurtalarını akasya (*A. greggii*, zengin konak) üzerine bırakan dişiler başlangıçta küçük yumurtalar üretirler ancak, daha sonra aşamalı olarak daha büyük yumurta üretimine geçerler. İlk yumurtalarını palo verde (*C. floridum*, fakir konak) üzerine bırakan dişilerin ilk yumurtaları daha büyüktür ancak, daha sonra aşamalı olarak daha küçük yumurta üretimine geçerler. (d), (c) için hazırlanan bir kontrol deney grubunda, Fox ve arkadaşları, dişileri yaşamaları boyunca her bir çeşitten tohum üzerinde bıraktılar. Her bir grup, yaşamları boyunca büyük ya da küçük yumurtalar yumurtlamışlardır. Fox vd. (1997)'den. Copyright © 1997, American Naturalist. The University of Chicago Press'in izni ile basılmıştır.

çatışma için bir sürpriz fırsat sunarlar. Ana yerine, babadan gelen memeli gen kopyalarını düşünün. Neden bu aleller çatışma içinde olabilsin? Çoğu memelilerde, dişiler yaşam boyunca çok sayıda farklı erkeğin döllerini taşırlar. Gerçekten, farklı babaların yavruları sıklıkla aynı batında verilen yavrular arasında bulunurlar. Ana bu yavruların her biriyle aynı oranda akraba olduğundan, doğal seçilim ananın her bir döle yapacağı fizyolojik yatırımı eşitleyecek şekilde işlemelidir. Diğer taraftan doğal seçilim, diğer babalara ait döllerin zararına olacak şekilde, anayı kendi dölleri için daha fazla yatırım yapmaya zorlayabilen bir babanın lehine işlemelidir.

Aynı batındaki ya da kuluçkadaki döllerin farklı babaları var ise, babaların ve ananın üreme yatırımları çatışır.

Memelilerde bu öngörü ile uyuşan, anasal ve babasal alelleri ayırt etmek üzere, en azından bazı lokuslar biyokimyasal olarak işaretlenir (ya da etiketlenir) (Barlow 1995). Allellerin işaretlenmesi, gamet üretimi sırasında ovaryum ve testislerde gerçekleşir. Etiketleme, döllenmeden sonra embriyo hücrelerinde işaretlenmiş genle-

Erkek ve dişi alelleri, farklı kimyasal belirteçler içerir ve farklı şekilde transkribe olursa genomik etiketlenme ortaya çıkar.

rin sonraki transkripsiyonunu da etkiler. Örneğin, farelerde insülin-benzeri büyüme faktörü-II (IGF-II) olarak adlandırılan bir hormonun babaya ait aleli büyük oranda ifade edilirken, anaya ait kopya neredeyse transkribe edilmez. Doğal seçilimin her iki alelin eşit olarak ifade edilmesini sağlaması gerektiğinden, bu durum diployit bir organizmada ilginç bir gen ifadesi biçimidir. Eşit ifade, bir alelin işlevini engelleyen zararlı çekinik mutasyonların etkisine karşı dölü korur (Hurst 1999). Özellikle aynı genin babaya ait aleli aktif olarak transkribe edildiği halde, neden ana kendi IGF-II alelini, transkripsiyonunu azaltmak üzere baskılamıştır?

Yanıt IGF-II'nin fonksiyonuna ve diğer moleküllerle etkileşimine dayanır. Bu hormon hücre bölünmesi için genel bir uyarıcıdır ve tip-1 IGF-II reseptörü olarak adlandırılan bir hücre yüzey proteini aracılığı ile rol oynar. Bununla birlikte, bu reseptör kazara, farelerde bol bulunan diğer bir hücre yüzey proteini olan ve IGF-II için bir bağlanma bölgesine sahip (bu alternatif bağlanma bölgesi tip-2 reseptörü olarak adlandırılır) katyon-bağımlı olmayan mannoz-6-fosfat reseptörü (CI-MPR)'ne de bağlanır. CI-MPR'lerin fonksiyonu büyüme ile tamamen ilişkisizdir ve fare embriyolarında sadece anasal alelden transkribe edilmektedir.

David Haig ve meslektaşları hormonların, reseptörlerin ve transkripsiyon biçimlerinin bu tuhaf düzenlenmesinin, uterusta, anasal ve babasal alellerin kazançları arasındaki çatışmadan kaynakladığını savundular. Bu açıklamaya göre, babadan gelen alelden transkribe edilen IGF-II, gelişen embriyoda hücre bölünmesi hızını en üst düzeye çıkarmak için seçilmektedir. Bu alel büyüme hızını arttırır ve ana kaynaklarının plasenta yoluyla embriyoya akışını kontrolüne alır. Anadan gelen IGF-II aleli ileriki üreme kaynaklarını korumak amacıyla devre dışı bırakılır. Bunun aksine, anasal tip-2 reseptörünün transkripsiyonu fazla miktardaki babasal hormonu bağlamak, IGF-II'nin aşırı transkripsiyonunun etkilerini hafifletmek ve kaynakların farklı embriyolara dağılımı dengelemek için seçilirken, babasal IGF-II hormonunun ana üzerindeki etkisini en üst seviyeye çıkarmak için babasal tip-2 reseptör aleli kapatılır (Haig ve Graham 1991; Moore ve Haig 1991).

Bu açıklamaya uygun olarak, tavuk ve kurbağalarda CI-MPR, IGF-II bağlamaz; bunların embriyoları döllenme öncesi düzenlenir. Baba tavuk ve kurbağalar, anasal kaynakların döller arasında dağılımını değiştirmek için hiçbir fırsata sahip değildirler. Bu durum, memelilerdeki tip-2 reseptörünün anasal kaynakların döller arasında paylaşımının dengelenmesini tercih eden bir seçilime yanıt olarak, plasentanın ortaya çıkmasından sonra evrimleştiğini akla getirmektedir. Genomik etiketleme çiçekli bitkilerde de saptanmıştır ve endosperm olarak adlandırılan besin dokusunun evrimleşmesinde önemli olmuş olabilir (bkz. Haig ve Westoby 1989, 1991).

Her ne kadar kantitatif varyasyonun etiketlenmede oluşup oluşmadığı ya da etiketlenmenin ortaya çıkması için çok sayıda babanın gerekli olup olmadığı konusunda bazı tartışmalar varsa da, genomik etiketleme ile ilgili olarak Haig'in ortaya koyduğu nitel tahminler genellikle doğrulanmıştır (Haig 1999; Hurst 1999; Spencer vd. 1999). Örneğin, alellerin devreye girmesi ya da devre dışı bırakılmasından çok, aleller transkripsiyonun miktarı bakımından farklı olabilirler. Etiketlemenin memeli genomlarında oldukça yaygın olduğu bilinmektedir (bkz. Spencer vd. 1999'daki kaynaklar) ve etiketleme mekanizmasının ayrıntıları ve etiketlenmiş aleller arasındaki karşılıklı etkileşimler genler ve türler arasında değişkenlik gösterebilir.

Sonuç olarak, memelilerin plasental gelişimin evrimleştiği tek hayvan grubu olmadığını belirtmek önemlidir. Örneğin, kertenkeleler (Guillette ve Jones 1985), köpek balıkları (Wourms 1993) ve çok sayıda denizel omurgasız grup

(Strathmann1987) ana vücudu ve vücut içindeki döller arasında maddelerin taşınması için plasentaya benzer yapılar geliştirmişlerdir. Haig'in hipotezi etiketlenmiş genlerin bu hayvan gruplarında bulunması gerektiğini ve bu genlerin ananın kaynakları için rekabet eden döller arasındaki çatışmayı düzenleyen genler olacağını ifade etmektedir. Bununla birlikte, hipotez bu gruplarda henüz sınanmamıştır (Spencer vd. 1999).

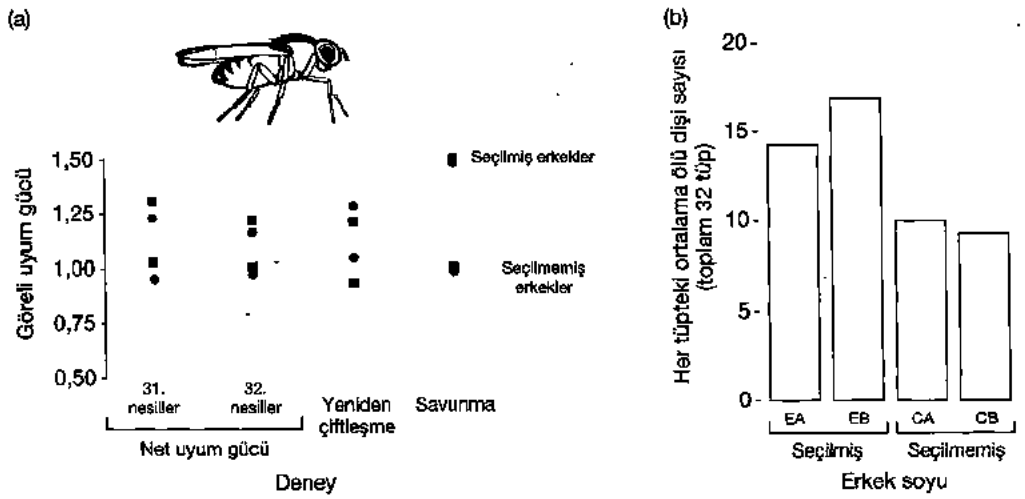
Eşler Arası Fizyolojik Çatışma: Eşeysel Birlikte-Evrim

Bölüm 7'de, biri diğerinin etkisini karşılamaya çalıştığından türlerin hiçbirinin net bir uyum gücü kazancı edinemediği, konukçu ve patojenler gibi, adaptasyonun türlerin rekabetinden kaynaklandığı fikrine değinmiştik. Bu durumda uyum gücü, çevrenin, keza bir populasyondaki organizmalar üzerine işleyen seçilimin doğasının, büyük ölçüde diğer organizmalar ve onların adaptasyonlarınca belirlendiği bir çeşit dinamik dengede evrimleşir (Van Valen 1973).

Bu görüş, tür içinde ortaya çıkan yaşam öyküsü adaptasyonlarını kapsayacak şekilde genişletilebilir. William Rice ve arkadaşları tarafından yürütülen deneyler, dişi ve erkek meyve sineklerinin üreme çıkarlarının değiştiği durumlarda, eşeysel seçilimin bir eşeyde ortaya çıkan ancak, diğer bir eşey için gerçekte zararlı olan adaptasyonları destekleyebileceğini gösterdi. Bu adaptasyonların bir tanesi, dişinin yumurta bırakma oranı ve başka bir erkekle tekrar çiftleşme eğilimi gibi davranışlarını etkilemek üzere evrimleşen, erkek seminal sıvısının biyokimyası ile ilgilidir (Fowler ve Partridge 1989). Eğer eşinin birden fazla partner ile çiftleşme olasılığı varsa, bu adaptasyonlar kendi spermleri tarafından döllencek yumurta sayısını artırma eğiliminde olduğundan, bu etkileşimler özellikle erkeğin yararınadır. Ancak, bu tipteki seminal sıvılar toksiktir ve dişi ölümlerini artırır (Fowler ve Partridge 1989). Toksik etkiler, dişiler arasında sonraki direnç adaptasyonları lehine işler. Bu durumu, dişilerde gelişen dirençlerin üstesinden gelmek için, erkeklerde daha uç adaptasyonların gelişimi izler. Tekrarlanan bu süreç kaç-kovala eşeysel seçilimi olarak adlandırılır (Rice 1987; Rice ve Holland 1997; Holland ve Rice 1998).

Bu tür zıt eşeysel adaptasyon için doğrudan kanıtlar Rice (1996) tarafından yürütülmüş olan bir seri deneyden elde edilmiştir. Bu deneylerde, erkek sinekler dişilerle çiftleşmek için birbirleri ile rekabet etmişlerdir. Böylece, dişiler çok sayıda erkekle çiftleşebilmişlerdir. Erkekler arası rekabet, yüksek oranda tekrar aynı dişi ile çiftleşme ve daha fazla toksik seminal sıvı gibi özelliklerin seçilimini sağlanmıştır. Ancak, her bir deneysel çiftleşmeden sonra sadece erkek döller alındı. Her seçilim turundan sonra, seçilen bu erkekler çiftleşme için herhangi bir rekabetin oluşmadığı kontrol grubundan dişilerle çiftleştirildi. Bu yolla Rice, seçilmiş erkeklerin dişi savunmalarının üstesinden gelmek için birbirileri ile rekabet etmelerini sağlarken, erkeklerin eşeysel adaptasyonlarına olan dişi tepkilerini değişmez tutmuştur.

Böyle bir seçilimin 31-41 nesillik sonuçları Şekil 11.22'de gösterilmektedir. Kontrol gruplarındaki erkeklerle karşılaştırıldıklarında, seçilmiş erkekler daha yüksek uyum gücüne sahiptiler (Şekil 11.22a'daki "Net uyum gücü" sonuçlarının gösterdiği gibi, erkek başına daha çok erkek döl verilmiştir). Şekil 11.22a'nın sağ tarafındaki veriler, seçilmiş erkeklerin daha yüksek uyum gücü edinmesinde iki özelliğin katkıda bulunduğunu göstermektedir. Bu erkeklerin aynı dişi ile yeniden çiftleşme olasılığı yüksekti ve dişi diğer bir erkekle yeniden çiftleştiğinde seçilmiş erkekler yumurtaların çok daha yüksek bir oranını dölledi ('Savunma' sonuçları, Şekil 11.22a). Ancak, erkek üreme başarısı yararına olan bu durumun dişi için bir bedeli vardı: Seçilmemiş erkeklerle çiftleşen dişilerin ölüm oranı ile karşılaştırıldığında 41 nesillik seçilim sonrasında seçilmiş erkeklerle çiftleşen dişilerin ölüm oranı % 50 daha yüksekti (Şekil 11.22b). Bu deney, erkek ve dişilerin çoğalma yönün-



Şekil 11.22 Erkek ve dişi meyve sinekleri arasında antagonistik eşeysel seçilim (a) Her babanın sahip olduğu erkek döl sayısı olarak, çiftleşme rekabetinde başarılı olan seçilmiş erkekler, seçilmemişlere göre, daha yüksek göreli uyum gücüne sahiptir. "Net uyum gücü" iki seçilmiş erkek populasyonunda 31. ve 32. nesillerden sonra ölçüldü (kırmızı daire ya da kareler) ve seçilmemiş erkeklerin net uyum gücü ile karşılaştırıldı (mavi daire ya da kareler). Bu artan uyum gücünün iki bileşeni, babalığı garanti altına almak için dişiler ile "Yeniden çiftleşme" ve dişisinin ikinci bir erkekle çiftleşme şansı verilmesinden sonra seçilmiş erkeğin babası olduğu göreli döl sayısı olarak hesaplanan"savunma" dır. (b) Dişilerin telafi edici yaşam öyküsü özellikleri geliştirmesi önlendiğinde, bu erkek adaptasyonlarının bedeli daha yüksek dişi ölümü olmaktadır. Erkekler üzerinde yürütülen 41 nesillik seçilim sonrası, iki farklı hattan seçilmiş erkeklerle eşleştirilen dişiler (EA ve EB), seçilime uğramamış erkeklerle çiftleştirilmiş dişilerden (CA ve CB), çok daha yüksek ölüm oranına sahiptirler ($P = 0,0194$). Ölüm oranı, başlangıçtaki 32 nesil dışındaki gruplarda ölen dişi sayısı olarak gösterilmektedir. Rice (1996)'dan. Nature'dan izin alınarak basılmıştır. © 1996, Macmillan Magazines Ltd.

den "evrimsel bir karşı atak" içinde olduklarını ve eğer dişinin savunması kırılmış ise bu yarışı erkeklerin kazanacağını göstermektedir.

Bununla birlikte, bu sonucun özel bir çiftleşme sistemine dayandığını bilmek önemlidir. Aynı kaynak populasyondan sinekleri monogamik çiftleşmeye zorlanmak sureti ile, Holland ve Rice (1999), zıt eşeysel adaptasyonun etkilerinin gerçekten de tersine dönüştürülebileceğini gösterdiler: Monogamik sinek nesilleri, erkeklerde daha düşük sperm toksisitesine ve dişilerde sperm toksisitesine karşı daha düşük dirençliliğine yol açtı. Bu sonuçlar, erkek ve dişi uyum güçleri arasında yeni bir ilişkiye göre anlam taşır: Hayatları boyunca tek eşli olan erkekler, döl üretimi için sadece o dişinin uyum gücüne bağlıdırlar ve bu erkeklerin eşleri tarafından başka bir erkek ile aldatılma korkuları yoktur. Bu erkekler, kendi uyum güçlerini arttırmak için daha az zararlı yaşam öyküleri geliştirmelidirler. Dişiler tarafından erkeğin toksik seminal sıvısına (ya da diğer bir erkeğin yaşam öyküsü özelliklerine) karşı geliştirilen savunmalar, erkekler daha iyi huylu özellikler geliştirdikçe daha az yararlı hale gelir. Dişi dirençliliği zaman veya enerji bakımından masraflı ise, dirençlilik özelliklerine karşı seçilim olacaktır (Holland ve Rice 1999).

11.6 Geniş Bir Evrimsel Kapsamda Yaşam Öyküleri

Bölümün bu son seksiyonunda, daha geniş bir evrimsel kapsamda yaşam öykülerine yer vereceğiz. Burada, örnek araştırmaların işaret ettiği iki genel soruya özetle değineceğiz. (1) Hangi güçler populasyonda genetik varyasyonu korur? (2) Yeni özellikler nasıl evrimleşir?

Genetik Varyasyonun Korunması

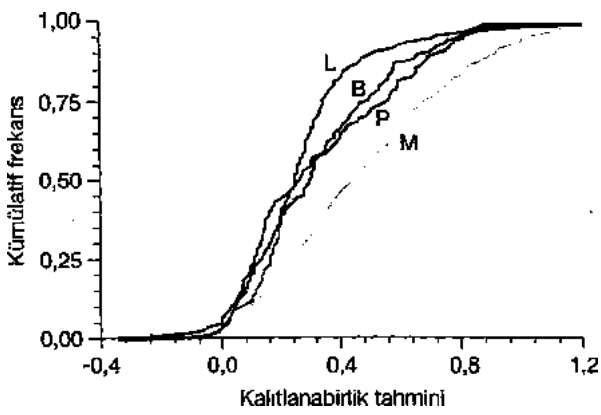
Bir özellik üzerine olan doğal seçilim, o özellik için var olan genetik varyasyonu azaltıyor olmalıdır (Fisher 1930). Basit bir örnek, bunun nedenini açıklar (Roff 1992). Uyum gücü ile bağlantılı tek bir özelliği etkileyen, her biri iki alele sahip bir dizi lokusun var olduğunu düşünün. Her bir lokusta bulunan alellerden biri ("0") bireyin uyum gücüne sıfır birim ekleyecek şekilde özelliğe katkıda bulunurken, diğer alel ("1") bir ünite katkıda bulunur. En yüksek uyum gücüne sahip genotip, bütün lokuslarda alel "1" için homozigot olanıdır. Süreç içerisinde, seçilimin tüm lokuslarda "1" alelinin sabit hale gelmesine yol açması gerekir ve dolayısıyla özellik için artık hiçbir genetik varyasyon olmayacaktır.

Yaşam öyküsü özellikleri, üreme ile bağlantılı olarak tanımlanmaları nedeniyle, davranışsal, fizyolojik ya da morfolojik özellikleri gibi diğer özelliklere göre, uyum gücü ile yakından ilişkili olmalıdır (Mousseau ve Roff 1987). Bu nedenle, yaşam öyküsü özellikleri diğer özelliklerden daha az genetik varyasyon –daha düşük kalıtılabilirlik- göstermelidirler (kalıtılabilirlikle ilgili bir tartışma için Bölüm 7'ye bakınız). Mousseau ve Roff (1987), çeşitli özelliklerin kalıtlanabilirliği ile ilgili olarak literatürden yaklaşık 1120 örnek topladılar. Araştırmacılar, yaşam öyküsü özelliklerinin gerçekten de çok düşük düzeyde kalıtılabilirlik eğiliminde olduklarını buldular (Şekil 11.23). Bu sonuçlar, basit teorik uygulamalardan edindiğimiz beklentilerle uyuşmaktadır (alternatif bir görüş için Price ve Schluter 1991'e bakınız).

Yaşam öyküsü özellikleri uyum gücü ile yakından ilişkilidirler ve görece daha düşük kalıtılabilirliğe sahiptirler.

Bununla birlikte, Mousseau ve Roff'un derlemesi, yaşam öyküsü özelliklerinin önemli miktarda genetik varyasyona sahip olduklarını ortaya koymaktadır. Hangi evrimsel güçler populasyonlardaki genetik varyasyonları korur? Olasılıklar listesi mutasyon, heterozigot avantajı, frekans-bağımlı seçilim ve farklı zamanlarda ya da farklı çevrelerde daha yüksek uyum gücüne sahip genotip-çevre etkileşimlerini kapsar (bkz. Bölüm 4-7).

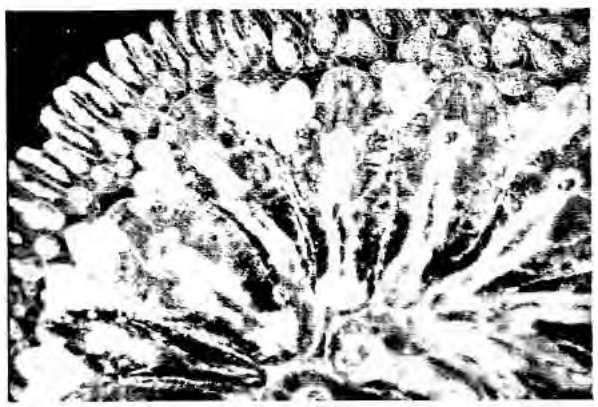
Richard Gosberg (1988), bir deniz fiskiyesi (*Botryllus schlosseri*) populasyonunda yaşam öyküsü özellikleri ile ilgili genetik varyasyonun korunması üzerine çalıştı. *Botryllus schlosseri*, ılıman kuşakta sığ denizel sulardaki sert yüzeylere tutunan ve koloni oluşturarak yaşayan bir hayvandır. Koloniler özdeş bir dizi modülden oluşur. Bir kolonideki modüller fizyolojik olarak bağlantılıdırlar ve onların yaşam öyküleri eşzamanlıdır. Gosberg'in çalıştığı populasyonlar, farklı iki yaşam öyküsü biçimi içermektedirler. Bir formu, **semelpardır (semelparous)**: Eşeysel olgunluğa erişir erişmez, kolonideki modüller bir kez ürer ve ölürler. Diğer biçim **iteropardır (iteroparous)**: Kolonilerin ölümünden önce, en az üç dönem eşeysel üreme gösterirler. Gosberg, deniz fiskiyelerini aynı ortamda yetiştirerek bir seri deney yaptı ve iki

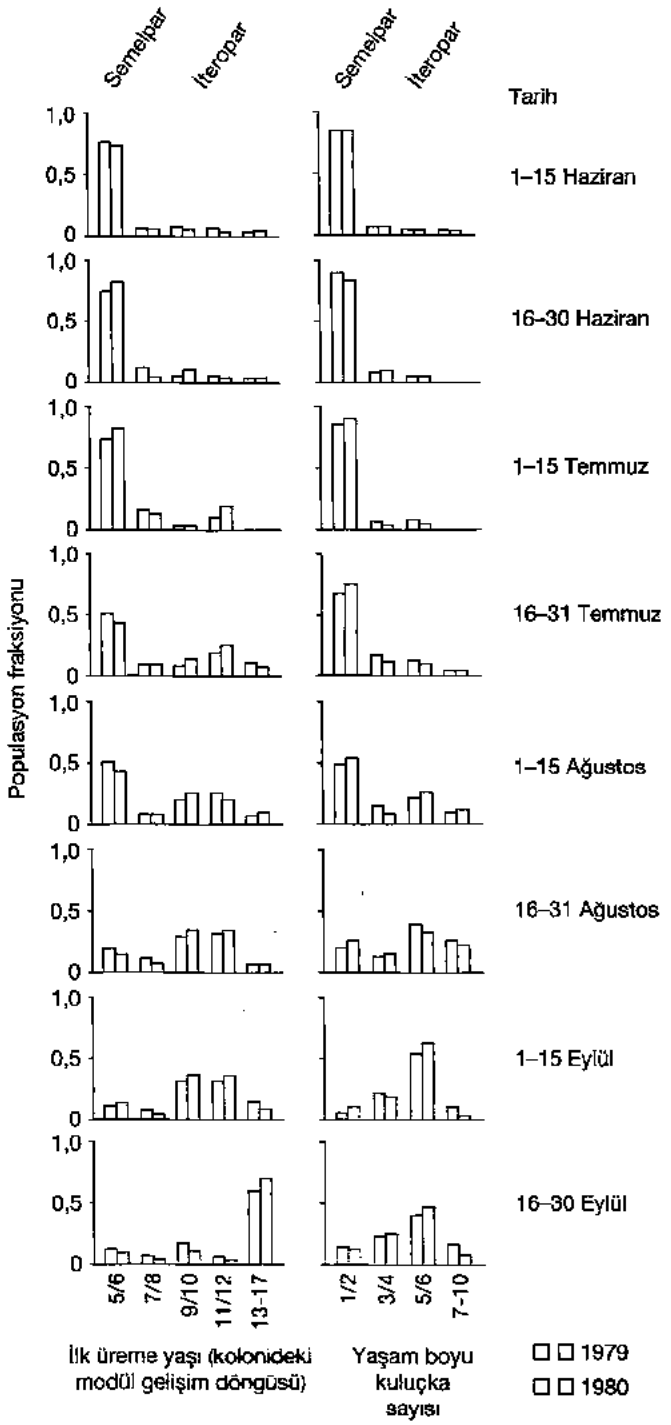


Şekil 11.23 Yaşam öyküsü özellikleri, diğer çeşit özelliklere oranla daha düşük kalıtılabilirliğe sahiptir Bu eğri, dört kümülatif frekans dağılışını göstermektedir. Kümülatif frekans dağılışı bir histogram boyunca hareket edip çubukların yüksekliklerinin artan şekildeki toplamıdır. Bu kümülatif frekans dağılımındaki eğri ne kadar hızlı bir şekilde 1'e ulaşırsa, histogramın ortalaması da o kadar düşük olur. "L" ile işaretlenmiş çizgi yaşam öyküsü özelliklerinin kalıtılabilirliğinin tahmini için kümülatif bir frekans dağılımıdır; B = davranış özellikleri; P = fizyolojik özellikler; M = morfolojik özellikler. Yaşam öyküsü özellikleri en düşük düzeyde kalıtılabilirliğe sahip olma eğilimine sahiptir. Mousseau ve Roff (1987)'den.

yaşam biçiminden bireylerin birbiri ile üremesini sağlayarak, bu iki yaşam biçiminin genetik olarak saptandığını gösterdi.

Bu deniz fıskiyesi populasyonunda, yaşam öyküsü formları için genetik varyasyonu sürdüren faktör nedir? Gosberg, iki yıldan fazla bir süre için, iki yaşam biçiminin mevsimsel frekansını gözledi (Şekil 11.24). Her iki yılda da semelpar biçim bahar ve yazın erken dönemlerinde populasyonda baskın iken, iteropar biçim yazın geç dö-





Şekil 11.24 Bir deniz fıskiyesi populasyonunda, iki yaşam öyküsü formunun frekanslarında yıllık döngü
Fotoğrafta bir deniz fıskiyesi (*Botryllus schlosseri*) kolonisi görülmektedir (Richard K. Grosberg, University of California, Davis). Çubuk grafiklerin her biri, iki haftalık bir süre için, populasyondaki frekans dağılımını göstermektedir. Semelpar koloniler (koyu ve açık turuncu çubuklar) erken bir yaşta ürerler ve bir kuluçkalık döl verirler. İteropar koloniler (koyu ve açık mavi çubuklar) geç yaşta ürerler ve en azından üç dört kuluçkalık döl üretirler. Grosberg (1988)'den.

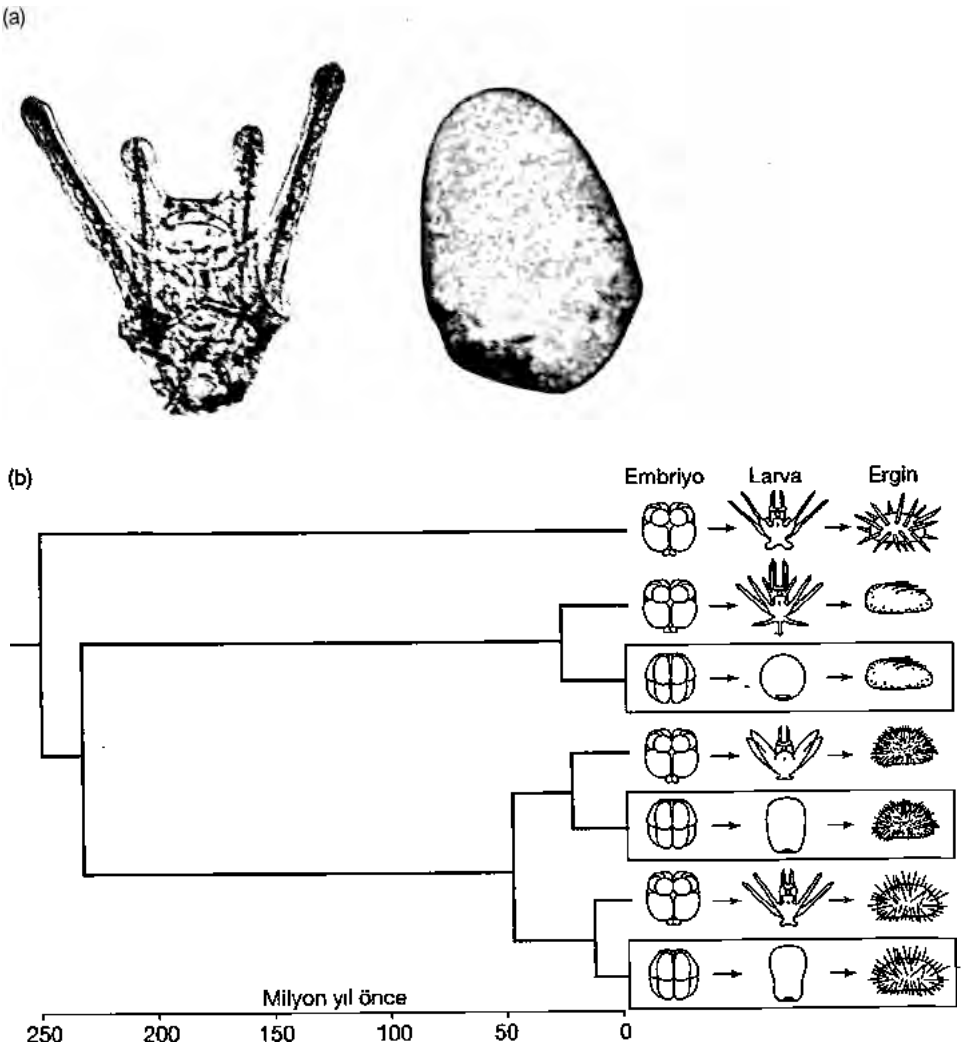
nemlerinde baskındı. Bu durum, iki yaşam biçiminin populasyonda mevsimsel varyasyon ile seçilime uğradığına işaret etmektedir. Önemli bir seçici etken, diğer bir deniz fiskiyesi (*Botryllus leachi*) ile olan rekabete dayalı karşılıklı etkileşim olabilir. Bu rakip genellikle yaz sonlarında oldukça bol bulunur ve *B. schlosseri*'nin semelpar biçiminin aşırı miktarlarda çoğalmasına izin verir –genotip çevre etkileşimi. Ancak, iteropar biçimin gelişimine izin vermez.

Bazı türlerde, yaşam öyküsü özellikleri ile ilgili genetik çeşitlilik, süreç içinde değişen seçilimce korunur.

Yeni Özelliklerin Evrimi

Yeni özelliklerin evrimi, doğal seçilim yoluyla evrim teorisine bir meydan okumayı ifade eder (bkz. Bölüm 3). Şimdiki araştırmalara odaklanan bir örnek olarak, yakın akraba deniz kestanesi türlerinin, birbirinden dikkat çekecek derecede farklı larva formlarına sahip olabilmeleri verilebilir. Şekil 11.25a aynı cinse ait iki deniz kestanesi larvasını göstermektedir: birisi bir pluteus larvası, diğeri ise bir schmoo larvasıdır. Pluteus larvaları küçük yumurtalardan çıkarlar. Larvalar metamorfoz geçirip ergin hale gelmeden önce su sütununda yaşar, beslenir ve büyürler. Schmoo larvaları büyük yumurtalardan çıkarlar. Bu larvalar, pluteus larvasından daha önce metamorfoza girerler ve beslenmezler.

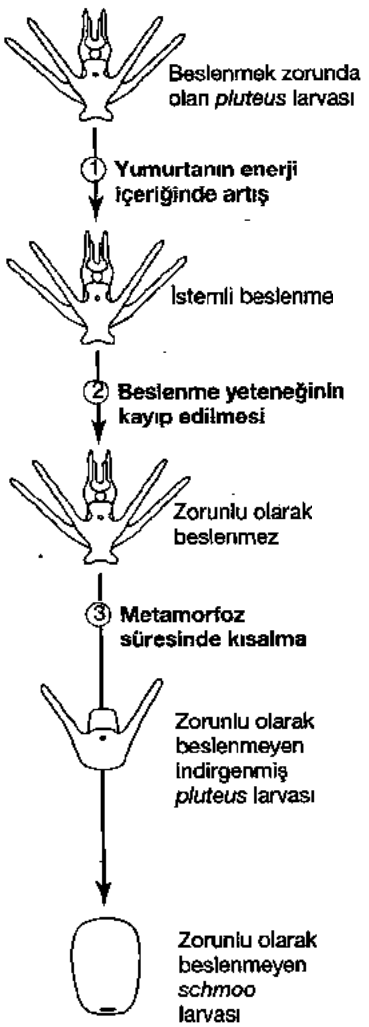
Morfolojilerinde olduğu gibi, pluteus ve schmoo larvalarının gelişim süreçleri de birbirlerinden oldukça farklıdır (Wray ve Bely 1994; Wray 1995; 1996; Raff 1996). Bu iki larva biçimi, ilkin hücre bölünmeleri seyrinde birbirlerinden farklıdırlar (Şekil 11.25b). Aynı şekilde, iki larva biçimi bir dizi genin ifade edilmesi yönünden de farklık gösterirler.



Şekil 11.25 Deniz kestanesinde beslenmeyen larvanın evrimi (a) Solda gösterilen pluteus, sağda gösterilen schmoo larvası olarak adlandırılmaktadır. Bu iki larva, oldukça yakın akraba deniz kestanesi türlerinde görülür: Pluteus larvası *Heliocidaris tuberculata*, schmoo larvası *H. erythrogramma* türlerine aittir. Fotoğrafta verilen her iki larvada yaklaşık üç günlüktür (Fotoğraf R.A. Raff; G.A. Wray (1995)'in izni ile çoğaltılmıştır; Punctuated evolution of embryos. Science 267: 1115-1116, Feb. 24, 1995). (b) Pluteus, deniz kestaneleri için atasal ve en eski larva formudur. Burada gösterilen deniz kestanesi filogenisinde, pluteus formunun en azından 250 milyon-yaşında olduğu hesaplanmaktadır. Daha kapsamlı filogeniler, pluteusun yaklaşık 500 milyon yaşında olabileceğini göstermektedir. Schmoo larvasına sahip olan günümüz türler, görece daha yakın zamanlarda, pluteus larvasına sahip atalardan türemiş görünmektedir. Şekle ilave edilen erken embriyo diyagramlarının gösterdiği gibi, ilkin hücre bölünme modelleri, pluteus ve schmoo larvalarına sahip türlerde farklıdır. Wray (1995)'in izni ile basılmıştır; American Association for the Advancement of Science.

Schmoo larva biçimi pluteustan daha basit olmakla birlikte, pluteus muhtemelen atasal formdur (Strathmann 1978). Strathmann, pluteus larva şeklinin daha karmaşık olduğunu ve birbirine benzemeyen uzak akraba deniz kestanesi türleri tarafından paylaşıldığını ifade ederek, aynı larva biçiminin iki kez evrimleşmiş olmasının imkansız olduğunu vurgulamıştır. Araştırmacı, aslında, schmoo larvasının pluteus larvasından evrimleştiğini ancak, bu değişimin geri dönüşümsüz olduğuna işaret etmiştir. Morfolojik özelliklerine dayanarak, schmoo larvasının su sütununda beslenmek ve yüzmek için, pluteus larvasında var olan kompleksliğin kayıp edilmesi ve basitleşmesi sonucunda evrimleşmiş gibi görünmektedir.

Bu hipotez nasıl sınanabilir? Alternatif hipotez, deniz kestanelerinin larva biçimlerinin pluteusdan schmooya ve daha sonra yeniden schmoodan pluteusa dönüşebileceği şeklindedir. Bu hipotezleri karşılaştırmak için bir yaklaşım, deniz kestanesi grupları için bir filogeni oluşturmak ve filogenide larva biçimlerinin dağılımından, böyle bir geri dönüşümün olup olmayacağını sormaktır (Şekil 11.25b). Evrimsel tarihi tanımlamak üzere filogenilerin kullanımı fikrini Bölüm 1'de tanıttık ve bu yaklaşımın çeşitli örneklerini Bölüm 13'de analiz edeceğiz. Deniz kestanelerinin durumu için, filogeni tanımlamaları, pluteus larval biçiminin yüzlerce milyon yıl yaşında olduğuna işaret etmektedir. Bunun aksine, schmoo larvasına sahip olan günümüz türleri, pluteus larvasına sahip atalardan son elli milyon yılda türemiş gibi gözükmektedir. Ayrıca, pluteus iskeletlerinin Jura dönemine ait fosilleri, pluteus şeklinde atasal kökeni desteklemektedir (bkz. Wray 1996). Eğer pluteus Şekil 11.25b'deki deniz kestaneleri için atasal bir form ise, bu durumda schmoo üç ayrı kez bağımsız olarak evrimleşmiştir. Diğer taraftan, eğer geriye dönüşümle bir schmoo, bir pluteus oluşturabiliyor ise, bu durumda türler arasında bir pluteus dört farklı kökenden oluşmuş olabilir. Birinci bölümde değindiğimiz parsimoni yöntemi ile dört değişimden ziyade, üç değişimin daha olası olabileceği sonucuna varabiliriz ve yine bu yöntem ile pluteus larvasından schmoo larvasına değişimin tek yönlü olacağını kabul edebiliriz. Daha fazla türü içeren filogeniler, deniz kestanelerinde, schmoo larvasının, pluteus atalardan en az 20 kez evrimleşmiş olduğuna işaret etmektedir (Wray ve Bely 1994; Wray 1995).



Şekil 11.26 Pluteus larvasından schmooya geçişte varsayılan basamaklar (Wray 1996'dan).

Şekil 11.26 schmoo larva biçiminin, bir pluteus atadan nasıl evrimleştiğine ilişkin bir hipotezi göstermektedir. Bu şemadaki birinci adımda seçilim daha büyük ve daha çok enerjiye sahip yumurtaların üretimi lehine işledi. Bu durum, türeyen larva için beslenmeyi optimal hale getirdi. İkinci adımda, türemiş larva beslenme yeteneğini kaybetti. Sonuçta, erken evrelerde başkalaşım lehine işleyen seçilim beslenme ile ilgili bütün yapılarının kaybedilmesine yol açtı ve en sonunda türemiş schmoo larvasına dönüştü. Michael Hart (1996) bu senaryodaki ilk geçiş adımını sergiliyor gibi görünen bir deniz kestanesinin (*Brisaster latifrons*) larva biçimleri üzerine çalıştı. *Brisaster latifrons* larvaları büyük yumurtalardan çıkarlar. Larvalar beslenebilme özelliği taşımalarına karşın, ergini vermek üzere başkalaşımlarını tamamlamak için beslenmek zorunda değildirler. Eğer Şekil 11.26'da özetlenen senaryo hem doğru hem de genel ise, bu durumda schmoo biçiminin yeni gelişimi ve morfolojik özellikleri basit bir yaşam öyküsü özelliği olan daha büyük yumurta yönünde seçilim ile yeniden tekrarlanmaktadır.

Suboptimal Yaşam Karakterleri

Bu bölümde derlenen birçok model ve deneyin ardındaki kritik varsayım, populasyonların, yaşam öyküsü karakterlerinde ideal bir değere yakın evrimleşmeyi olası kılacak yeterli zaman ve eklemeli genetik varyasyona sahip olduklarıdır. Bu tartışmayı önemli bir uyarı ile bitiriyoruz: Yaşam öyküleri (tıpkı diğer adaptasyon çeşit-

leri gibi) mükemmel değildir ve bu karakterlerin optimal olmaları da gerekmez. Suboptimal yaşam öyküleri var olabilir. Çünkü, organizmalar ideale doğru bir evrimleşme için zamana ya da varyasyonlara sahip değildir, ya da ideal bir yaşam öyküsü geliştirmek için populasyonların yeteneğinde temel sınırlamalar olabilir (zaman ve enerji arasındaki uzlaşılarca neden olunan sınırlamalar dışındaki faktörlerden kaynaklanan sınırlanmalar).

Douglas Gill (1989) hanım terliği orkidesi (*Cypripedium acaule*) populasyonunda, bir tür ideale-yakın yaşam öyküsü tanımladı. Bu orkideler 20 yıldan daha uzun süre yaşayabilirler. Yetişkinleri yüksek hayatta kalma oranına sahiptirler ve tozlaştırıcı böcekleri (genellikle *Bombus* cinsinden arıları) cezbedecek büyük-gösterişli çiçekler üretirler. Çiçekler kendi kendilerine döllenemez, bu nedenle bir *C. acaule*'den diğerine polen göndermek için taşıyıcılarına gereksinim duyarlar. Ancak, orkideler tozlaştırıcılarını kandırırlar. Çünkü, tekrar gelmelerini sağlayacak bir ödül olarak nektar sunamazlar. Bu durumun sonucu olarak, yalnızca deneyimsiz tozlaştırıcılar (yeni çıkmış kraliçe arılar) bu orkideleri ziyaret ederler ve hatta bunlar da bu ziyareti yalnızca bir kez gerçekleştirirler.

D. Gill, Virginia dağlarındaki (Amerika), bir çalışma alanında bu orkidelerin yüzlercesinin üreme başarısını ölçtü. On yıllık bir sürede, bu populasyon 895 çiçek verdi ve bunların yalnızca 20 tanesi doğal olarak meyve kapsülü oluşturdu. Tozlaştırıcılar çalışma alanında oldukça yaygın olarak bulunuyorlardı ve bu oldukça düşük meyveye dönüşme oranı diğer *C. acaule* populasyonları için de tipikti. Gill, böyle bir yaşam öyküsünün bu orkideler için ideale-yakın bir yaşam öyküsü olduğu çıkarsamasını yaptı. Çünkü bu populasyon, hızlı bir şekilde, meyve üretme başarısını arttıracak birçok değişik yaşam öyküsü mutasyonlarının istilasına uğrayabilir. Örneğin;

Yaşam öyküsü özelliklerinin tümü mükemmel olmayabilir.

- Çiçekler kendi kendilerini dölleyebilmektedir. Gill, kendisi elle çiçekleri dölle-diğinde bol miktarda meyve üretti. Kendi kendini dölleyen bir mutant bu populasyonda gelişmiş bir yaşam öyküsü olabilir.
- Diğer birçok orkide nektar ödülü sunar. Arılar tarafından yeniden ziyaret edilmeyi cezbedici nektar sunan bir mutant da gelişmiş bir yaşam öyküsü olabilir.
- Yeni kraliçe arılar yaz mevsiminin sonunda oldukça bol bulunurlar. Geç çiçek açan bir mutant, nektar ödülüne sahip olmasa bile, tekrarlanan ziyaretleri cezbetmeye daha fazla uygun olabilir (özellikle bir *C. acaule*'den diğerine polen taşıyan arıların ziyareti) ve gelişmiş bir yaşam karakteri olabilir.

Burada verilen bu tip yaşam öyküleri diğer orkidelerde evrimleşebildiği ve hatta evrimleştiği göz önüne alınırsa, neden ideale-yakın bu yaşam öyküsü *C. acaule*'de varlığını sürdürmekte ve diğer orkidelerde de tekrar tekrar evrimleşmektedir? Gill, bu durumu ve bu bitkilerin yaşam öyküsünde var olan bu muammayı açıklayamamıştır.

Richard Strathmann ve arkadaşları (1981), ideal bir yaşam öyküsünün evrimleşmesi üzerindeki potansiyel sınırlayıcılarla ilgili bazı ipuçları veren diğer bir ideale-yakın yaşam karakterini tanımladılar. Araştırmacılar, bir deniz çiftkapaklısının (*Balanus glandula*) larvalarının üreme ve dağılışını çalıştılar. Ergin çiftkapaklı larvalarını su sütununa bırakırlar ve bu larvalar, bir yere tutunup bentik juveniller haline gelebilmeleri için yaklaşık iki hafta boyunca burada gelişmeleri gerekir. Erginler normal düzeyden daha aşağıdaki kayalıklı gelgit zonunda yaşama eğilimindedirler ve tutunan larvalar kayalar üzerinde büyüyen alg ve diğer organizmalardan yararlanmak için, tercihen gelgit bölgesinden daha aşağıdaki alanları ararlar (Strathmann vd 1981). Onların yerleşmiş olduğu gelgit zonunun altındaki alanlar ileriki ergin yaşam için uygun olmadığından, böyle bir tercih ne yazık ki bazen midyeler için aldatıcıdır. Bu türün coğrafik dağılış alanının bazı kısımlarında derin gelgit bölgesi bölge yaşamak için ideal alan iken, dağılış alanının diğer kısımlarında derin gelgit zonuna yerleşmek genç midyelerde kitlesel ölümle sonuçlanır (Strathmann ve Branscomb

1979). Bu durumda, *B. glandula* için daha ideal bir yaşam öyküsü ile ilgili sınırlayıcı etken, erken larval evrenin süresidir. İyi bir habitatın derin gelgit zonundaki midyeler, larvalarını böyle bir habitatta tutmanın avantajlarını kullanabiliyor olmalıdır. Ancak, bu midyeler yaklaşık iki haftalık bir süre için zorunlu bir planktonik larval döneme sahiptirler. Bu iki hafta içerisinde, larvalar o kadar yayılmışlardır ki, tek bir larvanın kendi yerleşimi için seçtiği derin gelgit alanın ilerideki yetişkin döneminde zengin ya da fakir bir habitat olup olmayacağını tahmin etmesi imkansızdır. Larvaların bu zorunlu dağılımı, onların ebeveynleri gibi aynı alanda yaşamalarını sağlayacak yaşam öykülerini en uygun hale getirecek doğal seçilimi engeller.

Özet

Organizmalar temel uzlaşılar ile karşı karşıyadır. Mevcut enerji miktarı sınırlıdır ve bir işlev için (büyüme ya da doku tamiri gibi) tahsis edilmiş olan enerji, başka işlevler (üreme gibi) için tahsis edilemez. Ayrıca, biyolojik süreçler zaman alır. Bir bireyin eşeysel olgunluk öncesi belirli bir büyüklüğe ulaşması, üremeye hiç katılamadan hastalıklardan ya da avlanarak ölmesi riski taşır. Enerji ve zamanla ilişkili temel uzlaşılar, her organizmanın yaşam öykülerinin evrimsel bir uzlaşma olduğunu anlamına gelir.

Yaşamın ileri evrelerinde doğal seçilim daha zayıf olduğundan, yaşlanma ortaya çıkar. Yaşamın ileri dönemlerinde etkili olan zararlı mutasyonlar, mutasyon-seçilim dengesindeki populasyonlarda kalıcı olabilir. Seçilim, onarımdan ödün verme pahasına, yaşamın erken dönemlerindeki üremeye daha çok yatırım yapılması lehine işleyebilir. Her iki mekanizma, üreme performansında ve yaşa bağlı hayatta kalmada bir azalmayla sonuçlanabilir.

Bir kuluçkadaki yavru döl sayısı ile bir dölün hayatta kalması arasındaki bir uzlaşı, kuluçka büyüklüğünün evrimini sınırlar. Ebeveynlerin mevcut üreme kapasitesi ve gelecekteki üreme performansı ya da hayatta kalışı ve keza kuluçka büyüklüğü ve döllerin üreme performansı arasındaki uzlaşılar diğer sınırlamalar olabilir.

Döl sayısı ve büyüklüğü arasındaki bir uzlaşı, döl büyüklüğünün evrimini sınırlar. Ebeveynler üzerine olan seçilim, döllerin kendileri üzerine olan seçilimin tercih ettiği büyüklükten daha küçük döller lehine işleyebilir.

Yaşam öyküleri özellikleri bireyler arasında çıkar çatışmasını yansıtabilir. Bu çatışmalar, farklılaşmış özellikte gen ifadelerine (etiketleme) ve erkek ve dişilerde zıt eşeysel özelliklerin evrimine yol açmıştır.

Uyum gücü ile yakından ilişkili olmaları nedeniyle, teorik tahminler yaşam öyküsü özelliklerinin düşük kalıtılabilirliğe sahip olduklarını öngörmektedir. Yaşam öyküsü özellikleri diğer özelliklerden daha düşük kalıtılabilirliğe sahip olma eğiliminde olmakla birlikte, önemli derecede genetik varyasyon gösterirler. Yaşam öyküsü özelliklerinde genetik varyasyonların korunması ile ilgili bir mekanizma, geçici değişkenlik gösteren seçilimdir.

Yaşam öyküsü özellikleri üzerine olan seçilim, organizma biyolojisinin diğer hususları için çarpıcı sonuçlar doğurabilir. Derisidikenlilerde daha büyük yumurtalar lehine olan seçilim, birçok bağımsız soy hattında daha larval biçim ve gelişimlerinde çarpıcı yeniden şekillenmeler başlatmış gibi gözüküyor. Ancak, tüm yaşam öyküsü özellikleri, sabit bir ideal duruma evrimleşmemiştir ve ideale-yakın yaşam öykülerinin olduğu net bazı örnekler vardır.

Sorular

1. Yaşlanmanın, metinde tartıştığımız dört olası nedeni aşağıda listelenmiştir. Genel bir değerlendirme olarak, bu olası nedenlerin her biri ile ilişkili teorinin adını veriniz ve her bir teoriye göre daha uzun bir ömür için seçilimin olup olamayacağını açıklayınız. Yaşlanma hızı üzerine ekolojik ölüm (yırtıcılar, açlık vb. dış nedenlere bağlı ölüm) etkisi hakkındaki her bir teori ne gibi öngörülerde bulunmaktadır?
   - Metabolik aktiviteye bağlı "eskime"
   - Her bir hücre bölünmesi sonucu telomer kaybı
   - Yaşamın ileri evrelerinde negatif etkisi olan mutasyonlar
   - Yaşamın erken evrelerinde pozitif ve geç evrelerinde negatif etkisi olan mutasyonlar
2. Replikatif yaşlanma teorisi ile zıt pleiotropi teorisi arasında nasıl bir ilişki kurulabilir? (*İpucu*: telomeraz düzeyini arttıran ve böylece hücrelere sürekli bölünme yeteneği kazandıran mutasyonların olası bedelini göz önünde bulundurunuz).
3. Eğer kısırlaştırılmamışlarsa, çoğu evcil dişi tavşanlar uterus kanserine sahip olacaklardır. Uterus kanseri genellikle iki yaşından sonraki dönemlerde ortaya çıkar. Tavşanların uterus kanserine karşı neden daha iyi savunmalar geliştiremedikleri hakkında bir hipotez tanımlayınız. Bir yabanıl dişi tavşanın ortalama ömür uzunluğunun ne kadar olduğunu düşünüyorsunuz? Yabanıl tavşanlar için tipik bir ölüm nedeni ne olabilir? Neden?

4. Yaşlanmanın iki farklı olguya bağlı olarak nasıl evrimleşebileceğini tartışmıştık. İlki, yaşlanma yalnızca yaşamın geç evrelerinde zararlı etkilere sahip mutasyonlara bağlı olarak evrimleşebilir. Genel bir değerlendirme şeklinde, bir populasyonda bu tip mutasyonların nasıl yaygın hale gelebileceğini açıklayınız. İkincisi, erken evrelerde pozitif ve geç evrelerde negatif etkileri olan "uzlaşılara" neden olan pleoitropik etkili mutasyonalara bağlı olarak yaşlanma evrimleşebilir. Eğer tersi durumda bir uzlaşıya neden olan, yani yaşamın erken evrelerinde negatif ve geç evrelerinde pozitif etkileri olan bir mutasyon, ortaya çıkmış olsaydı ne olurdu? Böyle bir mutasyonun lehine seçilim mümkün olabilir miydi?
5. Hipotetik bir tür için, yaşam öyküsü uzlaşılarını gösteren Şekil 11.7'ye tekrar bakınız. Bu hipotetik organizmaların insan kontrolünde olan büyük bir populasyona sahip olduğunu ve mutasyon taşıyıcılarının yılda bir döl vermeleri yerine iki döl vermelerine neden olduğuna varsayalım. Bu yeni mutasyon, eşeysel olgunlaşma yaşını değiştirmez ve bunlar halen üç yaşında eşeysel olgunluğa erişirler. İlk gözlemleriniz bu yeni mutasyonun erken ölüme neden olabileceğine işaret etmektedir. Ancak, bu ölümün ne kadar erken olacağından tam emin değilsiniz. Bununla birlikte, yeni mutasyon frekansının artmakta ve yabanıl-tip alelin frekansının azalmakta olduğunu fark ettiniz. Bu mutasyonu taşıyan organizmaların olası minimum ölüm yaşı hakkında bir tahminde bulununuz ve nedenini açıklayınız.
6. Bir an için menapoz ile ilgili büyükana hipotezinin doğru olduğunu varsayarak, bir türün davranış ve sosyalitesinin, menapozun evrimleşmesini olası kılacak hususları üzerinde spekülasyonlar yapınız. Örneğin. türün yüksek düzeyde sosyal olup olmaması, ya da türün akraba grupları halinde yaşayıp yaşamaması önemli midir? Gençlerin bağımsız hale geldikleri yaş önemli olabilir mi? Ebeveyn bakımının olmadığı afitler ya da söğüt ağacı gibi bir türde menapozun evrimleşmesi hiç mümkün müdür? Örnek olarak, şu türlerde menapozun evrimleşmesi olasılığı üzerinde düşünün: (1) tek bir dişi ve ona bağımlı yavruların oluşturduğu küçük gruplar halinde yaşayan orangutanlar; (2) oldukça sosyal olan ve ömürlerinin çoğunu akraba diğer dişilerle birlikte geçiren dişileri olan aslanlar (3) çölde, küçük aile grupları halinde yaşayan ve bazen sadece daha yaşlı ceylanların bildiği uzaklardaki su kaynaklarını bulmak zorunda olan Arap ceylanı.
7. Kertenkele ve tohum güvesi ile ilgili örnekler, dişilerin muhtemelen çok sayıda yumurta üretemeyeceklerine; bunun yerine birçok küçük yumurta (ve bazen başarısız şekilde çok az sayıda küçük yumurta) ya da az sayıda büyük yumurta arasında seçim yapmaları gerektiğine işaret etmektedir. Bu durumda, balarısı kraliçesinin nasıl çok sayıda ve nispeten büyük yapıda yumurta üretebildiğini açıklayınız. (*İpucu:* Diğer arıların ne yaptıklarını göz önüne alınız). Bu durum, bir dişinin büyüklük-sayı uzlaşısından kaçınabildiği genel bir yola işaret eder mi?
8. 1998 yılı yapımı olan "Godzilla" ve 1986 yılı yapımı olan "Aliens" filmlerinin her biri, hayali büyük bir dişi etçilini anlatır. "Godzilla" dişisi insan ve balıklardan oluşan büyük bir av populasyonu ile yaşamını geçirmekte ancak, kendi türüne ait hiçbir bireyden yardım görmemektedir. Birkaç gün içinde dişiler, her biri "Ali Sami Yen" stadyumunu dolduracak büyüklükte ve yaklaşık 21 m büyüklüğünde yüzlerce yumurta üretirler. "Aliens" dişisi, üremeyen işçilerin yardımı ile, birkaç düzine insandan oluşan küçük bir av populasyonu ile yaşamını geçirmekte ve birkaç hafta içerisinde yüzlerce büyük yumurta üretmektedir. Bu bilim-kurgu hayvanlarının her birinin, yaşam öyküsü özellikleri ve yumurta üretim yetenekleri hakkında nelerin gerçeğe uygun, nelerin ise gerçek dışı olduğu konusunda yorumlar yapınız. Bu yaratıklar gerçek olsalardı, uzun bir ömre mi yoksa kısa bir ömre mi sahip olurlardı? Neden?
9. Süt üretimi ve üreme özellikleri için kalıtılabilirlik değerleri oldukça düşük (genellikle 0,1'den az) olduğundan, süt üreten çiftçiler çiftleşme yolu ile daha iyi bir inek üretme girişimlerinde bazen hayal kırıklığına uğrarlar. Ayrıca, en fazla süt veren inekler iki ardışık doğum arasında gerçekten daha uzun bir gebelik dönemine sahip olma eğilimindedirler ve gebe kalmaları için boğalarla daha fazla çiftleşmeleri gerekir. Bu örnekler evrimsel yaşam öyküsü teorisine göre bir anlam ifade etmekte midir? Açıklayınız.

   Kaynak: T.E. Aitchison, "Genetic Improvement", Maryland Üniversitesi'nin "Süt Sığırı Genetiği ve Seçilimi" web sayfasında: http://www.inform.umd.edu/EdRes/Topik/AgrEnv/ ndd/genetics/

Kaynak Araştırması

10. Sınırlandırılmış besin memelilerde ömür uzunluğunu arttırır. Bu olgunun gerisindeki mekanizma ile ilgili bir hipotez "sınırlandırılmış bir diyet metabolik hızı azaltır" şeklindedir. Eğer bu durum doğru ise, o halde sınırlandırılmış bir diyetin etkisi yaşlılığın yaşam hızı teorisine uygun olacaktır. Metabolik hız üzerinde beslenme etkisinin deneysel bir değerlendirmesi için:

    McCarter, R., E. J. Masoro, and B. P. Yu. 1985. Does food restriction retard aging by reducing the metabolic rate? *American Journal of Physiology* 248: E488–E490'a bakınız.

11. Yaşam öyküsü özellikleri üzerinde zıt pleoitropik etkiler üretebilen genlerin tanımlanması oldukça güçtür. Bu öngörü için bir yaklaşım, organizmalar için hangi hücresel ya da fizyolojik işlevlerin önemli olduğuna ilişkin öngörüde bulunmak ve bu işlevleri düzenlediği bilinen genleri incelemektir (Bu tip genleri Seksiyon 11.2'de tartışmıştık). Alternatif bir yaklaşım, çok sayıda mutasyon denemeleri yapmak ve farklı yaşam öyküsü özellikleri için mutant soyları analiz etmektir. Bu yaklaşıma örnek olarak (ve *Drosophila*'da yaşlanma için aday bir gen) için:

Lin, Y.J., L. Seroude ve S. Benzer. 1998. Extended life span and stress resistance in the *Drosophila* mutant methuselah. *Science*, 282: 943-946'a bakınız.

Drosophila'daki ömür uzunluğu ve erken yaşta verimlilik arasında uzlaşıya *methuselah* mutasyonunun etkisi olup olmadığını nasıl belirlerdiniz?

12. Graham Bell, yumurta bırakan (ve böylece bağımsız bir soma ve germ ayrımına sahip olan) omurgasızları, bölünerek çoğalan (ve böylece soma/germ ayrımı olmayan) omurgasızlarla karşılaştırarak, yaşam-hızı teorisi ve evrimsel yaşlanma teorisinin farklılıklarını tanımladı. Yaşam-hızı teorisine göre, her iki organizma grubunda da kaçınılmaz bir şekilde onarılamaz bozukluklar biriktirilecektir. Evrimsel teoriye göre, seçilim, sadece yok edilemeyen bir soma hücresine sahip organizmalarda, yaşlanmadan sorumlu genlerin birikimine izin verecektir:

Bell, G. 1984. Evolutionary and nonevolutionary theories of senescence. *American Naturalist*. 124: 600-603'e bakınız.

Kaynaklar

Austad, S. N. 1988. The adaptable opossum. *Scientific American* (February): 98–104.

Austad, S. N. 1993. Retarded senescence in an insular population of Virginia opossums (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology, London* 229: 695–708.

Austad, S. N. 1994. Menopause: An evolutionary perspective. *Experimental Gerontology* 29: 255–263.

Austad, S. N., and K. E. Fischer. 1991. Mammalian aging, metabolism, and ecology: Evidence from the bats and marsupials. *Journal of Gerontology* 46: B47–53.

Barlow, D. P. 1995. Gametic imprinting in mammals. *Science* 270: 1610–1613.

Berrigan, D. 1991. The allometry of egg size and number in insects. *Oikos* 60: 313–321.

Bodnar, A. G., M. Ouellette, M. Frolkis, S. E. Holt, C.-P. Chiu, G. B. Morin, C. B. Harley, J. W. Shay, S. Lichtsteiner, and W. E. Wright. 1998. Extension of life span by introduction of telomerase into normal human cells. *Science* 279: 349-352.

Boyce, M. S., and C. M. Perrins. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142–153.

Campisi, J. 1996. Replicative senescence: an old lives' tale? *Cell* 84: 497-500.

Charnov, E. L., and D. Berrigan. 1993. Why do female primates have such long life spans and so few babies? or Life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology* 1: 191–194.

Charnov, E. L., and S. W. Skinner. 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. *Environmental Entomology* 14: 383–391.

Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1988. Reproductive success in male and female red deer. In T. H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive Success*. Chicago: University of Chicago Press, 325–343.

De Haan, G., and G. Van Zant. 1999. Genetic analysis of hemopoietic cell cycling in mice suggests its involvement in organismal life span. *The FASEB Journal* 13: 707-713.

Elbadry, E. A., and M. S. F. Tawfik. 1966. Life cycle of the mite *Adactylidium* sp. (Acarina: Pyemotidae), a predator of thrips eggs in the United Arab Republic. *Annals of the Entomological Society of America* 59: 458–461.

Elgar, M. A. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: Comparative evidence in teleost fish. *Oikos* 59: 283–287.

Eshleman, J. R., and S. D. Markowitz. 1996. Mismatch repair defects in human carcinogenesis. *Human Molecular Genetics* 5: 1489–1494.

Fishel, R., and T. Wilson. 1997. *MutS* homologs in mammalian cells. *Current Opinion in Genetics and Development* 7: 105–133.

Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

Fowler, K., and L. Partridge. 1989. A cost of mating in female fruit flies. *Nature* 338: 760-761.

Fox, C. W., M. S. Thakar, and T. A. Mousseau. 1997. Egg size plasticity in a seed beetle: An adaptive maternal effect. *American Naturalist* 149: 149–163.

Gill, D. E. 1989. Fruiting failure, pollinator inefficiency, and speciation in orchids. In D. Otte and J. A. Endler, eds. *Speciation and Its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Gould, S. J. 1980. *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History*. New York: W.W. Norton.

Grosberg, R. K. 1988. Life-history variation within a population of the colonial ascidian *Botryllus schlosseri*. I. The genetic and environmental control of seasonal variation. *Evolution* 42: 900–920.

Guillette, L. J. Jr., and R. E. Jones. 1985. Ovarian, oviductal and placental morphology of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. *Journal of Morphology* 184: 85-98.

Gustafsson, L., and T. Pärt. 1990. Acceleration of senescence in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) by reproductive costs. *Nature* 347: 279–281.

Haig, D. 1999. Multiple paternity and genomic imprinting. *Genetics* 151: 1229-1231.

Haig, D., and C. Graham. 1991. Genomic imprinting and the strange case of the insulin-like growth factor II receptor. *Cell* 64: 1045–1046.

Haig, D. and M. Westoby. 1989. Parent-specific gene expression and the triploid endosperm. *American Naturalist* 134: 147–155.

Haig, D., and M. Westoby. 1991. Genomic imprinting in endosperm: Its effect on seed development in crosses between species, and between different ploidies of the same species, and its implications for the evolution of apomixis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B 333: 1–13.

Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12: 12–45.

Harley, C. B., A. B. Futcher, and C. W. Greider. 1990. Telomeres shorten during ageing of human fibroblasts. *Nature* 345: 458-460.

Hart, M. W. 1996. Evolutionary loss of larval feeding: Development, form, and function in a facultatively feeding larva, *Brisaster latifrons*. *Evolution* 50: 174–187.

Hawkes, K., J. F. O'Connell, and N. G. Blurton Jones. 1989. Hardworking Hadza Grandmothers. In V. Standen and R. A. Foley, eds. *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 341–366.

Hawkes, K., J. F. O'Connell, and N. G. Blurton Jones. 1997. Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans. *Current Anthropology* 38: 551–577.

Hawkes, K., J. F. O'Connell, N.G. Blurton Jones, H. Alvarez, and E. L. Charnov. 1998. Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 1336-1339.

Hill, K., and A. M. Hurtado. 1991. The evolution of premature reproductive senescence and menopause in human females: An evaluation of the "grandmother hypothesis." *Human Nature* 2: 313–351.

Hill, K., and A. M. Hurtado. 1996. *Ache Life History: The Ecology and Demography of a Foraging People*. New York: Aldine de Gruyter.

Holland, B., and W. R. Rice. 1998. Perspective: Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1–7.

Holland, B., and W. R. Rice. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5083–5088.

Hurst, L. D. 1999. Is multiple paternity necessary for the evolution of genomic imprinting? *Genetics* 153: 509–512.

Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302–352.

Law, R. 1979. Ecological determinants in the evolution of life histories. In R. M. Anderson, B. D. Turner, and L.R. Taylor, eds. *Population Dynamics*. Blackwell Scientific, Oxford, 81–103.

Levitan, D. R. 1993. The importance of sperm limitation to the evolution of egg size in marine invertebrates. *American Naturalist* 141: 517–536.

Levitan, D. R. 1996. Predicting optimal and unique egg sizes in free-spawning marine invertebrates. *American Naturalist* 148: 174–188.

Lindén, M., and A. P. Møller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 367–371.

Luckinbill, L. S., R. Arking, M. J. Clare, W. C. Cirocco, and S. A. Buck. 1984. Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 996–1003.

Medawar, P. B. 1952. *An Unsolved Problem in Biology*. London: H. K. Lewis.

Moore, T., and D. Haig. 1991. Genomic imprinting in mammalian development—a parental tug-of-war. *Trends In Genetics* 7: 45–49.

Morimoto, R. I., A. Tissieres, and C. Georgopoulos, eds. 1994. *The Biology of Heat Shock Proteins and Molecular Chaperones*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Press.

Mousseau, T. A., and D. A. Roff. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 1987: 181–197.

Neese, R. M., and G. C. Williams. 1995. *Why We Get Sick: The New Science of Darwinian Medicine*. New York: Vintage Books.

Nowak, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World*, 5th ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

Partridge, L. 1987. Is accelerated senescence a cost of reproduction? *Functional Ecology* 1: 317–320.

Partridge, L., and N. H. Barton. 1993. Optimality, mutation, and the evolution of ageing. *Nature* 362: 305–311.

Partridge, L., and K. Fowler. 1992. Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 46: 76–91.

Podolsky, R. D., and R. R. Strathmann. 1996. Evolution of egg size in free-spawners: Consequences of the fertilization-fecundity tradeoff. *American Naturalist* 148: 160-173.

Pough, F. H., J. B. Heiser, and W. N. McFarland. 1996. *Vertebrate Life*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Price, T., and D. Schluter. 1991. On the low heritability of life-history traits. *Evolution* 45: 853–861.

Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life : Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.

Reddel, R. R. 1998. A reassessment of the telomere hypothesis of senescence. *BioEssays* 20: 977–984.

Rice, W. R. 1987. The accumulation of sexually antagonistic genes as a selective agent promoting the evolution of reduced recombination between primitive sex chromosomes. *Evolution* 41: 911–914.

Rice, W. R. 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 381: 232–234.

Rice, W. R., and B. Holland. 1997. The enemies within: Intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 1–10.

Rodriguez Bigas, M. A., P. H. U. Lee, L. O'Malley, T. K. Weber, O. Suh,
G. R. Anderson, and N. J. Petrelli. 1996. Establishment of a hereditary nonpolyposis colorectal cancer registry. *Diseases of the Colon & Rectum* 39: 649–653.

Roff, D. A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. New York: Chapman & Hall.

Röhme, D. 1981. Evidence for a relationship between longevity of mammalian species and life spans of normal fibroblasts *in vitro* and erythrocytes *in vivo*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 78: 5009–5013.

Roper, C., P. Pignatelli, and L. Partridge. 1993. Evolutionary effects of selection on age at reproduction in larval and adult *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47: 445–455.

Rose, M. R. 1984. Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 1004–1010.

Rose, M. R. 1991. *Evolutionary Biology of Aging*. New York: Oxford University Press.

Sanz, J. J., and J. Moreno. 1995. Experimentally induced clutch size enlargements affect reproductive success in the Pied Flycatcher. *Oecologia* 103: 358–364.

Schluter, D., and L. Gustafsson. 1993. Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution* 47: 658–667.

Service, P. 1987. Physiological mechanisms of increased stress resistance in *Drosophila melanogaster* selected for postponed senescence. *Physiological Zoology* 60: 321–326.

Shabalina, S. A., L. Y. Yampolsky, and A.S. Kondrashov. 1997. Rapid decline of fitness in panmictic populations of *Drosophila melanogaster* maintained under relaxed natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 13034–13039.

Silbermann, R., and M. Tatar. 2000. In C. W. Fox, D. A. Roff, and D. J. Fairbain, eds., *Evolutionary Ecology: Perspectives and Synthesis*. Oxford: Oxford University Press.

Sinervo, B., and P. Doughty. 1996. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: Experimental, maternal, and quantitative genetic aspects. *Evolution* 50: 1314–1327.

Sinervo, B., P. Doughty, R. B. Huey, and K. Zamudio. 1992. Allometric engineering: A causal analysis of natural selection on offspring size. *Science* 258: 1927–1930.

Sinervo, B., and P. Licht. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science* 252: 1300–1302.

Smith, C. C., and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499–506.

Spencer, H. G., A. G. Clark., and M. W. Feldman. 1999. Genetic conflicts and the evolutionary origin of genomic imprinting. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 197–201.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.

Strathmann, M. F. 1987. *Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast.* Seattle, WA: University of Washington Press.

Strathmann, R. R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution* 32: 894–906.

Strathmann, R. R., and E. S. Branscomb. 1979. Adequacy of cues to favorable sites used by settling larvae of two intertidal barnacles. In S. E. Stancyk, ed. *Reproductive Ecology of Marine Invertebrates.* Columbia, SC: University of South Carolina Press.

Strathmann, R. R., E. S. Branscomb, and K. Vedder. 1981. Fatal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of barnacles. *Oecologia* 48: 13–18.

Taborsky, M., and B. Taborsky. 1993. The kiwi's parental burden. *Natural History* 1993: 50–56.

Tatar, M. 1999. Transgenes in the analysis of life span and fitness. *American Naturalist* 154: S67–S81.

Tatar, M., A. A. Kazaeli, and J.W. Curtsinger. 1997. Chaperoning extended life. *Nature* 390: 30.

Vani, R. G., and M. R. S. Rao. 1996. Mismatch repair genes of eukaryotes. *Journal of Genetics* 75: 181–192.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30.

Vance, R. R. 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *American Naturalist* 107: 339–352.

Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11: 398–411.

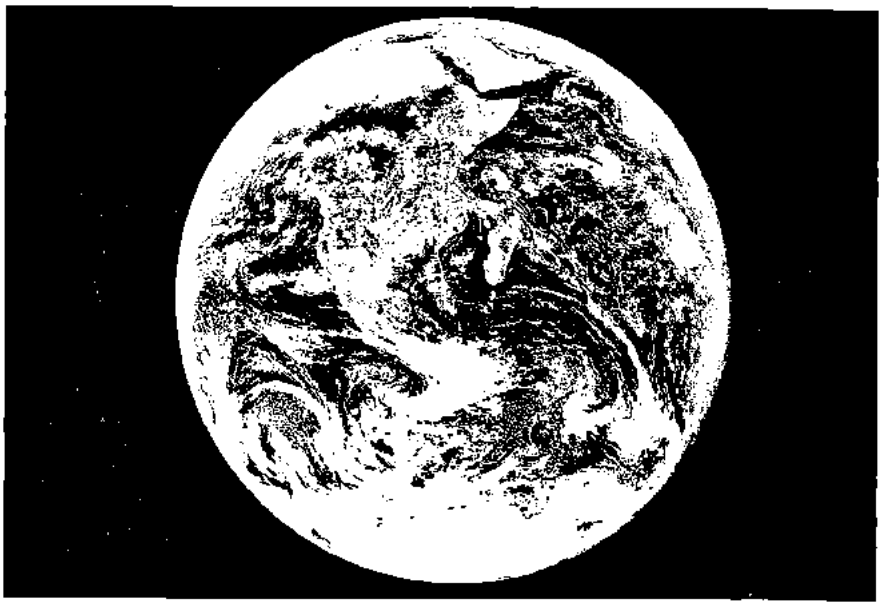
Wourms, J. P. 1993. Maximization of evolutionary trends for placental viviparity in the spadenose shark, *Scoliodon laticaudus. Environmental Biology of Fish* 38: 269–294.

Wray, G. A. 1995. Punctuated evolution of embryos. *Science* 267: 1115–1116.

Wray, G. A. 1996. Parallel evolution of nonfeeding larvae in echinoids. *Systematic Biology* 45: 308–322.

Wray, G. A., and A. E. Bely. 1994. The evolution of echinoderm development is driven by several distinct factors. *Development 1994 Supplement* 97–106.

Young, T. P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evolutionary Ecology* 4: 157–171.



Eldeki en iyi verilere göre, Dünya yaklaşık 4,6 milyar yıl önce oluşmuştur. Yaşam ise yaklaşık 3,85 milyar yıl önce açığa çıkmıştır (NASA Headquarters).

YAŞAM TARİHİ

KISIM II'DE EVRİMSEL DEĞİŞİKLİĞE NEDEN OLAN MEKANİZMALAR TANITILDI VE KISIM III'de bu mekanizmalardan birinin (doğal seçilim) sonuçları ayrıntılı olarak incelendi. Şimdi, ilgi alanımızı çok farklı bir yöne çevireceğiz. Dört temel evrimsel süreci tekrar gözden geçireceğiz ve bunların yeryüzü tarihi boyunca ortaya çıkardıkları sonuçları sorgulayacağız. Populasyonlar içi evrimsel değişiklikleri incelemek yerine, soy hatlarının (lineage) zaman içerisinde neden ve nasıl çeşitlendikleri üzerinde duracağız.

Yeryüzünde yaşam ne zaman başladı? İlk organizma neye benziyordu? Çok hücrelilik ne zaman ortaya çıktı? *Homo sapiens*'in en yakın akrabası hangi türdür ve modern insanların Neandertal gibi fosil hominidlerle nasıl bir akrabalığı vardır?

Bu sorulara cevap vermeden önce, çeşitlenmenin nasıl meydana geldiğini açıklamamız gerekir. Bölüm 12'de populasyonların nasıl değişik türlere farklılaştığı analiz edilmekte ve farklılaşmanın aktif olarak meydana geldiği populasyonlar üzerinde yapılan çalışmalar değerlendirilmektedir. Bölüm 13, türler arasındaki tarihsel akrabalıkları nasıl belirleyebileceğimizi ve süreç içerisinde meydana gelen değişimlerin hızı ve şekli ile ilgili sorulara cevap vermek için filogenetik ağaçlardan nasıl yararlanacağımızı ele almaktadır.

Kısım IV'ün geri kalan kısmı yaşam tarihinde meydana gelen önemli olaylar üzerine odaklanmaktadır. Bölüm 14, en eski yaşam formlarını tanıtmakta, hayatın kökeni ve yaşam ağacında üç ana dalın (Bacteria, Archaea ve Eucarya) oluşumuna yol açan dallanma süreçlerini ele almaktadır. Bölüm 15 katastrofik olaylar olarak adlandırılan kitlesel yokoluşlar ve hayvanların ilk çeşitlenmesine de değinerek çok hücreli yaşamın nasıl evrimleştiğini incelemektedir. Bu ünite kendi türümüzün evrimine genel bir bakış ile son bulmaktadır.

BÖLÜM 12

Türleşme Mekanizmaları



Bu çiçekler, maymunçiçeklerinin farklı türlerine ve onların hibrit döllerine aittir. Araştırıcılar maymunçiçeği türleri arasındaki farklılıklardan sorumlu lokuslar ve alelleri incelemek için hibritler oluşturmuşlardır (Douglas W. Schemske, University of Washington, Seattle).

BUGÜN YAŞAYAN TÜM ORGANİZMALARIN ATALARI YAŞAMIN AÇIĞA ÇIKTIĞI yaklaşık 3,8 milyar yıl öncesine dayanmaktadır. O günden bu yana populasyonların bölünmesi ve yeni türler oluşturmak üzere farklılaşması şeklinde, milyarlarca değilse de milyonlarca dallanma olayı meydana gelmiştir. Bu kısımda bu dallanma olaylarının nasıl oluştuğunu inceleyeceğiz. Bölüm 5-7'de mutasyon, doğal seçilim, göç ve genetik sürüklenmenin populasyon içi alel frekanslarını nasıl değiştirdiğini inceledik; şimdi bu dört sürecin populasyonlar arasında genetik farklılaşmaya nasıl sebep olduğunu inceleyeceğiz.

Türleşmeyi incelemek, yaşam tarihi çalışmalarına bir temel sağlamanın yanında, bazı önemli pratik uygulamalara da sahiptir. İnceleyeceğimiz materyalin çoğu, farklılaşmış organizma grupları arasındaki gen akışının boyutları ve nedenleri (ya da gen akışının olmaması) üzerine odaklanmaktadır. Bu konuları anlamak, biyolojik çeşitliliğin korunması için etkili bir strateji geliştirilmesi ve gen mühendisliğiyle üretilip çevreye bırakılan organizmaları yönetmek açısından önemlidir.

Yukarıda değinilen uygulamalı konular ve evrimsel süreçlerin populasyonları nasıl izole ettiği ile ilgili genel problemlerle birlikte iki ilave soruyu da incelememiz gerekmektedir: Eğer yakın zamanda ayrılmış iki populasyon tekrar temas eder ve ürerse ne olur? Farklılaşma sürecinde ne gibi bir genetik farklılık oluşur? Analizimize başlarken bu alanın en temel sorusu ile başlıyoruz: Tür nedir?

12.1 Tür Kavramları

Tüm insan kültürleri doğadaki farklı tipteki organizmaları tanır ve onlara isimler verir. Böylesi taksonomik sistemler, organizmalar arasındaki benzerlik ve farklılık dereceleri konusundaki yargılara dayandırılmaktadır. İnsanlar sezgisel olarak benzeri benzerle gruplandırırlar. Biyologlar için temel görev, bu yargılardan daha ileri olan mekanik ve sınanabilir bir tür kavramı oluşturmak ve organizmalar arasındaki evrimsel ilişkiyi doğru bir şekilde yansıtan bir sınıflandırma sistemi geliştirmektir. Böylesi bir sistem geliştirmek kolay olmamıştır. Sadece son 30 yılda, en azından yarım düzine tür kavramı teklif edilmiştir. Hangi kavramın daha iyi olduğu hala tartışılmaktadır. Hatta, tür dediğimiz şeyin doğada gerçekten bulunup bulunmadığı veya bu farklılıkların sadece dilsel veya kültürel tasarlamalar olup olmadığı konusundaki felsefi tartışmalar halen sürmektedir (örneğin bkz. Donoghue 1985; Templeton 1989).

Tür, diğer populasyonlardan bağımsız olarak evrimleşmiş, kendi aralarında üreyebilen populasyonlardan oluşur.

Bu seksiyonda üç önemli tür kavramının avantajlı ve dezavantajlı yanlarını tanımlayacak ve nasıl uygulandığını gözden geçireceğiz. Bu üç yaklaşım, detaylarda farklılık gösterse de, türlerin evrimsel olarak bağımsız, ayırt edici bir karakteristiği paylaştıkları konusunda hem fikirdirler. Mutasyon, seçilim, göç ve genetik sürüklenme her tür üzerinde ayrı ayrı işlediği zaman evrimsel bağımsızlık ortaya çıkar. Bu, türün kendi alellerinin yayılabileceği bir sınır oluşturması anlamına gelir. Sonuç olarak farklı türler bağımsız evrimsel yörüngeler izler.

Tür kavramları arasındaki farklılıklar evrimsel bağımsızlığı tanımlamak için pratik bir kriter oluşturma probleminin etrafında düğümlenmektedir. Türleri tanımlamak için kullanılacak mevcut veriler eşeyli ve eşeysiz üreyen organizmalar ile fosil formlar ve günümüz grupları arasında değişkenlik gösterdiğinden bu iş zordur. Aşağıda verilen üç örnek bu konu üzerinde durmaktadır.

Biyolojik Tür Kavramı

Biyolojik tür kavramına (BTK) göre evrimsel bağımsızlığı tanımlayan kriter üreme izolasyonudur. Yani, eğer populasyonlar veya organizmalar hibritleşemez veya hibritleşse bile verimli döller vermezlerse o zaman populasyonlar üreme izolasyonuna sahiptir ve geçerli bir tür olarak kabul edilir. BTK, Ernst Mayr tarafından 1942 yılında ortaya atılmasından bu yana ders kitaplarında verilen tür tanımı olmuştur. Bu kavram pek çok zoolog tarafından pratikte kullanılmaktadır ve Birleşik Devletlerin simgesi haline gelmiş, soyu tehlike altındaki türlerin korunması için atılacak adımları düzenleyen (Endangered Species Acts) temel biyolojik çeşitlilik yasasında uygulanan yasal bir tanımlamadır.

Üreme izolasyonu, gen akışı olmadığının kesin bir kanıtı olduğundan, tür kavramında kullanılabilecek gerçekten uygun bir kriterdir. Üreme izolasyonu evrimsel bağımsızlığın turnusol testidir. Biyolojik tür kavramının şartları kavramsal olarak zorlayıcı ve bazı durumlarda faydalı sonuçlar verse de çoğunlukla uygulanması zordur. Örneğin, eğer komşu populasyonların yayılışı çakışmıyorsa, bu populasyonlar arasında bir üreme izolasyonunun olup olmadığını hiçbir zaman bilemeyiz. Bu yüzden biyologlar şöyle bir soyut yaklaşım içerisine girmek zorundadırlar: "bu populasyonlar zaten yeter derecede farklılaşmış olduğundan gelecekte biraraya gelseler bile aralarında çiftleşme olmayacaktır ve bu yüzden biz onları farklı türler olarak adlandırırız". Bu durumlarda, tür teşhislerini verilerle test etmek mümkün değildir. Bunun dışında, biyolojik tür kavramı fosil formlara uygulanamaz. Eşeysiz üreyen populasyonlara uygulanması da zaten söz konusu değildir (bkz. Kutu 12.1) ve aralarında hibritleşmenin (melezlenmenin) yaygın olduğu, oldukça farklılaşmış bitki populasyonlarına uygulanması da zordur.

Filogenetik Tür Kavramı

Sistematikçiler doğal çeşitliliği sınıflandırmakla sorumlu kişilerdir. Sayıları gittikçe artan bir grup araştırmacı, biyolojik tür kavramına alternatif olan ve filogenetik ya da evrimsel tür kavramı olarak isimlendirdikleri bir kavramın daha iyi olduğunu sa-

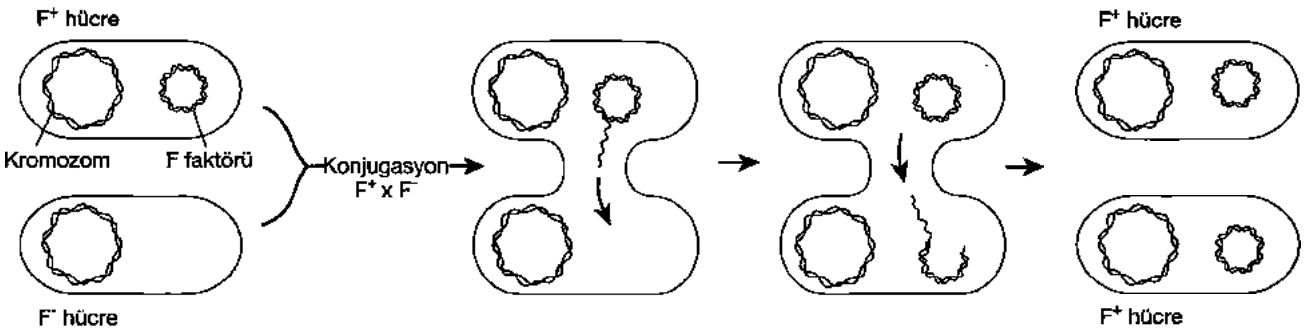
KUTU 12.1 Bakterilerde tür kavramları

Bu bölümde ele alınan araştırmaların çoğu üreme izolasyonuna yol açan evrimsel süreçler üzerinde odaklanmaktadır. Gerçekten de biyolojik tür kavramı üreme izolasyonunu bir türleşme kriteri olarak görmektedir. Fakat, bakterilerde ve eşeysiz üreyen pek çok grupta üreme genetik materyal değişimi olmadan yani mitoz bölünmeyle olmaktadır. Genetik materyal değişimi olsa bile genomun küçük bir parçasıyla sınırlı kalır ve tek yönlüdür (Şekil 12.1). Daha da önemlisi, oldukça farklılaşmış taksonların üyeleri arasında rekombinasyon meydana gelebilmektedir. Bakterilerde, gen akışı, genomu %16 kadar farklılaşmış hücreler arasında olabilmektedir (Cohan 1995). Farklı şubelerin üyeleri olarak sınıflandırılan bakteriler, plasmid adı verilen ekstra kromozomal parçaların aktarımı yoluyla antibiyotiklere dirençlilik sağlayan alellerin aktarımında olduğu gibi, genetik madde alış verişi yapabilirler ve yapmaktadırlar (Cohan 1994). Bunun aksine, ökaryotik organizmalarda gen aktarımı genellikle genomu toplam olarak %2 veya daha az farklılaşmış gruplar arasında olabilmektedir. Sonuçta hibrit oluşturan ökaryotik türler hemen her zaman aynı cins içerisinde sınıflandırılırlar.

Kısaca, çoğumuzun "normal" eşey olarak tanımladığı şey (yani aynı türün bireyleri arasında mayozu takip eden, genomun homolog olan bir yarısının karşılıklı olarak değişimi) çok sayıdaki organizmada görülmeyen bir durumdur. Sonuç olarak, bakterilerde gen akışının populasyonlar arasında gen frekansının homojenize olmasındaki rolü küçüktür (Cohan 1994, 1995). Bakterilerde karşılıklı gen değişiminin birincil sonucu bazı populasyonların antibiyotik direnci oluşturan diziler gibi, yüksek uyum gücü (fitness) avantajı sağlayan alelleri kazanmalarıdır.

Bu verilere dayalı olarak, Lawrence ve Ochman (1998) gen değişimiyle yeni alellerin kazanılmasının bakterilerdeki temel türleşme mekanizması olduğunu varsaymışlardır. Onların hipotezi, gen akışı ökaryotlar arasında farklılaşmayı önlese de, bakteri populasyonları arasında farklılaşmayı tetiklemektedir.

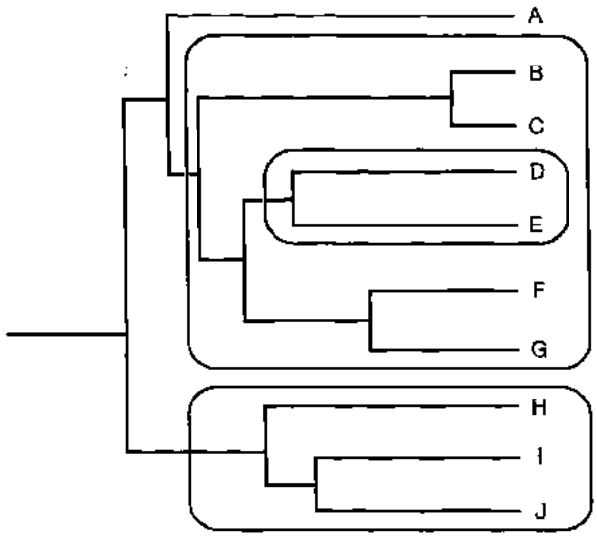
Bakterilere uygulanabilecek bir tür kavramının geliştirilmesi ve bu organizmaların doğal populasyonlarındaki rekombinasyon oranının belirlenmesi konusundaki çalışmalar devam etmektedir. Bakterilerde türleşme mekanizmalarının açığa çıkarılmasına yönelik çalışmalar türleşme araştırmalarında heyecan verici bir alandır.



Şekil 12.1 Bakterilerde genetik rekombinasyon F (verimlilik) faktörü adı verilen kromozom dışı DNA parçasına sahip *Escherichia coli* hücreleri, rekombinasyon için bir araya gelebilirler. Bu süreç F faktörüne sahip hücrelerin F faktörüne sahip olmayan hücrelerle konjugasyon köprüsü oluşturmasıyla başlar. F faktörünün bir kopyesi konjugasyon köprüsü aracılığıyla F^- hücrelerine geçerek alıcı hücreyi F^+ hale getirir. Nadir de olsa, F faktörleri kromozomun yapısına katılır. Kromozomun yapısına katılan bu genetik materyal daha sonra kromozomdan ayrılabilir. Böylesi durumlarda kromozomdan ayrılan bu faktörler beraberinde kromozomdaki genleri de götürebilir. Böylece F faktörleri sayesinde aleller bakteri kromozomları arasında transfer edilebilir.

vunmaktadırlar. Bu yaklaşım monofili olarak tanımlanan bir kriter üzerinde odaklanmıştır. Monofiletik gruplar tek bir ortak atadan türeyen ve bilinen tüm türleri içeren taksonlar ya da takson grupları olarak tanımlanmaktadır (Şekil 12.2).

Filogenetik tür kavramına göre (FTK), yakın akraba populasyonlar arasındaki filogeninin ortaya çıkartılması ve en küçük monofiletik grupların bulunmasıyla türler belirlenir. Böylesi bir filogenetik ağaçta, türler ağacın uç kısımlarını oluşturur. Örneğin, Şekil 12.2 de A-J olarak belirtilen taksonlar ağaç üzerindeki en küçük monofiletik gruplardır ve ayrı birer türü temsil ederler.



Şekil 12.2 Monofiletik gruplar Bu filogenetik ağacın uçlarında A-J olarak belirtilen taksonlar populasyonlardan şubeye kadar değişebilen taksonomik kategorilerden birisine karşılık gelebilir. Filogenetik ağaç üzerinde, daire içine alınmış tüm gruplar monofiletiktir. Monofiletik grupların iç içe kümelendiği ve daire içine alınmış olanlara ek olarak klad içerisinde birçok monofiletik altgrubun bulunduğuna dikkat ediniz.

Filogenetik tür kavramının arkasındaki mantığa göre, eğer populasyonlar izolasyon sonucu birbirinden ayrılmışlarsa, sadece özellikler bir filogeni üzerinde populasyonları ayırt edebilir. Bu populasyonların, karakterler yardımıyla, filogenetik olarak ayırt edilmesi mümkündür. Bir başka deyişle, filogenetik tür kavramına göre ayrı bir tür tanımlamak için, tanımlayıcı özelliklerinin ortaya çıkışına yetecek kadar uzun süre populasyonların evrimsel olarak bağımsız olmuş olmaları gerekmektedir. Bu yaklaşımın cazip tarafı test edilebilir olmasıdır: Türler, filogeninin tahmininde kullanılan özelliklerdeki önemli istatistiksel farklılıklar doğrultusunda isimlendirilirler.

Bu kriter uygulamaya konulduğu zaman problem çıkmaktadır. Dikkatlice oluşturulmuş filogeniler çok az bir grup için mevcuttur. Ayrıca, pek çok biyolog bu yaklaşıma şu açıdan karşı çıkmaktadır; filogenetik açıdan bakıldığında, populasyonları ayırabilecek herhangi bir şey "türe özgü özellik" olabilir. Böylesi özellikler, bir populasyonda sabitleşmiş fakat diğerinde bulunmayan, DNA'daki tek bir baz değişimi kadar sıradan ya da farklı bitki populasyonlarında yaprakların alt yüzeylerinin tüylülüğünde az fakat ölçülebilir ve istatistiksel olarak önemli bir artış olabilir.

Her bir tür kavramının avantajlı ve dezavantajlı yanları vardır.

Tahminler değişse de genel görüş, filogenetik tür kavramı uygulandığı takdirde bugünkü tür sayısının kolayca ikiye katlanacağı şeklindedir. Filogenetik tür kavramının önde gelen savunucuları bu durumdan rahatsız değildirler. Bu kavramın savunucuları buna "eğer tür sayısında böyle bir artış olursa bu sadece biyolojik gerçekliği yansıtır" şeklinde cevap vermektedirler.

Morfolojik tür kavramı

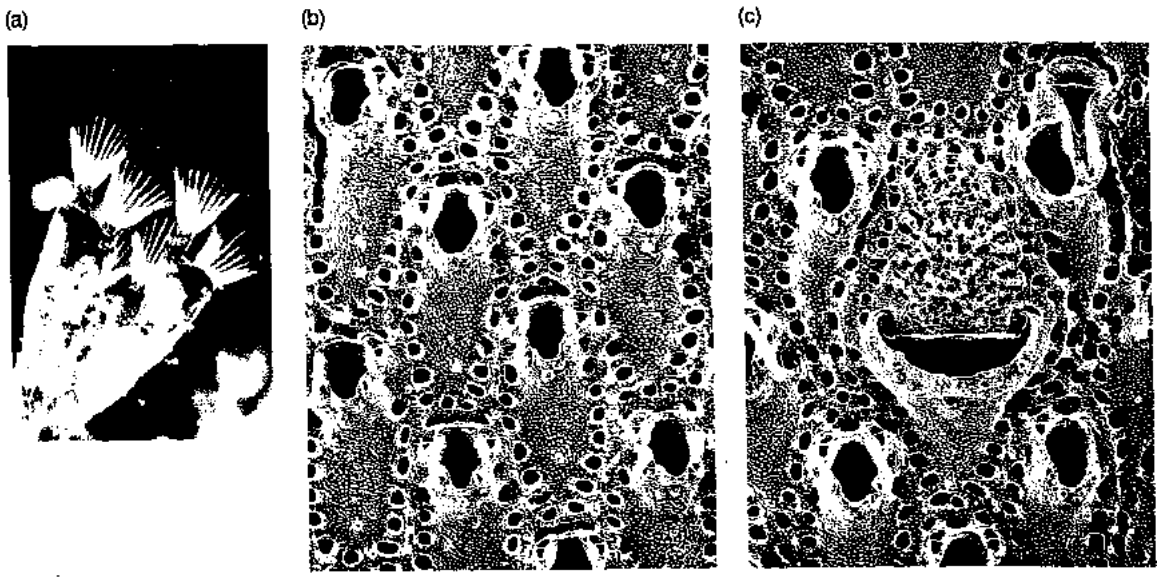
Paleontologlar, türleri fosiller arasındaki morfolojik farklılıkları esas alarak tanımlarlar. Kesin üreme izolasyonu testleri ya da iyi yapılmış filogenilerin yokluğunda, ki genelde böyledir, botanikçiler ve zoologlar mevcut türleri tanımlarken yine aynı şekilde morfolojik farklılıkları kullanırlar. Morfolojik tür kavramının (MTK) en büyük avantajı, yaygın olarak uygulanabilir olmasıdır. Ancak, dikkatli bir şekilde uygulanmadığında tür tanımlamaları keyfi ve kişiye özgü olabilmektedir. En kötü durum ise, farklı araştırıcılar tarafından yapılan tanımlamaların karşılaştırılabilir olmamasıdır.

Türleri tanımlarken paleontologlar başka sıkıntılarla da uğraşmak zorundadırlar. Yumuşak doku anatomileri veya renkleri farklı olan fosil türler ayırt edilemezler. Aynı şekilde, morfolojik olarak benzer fakat ötüş, ısıya ve kuraklığa tolerans, habitat kullanımı, veya kur davranışları gibi özellikleri yönünden oldukça farklılaşmış olabilirler. Bunlara **kriptik türler** adı verilir.

Bu sınırlamalara rağmen, morfolojik tür kavramı hala kullanışlı mıdır? Özellikle, fosil kayıtlardan tanımladığımız türler, acaba günümüzde daha fazla karakterler takımı kullanarak tanımladığımız türlerle analog mudur?

Jeremy Jackson ve Alan Cheetham (1990, 1994) morfolojik tür kavramı hakkında şimdiye kadar yapılmış en dikkatli incelemeyi yaptılar. Jackson ve Cheetham denizlerde koloni halinde yaşayan Bryozoa (yosunhayvancıklar) şubesinin Cheilostomata takımına ait olan omurgasızların fosil formlarındaki türleşmeyi çalışmaktadırlar. Jackson ve Cheetham çalışmalarında şu kritik varsayımın doğruluğunu aramayı denemişlerdir: Acaba fosillere dayalı olarak tanımladıkları morfolojik türler, günümüzde yaşayan ve genetik olarak farklılaşmış türlere uymakta mıdır (Şekil 12.3)?

Jackson ve Cheetham'ın ilk amacı fosil morfolojik türleri ayırt etmek için kullandıkları iskelet ölçümlerinin genetik bir temelinin olup olmadığını saptamaktı. Bu iskelet karakterlerinin sadece çevre şartlarına bağlı olarak Bryozoa türleri arasında varyasyon göstermeleri de olasıdır. Araştırmacılar, bu hipotezi test etmek için günümüzde yaşayan pek çok Chelistomata (Bryozoa) türlerinin embriyolarını toplayıp onları aynı çevre şartlarında (Karayipler'deki sığ su habitatlarında) yetiştirdiler. Daha sonra tam gelişmiş bireylerin iskelet ölçümlerini aldıklarında, yetiştirdikleri 507 dölün dokuzu hariç tümü kendi ebeveynleri ile aynı morfolojik özelliklere sahip olmuştur. Bu sonuç, türe özgü karakterlerin genetik bir temeli olduğunu göstermiştir. Daha sonra, Jackson ve Cheetham, kritik bir deneylerinde, üç farklı cinse ait sekiz türden izole ettikleri proteinlerde varyasyonu belirlediler. Tanımlanmış her bir morfolojik türün kendine özgü proteinlerinin olduğunu buldular. Bu sonuç, populasyonlar arasında önemli bir genetik farklılık oluştuğuna ve aralarında gen akışının olmadığına işaret etmektedir. Jackson ve Cheetham bu sonuçları morfolojik türlerin, en azından Bryozoa grubu içerisinde, bağımsız evrimsel birimler oldukları şeklinde yorumlamışlardır.



Şekil 12.3 Cheilostomata Bryozoa türlerine ait morfolojik türleri ayırt etmede kullanılan morfolojik karakterler Resim (a)'da canlı koloni üyeleri gösterilmektedir. (Kjell B. Sandved/Butterfly Alphabet, Inc.) Büyütülmüş fotoğraflar, *Stylopoma spongites* (b) ve *Metrarabdotos tenue* (c) türlerinin iskeletlerini göstermektedir. Her bir koloni üyesi uca yakın kısmında bir ağız bulunan evciklerden birisinin içinde bulunur. Jackson ve Cheetham (1994) bu cinslere ait türleri ayırt etmek için, ağzın eni ve boyu ve milimetrekaredeki por (gözenek) sayısı gibi karakterleri kullanmışlardır. (b, c: Smithsonian Institution Photo Services).

Tür Kavramlarının Uygulanması: Kızıl Kurtun Durumu

Türleri tanımlarken her zaman işe yarayabilecek tek bir tür kavramı üzerinde ısrar etmek çok gerçekçi olmadığı halde (Endler 1989), ortaya atılmış önemli tür kavramları uygun durumlara uygulandıklarında faydalı sonuçlar alınabilmektedir. Örneğin, kızıl kurt tanımlanırken tür kavramlarının nasıl farklı sonuçlar verdiğine bir bakalım (Wayne ve Gittleman 1995).

Kızıl kurt, *Canis rufus*, Amerika Bileşik Devletleri'nin güneydoğusuna özgüdür ve köpekler ailesinin bir üyesidir (Şekil 12.4). Aşırı avlanma ve ormanların tahrip edilmesi sonucu, 1970'lerin başlarında, bu kurt populasyonu oldukça azalmıştır. Geri kalan kızıl kurtların çoğu, 1930'larda kurdun yayılış alanında sayısı artmaya başlayan çakallara (*Canis latrans*) özgü karakteristikler göstermişlerdir. Bu morfolojik benzerlik kurt ve çakalların yaygın olarak melezleştiklerine işaret etmektedir. Neyse ki, Amerika Balıkçılık ve Yaban Hayatı Kurumunda çalışan biyologlar, kurt populasyonu doğal olarak ortadan kalkmadan önce çakal özelliği göstermeyen 14 kızıl kurt bireyini yakalamayı başarmışlardı. Bu hayvanlar laboratuvar ortamında kolayca çoğalabilmektedir ve şu anda yüzlerce kızıl kurt koruma altındaki doğal ortamlarına yeniden bırakılmayı beklemektedirler.

Biyolojik tür kavramına göre çakal ile kızıl kurt arasında yaygın melez oluşumu kızıl kurtun tür statüsünü şüpheli hale getirmiştir. Kızıl kurtlar üreme izolasyonu kazanmış, evrimsel olarak bağımsız bir ünite midir? Ya da bu hayvanlar gri kurt (*Canis lupus*) ve çakalın melezleri midir? Ronal Nowak (1979, 1992) geniş bir örnek serisinde kafatası ve diş karakterlerini incelemiş ve bu karakterleri kullanarak 1930 yılından önce toplanmış kızıl kurt örneklerinin kolayca teşhis edilebilen bir morfolojik tür olduğunu göstermiştir. Bu örnekler gri kurt ve çakal arası özellikler göstermekteydiler. 1930'dan sonra toplanan örnekler çakallara daha fazla benzediğinden Nowak, kızıl kurt ve çakal melezleşmesinin yakın zamana ait bir olgu olduğunu ileri sürmüştür. Bunun nedeni olarakta, çakal populasyonlarının aşırı genişlemesi ve kızıl kurt bireylerinin çiftleşecek eş bulma sıkıntısı olduğunu savunmuştur. Nowak'ın çıkarsaması, kızıl kurdu açık bir şekilde ayrı bir tür olarak nitelemektedir.

Ancak, yakalanmış kızıl kurtlardan ve 1930 yılından önce toplanmış kürklerden izole edilen DNA ile yapılan çalışmalar farklı bir öyküye işaret etmektedir. Mitokondri DNA'sındaki varyasyon ve 10 mikrosatellit lokusundaki aleller üzerine yapılan çalışmalar kızıl kurt ile çakallar arasında tanımlayıcı (yani türe özgü) bir farklılık göstermemiştir (Wayne ve Jenks 1991; Roy vd. 1994; Reich vd. 1999). Aksine, genetik veriler kızıl kurtun, gri kurt ve çakal melezi olduğunu kuvvetle desteklemiş ve



Şekil 12.4 Kızıl kurt (Barbara von Hoffman/Animals Animals/Earth Scenes)

kendilerine özgü genetik karakteristiklerinin bulunmadığını göstermiştir. Bu genetik analiz sonuçları, morfolojik verilerin bu durum için hiç bilgi verici olmadığını ve kızıl kurtun melez oluşumundan dolayı ara karakteristikler gösterdiğini ve bağımsız bir evriminin olmadığını göstermektedir. Biyolojik ve filogenetik tür kavramlarına göre kızıl kurt ayrı bir tür değildir.

Türleri teşhis etmede kullanılacak güvenilir kriterler biyoçeşitliliğin korunması açısından çok önemlidir.

Kızıl kurt, kaderi hakkında karar verilmeyi beklemektedir. Genetik araştırmalar biyoçeşitliliğin korunmasına ayrılmış kamu paraların kullanımında önceliğin diğer türlere verilmesi gerektiğini ve geri kazandırma programlarının en büyük değerinin Kuzey Amerika'nın güneyindeki ormanlık alanlardaki ekosisteme besin piramidinin en üst basamağında bulunan bir avcıyı geri getirmek olabileceğini ortaya koymaktadır. Türleri tanımlarken değişik kriterlerin uygulanması evrimsel ve koruma biyolojisi konularında faydalı sonuçlar verebilir.

12.2 İzolasyon Mekanizmaları

Tür tanımlamasında kullanılan farklı kriterleri inceledikten sonra şimdi türün nasıl ortaya çıktığına bakabiliriz. Türleşme üç-evreli bir süreç olarak analiz edilebilir: ilk basamak populasyonun izole olma süreci, ikinci basamak çiftleşme taktikleri ve habitat kullanımı gibi özelliklerin değişime uğramasıyla sonuçlanan süreç ve son basamak ise üreme izolasyonu oluşturan süreçtir. Bu seksiyonda fiziksel izolasyonun ve kromozom bileşenlerindeki değişimlerin gen akışını nasıl azalttığı üzerinde duracağız. Gen akışı aşırı derecede azalır ya da durursa evrimsel izolasyon oluşur ve türleşme başlar. Seksiyon 12.3'de genetik sürüklenme ve doğal seçilimin mutasyonlarla beraber çalışarak nasıl populasyonların farklılaşmasına neden olduğu sorularını soracağız. Seksiyon 12.4'de doğal seçilimin üreme izolasyonu sağlayarak türleşme sürecinin tamamlanmasını nasıl sağladığını inceleyeceğiz.

Gen Akışına Bir Bariyer Olarak Fiziksel İzolasyon

Bölüm 6'da, göç olayını populasyonlar arasında gen akışı olarak tanıttık ve göçün gen frekansını homojenize ettiğini ve populasyonların farklılaşmasını azalttığını gösteren modeller geliştirdik. Anakaradaki ve Erie Gölü'nün ada habitatlarında yaşayan su yılanları çalışmasını örnek olarak kullanarak doğal seçilim ve gen akışı arasındaki denge düşüncesini tanıttık. Deneylerin, bantsız yılanların ada habitatında bir seçilim avantajına sahip olduklarını gösterdiğini hatırlayın. Ancak, bantlı yılanlar düzenli olarak anakaradan adaya göç ettiğinden ve bantlı ve bantsız yılanlar çiftleştiğinden, ada populasyonları anakaradakilerden tam anlamıyla farklılaşamamışlardır. Ada populasyonlarında çizgililik alelleri üzerine olan seçilim baskısı bu karakteri eleme yönünde olsa da, göçle bantlılık alelleri sürekli taşınmaktadır.

Türleşme süreci gen akışı kesildiği zaman ve populasyonlar genetik olarak izole olduklarında başlar.

Şimdi şöyle bir şey düşünelim: Eğer kıyı habitatlarında ya da göldeki su akıntısında meydana gelecek bir değişiklik anakaradan bantlı yılanların adalara olan göçünü etkin olarak durdurursa ne olurdu? O zaman adadaki populasyonlar anakaradaki populasyonlardan izole olurdu. Gen akışı durur ve gen akışı-seçilim dengesi bozulurdu. Adadaki populasyon doğal seçilim, genetik sürüklenme ve mutasyon sonucunda farklılaşmak için bağımsız olacaktır. Bu evrimsel güçler, ada populasyonu üzerinde anakara populasyonundaki güçlerden bağımsız olarak çalışacaktı.

Bu senaryo, **allopatrik model** diye adlandırılan ve türleşmenin nasıl başladığını gösteren klasik bir teoriye işaret etmektedir. Bu teori Ernst Mayr (1942, 1963) tarafından geliştirilmiştir. Mayr'in en önemli hipotezlerinden birisi, suyılanlarının ada formlarında olduğu gibi, özellikle bir türün yayılış alanının periferinden izole olan küçük populasyonlarda türleşmenin daha olası olduğu şeklindedir. Populasyon genetiği modelleri, gen akışının az fakat farklılaşma üzerine olan seçilim baskısının

Coğrafik izolasyon genetik izolasyona sebep olur.

yüksek olduğu durumlarda, periferal populasyonlarda türleşmenin hızlı bir şekilde meydana geldiğini göstermiştir (García-Ramos ve Kirkpatrick 1997).

Fiziksel izolasyon gen akışını durduran önemli bir bariyerdir ve şüphesiz türleşme sürecinin ikinci basmağı olan genetik ve ekolojik farklılaşmayı başlatan önemli bir tetikleyicidir. Coğrafik izolasyonun ortaya çıkışı, dağılma ve yeni bir habitata yerleşme yoluyla ya da vikaryans olayları yani mevcut bir dağılım alanının yeni bir fiziksel bariyer ile bölünmesi yoluyla olabilir (Şekil 12.5).

Yerleşme (Colonization) ve Dağılış (Dispersal) Yoluyla Coğrafik İzolasyon

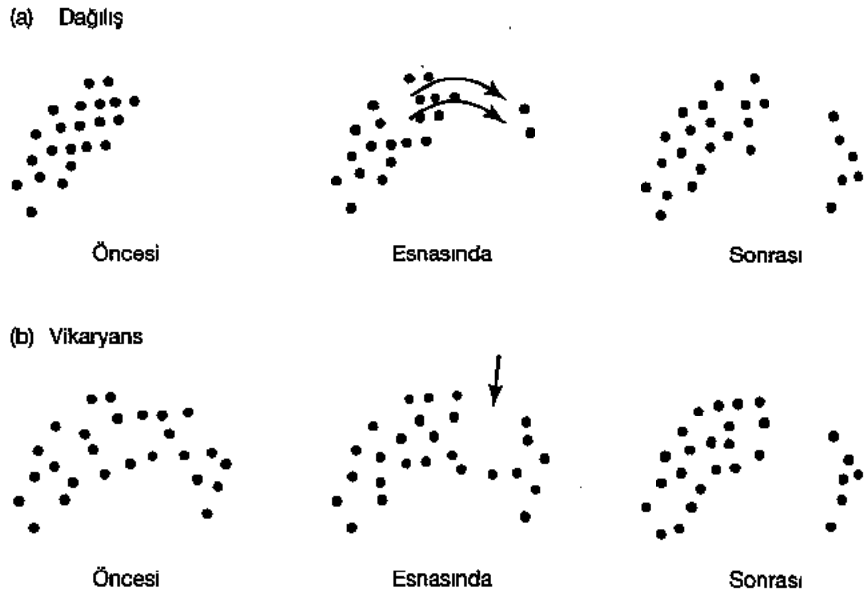
Böcek sınıfındaki en muhteşem çeşitlenmelerden birisi aynı zamanda yayılış yoluyla coğrafik izolasyona harika bir örnektir. Daha önce bahsettiğimiz meyve sineklerine yakın akraba olan Hawaii meyve sineklerinin, iki cins içerisinde toplanmış 500'ün üzerinde isimlendirilmiş türü vardır ve tahminen 350'ye yakın tür tanımlanmayı ve isimlendirilmeyi beklemektedir.

Bu grupta görülen ekolojik çeşitlenme de emsalsizdir. Hawaii meyve sineği türleri deniz seviyesinden dağlık habitatlara ve kurak çalılıklardan yağmur ormanlarına kadar her yerde bulunabilir. Besin kaynakları, özellikle yumurta bırakma ve larvaların gelişmesi için ortam olarak kullanılan bitkisel materyal, türler arasında oldukça farklılık göstermektedir. Hawaii meyve sineği türlerinden birisi sucul larvaya sahipken bir diğeri yumurtalarını örümceklerin vücuduna bile bırakabilmektedir. Bunlara ek olarak, pek çok türde kavga ve kur davranışında kullanılan farklı baş şekilleri ve kanat desenleri gibi ilginç karakterleri vardır (Şekil 12.6).

Populasyonlar, bireyler yeni bir habitata yerleştiklerinde, coğrafik olarak izole olabilirler.

Bu muhteşem çeşitlenme nasıl olmuş olabilir? Bu çeşitlenme için önde gelen açıklama **kurucu (founder) hipotezi** denen olaydır. Hawaii meyve sineklerinin çoğu ada endemikleridir, yani yayılış alanı takımadaların bir tanesiyle sınırlıdır. Kurucu hipotezine göre bu endemizm, küçük sinek populasyonlarının, belki de sadece döllenmiş dişi sineklerin, yeni habitat veya adalara dağılışı sonucunda oluştuğunu iddia etmektedir. Sonuç olarak yerleşenler, atasal populasyondan kopan yeni bir populasyon kurmuşlardır. Bu farklılaşma, kur gösterileri ve habitat kullanımı ile ilgili olan genler üzerinde işleyen doğal seçilim ve genetik sürüklenme sonucu olarak populasyon kurulur kurulmaz başlar.

Kurucu hipotezinin mantığı zorlayıcıdır, peki endemizim dışında bu olayların gerçekten nasıl meydan geldiğini açıklayacak başka kanıtımız var mıdır? Hawaii adalarının jeolojisi çok iyi bilindiğinden, hipotez sineklerde meydana gelen türleş-



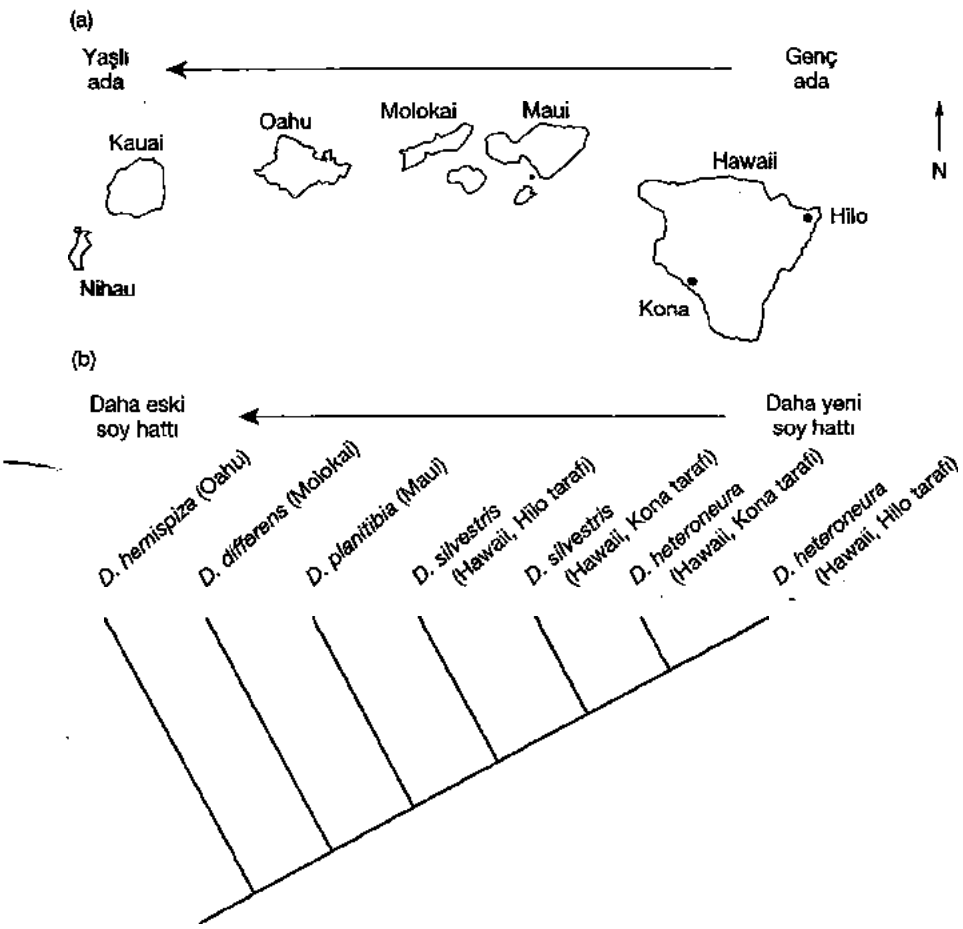
Şekil 12.5 Dağılış ve vikaryans sonucu izolasyon Dağılışı anlatan diyagramda (a), oklar bireylerin hareket yönünü göstermektedir. Vikaryans diyagramında (b) gösterilen ok, buzul, lav akıntısı, nehir ya da yeni bir habitat gibi yayılış alanını yavaşça bölen fiziksel bir faktörü belirtmektedir.



Şekil 12.6 Hawaii *Drosophila* türleri Burada sadece *Drosophila nigribasis, D. macrothrix* ve *D. suzukii* (soldan sağa) türlerinin resimleri verilmekle birlikte, Hawaii'de bulunan diğer *Drosophila* türleri vücut ölçüleri, kanat renklenmesi ve diğer karakterler bakımından çok büyük farklılıklar göstermektedirler. (Kenneth Y. Kaneshiro, Universty of Hawaii)

me modelleri hakkında güçlü öngörülerde bulunabilmektedir. Hawaii adaları Pasifik Okyanus'u tabanındaki bir volkanik sıcak nokta tarafından oluşturulmaktadır. Bu sıcak nokta sabittir, fakat buradan çıkan magma sürekli Pasifik tabanı üzerine ve yukarıya doğru birikir. Adalar oluştuktan sonra, kıta kayması sonucu kuzeye ve batıya doğru sürüklenmektedirler (bkz. Şekil 12.7a). Zaman ilerledikçe bu volkanik koniler aşınarak mercan adalarını ve denizaltı dağlarını oluşturur.

Bu gerçekler temelinde kurucu hipotezi iki öngörüde bulunmaktadır: (1) Yakın akraba türler hemen her zaman birbirine bitişik adalarda bulunmalıdır, ve (2) en azından filogenetik ağaçta ortaya çıkan bazı dallanma sıralamaları, adaların oluşum sırasıyla uyumlu olmalıdır. Rob DeSalle ve Val Giddings (1986) bu dört yakın akra-



Şekil 12.7 Yerleşme ve dağılış olayları sonucu meydana gelen türleşmeye ait kanıtlar (a) Hawaii adaları, Sibirya yakınlarındaki Emperor Seamounts'dan Hawaii adasına kadar genişleyen takımadaların bir bölümüdür. Bu adalar zincirinin en genci hala aktif bir volkan olan Hawaii adasıdır. (b) *Drosophila silvestris, D. heteroneura, D. planitibia,* ve *D. differens* yakın akraba türlerdir. Kısım (a)'da gösterilen yaşlıdan gence ada oluşum sırasının, filogenetik ağaçtaki eskiden yeniye olan evrimsel dallanma sırası ile uyumlu olduğuna dikkat ediniz. Bu model bu gruptaki türleşme olaylarından en azından bazılarının bu adalara türlerin sıçramasıyla olduğu hipoteziyle uyumludur. (Bu filogeni türlerin mitokondri DNA dizi farklılaşması kullanılarak oluşturulmuştur; bkz. De-Salle ve Giddings 1986.)

ba türün filogenisini oluşturmak için türlerin mitokondri DNA'sındaki dizi farklılıklarını kullanmış ve yukarıda bahsedilen modelin tamamen doğru olduğunu bulmuşlardır. En son oluşan tür en genç ada üzerinde bulunmaktadır ve filogenetik ağaç üzerindeki dallanma sırası çoğunlukla adaların oluşum sırasıyla uyum göstermektedir (Şekil 12.7b). Bu durum yeni bir habitata dağılışın türleşmeyi başlatabileceğine dair güçlü bir kanıttır.

Fiziksel izolasyon oluşturabilmek ve türleşmeyi başlatabilmek için bir mekanizma olarak, kurucu hipotezi okyanus adalarının yanı sıra çok değişik habitatlara da uygulanabilir. Sıcak su kaynakları, derin deniz diplerindeki su çıktıları, çayırlıklar, bataklıklar, mağaralar, dağ zirveleri ve drenajı sınırlı olan göl ve su birikintileri bir nevi ada habitatları gibidir. Yeni ortamlara dağılış türleşmeyi başlatan genel bir mekanizmadır.

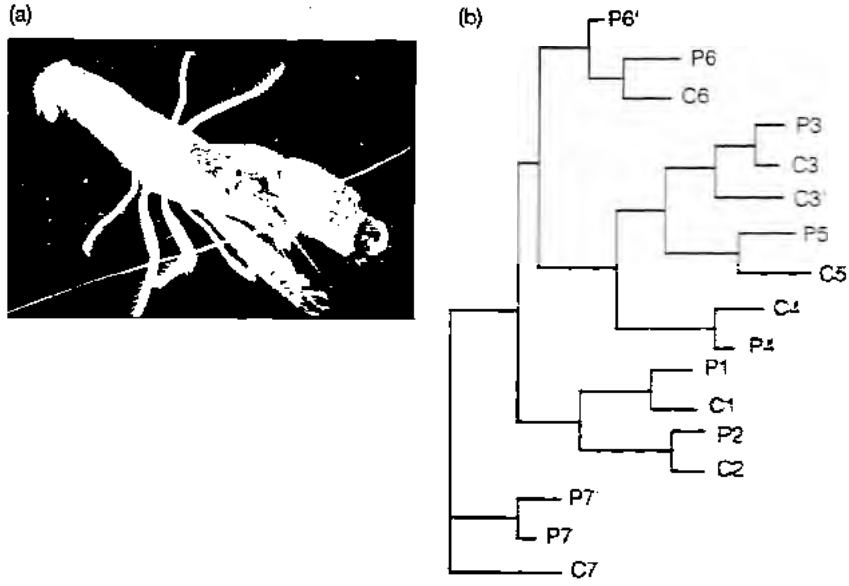
Vikaryans Yoluyla Coğrafik İzolasyon

Türün önceki yayılış alanı belirgin iki veya daha fazla alana bölündüğü zaman da populasyonlar coğrafik olarak izole olabilir.

Vikaryans türün yayılış alanını, birbirinden izole olmuş iki veya daha fazla alana bölerek aralarındaki gen akışını engelleyen olaylardır. Vikaryansın pek çok mekanizması vardır, bu mekanizmalar dağların yükselmesi ve ormanlık alanların bölünmesine neden olan uzun süreli kuraklıklar gibi yavaş süreçler olabildiği gibi, bir salyangoz populasyonunun ikiye bölünmesine neden olabilen kilometrelerce uzunluktaki lavlar gibi hızlı süreçler de olabilir.

Nancy Knowlton ve meslektaşları Orta Amerika'nın her iki tarafındaki denizsel organizmaların yakın zamanlardaki ayrılması gibi klasik bir vikaryans olayını çalışmaktadırlar. Jeolojik kanıtların ışığında yaklaşık 3 milyon yıl önce Panama Kıstağının kapandığını (ve Kuzey-Güney Amerika köprüsünün oluştuğunu) biliyoruz. Bu zaman süreci türleşmenin olması için yeterli midir?

Knowlton ve arkadaşları (1993) kıstağın her iki tarafından toplanan bir dizi gürültücü karidesi (*Altheus*) incelediler (Şekil 12.8a). Topladıkları populasyonları incelediklerinde bu örneklerin birbirine yakın akraba, yedi çift morfolojik türden oluştuğunu ve her tür çiftinden birisinin kara köprüsünün diğer tarafında yerleştiğini buldular. Bu karides türlerinin mitokondri DNA'sından elde edilen filogeni aynı hipotezi doğrulamaktadır (Şekil 12.8b). Kıstağın her iki tarafında bulunan ve morfolojik



Şekil 12.8 Gürültücü karides (a) Bu karides Panama kıstağının Pasifik tarafında bulunan *Alpheus malleator* türüdür. (Carl C. Hansen/Nancy Knowlton/Smithsonian Institution Photo Services) (b) Şekildeki filogenetik ağaç karideslerin mitokondri DNA dizi farklılıkları kullanılarak elde edilmiştir. Knowlton vd. (1993)'nin izniyle basılmıştır. Copyright © 1993, American Association for the Advancement of Science. Sayıların yanlarındaki P ve C harfleri türlerin Pasifik (P) veya Karayipler'de (C) bulunduğunu göstermektedir. Bazı harflerden sonraki (') işareti DNA dizisindeki farklılık sonrası bulunan kriptik türleri göstermektedir. Her durumda, ağaç üzerindeki olası kardeş türler gerçekten birbirisinin çok yakın akrabasıdır.

açıdan kardeş tür çiftleri olarak kabul edilen türler gerçekten de birbirlerinin yakın akrabasıdır. Bu durum vikaryans hipotezi öngörüsüyle uyumluluk göstermektedir.

Bunlara ek olarak, Knowlton ve arkadaşları değişik tür çiftlerinin erkek ve dişilerini akvaryumda biraraya getirerek çiftleşme ve saldırı davranışlarını izlediler. Araştırıcılar tür çiftlerin aralarındaki genetik farklılık derecesiyle, çiftleşme istekleri arasında güçlü bir bağıntı buldular. Uzun süreli izolasyona işaret eden genetik farklılığı fazla olan türlerin eşleşmelerinde dişi ve erkeklerinin birbirlerine olan ilgileri daha azdı. Son olarak, çiftleşme deneyleri sırasında tür çaprazlamalarının hemen hemen hiçbiri verimli döl vermediler. Bu son gözlem Pasifik ve Karayip populasyonlarının, tartıştığımız üç tür tanımına göre gerçekten tür olarak kabul edilebileceğini ispatlamaktadır.

Bu sonuçlara rağmen araştırmanın en ilginç taraflarından birisi de, ortaya çıkan verilerin vikaryans hipotezi ile aykırılık göstermesiydi. Eğer kara köprüsü hızlı bir şekilde oluştuysa genetik uzaklık ve üreme izolasyonunun yedi tür çiftinin hepsinde aynı olmasını beklerdik. Ama durum böyle değildi. Örneğin, çiftlerin DNA baz dizileri farklılığı % 6,5 ile % 19 oranında değişmekteydi.

Neler olmaktadır? Kara köprüsünün bir anda yükselmesi olası olmadığından, türler arasında benzer bir farklılaşmayı beklemek saflık olurdu. Bunun aksine kara yükselir, okyanus yavaşça ayrılıp ve sular iki tarafta geri çekilirken, farklı karides populasyonları her bir türün yerleştiği su derinliğine ve larvalarının hareket edebilme yeteneklerine bağlı olarak aşamalı bir şekilde izole olmuş olmaları gerekir. Önce daha derin sularda yaşayan ya da daha yavaş hareket eden larvalara sahip olan türlerin yayılış alanları ikiye bölünmüştür. Bu düşünceyle uyumlu olarak, Şekil 12.8b'deki 1-4 ile numaralanan türler sığ sularda yaşarken, 6-7 ile numaralanan türler daha derinlerde yaşamaktadır (bkz. Knowlton ve Weight 1998). Keza, 1-4 numaralı tür çiftleri arasındaki genetik farklılık derecesinin birbirine çok yakın olduğuna dikkat ediniz. Bu değerler gözlenen en düşük değerler olup, belki de "son kopmaya" işaret etmektedirler.

Gen Akışına Bir Bariyer Olarak Kromozomlarda Değişiklikler

Kromozom sayısındaki değişmeler populasyonları genetik olarak izole eder.

Eğer bir mutasyon bir bireyin kromozomlarında büyük çapta değişikliğe neden olursa, bu olay mutasyona uğramış bireyin meydana getireceği döllerin ata populasyondan hızlı ya da ani izolasyonuna sebep olabilir. Örneğin, Bölüm 4'de poliploidleşmenin (polyploidization) farklı kromozom sayısına sahip olan gametler arasında uyumsuzluğa neden olmasından dolayı ani üreme izolayonu ile sonuçlanabileceğine işaret ettik. Sadece bitkilerdeki yaygınlığı göz önüne alındığında, poliployidi türleşmeyi başlatan önemli bir mekanizma olarak kabul edilmelidir.

Bununla birlikte, iki tip poliployit arasındaki farkı belirtmemiz gerekmektedir. Aynı atasal türden ortaya çıkan poliployit türlere otopoliployit (autopolyploid) türler denir. Farklı türler arasındaki hibritleşme olayları sonucunda ortaya çıkan poliployid türlere ise allopoliployit (allopolyploid) türler denir. Kesin sayılar olmamakla birlikte, allopoliployidinin otopoliployidiye oranla önemli derecede daha yaygın olduğu düşünülmektedir (Soltis ve Soltis 1993). Yakın akraba populasyonlar arasındaki gen akışını ve türleşmenin üçüncü basamağını incelerken, Bölüm 12.4'de allopoliployidi üzerinde daha ayrıntılı olarak duracağız.

Türleşmenin ilk basamağında bir mekanizma olarak poliployidi ne kadar önemlidir? Ne yazık ki, hangi ployidinin atasal olduğunu ve poliployidinin kaç kez meydana geldiği ile ilgili kesin bir sayı ile ilgili çıkarsama yapabileceğimiz, filogenetik anlamda oto- ve allopoliployit türlerin sıklığı ile ilgili hesaplamalar çok nadirdir. Fakat

Kromozom sayısındaki değişimlerle başlatılan türleşme özellikle bitkilerde önemli olmuştur.

haployit (*n* sembolü ile gösterilir) kromozom sayısının 14'den fazla olan tüm bitkilerin poliployid olduğu varsayımından hareketle Verne Grant (1981) ikiçenekliler (Dicotyledonae) sınıfındaki çiçekli bitki türlerinin % 43'ünün ve tekçenekliler (Monocotyledonae) sınıfındaki çiçekli bitki türlerinin % 58'inin poliployidi geçirmiş bir atadan türediklerini tahmin etmektedir. Jane Masterson (1994) daha yüksek bir tahminde bulunmuştur. Bu araştırıcı günümüz bitkilerinin hücre büyüklüğü ile kromozom sayısı arasında bir ilişki olduğunu göstermiş ve çiçekli bitkiler çeşitlenmeden önce bulunan fosil bitkilerin hücre büyüklüklerini ölçmüştür. Elde ettiği veriler kapalı tohumlularda (angiosperm) atasal haployit kromozom sayısının $n = 7$ veya 9, veya daha az olabileceği hipotezini desteklemiştir. Bu durumda, çiçekli bitkilerin %70'i geçmişlerinde poliployidi bulundururlar. Poliployidi karayosunlarında da yaygındır ve türlerin %95'inin atasal poliployit olgusu bulundurduğu eğrelti kladının hemen hepsi için genel bir kuraldır. Grant (1981: 289) "poliployidinin bitkiler aleminin bir karakteristiği" olduğunu iddia edecek kadar ileriye gitmiştir.

Poliployidi ile karşılaştırıldığında daha az olsa da, kromozom sayısındaki değişmeler de türleşme açısından önemli olabilir. Örneğin Oliver Ryder ve arkadaşları (1989), Kuzey Amerika hayvanat bahçelerinde sergilenen dik-dik adı verilen bir seri küçük Afrika antilopunun kromozomlarını incelediler. Hayvanat bahçesi bakıcıları geleneksel olarak sadece iki türü belirleyebilmelerine rağmen, Ryder ve meslektaşları kromozom sayısı ve şekline göre üç tür belirlediler. Buna ek olarak, karyotipleri farklı olan türlerin çiftleşmelerinden verimsiz döller meydana geldiğini göstermeyi de başardılar. Araştırmaları antiloplar içerisinde kriptik türler olduğunu göstermiştir. Dik-dik türlerinden ikisinin farklı tür olduğu sadece karyotiplerine bakarak anlaşılabilmiştir.

Yakın akraba türlerin karyotipleri karşılaştırıldığında, antilop örneğindeki gibi, küçük çapta kromozomal değişiklikler oldukça yaygındır. Böylesine mutasyonlar populasyonlar arasında genetik farklılaşmaya neden olması açısından önemli olabilse de (White 1978), bugüne kadar kromozom farklılaşması üzerine yapılan ayrıntılı çalışmaların büyük bir kısmı nadiren korelasyon göstermektedir. Öyle ki, pek çok çalışmada yakın akraba türler arasındaki kromozomal farklılıklar ölçülmüş ve genetik izolasyondan kromozomal uyumsuzlukların sorumlu olduğu iddia edilmiştir. Fakat birçok durumda, türleşme meydana geldikten sonra başka faktörler nedeniyle kromozomal farklılıkların oluşması daha olasıdır (Patton ve Sherwood 1983). Daha kesin nedensel bağlantılar kuruluncaya kadar, küçük çaptaki karyotipik değişimlerin türleşmedeki önemi konusunda temkinli olmamız gerekir.

12.3 Farklılaşmaya Neden Olan Mekanizmalar

Poliployitleşme, dağılış ve vikaryans sadece türleşme için gerekli şartların oluşmasını sağlar. Türleşme olaylarının devam etmesi için, genetik sürüklenme ve doğal seçilimin izole olmuş populasyonlarda farklılaşmayı yaratacak mutasyonlar üzerinde işlemesi gerekir. Bu seksiyonda, yakın akraba populasyonlar arasındaki gen akışı azaldığı ya da kesildiği zaman, sürüklenme ve seçilimin populasyonlar üzerinde nasıl işlediğini inceleyeceğiz.

Genetik Sürüklenme

Bölüm 6'da, bir populasyonda genetik sürüklenmenin sonucu olarak ortaya çıkan iki önemli olayı, "alellerin rastgele sabitlenmesi ve alellerin rastgele kaybolmasını", hesaplayan populasyon genetiği modellerini tanıttık. Ayrıca, Peter Grant ve Rosemary Grant'ın Galapagoslar'daki Darwin ispinozları ile çalışmaları sırasında gözledikleri bir kurulma olayından (founder event) elde ettikleri verileri inceledik. Bu araştırıcıların koloni oluşturan kuş topluluklarından elde ettikleri vücut ölçüm verileri, kurucu populasyonun kaynak populasyonun rastgele olmayan bir örneklemi olduğunu göstermiştir.

Genetik sürüklenme bir örnekleme süreci olduğundan, etkisini en iyi küçük populasyonlarda göstermektedir. Bu önemlidir çünkü, pek çok türün küçük populasyonlardan köken aldığı düşünülmektedir. Normalde, kolonizasyon olayına çok az sayıda birey katılır ve periferdeki populasyonlar küçük olma eğilimi gösterirler. Sonuç olarak, genetik sürüklenme uzun zamandan beri türleşmenin ikinci basamağında anahtar olarak değerlendirilmektedir.

Sürüklenme küçük ve izole populasyonlarda hızlı bir genetik farklılaşmaya neden olabilir.

Çeşitli populasyon genetiği modelleri sürüklenmenin küçük populasyonlarda nasıl hızlı bir genetik farklılaşmaya neden olabileceğini incelemiştir (en son derleme çalışması için, bkz. Templeton 1996). Bu modellerin genel mesajı, izole olmuş küçük populasyonların başlangıçta atasal populasyondan rastgele olmayacak şekilde ayrıldıklarıdır. Daha sonra genetik sürüklenmenin diğer etkileri (alellerin rastgele kaybı, mevcut ve yeni alellerin rastgele sabitlenmesi gibi) izole populasyonun hızlı bir şekilde farklılaşmasını sağlar. Yine de, genel olarak kurucu populasyonlarda görülen tüm genetik çeşitliliğinin atasal populasyonunkinden daha düşük olması bir zorunluluk değildir. Lande (1980, 1981), bir populasyondaki birey sayısı kısa bir süre için azaldığı zaman çok nadir olan alellerin sürüklenme yüzünden kaybolma eğiliminde olduğunu göstermiştir; bu durum **darboğaz (bottlenecking)** olarak bilinmektedir. Genetik çeşitliliğin dramatik bir şekilde azalabilmesi için, kurucu populasyonun son derecede küçük olması gerekir.

Bununla birlikte, genetik sürüklenmenin türleşme olaylarındaki rolü tartışmalıdır. Peter Grant ve Rosemary Grant (1996), son 150 yıldır yüzlerce küçük populasyonun insan aktiviteleriyle yeni habitatlara taşındığını fakat genotiplerdeki sadece birkaç önemli değişikliğin genetik sürüklenme sonucu meydana geldiğini vurgulamıştır. Genetik sürüklenme olayı bir zamanlar türleşme mekanizmaları tartışmalarında baskın olmuşsa da, bugün evrim çalışan biyologların çoğu daha dengeli bir görüşe sahiptir. Doğal seçilimin, izole populasyonların farklılaşmasını yönlendiren önemli bir güç olduğu gösterilmiştir.

Doğal Seçilim

Türleşmenin ilk basamaktan daha ileri gidebilmesi için yakın akraba populasyonlar arasında belirgin genetik farklılıkların ortaya çıkması gereklidir. Sürüklenme, populasyonlardan en azından birisi küçük olduğunda hemen her zaman etkilidir. Fakat, populasyonlardan biri yeni bir çevreye yerleştiği zaman doğal seçilim de farklılaşmada etkilidir.

Doğal seçilimin türleşmenin ikinci basamağındaki etkisi, elma ve alıç sinekleriyle son zamanlarda yapılan bir çalışmayla açık bir şekilde gösterilmiştir. Bu yakın akraba böcek populasyonları yaşamsal bir kaynak tercihleri (besin) üzerine olan doğal seçilimden dolayı farklılaşmaktadır.

Elma kurdu sineği, *Rhagoletis pomonella*, Amerika'nın kuzeydoğusu ve kuzey orta bölgelerinde yaşamaktadır (Şekil 12.9). Bu tür her yıl elmalarda milyonlarca dolarlık zarara neden olan önemli bir tarımsal zararlıdır. Bu sinekler aynı zamanda elmalarla yakın akraba olan alıç meyvelerini de (*Crataegus* türleri) parazitleyebilmektedir.

Rhagoletis türünün erkek ve dişileri konukçu ağacı görerek, koklayarak ve dokunarak tanımaktadır. Kur yapma ve çiftleşme meyvelerin yakınlarında gerçekleşir. Dişiler, meyve henüz ağaç üzerindeyken yumurtalarını içerisine bırakır; yumurtalar iki gün içerisinde açılır ve larvalar üç larval evreyi aynı meyve içerisinde tamamlar. Bu süreç yaklaşık bir ay sürer. Meyveler yere düştükten sonra larvalar meyveden ayrılarak toprağın birkaç santimetre içerisine gömülür. Burada 3-4 gün içerisinde pupa yapar ve kışı diyapoz adı verilen bir dinlenme evresinde geçirir. Çoğu bir sonraki yaz, diyapozdan ergin olarak çıkar ve sineğin yaşam döngüsü yeniden başlar.



Şekil 12.9 Elma ve alıç kurdu sinekleri *Rhagoletis pomonella* türünün elma ve alıç ırklarını gözle ayırmak mümkün değildir. Bu bir elma sineğidir. (Guy Bush, Michigan State University, and Jeff Feder, University of Notre Dame)

Elma ağaçları *Rhagoletis* için açıkça yeni bir besin kaynağını temsil eder. Alıç ağaçları ve *Rhagoletis* Kuzey Amerika'nın yerli türleridir, fakat elma ağaçları Avrupa'dan yaklaşık 300 yıl önce getirilmiştir. Sorumuz şudur: Elma ve alıç ağaçlarını parazitleyen sinekler farklı populasyonlar mıdır? Bu hipotez farklı besin kaynağı tercihinden dolayı doğal seçilimin iki farklı sinek ırkının oluşmasına neden olduğuna işaret eder. Buna karşı olan ikinci hipotez alıç ve elma ağaçlarını parazitleyen sineklerin aynı populasyonun bireyleri olduğunu iddia etmektedir. Bu ikinci hipotez, alıç ve elma ağaçlarındaki sineklerin serbestçe üreyebildikleri ve seçilimin farklı konak kullanacak kadar bu sineklerin farklılaşmasını sağlamadığı şeklindedir.

Bir farklılığın oluşmadığını savunan ikinci hipotezin doğru olma olasılığı daha yüksektir, çünkü türleşmenin birinci basamağı meydana gelmemiştir. İki konak ağaç ile sineklerin yayılış alanları aynıdır. Bırakın birbirinden izole olmalarını, bazı alanlarda elma ve alıç ağaçları birbirleriyle fiziksel temas halinde bulunmaktadır. İşaretli sinekler ilk yakalandıkları alandan kilometrelerce uzakta tekrar yakalanmıştır, bu durum bu sineklerin uygun besin bulmak için geniş bir alanı tarayabildiklerini göstermektedir. Böylece aynı populasyona ait sineklerin, meyvelerin uygunluğuna bağlı olarak, tercihlerini elma ağacından alıç ağacına veya tersine yapma ihtimalleri vardır.

Bu iki hipotezi sınamak için, Jeff Feder ve meslektaşları Bölüm 4'de anlatılan protein elektroforezi yöntemiyle elma ve alıç ağaçlarını parazitleyen bireylerin genetik yapılarını incelediler. İlginç bir şekilde iki örnek arasında belirgin bir fark buldular: Elma ve alıç ağaçlarından toplanan bireyler karşılaştırıldığında, bu bireylerde altı farklı enzimin alel frekansları bakımından önemli istatistiksel farklılıklar olduğunu göstermişlerdir (Feder vd. 1988, 1990). Bu elma ve alıç meyvelerini parazitleyen bireylerin farklılaştığını ve şimdi ayrı populasyonlar oluşturduğunu destekleyen önemli bir sonuçtur. Bu iki ırk görünüş olarak ayırt edilemeyecek derecede birbirine benzese de, bunlar genotipik olarak kolayca ayrılabilmekteydi.

Bu durum nasıl oluşmuş olabilirdi? Bu sinekler türleşmenin ilk basamağını atlamışlar mıydı? (Kutu 12.2). Coğrafik veya kromozomal uyumsuzluk yönünden ayrılmak yerine, elma ve alıç sinekleri farklı konukçu türleri sayesinde birbirlerinden izole olmuşlardır. Yapılan bir deneyde, bu türlere farklı iki ağaç türünü seçme şansı sunulduğunda elma ve alıç ağacı sineklerinin her birinin kendi konukçu ağacını seçme tercihlerinin çok yüksek olduğu görülmüştür (Prokopy vd. 1988). Çiftleşme meyve üzerinde gerçekleştiği için, bu habitat seçiminin çok güçlü bir rastgele olmayan çiftleşmeye yol açmış olması gerekir. Feder ve meslektaşları (1994) işaretlenmiş bireyleri arazide izleyerek bu tahminin doğru olduğunu belirlemişlerdir. Bu araştırmacılar elma ve alıç ağaçları sineklerinin birbirleriyle çiftleşme oranını sadece %6 olarak bulmuşlardır.

Doğal seçilim az bir miktarda gen akışı olduğu zaman bile populasyonların farklılaşmasına neden olabilmektedir.

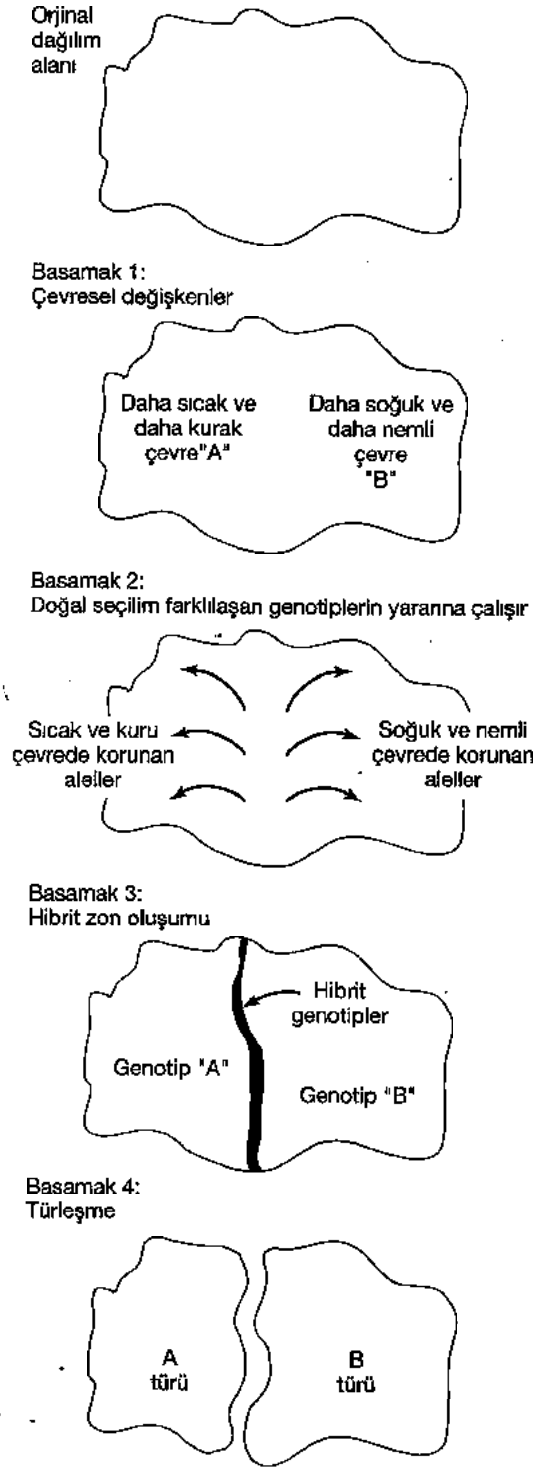
Konukçu bitki sadakati bu sinekler arasında çiftleşmeyi önleyici önemli bir engel oluştursa da, iki populasyon arasında hâlâ gen değişimi olmaktadır. Gözlenen bu farklılığın oluşması için doğal seçilimin bu gen akışına rağmen populasyonlar üzerine bir şekilde daha baskın olması gerekmektedir. Feder ve arkadaşları (1997), populasyonların farklılaştırmasını sağlayan doğal seçilimin elma ve alıç meyveleri arasındaki belirgin olgunlaşma zamanı farklılığı tarafından tetiklendiği hipotezini öne sürmüşlerdir. Feder ve arkadaşlarının önerdiği bu hipoteze göre, alıç meyveleri elma meyvelerinden üç hafta sonra olgunlaştığı için, alıç sineklerinin larvaları gelişimlerini hızlı tamamlayacak şekilde bir seçilime uğramışlardır. Böylece alıç sineği larvaları toprak donmadan diyapoza girip pupa oluşturabilmektedirler. Buna karşılık elma sineklerinin larvaları kış başlamadan önce diyapozdan ergin olarak çıkmayı önlemek için yavaş bir şekilde gelişimi sağlayan bir seçilime uğramışlardır.

Bu hipotezi sınamak için, araştırmacılar alıç meyvelerinden bol miktarda pupa topladılar ve onları gruplara ayırıp her bir grubu 1 ile 5 hafta arasında ılık havaya maruz bıraktılar. Her bir pupa grubu üzerine ılık bir periyodu takiben kış uyarısı için soğuk periyot ve daha sonra bahar uyarısı için ılık hava uygulandı. Deneyin son

KUTU 12.2 Parapatrik ve simpatrik türleşme

Fiziksel izolasyonun populasyonların farklılaşması için kesinlikle gerekli bir faktör olup olmadığı veya gen akışına rağmen doğal seçilimin farklılaşmayı sağlayıp türleşmeyi başlatıp başlatamayacağı hususları türleşme araştırmalarında sürekli tartışma konusu ola gelmiştir. Titiz genetik modellemeler fiziksel temas halinde olsalar bile populasyonların farklılaşabileceğini göstermiştir. Josef Felsenstein (1981) ve William Rice (1987), iki önemli koşulun sağlanması durumunda, populasyonlar arasında az veya orta derece bir gen akışı olsa dahi farklılaşmanın olabileceğini gösteren ilk kişilerdir: Birinci şart farklılaşmayı sağlayacak seçilim baskısının kuvvetli olması, ikinci şart ise eşleşme tercihinin farklılaşmayı sağlayan faktörle uyum içerisinde çalışıyor olmasıdır. Bu şartlar elma ve alıç sinekleri için tam anlamıyla oluşmuştur, çünkü çiftleşme farklı konak bitkiler üzerinde meydana gelmektedir.

Parapatrik türleşme populasyonların fiziksel izolasyonunu gerektirmeyen diğer bir ana türleşme modelidir. Parapatrik türleşmede, farklılaşma için devrede olan güçlü seçilim, kesintisiz yayılışa sahip bir populasyonda gen frekanslarının bir uçtan diğer uca kademeli bir şekilde değişmesine neden olur (Şekil 12.10). Her ne kadar teori, parapatrik türleşmenin olası olduğunu gösterse de (Endler 1977), halen bu konuda doğal poplasyonlardan edinilmiş ve iyi belgelenmiş örneklerden yoksunuz.



Şekil 12.10 Parapatrik türleşme Bu şekil parapatrik türleşme denilen türleşme modelinde yer alan basamakları göstermektedir.

aşaması "baharda" ergin olarak ortaya çıkan bireyleri toplamak ve elma ve alıç ağaçlarındaki ırklar arasında farklılık gösteren altı allozim frekanslarını analiz etmekti. Şekil 12.11'de gösterilen ve *Acon-2 95* adı verilen alel için sonuçlar tipiktir. Şekilde verilen grafik bir ay boyunca pupa olarak ılık havaya maruz bırakılan ve ilkbaharda ergine gelişmek için canlı kalabilen alıç ırkı bireylerinin allozim frekanslarının, elma sineklerinin allozim frekansı ile aynı olduğunu göstermektedir.

Bu olağanüstü bir sonuçtur. Elma ağaçlarına dönüş yapan alıç sineklerinin sonbaharın son zamanlarının ılık günlerinde diyapozda kalmak ve baharda doğru zamanda ergin olarak ortaya çıkmak için gelişimini yavaşlatmak zorunda olduğu hipotezini doğrulamaktadır. Bu deney aynı zamanda incelenen altı enzimin veya yakın bağlantılı lokusların gelişim zamanının belirlenmesinden sorumlu olduğunu göstermektedir. Araştırmacılar normalde doğal seçilim olaylarının 300 yıl boyunca elma ve alıç ırklarının doğal populasyonlarda meydana getirdiği değişimin tekrarını tek bir nesilde gösterebilmişlerdir.

Diyapoz deneyi, gen akışı varlığına rağmen doğal seçilimin *R. pomonella* populasyonları arasındaki önemli farklılaşmadan sorumlu olduğunu göstermiştir. Şimdilerde pek çok biyolog artık elma ve alıç sineklerini yeni şekillenmekte (incipient) olan türler olarak düşünmektedir. Bunun anlamı şudur; bu populasyonlar açık biçimde farklılaşmaktadırlar ve tam olmasa da büyük ölçüde gen akışı bakımından izole olmuşlardır.

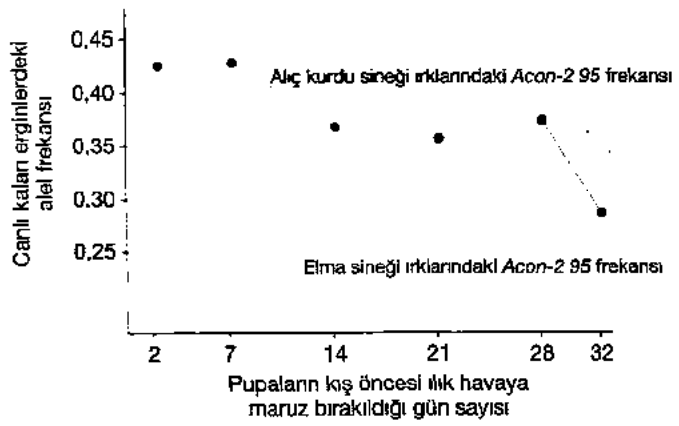
Son olarak, bu sineklerle yapılan çalışmanın tek bir istisna durum olmadığını bilmemiz önemlidir. Tablo 12.1'de gösterildiği gibi, habitat veya besin seçimine bağlı olarak meydana gelen farklılaşmaya ait (çoğunlukla böcekler ve balıklarda) diğer pek çok örnek mevcuttur.

Eşeysel seçilim

Eşeysel seçilim eş seçimi ile ilişkili karakter üzerine etkilidir. Eşeysel seçilimdeki değişiklikler populasyonların izole olmasına ve hızlı bir farklılaşmasına neden olabilir.

Eşeysel seçilim, bireyler arasında eş edinebilme yeteneğindeki farklılaşmanın bir sonucu olarak ortaya çıkar. Bu durum doğal seçilimden farklı bir seçilim biçimi olarak kabul edilmekte olup Bölüm 9'da daha ayrıntılı olarak verilmiştir. Populasyon genetiği modelleri, eşeyli üreyen organizmaların populasyonlarında eşey tercihi ya da eşey edinilmesi yollarında meydana gelen değişimlerin atasal populasyondan hızlı farklılaşmalara neden olabileceğini göstermiştir (Fisher 1958; Lande 1981, 1982). Örneğin, eğer yeni bir mutasyon kır kırlangıcının belirli bir populasyonunda dişilerin uzun kuyruk telekli erkekler yerine gökkuşağı renginde kuyruk teleklerine sahip olan erkekleri seçmesine neden olursa, o zaman eşeysel seçilim hızlı bir değişimi başlatabilir. Burada anahtar öneme sahip nokta, eşeysel seçilim doğrudan gen akışını etkilediğinden etkin bir şekilde farklılaşmaya neden olmasıdır.

Örneğin, Hawaii'de yaşayan *Drosophila* türlerinde eşeysel seçilimin, izole populasyonlar arasında farklılaşmayı teşvik eden anahtar bir faktör olduğu düşünülmek-



Şekil 12.11 Farklı sıcaklıklar uygulanmış elma kurdu sineklerinde alel frekansı değişimleri Bu grafik, maruz bırakıldıkları ılık gün sayısının bir fonksiyonu olarak, canlı kalıp erginleşebilen alıç kurdu sineğinin pupa populasyonlarındaki *Acon-2 95* olarak adlandırılan alele ait frekans eğrisini göstermektedir. Uzun süre ılık havaya maruz bırakılan populasyonlarda (elma sineklerinin doğal şartlarında maruz kaldığı sıcaklığa benzer bir sıcaklıkta) alel frekansı elma sineklerinin doğal populasyonlarındakiyle aşağı yukarı aynı değerdedir. Feder (1997)'den. Copyright © 1997, National Academy of Sciences, USA.

Tablo 12.1 Türleşme görev başında

Bu tablonun en sağındaki sütün habitat veya besin kaynağı kullanımı yüzünden farklılaşan populasyonlar üzerinde yapılan son çalışmaları göstermektedir.

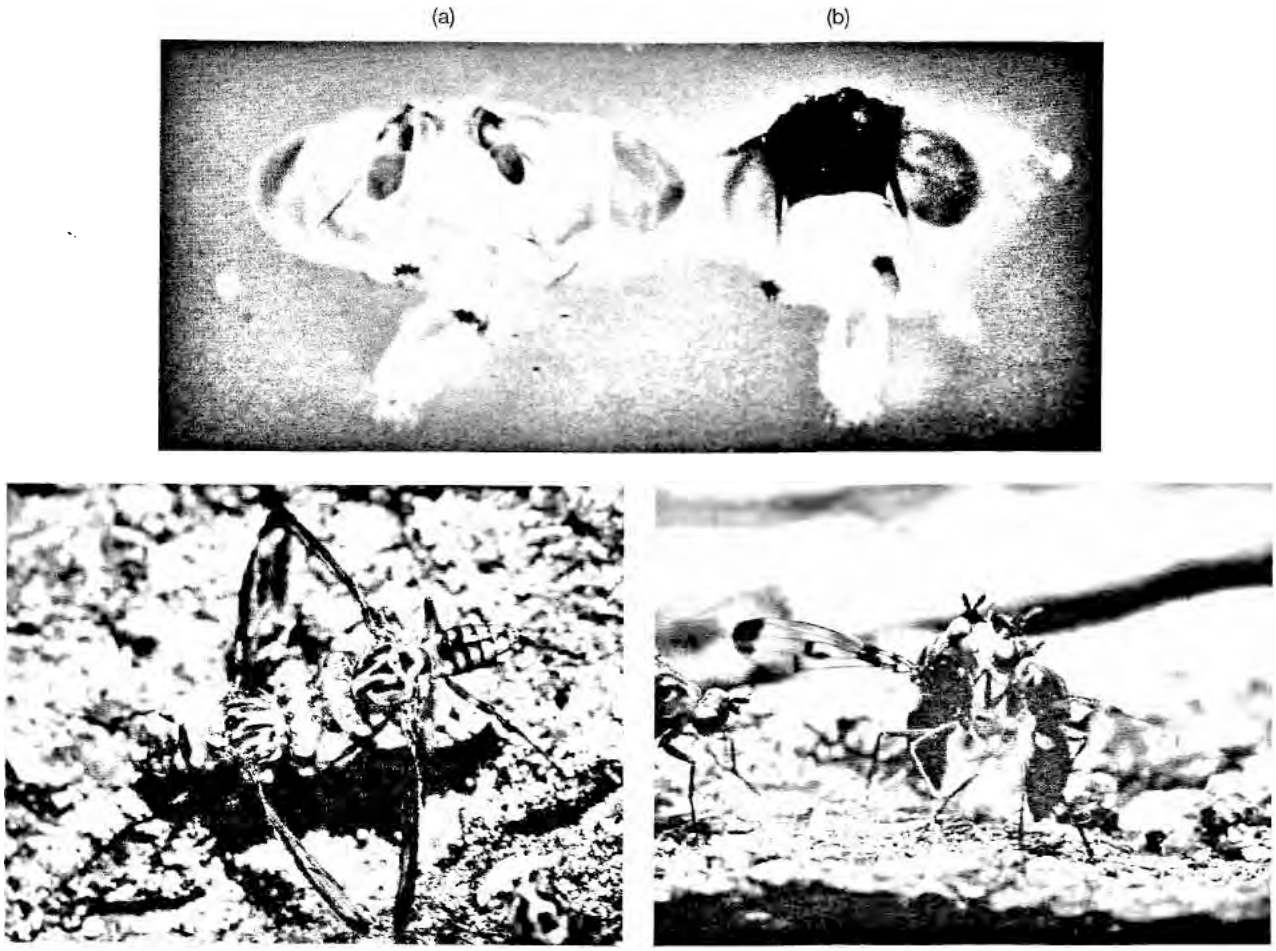
Tür	Farklılaşma tipleri	Literatür
Göl alası	Normal ve cüce birey populasyonları	Lu, G. and L. Bernatchez. 1999. *Evolution* 53: 1491–1505.
Üç dikenli dikence balığı (tatlı su balığı)	Bentik (dipte yaşayan) ve limnetik (açık suda yaşayan) populasyonlar	Hatfield, T. and D. Schluter. 1999. *Evolution* 53: 866–873.
Kırmızı salmon	Deniz ve göl populasyonları	Wood, C. C., and C. J. Foote. 1996. *Evolution* 50: 1265–1279.
Bezelye afitleri	Farklı konak bitkiler	Via, S. 1999. *Evolution* 53: 1446-1457.
Sürü tırtılları	Farklı konak bitkiler	Pashley, D. P. 1988. *Evolution* 42: 93–102.
Sabunağacı böcekleri	Farklı konak bitkiler	Carroll, S., H. Dingle, and S. P. Klassen. 1997. *Evolution* 51: 1182–1188.
Papatyagillerde gal yapıcıları	Farklı konak bitkiler	Brown, J. M., W. G. Abrahamson, and P. A. Way. 1996. *Evolution* 50: 777–786.
Yaban mersini ve elma kurdu sinekleri	Farklı konak bitkiler	Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G.L. Bush. 1989. *Entomological Experiments and Applications* 51: 113–123.
Heliconius kelebekleri	Farklı habitatlar ve farklı uyarı desenleri	McMillan, W. O., C. D. Jiggins, and J. Mallet. 1997. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 8628–8633.

tedir. Bu sineklerin pek çoğu "lek" adı verilen kümeler içinde kur yapar ve çiftleşirler. Bu çiftleşme sisteminde, erkekler küçük gösteri savunakları için kavga ederler ve eş seçmek için grubu ziyaret eden dişiler için dans eder veya vızıldarlar. Lek üreme sistemleri çoğunlukla, Hawaii sinekleri arasında büyük farklılıklar gösteren erkeklerin gösterişli karakterleriyle ilişkilidir. Bu durum eşeysel seçilimin türleşmede önemli olduğuna işaret eder mi?

Henüz kesin olmamakla birlikte, bu hipotezin lehine veriler hayal kırıcıdır. Örneğin, *Drosophila heteroneura* türünün erkekleri geniş ve çekiç-şekilli bir baş yapısına sahiptirler (Şekil 12.12a). Erkekler küme içerisinde çiftleşme alanına sahip olmak için kavga ederken başları ile vuruştukları için, bu değişik baş şekillerinin eşeysel seçilimin bir sonucu olmuş olacağı söylenebilir (Kaneshiro ve Boake 1987). Buna karşılık, *D. heteroneura*'nın yakın akrabası olan *D. silvestris* türünün dişi ve erkeklerindeki baş yapısı büyüklük ve şekil bakımından *D. heteroneura* dişilerinin baş yapısına benzemektedir (Şekil 12.12b). *D. silvestris*'in erkekleri baş ile vuruşmak yerine kümede şahlanarak ve birbirleriyle güreşerek savaşırlar. Her iki *Drosophila* türü de Hawaii adalarına endemiktir.

Bu veriler aşağıdaki senaryo ile uyumludur:

1. *D. silvestris* ve *D. heteroneura* türlerinin atalarında erkekler normal baş şekline sahiplerdi ve bunlar lek içerisinde kur yapar ve gösteri savunakları için şahlanma ve güreş yoluyla savaşırlardı. Dişiler bu kavgada en güçlü olan bireyleri seçti.
2. İzole bir alt populasyonda bir mutasyon meydana geldi ve erkeklerin yeni bir dövüşme davranışı kazanmalarını sağladı: başları ile vuruşma.
3. Mutant erkekler küme içerisindeki kavgada daha başarılıydılar ve tecrübe üreme başarısına sahip oldular. Çünkü, dişiler hala kavgaların çoğunu kazanan erkekler ile çiftleşmeyi tercih etmekteydiler.

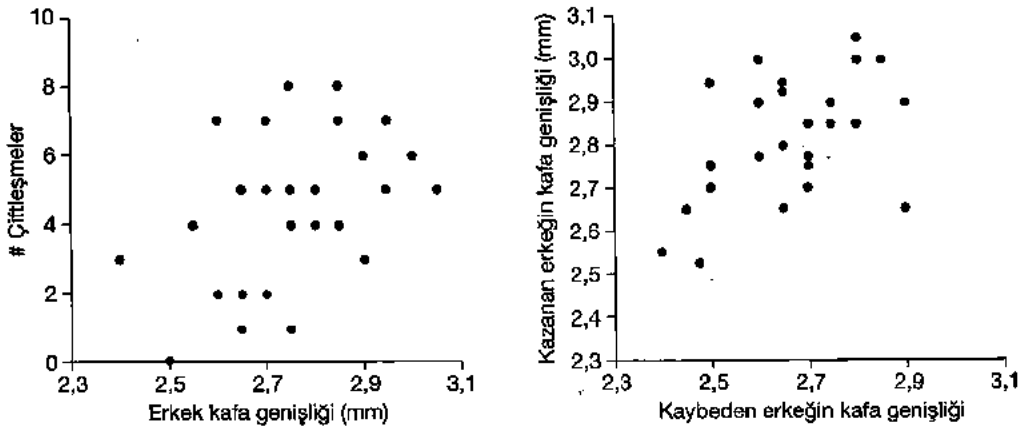


Şekil 12.12 **Hawaii *Drosophila* sineklerindeki farklı kavga stratejileri ve baş şekilleri** (a) *Drosophila heteroneura*'nın erkekleri geniş bir başa sahiptirler. Sol alttaki resimde görüldüğü gibi, küme içerisinde gösteri savunakları oluşturmak için başları ile vuruşurlar. (b) *Drosophila silvestris*'in erkeği normal baş yapısına sahiptir. Bu erkekler gösteri savunakları için şahlanır ve birbirleriyle güreşirler (Kenneth Y. Kaneshiro, University of Hawaii).

4. Bu mutasyon, populasyonda artarak sabitlendi ve diğer mutasyonlar zamanla karakterlerin daha gösterişli olmasını sağladı. Örneğin, gözlerin birbirlerine daha uzak konumlanmasını sağlayan mutasyonların, gözlerin başla vuruşma kavgası esnasında daha az hasar görmelerini sağlayacağı için korunmuş olması mümkündür.

Bu ardışık olayların sonucunda, eşeysel seçilim sayesinde populasyonlar arasında güçlü farklılıklar oluşmuş olabilir. Populasyonlar arasındaki farklılaşma, dişi seçimi ve erkekler arası kavgada uygulanan stratejilere ve silahlara bağlı olarak ortaya çıkmış olabilir.

Böylesine mantıklı bir olaylar dizisini formüle etmek, sınanabilir bir hipotez tasarlamak açısından faydalıdır. Ancak, böyle bir hipotez genetik modeller, deneyler ya da diğer delillerin yerine geçmez. Örneğin, Christine Boake ve arkadaşlarının (1997) yukarıda sözü edilen eşeysel seçilim senaryosunun iki öngörüsünü sınadıkları ve son zamanlarda yaptıkları çalışmalarına bakalım. Bu araştırmacılar *D. heteroneura*'nın dişilerinin gerçekten geniş-başlı erkekleri seçip seçmediklerini anlamak için laboratuvarda bir seri deney gerçekleştirdiler. Bu araştırmacılar aynı zamanda geniş-başlı erkeklerin kavgayı kazanma şanslarının fazla olduğu hipotezini sınamak için erkeklerarası kavga deneyleri de yaptılar. Şekil 12.13'de görüldüğü gibi, her iki model de bu araştırmacıların sonuçları tarafından güçlü bir şekilde desteklenmiştir. Bu sonuçlar, eşeysel seçilimin bu populasyonlarda farklılaşmanın önemli bir nedeni olduğu konusundaki güvenimizi arttırmaktadır.



Şekil 12.13 ***Drosophila heteroneura*'da kafa genişliği üzerine eşeysel seçilim için kanıtlar** Sağ taraftaki grafik baş genişliğinin bir fonksiyonu olarak, bir dizi farklı dişi ile çiftleşmede başarılı olan *Drosophila heteroneura* erkek sayısını göstermektedir. Grafiğin tam-uyum eğrisi baş genişliği ile çiftleşme başarısı arasında pozitif bir ilişki olduğunu göstermektedir. Sağdaki grafikte gösteri kavgasını kazanan ve kaybeden erkeklerin baş genişlikleri karşılaştırılmaktadır. Ortadaki çizgi grafiği ikiye bölmekte olup üst sol bölümdeki noktalar geniş-başlı erkeklerin, alt sağ bölümdeki noktalar ise daha dar-başlı erkeklerin kazandığını göstermektedir. Boake vd. (1997)'den. Copyright ©1997, National Academy of Sciences, USA.

12.4 İkincil Temas

Türleşmeyi, populasyonların izolasyonu ile başlayan ve seçilim, mutasyon ve sürüklenmenin farklılaşma oluşturmasıyla devam eden üç basamaklı bir süreç olarak tanımladık. Eğer yakın zamanda izole olmuş populasyonlar tekrar temasa geçer ve aralarında çiftleşme şansı bulurlarsa bir üçüncü basamak meydana gelebilir. Yakın zamanda ayrılmış populasyonlar arasında hibritleşme, özellikle bitkilerde yaygındır. Örneğin, yakın geçmişte İngiliz Adalarına taşınmış 700'ün üzerindeki bitki, adada bulunan yerli bitkilerle en azından bazen hibritleşmiş, yerli ve yabancı bitkiler arasındaki bu çiftleşmelerin yarısında verimli döller meydana gelmiştir (Abbott 1992). Dünyadaki kuş türlerinin % 10 düzenli olarak hibritleşmekte ve verimli döller verebilmektedirler (Grant ve Grant 1992).

Hibritleşme, yakın zamanda ayrılmış populasyonlar tekrar bir araya gelirse gerçekleşir.

En azından bazı durumlarda, bu hibrit nesillerin kaderi türleşme olgusunun sonucunu belirleyebilmektedir. Hibritler her bir atasal populasyon ile çiftleşmede başarılı olacak ve sonunda atasal populasyonlarla aralarındaki farklılık sona mı erecek? Ya da, hibritler yeni karakteristiklere sahip olacak ve kendileri ayrı bir populasyonunu mu oluştururlar? Hibrit döller ebeveyn populasyonlara nazaran daha düşük bir uyum gücüne sahip olurlarsa ne olur?

Soya Yönelme (Reinforcement)

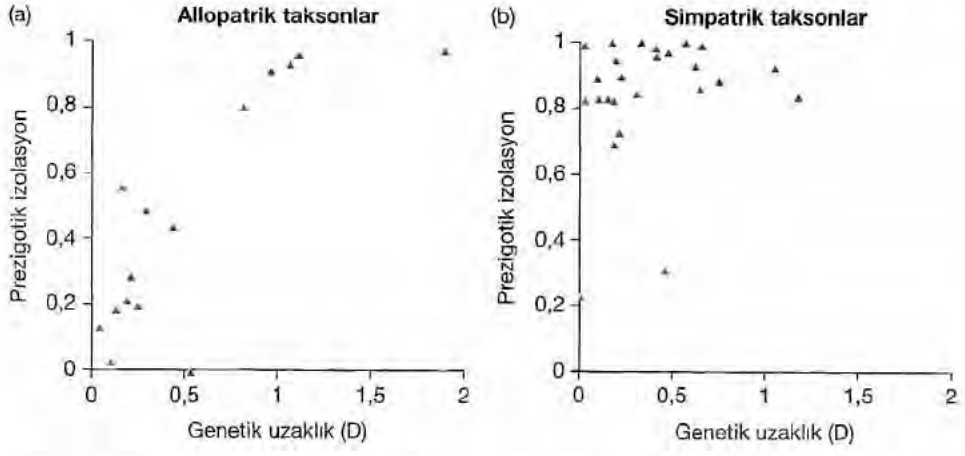
Ünlü genetikçi Theodosius Dobzhansky (1937) türleşmenin üçüncü basamağı hakkında önemli bir hipotez formüle etmiştir. Dobzhansky, eğer populasyonlar allopatri sonucu yeterli derecede farklılaşmışlarsa, bunların hibrit döllerinin uyum güçlerinin atasal populasyondaki bireylere oranla oldukça azalması gerektiği sonucunu çıkarmıştır. Çünkü böyle bir durumda, hibrit döl üretimi ebeveynlerin uyum güçlerini azaltacağından, tercihli çiftleşme (assortative mating) lehinde güçlü bir seçilim baskısı olmalıdır. Yani, seçilim aynı populasyondan bireylerle çiftleşmeyi tercih eden bireyler lehine çalışmalıdır. Hibritlerin frekansını azaltıcı yönde çalışan böylesine bir seçilim **soya yönelme** olarak adlandırılmaktadır. Eğer soya yönelme meydana gelirse, bu tam bir üreme izolasyonu yaratarak türleşmenin tamamlanmasını sağlar.

Soya yönelme hipotezi, bir araya gelen ve hibritleşen yakın akraba türler arasında çiftleşme öncesi bazı izolasyon mekanizmaların evrimleşeceğini öngörür. Seçilim eş seçimi, genetik uyumluluk veya yaşam tarzına (örneğin üreme zamanı) ilişkin bazı hususları değiştiren mutasyonlar lehine işleyecektir. Böylesi karakterlerdeki değişiklikler döllenmeyi önler ve bu iki türde **prezigotik izolasyon** oluşumu ile sonlanır. Ancak, eğer hibrit döller kısır veya verimsiz ise, soya yönelme olmadan da populasyonlar genetik olarak izole kalabilirler. Bu olasılık **postzigotik izolasyon** olarak bilinir.

Soya yönelme populasyonları prezigotik izolasyona ve tercihli çiftleşmeye götüren bir seçilim tipidir.

Prezigotik izolasyon ve soya yönelme hipotezi konusundaki en iyi veriler Jerry Coyne ve Allen Orr (1997) tarafından toplanmış ve analiz edilmiştir. Coyne ve Orr, *Drosophila* cinsine dahil kardeş-tür çiftlerinin geniş bir serisinden edinilen veriler üzerinde çalışmıştır. Bu tür çiftlerin bazıları allopatrik bazıları ise simpatrik olarak yaşamaktadır. Coyne ve Orr'un veri seti, pre- ve postzigotik izolasyon derecesi hesaplamaları ile birlikte, allozim frekansındaki farklılıklardan hesaplanan genetik uzaklık tahminlerini içeriyordu. Bu araştırıcılar, genetik uzaklığa karşı prezigotik izolasyon derecesini grafiklediklerinde, bu verilerin en azından kabaca farklılaşma süresiyle bağıntı gösterdiğini farz etmekteydiler, fakat çok çarpıcı bir sonuç buldular: Prezigotik izolasyon simpatrik populasyonlarda allopatrik populasyonlarda olduğundan çok daha hızlı bir şekilde evrimleşmektedir (Şekil 12.14). Bu sonuç soya yönelme hipotezinin önermesiyle tam bir uyum göstermektedir.

Drosophila ile yapılan bu laboratuvar deneyleri, soya yönelme hipotezi lehine elimizdeki en iyi kanıtlardan bazılarıdır. Aksine, hibritleşen populasyonlarda soya yönelme hipotezine kanıt aradığımız alan çalışmaları karışık sonuçlar vermiştir. Soya yönelmenin etkinliğini açıklayan genetik modeller de genelde inandırıcı değildir (bkz. Butlin 1987). Dobzhansky, soya yönelmenin türleşme için evrensel bir süreç olduğunu söylese de, bu görüş muhtemelen abartılıdır. Coyne ve Orr'un son zamanlarda yaptığı bir seri çalışma sonunda yeni bir görüş birliği ortaya çıkmaktadır:



Şekil 12.14 ***Drosophila* tür çiftlerinin simpatrik ve allopatrik taksonlarında meydana gelen prezigotik izolasyon** Bu grafikler (Coyne and Orr 1997) *Drosophila* cinsine ait çeşitli kardeş-tür çiftlerinde genetik uzaklığa karşılık prezigotik izolasyon derecesinin grafiklenmesini göstermektedir. Prezigotik izolasyon verileri laboratuvarda eş-seçimi testlerinden elde edilmektedir. Buradaki 0 değeri farklı populasyonlar arasında serbestçe üreme olduğunu (%0 prezigotik izolasyon) 1 değeri ise arada üreme olmadığını (%100 prezigotik izolasyon) göstermektedir. Genetik uzaklık, allozim çalışmaları sonucunda ortaya çıkan alel frekansındaki farklılıklardan elde edilmiştir. Aynı derecede genetik farklılaşmaya sahip ikiz türler eğer simpatrik olarak yaşıyorlarsa çok daha fazla prezigotik izolasyon göstermektedirler.

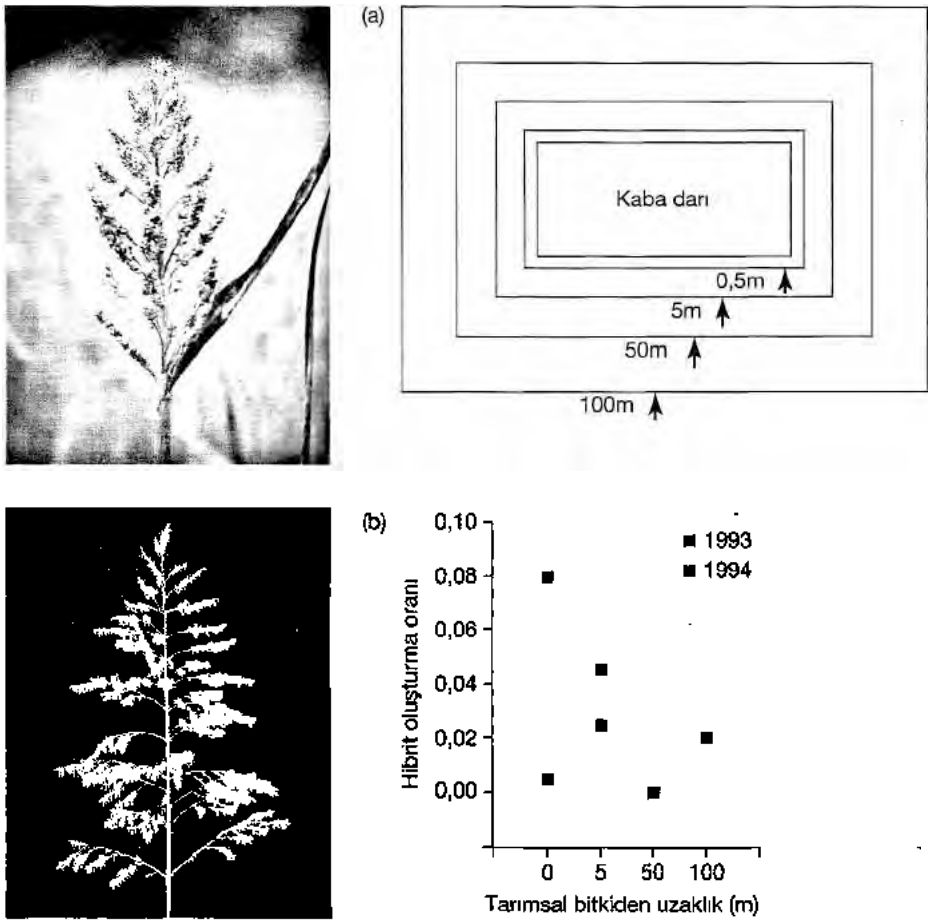
Soya yönelme açığa çıkabilir ve çıkmaktadır, fakat bu türleşmenin tamamlanması için ille de gerekli değildir (Butlin 1995; Noor 1995).

Hibrit oluşumu

Eğer hibrit döllerin uyum gücü azalmışsa, soya yönelme meydana gelmektedir. Ancak, hibrit döller hayatta kalır ve başarılı bir şekilde ürerlerse ne olur? Hibritlerin kaderi türleşme ve pratik uygulamalar açısından önemli sonuçlara sahiptir. Örneğin, pek çok tarımsal bitkiye yakın akraba yabani otlar bulunduğu için evrim çalışan biyologlar genetik mühendisliğiyle oluşturulmuş tarımsal bitkilerin yabana bırakılması konusunda endişelerini dile getirmişlerdir. Eğer herbisitlere dirençlilik sağlayan bir gen hibridizasyon ile yakın akraba olan yabani bir populasyona aktarılıyorsa, bir tarım bitkisine herbisitlere dirençlilik sağlayan bu geni entegre etmenin ne faydası vardır?

Biyologlar, genetik olarak değiştirilmiş tarımsal bitkiler ve yakın akraba yabani otlar arasındaki gen akışı konusunda endişelidirler.

Paul Arriola ve Norman Ellstrand (1996) Kaba darı (*Sorghum bicolor*) ve Halep darısı (*S. halepense*) türlerini kullanarak yaptıkları çalışmada bu senaryonun meydana gelebileceğini ortaya koymuşlardır. Kaba darı dünyadaki en önemli tarım ürünlerinden birisi, Halep darısı ise önemli bir yabani ottur. Arriola ve Ellstrand belirli bir alana belirgin bir allozim belirteci (marker) taşıyan kaba darı bitkisinin tohumlarını ektiler ve bu bitkilerin yakınlarındaki değişik mesafelere Halep darısının fidelerini diktiler (Şekil 12.15a). Arriola ve Ellstrand, Halep darısı bitkileri tohum tuttuktan sonra tohumları toplayıp onların döllerini yetiştirdiler. Bu bitkilerin ilk nesillerinden (F_1) elde edilen proteinlerin jel elektroforezleri allozim belirteçlerinin kaba darı bitkisi polenleri tarafından Halep darısı bitkilerine taşındığını göstermiştir. Tarımsal bitkiden yabani ota doğru önemli bir gen akışı olmuştur (Şekil 12.15b).



Şekil 12.15 **Hibrit oluşumu yoluyla tarımsal bitkilerden yabani otlara gen akışı** Fotoğraflar kaba darı (üst resim) ve Halep darısı (alt resim) çiçeklerini göstermektedir. (a) Bu grafik Arriola ve Ellstrand (1996) tarafından nasıl bir şekilde ekim yapıldığını göstermektedir. Halep darısının fideleri şekilde gösterilen dikdörtgen hatlara dikilmiştir. (Bu şekillerin gerçek ölçekleri verilmemiştir.) (b) Bu grafik, Halep darısı bitkilerinde hibrit oluşum oranı ile Halep darısı fidelerinin tarımsal bitkilerden uzaklığı arasındaki ilişkiyi göstermektedir. [Fotoğraflar: (üst resim) Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc.; (alt resim) Nigel Cattlin/Holt Studios International/Photo Researchers, Inc.]

Hibritleşme Yoluyla Yeni Türlerin Meydana Gelmesi

Kaba darı ve Halep darısı hibritleri konusundaki çalışma bir genel noktayı ortaya çıkartmıştır: Hibrit döllerinin, ille de ana populasyondaki bireylerden daha düşük bir uyum gücü olması gerekmez. Eğer kaba darı herbisitlere dirençli gen ile değişime uğratıldıysa ve bu bireyler ile Halep darısı hibrit oluşturabildiyse, bu hibrit döllerinden bazılarının her iki populasyona ait faydalı karakterlerinin bir kombinasyonunu içermesi mantıklıdır. Hibritler, kültür bitkilerden herbisitlere dirençlilik genini alabilirken, yabani atalarından ise hızlı üremeyi sağlayan bir grup aleli almış olabilir. Bu durum "süper-yabaniotlar" konusundaki endişenin temelidir ve bu olmayacak bir şey değildir. Hem klasik hem de yeni çalışmalar türlerarası hibritleşmenin bitkilerde evrimsel yeniliklerin en önemli kaynağı olduğunu doğrulamıştır (Stebbins 1950; Grant 1981; Abbott 1992; Rieseberg 1997). Yeni işgal edilmiş ortamlarda veya bazı yeni habitatlarda, hibrit döller her iki ana populasyondaki bireylerden daha yüksek bir uyum gücüne sahip olabilirler. Acaba bu hibrit populasyonlar yeni çevreyi işgal edip, yeni tür oluşturabilirler mi?

Loren Rieseberg ve arkadaşları (1996) tarafından yakın zamanda yapılan bir bitki hibritleştirme deneyi türleşmeyle sonuçlanan doğal bir hibridizasyonun sanki bir tekrarı gibiydi. Bu araştırmacılar, Amerika'nın güneybatısında yetişen tekyıllık üç yerli ayçiçeği bitkisiyle çalıştılar: *Helianthus annuus*, *H. petiolaris*, ve *H. anomalous*. Kromozom ve morfoloji temel alınarak yapılan çalışmalara dayanarak, *H. anomalous* türünün *H. annuus* ve *H. petiolaris* türlerinin hibritleşmesi sonucunda ortaya çıktığı uzun zamandan beri düşünülmekteydi.

Bu hipotezi ciddi bir şekilde sınamak için, Rieseberg ve arkadaşları üç F_1 hibrit hattı oluşturmak için *H. annuus* ve *H. petiolaris* türlerini birbiriyle çaprazladılar. Daha sonra bu araştırıcılar ya her bir F_1 stoğunu *H. annuus* ile geri çaprazladılar ya da bu F_1 stoklarını birbirleri ile çaprazladılar. Sonuç olarak, her bir deneysel hat farklı bir işleme ve geri çaprazlama ve kardeş-çiftleşmesine tabi tutuldu. Bu deney *H. annuus* ve *H. petiolaris* türlerinin doğada hibritleştiklerinde meydana getirmiş olabilecekleri olası çiftleşmelerin bir tekrarıydı.

Deneyin sonunda, Rieseberg ve arkadaşları farklı üç hibrit populasyonu genetik olarak incelediler. Araştırıcıların amaçları bu hibritlerin birbirlerine ve *H. anomalous* bireylerine ne kadar benzediğini belirlemekti. Bu karşılaştırmayı mümkün kılmak için, araştırmacılar iki atasal türde, rastgele çoğaltılmış polimorfik DNA (RAPD) belirteçleri olarak bilinen türe özgü uzun DNA dizilerini çıkardılar. Bu belirteçler araştırmacılara bu iki atasal türün alellerinin hangilerinin üç deneysel hibrit populasyonda bulunduğunu belirleyebilme ve bunları *H. anomalous* populasyonundaki aleller ile karşılaştırabilme olanağı sağladı. Sonuçlar çok çarpıcıydı: Birbirinden bağımsız olarak türetilen üç deneysel hibrit grubu ile doğal hibrit çok fazla miktarda belirtece sahiptiler. Deneysel ve doğal hibritler neredeyse tamamen aynı idiler.

Araştırmacılar, doğada hibritleşme sonucu meydana gelmiş bir türleşme olayını deneysel olarak tekrar etmeyi başardılar.

Bu sonucu açıklamak için, Rieseberg ve arkadaşları, *H. annuus* ve *H. petiolaris* türlerindeki sadece bazı alellerin kombinasyon halinde çalıştığını ve diğer hibrit çeşitlerinin yaşayamaz veya düşük yaşama kapasitesinde olduklarını ileri sürdüler. Hibritlerin genetik kompozisyonu hızlı bir biçimde oldukça benzer ve avantajlı bir kombinasyon haline gelmişti. Daha ilginç olanı, deneysel hibritlerdeki alel kombinasyonu binlerce yıl önce doğal hibritleşme ile oluşanlardaki alel kombinasyonu ile neredeyse aynı idi. Bu durum türleşmenin üçüncü basamağına farklı bir boyut getirmektedir: Yakın zamanlarda ayrılmış populasyonlar arasında meydana gelen ikincil bir temas ve gen akışı üçüncü ve yeni bir türün ortaya çıkmasıyla sonlanabilmektedir.

Hibrit Zonlar

Bir **hibrit zonu** farklılaşmış populasyonlar arasında çiftleşmelerin olduğu ve hibrit döllerin yoğun olarak bulunduğu bir bölge olarak tanımlanabilir. Hibrit zonlar belirgin olarak iki durumda ortaya çıkmaktadır (Hewitt 1988): (1) allopatrik olarak izole olmuş türler arasında tekrardan temas olur ve bireyler bir araya gelip çiftleşirlerse ve (2) parapatrik türleşme sırasında, yani farklılaşmakta olan populasyonlar arasında hibrit zonlar oluşabilir (bkz. Kutu 12.2).

Hibrit döllerin saf döllere göre uyum güçlerinin daha düşük ya da daha yüksek olabileceğini ve farklı sonuçlara yol açabileceğine (ebeveyn populasyonlarda soya yönelme veya yeni bir türün oluşumu gibi) az önce değindik. Hibrit zonlar ile yapılan çalışmalar üçüncü bir durumun olasılı olduğunu doğrulamaktadır. Çoğunlukla hibritler ve saf döller arasında uyum gücü açısından belirgin farklar bulunamamaktadır. Aşağıdaki üç olasılık hibrit zonların büyüklük, biçim ve yaşam süresini belirlemektedir (Endler 1977; Barton ve Hewitt 1985; bkz. Tablo 12.2):

- Eğer hibrit ve atasal formlar eşit derecede zinde ise, hibrit zon geniştir. Hibrit özellikleri taşıyan bireyler hibrit zonun merkezinde yüksek frekansta bulunurlar ve merkezden uzaklaştıkça bunların frekansı düzenli bir şekilde azalır. Bu tip bir hibrit zonda, gen frekansındaki değişim dinamiği büyük oranda genetik sürüklenme ile belirlenmektedir. Hibrit zonun genişliği iki faktörün bir fonksiyonudur: her populasyondaki bireylerin her nesilde ne kadar uzağa dağıldıkları ve hibrit zonun ne kadar zamandan beri var olduğu. Her nesilde bireyler ne kadar uzağa dağılır ve atasal populasyonlar ne kadar fazla süreden beri temas halindeyse hibrit zon da bir o kadar geniş olur.
- Eğer hibrit döllerin zindeliği atasal populasyonlardaki bireylerden daha düşük ise, hibrit zonun kaderi hibritler üzerinde işleyen seçilimin ne kadar güçlü olduğuna bağlıdır. Eğer seçilim güçlü ve soya yönelme varsa, o zaman hibrit zon dardır ve kısa bir süre varlığını devam ettirir. Eğer seçilim zayıfsa, hibrit zonu daha geniştir ve daha uzun süre varlığını devam ettirir. Bu şekildeki hibrit zonlar seçilim-göç dengesi için örnektir, bu daha önce incelediğimiz Erie Gölü su yılanlardakine analog bir durumdur.
- Eğer hibrit döllerin zindeliği saf döl bireylerinkinden daha fazla ise, hibrit zonun kaderi avantaj sağladıkları çevre şartlarının sürekliliğine bağlıdır. Eğer hibritler ana populasyonun dağılım alanının dışındaki çevrede daha fazla yaşama şansına sahip olurlarsa o zaman yeni bir tür meydana gelebilir (daha önce incelediğimiz gibi). Eğer hibritler ana populasyonların yayılış alanlarının kenarlarında daha avantajlı olurlarsa o zaman kararlı bir hibrit zon oluşabilir. Örneğin pek çok hibrit zon belirgin olarak farklı bitki ve hayvan kommünitelerinin bir araya geldiği ekoton adı verilen bölgelerde bulunmaktadır. Bu durumda, iki yakın akraba tür ya da populasyon (çoğunlukla alttür veya varyete olarak adlandırılır) ekotonun

Tablo 12.2 İkincil temas ve hibritleştirme sonuçları

Populasyonlar allopatrik olarak farklılaştıktan sonra hibrit oluştururlarsa, pek çok değişik sonuç ortaya çıkabilir. Oluşan hibrit zonun tipi ve nihai sonuç hibrit bireylerin göreli uyum güçlerine bağlıdır.

Hibritleri uyum gücü	Hibrit zonu	Nihai sonuç
Atasal formlardan daha düşük	Nispeten daha dar ve kısa ömürlü	Soya yönelme (ana populasyonlar arasındaki farklılaşma artar)
Atasal formlara eşit	Nispeten daha geniş ve uzun ömürlü	Ana populasyonlar birleşir (ana populasyonlar arasındaki farklılaşma azlır)
Atasal formalrdan daha yüksek	Yeni habitat ya da ekotondaki uyum gücü avantajının açığa çıkarmasına bağlıdır	Kararlı hibrit zon ya da yeni tür oluşur.

her iki tarafında bulunur ve aralarında hibrit zon mevcuttur. Bu dağılımı açıklamak için, araştırmacılar ara karakterlere sahip hibrit bireylerin bu geçiş habitatlarında uyum gücü avantajına sahip olduklarını ileri sürmektedir.

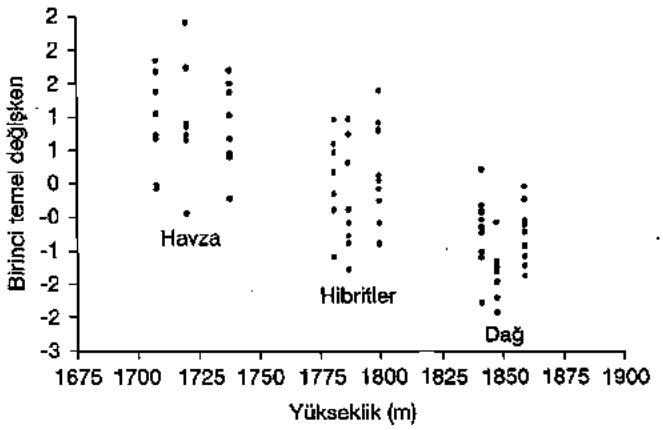
Biyologların bu olasılıkları nasıl ayırt edebildiklerini gösterebilmek için, Batı Amerika'da belki de en yaygın ve ekonomik olarak önemli bir bitki olan büyük pelin otu türü (*Artemesia tridentata*) ile yakın zamanda yapılan çalışmaları inceleyeceğiz. Bu türe ait dört alttür tanımlanmıştır ve bunlardan ikisi Utah (ABD) eyaletindeki Wasatch Dağlar'ında hibrit oluşturmaktadır (Freeman vd 1995). Havza pelin otu (*A. t. tridentata*) düşük rakımlı nehir yataklarında bulunurken, dağ pelin otu (*A. t. vaseyana*) daha yüksek alanlardaki habitatlarda yetişir. Bu iki alttür orta yüksekliklerdeki bir yerlerde temas ederek hibrit oluştururlar.

Hibrit zonunu araştırabilmek için yapılacak ilk iş hibritlerin morfolojilerini ve dağılımlarını belirleyerek atasal populasyonlardaki bireylerle karşılaştırmaktır. Daha önce yapılan bir çalışma, bu iki alttür arasında meydana gelen hibrit zonun dar olduğunu ve genişliğinin bir futbol sahası uzunluğundan fazla olmadığını göstermiştir. Carl Freeman ve meslektaşları (1991) hibritlerin morfolojik olarak iki alttür arası (havza ve dağ) özellikler gösterdiğini bulmuşlardır (Şekil 12.16). Eski kayıtlar bu hibrit zonların büyüklük ve yayılışının 2-3 nesil boyunca değişmeden kaldığını göstermiştir.

Bu hibrit bireylerin saf populasyon bireylerine göre göreli uyum güçlerini belirlemek için, John Graham ve arkadaşları (1995) farklı yüksekliklerden toplanan bireylerin uyum güçlerinde etkili olan çeşitli bileşenleri karşılaştırdılar. Bu uyum gücü bileşenleri çiçek ve tohum verimi, tohum çimlenmesi ve geyik ve çekirgelerin filizleri tüketme derecesi gibi bileşenleri kapsıyordu. Tablo 12.3 bu sonuçların bir kısmını göstermektedir. Genel olarak hibritler, dağ formlarınınkine eşit veya daha yüksek bir çiçek ve tohum verimine sahiptir. Hibritlerin otçullara direnci ise dağ formlarıyla aynıdır. Dolayısıyla, hibritler en azından atasal populasyon döllerinden daha az bir uyum gücüne sahip değillerdi.

Ara ya da geçiş habitatlarında, hibrit populasyonlar herhangi bir ebeveyn populasyondan daha yüksek uyum şansına sahip olabilmektedir.

Bu durumda iki olasılık söz konusudur: Hibrit zon seçilim-mutasyon dengesi ile ya da ekotonda hibritler lehine olan seçilimin etkisi ile korunmaktadır. Bu iki alternatifi sınamak amacıyla araştırma grubu düşük, orta ve yüksek rakımlardaki habitatlara ekilen havza, hibrit ve dağ formu bireylerinde büyüme oranları ve diğer uyum gücü bileşenlerini araştırdılar (Wang vd. 1997). Çapraz ekim deneyleri her bir formun en iyi performansı kendi ortamında gösterdiğini ortaya koymuştur. Sonuçlar, hibrit zonun kalıcı olmasının hibrit bireylerin geçiş habitatlarında daha yüksek bir uyum gücüne sahip olması nedeniyle olduğunu göstermiştir.



Şekil 12.16 Hibrit pelin otu bireyleri, ebeveyn alttürler arası özellikler göstermektedir Bu grafikte, pelin otlarının toplandığı yüksekliğe karşı temel öğe değeri adı verilen bir nicelik gösterilmektedir. Temel Öğeler Analizi (TMÖ) birbiriyle korelasyon gösteren pek çok değişkeni bir veya iki sayısal değere indirgeyerek, araştırma sırasında bireyler arasında belirlenen varyasyonları özetleyen istatistiksel bir yöntemdir. Bu çalışmada Carl Freeman ve arkadaşları (1991) pelin otlarının boy, gövde çevresi (circumference), hipokotil (kökboğazı) çapı ve dal uzunluğu gibi pek çok morfolojik karakteri ölçtüler. Temel Öğeler Analizi bu pek çok değişkeni birleştirerek tek bir değişkene indirgemiştir. TMÖ değer olarak şekil ve büyüklüğü özetlemektedir. Grafikteki her bir nokta bir bireyi temsil etmektedir.

Tablo 12.3 Pelin otu hibritlerinin uyum güçleri

Bu tablodaki satırlar havzadan dağ populasyonlarına doğru listelenen düşük seviyeden yüksek seviyeye doğru örneklenmiş büyük pelin otu bitkilerini temsil etmektedir. *N* örnek büyüklüğünü ve parantez içerisindeki sayılar standart sapmaları, yani ortalama değer civarında ölçülen varyasyonu, göstermektedir. Kapitilumlu dal (inflorescences) sayısı bakımından, bu populasyonlar arasındaki farklılıklar istatistiksel olarak önemsizdir. Ancak hibritler, her bir kapitilumlu dal uzunluğunda (çiçek yoğunluğunun bir ölçüsü) önemli derecede daha fazla çiçeğe sahiptirler ($P < 0,05$).

Populasyon	*N*	Kapitilumlu dal sayısı		Kapitilum sayısı	
Havza	25	19,92	(6,16)	175,1	(124,9)
Havza yakını	25	17,72	(6,59)	174,4	(92,5)
Hibrit	27	20,11	(6,75)	372,7	(375,9)
Dağ eteği	25	17,04	(6,50)	153,7	(75,2)
Dağ	25	16,80	(6,34)	102,0	(59,4)

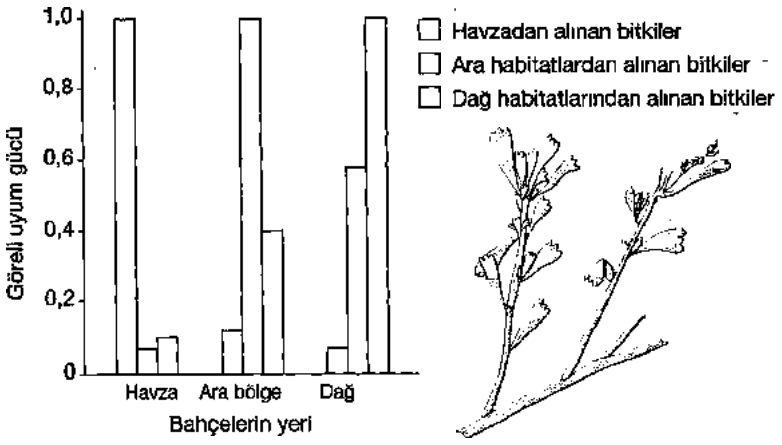
Kaynak: Graham vd. (1995)'deki Tablo 2'den uyarılmıştır.

İzolasyon, farklılaşma ve ikincil temas konularını gördükten sonra, şimdi bu olaylardan sorumlu genetik mekanizmaları inceleyebiliriz. Türleşmenin genetik temelini anlamak, Seksiyon 12.5'deki hedefimizdir.

12.5 Farklılaşma ve İzolasyonun Genetiği

Populasyonların izole olması ve yeni bir tür oluşturması için gereken genetik farklılaşmanın derecesi nedir? Geleneksel bir görüşe göre genetik bir devrim denilebilecek şekilde genomun radikal bir şekilde yeniden organize olması gerekmektedir (Mayr 1963). Bu hipotez biyolojik tür kavramının katı bir şekilde yorumlanmasından ilham almıştır. Buradaki mantık şöyledir: Biyolojik tür kavramına (BTK) göre türler, sadece ve sadece hibritler yaşayamaz ya da uyum güçlerinde dramatik bir düşüş olurlarsa üreme bakımından izole olurlar. Bu durumun oluşabilmesi için kardeş türlerin genetik olarak uyumsuz olmaları gerekmektedir. Bu iki kardeş türün alellerinin bir araya gelmesiyle bozuk fonksiyonlu gelişme, morfoloji ve davranış ortaya çıkacaktır.

Genetik modeller, genomda böylesine büyük çaptaki değişimlerin gerçekleşme olasılığının çok az olması yanında farklılaşma ve türleşme için şart olmadığını da göstermiştir (Lande 1980; Barton ve Charlesworth 1984). Böylesi teorik sonuçlar Seksiyon 12.3'de incelediğimiz çalışmalar ile doğrulanmıştır. Söz konusu çalışmalar



Şekil 12.17 Büyük pelin otu taksonlarının oransal uyum güçleri Bu grafiğin dikey ekseni, uyum gücünün toplam bir ölçüsü olarak hayatta kalma, çiçeklenme, tohum verimi gibi verileri göstermektedir. Dikey eksendeki veriler her üç deneme bahçesinde yetiştirilen gruplardan en yüksek uyum gücüne sahip olana 1,0 değeri verilerek oluşturulmuş ve diğer grupların uyum gücü 1 değeri verilen gruba oranlanarak gösterilmiştir. Yatay eksendeki veriler bitkilerin yetiştirildiği yerleri göstermektedir. Wang vd. (1997)'den. Copyright ©1997 Evolution. Evolution dergisinin izniyle basılmıştır.

ayçiçekleri ve pelin otu populasyonları arasında belirgin bir farklılaşma olmasına rağmen halen verimli hibritler oluşabileceğini göstermektedir. Sonuç olarak, türleşme genetiğindeki günümüz çalışmalarını motive eden sorular yakın akraba türlerin ayrılmasını sağlayan genlerin doğası, konumu ve sayısı üzerinde odaklanmaktadır.

Klasik Genetik Çalışmalarından Ortaya Çıkan Sonuçlar

Kardeş türler arasında çaprazlamalar yapıldığında, F_1 neslinde eşeylerden birisinin olmaması ya da kısır olması ender bir durum değildir. Bu durumlarda çiftleşme öncesi izolasyon meydana gelmemiş olmasına karşı, postzigotik izolasyon belirgindir. Hayatta kalan hibrit döller kendi aralarında çiftleşebilme yeteneğine sahip değildirler. Bu postzigotik izolasyon, populasyonların üreme izolasyonu kazandığını ve türleşmenin tamamlandığını doğrular.

Postzigotik izolasyon, populasyonların aşırı derecede farklılaşmasından dolayı hibritler yaşayamadıkları veya kısır oldukları zaman meydana gelir.

Buradaki önemli bir görüş şudur; birbirlerinden fiziksel olarak izole olmuş populasyonların genetik yapısı birbirlerinden zamanla o kadar çok farklılaşır ki, hibrit döller normal olarak gelişemez ve sonuçta ya kısır olurlar ya da yaşayamazlar. Allen Orr ve Lynne Orr bu durumu: postzigotik uyuşmazlık sonucunda oluşan üreme izolasyonunun bilinen populasyon genetiği süreçleri sonucunda oluşan farklılaşmanın bir 'epifenomeni' olduğunu ifade etmişlerdir (Orr ve Orr 1996: 1748).

Postzigotik izolasyondan sorumlu genlerin belirlenmesi bize türleşmenin yukarıda anlattığımız bu yönü hakkında ilginç bilgiler sunabilir. Bu gen avında en iyi ip uçlarımızdan biri yakın zamanlarda farklılaşan taksonlar arasında yapılan çaprazlama deneylerindeki ilginç bir gözlemden gelmektedir: Eğer eşeylerden birisi kısır ya da yaşayabilir değilse, bu eşey hemen her zaman eşey kromozomları açısından heterozigottur (Coyne ve Orr 1989). Bu durum heterogametik eşey olarak bilinmektedir. Böcek ve memelilerde olduğu gibi, X ve Y eşey kromozomlarına sahip türlerde erkekler heterogametik eşeydir. Ancak, Z ve Y eşey kromozomlarına sahip türlerde (kuşlar ve kelebekler), dişiler heterogametik eşeydir. Eşey genetik olarak nasıl belirlenirse belirlensin heterogametik eşeydeki kısırlık ve yaşayamama ile ilgili yukarıda belirtilen durum yine geçerlidir (Tablo 12.4). Bu genelleme oldukça evrensel olduğu için, bu fenomen üzerine 1922'de ilk defa yayın yapan ünlü populasyon genetikçisi J.B.S. Haldane anısına "Haldane kuralı" olarak adlandırılmıştır.

Tablo 12.4 Haldane Kuralı

Bu tabloda, "Asimetrik hibritleşme" sütunu, çaprazlanan ve F_1 hibritlerinde dişi ve erkeklerin üretkenliği ve hayatta kalma bakımından asimetri gösterdikleri yakın akraba populasyonların sayısına işaret etmektedir. "Haldane kuralına uyanların sayısı" sütunu, bu çaprazlamalardan kaçında heterogametik eşeyde daha fazla üretkenlik ya da hayatta kalma yeteneği kaybı gösterdiğini rapor etmektedir.

Grup	Özellik	Asimetrik hibritleşme	Haldane kuralına uyanların sayısı
Memeliler	Üretkenlik	20	19
Kuşlar	Üretkenlik	43	40
	Yaşayabilme yeteneği	18	18
Drosophila	Üretkenli ve yaşayabilme yeteneği	145	141

Kaynak: Coyne ve Orr 1989.

Durum neden böyledir? Eşey kromozomlarından bir tanesine sahip olmanın farklılaşmış populasyonlar arasında hibritler meydana geldiği zaman kısırlığa ve hayatta kalamamaya neden olmasıyla ilgisi nedir? Son zamanlarda, H.J.Muller tarafından 1940'ların başlarında ortaya atılan bir hipotezin muhtemelen doğru olduğu genel bir kabul görmektedir (bkz. Orr 1997). Muller çalışmalarına heterogamik eşeyin erkek olduğu bir türde *A* adı verilen bir otozomal lokusu ve *B* adı verilen X-bağlantılı diğer bir lokusu inceleyerek başladı. Daha sonra, bir türün bireylerinde A_1 ve B_1 alellerinin sabitlendiğini ve kardeş bir türün bireylerinde ise A_2 ve B_2 alellerinin sabitlendiğini varsaydı. Bundan başka, Muller A_1 ve B_2 alellerinin etkileşerek kalmaya neden olduğunu varsaydı. Muller, eğer ilk türün dişileri ikinci türün erkekleri ile çiftleşirse, erkek hibrit döllerin genotipinin $A_1A_2B_1$ şeklinde olacağına işaret etti. Sonuç olarak, bu erkekler yaşayamaz. Bunun aksine dişi hibrit döllerin genotipi $A_1A_2B_1B_2$ şeklinde olduğundan bunlar yaşayabilir. Bu dişiler normal fenotipin oluşmasında, beraberce çalışan A_2 ve B_1 alellerine sahip oldukları için yaşayabilirler.

Drosophila'da postzigotik izolasyondan sorumlu genler X kromozomu üzerinde bulunmaktadır

Jerry Coyne ve Marty Kreitman (1986) yaptıkları bir çalışmada *Drosophila simulans* ve *D. seychellia* çaprazlamasıyla oluşan ve hibrit uyuşmazlığına sebep olan lokusları ortaya çıkartarak, Muller hipotezinin öngördüğü gibi X-kromozomu üzerinde en azından bir ya da muhtemelen iki lokusun postzigotik izolasyondan sorumlu olduğunu belirlediler. Meyve sineklerinin kardeş türlerinin çaprazlanmasıyla meydana gelen hibrit dölleri üzerinde yakın zamanda yapılan çalışmalar, hibrit erkeklerin sperm oluşumu ya da mitoz bölünmelerde bozukluklar olduğunu ortaya çıkartmıştır (Orr vd. 1997; Kulathinal ve Singh 1998). Postzigotik izolasyondan sorumlu olan lokuslar temel hücre fonksiyonları ile ilişkili gözükmektedir.

Nicel Özellik Lokuslarının Analizi

Nicel özellik lokuslarının (NÖL) haritalanması olarak adlandırılan yeni bir deneysel yaklaşım farklılaşmada rol oynayan genlerin belirlenmesi ve etkilerinin ölçülmesinde ek bir yol sunmaktadır. Bölüm 7'de görüldüğü gibi, yakın akraba türler arasında gözlediğimiz davranış ve morfolojideki farklılıkların çoğu nicel özelliklerdir. Vücut büyüklüğü, vücut şekli, sesler ve çiçek şekli gibi karakteristikler pek çok lokusun birlikte etkisinin bir sonucudur. NÖL haritalaması bu tip özellikler üzerine küçük ama önemli etkisi olan genlerin belirlenmesini sağlayan bir teknolojidir.

H.D. Bradshaw ve arkadaşları (1995) yakın zamanda *Mimulus cardinalis* ve *M. lewisii* adı verilen maymunçiçeklerinin iki kardeş türü arasındaki farklılıkları belirlemek üzere NÖL haritalaması yöntemini kullandılar (Şekil 12.18a). Bu iki tür laboratuvarda kolayca tozlaşıp verimli döller verebilmektedirler. Bu iki türün yayılış alanları da California'nın Sierra Nevada bölgesinde çakışmaktadır. Fakat, doğal ortamlarında hiçbir zaman hibrit gözlenememiştir. Bunun sebebi bu türlerin farklı tozlaştırıcıları cezbetmeleridir. *M. cardinalis* sinekkuşları tarafından *M. lewisii* ise arılar tarafından tozlaştırılmaktadır.

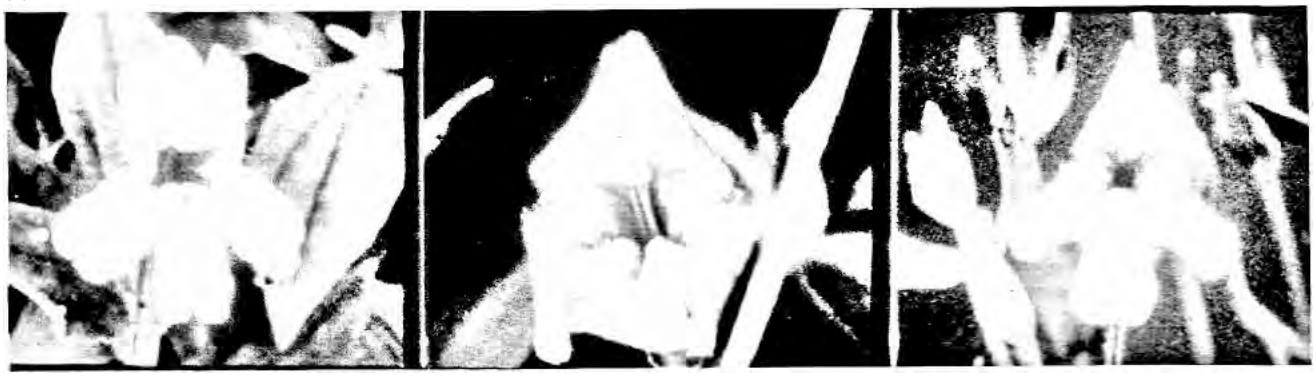
Bu iki türün çiçek morfolojileri, tozlaştırıcılardaki farklılıklar ile bağıntı göstermektedir. Arılar görünür ışık spekturumunun kırmızı bölümünü iyi göremezler ve çiçeğin içerisine girip beslenmeden önce konabilecekleri bir platforma ihtiyaç duyarlar. Buna karşılık, kırmızıyı iyi gören sinekkuşları uzun ve dar bir gagaya sahiptirler ve nektar toplarken havada asılı durabilirler. *M. lewisii* çiçeği belirgin bir iniş platformuna sahipken *M. cardinalis* çiçeği dip kısmında nektar içeren uzun bir tüpe sahiptir. *M. lewisii* ve *M. cardinalis* türlerinin çiçekleri renk ve şekil bakımından sırasıyla klasik arı- ve kuş-tozlaştırıcıya uyumludur.

Usulüne uygun bir filogenetik analiz yapılmamış olmasına rağmen, *Mimulus* cinsi içerisindeki türlerin çoğunun arılar tarafından tozlaştırıldığı bilinmektedir. Bu durum, arılarla tozlaştırılan daha yassı ve eflatun renkli çiçeğin atasal form olduğunu, sinekkuşları tarafından tozlaştırılan tüp şeklindeki kırmızımsı çiçeğin ise türe-

(a)



(b)



Şekil 12.18 **Maymunçiçeklerinde farklı çiçek özellikleri** (a) *Mimulus cardinalis* (soldaki resim) sinekkuşları tarafından tozlaştırılırken, *M. lewisii* (sağdaki resim) ise arılar tarafından tozlaştırılmaktadır. Aşağıdaki tablo sekiz çiçek özelliğinin karşılaştırılmasını özetlemektedir (Toby Bradshaw ve Douglas Schemske, University of Washington, izni ile alınmıştır. Fotoğraflar Jordan Rehm.) (b) Bu bireyler türler arası F_1 hibritlerinin kendi aralarındaki çaprazlamaların ürünleridir ve çok değişken çiçek karakterleri göstermektedir. (Douglas W. Schemske, University of Washington, Seattle)

Karakterler	*M. cardinalis*	*M. lewisii*
Petallerdeki eflatun pigment miktarı (anthosiyaninler)	yüksek	düşük
Petallerdeki sarı pigment miktarı (karotenoidler)	düşük	yüksek
Korolla genişliği	düşük	yüksek
Petal genişliği	düşük	yüksek
Nektar hacmi	yüksek	düşük
Nektar konsantrasyonu	düşük	yüksek
Stamen (erkek organı) uzunluğu	yüksek	düşük
Pistil (dişi organı) uzunluğu	yüksek	düşük

Not:

- *M. lewisii*'nin petallerindeki sarı pigmentler nektar rehberi olarak adlandırılan çizgiler şeklinde dizilmişlerdir. Arılar geniş petallere konacağı zaman bu çizgilerin onlara "pist" görevi gördüğü sanılmaktadır.
- Nektar hacmi ve konsantrasyonunun kuş- ve arı-çiçeklerinde farklı olmasının sadece vücut büyüklükleri arasındaki büyük farktan kaynaklandığı düşünülmektedir (sinekkuşları çok daha fazla nektar içebilmektedir).
- Stamen ve pistil uzunluklarındaki farklılıklar önemlidir: *M. cardinalis* türünde bu yapılar çiçeğin dışına uzanır ve sinekkuşları beslenirken başlarının ön tarafına temas ederler.

miş form olduğunu gösterir. Soru şudur: hangi genler çiçek şekillerindeki bu radikal değişimden sorumludur? Sinekkuşlarınca tozlaştırılma lehine seçilime cevap veren lokusları belirleyebilir miyiz? NÖL haritalaması araştırmacılara bu soruları cevaplamak için bir yol sunmaktadır.

NÖL çalışmaları yakın akraba türler arasındaki farklılaşmadan sorumlu olan lokusları belirleyebilmektedir.

Bir NÖL çalışmasında, hedef genlerin belirlenmesi için farklılaşmış iki populasyon ya da tür arasında oluşan hibritler kullanılır. Örneğin, Bradshaw ve arkadaşları öncelikle *M. cardinalis* ve *M. lewisii* arasında oluşan hibritlerden büyük bir populasyon oluşturdular. Bu F_1 bireyleri çiçek tipi açısından ara özellikler göstermektedirler ve çok değişken değillerdir. Çünkü, bu hibritlerin hepsi çiçek büyüklüğü, şekli ve rengi açısından *M. cardinalis* ve *M. lewisii* türlerinden heterozigot alelleri almışlardır. Fakat, F_1 bireyleri kendi aralarında tozlaştırıldığında, çiçek morfolojisinden sorumlu aleller pek çok farklı kombinasyonlara ayrılır. Buna bağlı olarak, F_2 dölleri çiçek rengi, şekli ve nektar bakımından olağanüstü bir çeşitliliğe sahip olmaktadırlar (Şekil 12.18b).

NÖL haritalamasında, araştırmacılar F_2 bireylerinin büyüklük, renk veya şekil ile sahip oldukları genetik belirteçler (marker) arasında bağıntılar bulmaya çalışırlar (Kutu 12.3). Haritalanan bu belirteçler ile özellik arasında istatiksel olarak önemli bir ilişki bulunduğu zaman, bu belirtece yakın bir NÖL'ün bu özelliklere katkıda bulunduğu anlaşılır. Bradshaw ve arkadaşları tarafından yapılan bir çalışmada, araştırmacılar Şekil 12.18a'da listelenen sekiz çiçek özelliğinin her birisinin en azından bir NÖL ile ilişkili olduğunu buldular. Aslında, her durumda özelliğin toplam varyasyonunun % 25 veya daha fazlasından sorumlu olan bir NÖL vardı. Bu oran poligenik bir özellik için çok yüksek olduğundan, Bradshaw ve arkadaşları bu lokusları etkileri büyük genler olarak adlandırmaktadırlar.

İki türün farklılaşması sırasında, bu lokusların seçilime uğradığını belirlemek için, Douglas Schemske ve Bradshaw (1999) sera içerisinde çok sayıda F_2 bireylerini yetiştirdiler ve çiçek büyüklüğü yanında, çiçeklerdeki eflatun pigment, sarı pigment ve nektar miktarlarını kayıt ettiler. Daha sonra, bu F_2 bireylerini her iki türün birlikte bulunduğu dışarıdaki habitatlara ektiler ve hangi tozlaştırıcının hangi çiçeği ziyaret ettiklerini kaydettiler. Sonuçlar arıların büyük çiçekleri tercih etme eğilimlerinin fazla olduğunu, buna karşılık yüksek miktarda sarı pigment içeren çiçeklerden kaçındıklarını göstermiştir. Bunun aksine, sinekkuşları en fazla miktarda nektar ve eflatun pigment içeren çiçekleri ziyaret etme eğilimindeydiler.

KUTU 12.3 NÖL haritalaması

NÖL haritalamasının amacı her bir atasal türe özgü genetik belirteçlerle hibrit döllerdeki özellik değeri arasında istatistiksel ilişkileri belirlemektir. Ne zaman bir belirteç ile bir özellik arasında bir ilişki olduğu doğrulanırsa, bu belirteçteki lokusun ya da buna sıkıca bağlı bir lokusun, söz konusu özelliğe katkıda bulunduğunu biliriz. NÖL ve fenotip arasındaki ilişkinin derecesini belirlemekle, gözlenen varyasyonun ne kadarından her bir lokustaki alellerin sorumlu olduğunu hesaplayabiliriz. Yani, ilgilendiğimiz özellik üzerinde büyük veya küçük etkileri olan genler arasında ayrım yapabiliriz. (NÖL haritalama ile ilgili çok iyi bir derleme için bkz. Tanksley 1993.)

NÖL analizinin etkinliğini arttıran birkaç önemli püf noktası vardır. Birincisi, çalışılan türün tüm kromozomları üzerine dağılmış, türe-özgü oldukça büyük genetik belirteç serisi elde etmemize yardımcı olur. Bradshaw ve arkadaşlarının (1995) maymunçiçekleri ile yaptıkları çalışmalarında 153 RAPD belirteci, beş allozim ve bir görsel karakter (*yup* lokusuna bağlı olarak sarı renk dağılımında meydana gelen bir değişiklik) haritaladılar. İkincisi, eğer özellik belirgin bir şekilde değişiklik gösteriyorsa, o zaman belirteçler ve incelenen karakter arasında istatistiksel olarak önemli farklılıkları bulmak çok kolaydır. Şekil 12.18b'de görüldüğü gibi, Bradshaw ve arkadaşlarının F_2 hibritlerinde ölçebildikleri fenotipik varyasyonlar muhteşemdi. Üçüncüsü, istatistiksel olarak önemli ilişkiler bulmak için, bu etkileri çok fazla sayıda hibrit döllerde ölçmek oldukça önemlidir. Bradshaw vd. 93 hibrit dölde çiçek fenotiplerini ölçtü ve genetik belirteçleri haritaladılar.

Araştırmacılar araziye ektikleri her F_2 bireyinden doku örnekleri alarak ve bunların hangi NÖL belirtecine sahip olduklarını belirleyerek, sarı pigment konsantrasyonunun artışından sorumlu bir alelin arıların çiçek ziyaretini % 80 azalttığını ve nektar üretiminin artışından sorumlu olan alelin sinekkuşlarının çiçek ziyaretini iki katına çıkarttığını hesaplamayı başardılar. Tozlaştırıcı olarak sinekkuşlarının ilgisini çekme başarısındaki farklılık nedeniyle, alel frekanslarında meydana gelen bu değişimin türleşmenin gerisindeki mekanizma olduğu sonucuna varmak mantıklı görünmektedir. Buna benzer çalışmalar pek çok organizmada "türleşme genlerinin" belirlenmesi ve karakterize edilmesi için umut vericidir.

Özet

Pek çok tür kavramı ortaya atılmış ise de, hepsi bir türün ayırt edici karakteristiğinin evrimsel bağımsızlık olduğu konusunda uzlaşırlar. Farklı tür kavramları evrimsel bağımsızlığı belirlemek için uyguladıkları kriterler açısından farklıdırlar.

Türleşme üç aşamalı bir süreç olarak analiz edilebilir: (1) dağılış, vikaryans, ya da poliploydi gibi büyük çaplı kromozomal değişimler nedeniyle populasyonların izole olması (2) genetik sürüklenme veya seçilim sayesinde farklılaşma ve (3) ikincil temas ile farklılaşmanın eliminasyonu ya da tamamlanması. Bununla birlikte, bu sıraya uymayan çok sayıda istisna vardır. Bazı durumlarda, elma ve alıç kurdu sinekleri çalışmasında gördüğümüz gibi, farklılaşmayı sağlayan seçilim baskısı o kadar güçlüdür ki populasyonlar fiziksel izolasyon olmadan da farklılaşabilir. Ayrıca, ikincil temas olduktan sonra çok çeşitli sonuçların ortaya çıkması olasıdır. Bunlar kararlı hibrit zonların oluşması ve her iki atasal populasyondan genler içeren yeni bir türün oluşmasını kapsar.

Türleşmenin genetik analizinde uygulanan temel strateji haritalanan fenotipik ya da moleküler belirteçler ile yakın zamanlarda ayrılmış türlerin F_2 döllerindeki özelliklerin dağılımı arasında bağıntılar aramaktır. Bu stratejiler, X kromozomu üzerindeki lokusların *Drosophila*'nın postzigotik izolasyonunda özellikle önemli olduğunu doğrulamış ve maymunçiçeklerinin türleşmesi sürecinde çiçek şeklindeki değişimlerden sorumlu birçok lokusu tanımlamıştır.

Türleşme yaşam ağacında yeni dalların oluşmasını sağlayan bir olgudur. Bu ağacın büyüklüğünü, şeklini ve gelişmesini biyologların nasıl hesapladıklarını anlamak Bölüm 13'ün konusudur.

Sorular

1. Farklı tür tanımları, farklı disiplinlerde çalışan araştırıcılarca savunulmaktadır. Meşe ağaçlarının ekolojisini çalışan bir botanikçinin, kuşların dağılımını inceleyen bir zoologun, soyu tehlike altında olan bir deniz kaplumbağasını araştıran bir koruma biyoloğunun ve fosil planktonik organizmaları kullanarak yokoluş olaylarını araştıran bir paleontoloğun gereksinmelerini düşünün. Böylesine farklı alanlarda çalışan bilim adamlarının her biri için hangi tür tanımı en kullanışlısıdır?
2. Küresel seyahat ve deniz taşımacılığı bazı "yabani ot" türlerinin kıtalar ve okyanuslar arasında geniş biçimde dağılmasına neden olurken, birçok "yabani olmayan ot" türü (insan aktivitesine daha az toleranslı) küçük kenar populasyon ya da alttürlerini kaybetmektedir. Yabani ve yabani olmayan ot türlerinin türleşme hızı ile, günümüz küresel türleşme hızı konusunda ne söylenebilir?
3. Kuzey ve Güney Amerika arasındaki Panama kara köprüsü su altında kalmadan önce, bazı memeli soy hatları Güney Amerika'ya geçerek dramatik bir çeşitlenme geçirdiler. Kara köprüsünün ortadan kalkması karasal türler açısından bir vikaryans durumunu mu yoksa bir dağılış olayını mı ifade etmektedir? Aynı şekilde, son zamanlarda Panama Kanalı'nın yeniden oluşması karasal türler açısından vikaryans mı yoksa bir dağılış olayını mı temsil etmektedir? Peki, denizel organizmalar için bu durum nasıl değerlendirilebilir? Panama Kanalı'nın denizel veya karasal organizmaların türleşmesini etkileyip etkilemeyeceğini bir deney kurgulayarak sorgulayınız.
4. Kuzey Amerika ve Avrupa'nın kuzeyindeki son buzullaşma vikaryans olayları meydana getirmiş midir? Eğer cevabınız evet ise, nasıl? Hangi organizmalar etkilenmiş olabilir? Örneğin buzullaşmanın küçük memeliler, göçmen kuşlar ve ağaçlara olan farklı etkilerini düşünün.
5. Elma kurdu sinekleri yeni bir konukçu bitkiye yerleşmek için gerekli evrimsel değişikliği geçiren tek böcek değildir. Son 50 yıl içinde, Amerika Birleşik Devletleri'nde yaşayan sabunağacı böceği, birbirlerinden belirgin gaga uzunluklarıyla ayırt edilebilen konukçuya özgü populasyonları farklılaşmışlardır (Carroll ve Boyd 1992). Bu böcekler sabunağacı meyvesinin (Familya Sapindaceae) ortasındaki tohumları yemektedirler. Sabunağacının yerli ve bölgeye sonradan getirilmiş varyeteleri meyve büyüklüğü

bakımından büyük farklılıklar göstermektedirler. Bu böceklerde konukçuya özgü farklılaşmaya neden olan mekanizmaları açıklamak için kuracağınız deney ve gözlemlerin ne olacağını belirtiniz. Hangi veriler, bu böceklerin bağımsız olarak evrimleşen ayrı populasyonlar mı yoksa kendi aralarında üreyebilen tek bir populasyon mu olduğunu söylerdi? Pek çok müzede onlarca yıl öncesine ait böcek örnekleri bulunmaktadır. Bu eski örneklerde neyi incelerdiniz? Konukçu bitkiler hakkında hangi bilgi size yardımcı olurdu?

6. Kırmızı çaprazgagalı ispinozlar konifer kozalaklarının açıktaki tohumlarıyla beslenmeye özelleşmiş küçük ispinoz kuşlarıdır. Bu kuşlar her yıl kozalak tohumu bulmak için binlerce kilometre uçarlar. Bu hareketliliklerine rağmen, çaprazgagalıların gaga yapısı, vücut ölçüleri ve sesleri bakımından pek çok "tipe" farklılaşmışlardır. Her bir kuş tipi, farklı bir konifer türünün kozalakları ile beslenmeyi tercih etmektedir ve her bir kozalaklı ağaç türü farklı bir ormanda bulunmaktadır. Gaganın şekli ve büyüklüğü kuşun belli bir ağacın kozalağını ne kadar etkin bir şekilde açabileceğini belirlemektedir.

   Kırmızı çaprazgagalı gibi çok fazla hareket yeteneğine sahip bir kuşun, herhangi bir coğrafik bariyer olmamasına karşın nasıl böylesine farklı tiplere farklılaşabildiğini açıklayınız. Görüşünüzü sınayabilirdiniz? Eğer çapraz gagalılar uçamasaydı, türleşmenin daha hızlı mı yoksa daha yavaş mı olacağını düşünürdünüz? Eğer kozalaklı ağaçlar yamalar şeklinde dağılış göstermeselerdi (yani farklı ormanlar şeklinde olmasalardı) sizce bu ispinoz kuşlarının türleşmesi daha mı hızlı yoksa daha mı yavaş gerçekleşirdi? Genel olarak, sizce parçalı habitat ve yayılma yeteneği beraberce farklılaşmayı nasıl etkilemektedir?

7. Bradshaw ve arkadaşlarının üzerinde çalıştıkları maymunciçekleri farklı yüksekliklerde bulunabilmektedir. Sinekkuşları ile tozlaştırılan *M. cardinalis* daha yüksek kesimlerde bulunurken, arılarla tozlaştırılan *M. lewisii* daha alçak kesimlerde bulunmaktadır. Çiçek rengi ve şeklindeki farklılıklardan NÖL'ün sorumlu olmasının yanı sıra fotosentez yeteneği, düşük sıcaklıklarda büyüyebilme yeteneği gibi fizyolojik özellikleri etkileyen lokusların da iki tür arasında farklılaşmış olması muhtemeldir. Bu karakterlerin nasıl haritalanacağı konusunda bir protokol hazırlayınız?

8. Ellen Censky ve arkadaşları (1998) son yıllarda yaptıkları bir çalışmada, daha önce iguana bulunmayan Karyipler'deki Anguilla Adası'na küçük bir grup iguananın geldiğini saptadılar. İguanalar bu adaya bir kasırga sırasında yıkılan ağaç kütükleri üzerinde ve diğer döküntüler ile gelmiştir. Anguilla Adası'na gelerek izole bir populasyon oluşturan bu iguanaların yakınlardaki adalarda bulunan iguanalardan farklılaşarak yeni bir tür oluşturup oluşturamayacağını açığa çıkaracak uzun süreli bir çalışma taslağı hazırlayınız?

9. Evrim çalışan biyologların yüzlercesi yoğun arazi çalışmalarına rağmen, çok az sayıda türleşme olayı doğrudan doğruya gözlenebilmiştir. Neden çok az sayıda türleşme olayı gözlenebilmiştir? Yorumlayınız?

Kaynak Araştırması

10. Biyologlar Malawi, Tanganyika ve Victoria gibi Doğu Afrika göllerinde yaşayan dişli sazancık balık türlerinin sayısından, morfolojik ve ekolojik çeşitliliğinden bahsederken sıklıkla "muhteşem" kelimesini kullanmaktadırlar. Bu gruba ait 1 000 türün çoğunda erkekler göz alıcı renklere sahiptir ve son zamanlarda yapılan çalışmalar eşeysel seçilimin çok yoğun olabileceğini göstermiştir. Yapılan filogenetik çalışmalar ve jeolojik veriler, Victoria Gölü'nde bulunan 300 türün bu göle 12 000 yıl önce gelen tek bir kurucu populasyondan evrimleştiğini göstermektedir. Bundan başka, her bir gölde balık, yumuşakça, böcek larvası, alg, zooplankton veya fitoplankton ile beslenebilen türler bulunmaktadır. Bu muhteşem uyumsal açılım hakkında daha fazla bilgi almak için aşağıdaki kaynaklara bakınız.

Kaynaklar

Abbott, R. J. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 401–405.

Arriola, P. E., and N. C. Ellstrand. 1996. Crop-to-weed gene flow in the genus *Sorghum* (Poaceae): Spontaneous interspecific hybridization between johnsongrass, *Sorghum halepense*, and crop sorguhm, *S. bicolor*. *American Journal of Botany* 83: 1153–1160.

Barton, N. H., and B. Charlesworth. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 133–164.

Barton, N. H., and G. M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 133–164.

Boake, C. R. B., M.P. DeAngelis, and D. K. Andreadis. 1997. Is sexual selection and species recognition a continuum? Mating behavior

Galis, R. and J. A. J. Metz. 1998. Why are there so many cichlid species? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 1–2.

Knight, M. E., G. F. Turner, C. Rico, M. J. H. van Oppen, and G. M. Hewitt. 1998. Microsatellite paternity analysis on captive Lake Malawi cichlids supports reproductive isolation by direct mate choice. *Molecular Ecology* 7: 1605–1610.

Johnson, T. C., C. A. Scholz, M. R. Talbot, K. Kelts, R. D. Ricketts, G. Ngobi, K. Beuning, I. Ssemmanda, and J. W. McGill. 1996. Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* 273:1091–1093.

of the stalk-eyed fly *Drosophila heteroneura*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 12442-12445.

Bradshaw, H. D. Jr., S. M. Wilbert, K. G. Otto, and D.W. Schemske. 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376: 762–765.

Butlin, R. 1987. Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 8–13.

Butlin, R. 1995. Reinforcement: An idea evolving. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 432–434.

Carroll, S. P., and C. Boyd. 1992. Host race radiation in the soapberry bug: Natural history with the history. *Evolution* 46: 1052–1069.

Censky, E. J., K. Hodge, and J. Dudley. 1998. Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature* 395: 556.

Cohan, F. M. 1994. Genetic exhange and evolutionary divergence in prokaryotes. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 175–180.

Cohan, F. M. 1995. Does recombination constrain neutral divergence among bacterial taxa? *Evolution* 49:164–175.

Coyne, J. A., and M. Kreitman. 1986. Evolutionary genetics of two sibling species, *Drosophila simulans* and *D. sechellia*. *Evolution* 40:673–691.

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 1989. Two rules of speciation. In D. Otte and J. A. Endler, eds. *Speciation and Its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer, 180–207.

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution* 51: 295–303.

DeSalle, R., and L. V. Giddings. 1986. Discordance of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies in Hawaiian *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 83: 6902–6906.

Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Donoghue, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172–181.

Endler, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Endler, J. A. 1989. Conceptual and other problems in speciation. In D. Otte and J. A. Endler, eds. *Speciation and Its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer, 625–648.

Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G. L. Bush. 1988. Genetic differentiation between sympatric host races of the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Nature* 336: 61–64.

Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G. L. Bush. 1990. The geographic pattern of genetic differentiation beween host associated populations of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in the eastern United States and Canada. *Evolution* 44: 570–594.

Feder, J. L., S. B. Opp, B. Wlazlo, K. Reynolds, W. Go, and S. Spisak. 1994. Host fidelity is an effective premating barrier between sympatric races of the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 7990–7994.

Feder, J. L., J. B. Roethele, B. Wlazlo, and S. H. Berlocher. 1997. Selective maintenance of allozyme differences among sympatric host races of the apple maggot fly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 11417-11421.

Felsenstein, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* 35:124–138.

Fisher, R. A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. New York: Dover.

Freeman, D. C., W. A. Turner, E. D. McArthur, and J. H. Graham. 1991. Characterization of a narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae). *American Journal of Botany* 78:805–815.

Freeman, D. C., J.H. Graham, D. W. Byrd, E. D. McArthur, and W. A. Turner. 1995. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush *Artemisia tridentata* (Asteraceae). III. Developmental instability. *American Journal of Botany* 82: 1144–1152.

García-Ramos, G., and M. Kirkpatrick. 1997. Genetic models of adaptation and gene flow in peripheral populations. *Evolution* 51: 21–28.

Graham, J. H., D. C. Freeman, and E. D. McArthur. 1995. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush. II. Selection gradients and hybrid fitness. *American Journal of Botany* 82: 709–716.

Grant, P. R., and B. R. Grant. 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256: 193–197.

Grant, P. R., and B. R. Grant. 1996. Speciation and hybridization in island birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B 351: 765–772.

Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. New York: Columbia University Press.

Hewitt, G. M. 1988. Hybrid zones—natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 158–166.

Jackson, J. B. C., and A.H. Cheetham. 1990. Evolutionary significance of morphospecies: A test with cheilostome Bryozoa. *Science* 248: 579–583.

Jackson, J. B. C., and A. H. Cheetham. 1994. Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in the cheilostome Bryozoa. *Paleobiology* 20: 407–423.

Kaneshiro, K. Y., and C. R. B. Boake. 1987. Sexual selection and speciation: Issues raised by Hawaiian *Drosophila*. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 207–213.

Knowlton, N., L.A. Weigt, L.A. Solórzano, D.K. Mills, and E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive incompatibility across the isthmus of Panama. *Science* 260: 1629–1632.

Knowlton, N. and L. A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 265: 2257–2263.

Kulathinal, R. and R. S. Singh. 1998. Cytological characterization of premeiotic versus postmeiotic defects producing hybrid male sterility among sibling species of the *Drosophila melanogaster* complex. *Evolution* 52: 1067–1079.

Lande, R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *American Naturalist* 116: 463–479.

Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 78: 3721–3725.

Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* 36: 213–223.

Lawrence, J. G. and H. Ochman. 1998. Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 9413-9417.

Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264:421–424.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Noor, A. M. 1995. Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. *Nature* 375:674–675.

Nowak, R. M. 1979. North American Quaternary *Canis*. Monograph 6, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence.

Nowak, R. M. 1992. The red wolf is not a hybrid. *Conservation Biology* 6:593–595.

Orr, H. A. 1997. Haldane's rule. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 195–218.

Orr, H. A. and L. H. Orr. 1996. Waiting for speciation: The effect of population subdivision on the time to speciation. *Evolution* 50: 1742-1749.

Orr, H. A., L. D. Madden, J. A. Coyne, R. Goodwin, and R. S. Hawley. 1997. The developmental genetics of hybrid inviability: A mitotic defect in *Drosophila* hybrids. *Genetics* 145: 1031–1040.

Patton, J. L., and S. W. Sherwood. 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 139–158.

Prokopy, R. J., S. R. Diehl, and S.S. Cooley. 1988. Behavioral evidence for host races in *Rhagoletis pomonella* flies. *Oecologia* 76: 138–147.

Reich, D. E., R. K. Wayne, and D. B. Goldstein. 1999. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology* 8: 139-144.

Rice, W. R. 1987. Speciation via habitat specialization: The evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evolutionary Ecology* 1: 301–314.

Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359–389.

Rieseberg, L. H., B. Sinervo, C. R. Linder, M. C. Ungerer, and D. M. Arias. 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272: 741–745.

Roy, M. S., E. Geffen, D. Smith, E. A. Ostrander, and R. K. Wayne. 1994. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Molecule Biology and Evolution* 11: 553–570.

Ryder, O. A., A. T. Kumamoto, B. S. Durrant, and K. Benirschke. 1989. Chromosomal divergence and reproductive isolation in dik-diks. In D. Otte and J.A. Endler. *Speciation and its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer, 180–207.

Schemske, D. W. and H. D. Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 11910–11915.

Soltis, D. E., and P. S. Soltis. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Reviews in the Plant Sciences* 12: 243–273.

Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press.

Tanksley, S. D. 1993. Mapping polygenes. *Annual Review of Genetics* 27: 205–233.

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In D. Otte and J.A. Endler. *Speciation and its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer, 3–27.

Templeton, A. R. 1996. Experimental evidence for the genetic-transilience model of speciation. *Evolution* 50: 909–915.

Wang, H., E. D. McArthur, S. C. Sanderson, J. H. Graham, and D. C. Freeman. 1997. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata:* Asteraceae). IV. Reciprocal transplant experiments. *Evolution* 51: 95–102.

Wayne, R. K., and J. L. Gittleman. 1995. The problematic red wolf. *Scientific American* 273: 36–39.

Wayne, R. K., and S. M. Jenks. 1991. Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridizaton of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature* 351: 565–568.

White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation*. San Francisco: W. H. Freeman.

BÖLÜM 13

Evrimsel Ağaçların Oluşturulması



Bu bölüm, evrim çalışan biyologların filogenileri nasıl hesapladıklarına örnek olarak yunuslar, nehiryunusları ve balinalar üzerine yapılmış araştırmaları ele almaktadır. (Flip Nicklin/Minden Pictures)

BİR GRUBUN EVRİMSEL TARİHİ ONUN FİLOGENİSİ OLARAK ADLANDIRILIR. BİR **filogenetik ağaç,** bu tarihin grafik bir özetidir. Ağaç, dallanma olaylarının modelini ve bazı durumlarda zamanını tanımlar. Türleşme sırasını kaydeder ve hangi taksonların yakın ya da uzak akraba olduklarını belgelendirir.

Bölüm 1'de HIV'in insanlardan mı maymunlara, yoksa maymunlardan mı insanlara geçtiğini belirlemek için bir parsimoni analizi kullanarak, filogenetik düşüncenin kullanımını tanıttık. Bölüm 2'de daha formal olarak 'ağaç düşüncesi' fikrini tanıttık ve balıklarda bulunan yüzme kesesinin akciğerden mi evrimleştiğini, yoksa tersinin mi olduğunu belirlemek için bir filogenetik ağacın nasıl kullanılacağını inceledik. Ancak bu ve diğer durumlarda, ağaçların nasıl meydana getirildiklerini sormaksızın kullana geldik.

Şimdi, önümüzdeki iş filogenilerin nasıl hesaplandıklarını anlamaktır. Böylelikle bunları eleştirel olarak yorumlayabilir ve nitelikleri hakkında bağımsız yargılara varabiliriz. Bu bölümün amacı, verilerden bir filogeni çıkarsamasının mantığını açıklamak ve tanımlamaktır.

Evrimsel tarih konusunda doğrudan bir bilgimiz olmadığından, bir filogeni verilerden dolaylı olarak çıkarsanmak zorundadır. Şimdiye kadar çeşitli durumlar için tartıştığımız gibi, bir grubun evrimsel tarihinin çok çeşitli ağaçlarla temsil edilmesi mümkündür. Herhangi bir çalışmada, hangi verileri kullanmalıyız ve doğru ağacı çıkarsadığımızı nasıl bileceğiz?

Bu konuları, tartışmalı ve şaşırtıcı bir örnekle açıklayacağız: balinalar ve yunuslar (Cetacea Takımı) ile diğer memeliler arasındaki filogenetik akrabalık ilişkisi. Bu örnek çalışma ile filogeni hesaplamasında parsimoni prensiplerinin nasıl kullanıldığını, araştırmacıların bir filogenetik problem için verileri nasıl seçtiklerini ve belli bir filogeninin güvenirliliğinin nasıl sınandığını göstereceğiz. Bu sunum, araştırmacıların filogenileri hesaplarken yüz yüze geldikleri karar verme basamakları ile paralel gitmektedir (Swofford vd. 1996).

Son olarak, evrimsel model ve süreçler hakkındaki soruları cevaplamak için filogenilerin kullanılabilecekleri çeşitli yolları açıklıyoruz. Bu bölüm, güncel araştırmalara filogenetik mantıklamanın nasıl uygulandığını gösteren örneklerle kapatılacaktır. Bu son seksiyondaki konular, yaşam çeşitliliğini nasıl sınıflanmak gerektiğinden, mantar yetiştiren karıncaların evrimine kadar geniş bir alanı kapsamaktadır.

13.1 Parsimoni ve Filogeni

Evrimsel akrabalık ilişkisini belirlemenin en temel düzeydeki mantığı basittir: En yakın akraba taksonlar en fazla ortak özelliğe sahip olmalıdırlar. Üzerinde çalışılan taksonlar arasındaki değişken, kalıtsal ve biri diğerinden bağımsız her bir özellik ya da karakterin, kimin kimden evrimleştiğini ortaya koymak için bize yardım edebileceğini söyleyebiliriz. Bu karakterler DNA dizisi, belli iskelet elementleri ya da çiçek kısımlarının varlığı ya da yokluğu, ya da embriyonik veya larval gelişmenin şekli gibi özellikler olabilir. Tek koşul, farklı karakterlerin birbirlerinden bağımsız olmaları ve her birinin çalışılan tüm türlerde homolog bir karakter durumu olarak kodlanabilmeleridir (Homoloji üzerine bir yargıya varmak için gerekli kriterleri Bölüm 2' de gözden geçirmiştik).

Ancak çalışılacak karakterleri seçerken evrimsel akrabalık ilişkilerinin, sadece ortak bir atadan geldikleri için benzer olan özelliklerin yardımıyla açıklanabileceğini kavramak önemlidir (Kutu 13.1 bunun neden böyle olduğunu açıklamaktadır). Bu paylaşılan türemiş karakter durumları, grubun bütün üyelerinin ortak atasındaki

KUTU 13.1 Kladistik metotlar

Paylaşılan türemiş karakterler temelinde monofletik gruplar tanımlayan tekniklere kladistik metotlar adı verilir. Ortak bir atadan değiştikleri için paylaşılan özellikler sinapomorfi olarak bilinirler. Örneğin, memeliler ortak atalarından (sinapsidler olarak bilinen uzun süre önce ortadan kalkmış bir grubun bir populasyonundan) türemiş özellikler olarak kürk ve süt bezlerini paylaşırlar. Sinapomorfiler bir araştırmacının ilgilenebileceği herhangi bir taksonomik düzeyde tanımlanabilirler: populasyonlar, türler, cinsler, familyalar, takımlar ya da sınıflar.

Bu yaklaşımın filogeni çıkarsamada neden geçerli olduğunu anlamada iki düşünce anahtardır. Birincisi, sinapomorfilerin evrimsel dal noktalarını tanımladığıdır. Neden? Bir tür iki soy hattına ayrılıp bağımsız olarak evrimleşmeye başladıktan sonra, bazı homolog özellikleri mutasyon, seçilim ve sürüklenmelere bağlı olarak değişikliklere uğrar. Bu değişmiş özellikler bu iki bağımsız soy hattındaki populasyonları tanımlayan sinapomorfilerdir. İkinci anahtar düşünce ise sinapomorfilerin birbirleri içine geçmiş olduklarıdır. Öyle ise, zamanda geriye doğru gider ve bir evrimsel ağacı ucundan köküne, geriye doğru izlerseniz her dallanma olayı bir ya da daha çok sinapomorfiyi ekleyecektir. Sonuç olarak, sinapomorfilerce belirlenen hiyerarşi, dallanma olayları hiyerarşisini tekrar eder. Bu bakışın kaynağı, kladistik yaklaşımlar üzerine 1950'lerde yazmaya başlayan Alman entomolog Willi Hennig'tir.

Kladistik metotlar ile ağaç inşasının köşe taşı, bu paylaşılan türemiş karakterlerin doğru biçimde tanımlanmasıdır. Sinapomorfilerin tanımlanması ve değerlendirilmesi, özelliklerin homolojileri ve zaman içeri-

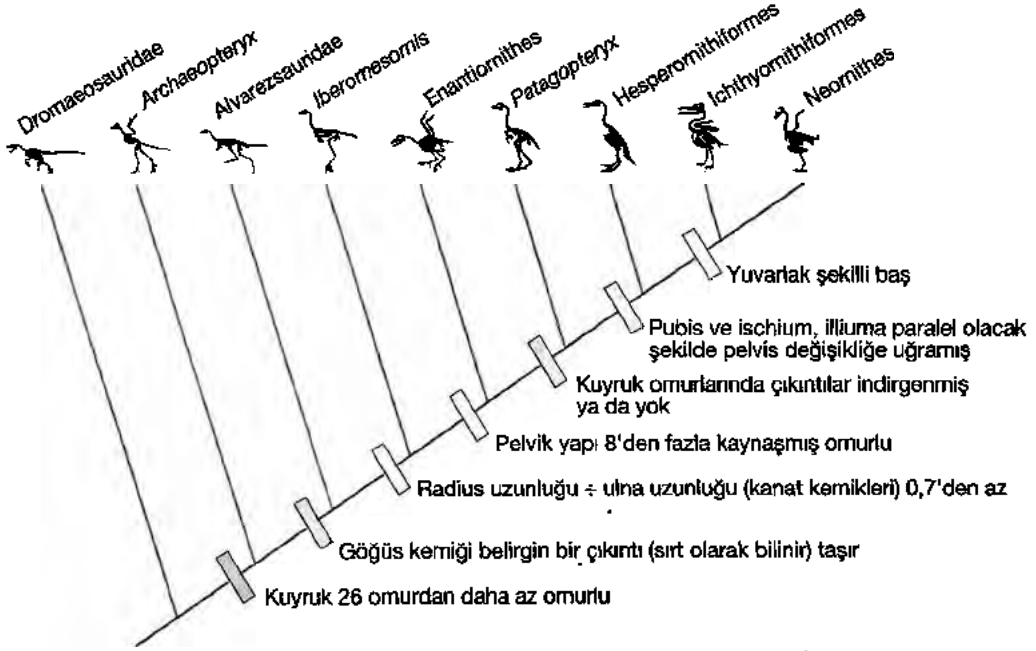
KUTU 13.1 Devamı

sinde değişmenin yönü ya da polaritesi konusunda yargıya varmayı gerektirir. Özelliğin hangi durumunun atasal, hangisinin türemiş olduğunu belirlemenin birkaç yolu vardır. En basit ve güvenilir yollardan biri dışgrup analizi olarak bilinir. Dışgrup analizinde, ilgili grupta (içgrup) karakter durumu ile açık biçimde daha önce ayrılmış olan yakın bir akrabanın (dışgrup) karakter durumu karşılaştırılır. Dışgrubun atasal durumu temsil ettiği kabul edilir. Uygun bir dışgrubun bulunmasında, sırasıyla diğer filogenetik ağaç sonuçlarından yararlanma ya da fosil kayıtlarda daha erken görünmelerinin doğrulanması işe karışır. Birçok araştırmacı, analizlerinde kullandıkları karakterlerin, evrimin daha erken evresinde "türemiş" bir durum olmadığını ortaya koyabilmek için, birçok dışgrup incelemeyi tercih eder.

Hiçbir konvergens, paralelizm ve geriyedönüş olmadığı zaman, veri setinde gözlenen bütün benzerlikler, ortak atada açığa çıkmış değişmelere bağlıdır. Araştırmac, tanımlanan tüm sinapomorfilerin uyumlu olduğunu söyleyecektir. Bu durumda, filogeni çıkarsaması oldukça kolaydır. Araştırmacı, basitçe taksonları sinapomorfilerine göre gruplayacaktır. Ağaç üzerindeki her dal, türemiş grupları ayırt eden bir ya da daha fazla sinapomorfiye karşılık gelir. Bu yolla çıkarsanan bir filogenetik ağaca kladogram denir. Adet olduğu üzere, bu sinapomorfilerin yerleri yayınlanmış ağaçların dalları üzerine yerleştirilen çubuklarla gösterilir. Sinapomorfiler, diyagrama eşlik eden bir anahtar ya da etiketlerde tanımlanırlar. Şekil 13.1 kladograma bir örnek oluşturur.

Homoplasi mevcut olduğunda sinapomorfiler bütünüyle uyumlu olmazlar ve filogeni çıkarsama stratejisi azıcık değişir. Şimdi amaç, homoplasileri en aza indirgeyen dallanma modelinin incelenmesi, değerlendirilmesi ve en iyisinin seçilmesidir. Değerlendirme ve seçimin nasıl yapıldığı seksiyon 13.2 - 13.5'in konusudur.

Kladistik yaklaşım için daha fazla altyapı için, Hennig (1979), Eldredge ve Cracraft (1980), Nelson ve Platnick (1981) ve Mayden ve Wiley (1992)'ye bakınız.



Şekil 13.1 Mezozoyik zamana ait kuş gruplarının filogenisi Luis Chiappe (1995), ilkin kuş soy hatlarının filogenisini çıkarsamak için iskelet karakterlerini kullandı. *Archaeopteryx, Iberomesornis* ve *Patagopteryx* cins, geri kalan tüm belirtilen taksonlar familya veya yüksek-düzey gruplamalardır. Bu kladogramda listelenmiş sinapomorfiler kuşların ön üye, arka üye, göğüs kemiği, kuyruk ve pelvislerindeki değişmelerin yönünü tanımlamaktadır. Kaynaşmalar, kemik sayısında indirgenmeler ve diğer modifikasyonlar, hiç şüphesiz, uçma adaptasyonları olarak seçilmişlerdir.

Ortak bir atadan türemiş paylaşılan özellikler sinapomorfiler olarak adlandırılır.

karakter durumlarındaki bir değişime bağlı olarak ortaya çıkan benzerliklerdir. Örneğin, Şekil 13.1, Mezozoyik'te yaşamış bir grup arasında, filogenetik akrabalığı tanımlayan bu paylaşılan türemiş karakter durumlarının bir serisini ya da **sinapomorfileri** göstermektedir. Bu sinapomorfiler, kuşların ön üye, arka üye, göğüs kemiği, kuyruk ve pelvisteki değişikliklerin yönünü tanımlamaktadır. Kemik sayısındaki birleşme ve azalmalar ve diğer modifikasyonlar, şüphesiz uçma adaptasyonları olarak seçilmişlerdi.

Eğer organizmalar arasındaki benzerlikler sadece ortak bir atadan türemiş oldukları için ortaya çıkmışsa, o zaman herhangi bir grup tür için filogeni çıkarsaması, Şekil 13.1'de gösterildiği gibi, türlerin giderek daha büyük setlerinin sinapomorfileri temelinde birleştirilmesi şeklindeki basit bir problemden başka bir şey değildir.

Ne yazık ki, pratikte işler hiçte bu kadar basit değildir. Örneğin, türler kendilerine kadar olan her bir soy hattında, bağımsız olarak evrimleşmiş özelliklerinden dolayı benzer özelliklere sahip olabilirler. Kürek üye, penguen ve fokların her ikisinde de bulunan türemiş bir özelliktir. Fakat bunlar penguen ve fokların ortak atasındaki değişimler sayesinde evrimleşmemişlerdir. Bunun yerine, penguen ve fokların ön üyelerinde gözlediğimiz bu benzerlik, çok farklı soy hatlarından gelen atalarda (kuşlar ve memeliler) aynı tip yapıların doğal seçilim yoluyla kazanılmasından ortaya çıkmıştır. Bu **konvergent (daralan) evrim** olarak adlandırılır. Bu benzerliğin konvergense bağlı olduğundan oldukça emin olabiliriz. Çünkü, diğer birçok özellik (ön üye şekli dışındaki) penguenleri diğer kuşlarla, fokları da diğer memelilerle birleştirir. Bu açıdan bakıldığında, penguen ve fokların ön üye karakteristiklerinden gelen filogenetik bilgi, diğer birçok karakterden edinilen bilgi ile uyuşmamaktadır.

Ayrıca, türemiş özellikler mutasyon ya da seçilim nedeniyle atasal formlarına da dönebilirler. Buna benzer olgular, ortak atadan türemenin neden olduğu benzerlikleri ortadan kaldırır. Bir **geriyedönüş, (reversal)** filogenetik sinyali silerek evrimsel akrabalığı tahmin etme yeteneğimizi sınırlar.

Konvergens ve geriyedönüş **homoplasi** terimi altında birleştirilmişlerdir. Homoplasi, filogeni oluşturmada kullanılan veri setindeki gürültüyü ifade eder ve her ne zaman bir grup tür arasındaki akrabalık konusunda, bazı karakterler çatışan bilgiler verirse, o zaman ortaya çıkacaktır. Filogenetikçiler, ilgili grubun yaşına oranla yavaş evrimleşen ve pek az durumda belirgin konvergens ve geriyedönüş gösteren karakterler seçmek yoluyla, homoplasinin karmaşa etkisini azaltmaya çalışırlar. Ancak, bu tür gürültü bir filogeni çıkarsamasında kullanılan verilerde her zaman bulunacağı için doğru bir filogeni nasıl elde edilecektir ve belli bir filogenetik sonuç için desteğin güçlü olup olmadığına nasıl karar vereceğiz?

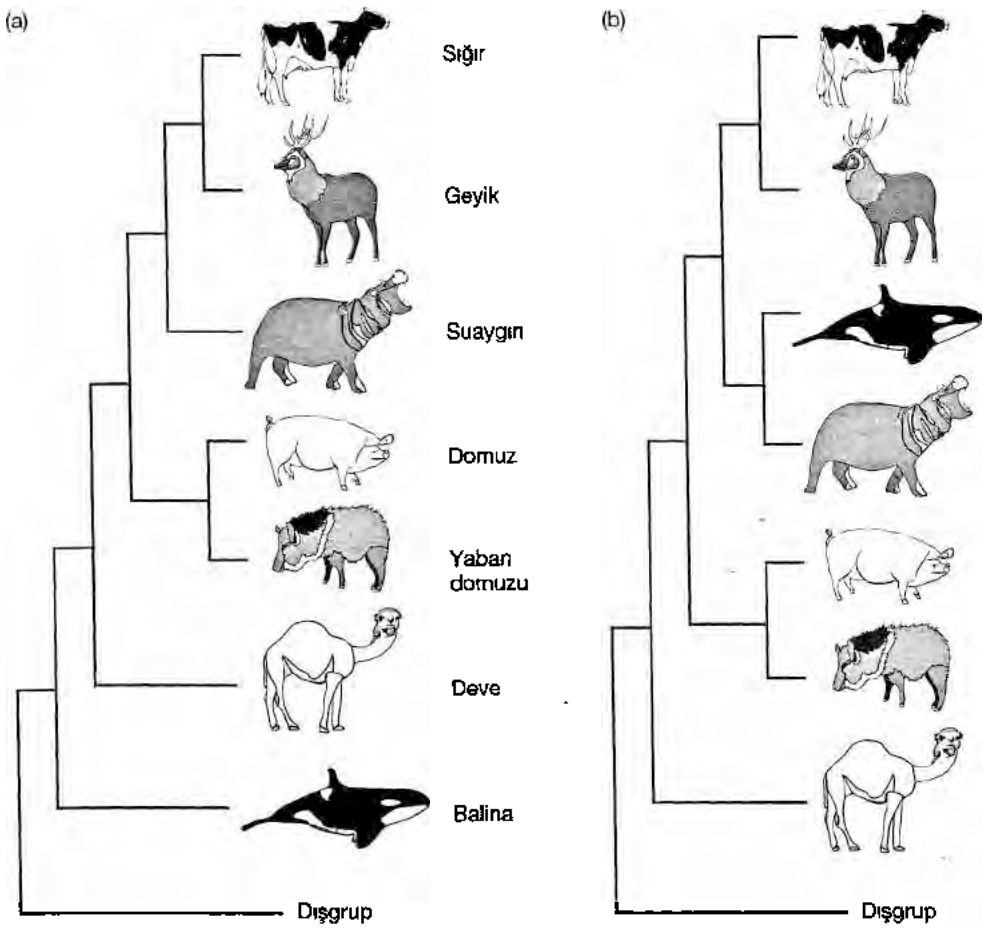
Parsimoni, olası birçokları arasından hangi dallanma modelinin evrimsel tarihi en doğru biçimde yansıttığını tanımlamada bir yaklaşım sağlar. Parsimoniye göre tercih edilen ağaç, açığa çıkmış olan evrimsel değişmenin toplam miktarını en aza indirgeyen ağaçtır. Parsimoniyi davet eden mantık basit ve zorlayıcıdır. Birçok durumda, konvergens ve geriyedönüşün, ortak bir atadan gelen değişime bağlı olan benzerliğe oranla daha az olacaklarını varsayabiliriz (ancak bkz. Felsenstein 1978, 1983). Kutu 13.1'in terminolojisinde, sinapomorfiler genellikle konvergens ve geriyedönüşlerden daima daha yaygındırlar. Öyleyse en parsimonik ağacın, veriden çıkarsanan homoplasi miktarını azaltacağını ve bunun çalışılan türler arasındaki gerçek filogenetik akrabalığın en iyi tahmini olacağını söylemek mantıklıdır. Aşağıdaki seksiyonda, parsimoni yoluyla bu en iyi filogeninin çıkarsanması sürecini tanıtmak için balina filogenisinin yakın zamanda yapılmış analizlerini ele alıyoruz.

13.2 Balinaların Filogenisi

Balinalar, yunuslar ve nehiryunusları (Cetacea olarak adlandırılırlar) arka üyenin kaybı gibi, memeliler arasında yaygın olmayan bir set özellik paylaşırlar. Balinalar ve diğer memeli grupları arasındaki akrabalığı belirlemek, balinaların sucul yaşam için oldukça evrimleşmiş olmalarından dolayı zordur. Ancak birkaç çalışma, balinaları Şekil 13.2a'da gösterildiği gibi Ungulata (=toynaklılar)'nın (atlar, gergedanlar, geyikler, domuzlar, antilop ve develeri içerir) bir akrabası olarak yerleştirmiştir (Flower 1883; Simpson 1945; Novacek 1993). Balina olarak tanımlanabilen en eski fosil, yaklaşık 55 milyon yaşındaki Himalayaların Eosen kayaçlarından gelmektedir. Bu archaeocete balinalar, arka üyeler gibi bazı karasal özelliklere sahiptirler (Thewissen ve Hussain 1993; Bajpai ve Gingerich 1998) ve mesonychidler olarak bilinen soyu tükenmiş çift yaşamlı bir memeli grubuna benzerler (Thewissen vd. 1994).

DNA dizisi ve diğer moleküler karakterlerin son zamanlardaki analizi bu balina ilişkisi görüşüne karşı çıkmıştır. Bu moleküler çalışmalar balinaların sadece toynaklılara akraba olmadıklarını, fakat gerçekte, toynaklıların belli bir grubu olan suaygırları ile yakın akraba olduklarını güçlü biçimde ortaya koymaktadır (Şekil 13.2b). Şekil 13.2'deki iki ağacın sadece balina dalının yerleşimi konusunda farklı olduklarını ve bunun dışında çifttoynaklı grupları arasındaki akrabalıkların farklı olmadığına dikkat ediniz.

Bu sonuç, bizim geleneksel memeli evrimi ve sınıflandırması anlayışımızı rahatsız edecektir. Örneğin; bu sonuç sucul yaşam için konvergent adaptasyonlar olarak düşünülen suaygırları ve balinaların bazı özelliklerinin muhtemelen paylaşılan türe-



Şekil 13.2 Balina ve diğer memeliler için filogenetik hipotezler Ağaç (a) Artiodactyla hipotezini göstermektedir: Balina ve yunuslar toynaklılar ile akraba olup, muhtemelen çifttoynaklılar (sığır, geyik, suaygırı, domuz, yabandomuzu ve develerin temsil ettiği) ile kardeş gruptur-lar. Bu türlerin dış grubu Perssodactyla (at ve gergedanlar) adlı toynaklılardandır. Ağaç (b) balina+suaygırı hipotezini göstermektedir. Bir istisna dışında (a) ile aynıdır: balinalara giden dal, balinaları suaygırlarını ile kardeş grup yapacak şekilde yer değiştirmiştir.

miş karakterler olduğunu söyleyecektir. Balina filogenetik ilişkileri konusunda yarışan bu düşünceleri nasıl sınarız?

Karakter Seçimi: Moleküller ve Morfoloji

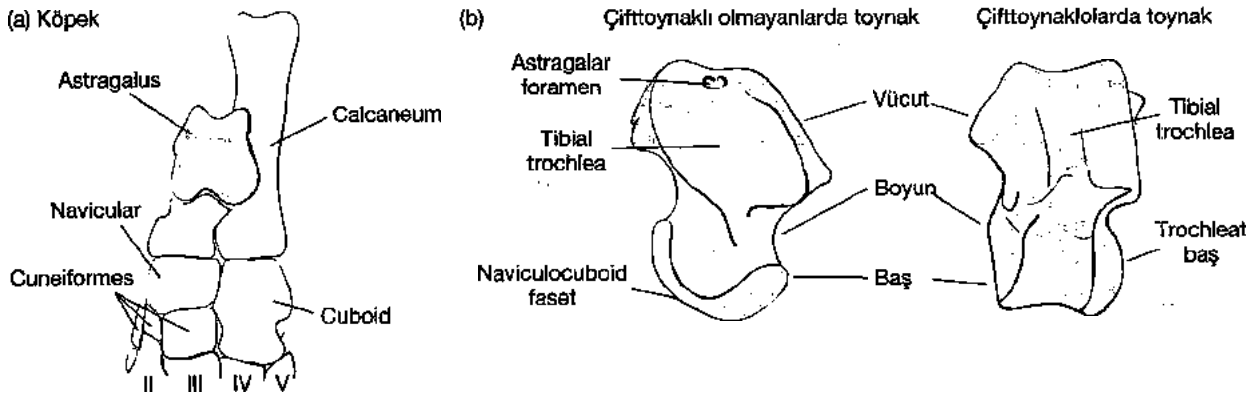
Her filogenetik analizin ilk işi veri olarak hangi karakterleri kullanacağını seçmektir. Diğer birçok filogenetik problem gibi, balina filogenisi de oldukça farklı iki karakter tipi kullanılarak çalışılmıştır: Morfolojik özellikler (özellikle iskeletin) ve moleküler özellikler (allozimler, DNA kesim bölgeleri, immünolojik benzerlikler ve özellikle de DNA dizilerini içeren). Morfolojik özellikler sadece müze koleksiyonlarında bulunan soyu tükenmiş türler ya da fosiller durumunda elzemdir. Veride homoplasiyi azaltmak için, çoğunlukla morfolojik benzerliklerin homolojisi, benzer yapıların embriyolojik orijinlerine bakmak yoluyla tayin edilebilir. Morfolojik karakterlerin sakıncası, bir grup tür için bir tek morfolojik karakteri kodlamanın iyi yetişmiş uzman bir taksonomist tarafından yavaş ve zahmetli bir çalışma gerektirebilmesidir.

Evrimsel ilişkileri çıkarsamada kullanıldıkları zaman morfolojik ve moleküler özelliklerin her birinin avantaj ve dezavantajları vardır.

Moleküler karakterler (özellikle DNA dizileri), başka avantaj ve dezavantajlara sahiptirler. Nükleotiler farklı genlerde hızlı bir biçimde neredeyse sonsuz sayıda kodlanabilirler ve moleküler biyologlar dizilerin zamanla nasıl değiştiğini öngören sofistike modeller geliştirmişlerdir. Ancak, moleküler benzerliklerdeki homoplasileri saptamak zor olabildiği gibi, DNA dizilerindeki karakterler sadece dört karakter durumuyla (A,G,C ve T) sınırlıdır. Verilerin bu farklı nitelikleri, çoğunlukla filogenetikçileri, evrimsel ilişkileri analiz ederlerken, mümkün olduğunca morfolojik ve moleküler karakterleri birlikte kullanmaya yöneltmektedir.

Tek Bir Morfolojik Karakterle Parsimoni

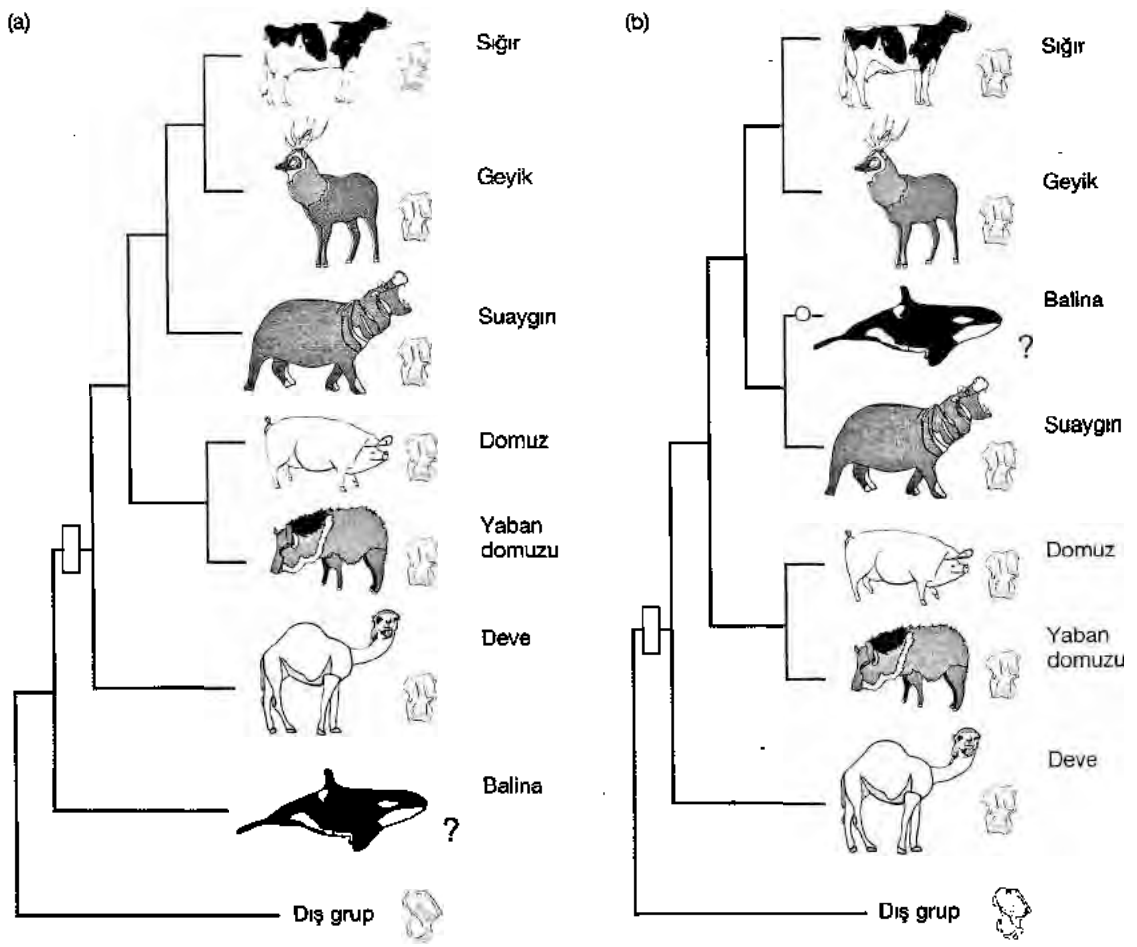
Toynaklılar, geleneksel olarak iki monofiletik taksona bölünmüştür; suaygırları, sığırlar, geyikler, domuzlar, zürafalar, antiloplar ve develer (Artiodactyla olarak adlandırılır) ile atlar ve gergedanlar (Perissodactyla olarak adlandırılır). Artiodactyla, bazı kafatası ve diş karakteristikleri ile, fakat en göze çarpan olarak da, astragalus olarak bilinen bilek kemiğinin şekli temelinde gruplandırılır (Prothero vd. 1988; Milinkovich ve Thewissen 1997). Bütün çifttoynaklılarda astragalus alışılmadık bir şekle sahiptir. Kemiğin iki ucu düz ve makara şekillidir (Şekil 13.3). Bu şekil, ayağın



Şekil 13.3 **Astragalus kemiği çifttoynaklı memelileri bir takson olarak tanımlar** (a) Astragalus (bu örnekte, köpekten) ayağın ileriye ve geriye doğru hareketi için etrafında döndüğü, bilekteki en yüksek kemiktir. II-V sayıları dört parmak kemiğini göstermektedir. Thewissen ve Madar (1999)'dan. (b) Bir çifttoynaklının (sağda) ve çifttoynaklı olmayan (solda) toynaklının astragalus kemiği. Çifttoynaklılarda, astragalusun her iki ucu makara-şekillidir. Schaeffer (1948)'den. Copyright © 1948 Evolution. Evolution'ın izniyle basılmıştır.

bileğin ucunda geniş bir yayda dönmesine izin verir ve çoğu çifttoynaklının uzun yürüyüş ve mükemmel koşma yeteneğine katkıda bulunur.

Paylaşılan bu türemiş karakter durumu, bazı morfologların suaygırı ve balinaların kardeş grup olabilecekleri düşüncesini reddetmelerinin bir nedenidir (Luekett ve Hong 1998). Bu açık mantık Şekil 13.4'de gösterilmiştir. Eğer suaygırı ve diğer çifttoynaklılar monofiletik bir grup oluşturuyorsa, Şekil 13.4a'da gösterildiği gibi makara-şekilli astragalus, sonradan bir değişim olmaksızın sadece bir kez evrimleşmiştir (karakter durumunda tek bir değişim). Diğer taraftan, eğer balinalar ve suaygırları kardeş grupsa, bu durumda Şekil 13.4b'de gösterildiği, gibi makara-şekilli astragalusun oluşması (bir evrimsel olay ya da adım) ve balinaya giden soy hattında bu sinapomorfinin kaybı söz konusudur. Bu karakter temelinde, balina + suaygırı hipotezi (Şekil13.2b), çifttoynaklı hipotezinden (Şekil 13.2a) daha az parsimoniktir; çünkü bilek kemiğinin evrimi fazladan bir adım gerektirir. Böyle bir sonuç, parsimoni temelinde filogenetik analizin kalbidir: olası alternatif ağaçlar karşılaştırılır ve en az evrimsel değişme gerektiren ağacın, verilen mevcut veri temelinde, en olası ağaç olduğu sonucuna varılır.



Şekil 13.4 Astragalus kemiğini filogenetik bir karakter olarak kullanma Makara-şekilli astragalus kemiğinin evrimi olası her filogenetik ağaç tarafından ifade edilen en az değişme sayısını bulmak yoluyla ortaya konulabilir. Artiodactyla hipotezinde (a), eğer makara-şekilli astragalus, pembe çizgiyle gösterilen noktada, bir kez evrimleşmişse en az değişmeyi ifade edecektir. Balina + suaygın hipotezinde (b), en basit yapılanma makara-şekilli astragalus kemiğinin bir kez evrimleştiği ve modern balinalara giden soy hattında kaybolduğu (mavi nokta ile gösterilmiştir) şeklinde olup, bilek morfolojisinde en az iki değişmeyi öngörmektedir. Balinalarda bilek olmadığı için karşılarında soru işareti vardır.

Balinalar ve suaygırlarını ilişkilendiren morfolojik özellikler tartışmalıdır.

Yaşayan balinalar bir bileğe sahip olmadıkları için, olası bir çifttoynaklı özelliği olarak balina astragalusunun şekli değerlendirmeye alınamaz. Ancak, bazı fosil balinalar arka üyelere sahiptirler (Gingerich vd. 1990). Johanna Thewnsen ve Sandra Mador (1999), en yaşlı archaeocete balinaları içeren aynı yatakta, fosil bilek kemikleri buldular ve bunları yaşayan ve fosil çifttoynaklıların bilekleri ile karşılaştırdılar. Makara şekilli astragalusa ait bazı özelliklerinin, gerçekten de archaeocete balinalarda bulunduğu sonucuna vardılar. Bu sonuç, balinaların bir çifttoynaklı atadan türediğini doğrulamaktadır. Ancak bu sonuç, bu kemiklerin kökenini sorgulayan ve bunların balinalara değil de başka bazı çifttoynaklılara ait olabileceğini ileri süren bazı morfologlarca katı biçimde eleştirilmektedir (Luckett ve Hong 1998; O'Leary ve Geisler 1999). Genel olarak, morfolojik özellikler, Artiodactyla hipotezini destekleme yönündedir (Luckett ve Hong 1998; O'Leary ve Geisler 1999).

Çoklu Moleküler Karakterlerle Parsimoni

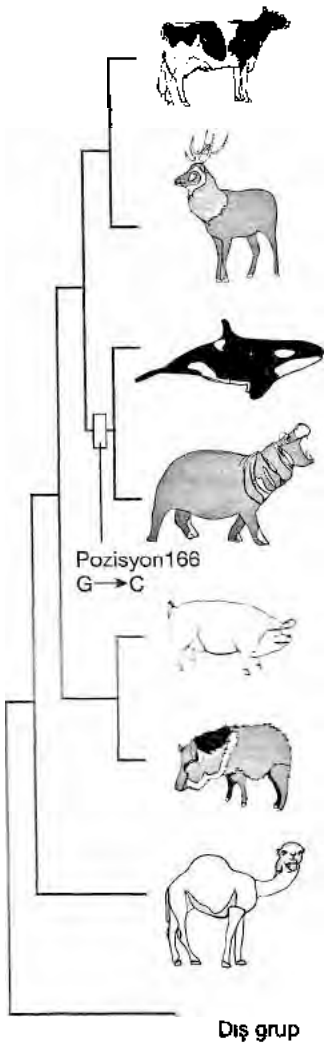
Bu parsimoni metodunu, özellikle de veri içerisinde homoplasi bulunmasının olası olduğu, çoklu karakterlerin analizine nasıl uygulayabiliriz? Cevap aldatıcı biçimde basittir. Her karakter bağımsız olarak değerlendirmeye alınır, olası her ağaç üzerine yerleştirilir ve karakter değişiminin en parsimonik modeli her ağaç üzerinde, her karakter için not edilir. Daha sonra, değişme sayısı her ağaçtaki karakterler için toplanır ve toplam değişim sayısı saptanır. Parsimoniye göre en iyi ağaç, tüm karakterler için en az karakter durum değişimini ifade eden ağaçtır.

John Gatesy ve meslektaşları (1999), balinaların diğer memelilerle akrabalıkları konusunda mevcut moleküler verileri derlediler. Dört balina ve bir suaygırını da kapsayan sekiz çifttoynaklı ve Perissodactyla'dan bir dış grup olmak üzere, bu sorunun yanıtı için kullanışlı bütün DNA dizisi verilerini bir veri setinde birleştirdiler. Bu veri seti analizleri güçlü biçimde, balina + suaygırı hipotezini destekledi ve bu moleküler karakter koleksiyonuna WHIPPO-1 veri seti adını verdiler (WHalehIPPO için).

Bu karakterlerden 60 tanesi WHIPPO-1 veri setindeki taksonların bir alt seti için Şekil 13.5' de gösterilmiştir. Bunlar, Gatesy'in beta-kazein olarak bilinen bir süt proteini geninin DNA dizisi karşılaştırmasında, 141-200 arası nükleotit yerlerine karşılık gelmektedir. Bir sonraki seksiyonda bir filogeni çıkarsamasında çoklu karakterlerin (bu örnekte nükleotitler) kullanılma yollarını göstermek için bu sekiz takson ve 60 karakteri kullanacağız.

Şekil 13.5'deki 60 karakterden 15'i iki ya da daha fazla taksonu gruplandırır. Sonuç olarak, bu pozisyonlar filogenetik bilgi içermektedir. Diğerleri değişken olmayan (örneğin 142. pozisyon tüm taksonlarda G'dir) ya da değişken fakat bilgi verici değildir (örneğin 192. pozisyon dış grup dahil tüm taksonlarda C olup sadece devede G'dir).

Parsimonik olarak bilgi verici karakterler, balina ve çifttoynaklılar arasında bir klad için destek sağlar. Örneğin, 162. pozisyon sığır, geyik, balina ve suaygırı dizinlerini kapsayan bir klad için bir sinapomorfi sağlar (bu pozisyonda C'ye sahip olan dış grup ve diğer tüm çifttoynaklı dizisinden farklı olarak hepsi bir T'yi paylaşırlar). Pozisyon 166, suaygırı ve balinaları kapsayan bir klad için (bu pozisyonda C bulunduran tek dizi) bir sinapomorfi (bu örnekte sadece bir tane) sağlar. Ancak, tüm bilgi verici karakterler aynı gruplamayı desteklemez. Pozisyon 177, sığır ve geyik dizisini hariç tutan balina, suaygırı, domuz ve yaban domuzunu kapsayan bir klad için sinapomorfi sağlar. Bu sinapomorfi, pozisyon 162 ile uyuşmazlık gösterir ve bu pozisyonlardan birinde çifttoynaklıların evrimsel tarihini yansıtmayan geriyedönüş ya da konvergens sonucu oluşmuş homoplasi bulunduğuna işaret eder. Çoğu durumlar-



	142	162 166	177	192
Sığır	AGTCCCCAAAGTGAAGGAGA	CTATGGTTCCTAAGCACAAG		GAAATGCCCTTCCCTAAATA
Geyik	AGTCTCCGAAGTGXAGGAGA	CTATGGTTCCTAAGCACGAA		GAAATGCCCTTCCCTAAATA
Balina	AGTCCCCAXAGCTAAGGAGA	CTATCCTTCCTAAGCATAAA		GAAATGCGCTTCCCTAAATC
Suaygırı	AGTCCCCAAAGCAAAGGAGA	CTATCCTTCCTAAGCATAAA		GAAATGCCCTTCTCTAAATC
Domuz	AGATTCCAAAGCTAAGGAGA	CCATTGTTCCCAAGCGTAAA		GGAATGCCCTTCCCTAAATC
Yaban domuzu	AGACCCCAAACCTAAGGAGA	CCGTTGTTCACAAGCGTAAA		GGAATGTCCTCCCCTAAATC
Deve	TGTCCCCAAAACTAAGGAGA	CCATCATTCCTAAGCGCAAA		GAAATGCCCTTGCTTCAGTC
Dış grup	AGTCCTCCAAACTAAGGAGA	CCATCTTTCCTAAGCTCAAA		GTTATGCCCTCCCTTAAATC

Şekil 13.5 Parsimoni analizi için dizi verisi Altı çifttoynaklı, bir balina (yunus *Lagenorhynchus obscurus*) ve bir tektoynaklının betakazein geninden (bir süt proteinini şifreler) 60 hizalanmış nükleotit dizisi. A,C,G ve T Gatesy vd. (1999)'in hizalamasındaki 141'den 200'e kadar olan homolog nükleotit pozisyonlarına işaret eder. X şüpheli nükleotit yerine kullanılmıştır. Bazı pozisyonlar aynı ya da bilgi verici değilken (mavi ile boyanan), diğer bazıları kladları tanımlayan sinapomorfiler sağlar (kırmızı ile boyanan). Bu filogeni nükleotit sinapomorfilerinin parsimoni analizinden elde edilmiştir. Bir sinapomorfi (166. pozisyon) balina ve suaygırlar kladını tanımlar. Bütün sinapomorfilerin birbirleriyle uyuşmadığına dikkat ediniz, bu durum nükleotitlerin evriminde bazı homoplasilerin ortaya çıktığına işaret etmektedir.

da, moleküler verideki homoplasinin keşfedilebilmelerinin tek yolu, diğer karakterlerin ve bunlardan elde edilen filogenilerin karşılaştırılmasıdır.

İlk önce, her ağaçtaki her karakter için karakter değişiminin en parsimonik yapılanmasını bularak, bu karakterlerden gelen bilgiyi alternatif filogeniler arasında seçim yapmada kullanırız. Daha sonra toplam karakter değişimi sayısını buluruz. Artiodactyla hipotezi için (Şekil 13.2a), Şekil 13.5'de gösterilen verinin bu ağaca uygulaması, 47 nükleotit değişimi gerektirir; aynı verinin balina + suaygırı hipotezine uygulanması ise sadece 41 değişiklik gerektirir. İki ağaç arasındaki bu farklılıklar Şekil 13.5'de gösterilen altı karaktere dayanmaktadır: nükleotit pozisyonu 151, 162, 166, 176, 177 ve 194. Bu karakterlerin her biri için balina + suaygırı hipotezi, Artiodactyla hipotezine göre daha az bir değişme gerektirir. Bir alıştırma olarak, bu altı karakterin her iki ağaç üzerinde en parsimonik yapılanmasını bulmaya çalışınız (Bi-

zim Şekil 13.4'de astragalus için yaptığımız gibi) ve kendinizi Şekil 13.2a'nın Şekil 13.2b'den gerçekten de altı adım daha uzun olduğu konusunda tatmin ediniz. Bu 60 karakter ve sekiz takson için, balina + suaygırı hipotezi Artiodactyla hipotezinden daha parsimoniktir ve bu nedenle tercih edilen ağaçtır.

Olası Ağaçlar Arasında Tarama

Şimdiye kadar kendimizi iki spesifik filogenetik hipotezi karşılaştırma ile sınırladık. Ancak, pratikte olası ağaçların gerçek sayısı çok daha fazla olup, amaç birçok olası ağaç topolojisini değerlendirmek ve en iyi olanı bulmaktır. Ortalama büyüklükteki bir çalışmada bile, olası ağaç topolojisi sayısı şaşırtıcı derecede fazla olacağı için bu zordur. Dört türün kapsandığı durumda, sadece dört farklı dallanma modeli mümkündür. Veri setine bir tür eklemek olası topoloji sayısını 13'den 15'e yükseltir. Altıncı bir takson için 105, yedinci için 945 ve Şekil 13.2' de gösterilen sekiz takson için 10 395 olası ağaç vardır. Ancak, günümüzde çalışmaların 50 takson içermesi adeta rutin hale gelmiştir. Bu durumda; akıl almaz sayıda fazla farklı ağaç olasıdır. Açıkçası, bu kadar çok alternatif ağaç şimdiye kadar yaptığımız gibi elle yapılamaz. Bu olası ağaçlar içerisinden en parsimonik olanını bulmak için, taramada üç farklı yaklaşım kullanılır.

Bir çalışmadaki takson sayısının göreli olarak az, tipik olarak 11'den az, olduğu durumlarda bütün olası ağaçları değerlendiren bilgisayar programlarını uygulamak mümkündür. Bu strateji tüketme taraması (exhaustive search) olarak adlandırılır. Bu yaklaşım, belli bir veri setinin ortaya koyacağı bütün optimal ağaçları bulmayı garanti ettiğinden kesin metot olarak da bilinir. Şekil 13.5'deki veri için tüm 10 395 ağacın tüketme taraması Şekil 13.2b'deki ağacın aynısı olan 41 adımlık tek bir en kısa filogeni verir. Bu Gatesy vd. (1999) tarafından sekiz dizi arasında bulunan dallanma modelinin aynısıdır ve balina + suaygırı hipotezini desteklemektedir.

Diğer yandan, orijinal WHIPPO-1 veri seti, 13 takson (üç başka balina dizisi dahil) ve yaklaşık 8000 moleküler karakter içermektedir. Bu veri setinin tüketme taraması aşırı yavaş olduğundan, Gatesy vd. (1999) olası ağaçlar içinde tarama için iki başka metot kullandılar. Bu metotlar bazı mantıksal ve matematiksel kısa yollardan yararlanırlar. Bu metotlar, tüm olası ağaç şekillerinden sadece bir kısmını, en parsimonik ağacı bulma olasılığını arttıracak biçimde araştırırlar.

DNA dizi verisi analizleri balina ve suaygırları arasında yakın bir akrabalığı destekler

Bu örnekte, her iki metot ta Şekil 13.2b'deki filogeni ile uyumlu en parsimonik iki ağaç oluşturmuştur. Tarama metotları arasındaki tutarlılık, balina ve suaygırları arasındaki yakın akrabalığın en parsimonik çözümü bulmada, tarama metotlarının yetersizliği ya da eksik araştırmasından kaynaklanan bir hata olmadığını göstermektedir.

Ağaçların Değerlendirilmesi

Birkaç (ya da tüm) olası ağaçları karşılaştırdıktan sonra, sormamız gereken soru: En parsimonik ağacın ne kadar iyi olduğudur? Özel olarak sorarsak, balina ve suaygırlarını birleştiren düğümün, veriler tarafından güvenilir biçimde desteklendiğinden nasıl emin olabiliriz? Bu ağaç, gerçekten, balinaların suaygırlarına kardeş grup olmadıklarını söyleyen ağaçtan önemli ölçüde daha iyi midir?

Birçok araştırmacı optimal ağaca yakın ağaç topolojilerini gözle inceler ve optimalden nasıl farklı oldukları üzerine tahmini bir yargıya varırlar. Eğer, optimale yakın ağaçlar, optimal ağaçtan sadece az bakımdan farklıysalar, en optimal ağacı grubun evrimi konusunda sonuca varmak için kullanmada daha güvenli olabiliriz. Buna ek olarak, bilgisayar programları çok sayıda ağacı değerlendirebilir ve optimale yakın bütün ağaçlarca desteklenen bir topolojiyi temsil eden bir uyumluluk ağacı yaratabilirler.

En tutumlu ağaçların güvenirlilik dereceleri istatiksel olarak da değerlendirilebilir (bkz. Bremer 1994; Swofford vd. 1996; Huelsenbeck ve Rannala 1997). Bu probleme yönelik yaklaşımlardan biri **seç-bağla testi (bootstrapping)** olarak adlandırılır. Seç-bağla testinde, bilgisayar mevcut veri setinden tekrarlı örnekleme yoluyla yeni bir veri seti oluşturur. Örneğin, çalışmada 300 baz çiftlik bir dizi bulunuyorsa, bilgisayar bu pozisyonlardan birini rastgele seçmek ve bunu yeni veri setinde ilk öğe olarak kullanmakla seç-bağla testine başlar. Daha sonra, rastgele seçtiği bir pozisyon, yeni veri setinin ikinci veri noktasını oluşturur (ikinci veri noktasının birincisinin aynı olma şansı 1/300'dür). Bilgisayar orijinal verinin rastgele bir örneklemesini temsil eden, 300 baz çifti içeren yeni bir veri seti oluşturuncaya kadar bu işleme devam eder. Sonra, bu yeni veri seti filogeniyi hesaplamak için kullanılır. Bu işlemi tekrarlamak suretiyle araştırmacı, yeniden örneklenmiş veri setinden oluşan ağaçlarda belli bir dalın açığa çıkma yüzdesini % 50, % 80 ya da % 100 şeklinde ortaya koyabilir. Seç-bağla tahmininde bir dal ne kadar çok kere açığa çıkarsa, bu dalın gerçekte var olduğu konusundaki güvenimiz artmaktadır. Eğer belli bir dal için seç-bağla desteği az ise, % 50'nin altında diyelim, araştırmacı genellikle ağacın bu kısmındaki dallanma modelini belirleyemediği sonucuna varacak ve bunun sonucunda da yayınladığı ağaçta bu dalı tek düğümden çok-çatallı (politomi) (belirsizlik noktası) olarak verecektir.

Seç-bağla testi belli bir ağaç üzerindeki dallardan hangilerinin diğerlerine göre daha iyi desteklendiklerini değerlendiren bir tekniktir.

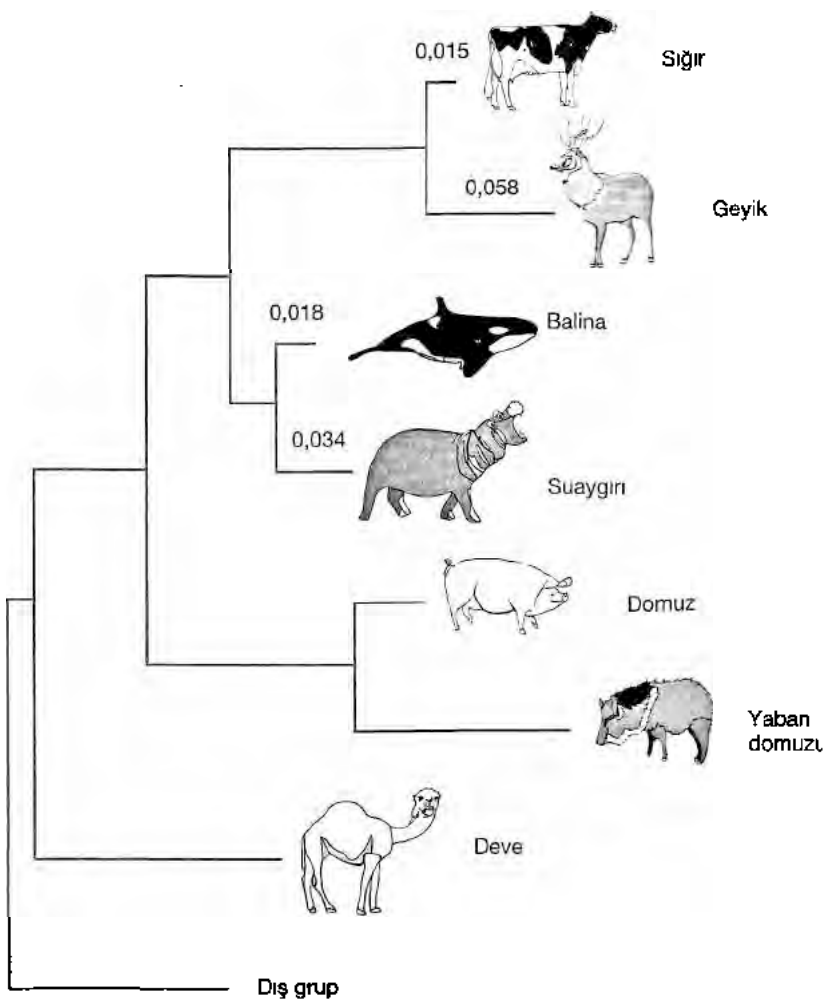
Seç-bağla yoluyla Şekil 13.5'deki veri örneklendiğinde, balina-suaygırı kladı için güçlü destek gözlenmektedir. Veri setinin 1000 örneğinin % 71'inde balina-suaygırı kladı görülmektedir (diğer dallanma düzenlenmelerin her birinden daha çok). WHIPPO-1 veri setindeki tüm moleküler karakter ve taksonlar analiz edildiğinde bu düğüm için seç-bağla desteği % 100'e ulaşmıştır (Hillis 1996). Bilinen filogenilerin bazı analizlerinde (araştırmacıların laboratuvarlarda yetiştirdikleri organizma populasyonlarını bölerek yakınlık derecesi bilinen soy hatları oluşturdukları durumlarda) seç-bağla desteğinin % 70 ya da daha büyük oluşu genellikle doğru filogeninin tanımlanması ile ilişkilendirilir (Hillis ve Bull 1993). Bu açıdan bakıldığında da balina ve suaygırları arasındaki yakın ilişki anlamlı olacaktır.

İkinci bir yaklaşım ise sade parsimoniden başka bir filogenetik metot kullanmaktır. **Maksimum olasılık (maximum likelihood)** ve **genetik uzaklık (genetic distances)** olarak bilinen böyle iki alternatif metot Kutu 13.2'de tanımlanmıştır. Bu metotlar, karakterlerin nasıl evrimleştikleri konusunda farklı varsayımlar ve en iyi filogeni araştırmasında benzer taksonları bir araya getirmede farklı metotlar kullanırlar. Oldukça farklı olan bu metotlar, aynı en iyi filogeni üzerinde anlaşırlarsa, bu durum en iyi ağacın gerçekten de bulunduğu konusunda bir dereceye kadar güven verir (Huelsenbeck ve Hillis 1993; Hillis vd. 1994). Çatıştıkları zaman, analiz edilen durumun ağaçları içerisinde en geçerli olanının seçilmesinde, hangi kriterlerin kullanılacağı üzerinde bir yargıya varmak durumunda kalırız. Benzer bir durumla, tamamen farklı veri setlerinden çıkarsanan ağaçları karşılaştırırken de yüz yüze kalırız. Farklı çalışmalardan elde edilen ağaçlar, yarışan tahminler olarak işlem görürler. Çatışmaları durumunda, araştırmacılar karakterleri homoplasiye daha az açık olduğu düşünülen ve daha büyük veri setlerinden hesaplanan ağaçlara daha fazla güvenirler.

KUTU 13.2 Parsimoniye alternatifler: Maksimum olasılık ve genetik uzaklık

Parsimoni metotlarının bir sakıncası bir araştırmacıya sunulan bütün bilgiyi kullanamamasıdır. Balina örneğinden hatırlanacağı gibi 60 nükleotit pozisyonundan sadece 15 tanesi parsimoni analizi için kullanışlıydı. Bilgiyi daha etkili kullanmak ve olası birçok ağaç içerisinden en iyi ağacı seçmede istatistiksel test-

	Sığır	Geyik	Balina	Suaygırı	Domuz	Yaban domuzu	Deve
Geyik	0,073						
Balina	0,150	0,197					
Suaygırı	0,148	0,197	0,053				
Domuz	0,264	0,270	0,197	0,217			
Yaban domuzu	0,340	0,412	0,266	0,287	0,129		
Deve	0,284	0,347	0,216	0,236	0,291	0,340	
Dış grup	0,306	0,340	0,241	0,261	0,311	0,306	0,210



Şekil 13.6 Kümeleme analizi için genetik uzaklık Bu tablodaki her öğe bir çift takson arasındaki genetik uzaklık olup, Şekil 13.5'deki dizi verisinden hesaplanmıştır. Alttaki filogeni, bu genetik uzaklığın kümeleme analizinden elde edilmiştir. Sığır ve geyik (mavi) ya da balina ve suaygırı (kırmızı) gibi, düşük genetik uzaklığa sahip takson çiftlerinin kardeş takson olarak gruplandıklarına dikkat ediniz. Dalların uzunluğu gruplar arasında beklenen nükleotit farklılığı miktarı ile orantılıdır (birkaç dal için sayısal olarak da gösterilmiştir).

KUTU 13.2 Devamı

ler kullanma olanağı yaratmak için, Joseph Felsenstein (1981) maksimum olasılık tahmini olarak bilinen yeni ve güçlü bir yaklaşım sundu.

Moleküler filogeniler için olasılık yaklaşımının temeli şu soruyu sormaktır: farklı tipteki nükleotit değişikliğinin açığa çıkma olasılıklarını tanımlayan bir matematiksel formül ve dal uzunlukları bilinen belli bir ağaç verildiğinde, bu belli DNA dizisi setini elde etme olasılığı nedir? Bu stratejiyi hayata geçirmek için, bir bilgisayar programı her ağaç topolojisini değerlendirir veya gözlenen verinin oluşturulması olasılığını hesaplar (verilen belirlenmiş bir karakter modeli altında). Eğer ağaç doğruysa her dalın oluşturulma olasılıkları toplamı, gözlenen verinin oluşturması olasılığını temsil eder. Bu olasılık ağaçların olasılığı olarak rapor edilir. Öyleyse, yarışan ağaç topolojilerinin kabul ya da reddi için kriter en yüksek olasılığı olan ağacı seçmektir. Maalesef, olasılık metotları hesaplamada yavaştırlar ve bu teknikle çok büyük veri setleri, daha hızlı parsimoni metotları kullanılarak yapıldığı kadar, kapsamlı analiz edilemezler.

Oldukça radikal bir yaklaşım, ayrık karakterler verisini (morfolojik bir özelliğin varlığı veya yokluğu ya da bir gendeki homolog bir bölgede bir nükleotidin kimliği gibi) bir uzaklık değerine dönüştürmektedir (Swofford vd. 1996). Örneğin, iki takson arasında nükleotit pozisyonu yüzdesi farklılıkları hesaplanabilir (% 10 farklılık, 100 baz başına ortalama 10 nükleotidin değiştiği anlamına gelir). Ayrık karakterlerin tek bir uzaklık ölçüsüne dönüştürülmesi, spesifik bilginin kaybı ile sonuçlanır, fakat taksonlar arasındaki toplam benzerlik derecesini ifade edebilir.

Olasılık metotlarında olduğu gibi, uzaklık analizleri de, araştırmacıların çoklu karakterlerden gelen bilgiyi iki takson arasındaki tek bir bütün uzaklığın ölçümüne çevirmek için bir karakter evrim modeli öngörmelerine gereksinim duyar. DNA dizileri için yaygın biçimde kullanılan bir formül, aynı yerdeki çoklu baz değişimleri ile transisyon ve transversiyon baz değişimlerinin frekansındaki farklılıkları düzeltir (Kimura 1980; Wakely 1996).

Uzaklık verisinden bir filogeni tahmini yapmak için, taksonları kümeleyen bilgisayar programları kullanılır; yani en benzer formlu sonuçlar arasında biri diğerine yakın bulunur. Taksonları kümelemeyi benzerlikler temelinde yapan bu genel stratejiye fenetik yaklaşım adı verilir (Sneath ve Sokal 1973). Tercih edilen ağaç, taksonlar arasında toplam mesafeyi en aza indirgeyen ağaçtır. Birkaç farklı kümeleme algoritması yaygın biçimde kullanılmakta olup, analiz edilen mesafenin doğası konusunda az ya da çok sınırlayıcı öngörülerde bulunabilirler.

Bu yaklaşıma bir örnek Şekil 13.6'da gösterilmiştir. Şeklin üst kısmında Şekil 13.5'deki diziler arasındaki genetik uzaklık çiftleri matrisi gösterilmekte olup, aynı pozisyonlardaki çoklu değişiklikleri ortaya koymak için geliştirilen bir formül kullanılarak hesaplanmıştır (Kimura 1980). Küçük genetik uzaklık ortak atadan yakın zamanda ayrılmaya ve yakın filogenetik ilişkiye işaret etmelidir. En küçük genetik uzaklığın balina ve suaygırı dizileri ve geyik ile inek dizileri arasında olduğuna dikkat ediniz. Ayrıca, bu dört dizi arasındaki genetik uzaklığın oransal olarak küçük olduğunu da not ediniz. Şeklin alt kısmı, kümeleme analizinin balina ve suaygırlarını bu genetik uzaklık temelinde kardeş takson olarak, sığır ve geyiği ise sonraki en yakın akrabaları şeklinde grupladığını göstermektedir.

Karakter Çatışmasının Çözümlenmesi

Balina filogenisi için morfolojik ve moleküler karakter analizleri sonuçlarını karşılaştırmakla işe başlıyoruz. İki sonuç setinin güçlü bir uyuşmazlık içinde olduğu gözlenmektedir. Gatesy vd. (1999), morfolojik ve moleküler verilerin ikisini de tek bir analize koymaya giriştiler; ancak fosil taksonların mevcut zengin morfolojik karakterlerini analize koyabilmek için bütün moleküler karakterleri kayıp olarak kodlamak gerektiğini gördüler. Buna benzer durumlarda ne yapmak gerekir? En ihtiyatlı hareket daha fazla veri için beklemektir. Örneğin, daha iyi fosil örneklemesi balinaların suaygırlarıyla gruplanmasını destekleyebilecek (ya da diğer çifttoynaklı soy hatları ile) yok olmuş çifttoynaklı ve balinalarda karakter durumlarını açığa çıkarabilir. Diğer yandan, daha büyük bir çifttoynaklı grup için moleküler veriler, belirle-

nen karakter durum değişimi sıralamasında değişiklik meydana getirebilir ve böylece balinaları çifttoynaklılar içerisinden çıkarmayı destekleyebilir.

"Mükemmel" Bir Filogenetik Karakter?

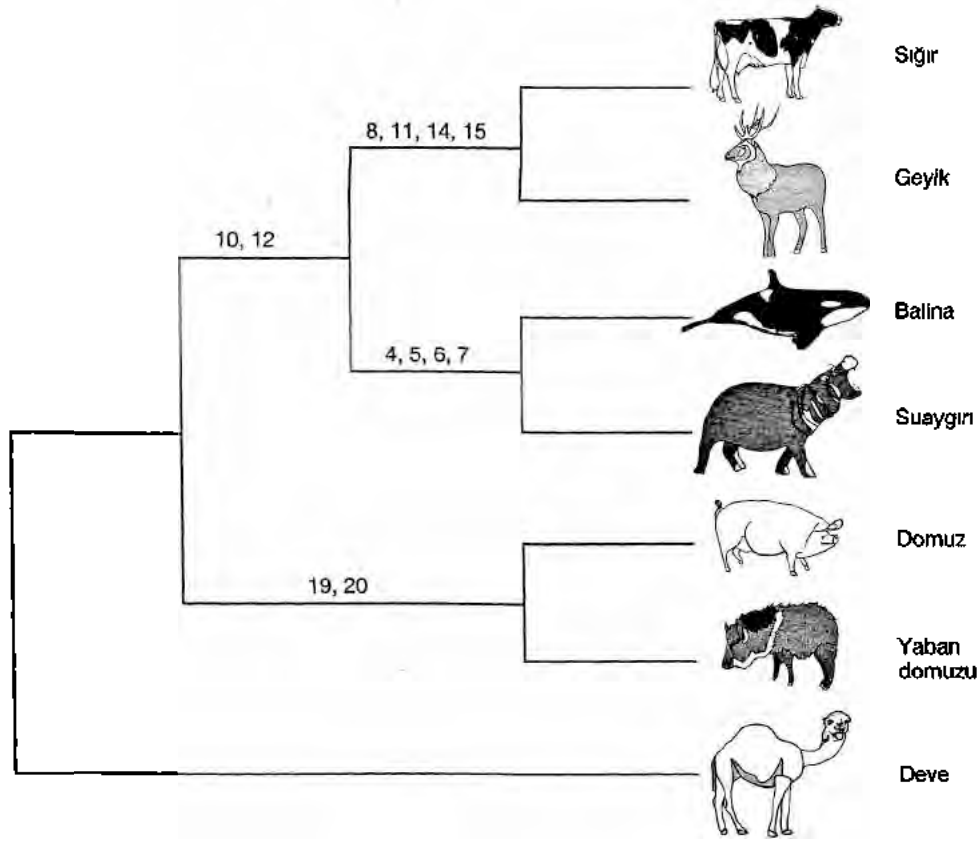
Balina-çifttoynaklı probleminde olduğu gibi, geçen zamanın filogenetik problemlerin çözümüne yardımcı olma eğiliminin bir yolu, yeni çeşit moleküler karakterlerin keşfidir. Yakın zamanda yeni ve potansiyel olarak ideal bir moleküler karakter balina filogenisi problemine uygulanmıştır (Milinkovich ve Thewissen 1997). SINE'ler ve LINE'ler (serpiştirilmiş kısa elementler ve serpiştirilmiş uzun elementler), kendilerini bazen konak genomunda yeni yerlere sokan parazit DNA dizileridirler. İki farklı konak genomundaki bir homolog pozisyonda belli bir SINE ve LINE'nin varlığı ya da yokluğu filogenetik sonuç çıkarmada bir özellik olarak kullanılabilir. Taşınma (transpozisyon) olayları (dizinin kendini konak genomunda yeni bir yere yerleştirmesi) göreli olarak nadirdir ve böylece iki bağımsız konak soy hattında iki homolog SINE'nin konak genomlarında tamamen aynı yere girmeleri olası değildir. Bu tür konvergens olası olmakla birlikte, gerçekleşme olasılığı oldukça düşüktür. Sonuç olarak, SINE ve LINE karakterlerinde konvergens nadir olmaktadır. Atasal karaktere geridönüş de olası değildir, çünkü SINE ya da LINE'nin delesyonu serpiştirilmiş elementin kaybıyla birlikte konak genomunun bir kısmının kaybı olarak saptanabilir. SINE ve LINE genetiğinin bu özelliği, bir filogenetikçinin SINE veya LINE'nin atasal yokluğu ile bu elementlerin ikincil olarak kaybı arasındaki farkı söylemesine olanak verir. Eğer konvergens ve geriyedönüşler nadir ya da tanımlanabilir iseler, homoplasi SINE veya LINE benzerliğinin muhtemel olmayan bir kaynağıdır. Homoplasi olmadığından SINE ve LINEler, bazı filogenetik ilişkiler için kusursuz (fakat muhtemelen mükemmel değil) bir kavrama verebilmektedir.

Balina durumunda olduğu gibi. Çifttoynaklılar ve balina genomundaki serpiştirilmiş elementler balina + suaygırı filogenetik hipotezinin sınanmasında Masato Nikaido ve meslektaşları (1999) tarafından kullanılmıştır. Yirmi farklı SINE veya LINE insersiyonu analiz etmiş ve hiç homoplasi bulamamışlardır! DNA dizisi analizine dahil edilmiş aynı taksonların temsilcileri için Şekil 13.7'de gösterilen SINE ve LINE varlığı/yokluğu veri matrisine dikkatlice bakınız. Her lokusta bir elementin varlığı ya da yokluğundaki varyasyon, filogenideki bir kladla tamamen eşleşmektedir. Bu filogeni, dizi analizi ile elde edilen filogeninin aynısıdır. Dört farklı insersiyon sadece balina ve suaygırında gözlenmektedir. Şekil 13.5'teki DNA dizisi karakterlerinin aksine SINE ya da LINE karakterlerinin hiçbiri birbirleriyle çatışma halinde değildir. Bu durum, Chiappe (Şekil 13.1) tarafından Mezozoyik kuş kladını tanımlamakta kullanılan sinapomorfiler modeliyle benzerdir. SINE veya LINE'nin varlığının paylaşılması balina filogenisine mükemmel bir pencere açar ve balina ve suaygırlarının yakın akraba olduklarına işaret eden dizi çalışmalarından çıkan sonucu güçlü bir biçimde destekler.

13.3 Soruları Cevaplamak İçin Filogenilerin Kullanımı

Bu bölümün ilk iki seksiyonu filogeni çıkarsamasının metotları üzerine odaklandı. Bu analizden alınacak ana mesaj, evrimsel ilişkiler araştırılırken amaç için hangi verinin uygun olduğu ve nasıl analiz edilmeleri gerektiği konusunda dikkatli bir seri karar gerektirdiğidir. Şimdi ilginç soruları cevaplandırmak için evrimsel ağaçların nasıl kullanıldığı konusuna dönüyoruz.

Lokus	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Sığır	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Geyik	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	?	1	1	0	0
Balina	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0
Suaygın	0	?	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0
Domuz	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	1
Yaban domuzu	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1
Deve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Şekil 13.7 Neredeyse mükemmel filogenetik karakterler! Bu tablo altı çifttoynaklı ve bir balina (bir tür gagalıbalina, *Berardius bairdii*) genomundaki 20 lokusta bir SINE ya da LINE'nin varlığını (1) veya yokluğunu (0) göstermektedir. Soru işaretleri (?) bazı taksonlarda bulunamayan lokusları göstermektedir. Veri seti Nikaido vd. (1999)'dan alınmıştır. Filogenetik ağaç bu 20 karakterin parsimoni analizinden elde edilmiştir. Lokus 4-7'de dört retropozon insersiyonu, balina ve suaygınları kladını tanımlar. Hiçbir insersiyon, bu gruplar arasındaki ilişki konusunda çelişkili bilgi vermemektedir. Diğer bir deyişle, karakterlerde hiçbir homoplasi yoktur.

Evrimsel ağaçların tahmini ve yorumlanmasını temel alan araştırma programları hızla çoğalmaktadır (Hillis 1997). Bu bölümün kalan kısmında amacımız, filogenetik düşünme için uygulama çeşitliliğini örneklemektir. Bu tartışma Bölüm 14'ten 16'ya kadar olan yaşam tarihini gözden geçirmek için bir basamak oluşturacaktır.

Değişim Hızı: Hawaii Meyve Sineklerinin Çeşitlenmesi

Yaşam tarihi konusunda en temel bazı sorularımız büyük olayların ne zaman ve ne kadar hızlı açığa çıktıkları ile ilgilidir. Bölüm 15'de, fosil kayıtlardan yaş tayini yapılmış olayları tanıtmaktayız. Burada ise, bir proteinin farklılaşma oranı üzerine olan veriyle, bu verinin önemli bir olayın zamanını bulmak için evrimde nasıl kullanıldığına bakacağız.

Hawaii takımadalarına endemik 500'den fazla meyve sineği türü, tüm türleşme dizisinin ve farklılaşma olaylarının bilindiği en olağanüstü örneklerin başında gelir.

En eski ada olan Kauai, 5-6 milyon yaşında olup türleşmenin olağanüstü hızlı olduğuna işaret eder. Ancak, moleküler verilerden tahmin edilen ayrılma zamanı çok farklı bir görüş önerir (Kutu 13.3 moleküler veriden ayrılma zamanının nasıl hesaplandığını, yani moleküler saat olarak bilinen fenomeni açıklar).

Meyve sineklerinin Hawaii takımadalarını ilk kez ne zaman işgal ettiklerini belirlemek için, Stephen Beverly ve Allan Wilson (1985), bir seri Hawaii sinekleri ve

KUTU 13.3 Moleküler saat

Bir filogeninin birçok alanda (ve organizmaların evrimi konusunda birçok soruda) kullanılabilmesi, evrim çalışan biyologlar için belli evrimsel olaylar ya da taksonomik grupların yaşı hakkında soru sormalarında ilham kaynağı oldu. Fosiller, bir filogenideki kladların yaşlarının doğrudan minimum tahminini verirler. Ancak, eğer filogenetik analiz için kullanılan karakterlerin kendilerinin, saat benzeri bir düzenlilikte evrimleştikleri gösterilebilirse, bu durumda bir ağaç düğümlerinin yaşları, fosil kayıtlardan elde edilen doğrudan gözlemlere gerek kalmaksızın, karakter değişme sayısı ya da miktarından tahmin edilebilir. Moleküler saat olarak anılan bu hipotez Emile Zuckerkandl ve Linus Pauling (1962) ile ortaya çıkmış ve 1970 ve 1980'li yıllar boyunca Allan Wilson'un laboratuvarından bir seri makale ile desteklenmiş ve geliştirilmiştir (bkz. Wilson 1985). Daha sonra, moleküler evrimin nötral teorisi (bkz. Bölüm 18), belli nükleotit değişmelerinin mutasyon oranına eşit bir oranda birikmeleri beklentisi için teorik bir temel sağlamıştır. Eğer bu mutasyon oranı zaman içinde fazla değişmez ise iki takson arasındaki nötral moleküler değişmelerin sayısı, en yakın ortak atalarının yaşına oranlanabilir. Moleküler veriden elde edilen moleküler bir filogenideki düğümlerin yaşlarını hesaplama ihtimali kendi başına görkemli bir çağrıya sahiptir. Düşünce, fosil kayıtlardan ayrılma zamanları bilinen grupların moleküler farklılaşma oranlarını hesaplamak ve daha sonra bu kalibrasyonu kullanarak, fosil kayıtları bulunmayan grupların ayrılma zamanlarının yaşını saptamaktı.

Belli bir moleküler saat ne kadar hızlı çalışır? Eldredge Bermingham ve Harilaos Lessios (1993), örneğin, Panama kıstağının her iki yanında bulunan deniz yıldızlarının iki kardeş grubundaki mitokondrial DNA (mtDNA) dizileri farklılaşmasını hesapladılar. Kuzey ve Güney Amerika arasındaki bu kara köprüsü, bu populasyonları yaklaşık 3 milyon yıl önce ayırdığı için yazarlar dizi farklılaşma miktarını mutlak zaman için kalibre edebildiler. Deniz yıldızlarında protein kodlayan bir genin her milyon yıl için yaklaşık % 1.8 ila % 2.2 arasında bir farklılaşma gösterdiğini —memelilerin mtDNA dizisi farklılaşma oranına oldukça yakın— buldular (Brown vd. 1979). Benzer mtDNA kalibrasyonu kelebeklerde (Brower1994) ve kazlarda da (Shields ve Wilson 1987) yapılmıştır.

Sonunda benzer bir çok saatin çok da güvenilir olmadığı ortaya konuldu. Nancy Knowlton ve meslektaşları (Knowlton vd. 1993; Knowlton ve Weigt 1998), benzer mtDNA dizisi verisi yanında gürültücü karideslerin (Cins *Alpheus*) kardeş tür çiftleri için allozim verilerin de incelediler. Bu karidesler de birbirlerinden Panama Kara Köprüsü ile ayrılmışlardır. Aynı örneği vikaryans olayı ile bir türleşme çalışması olarak Bölüm 12'de tartışmıştık. Knowlton ve meslektaşları, kardeş tür çiftlerinin genetik farklılıklarında geniş ölçüde çeşitli olduklarını buldular. mtDNA için genetik farklılıklar, *Alpheus* tür çiftlerinde allozim farklılıkları ile korelasyon gösterdiği için, tür çiftleri arasındaki varyasyon, bazı çiftlerin yükselen kara köprüsünün her iki tarafında deniz yolunun son kapanışından önceki 15 milyon yıla kadar dayanan sürede izole olduklarından, açığa çıkmıştır. Knowlton, Panama Kara Köprüsü veya diğer biyocoğrafik olayları kullanan diğer birçok çalışmanın dizi farklılıklarına dayanan ayrılmalar için zayıf tahminler sağladıkları sonucuna varmışlardır. Bu durum biyocoğrafik olayların yaşının, organizma soy hatlarının birbirlerinden ayrılma ve kendi aralarında üremeyi durdurma gerçek zamanları ile, yakın eşleşme göstermemelerinden dolayıdır. Saat benzeri moleküler evrimden diğer sapmalar, mutasyon oranındaki varyasyonlardan (Martin vd. 1992; Martin ve Palumbi 1993) ya da nesil zamanından (Martin ve Palumbi 1993; Hillis vd. 1996) kaynaklanabilir. Benzer problemler nedeniyle, araştırmacılar filogenileri yorumlamak için moleküler saat kullanma konusunda temkinlidirler (Hillis vd. 1996).

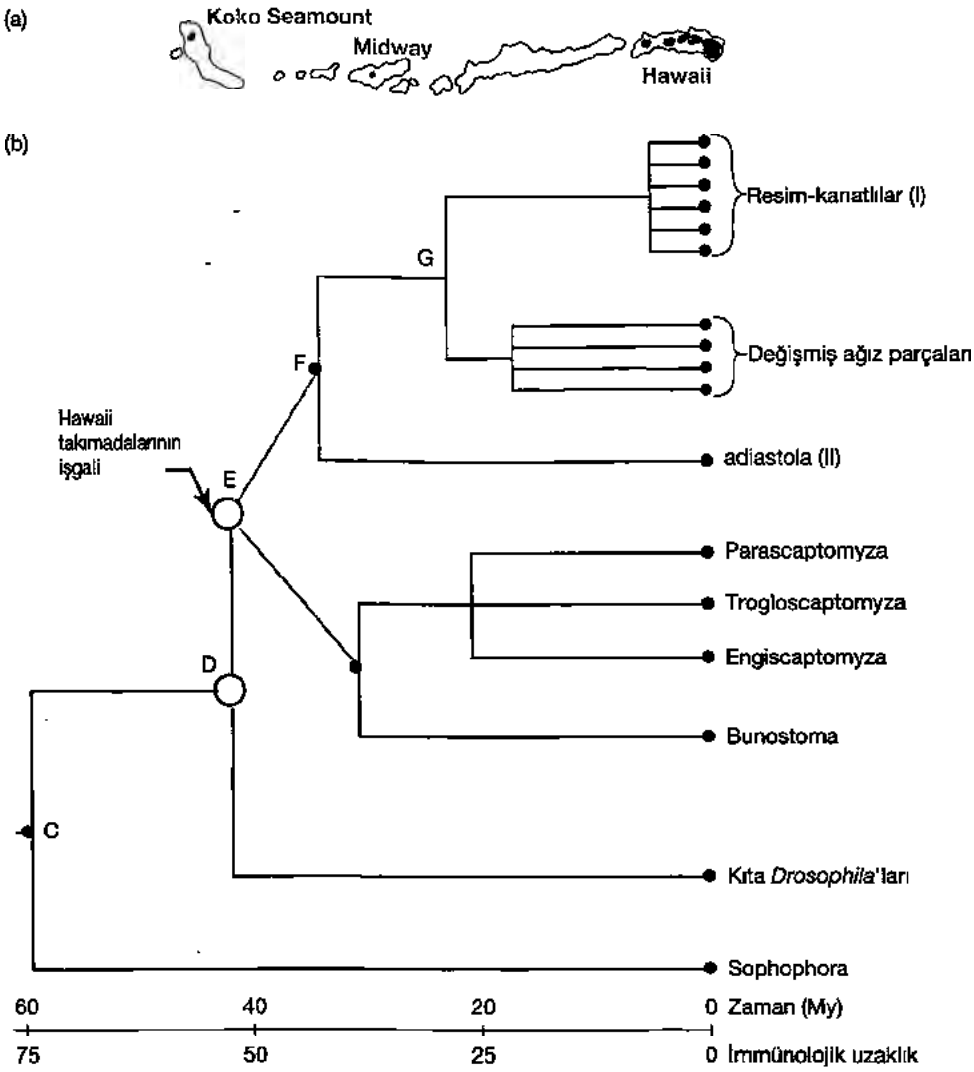
dışgrup türlerinde larval hemolenf proteininin (LHP) hangi oranda farklılaştığını hesapladılar. Bu veriyi Hawaii sinekleri ile dışgrup türlerinin filogenisini bulmak için kullandılar (Şekil 13.8). Beverly ve Wilson (1984), LHP'nin evrimleşme *oranını* da, ayrılma zamanları hali hazırda bilinen diğer sinek grupları arasında gözlenen LHP farklılığını karşılaştırmak yoluyla hesaplayabildiler. Diğer bir deyişle, sinek LHP'si için bir moleküler saat kalibre edebildiler (bkz. Kutu 13.3). Bu Hawaii sinekleri filogenetik ağacındaki her bir önemli düğümün yaşını belirlemelerine izin verdi. Analiz sansasyonel bir sonuca işaret etti: Hawaii sinekleri arasında LHP farklılığının miktarı (ayrılma yaşları bilinen sinekler arasındaki LHP farklılığının karşılaştırılmasıyla) Hawaii sineklerinin ilk defa takımadaları 42 milyon yıl kadar önce işgal ettiklerini gösterdi. Bu zaman mevcut Hawaii adalarının oluşumlarından çok daha önceki bir zamandır.

Bu nasıl olabilir? Bölüm 12'de, Hawaii adalarının Pasifik plakası altındaki sıcak bir noktadan oluştuğunu, sinek türleşmesi tartışmamızı hatırlayınız. Bu volkanik adalar oluşumlarından sonra kuzey ve batı yönünde sürüklenmiş ve giderek aşınarak en sonunda deniz dağları olarak bilinen su altı dağlarına dönüşmüşlerdir. Bölüm 2'de tanıtılan radyometrik yaş tayini teknikleri kullanılarak bu zincirdeki birçok yer oluşumu zamanı, eskiden yeniye bir sırayı doğrulayan biçimde belirlenmiştir. Şekil 13.8'de ada oluşumunun bu fotoğrafi sinek filogenisi, LHP farklılaşma verisi ve moleküler saatin belirlediği zamanla uyuşmaktadır.

Jeolojik, filogenetik ve saat verisi birlikte ele alındığında, "genç ada, yaşlı sinekler" paradoksuna mantıksal bir çözümleme sunar. *Drosophila*, Hawaii zincirini ilk kez, Koko deniz dağları olarak bilinen adalar sıcak noktanın üstündeyken işgal etmiştir. Daha yaşlı adalar aşınıp yeni adalar oluştukça, bu sinekler eski kara oluşumlarından yenilerine geçmişlerdir. Hawaii sinekleri için bu "yaşlı orijin" hipotezi, şimdi araştırmacılar tarafından farklı gen dizileri ve bağımsız saat kalibrasyonları kullanılarak doğrulanmıştır (bkz. DeSalle ve Hunt 1987). Bunun aksine, Hawaii çekirgeleri sadece şu anda mevcut ada grubu üzerinde yayılmışlardır (Shaw 1996).

Kladların Yaşı

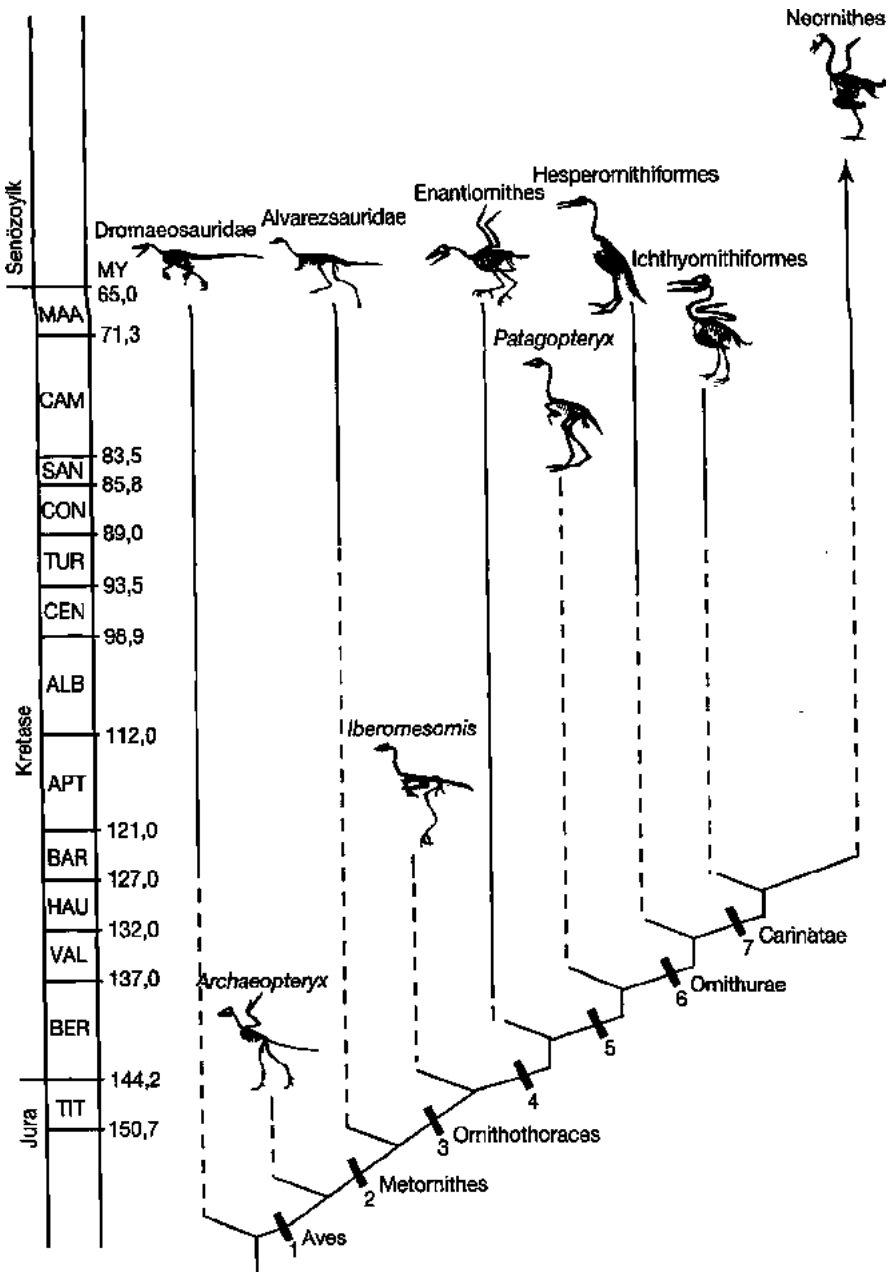
Bir soy hattının orijin ve ömrü, fosil kayıtlarda iyi belgelendiği zaman bir filogenideki dallanma noktaları, doğrudan mutlak zaman cetveli ile eşleştirilebilir. Filogenetik ve jeolojik bilginin bu kombinasyonu bazı şaşırtıcı sonuçlara yol açabilir. Luis Chiappe (1995), fosil kayıtların yaşından yararlanarak Mezozoyik'e ait kuş grupları kladogramının zaman cetvelini oluşturabildi (Şekil 13.9). Zaman bilgisini eklemek bu filogeninin yorumunu zenginleştirmiştir. Birkaç büyük kuş soy hattının 65 milyon yıl önce, Kretase-Tersiyer sınırındaki kitlesel yokoluş olayında ortadan kalktıkları açıktır. Daha ilginç olanı ise, dallanma modeli ile kronolojinin her olayda yalın biçimde eşleşmediğidir. Şekil 13.9'daki ağaca yeniden bakınız. *Archaeopteryx* ve Enantiornithes olarak bilinen grup için ortaya konulan erken yaşlar, dal 1-4'ü zamanın derinliklerine yerleştirme zorunluluğunu dikte ettirir. Ancak, türemiş gruplar olan Dromaeosauridae, Alvarezsauridae ve *Iberomesornis* cinsi için bu kadar yaşta fosil materyal bulunamamıştır. Dal 5-7'nin erken Kretase'ye yerleşimi de şaşırtıcıdır, çünkü bu yaşta fosil materyal henüz bulunmamıştır. Durum şudur; bu ağaç üzerindeki birçok dal mevcut fosil kayıtlarının işaret ettiğinden çok daha uzun olmak zorundadır (yani zaman boyutunda çok daha gerilere gitmek zorundadır). Öyle ise kladogram güçlü bir öngörüde bulunmaktadır: Bu üç fosil taksonun daha eski temsilcileri eninde sonunda bulunacaklardır. En azından bir durumda, bu öngörü doğ-



Şekil 13.8 Genç adalar, yaşlı sinekler Bu diyagramda kısım (a) Hawaii takımadalarının karasal oluşum yaşlarını, şeklin altında gösterilen mutlak zaman cetveline karşılık gelecek şekilde göstermektedir. Adalar siyahla, denizaltı yapıların uzantıları bejle gösterilmiştir. Meyve sineklerinin filogenisi, kısım (b), larval hemolenf proteinleri (LHP) arasındaki genetik uzaklığın kümelenmesine dayanmaktadır. Dal uzunlukları, LHP farklılaşmasının moleküler saat kalibrasyonu, şeklin altındaki mutlak zaman cetveline uyacak şekilde ölçülendirilmiştir. Sağ tarafta "Resim-kanatlı" dan "Bunostoma"ya kadar olan isimler, Hawaii meyve sinekleri alt gruplarına işaret etmektedirler. Sophophora olarak bilinen dışgrup, yaygın ev meyve sineği, *Drosophila melanogaster* ile temsil edilmektedir. Bu durumda, E düğümü Hawaii adalarını ilk işgal eden atasal populasyonu temsil etmektedir. Beverly ve Wilson (1985)'den.

Bazı düğümlerin politomiler olarak rapor edildiğine (örneğin, resim-kanatlı grup içindeki türler arasında) dikkat ediniz. Dallanma noktaları LHP uzaklığı temelinde ayırt edilememiştir. Ayrıca, resim-kanatlı grubun son 5 milyon yılda, sadece bugün mevcut Hawaii adalar grubunda çeşitlendiğine dikkat ediniz.

rulanmış olabilir. Xing Xu ve meslektaşları (1999), Çin'den erken bir Kretase dromaeosauridi bulmuş ve tanımlamışlardır. Keşifleri dromaeosaurid fosil kayıtlarını, Chiappe'nin filogenisi temelinde ön görülen yaşa yakın zamana götürmektedir.

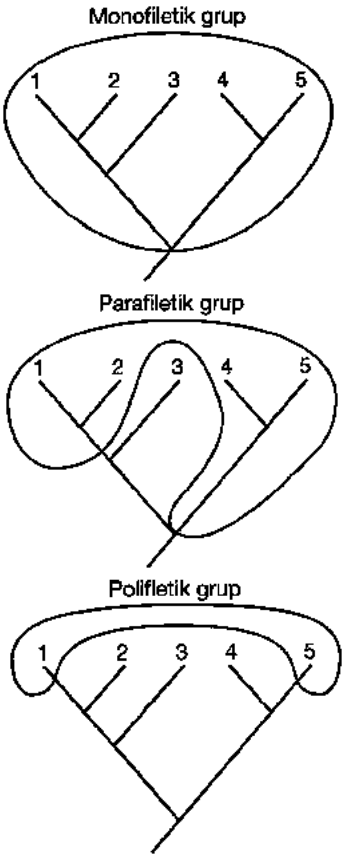


Şekil 13.9 Zaman ölçekli bir fosil kuşlar filogenisi Bu ayrılma zamanları ve dalların ömürleri üzerine ek bilgiler yansıtmak için değiştirilmiş, Şekil 13.1'de verilen kladogramın aynısıdır. Bu diyagramın solundaki zaman cetveli, bu filogenide ortaya konulan olayların mutlak yaşını zaman ya da devir ve çağ olarak vermektedir. Her taksona giden tam vertikal dallar soy hatlarının ara evre fosilleri bulunanlarını; kesik çizgili dallar ara evre fosilleri henüz bulunamayanları temsil etmektedir. Chiappe (1995)'den.

Yaşam Çeşitliliğinin Sınıflandırılması

Bölüm 12'de tanıtılan filogenetik tür kavramı, evrimsel bir ağaç üzerinde her bir ucu işgal eden her populasyonu farklı bir tür olarak kabul eder. Cins, familya, takım ve sınıf gibi yüksek taksonlar düzenini nasıl organize etmemiz gerektiği konusunda filogenetik düşüncenin söyleyecek sözü nedir?

Geleneksel sınıflandırma organizmaları benzer özelliklerine göre gruplandırır. Bu **fenetik** bir yaklaşım olarak bilinir. Bunun aksine filogenetik şema, organizmaları sınıflandırmak için evrimsel ilişkileri temel alır. Filogenetik sistematik, isimler ve kategorilerin gerçek dallanma olayları sırasını yansıtan bir şekilde, sınıflandırma sisteminin ağaç temelli olması gerektiğini savunur. Bu görüşe göre, sadece bir ortak



Şekil 13.10 Monofiletik, parafiletik ve polifiletik gruplar Taksonomik gruplar monofiletik, parafiletik veya polifiletik olabilirler. Monofiletik gruplar, ya da kladlar, ortak bir atanın bütün türevlerini içerirler. Parafiletik gruplar ortak bir atanın bazı, fakat hepsini değil, türevlerini içerirler. Polifiletik bir gruplama bütün taksonların en yakın ortak atasını içermez.

- Kladistik sınıflandırmada sadece monofiletik gruplara isim verilebilir. Aksine, geleneksel taksonomik şema zaman zaman polifiletik ve parafiletik gruplara da isim verir.

atanın bütün türevlerini (=döllerini) içeren **monofletik gruplar** isimlendirilir (Şekil 13.10).

Fenetik ve filogenetik adlandırma sistemleri çoğunlukla aynı sonuca varmakla birlikte, çatışma yaratabilirler (bkz. Schwenk 1994). Balina ve toynaklılar arasındaki ilişki birçok günümüz örneğinden bir tanesidir. Kladistik bir sınıflandırma balinaları Artiodactyla içinde (Şekil 13.5), bunları da Mammalia içinde bir alt grup olarak yerleştirecektir. Bu durumda geleneksel memeli sınıflandırmasından önemli ayrılık, Cetacea'nin bir yüksek düzey takson olmaktan, düşük düzey bir gruba (muhtemelen suaygırlarına akraba bir alt familyaya) indirgenmesi olacaktır.

Filogenetik sistematik, taksonominin klasik yaklaşımından önemli bir felsefi kopmayı temsil eder (de Querioz ve Gauthier 1992; Simpson ve Cracraft 1995). Artan sayıda taksonomist ve sistematikçi, filogenetik bir sınıflandırma oluşturmayı amaç edinerek, geleneksel fenetik şemayı bütünüyle elden geçirme çağrısı yapmaktadırlar (bkz. Pennisi 1996). Filogenetik bir isimlendirme şeması hali hazırda DNA dizilerinin elektronik veri tabanı olan GenBank gibi önemli forumlarca uygulamaya sokulmuştur. Ancak organizma ile çalışan bazı biyologlar buna katılmamaktadır. Örneğin, balina uzmanları, grupları isimlendirmek ve düzenlemek için katı bir filogenetik şemanın, balina ve diğer çifttoynaklılar arasındaki birçok önemli işlevsel ve ekolojik farklılığı yadsıyacağı için karşı çıkabilirler. Toynaklılar ile çalışan uzmanlar da balinaları Artiodactyla içerisinde sınıflandırmanın geri kalan çifttoynaklılar (balinalar hariç) arasında bulunan yapı birliğini azaltacağı için karşı çıkabilirler.

Birlikte evrim (Coevolution)

Birlikte evrim, türler arasında karşılıklı adaptasyonla sonuçlanan etkileşimler için şemsiye bir terimdir. Bu araştırma alanını Bölüm 8'de preadaptasyon, mutualizm ve parazitizmi tartıştığımız zaman tanıtmıştık. Burada, filogenetik düşünmenin birlikte evrim çalışmalarında nasıl kullanılacağını tanıtacağız. Odaklanacağımız sistem mantar yetiştiren karıncalardır.

Attini tribusundaki 200 karınca türü Yeni Dünya tropiklerinde baskın herbivorlardır. Bu grup, yapraklardan parçalar keserek yuvalarına taşıyan yaprak-kesen karıncaları içerir. Orada, yaprak materyalini yer altı bahçelerinde mantar yetiştirmek için substrat olarak kullanırlar. Mantarlar hasat edilir ve karınca kolonisi için birincil besin kaynağı olarak kullanılır. Karınca ve mantarlar arasındaki bu simbiyoz, ya da karşılıklı yarara dayanan ilişkinin 50 milyon yaşında olduğu düşünülmektedir. Bu zaman tahmini, Attini karıncalarının fosil kayıtlarda ilk rastlanmasına dayanmaktadır. Ayrıca bu ilişki zorunludur: Bildiğimiz kadarıyla simbiyotik karınca ya da mantar türlerinin hiç biri diğeri olmaksızın yaşayamaz.

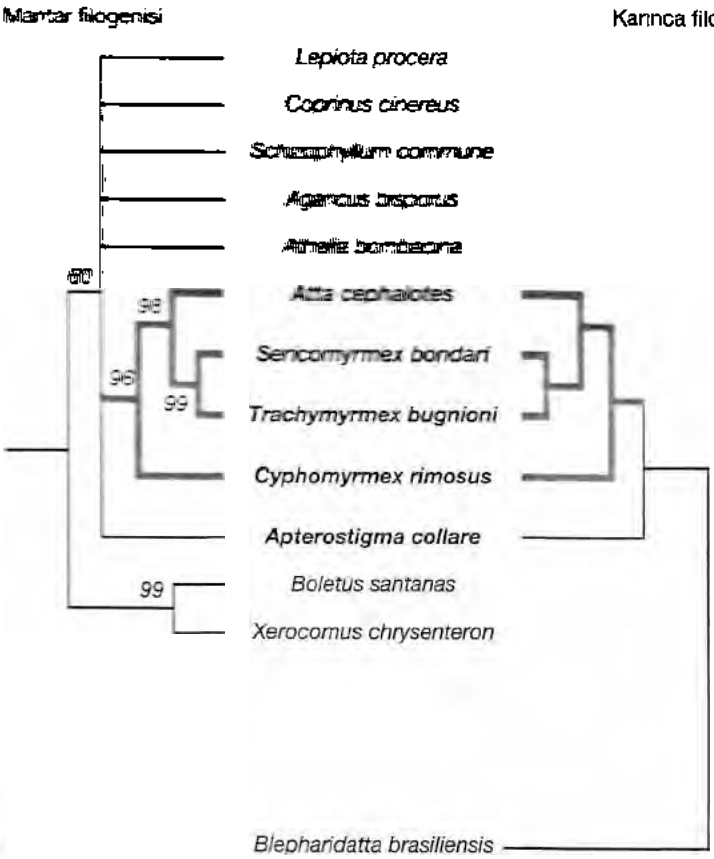
Bu birliktelikle ilgili şu soruları yanıtlamak istiyoruz: Eğer simbiyosiz sadece bir kez ortaya çıkmışsa, karınca ve mantarlar izleyen zamanda birlikte mi evrimleştiler? Yani iki grup "birlikte-türleşme" mi geçirdi? Eğer böyle ise iki grubun filogenisinin eşleştiğini (her dalının uyuştuğunu) belirleyebiliriz.

Bu soruyu yanıtlamak için, Gregory Hinkle ve meslektaşları (1994) beş farklı Attini karınca türünün yuvalarından mantar topladı ve ribozomal RNA'larının küçük alt ünitesini kodlayan bölgesinden 1800 kadar baz çifti dizisini çıkardılar. Bu veriyi, parsimoni kriterleri kullanarak Attini mantarları ve birkaç dışgrubun filogenisini bulmak için kullandılar. Mantar filogenisini Attini karınca kladogramı ile eşleştirdiklerinde, yakın bir bağını buldular: Dallanma modelleri karşılaştırılan beş türden

dördünde aynıydı (Şekil 13.11). Bu karınca ve mantarların birlikte türleştikleri düşüncesi için güçlü bir destektir. Ancak beşinci mantar-yetiştiren karınca türü bir ikileme yol açtı. Dizi verisi serbest yaşayan ve simbiyotik formlara akraba olan *Apterostigma collare* karıncasınca kullanılan mantarın ilişkisini çözmekte yetersiz kaldı. Eğer bu mantar Şekil 13.11'de gösterilen politomide serbest yaşayan formlardan daha önce ayrılmışsa, birlikte türleşme modelini bozmaktadır. Eğer böyleyse, karıncaların mantar simbiyontlarını birden fazla kez edindikleri ya da bazı mantarların çiftlikten kaçarak serbest yaşam biçimine yeniden başladıkları anlamına gelmektedir.

Ignacio Chapela vd. (1994) tarafından yapılan bir çalışma mutualizmin tarihini açıklamaya yardım etti. Bu araştırmacılar, serbest-yaşayan ve karınca-ilişkili 37 mantar türünün 28S rRNA gen dizisini çıkardılar ve bu veriden elde edilen dallanma modelinini Şekil 13.11'de gösterilen aynı karınca filogenisi ile eşleştirdiler. Yaptıkları analizler, *Apterostigma* mantarının az önce incelediğimiz politomide serbest yaşayan formlardan daha önce ayrıldığını açık biçimde gösterdi (Şekil 13.12). Bu sonuç, katı birlikte türleşmenin Attini karıncaları ve mantarların birlikte evriminde evrensel olmadığını doğrulamaktadır. Karınca-mantar simbiyoz evriminin erken evrelerinde, mantar-yetiştiren bazı karıncalar tür değiştirip "evcilleştirmek" için yeni, serbest yaşayan mantarlar aldılar. Birlikte türleşme sadece en yakın zamanda evrimleşen formlarda ortaya çıkmaktadır.

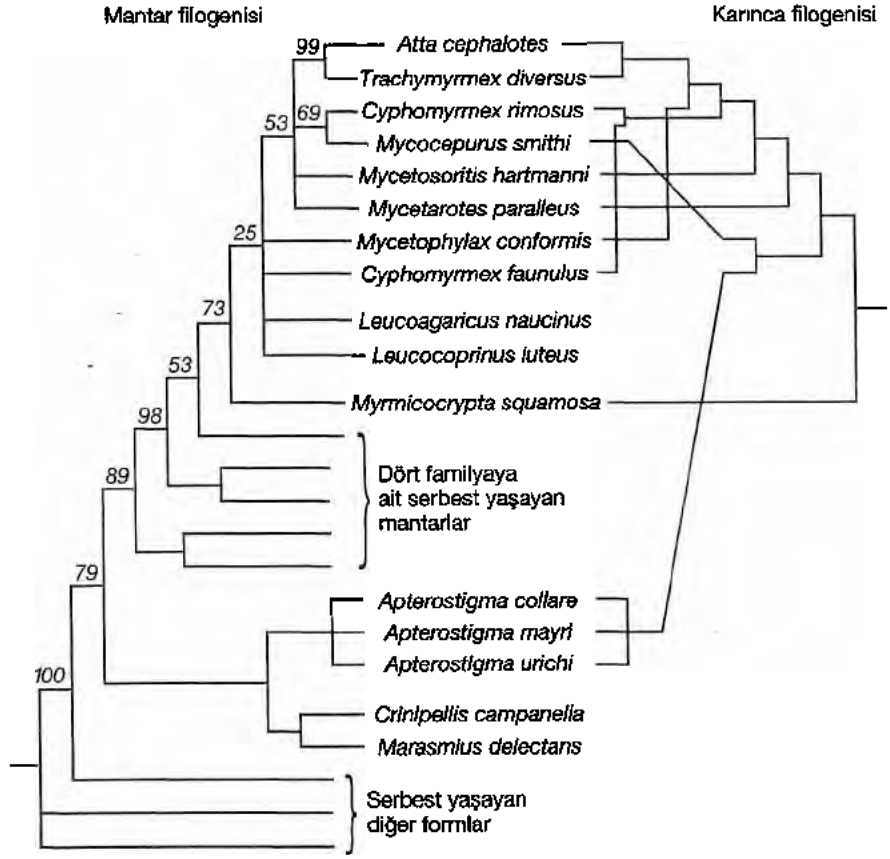
Trachymyrmex ve *Atta* gibi, diğerlerine göre oldukça fazla türemiş karaktere sahip olan karınca cinslerinin en azından bazılarında, yeni koloniler bulmak için kurulu yuvadan ayrılan kraliçeler beraberlerinde küçük bir fungus topu taşırlar ve yeni bahçeye başlamak için kullanırlar. Katı birlikte-türleşmeye yol açacak böyle bir davranış *Apterostigma* ve *Myrmicocrypta* gibi daha yaşlı soy hatlarında bulunmamıştır.



Şekil 13.11 Mantar ve karınca simbiyontlarının filogenilerinin karşılaştırılması I Bu şeklin sol tarafı, karıncalarca yetiştirilen beş mantar türü ile serbest yaşayan bazı mantar türlerinin filogenisini göstermektedir. Serbest yaşayan formlar açık, simbiyotik formlar kalın harflerle yazılmıştır. Çalışmaya katılan serbest yaşayan formların, karıncalarca yetiştirilen formlara ata olduklarına dikkat ediniz. Gözlemler, simbiyotik ilişkinin türemiş bir özellik olduğunu doğrulamaktadır. Dallardaki sayılar seç-bağla testinin verdiği ağaçlarda bu dalların ortaya çıkma yüzdesini göstermekte olup, seç-bağla tekrarlarının %50'den azında görülen dallar politomilere çökertilmiştir.

Şeklin sağ tarafı mantar yetiştiren bazı karıncaların filogenisini göstermektedir. Bu topoloji prepupa evresindeki işçi larvalarında tanımlanmış sinapomorfilerden elde edilmiştir. Koyu harfle yazılan adlar mantar yetiştiren karınca adlarıdır; *Blepharidatta* bir dışgrup olarak işlev görmektedir.

Kalın kırmızı çizgiler mantar ile yetiştiricileri arasındaki uyuma işaret etmektedir. Hinkle vd. (1994)'den.

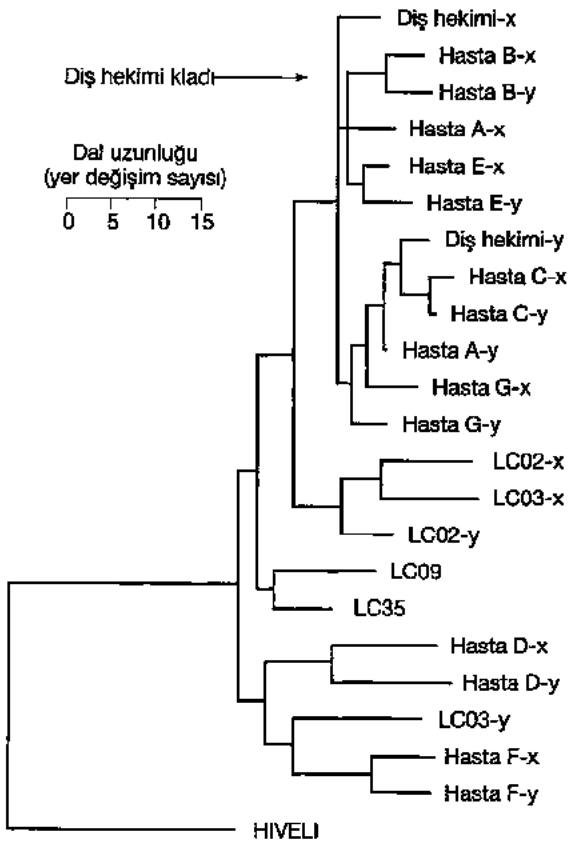


Şekil 13.12 Mantar ve karınca simbiyontlarının filogenilerinin karşılaştırılması Bu şeklin sol tarafı (Chapela vd. 1994) karıncalarca yetiştirilen mantarlar ile serbest-yaşayan mantar türlerinin filogenisini göstermektedir. Serbest yaşayan türler açık zemin, simbiyotik formlar gölgeli zemin üzerinde gösterilmişlerdir. Bu 22 eşit derecede en parsimonik ağacın mutlak uyumluluk ağacıdır (yani sadece 22 en iyi ağacın hepsinde aynı olan dallar gösterilmiştir). Dallardaki sayılar, seç-bağla testinin verdiği ağaçlarda bu dalların ortaya çıkma yüzdesini göstermektedir. Şeklin sağ tarafı, Şekil 13.11'de kullanılan aynı kladistik veri temelinde, mantar-yetiştiren karıncaların filogenisini göstermektedir.

Bu diyagramı (oldukça karmaşık) yorumlamak için, karınca ağacını tabandan tepeye izlemeyle başlayınız. Dallanları ilk soy hattının *Myrmicocrypta squamosa*'ya gittiğine dikkat ediniz. Eğer birlikte türleşme olduysa, bir sonraki dallanmanın *Leucocoprinus* veya *Leucoagaricus*'a gitmiş olması gerekirdi. Halbuki, *Apterostigma*'ya gitmektedir. Bu karıncaların serbest-yaşayan mantar türlerini birden çok kez "evcilleştirdikleri" anlamına gelmektedir. Şimdi filogeni çiftinin mantar tarafını okuyunuz. *Leucocoprinus* ve *Leucoagaricus*'un karınca-birlikli bir kladın parçası olduğuna dikkat ediniz. Bu gerçek, bu mantar türlerin evcilleşmeden kurtuldukları ve yeniden serbest-yaşama geçtiklerini önermektedir.

AIDS Yayılması

Bölüm 1'de, evrim çalışan biyologları ne tür soru ve cevapların meşgul ettiğini göstermek için HIV biyolojisini kullandık. Filogeni çıkarsama metotları, ortaya çıkan HIV gibi virüslerin kökenleri ile AIDS ve diğer hastalıkların nasıl bulaştıklarını anlamak için kullanılmaktadır. 1990'ların başında, Florida'da HIV-pozitif bir diş hekiminin hastalarından birine virüsü bulaştırdığından şüphelenildi. Bu nedenle, virüsün saptanması için hastaların bir çoğu test edildi. Birkaç tanesi pozitif çıktı. Virüsü diş hekiminden mi almışlardı? Bazıları bulaşma için diğer risk faktörlerine sahip olduklarından bu açık değildi. Bu soruyu açıklamak için, hastalık kontrol merkezlerinden araştırmacılar, enfekte hasta ve enfekte hasta olmayanlardaki virüsten *gp120* geninin çıkardılar ve virüslerin evrimsel ilişkisini ortaya koydular (Ou vd. 1992). Ortaya çıkan ağaç açık biçimde bir "diş hekimi kladı" ayırmaktaydı (Şekil



Şekil 13.13 HIV bulaşma hikayesini belirlemek için bir filogeni kullanımı Bu ağaç, 1990 başlarında, Florida'da bir diş hekimi, bir dizi hastası ve aynı coğrafik alandan HIV-pozitif bireylerden (LC olarak gösterilmiştir) alınan insan bağışıklık yetmezliği virüsü arasındaki evrimsel ilişkiyi göstermektedir. *x* ve *y* sembolleri, aynı bireyden farklı zamanlarda üretilmiş suşları göstermektedir. HIVELI olarak adlandırılan dışgrup, Afrika HIV-1 dizisindendir.

Ağaçın üst kısmı okunduğunda, ilk dallanma diş hekiminin hastası *olmayan* lokal bir bireyle (LC03-*y*) hasta D ve F'yi içeren bir kladı tanımlamaktadır. Bu dalın ortaya çıkışı, bu hastaların virüsü diş hekiminden almadıklarını göstermektedir; bu bireylerin bulaşma için başka risk faktörleri taşıdıkları görülmektedir. Boyalı kutu ile gösterilen klad, 1980li yılların sonlarınad diş hekimini enfekte eden virüsün, 1990lı yılların başlarında hasta A, B, C, E ve G'de (ve diş hekiminde) bulunan virüse ata olduğunu önermektedir. Bu beş hasta, hastalık için başka risk faktörleri taşımamaktadırlar ve bu virüsü diş hekimi tarafından tedavi edildikleri sırada aldıklarını göstermektedir. Hillis vd. (1994)'den.

13.13). Bu *gp120* dizisi diş hekiminin *gp120* dizinine yakın akraba olan bir grup bireyi tanımlamakta olup, bu hastaların (fakat diğerlerinin değil) AIDS virüsünü diş hekiminden aldıkları sonucuna götürmekteydi. Bu sonuç hemen tartışma yarattı (DeBry vd. 1993) fakat doğrulandı (Hillis vd. 1994). Bulaşmanın doğru olduğu gerçeği, diş *ve* tıp hekimliği mesleğinin icrasında geniş çaplı değişikliklerin yürürlüğe girmesine yardım etti. Bu değişiklikler sağlık personelinden hastaya, ya da tersi, bulaşma riskini azaltacak biçimde tasarlandı.

Özet

Yakın zaman düşünsel ve teknolojik gelişmeler filogeni tahminini doğru olarak yapma yeteneğimizde devrim yarattı. Sistematikte araştırmalar hızlı biçimde gelişmekte ve filogenetik uslamlama evrimsel biyolojide yayılmaya başlamaktadır.

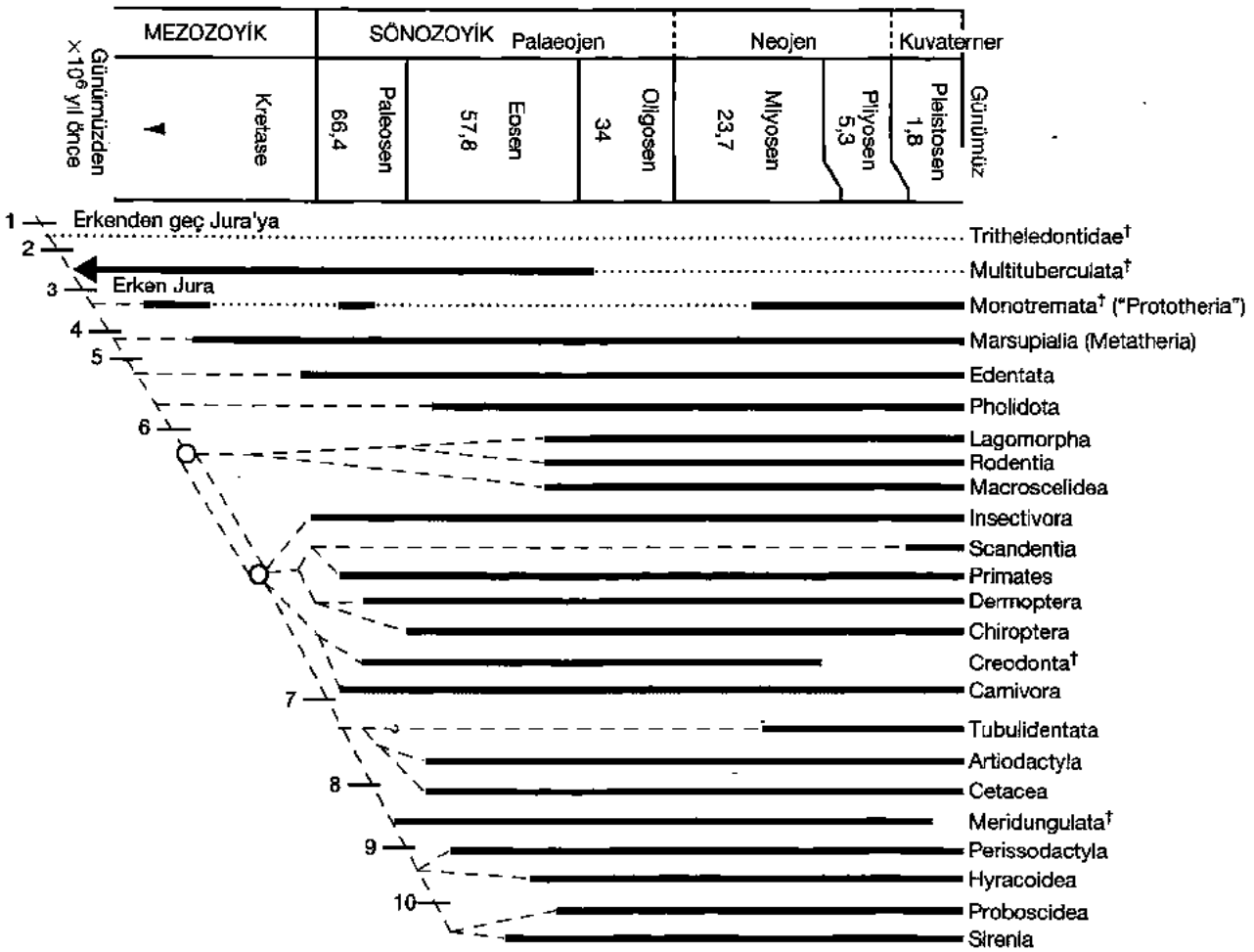
Filogeni tahmininde ilk adım, filogenetik olarak bilgi verici karakterlerin seçimi ve ölçülmesidir. Filogenetik çıkarsamada kullanılacak moleküler ve morfolojik karakterler, bağımsız, homolog, çalışmadaki taksonlar arasında farklılık gösteren ve homoplasiye dirençli olmak zorundadırlar. Filogeni çıkarsamada ikinci adım, eldeki verinin analizinde parsimoni, maksimum olasılık ya da uzaklık metotlarından hangisinin en uygun olduğuna karar vermektir. Parsimoni yaklaşımları, her bir karakterdeki değişme modelini oluşturmak yoluyla karakter durumu değişme sayısı en az olan durumlara uygulanır. Bu işlem her bir aday ağaç üzerinde her bir karakter için tekrarlanır. Birkaç farklı bilgisayar algoritması oldukça çok sayıdaki olası ağaç arasında tarama yapmak ve bunları değerlendirmek için uygulanmaktadır. Parsimoni

kriterine göre, örneğin en iyi ağaç, mevcut veri için değişme sayısı en küçük olanı (tüm karakterler için) ortaya koyan ağaçtır. Daha sonra, çeşitli istatistiksel teknikler tüm ağaç ya da belli kladlar için destek derecesini değerlendirmede kullanılır.

Filogenetik uslamlama, evrimsel biyolojide HIV bulaşmasından yaşam çeşitliliğini sınıflandırma sistemlerine kadar çok çeşitli problemlere uygulanmaktadır. Filogenilerin bilgi verici olarak kullanımları, fosil kayıtlarda iyi belgelenmemiş olayların zamanlarının saptanması, filogeni oluşturmada kullanılan karakterler dışında kalan karakterlerin evrimleşme modeli ve oranı çalışmaları ve birlikte-evrim çalışmalarını kapsamaktadır.

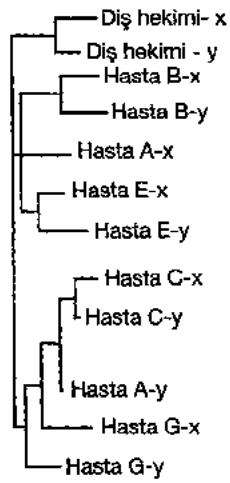
Sorular

1. Otlanmak için oldukça uygun, yüksek taçlı dişlere sahip memeliler, bazı kemiriciler (Rodentia), tavşanlar (Lagomorpha), çoğu çiftoynaklılar hayvanlar (Artiodactyla), atlar (Perissodactyla) ve filleri (Proboscidea) içerir. Bu ve diğer memeli takımlarının ilişkisini gösteren Şekil 13.14'ü inceleyiniz. Yüksek taçlı dişler bir sinapomorfi midir (yani memelilerin en son ortak atası yüksek taçlı dişlere sahip miydi) yoksa daralan evrim yoluyla mı açığa çıkmışlardır?

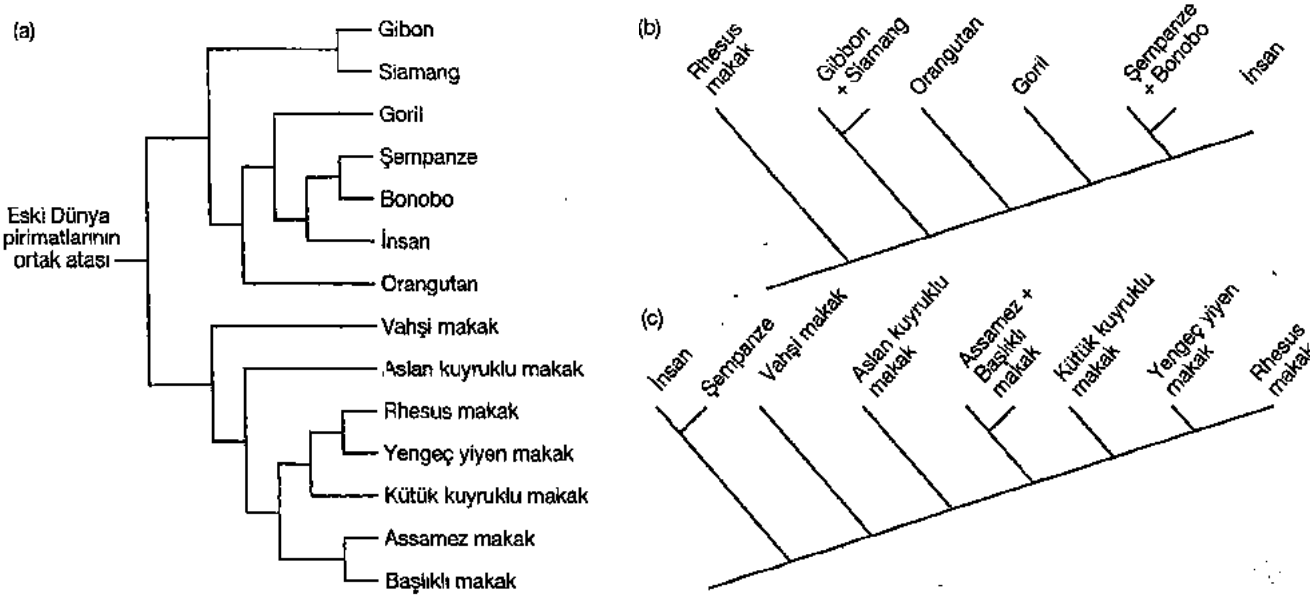


Şekil 13.14 Memeliler filogenisi Bu kladogram Micheal Novacek (1992, 1993)'ın çalışmalarından Pough vd. (1996) tarafından değiştirilmiştir. Ağacın sağında verilen isimler memeli takımlarını temsil etmektedir. Dallar üzerindeki sayılar Pough vd.'de listelenen sinapomorfileri temsil etmektedir. Koyu dallar fosil formların varlığına işaret etmektedir. Kesikli çizgiler ise mevcut bir takımın nereden ayrıldığına işaret etmektedir.

2. HIV geni *gp120* o kadar hızlı evrimleşmektedir ki HIV-pozitif Florida diş hekiminden virüs klonlarında (Şekil 13.13'de Diş hekimi-*x* ve Diş hekimi-*y* olarak etiketlendirilmişlerdir) hastaların enfekte oldukları 1980 sonları ile viral örneklerin diş hekimi hastalarından toplandığı 1990 başları arasında geçen zaman içinde birçok nükleotit farklılığı evrimleşmiştir. Sonuç olarak diş hekiminin iki *gp120* dizisi birbiriyle çok yakın akraba değillerdir. Bunun yerine, Ou vd. (1992)'nin Diş hekimi-*x* ve Diş hekimi-*y* viral klonlarının dişçi kladının bazal düğümünden çıkan kardeş gruplar olduğunu bulduklarını hayal edin (Şekil 13.15 ile Şekil 13.13 karşılaştırılmıştır). Bu durum A, B, C, E ve G (ve diş hekiminin kendisinin) hastalarının enfeksiyon kaynağı ve tarihi konusundaki hipotezinizi nasıl etkiler? Yine de diş hekiminin her bir hastasına bağımsız olarak virüsü bulaştırdığı sonucuna varır mıydınız? Eğer bu sonuç Ou vd. tarafından gözlenen sonuç olsaydı, daha parsimonik ne tür bir açıklama bulunabilirdi?
3. Şekil 10.3'de incelenen yerel HIV-pozitif bireyler hangi anlamda bir kontrol grubu olarak hizmet vermektedirler?
4. Şekil 13.16'da gösterilen üç primat filogenisini inceleyiniz. Şekil 13.16a, çoğu Eski Dünya primatlarının detaylı bir filogenisini göstermektedir. Şekil 13.16b, insanlar ve büyük insansı maymunların akrabalıklarına vurgu yapmaktadır ve Şekil 13.16c'de ise Eski Dünya maymunlarının ilişkileri vurgulanmaktadır. Bu üç filogeni birbirleri ile uyuşmakta mıdırlar? (Yani, aynı ilişki ve aynı dallanma sırası göstermekte midirler?). Primat evriminin bir "amacının" olup olmadığı ya da "en yüksek" primatın ne olduğu konusunda farklı izlenimler vermekte midirler? Eğer veriyorlarsa, şekillerin hangi tarafı bir amaç görüntüsü vermektedir ve bu durum tüm veri setinde doğru biçimde yansıtılmış mıdır? (*Kaynaklar*: büyük insansı maymunlar için veri Bölüm 16'da listelenmiş farklı kaynaklardan; makak verisi: Hayasaka, K., Fujii, K., and Horai, S. 1996. Implications of nucleotide sequences from an 896-base pair region of mitohcondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution* 13:1044-1053).
5. Birkaç yüzyıldır biyologlar tüm türleri yedi büyük basamaklı (alem, şube, sınıf, takım, familya, cins, tür) bir hiyerarşideki bir nokta ile ilişkilendiren Linne sınıflandırma sistemini kullana geldiler. Metinde açıklandığı gibi, bazı biyologlar Linne sisteminin kaldırılması ve her büyük evrimsel dallanma olayı için ("Tetrapoda" ve "Certartiodactyla" gibi) yeni isimler konulması çağrısı yapmaktadırlar. Bu yeni sistemde, bir türü sınıflandırmak



Şekil 13.15 HIV *gp120* dizisinin alternatif bir filogenisi



Şekil 13.16 Bazı Eski Dünya primatları arasındaki ilişkileri gösteren filogeniler (Dal uzunlukları ölçülendirilmemiştir)

için ihtiyaç duyulacak basamak sayısını ne belirleyecektir? Farklı türler aynı sayıda basamağa sahip olacak mıdır? Linne sistemi kuşların evriminde görüldüğü gibi, gözle görülür morfolojik yenilikler ortaya çıkaran evrimsel dallanma olaylarına daha fazla değer verir (metin içine bakınız). Bu tür gözle görülür morfolojik yenilikler üretmiş olanlarla üretmemiş olanlar arasında bir ayrım yapmanın gerekli olduğunu düşünüyor musunuz?

6. Şekil 13.5'de 192. pozisyon "değişken fakat bilgi verici değil" şeklinde ele alınmıştır. Neden bilgi verici değildir?
7. Bir fosil neden kendi taksonu için sadece minimum bir yaş sağlar?
8. Sucul memelilerin süt proteinlerinde konvergens gösterdiklerinin keşfedildiğini varsayınız. Yani, süt proteininin (anahtar pozisyonlarda belli amino asitler içeren) belli bir formunun özellikle sucul memeliler için yararlı olduğunu varsayınız. Bu durum Şekil 13.5'de gösterilen süt kazein veri yorumunuzu nasıl etkilerdi?
9. Bir genin farklı pozisyonlardaki baz çiftleri bağımsız bilgiyi temsil eder mi? Evrimsel genetikçiler neden analizlerine bilgisayarlarının uğraşabileceği kadar fazla sayıda gen koymaya çalışırlar?
10. Geç 1990'larda, Şekil 13.9'un 4, 5 ve 6 numaralı özelliklerin çeşitli kombinasyonlarını taşıyan kuşları kapsayan yüzlerce ilkel kuş fosili kuzeydoğu Çin'de bulundu (bkz. Örneğin, Martin & Zhou 1997; Hou vd. 1996, 1999). İlk raporlar, bu fosil yataklarını geç Jura yaşlı olduğunu bildirmektedir. Bu durum Şekil 10.8'in öngörüsü ile uyuşmakta mıdır? Geç Jura yaşının daha sonra yanlış olduğu gösterildi, doğru yaşın daha erken mi ya da geç mi olduğunu düşünüyorsunuz? Haklı olduğunuzu görmek için Swicher vd. 1999'nin makalelerine bakınız?

Kaynak Araştırması

11. Önde gelen filogenetik sistematikçiler, şimdi tüm yaşam formları tiplerinin bitmiş ağaçlarını ve/veya filogeni tahmini için kullanılan işlenmemiş veri setlerinin kopyalarını içeren World Wide Web siteleri bulundurmaktadırlar. Önemli çalışmalardan biri Yaşam Ağacı (http://www.phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html) olarak bilinir. Bu çalışmanın arka planı ve bazı anahtar sitelerin adresleri için Morell (1996)'ya ve bu kitapla ilişkili Web sitesine bakınız.
12. Birlikte-evrimin filogenetik çalışmaları patlama gösteren bir araştırma alanıdır. Çiçekli bitkiler ile herbivor böcekler arasındaki ilişkiler, likenlerdeki mantar-alg ilişkileri ve kelebeklerdeki uyarı renklerinin evrimleri üzerine literatür için bakınız:

    Brower, A. V. Z. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: A phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50: 195–221.

    Farrell, B. D. 1998. Inordinate fondness explained: Why are there so many beetles? *Science* 281: 555–559.

    Gargas, A., P. T. DePriest, M. Grube, and A. Tehler. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* 268: 1492–1495.

13. Filogeniler üzerine özelliklerin haritalanması, bunların nasıl evrimleştikleri üzerine birkaç geleneksel düşünceyi doğruladı ya da yalanladı. Aşağıdaki derlemeler yaban arılarında sosyal davranışın nasıl evrimleştiği, balıklarda endodermisin evriminin ayrıntısını, çiçekli bitkilerin bir familyasında self-fertilizasyonun evriminin bir analizini ve bu alanın genel bir değerlendirmesi üzerine bilgiler sunmaktadır.

    Block, B. A., J. R. Finnerty, A. F. R. Stewart, and J. Kidd. 1993. Evolution of endothermy in fish: Mapping physiological traits on a molecular phylogeny. *Science* 260: 210–214.

    Carpenter, J. M. 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131–144.

    Kohn, J. R., S. W. Graham, B. Morton, J. J. Doyle, and S. C. H. Barrett. 1996. Reconstruction of the evolution of reproductive characters in Pontederiaceae using phylogenetic evidence from chloroplast DNA restriction-site variation. *Evolution* 50: 1454–1469.

    Maddison, D. R. 1994. Phylogenetic methods for inferring the evolutionary history and processes of change in discretely valued characters. *Annual Review of Entomology* 39: 267–292.

Kaynaklar

Bajpai, S., and P. D. Gingerich. 1998. A new Eocene archaeocete (Mammalia, Cetacea) from India and the time of origin of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 15464–15468.

Bermingham, E., and H.A . Lessios. 1993. Rate variation of protein and mitochondrial DNA evolution as revealed by sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 2734–2738.

Beverly, S. M., and A. C. Wilson. 1984. Molecular evolution in *Drosophila* and the higher Diptera II. A time scale for fly evolution. *Journal of Molecular Evolution* 21: 1–13.

Beverly, S. M., and A. C. Wilson. 1985. Ancient origin for Hawaiian Drosophilinae inferred from protein comparisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 82: 4753–4757.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.

Brower, A. V. Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato*, inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6491–6495.

Brown, W. M., M. George, Jr., and A. C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76: 1967–1971.

Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266: 1691–1694.

Chiappe, L. M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 378: 349–355.

DeBry, R. W., L. G. Abele, S. H. Weiss, M. D. Hill, M. Bouzas, E. Lorenzo,
F. Graebnitz, and L. Resnick. 1993. Dental HIV transmission? *Nature* 361: 691.

DeSalle, R., and J. A. Hunt. 1987. Molecular evolution in Hawaiian drosphilids. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 212–215.

Dixon, M. T., and D. M. Hillis. 1993. Ribosomal RNA structure: Compensatory mutations and implications for phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 10: 256–267.

Eldredge, N., and J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.

Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401–410.

Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368–376.

Felsenstein, J. 1983. Parsimony in systematics: Biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313–333.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.

Flower, W. H. 1883. On whales, present and past and their probable origin. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1883: 466–513.

Gatesy, J., M. Milinkovitch, V. Waddell, and M. Stanhope. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa. *Systematic Biology* 48: 6–20.

Gingerich, P. D., B. H. Smith, and E. L. Simons. 1990. Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: Evidence of feet in whales. *Science* 249: 154–157.

Hennig, W. 1979. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press.

Hillis, D. M. 1997. Biology recapitulates phylogeny. *Science* 276: 218–219.

Hillis, D. M. 1999. SINEs of the perfect character. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 9979–9981.

Hillis, D. M., and J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42: 182–192.

Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck, and C. W. Cunningham. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264: 671–677.

Hillis, D. M., B. K. Mable, and C. Moritz. 1996. Applications of molecular systematics: The state of the field and a look to the future. In D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Mable, eds. *Molecular Systematics*. Sunderland, MA: Sinauer, 515–543.

Hinkle, G., J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and M. L. Sogin. 1994. Phylogeny of the attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science* 266: 1695–1697.

Hou, L-H., L. D. Martin, Z-H. Zhou, and A. Feduccia. 1996. Early adaptive radiation of birds: Evidence from fossils from northeastern China. *Science* 274:1164–1167.

Hou, L-H., L. D Martin, Z-H. Zhou, A. Feduccia, and F. Zhang. 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature* 399: 679–682.

Huelsenbeck, J. P., and D. M. Hillis. 1993. Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Systematic Biology* 42: 247–264.

Huelsenbeck, J. P., and B. Rannala. 1997. Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. *Science* 276: 227–232.

Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111–120.

Knowlton, N., L. A. Weigt, L. A. Solorzano, D. K. Mills, and E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science* 260: 1629–1632.

Knowlton, N., and L. A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 265: 2257–2263.

Luckett, W. P., and N. Hong. 1998. Phylogenetic relationships between the orders Artiodactyla and Cetacea: A combined assessment of morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution* 5: 127–182.

Maddison, W. P., M. J. Donoghue, and D. R. Maddison. 1984. Outgroup comparison and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83–103.

Martin, A. P., G. J. P. Naylor, and S. R. Palumbi. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature* 357: 153–155.

Martin, A. P., and S. R. Palumbi. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 4087–4091.

Martin, L. D., and Z. Zhou. 1997. Archaeopteryx-like skull in enantiornithine bird. *Nature* 389:556.

Mayden, R. L., and E. O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. In R. L. Mayden, ed. *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Stanford, CA: Stanford University Press, 114–185.

Milinkovitch, M. C., and J. G. M. Thewissen. 1997. Even-toed fingerprints on whale ancestry. *Nature* 388: 622–624.

Morell, V. 1996. Web-crawling up the tree of life. *Science* 273: 568–570.

Nelson, G., and N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. New York: Columbia University Press.

Nikaido, M., A. P. Rooney, and N. Okada. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96:10261–10266.

Novacek, M. J. 1992. Mammalian phylogeny: Shaking the tree. *Nature* 356: 121–125.

Novacek, M. J. 1993. Reflections on higher mammalian phylogenetics. *Journal of Mammalian Evolution* 1: 3–30.

O'Leary, M. A., and J. H. Geisler. 1999. The position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology* 48: 455–490.

Ou, C.-Y., Carol A. Ciesielski, G. Myers, C. I. Bandea, C.-C. Luo, B. T. M. Korber, J. I. Mullins, G. Schochetman, R. L. Berkelman, A. N. Economou, J. J. Witte, L. J. Furman, G. A. Satten, K. A. MacInnes, J. W. Curran, H. W. Jaffe, Laboratory Investigation Group, and Epidemiologic Investigation Group. 1992. Molecular epidemiology of HIV transmission in a dental practice. *Science* 256: 1165–1171.

Pennisi, E. 1996. Evolutionary and systematic biologists converge. *Science* 273: 181–182.

Pough, F. H., J. B. Heiser, and W. N. McFarland. 1996. *Vertebrate Life*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Prothero, D. R., E. M. Manning, and M. Fischer. 1988. The phylogeny of the ungulates. In M. J. Benton, ed. *The phylogeny and classi-*

fication of the tetrapods, Volume 2–Mammals. Oxford: Clarendon Press, 201–234.

de Queiroz, K., and J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 449–480.

Schaeffer, B. 1948. The origin of a mammalian ordinal character. *Evolution* 2: 164–175.

Schwenk, K. 1994. Comparative biology and the importance of cladistic classification: A case study from the sensory biology of squamate reptiles. *Biological Journal of the Linnaean Society* 52: 69–82.

Shaw, K. L. 1996. Sequential radiations and patterns of speciation in the Hawaiian cricket genus *Laupala* inferred from DNA sequences. *Evolution* 50: 237–255.

Shields, G. F., and A. C. Wilson. 1987. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *Journal of Molecular Evolution* 24: 212–217.

Simpson, B. B., and J. Cracraft. 1995. Systematics: The science of biodiversity. *BioScience* 45: 670–672.

Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350

Sneath, P. H. A., and R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification.* San Francisco: Freeman.

Swisher, C. C., Y-Q Wang, X-L Wang, X. Xu, and Y. Wang. 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature* 400: 58–61.

Swofford, D. L., G. J. Olsen, P. J. Waddell, and D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic Inference. In D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Mable, eds. *Molecular Systematics.* Sunderland, MA: Sinauer, 407–514.

Thewissen, J. G. M., and S. T. Hussain. 1993. Origin of underwater hearing in whales. *Nature* 361: 444–445.

Thewissen, J. G. M., S. T. Hussain, and M. Arif. 1994. Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in archaeocete whales. *Science* 263: 210–212.

Thewissen, J. G. M., and S. I. Madar. 1999. Ankle morphology of the earliest cetaceans and its implications for the phylogenetic relations among ungulates. *Systematic Biology* 48: 21–30.

Wakely, J. 1996. The excess of transitions among nucleotide substitutions: New methods of estimating transition bias underscore its significance. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 158–163.

Wilson, A. C. 1985. The molecular basis of evolution. *Scientific American* 253: 164–173.

Xu, X., X.-L. Wang, and X.-C. Wu. 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian formation of China. *Nature* 401: 262–266.

Zuckerkandl, E., and L. Pauling. 1962. Molecular disease, evolution and genic heterogeneity. In M. Kash and B. Pullman, eds. *Horizons in Biochemistry.* New York: Academic Press.

BÖLÜM 14

Yaşamın Kökeni ve Prekambriyen Evrimi



Norman Pace'in laboratuvarından biyologlar, Yellowstone Ulusal Parkında bir kaplıca olan Obsidian Göletinden sıcak-seven mikropları toplarken. (Normun R. Pace, University of California at Berkeley)

1980'LERİN BAŞLARINDA, İKİ AYRI EKİPTEN BİLİM İNSANLARI BİRBİRLERİNDEN bağımsız olarak nükleik asitleri bir arada tutan, kimyasal bağları kıran ve yeniden oluşturan küçük enzimler keşfettiler. Daha önce keşfedilmiş yüzlerce diğer enzimle kıyaslandığında bu enzimler iş yapmada nispeten zayıf, katalitik görevlerinde yavaş ve çok işlevsel değillerdi. Bununla birlikte bu keşif, son 20 yıl içerisinde en önemli biyolojik hamlelerden biri olarak kabul edilmiştir. Ekip liderlerinden Sidney Altman ve Thomas Cech, 1989'da, bu başarıları nedeniyle Nobel ödülünü paylaşmışlardır.

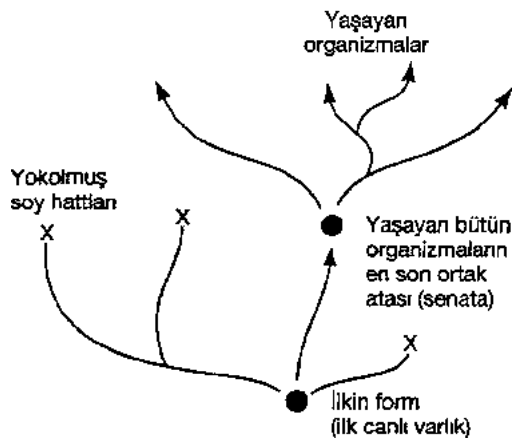
Biyologlar neden bu yeni enzimlerle böylesine büyülenmişti? Sorunun yanıtı, bu enzimlerin proteinlerden değil nükleik asitlerden—özellikle de RNA— yapılmış olmalarıydı. 1982'ye kadar, bilinen bütün enzimler proteindi. RNA çoğunlukla, biyolojik bilginin saklandığı DNA'dan, hücrenin bütün işlerini yapan proteinlere taşıma görevinin verildiği, DNA'nın zavallı kuzeni olarak görülmekteydi. Fakat Altman ve Cech'in RNA enzimleri ya da "ribozimlerin" sır perdesini aralayışı, biyologların hücrenin işleyişine bakışlarını değiştirdi. Belki daha da önemlisi, ribozimlerin varlığı, biyologların ilk hücrelerin kökenine—genç Yerküre üzerinde yaşamın nasıl oluştuğu ve evrimleştiğine —nasıl baktıklarını sonsuza dek değiştirmiştir.

Yaşamın kökeni çalışmaları üzerine, katalitik RNA keşfinin neden olduğu etkiyi anlamak için, ilk olarak yaşamın kökeninin bilim insanları için yarattığı zorlukları dikkate almamız gerekmektedir. En iyi tahminimize göre, yaşam Yerküre üzerinde yaklaşık olarak 4 milyar yıl önce ortaya çıkmıştır. Biyolojik olayların hiçbir fiziksel kayıdı, bu kadar uzun yaşamamıştır. Bu kitapta şimdiye kadar incelediğimiz evrimsel süreçlerin aksine, yaşamın kökeni sadece dolaylı kanıtlar kullanılarak ortaya konulmak zorundadır. Sonuç olarak, biyologlar farklı bilgi kırıntılarını bir araya getirmeye ve bunları yap-boz bilmecenin parçaları gibi uygun biçimde birleştirmeye yönelmişlerdir. Bu bilmece daha fazla tamamlandığında, yerküre üzerinde yaşamın kökenin berraklaşan bir resmini sunacaktır. Yerküre'nin kökeninden zaman içinde ileriye doğru yol alırken, şu üç temel soruya cevap aranmaktadır:

1. Yaşam oluştuğunda Yerküre ortamı nasıldı?
2. Yaşam nedir ve cansız şeylerden nasıl ortaya çıkmıştır?
3. İlk hücreler neler idi ve ne tür karakteristiklere sahiplerdi?

İlk soru açıkça Yerküre'nin oluşumu çalışmalarıyla ilişkilidir. Yerküre'nin oluşum zamanı ile yaşıt olan kayaçlar gezegen üzerinde mevcut değildir; fakat meteoritlerin radyoizotopik yaş tayini, güneş sistemi ve buna bağlı olarak Yerküre için 4,5-4,6 milyar yıllık bir tahmini bir yaş ortaya koyar (bkz. Badash 1989). Yeni oluşmuş Yerküre en azından birkaç yüzmilyon yıl süresince yaşanılmaz bir alan olarak kalmıştır. Her şeyden önce, yaşam için fazla sıcaktı. Yerküre'yi oluşturan gaz ve toz bulutlarının kaynaşması tüm gezegeni eritecek ölçüde yeterince ısı salıvermişti (Wetherill 1990). Sonunda, Yerküre'nin dış yüzeyi soğudu, kabuk oluşturacak ölçüde katılaştı ve gezegenin iç tabakalarından salıverilen su buharı soğuyarak okyanusları oluşturacak şekilde yoğunlaştı. Daha sonra tartışacağımız gibi, jeokimyasal araştırmaların aktif bir alanı, Yerküre'nin erken evrelerinde meydana gelen olayların zamanının belirlenmesiyle uğraşır. Yerküre üzerindeki koşullar uygun olduğunda gezegenimiz, bir veya belki de daha fazla noktada "yaşamın beşiği" olmuştur (Schopf 1983).

Üçüncü soru bizi bugünkü biçimiyle var olan hücresel yaşamın başlangıcına götürür. Dikkatimizi yaşayan ilk nesne veya "ilkin form" üzerinde ve onun torunlarından birisi, yani yaşayan bütün organizmaların en yakın ortak atası üzerinde (Şekil 14.1), —bazen **senata (cenancestor)** olarak adlandırılan—odaklayacağız (Fitch ve



Şekil 14.1 Yaşam ağacının karikatürü Tahminen, yaşayan ilk organizma, sonuçta biri dışında diğerlerinin yok olduğu birkaç türev soy hattına sahipti. Yaşayan bütün şeylerin en son ortak atası, sonuçta tüm yaşayan organizmaların oluşacağı soy hatlarını ortaya çıkarmak için en yakın türevlerin ayrıldığı bir organizmadır. Burada çizilen tüm yaşam filogenisi, ağaç üzerinde pozisyonları belirsiz olan virüsleri içermemektedir.

Upper 1987). Yeni keşifler, senatanın tek bir tür olmasının gerekli olmadığını, daha ziyade kendi aralarında çoğalabilen formların bir topluluğu olması gerektiğini önermektedir. Her iki durumda bu çaba, en erken fosillerin bile öncesinde başlayan ve Fanerozoik ilişkileri (bkz. Şekil 2.11) saptamak amacıyla aynı evrimsel analizleri kullanmaktır.

İkinci soru—yaşamın kendisinin ortaya çıkması—gözlem ve denemeler yoluyla yaklaşık 80 yıldır araştırma altındadır. Biyologlar sentetik hücre ve sentetik hücre membranları yapmışlar ve dikkatlerini cansız kaynaklardan hücresel materyal meydana getirebilen bazı kimyasal reaksiyonlar üzerine odaklamışlardır. Bununla birlikte, bu çalışmaların seyri sırasında, bir belirsizlik hali hızla açık hale gelmiştir. Yaşam önce hangi bileşenden kazanılmıştır, proteinler mi yoksa DNA'dan mı? Proteinler her türden karmaşık biyolojik görevler yapabilir, fakat proteinlerin kendi kendine çoğalabildiğine dair herhangi bir kanıt yoktur; kopyalamada ihtiyaç duyulan bilgiyi aktaramazlar. Diğer yandan, DNA komplementer baz çiftleri yoluyla bilgi saklamak ve transfer etmek için oldukça uygundur, fakat daha başka bir biyolojik iş yapabildikleri bilinmiyordu. Hangisinin daha önce geldiği, bu tavuk-ve-yumurta problemi, esas itibariyle katalitik RNA keşfi ile çözülmüştür. RNA, bilgiyi depolama ve taşınma kapasitesine ve biyolojik iş yapabilme yeteneğine sahip olduğundan, şu anda yaşamın kökenine gidilen yolda, proteinler ve DNA'nın ikisinden de önde olduğunu düşünüyoruz. Yaşamın tümüyle RNA üzerine kurulu olduğu bir zaman—bir RNA Dünyası—var mıydı (Gilbert 1986)? Bu soru Seksiyon 14.1'in konusudur.

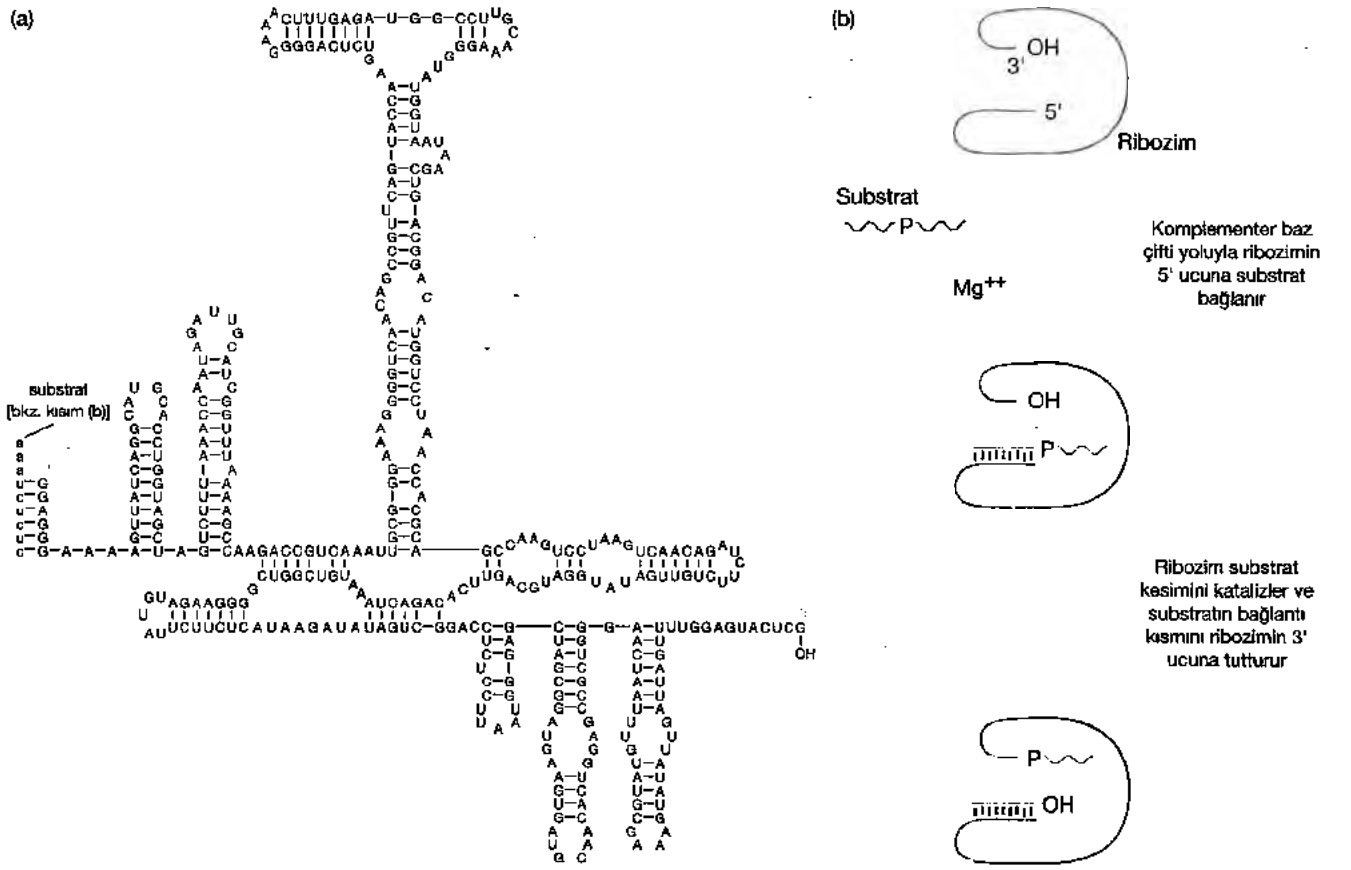
14.1 RNA Dünyası

RNA Dünyası hipotezi, katalitik RNA moleküllerinin cansız nesneler ve en eski hücreler arasında bir geçiş formu olduğunu önerir.

Yaşam öncesi Yerküre'nin neye benzediğini hatırlamadan ve hücresel yaşamın ilk tipine gelmeden önce, yaşamın bir zamanlar hücre membranlarıyla çevrilmemiş, RNA moleküllerinin etkileştikleri bir ortam olduğu olasılığını göz önüne getirelim. Bu RNA Dünyası, çözelti ortamında birkaç molekülden fazlasına ihtiyaç duymaksızın, modern yaşamın birçok karakteristiğini içerdiğinden, bilim insanlarına daha cazip gelmektedir. Bir RNA Dünyası hipotezi, ribozimlerin keşfi ile RNA'nın aynı anda bir fenotip ve bir genotip taşıyabileceğinin anlaşılmasını temel almaktadır (Joyce 1989). Bu genotip, modern organizmaların genotipine çok benzer biçimde, kromozomdaki DNA boyunca yer alan nükleotit dizisi gibi, RNA'da yer alan nükleotitlerin birincil dizisidir (Şekil 14.2a). Örneğin, katalitik RNA birincil dizisinde, yani genotipinde, 30 ve 1000 arasında ribonükleotit bulunmaktadır. Cech ve meslektaşları tarafından keşfedilen *Tetrahymena* ribozimi (Kruger vd. 1982; Zaug ve Cech 1986) baş kısmından (5′ ucu) kuyruk kısmına (3′ ucu) kadar yaklaşık 400 nükleotitlik bir dizidir. Ancak, genellikle çift-sarmallı genomik DNA'dan farklı şekilde RNA (bkz. Şekil 4.1), genellikle üç-boyutlu bir yapı oluşturmak amacıyla çok zaman kendi üzerinde katlanabilen tek-zincirli bir molekül olarak bulunmaktadır. Ribozimlerin durumunda ise, bu katlanmışlık hali, protein enzimlerin yaptığı gibi, RNA molekülünün bir substrat üzerinde, kimyasal bir reaksiyonu katalizlemesine imkan veren bir aktif merkez sunmaktadır. Bu reaktivite, RNA'ya kendi fenotipini kazandırır (Şekil 14.2b).

Yaşamı Tanımlamak

Yaşayan bütün organizmalar bir genotip ve fenotipi birlikte içerirler. Aslında, yaşamın gerçekte ne olduğunu ve yaşayan sistemlerin canlı olmayandan nasıl ayırt edilebildiğini düşündüğümüzde, bilginin saklanma ve aktarılma yeteneği (bir genotip) ve o bilgiyi ifade etme yeteneği (bir fenotip) belki de canlıyı cansızdan ayıran en önemli kriterdir. Maalesef, canlılığın karakteristiklerini tanımlayan tam bir liste



Şekil 14.2 ***Tetrahymena thermophila* ribozimi** (a) Bu katalitik RNA'nın genotipi olan birincil nükleotit dizisi. Bu RNA, *Tetrahymena* genomunu iki bölgeye ayıran, ribozomal RNA (rRNA) genleri için kodlama yapan bir introndur (iki gen arasında arada yer alan dizi). Tom Cech ve ekibi bu dizinin, kopyalandıktan sonraki bitişik iki rRNA arasından, kendilerini kesip ayıran bir katalitik yeteneğe sahip olduğunu bulmuşlardır (Kruger vd. 1982). Burada gösterilen dizi, doğal olarak oluşan formdan bir restriksiyon enzimi yardımıyla kısaltılmış, 413-nükleotit versiyonudur. Bu molekülün ikincil bir yapısı, DNA'dan transkripsiyon yapıldığı sırada, nükleotitler birbirleriyle baz-çiftleri oluşturduğunda, molekülün kendi üzerinde geriye katlanması ile şekillenir. RNA'da timidinin (T) yerini uridinin (U) aldığına ve üç tip baz çiftinin yaygın olduğuna dikkat ediniz: A–U, G–U ve G–C. Burada sergilenen ikincil yapı, hiçbir RNA iplikçiğinin birbiri ile kesişmediği ve aynı zamanda molekülün tersiyer (üç-boyutlu) yapıya nasıl katlandığını doğru olarak yansıtmayacak şekilde çizilmiştir. (b) *Tetrahymena* ribozimi tarafından *in vitro* gerçekleştirilen katalizin ve aynı zamanda onun fenotipini ifade eden bir çizim. Kısa bir oligonükleotit substrat (portakal renkli) ribozimin 5' ucuna (kırmızı) tamamlayıcı baz-çiftleri boyunca bağlanır (yeşil kesik çizgiler). Mg^{+2} gibi iki değerlikli katyon varlığında, ribozim substratdaki bir fosfoester bağının kırılma işlemini ve kendi 3' sonuna, 3' fragmentin uzamasını katalizler. Bu "alıp kuyruğa ekleme" olayı *in vitro* evrimsel denemeler süresince, katalitik olarak aktif mutant dizilerin daha az aktif veya inaktif mutantlardan ayırt edilmesinde kullanılabilmektedir (bkz. Şekil 14.4).

İşte yaşamı tanımlayabileceğimiz bir yol: şayet doğal seçilim yoluyla evrimleşme yeteneğinde populasyonlar oluşturur ise, canlıdır.

yoktur. Biyologların büyük çoğunluğu, büyüme ve çoğalma gibi özellikleri böylesi bir listeye dahil eder, fakat büyüyen tuz kristalleri veya bir bilgisayar virüsünde olduğu gibi yaşam-benzeri sistemlerdeki türden başka nelerin bu listenin dışında tutulması gerektiğinde anlaşamazlar (eğer bunların gerçekten dışarıda bırakılması gerekecekse). Bununla birlikte, günümüzde çoğu biyolog, evrimleşme yeteneğinin yaşamın herhangi bir tanımının en can alıcı bir bileşeni olduğu konusunda hem fikirdir. Evrimleşme—zaman içerisinde değişim—kalıtsal bilgide hem kayıt yapabilme yeteneği ve hem de değişiklikler yapmayı ve bazı yollarla yararlı değişimleri zararlı olandan ayırt etmeyi gerektirir. Bunlardan ilki bir genotip ile başarılırken, diğeri bir fenotip yoluyla başarılır.

Bugün doğal olarak oluşan düzinelerce ribozim keşfedilmiş olup, bunların tümünün fenotipleri, RNA veya DNA'daki fosfoester bağlarının oluşumu ve kırılmasında işlev görür (Şekil 14.2b). Bu reaksiyonların kimyası, tam da nükleik asitlerin kopyalanması için asıl ihtiyaç duyulan şekildedir. Bu gözlem, RNA'nın varlığını sürdürmek amacıyla kendi kendini çoğaltmaktan sorumlu olacağı bir ilkel RNA Dünyası düşüncesini desteklemektedir. Şayet bir RNA molekülü, hata ve mutasyon olasılıklarının eşliğinde kendi kopyasını yapabildiyse, o molekül, modern yaşamın birçok karakteristiğini sergileyeceğinden dolayı canlı olarak düşünülebilir.

Bir İlk Yaşam Formu Olarak RNA'nın Durumu

RNA Dünyası hipotezi, RNA-esaslı canlı bir sistemin, bugün tanık olduğumuz biyolojik bilgiyi depolayan DNA ve bu bilgiyi ifade eden proteinli yaşam gibi bir yaşama evrimleştiğini öne sürer. DNA, RNA'dan kimyasal açıdan daha kararlı olduğundan, bir bilgi deposu olarak, oldukça uygundur. Özellikle çift-sarmallı iken DNA yüksek sıcaklık, asit veya bazlar yoluyla kendiliğinden bozulmalara çok daha iyi dayanabilmektedir.

RNA'nın daha eski olduğuna dair ne tür kanıtlarımız vardır? Katalitik RNA'nın bulunuşu kesinlikle önemlidir, fakat diğer göstergeler de vardır. RNA'nın, her yerde hücrelerin temel çoğalma aygıtında bulunuşu, ilkin yaşam formlarında işe karıştığına dair en güçlü ip ucudur. Örneğin, hücrelerde oldukça yüksek düzeyde korunmuş ve bilgi-işleyen aygıtın evrensel bileşeni, translasyon için bir aygıt olan, ribozomdur. Bu aygıt proteinler içerirken, RNA'dan yapılmış bir çerçeve üzerine inşa edilmektedir (rRNA). Ribozomlar sadece kendileri RNA içermeyip, ayrıca protein sentez işlerini başarmak için bir RNA adaptörüne (tRNA'lar) gerek duyarlar. Bundan başka, kışkırtıcı deliller, protein sentezinde gerçekte katalitik basamakları yürütenin ribozomların RNA kısmı olduğuna işaret etmektedir (Noller vd. 1992; Nitta vd. 1998). RNA'nın daha eski oluşunu destekleyen diğer bir güçlü argüman ise ATP ve GTP gibi ribonükleosit trifosfatların biyolojik enerji için temel kaynak olmalarıdır (Joyce 1989). Bu moleküller, bütün hücrelerin, hemen her türden enerji transfer işlemlerinde işe karışmakta ve hatta NAD (nikotinamid adenin dinükleotit), FAD (flavin adenin dinükleotit) ve SAM (S-adenosil metionin) gibi elektron-transfer kofaktörlerinin yapısına katılmaktadır. Belleğimizde RNA Dünyası'nın hayaleti ile, bir sonraki önemli soruya dönebiliriz: RNA evrimleşebilir mi?

RNA'nın Deneysel Evrimi

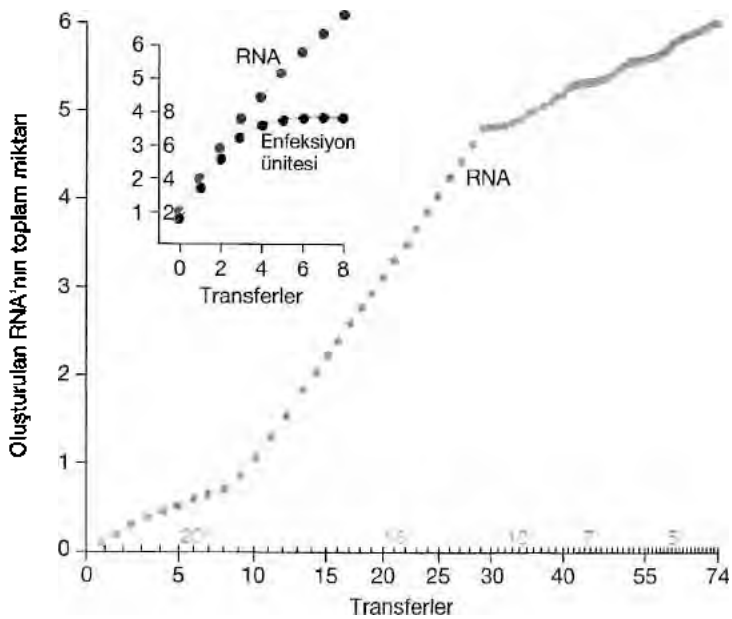
RNA dizileri, baz-eşleşmesi yoluyla kendi komplamenter dizilerini oluşturmak için bir plan sağlayabilir. Böylece, DNA gibi, RNA'da çoğaltılabilen kalıtsal bilgiyi saklama kapasitesine sahiptir. Buna iyi bir örnek, Bölüm 1'de izlediğimiz HIV virüsünün yaşam döngüsüdür. HIV'de olduğu gibi, reverz transkriptaz protein enzimi, bir RNA iplikçiğini DNA komplementine kopyalamada kullanılmakta ve daha sonra çift-sarmallı DNA formuna dönüştürülebilmektedir (bkz. Şekil 1.3). Ribozim dahil, herhangi bir RNA bu bilgi-depolama kapasitesine sahiptir. Araştırmacılar, RNA dizilerinin laboratuvarda evrimsel bir kapasite gösterebileceğini sorgulamak için *katalitik* RNA'nın bu eşsiz iki işlevselliğinden yararlanmaya başladılar. Eğer RNA deney tüplerinde evrimleşebilirse, bağımsız hücreler meydana gelmeden önce, bir RNA Dünyasının varlığı konusunda güvenirlilik büyük ölçüde artacaktır. Araştırmacıların RNA Dünyası hipotezini sınamalarının bir yolu, RNA molekülleri populasyonlarının, doğal seçilim yoluyla evrimleşip, evrimleşmediklerini kontrol etmektir.

Araştırmacıların RNA Dünyası hipotezini sınamalarının bir yolu, RNA molekülü populasyonlarının, doğal seçilim yoluyla evrimleşip, evrimleşmediklerini kontrol etmektir.

RNA'nın deneysel evrimi gerçekte ribozimlerin keşfinden daha önce çalışılmıştır. Sol Spiegelman ve meslektaşları bakteriyofaj Q_β'den saflaştırdıkları replikaz proteinini, Q_β RNA'sının deney tüpünde evrimleşebildiğini göstermek amacıyla kullanmışlardır (Miller vd. 1967). Replikaz, bir diğer molekülün kopyasını yapabilen herhangi bir enzimi tanımlayan genel bir terimdir. Çok az miktarda Q_β RNA'sı, Q_β replikaz ile birkaç dakika bekletilir ise, replikaz önce RNA'nın kopyasını ve sonrasında kopyanın kopyasını yapacak şekilde devam eder. Her bir kopyalama sırasında, replikazın, örneğin bir G bazına karşılık gelen C yerine A koymak gibi, bir hata ve yanlış kopya yapması küçük fakat sonlu bir olasılık olarak vardır. Bu değişebilme kabiliyeti evrim için ham madde sağlar. Q_β RNA çözeltisinin birbiri ardına yapılan dört seri transferi sonrasında (belirli bir süre sonunda çok az miktarda RNA'yı alıp taze replikaz içeren bir diğer tüp ortamına ekme), RNA populasyonunun fenotipik kompozisyonu hemen değişmiştir: Q_β RNA'nın bakteriyi enfekte etme yeteneği çarpıcı biçimde azalmıştı (Şekil 14.3).

Test-tüpü evrimsel denemelerinin en önemli yönü, fenotip olarak gözlenmiş herhangi bir değişimin, genetik bir temele sahip olduğunu göstermektir. Q_β RNA denemeleri büyük miktarda nükleik asitlerin nükleotit dizilerini belirlemek amacıyla bugün var olan teknoloji öncesinde yapılmakla birlikte, Spiegelman ve meslektaşları RNA populasyonunda genotipik bir değişim olduğunu 74 transfer sonrasında RNA'yı kendi bileşenlerine ayırarak ortaya çıkarabildiler. Araştırmacılar, dört nükleotitin tümünün yüzdesini kromatografik analiz yardımıyla tayin etmiş ve evrime uğratılmış RNA populasyonundan elde edilen değerlerin, bunların orijinal Q_β RNA'larından % 5 kadar farklılaştığını bulmuşlardır.

Q_β RNA ile denemeler, mutasyonların bir test tüp RNA populasyonunda ortaya çıkabildiğini ve yayılabildiğini göstermiş ancak, bunlar evrim süresince RNA'nın özgün bir fenotipik özelliğinin belirli bir genotip ile ilişkisini göstermek için tasarlanmamışlardı. Spiegelman denemelerinde yüksek sıklığa ulaşan yeni genotipler, Q_β replikaz proteini tarafından çok hızlı bir şekilde çoğaltılabilen bir RNA dizisinin, sadece seçilim tarafından tercih edilmiş olanlarıydı. Aslında, 75. transferinden alınan RNA, orijinal Q_β RNA'sına göre % 83 daha kısaydı ve yaklaşık 15 kat daha hızlı çoğalabilmekteydi.



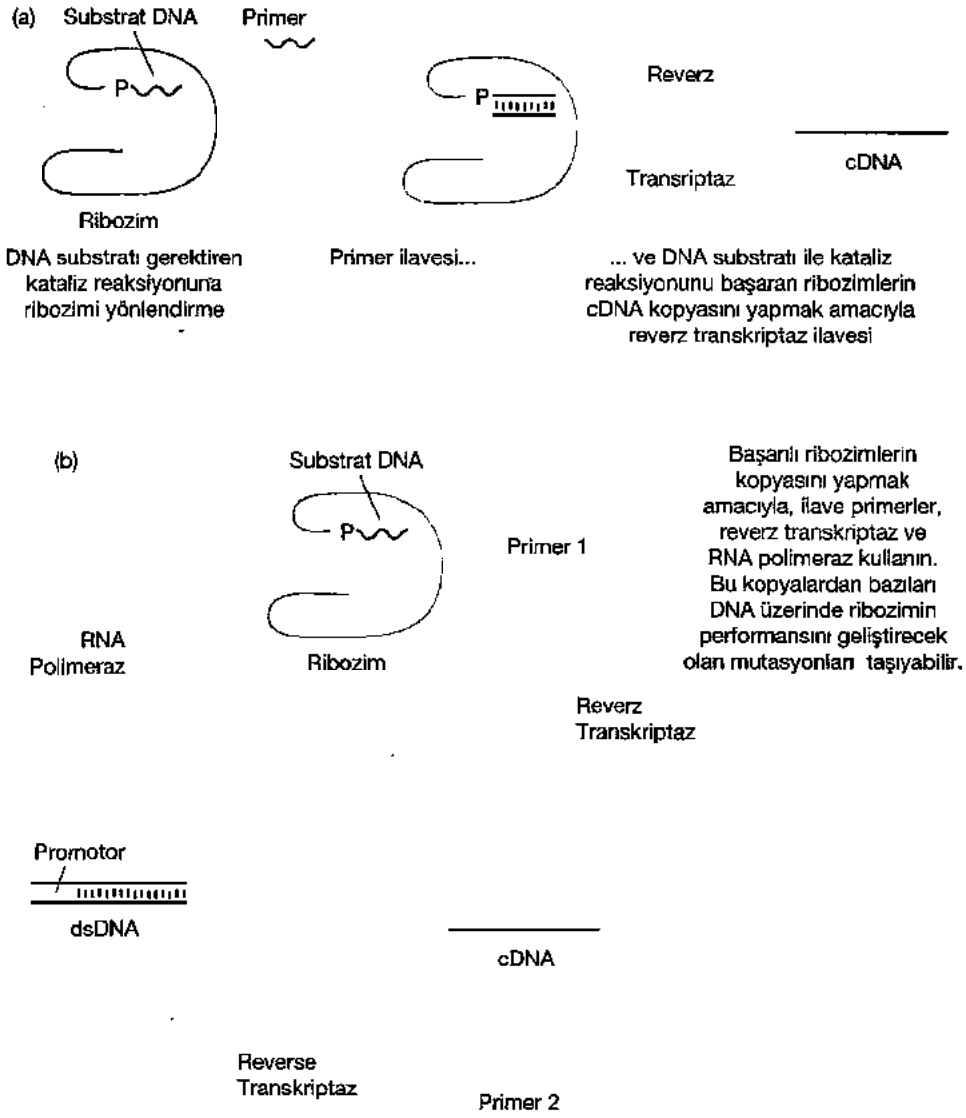
Şekil 14.3 Q_β RNA ile Sol Spiegleman denemesi
Grafik bir test tüpünden diğerine çok sayıda seri transfer sonunda, Q_β RNA'nın birikimini göstermektedir. Her bir test tüpünde, bir önceki test tüpünden kalan az miktarda Q_β RNA, bir miktar saflaştırılmış Q_β replikaz proteini ve dört ribonükleotit trifosfat ile karıştırılmakta, x-ekseninde belirtilen zaman süresinde bekletilmekte ve sonrasında taze replikaz ve nükleotitleri içeren yeni bir tüpe aktarılmaktadır. Dördüncü transferden sonra, RNA *E. coli* bakterisini artık enfekte edemeyen (eklenemeyen) yeni bir fenotipe evrimleşmektedir. RNA 74. transfer sonrası, orijinal Q_β RNA'dan yaklaşık %5'lik bir baz kompozisyonu farklılığı evrimleştirdi ve orijinal Q_β RNA'nın yalnızca % 17'si uzunluğundaydı. Mills vd. (1967), sayfa 219' Şekil 1'den, Yazarın izini ile basılmıştır.

Ribozimlerin keşfi ile RNA'nın test-tüpü evrimini gerçekleştirmeye yönelik çok etkili bir yola gelinmiş ve bununla, yaşamın RNA-esaslı bir periyottan geçmiş olduğu çok daha inandırıcı bir argüman haline gelmiştir. Şayet bir RNA molekülü özgün bir fenotipe sahipse, seçilimi bu fenotipi geliştirmek veya farklılaştırmak ve kalıtsal bir değişim gözlemek amacıyla uygulayabilir miyiz? Beaudry ve Joyce (1992) *Tetrahymena* riboziminin katalitik kapasitesinden, bu soruya yanıt bulmak amacıyla yararlanmışlardır (Şekil 14.4). Araştırmacılar, daha öncesinde *Tetrahymena* ribozi-minin kısaltılmış bir formunun oligonükleotit olarak adlandırılan (tek-iplikcikli, yaklaşık 5 ve 30 nükleotit uzunluğunda bir nükleik asit parçası) kısa bir RNA substratı üzerinde fosfoester transfer reaksiyonunu katalizlediğini saptamışlardı. Bu reaksiyonda, substrattın 3' yarısı ribozim tarafından kırılıp ayrılmakta ve ribozimin kendi 3' sonuna bağlanmaktadır (Kruger vd. 1982). Eğer bu 3' "kuyruğu" bir etiket olarak kullanılırsa, sonrasında katalizleme yapan ribozimler, yapmayanlardan kolayca ayırt edilebilirdi. Beaudry ve Joyce (1992), ilk olarak *Tetrahymena* ribozi-minin tümüne her pozisyon başına % 5'lik bir oranda rastgele mutasyonların serpiştirildiği, çok geniş bir RNA moleküller populasyonu oluşturdular. Daha sonra, bazı genotipleri diğerlerinden seçebilmek amacıyla, bu mutant populasyona yeni bir zorlu görev verildi. Bu denemedeki yeni görev substrat oligonükleotitin RNA değil, DNA formunda olmasıydı. Bu deneyleri başlatmak için kullanılan *Tetrahymena* ribozi-minin doğal olarak açığa çıkan dizisi ("yabanıl tip") bir DNA substratını sadece küçük bir oranda kesebildi. Beaudry ve Joyce mutant havuzda, tesadüfen DNA bölünmesi için yüksek kapasiteye sahip olmuş olan varyant dizilerin var olmasını beklediler.

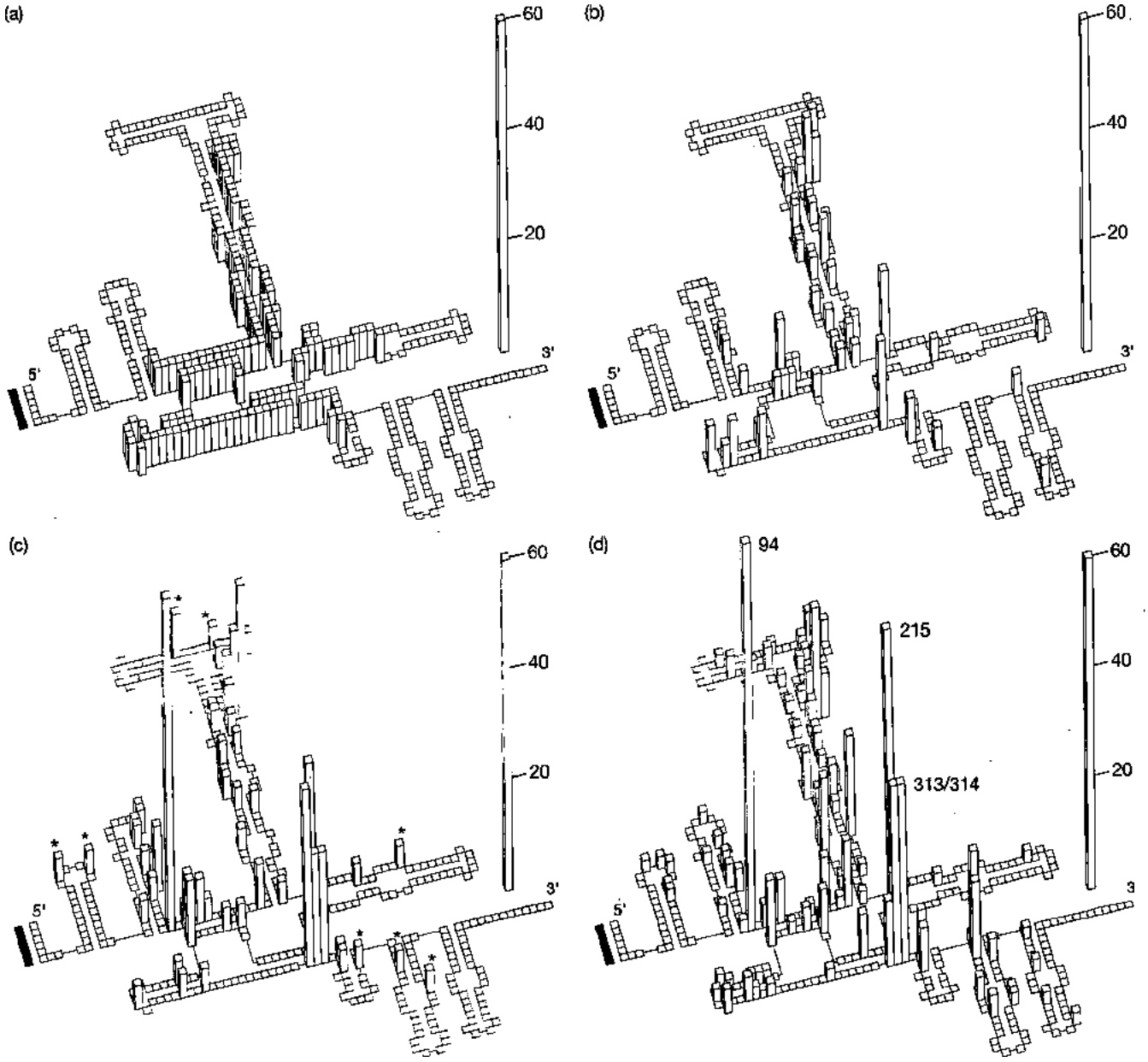
Araştırmacılar, mutant RNA populasyonunu bir DNA substratı ile bir saat inkübe etti ve sonra ortama iki protein enzimi olan reverz transkriptaz ve RNA polimeraz ilave ederek ribozim RNA'sını çok sayıda kopyasına çoğalttılar. Çünkü ribozimler, substrat bölünmesinin bir sonucu olarak, 3' kuyruğu rastgele bulduklarından, 3' kuyruğa komplementer olan bir DNA primeri, reverz transkriptaz için reaktif olmayan dizilerden, reaktif dizileri ayırmada kullanılabilmektedir. Bir 3' kuyruğu primere bağlanmak, daha sonra sırasıyla reverz transkripsiyonun başlatmak ve sonra daha fazla RNA yapmak zorundadır. Bu döngüsel olaylar sonucunda ortaya çıkan RNA, seçilim sürecinin devam ettirilmesi ve iyileştirilmesi amacıyla tamamıyla yeni bir döngü (yeni bir nesil) ekiminde kullanılabilir. Böylesi bir 10 nesil sonrasında, DNA substratlarını bölmek yönünde, bu RNA havuzunun aktivitesi 30 kat kadar artar. Daha da önemlisi, bu fenotipik çoğalma nükleotit dizisinde özgün değişimleri işaret edebilmekteydi (Şekil 14.5). Ribozim dizisindeki dört nükleotit pozisyonunda oluşan özgün mutasyonlar, katalitik ilerlemenin büyük çoğunluğundan sorumluydu. Ribozimlerin 94, 215, 313 ve 314 pozisyonlarında mutasyon taşıyan bireylerinin yabanıl-tip diziden 100 kat daha fazla bir katalitik etkinliğe sahip oldukları ispatlanmıştır.

Katalitik RNA molekül populasyonları, nükleotit dizilerinde varyasyon sergilemektedir. Bu varyasyon RNA çoğaltıldığında kalıtsaldır ve araştırmacılar hangi dizi varyasyonunun hayatta kalmakla sonuçlandığını gösteren deneysel koşullar planlamışlardır.

Bu deneyler çözeltideki RNA moleküllerinin, canlı organizmaların evrimleşmelerine izin veren özelliklere sahip olabildiğini göstermiştir. Her bir RNA'ya, gerek hayatta kalmanın (substrat katalizi) ve gerekse çoğalmanın (tersine ve doğrusal transkripsiyon yeteneği) bir fonksiyonu olan belirli bir uyum gücü verebilir. Molekülün uyum gücü, fenotipin bir yansıması olup, ribozimlerde olduğu gibi doğrudan doğruya kendi birincil dizisi tarafından belirlenir. Bir RNA populasyonundaki çeşitlilik, Beaudry ve Joyce (1992) deneyinde olduğu gibi, yabanıl-tip bir dizinin rastgele dağılımı yoluyla başlangıçta sağlanabilir. Alternatif olarak, bir araştırmacı RNA çoğaltılmasında kullanılan protein enzimlerin doğal hata oranlarına güvenebilir ve hatta, hata oranında artış meydana getirecek ölçüde kimyasal ortamı değiş-



Şekil 14.4 RNA'nın test-tüp seçilimi ve çoğaltılması (a) Seçilim. *Tetrahymena* ribozimi gibi bir ribozim tarafından rastgele mutajenez yoluyla yapılmış (Şekil 14.2a) RNA dizilerinin bir havuzu (kırmızı), arzulanan kimyasal reaksiyonları yerine getirmeye yönlendirildi. Bu cinsten bir reaksiyonu yerine getirebilenler sadece 3′ ucuna (mavi) bağlı DNA nükleotitlerinin kısa bir "kuyruğunu" kazananlardı. Nükleotitlerin bu kuyruğu, reverz transkriptaz tarafından ribozim RNA'sının cDNA'ya kopyalanması için gerek duyulan bir primere komplementerdir. (b) Çoğalma. Bir 3′ kuyruğunu başarıyla kazanan RNA dizileri (üstte) komplementer baz çiftleri yoluyla primer 1'i bağlayabilir ve reverz transkriptaz yoluyla komplementer DNA (cDNA)'ya kopyalanabilir. Reverz transkriptaz, çift iplikli DNA yapabilmek amacıyla, cDNA'ya sonrasında ikinci bir primer (primer 2) daha bağlanır. Primer 2, RNA polimeraz için bir promotor bölge içerir, böylelikle son basamakta, RNA polimeraz çift iplikli DNA'ya bağlanabilir ve onu tekrar sayısız kez RNA'ya kopyalayabilir. Bu döngünün bütünsel etkisi, bu türden başlangıç kimyasal reaksiyonu gerçekleştirebilen başarılı RNA dizilerinin, kendi başına binlerce kopyasını üretebilecek yetenekte oluşlandır. Bu döngü süresince reverz transkriptaz ve RNA polimeraz gibi iki protein enzimi nedeniyle, RNA populasyonuna katılan ek varyasyonlar, kendilerinin seçilime maruz olacakları kopyalama süresince hatalar yapabilir ve mutasyonlar yaratabilir. Beaudry ve Joyce (1992)'un izniyle Şekil 1, s. 636'dan basılmıştır. Copyright © 1992, American Association for the Advancement of Science.



Şekil 14.5 Evrimleşen bir RNA populasyonunda genotipik değişimler Bu histogramlar Beaudry ve Joyce (1992)'un *Tetrahymena* ribozim varyantları ile yaptıkları test-tüpü evrimsel deneyleri süresince, açığa çıkmış olan genotipik değişimleri göstermektedir. (a) Mutasyonlar, ribozimin orta alanı boyunca rastgele yapılmıştır. 413-nükleotit ribozimin katlanmış ikincil yapısının kaba bir sunumu, her bir barın yüksekliğinin test-tüp populasyonundaki mutasyon sıklıklarının, yabanıl tip *Tetrahymena* dizilerine oranını temsil eden, bir baz olarak gösterilmektedir. Başlangıç jenerasyonunda, 140 nükleotitin her biri %5'lik bir yabanıl tip nükleotit olmama şansına sahip olacak biçimde, rastgele mutasyona uğratılmıştır. Bu varyantlar havuzu (yaklaşık 10^{13} molekül), sadece DNA oligonükleotit substratının (siyah kutular) kesilmesini katalizleyebilen bu dizilerin çoğalmasını sağlayacak şekilde tasarlandı (Şekil 14.4b). (b) Üç tur seçilim ve çoğalma sonrasında populasyonun genotipik kompozisyonu. Orijinal varyant havuzda belirli mutasyonlar zararlı olmakta ve bunlar populasyondan elenirken (yükselmeyen kutular), diğerlerinin sıklığı artmaktadır (daha yüksek kutular). (c) Altı tur seçilim ve çoğalma sonrasında populasyonun genotipik kompozisyonu. Orijinal mutant havuzda olmasalar bile, bazı mutasyonlar, replikasyon sırasında protein enzimlerinin kopyalama hataları yoluyla, on-line mutagenez tarafından oluşturulduklarından, giderek daha sık göründükleri açıktır (yıldız işaretleri). (d) Dokuz tur seçilim ve çoğalma sonrasında populasyonun genotipik kompozisyonu. Nükleotit 94, 215, 313 ve 314 de dört mutasyon sıklığını % 50'den daha fazla artırır ve temelde populasyonun yeni fenotipik karakteristiklerinden sorumludurlar. Beaudry ve Joyce (1992)'un izniyle Şekil 4, s. 638'dan basılmıştır. Copyright © 1992, American association for the Advancement of Science.

tirebilir. Böylesine kendiliğinden mutajenli bir sistem, gerçek anlamda evrimsel hale gelir ve seçilim birçok nesil sonrasında varyantın varyantı üzerine işleyebilir. Böylece, bir test tüpünde evrimleşen RNA'nın populasyonları ile doğal ortamda evrimleşen modern organizmaların populasyonları arasında bir paralelliği görmek oldukça kolaydır (Lehman ve Joyce 1993).

Buna benzer test-tüp deneyleriyle, araştırmacılar ya daha gelişmiş fonksiyonlu ya da tümden yeni fonksiyonlu çok sayıda ribozimi evrimleştirmeyi başarmışlardır. RNA'nın katalitik repertuarı büyük ölçüde genişletilmiş (Joyce 1998) ve şu anda RNA'nın fosforilasyon (Lorsch ve Szostak 1994), aminoaçil transfer (Illangasekare vd. 1995), peptid bağı oluşumu (Zhang ve Cech 1997) ve karbon-karbon bağ oluşumu (Tarasow vd. 1997) gibi çok sayıda reaksiyonu katalizleyebildiğini biliyoruz. Allosterik olarak tasarlanmış olan ribozimler, katalizi gerçekleştirmek amacıyla küçük kofaktör moleküle gerek duyarlar (Tang ve Breaker 1997). Ribozimler, ribonükleotitlerin sentezinde bir rol oynayan (Unrau ve Bartel 1998), dört nükleotitin yalnızca üçü ile aktivite tutan (Rogers ve Joyce 1999) ve iki değerli metal iyon kofaktör olmaksızın (Geyer ve Sen 1997) iş yapacak şekilde seçilebilmektedirler. Aptamer olarak adlandırılan RNA dizileri, bugünkü memeli immün sisteminin immünglobulin proteinlerine benzer biçimde, arzulanan hemen her türden molekülle (Tuerk ve Gold 1990; Ellington ve Szostak 1990), çok sıkı bir bağ oluşturacak biçimde, seçilebilmektedir. Bütün bu gelişmeler hep birlikte hücresel yaşam öncesinde, olası bir canlı sistem olarak RNA'nın var olduğuna işaret etmektedir.

Bölüm 3'de tartışıldığı gibi, Darwin, populasyonda bireyler (1) değişim, (2) kalıtsallık, (3) aşırı üreme ve (4) hayatta kalma veya üreme başarısında değişim sergilediğinde, populasyonların evrimleşeceğini çıkarsadı. Bütün bir karmaşık organizmanın, belirli karakteristikleri üzerinden çıkartıldığında, özelliklerden (1) ve (2)'nin bir genotipe sahip olmak, özellik (3)'ün kendi-kendine çoğalabilme ve özellik (4)'ün fark yaratan bir fenotipe sahip olmak hakkında olduğunun farkına varırız. Sonuç olarak, kendi-kendini çoğaltan bir RNA populasyonun bugün yaşayan varlıklarda görmeye alışık olduğumuz hücreler, organeller, dokular, yapraklar, kürk veya karakteristik davranışlara vs. sahip olmaksızın bile yaşamın öz varlığına sahip olacağıdır.

Kendini-Çoğaltma

Şimdiye kadar tartıştıklarımızdan RNA Dünyasının bir aç-ve-kapa olgusuna benzediği gözlenebilir. Fakat, bu gerçek olmaktan uzaktır. Biz RNA'nın inanılmaz ölçüde çeşitlilik gösteren moleküler bir yapı olduğunu ve uygun koşullar altında evrimleşebildiğini biliyoruz. Fakat kolayca fark edilen eksik bir şeyler vardır. Daha önce tanımlanmış bütün denemelerde, RNA protein enzimleri tarafından kopyalanıyordu. Bu proteinler, şüphesiz RNA Dünyası ortamında bulunmamaktaydı. RNA Dünyası hipotezinin en temel önermesi, RNA'nın, yaşamın proteinleri kullanarak biyolojik işlerin çoğunu yapmasından önceki bir tarihte ortaya çıktığıdır. RNA Dünyası için bilmecenin kayıp parçası, kendi kendini kopyalayabilen RNA'nın gösterilmesidir. "RNA-bağımlı RNA otoreplikaz" henüz keşfedilmemiş olarak yaşamın-kökeni araştırması açısından bir Kutsal Kase (Holy Grail) olarak kalmaktadır (Bartel ve Unrau 1999). RNA Dünyası, ya sadece kendini çoğaltan bir tip RNA, ya da karşılıklı etkileşen RNA'ların bir takımını kullanılmış olsun, replikaz fenotipli bir RNA'ya gerek duyulmuştu (Bartel 1999). RNA gibi organik moleküllerin bir koleksiyonu yoluyla kendi kendini çoğaltma yeteneğinin kazanılması, tartışmalı olarak cansız maddelerden, yaşama geçiş noktasıdır.

Katalitik RNA molekülleri populasyonu, doğal seçilim yoluyla evrimleşme için gerekli olan özelliklerin çoğunu içermekle birlikte, araştırmacıların önemli yardımları olmaksızın kendi olanakları ile evrimleşemez. Bu katalitik RNA molekülü kendi kendini eşleyememesi nedeniyledir.

Kendini çoğaltabilen bir RNA molekülü hipotezi, sınanabilir en basit bir proto-organizma olarak işlev görür. Şayet hipotez doğru ise, bizlerin laboratuvarda kendi-

ni çoğaltan bir RNA molekülü yapabilmemiz gerekir. Bugüne kadar başarılmamış olmakla birlikte, araştırmacılar büyük ilerlemeler kaydetmiştir. Örneğin, David Bartel ve ekibi RNA sentezleme yeteneğinde ribozimler araştırmak için test-tüp evrim yöntemini kullanmaktadırlar (Bartel ve Szostak 1993; Ekland vd. 1995).

Şekil 14.6, Bartel ve Szostak (1993)'ın, bir çift komşu RNA nükleotitini bağlayacak bir fosfoester bağı oluşumunu katalizleyebilen ribozimleri yapmak için kullandığı seçilim şemasını göstermektedir. Bartel ve Szostak, geniş bir RNA polinükleotit havuzu kullanarak işe başlamışlardır. Her bir polinükleotit 5′ ve 3′ uçlarında aynı diziye (çizgilerle gösterilen), orta alanda ise rastgele dizinin farklı birer 220 nükleotit dizisine sahipti (kutu içerisinde işaretlemiş "220 rastgele" olarak gösterilen). Şekil 14.6, bu RNA havuzunun üyeleri olan iki molekülü izlemektedir: Rastgele 220 A (sol sütün) ve Rastgele 220 B (sağ sütun).

Bartel ve Szostak havuzda bulunan RNA'ları, kendi 3′ ucu üzerindeki bir baz çiftinin etkileşmelerini esas alarak agaroz küreciklerine tutturmuşlardır. Bilim insanları, daha sonra bu RNA havuzunu özgün bir substrat polinükleotitin çok sayıda kopyasını içeren çözelti ortamında banyo etmişlerdir (satır 1). Bu kısa RNA molekülü kendi 5′ ucu üzerinde fonksiyonu birazdan belirginleşecek olan bir etiket oluşturan nükleotit dizisine sahipti. Substrat RNA, kendi 3′ ucu üzerinde, havuz RNA molekülünün serbest ucuna komplementer bir nükleotit dizisine sahipti. Substrat molekülü, havuz RNA'larına, eşleşen baz çiftlerinin hidrojen bağları yoluyla çok hızlı bir şekilde bağlanır olmuştu (satır 2).

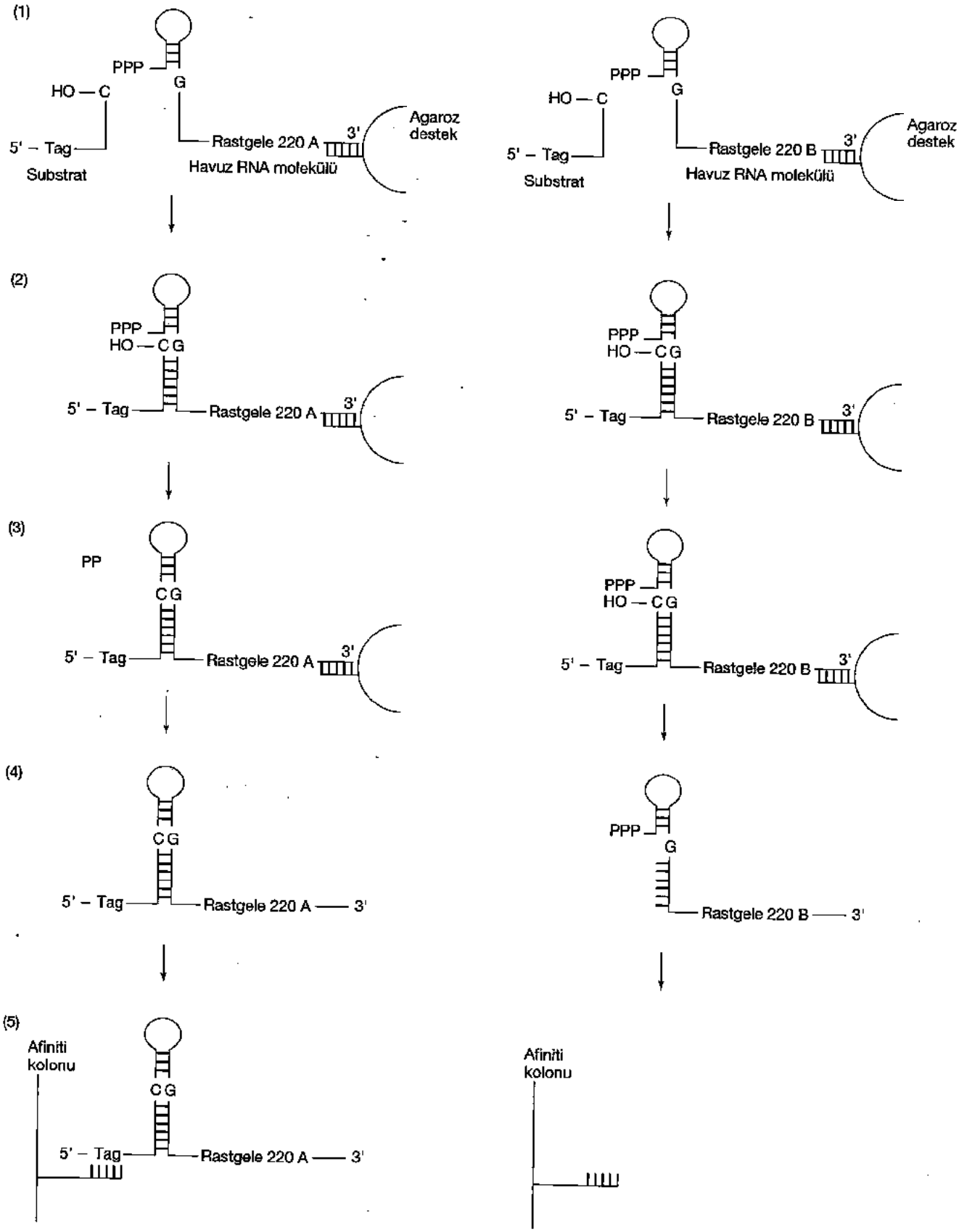
Bu eşleşme, havuz RNA'nın 5′ ucu üzerindeki trifosfat (PPP) grupları ve substrat RNA'nın 3′ ucu üzerindeki hidroksil grubunu (OH) komşu pozisyona getirir. Şayet, şans eseri bir havuz RNA molekülündeki rastgele dizilerin 220 nükleotit dizisi fosfoester bağ oluşumunu katalizleyecek bazı yeteneklere sahip olmuşsa, substrat ve havuz RNA molekülleri arasında böylesi bir bağ oluşumunu da katalizlemiştir. Satır 3'de, Rastgele 220B bunu katalizleyemezken, Rastgele 220A bir difosfasfat molekülü serbestlendirerek böylesi bir reaksiyonu katalizlemiştir.

Bartel ve Szostak sonrasında havuz RNA'ları, havuz RNA'lara, kovalent olarak bağlı olmayan (fosfoester bağlarıyla), her bir substrat RNA'yı uzaklaştıran şartlar altında yıkamış ve havuz RNA'ları kendi agaroz küreciklerinden kurtarmıştır (satır 4). Rastgele 220A hala kendi substratına sahipken (etiketli olan); Rastgele 220B değildir.

Son olarak, bilim insanları havuz RNA'larını bir afiniti kolonu içerisinde koşturmuşlardır (satır 5). Afiniti kolonu substrat RNA'sı üzerindeki etiket diziyi baz-eşlemesi yoluyla tutmuştur. Kolon böylece rastgele dizinin 220-nükleotit dizisi katalitik aktivite kazanmış olan herhangi bir havuz RNA'sını tutarken (Rastgele 220A gibi), 220-nükleotit dizisi aktivite kazanmamış herhangi bir havuz RNA akışına izin vermiştir. Bu seçilim basamağı Beaudry ve Joyce'un denemelerindeki kuyruklu ve kuyruksuz *Tetrahymena* ribozimleri arasındaki ayrışmaya analogtur (1992).

Şimdi ise Bartel ve Szostak, tutulmuş olan havuz RNA'yı afiniti kolonundan serbestleştirerek, her birinin mutasyona izin veren replikasyon enzimleri yardımıyla çok sayıda kopyasını üretmiş ve tüm metodu tekrardan aynı biçimde yinelemiştir. Bartel ve Szostak'ın protokolünün, havuz RNA'larına doğal seçilim yoluyla evrimleşme için gerekli ve yeterli tüm koşulları sağladığına dikkat ediniz. RNA'lar kalıtımlı üreme (kopyalama işlemi yoluyla), değişim (mutasyon nedeniyle) ve farklı hayatta kalma (afiniti kolonunda) özelliklerine sahiptir. Bir nesilden diğerine hayatta kalmayı başaran RNA'ların, fosfoester bağlarını katalizlemede en etkin olanlar olduğu büyük olasılıktır. On seçilim turu sonunda, bu RNA havuzu, katalizin yokluğunda böyle bağların oluşma oranının birkaç katı büyüklüğünde bir hızla, fosfoester bağ oluşumunu katalizleyebilen, ribozimler evrimleştirmiştir (Şekil 14.7).

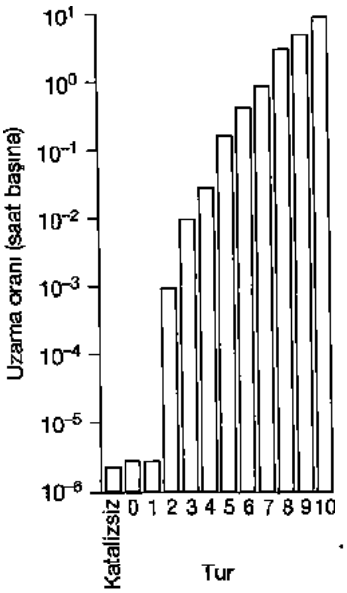
Araştırmacılar, katalitik RNA populasyonları ile, kendini çoğaltabilen katalitik RNA'ları geliştirmek için, seçici eşleştirme denemeleri yapmaktadırlar. Şayet araştırmacılar başarırlarsa, daha önce tanımsal olarak önerdiğimiz yaşamı yaratmayı başarmış olacaklardır.



Şekil 14.6 RNA sentezleyen ribozimlerin belirlenmesi için kullanılan test-tüp seçilim şeması Açıklama için metine bakınız. Bartel ve Szostak (1993)' tan.

Çok yakın zamanlarda, Ekland ve Bartel (1996) büyüyen bir RNA zincirine altı nükleosit ekleyebilen katalitik bir RNA'yı evrimleştirmekte benzer bir şema kullandıklarını bildirmişlerdir. Bu ribozim, kalıp RNA ve ribonükleosit trifosfat kullanır ve canlı organizmaların protein-esaslı RNA polimeraz enzimleri yoluyla ilerletilen aynı kimyasal reaksiyon aracılığıyla, RNA polimerizasyonunu katalizler. Laboratuvar koşullarında evrimleşmiş ribozimler, henüz kendini eşleme yeteneğinde değildir, fakat öyle gözükmektedir ki biyokimyacılar bu özellikte bir dizi veya dizi setlerini oluşturmaya hızla yaklaşmaktadırlar.

Gerald Joyce (1996)'un dediği gibi, "Bir kez RNA replikaz aktiviteli RNA enzimi elde edilirse, hayal biter ve eğlence başlar". Üzerinde besleneceği, doğru organik molekül verilirse, kendini-çoğaltan RNA'ların bir populasyonu, kendi başına mutasyon ve doğal seçilim yoluyla evrimleşme yeteneğinde olacaktır. Bu populasyon, Beaudry ve Joyce veya Bartel ve Szostak tarafından yapıldığı gibi nesilden nesile yönetilmeye gerek duymayacaktır. Kendini çoğaltan bir RNA'ya sahip bir tür, replikasyon ve transkripsiyonlu bir DNA genomu evrimleştirecek midir? Proteinler ve translasyonu keşfedecek midir? Bu aygıt, doğal olarak evrimleşmiş organizmalardaki herhangi bir aygıtın benzeri mi olacaktır? Onun soylarından biri bugün tanık olduğumuz hücresel yaşamı mı andıracaktır? Belki çok yakın bir günde bu bulmacaya uyan daha fazla parçalara sahip olacağız.



Şekil 14.7 Ribozimlerin bir laboratuvar populasyonunda katalitik yeteneklerinin evrimi Grafik Bartel ve Szostak (1993)'ın RNA havuz üyelerinin, seçilim devrinin bir fonksiyonu olarak, fosfoester bağının şekillenmesini (uzama miktarı) katalizleyişinin ortalama oranını göstermektedir. Dikey eksen logaritmik ölçülerle ifade edilmiştir. Denemeler süresince, RNA havuzundaki moleküllerin katalitik aktivitesi belirli birkaç kat büyüklükte yükselmiştir Barlel ve Szostak (1993)'dan.

14.2 Geçmişe Bakış: RNA'ya Nasıl Ulaştık?

RNA Dünyası çok sayıda çekici özelliğe sahiptir ve proteinleri şifreleyecek olan DNA'nın ortaya çıkışından önce, proteinlerin var olduğu önerisindeki probleme de çözüm getirir. Fakat, bir RNA Dünyası kendine ait sıkıntılar ile gelir. Bazı eleştirmenlerin iddia ettiği gibi, RNA Dünyası, kendini-çoğaltmanın köken sorununu, basitçe yaşamın köken sorununu, Yerküre dışında diğer bazı alanlarda arayan Panspermia Hipotezine (Kutu 14.1) benzer biçimde, bir basamak geriye ittiğidir. Buradaki sorun oldukça basittir: Herhangi bir RNA dizisi abiyotik bir çevreden nasıl oluştu?

Kimyacılar canlı sistemlerin yardımı olmaksızın nükleik asitlerin hangi yollarla yapılabildiğini çalışmışlardır. Nükleik asitlerin abiyotik sentezinin, bazı durumlarda şaşırtıcı biçimde kolay olduğu, diğerlerinde ise ürkütücü biçimde zor olduğu gösterilmiştir. Genel kanı ise, RNA Dünyasının muhtemelen kendi-kendine çoğalan ilk sistem olmadığıdır. Bunun nedeni abiyotik koşullarda RNA oluşturma olasılığının çok küçük olmasıdır. Daha sonra, RNA sentezi çabaları hakkında tekrar konuşacağız, fakat şimdilik hatırlayacağımız RNA'nın hiç tartışmasız çok daha ilkel kimyasal bir sistemden evrimleşmiş olduğudur. Bunun yanında, kendi-kendini çoğaltan özellikte, herhangi bilgi-taşıyan organik molekül oluşumunu tekrar etmek için, aşağıdaki dört sorunun cevaplanması gerekir:

1. Bilgi-taşıyan biyomoleküllerin basit inorganik bileşiklerden yapılmış olmaları gerekmektedir. Bu bileşikler nereden gelmiştir?
2. Basit inorganiklerden daha büyük molekülleri oluşturan kimyasal reaksiyonların tercih edilmeleri ve bir enerji kaynağına sahip olmaları zorunludur. Bu reaksiyonlar nelerdi?
3. Yapı taşlarının RNA ve polipeptit gibi polimerleri kendiliğinden yapması gerekmektedir. Bu nasıl olmuştur?
4. Büyük çaplı biyomoleküllerin zararlı çevre koşullarından korunmuş olması gerekmektedir. Bu nasıl başarılmıştır?

Katalitik RNA'ların cansız varlıklar ile hücresel yaşam arasında bir geçiş formu olduğu önermesi birçok eksiğe sahiptir. Bizler, hala ilk RNA moleküllerinin nereden geldiğini ve kendi-kendini çoğaltan bir moleküler RNA populasyonunun DNA ve protein-esaslı hücrelere nasıl evrimleştiğini açıklamak zorundayız.

KUTU 14.1 Panspermia hipotezi

Çok sayıda çağdaş uzman, yaşamın Yerküre üzerinde oluştuğunu varsaymakla birlikte, buna bir alternatif te vardır: Yaşam başka yerde oluşmuş ve Yerküre'ye taşınmış olabilir. Bu panspermia hipotezi, yaşamın köken sorununu çalışılması çok daha zor olan bazı uzak alanlara yönlendirmekten başka bir açıklama önermemektedir. Bununla birlikte Francis Crick ve Leslie Orgel (1973) böylesi eleştirilerin yalnızca adaletsiz değil, aynı zamanda bizleri gerçeğin keşfedilişinden alıkoyabileceğine işaret etmişlerdir:

> Bütün bildiklerimiz diğer tip gezegenler üzerinde yaşamın köklerinin ... üzerinde bulunduğumuz kendi gezegenimize göre daha büyük bir olasılık olabileceğidir. Örneğin, böylesi bir gezegen Yerküre'de çok nadir olan can alıcı katalitik öneme sahip bir mineral veya bileşik içerebilir.

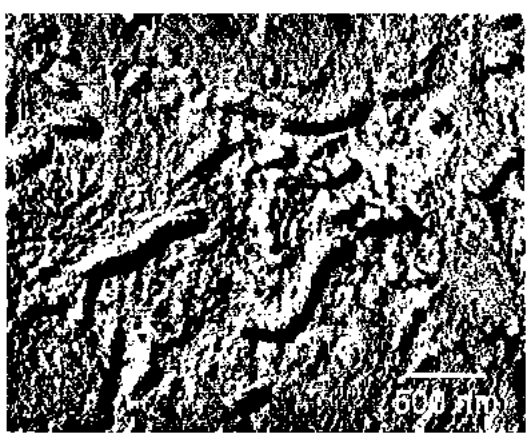
Panspermia hipotezinin bir diğer versiyonu ise, yaşamın bizim güneş sistemimiz içinde bir başka gezegen üzerinde köken aldığıdır. Mikroplar daha sonra kendi dünya evinden bir meteor etkisiyle çıkmaya zorlanmış ve toz kütleleri şeklinde uzay boşluğunda taşınmış ve bir başka meteor etkisiyle Yerküre'ye yağmışlardır. Ekzobiyoloji veya astrobiyolojinin alanı, güneş sisteminde başka yerlerde yaşam çalışmaları üzerinde yoğunlaşmaktadır. Bununla ilgili iki can alıcı soru şunlardır: (1) Bizim güneş sisteminde bulunan diğer gezegenlerde mikroplar var mıdır (veya var mı idi)? ve (2) böylesi bir yolculukta hayatta kalmayı başarabilirler mi?

Diğer şeyler yanında bu ilk soruya yanıt oluşturacak bir çaba olarak, Birleşik Devletler 1976 yılında iki Viking uzay arcını Mars üzerine indirmiştir. Viking uzay aracı, Mars topraklarında mikrop yaşayıp yaşamadığına tayin etmeye yönelik üç deneme gerçekleştirmiştir. Her üç girişimde, metabolizmanın ürünü olarak ortaya çıkan gazları tayin etmeyi amaçlamıştır. Hiçbir pozitif sonuç alınmamıştır. Bununla birlikte, sonuçlar Mars'ın diğer yerlerinde veya başka zamanlarda yaşamın var olduğu olasılığını ortadan kaldırmaz

David McKay ve meslektaşları (1996), Mars üzerinde gerçekten yaşamın 4 milyar yıl kadar önce var olduğunu öne süren kanıtlar rapor etmişlerdir. McKay'ın ekibi, Antarktika üzerine meteorit olarak düşmüş olan bir kayayı çalışmışlardır. Ekip parçalanmış kayanın kıymıkları üzerinde, magnetit (Fe_3O_4) ile yakın ilişkili karbonat kabarcıklarını ($-CO_3$), demir sülfit (FeS_2) ve çok-halkalı aromatik hidrokarbon olarak adlandırılan organik molekülleri bulmuşlardır. Tüm bu kimyasallar biyolojik veya biyolojik olmayan yollardan üretilebilmektedir. Bununla birlikte, karbonat kristaller suyun varlığında şekillenir ki, bu da bildiğimiz gibi yaşam için bir zorunluluktur. Buna ilaveten, McKay ve meslektaşları, Mars kökenli kaya üzerinde minik bakterilere benzeyen nesneler saptamışlardır (Şekil 14.8). McKay vd., kendi bulguları için en mantıklı açıklama olarak, bu objelerin mineral ve kimyasalları üretmiş olan biyolojik işlemcinin fosilleri olduğu sonucuna varmışlardır. Diğer bilim adamları buna ikna olmadılar (bkz. Veers vd. 1996; Kerr 1997a). Bill Schopf'un işaret ettiği gibi, "Mars'ta yaşamı bulmaya yönelik bu girişim başarısız olmuştur. Bu Mars'ta hiç yaşam bulunmadığı anlamına gelmez—sadece bu bilim adamları hiçbir şey bulamamıştır". Mars'a yeni bir seri keşif seferleri devam etmektedir ve kızıl gezegen üzerinde geçmişte veya günümüzde yaşam hakkında çok daha kesin bilgileri er ya da geç verme konusunda umut vermektedir.

Güneş sisteminde dünya dışında yaşam için diğer aday alanlar da vardır. Bunlardan biri Jüpiter'in uydusu Avrupa'dır. Galileo uzay aracından en son alınan fotoğraflar, Avrupa uydusunun bol miktarda sıvı su ve aktif volkanlara sahip olduğunu göstermektedir. Chyba (2000), bu uydu üzerinde yaşamı destekleyen enerjinin, Jüpiter'in manyetosferindeki yüklü tanecikler tarafından oluşturulabileceğini öne sürmektedir. Bununla birlikte, bu bilgiler, yaşamın Avrupa'nın buzlu yüzeyi altında saklı sıvı bir okyanusta evrimleşmiş olabileceği olasılığını akla getirir (Belton vd. 1996; Kerr 1996, 1997b).

Peki, bir mikrobun Yerküre'ye canlı halde yolculuk etme şansı nedir? Mars'tan çarpma ile dağılan meteorit üzerinde mikroplar için Yerküre'ye yolculuk tipik



Şekil 14.8 Mars bakterilerinin fosilleri mi? Bir Mars meteoritinin bu taramalı elektron mikroskop görüntüsü minik bakterilere benzerlik gösteren nesneleri göstermektedir. (NASA/ Johnson Uzay Merkezi)

KUTU 14.1 Devamı

olarak birkaç milyon yıl alır, fakat birkaç talihli, Yerküre'ye bir yıldan daha az sürede ulaşacaktır (Gladman vd. 1996; Gladman ve Burns 1996). Uzaya açılan mikroplar soğuk, vakum ve UV ile birlikte iyonize radyasyona maruz kalacaklardır. Peter Weber ve J. Mayo Greenberg (1985) ile Klaus Dose ve Anke Klein (1996)'den oluşan iki ekip, bu koşulların değişik kombinasyonlarına maruz kalmış *Bacillus subtilis* bakteri sporlarının canlı kalabilme oranlarını ölçmüşler; Jeff Secker ve meslektaşları (1994) ise teorik hesaplamalar yapmışlardır. Ulaşılan sonuç, çıplak haldeki sporların gezegenler arası bir yolculukta canlı kalamadığıdır. Bununla birlikte, radyasyona karşı bir tür kalkanlı sporların, bunu gerçekleştirmede biraz şansı olacaktır. Bir kalkan, buz, kaya veya karbon tarafından oluşturulabilmektedir.

Bilgilerimize gelince, mikropların uzayda uzun süreli canlılıkları yalnızca bir defasında doğrudan sınanmıştır. 1969 Kasım'ında, Apollo 12'den astronotlar Ay yüzeyinde bu tarihten iki buçuk yıl öncesinden indirilmiş olan insansız aya ait Surveyor 3 arazi aracından, bir kamerayı tekrar elde edebilmişlerdir. Yer yüzüne geri döndüklerinde, NASA'dan bilim adamları, kamera içerisindeki, bir parça izolasyon köpüğünün yaşayan bakteriler (*Streptococcus mitis*) içerdiğini saptamışlardır. Açıkçası mikroplar Yerküre'den ayrılmadan önce Surveyor'a kaçak olarak binmiş ve radyasyondan kamera tarafından korunmuş, uzayın vakum ve soğunda canlı kalabilmişti (Mitchell ve Ellis 1972).

Panspermia altında ikinci bir olasılık ise, yaşamın diğer güneş sistemlerinde oluştuğu ve yıldızlar arası boşluktan geçerek Yerküre'ye ulaştığıdır. Böyle bir yolculuğa başlayan sporlar her şeyden önce bulunduğu yıldızın çekim alanından kurtulup yeterince hızlandırılmak amacıyla süratlendirici bir güce ihtiyaç duyacaktır. Bu güç radyasyon basıncı tarafından sağlanabilmektedir (Arrhenius 1908). Radyasyon basıncı ile boşlukta sürüklenme, sporun taşıyabileceği kılıfın kütlesini büyük ölçüde sınırlar. Secker ve meslektaşları, karbonatlı bir film materyalinin içinde sarılmış sporların gerek gezegenlerden kurtulma hızını ve gerekse yıldızlar arasındaki bir yolculukta karşılaşacağı radyasyonla canlı kalmayı başarabildiğini önermektedir.

Son olarak Crick ve Orgel (1973), yönlendirilmiş panspermia olarak adlandırdıkları üçüncü bir olasılık önermekteler: Yerküre'nin kurucu mikropları buraya bilinçli olarak galaksiyi yaşamla tohumlayan dünya dışı akıllı varlıklar tarafından bir uzay aracı içinde gönderildi. Crick ve Orgel kestirilebilir bir zaman dilimi içerisinde, böylesi bir misyonu başlatmanın bizler için muhtemelen mümkün olabileceğini ileri sürmektedir. Bundan dolayı, en azından diğer bazı uygarlıkların gerçekte bunu 4 milyar yıl öncesinde yaptıkları akla yatmaktadır.

Yaşamı Oluşturan Maddeler Nereden Gelmektedir?

1969 yılının 28 Kasım sabah saat 11 civarında, Avustralya'nın Murchison şehri üzerinde bir meteor Yerküre'nin atmosferine girmiş ve birkaç meteoride parçalanarak yer yüzünün yaklaşık 13 km^2'lik bir alanına dağılmıştır (Şekil 14.9). Hemen sonrasında, bilim insanları meteoritlerin bazılarını toplamış ve bunları kimyasal analizler için dikkatli bir şekilde laboratuvara getirmişlerdir (Kvenvolden vd. 1970). Onları şaşkınlığa sürükleyen, analizlerin kayaların iç kısımlarında organik moleküllerin varlığını göstermesiydi. Özellikle de glisin, alanin, glutamik asit, valin ve prolin amino asitleri önemli konsantrasyonlarda bulunmaktaydı (her gram meteorit başına 1-6 mikrogram amino asit). Bu amino asitler, modern organizmalar tarafından protein yapmak için kullanılanlar arasındaydı. Amino asitler daha öncede meteoritlerde bulunmuş, fakat bunların varlığı muhtemelen daha çok insanların dokunmasından kaynaklanan bulaşma sonucuydu. Murchison meteoritini çalışan bilim insanları bunları laboratuvarda parçalamış ve yalnızca iç kısımlarını analiz etmişlerdir. Buna ilaveten, Murchison kayasında buldukları amino asitler rasemikti; yani D- ve L-sterioizomerlerin (ayna- görüntüsü formu) oranlarını kabaca eşit miktarda içermekteydiler. Buna karşın, biyolojik amino asitlerin hemen hepsi saf L-formunda-

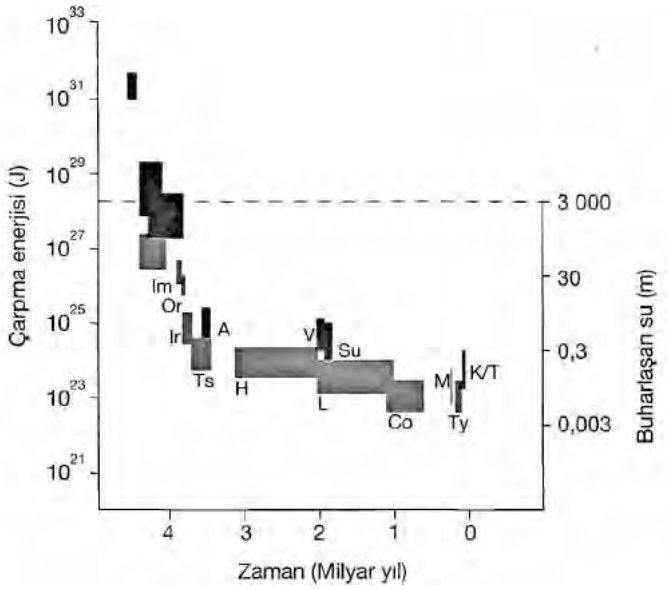


Şekil 14.9 Murchison Meteoriti Bu fotoğraf 1969'da, Murchison (Avustralya) yakınına düşen, yaklaşık 100 kg ağırlığındaki meteoritin bir parçasını göstermektedir. Bu meteoritin kimyasal analizleri düzinelerce amino asit tayin etmiştir (New England Meteoritical Services).

dır, dolayısıyla, araştırıcıların meteoritte bulduğu bileşiklerin kaynağı yerküresel yaşam olamazdı.

Murchison meteoriti neden önemliydi? Yaşamın biyomolekülleri kadar bunların muhtemel öncülerinin tamamı, elementlerden karbon, hidrojen, oksijen, azot, kükürt ve fosfor elementlerine çok miktarda; magnezyum, kalsiyum ve potasyum gibi diğer elementlere ise eser miktarda ihtiyaç duyarlar. Daha da önemlisi, bu elementlerin amino asitler, şekerler ve karbonhidratlar gibi biyolojik yapı taşlarının inşasında kullanılabilmesine izin verecek kimyasal bir formda olması gerekmektedir. Şayet bu yapı taşları ilkel Yerküre üzerinde sentez edilebilmişse, daha sonra tahminen büyük yapılı biyomoleküllere dönüşme için kullanışlı hale gelmişlerdir. Fakat şayet bunlar Yerküre üzerinde yapılamamışlarsa, varlıklarını açıklamak için, meteorit gibi Dünya dışı kaynaklara bakmamız gerekecektir.

Yerküre kaynaklı olmanın asıl problemi, dört milyar yıl önce Yerküre'nin şartları, yaşamın yapı taşlarının sentezi için elverişsiz olabileceğidir. Basınç ve sıcaklığa ilaveten, ortam şartlarının anahtar bir niteliği, başlangıç olarak bol miktarda moleküler oksijen (O_2) ve karbondioksitli (CO_2) ortam nedeniyle oksitleyici mi, yoksa yine başlangıç itibarıyla yüksek konsantrasyonlu hidrojen (H_2), metan (CH_4) ve amonyak (NH_3) ile indirgeyici olup olmadığıdır. Ya da oksitleyici aktivitede orta seviyeli ol-



Şekil 14.10 Yerküre ve Ay üzerinde büyük çarpmaların tarihçesi Yatay eksen zamanı göstermektedir (günümüzden milyarlarca yıl öncesi). Sol dikey eksen çarpma enerjisini göstermektedir (Jul). Sağ dikey eksen çarpma etkisiyle ortaya çıkan enerjiyle buharlaşan okyanusların derinliğini (m) göstermektedir. Kesikli çizgiler küresel olarak okyanusların tümüyle buharlaşmasını ifade etmektedir. Her bir kutu ise meydana geldiği tahmin edilen belirli bir çarpma süresinceki geçen zaman aralığını ve tahmin edilen çarpma enerjisinin düştüğü alan içindeki büyüklüğünü kapsamaktadır. Kırmızı kutular Ay, maviler ise Yerküre içindir. Etiketli kutular krater veya diğer jeolojik kanıtlarla belgelendirilmiş çarpmaları göstermektedir. Üst soldaki etiketsiz kutular Ayın oluşumundan sorumlu olduğu düşünülen büyük bir çarpmayı temsil etmektedir. Diğer etiketsiz kutular, hipotetik çarpmaları ifade eder. Açık gri renkli şerit ise, herhangi bir zamanda Yerküre'ye etki ettiği düşünülen en büyük çarpmayı göstermektedir. Ay kraterleri –Im = Imbrium, Or = Orientale, Ir = Iridium; Ts = Triolkovski, H = Hausen, L = Langrenus, Co = Copernicus, Ty = Tycho. Terrestrial kraterler— A = Arktik yuvarlak yataklar, V = Vredevort, Su = Sudbury, M = Manicougan, K–T = Kraterli—Tertiary Darbeler (Yucatan yarımadasının dışında bulunan krater). Sleep vd. (1989)'dan.

muş olabilir. Hangi durum içinde olduğu, hangi kimyasal reaksiyonun olası olduğunu tayin edecekti. Başlangıç atmosferinin kompozisyonu bir tartışma konusu olarak kalmakta olup (Lazcano ve Miller 1996), atmosfer kimyacıları nispeten elverişsiz gaz karışımlarında bile organik moleküllerin sentezlenebilmiş olduğu mekanizmaları aramaktalar (Kasting 1993). Bazı, jeokimyasal kanıtların işaret ettiği bir atmosferin, biyolojik olarak önemli moleküllerin oluşumu için elverişsiz olabileceği veya en azından yaşamın orijini için ihtiyaç duyulan konsantrasyonda üretilemeyeceği kanısıdır. Böylece, bir çoğu bazı hayati biyomoleküllerin güneş sistemindeki başka yerlerde yapıldığı ve Murchison meteoriti gibi bir araçla Yerküre'ye getirildiğine dair alternatif hipotezleri incelemektedirler. Çok sayıda kuyruklu yıldız bile değişik sayıda organik molekülleri içermektedir (Chyba vd. 1990; Cruik-shank 1997). Aslında, genç Yerküre meteor ve kuyruklu yıldızlar yoluyla ağır bombardımana maruz kalmıştır. Şekil 14.10, Yerküre ve Ay'ın her ikisi üzerinde çok büyük çaplı darbelerin tarihini göstermektedir. Murchison meteoritindeki gibi asteoritlerin parçaları olduğuna inanılan, birkaç karbonlu meteoritlerin, bol miktarda organik molekül içerdikleri ispatlanmıştır (bkz. Chyba vd. 1990; Lazcano ve Miller 1996).

Yaşamın inşa edildiği basit organik moleküller uzayda şekillenmiş ve daha sonra Yerküre'ye düşmüş olabilir. Araştırmacılar meteoritlerin içinde amino asitler ve diğer organik molekülleri arayarak bu düşünceyi sınamışlardır.

Yaşamın yapı taşlarının uzay boşluğundan geldiğini savunan hipotezle ilintili en azından çok önemli bir güçlük vardır: Meteor ve kuyruklu yıldızlar Yerküre'ye, çarptıklarında, atmosfer ile sürtünme ve yer yüzeyi ile çarpışma sonucu çok büyük sıcaklık açığa çıkar (Anders 1989). Bu sıcaklık meteor ve kuyruklu yıldızların taşıdığı organik moleküllerin tümünü veya çoğunu imha edebilir (Chang 1999). Edward Anders (1989), dışardan gelen çok küçük partiküllerin, bütün organik içeriklerini yanmaktan koruyacak şekilde, atmosfer tarafından yeteri kadar nazik biçimde yavaşlatılacağına işaret etmektedir; ayrıca genç Yerküre'nin organik moleküllerinin asıl kaynağının kuyruklu yıldız küllerinin olabileceğini ileri sürmektedir. Christopher Chyba ve meslektaşları (1990) bunun yerine başlangıç atmosferinin karbondioksitçe yoğun olduğu ihtimalini araştırmışlardır. Yoğun bir CO_2 atmosferi, çok büyük çaplı meteor ve kuyruklu yıldızlar ve bunların taşıyabileceği organik moleküllerin bir kısmının canlı kalabileceği, yeterince yumuşak bir iniş sağlamış olabilir. Murchison meteoritleri hiç şüphesiz en azından bazı organik moleküllerin Yerküre'ye düştüklerinde canlı kalabildiklerine doğrudan kanıt sağlar.

Oparin–Haldane Modeli

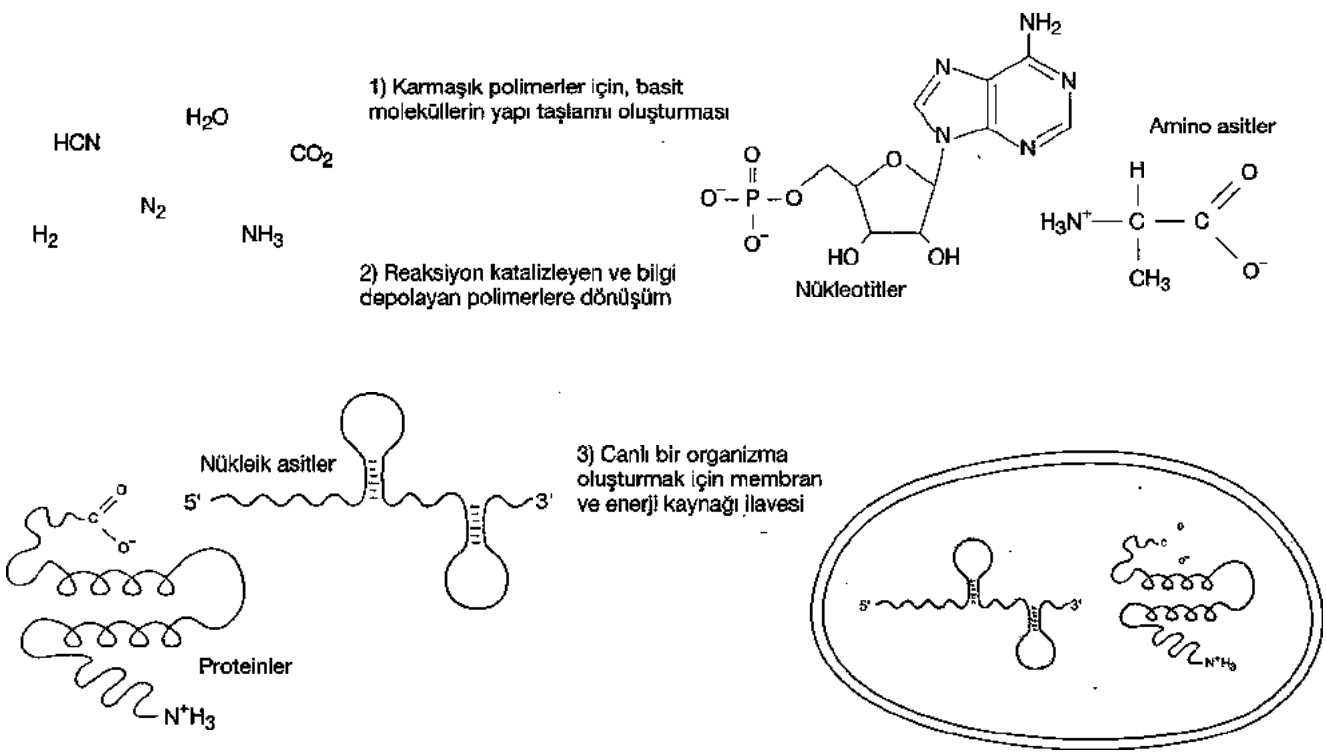
Başlangıçta, Yerküre'nin kendi başına prebiyotik sentez için "uygun maddeler" sağlayabildiğine dair büyük umutlar vardır. 1953 yılında, Stanley Miller ve daha sonra Chicago Üniversitesinde Harold Urey'in laboratuvarında bir lisansüstü öğrencisi, çok basit ve şık bir deney gerçekleştirdiklerini duyurdular. Miller, suyu kaynatan ve sıcak buharı metan, amonyak ve hidrojen atmosfer ortamı içinden ve sonra bir elektrik kıvılcımından geçip son olarak buharı soğutucu silindir bir borudan yoğunlaştıran ve tekrardan kaynayan erlene yönlendirilmiş bir düzenek kurmuştu. Miller düzeneğin bir hafta işlemesine izin vermiş, içerdeki su koyu kırmızıya dönmüş ve bulanıklaşmıştı. Kağıt kromatografisi kullanarak, Miller kırmızı rengin nedeni olan organik moleküllerin bir karışımdan, glisin, α- alanin ve β- alanin gibi en dikkate değer amino asitlerini saptanmıştır. Kimyacılar, organik moleküllerin prebiyotik sentezi üzerinde, 1953'den bu yana, yürüttükleri benzer deneylerde aralarında amino asitlerin, nükleotitlerin, şekerlerin yer aldığı organik moleküllerin çok büyük bir çeşitliliğinin oluşumunu rapor etmişlerdir (bkz. Fox ve Dose 1972; Miller 1992).

Yaşamın inşa edildiği basit organik moleküller, Yerküre üzerinde de şekillenmiş olabilir. Araştırmacılar, başlangıç Yerküresi üzerindeki kimyasal koşulları tekrardan oluşturarak ve amino asit ile nükleotitleri yaratmış olması gereken kimyasal koşulları taklit ederek bu düşünceyi sınamışlardır.

Miller, deney atmosferi olarak metan, amonyak ve hidrojen kullanmıştır; 1950'lerde, bu oldukça yüksek indirgeyici karışımın, genç Yerküre'nin atmosferi için model olduğu düşünülmüştü. Miller'in sonucunun işaret ettiği, eğer yıldırım

veya UV radyasyonu kendi denemelerinde kıvılcımın yapmış olduğu gibi rol oynamış ise, genç Yerküre'nin okyanusları çok hızlı bir biçimde biyolojik yapı taşlarınca zenginleşmiş olacağıdır. Çok sayıda atmosfer kimyacısı bugün, Yerküre'nin başlangıç atmosferinin çok fazlaca indirgen olmadığı, metan gazından çok karbondioksit ve amonyaktan çok moleküler azotca (N_2) zengin olunduğuna inanmaktadırlar (Kasting 1993). Bu netice günümüz volkanlarından salınan gaz karışımlarına ve üst atmosfer katmanlarında meydana gelen kimyasal reaksiyonlar konusunda artan bilgilerine dayandırılarak elde edilmiştir. Prebiyotik çevre konusunda bir uzlaşmaya varmak önemlidir, çünkü karbondioksit ve moleküler azotun hakim olduğu bir atmosfer, belirli organik moleküllerin oluşumunda daha az iletken olacağı gözükmektedir. Bununla birlikte, birkaç araştırmacı tarafından aldehitlerin, özellikle formaldehitin (H_2CO), karbondioksitten oluşumu makul bulunmaktadır ve aldehitler de bir RNA Dünyasının nükleotitlerini meydana getirmede ihtiyaç duyulan riboz şekerinin inşasında gereklidir (Mojzsis vd. 1999).

Yaşamın kökeni için Yerküre'nin gerekli bütün bileşenleri taşıdığı görüşü, herhalde en esaslı araştırılmış hipotezdir ve bugün dahi çok sayıda bilim insanı için çekiciliğini devam ettirmektedir. Bu düşünce, yaşamın nasıl başlamış olduğunu yeniden oluşturmak amacıyla 20. yüzyılın ilk yarısında çalışan A. Oparin ve J. B. S. Haldane gayretlerine kadar uzanır. Bu ve diğer bilim insanları (Charles Darwin dahil), yüksek konsantrasyonlarda biyolojik yapı taşları ile dolup taşan, bir su ortamında ortaya çıkan yaşamın ölümsüz bir hayalini yaratmışlardır. Bu, Darwin'in "küçük sıcak gölcüğü" (Darwin 1887), yani meşhur "prebiyotik çorbası" idi. Yaşam ortaya ilk çıktığı sırada, Yerküre üzerinde sıvı suyun var olup olmadığı dışında, bu görüşe karşı çok sayıda sert eleştiriler vardır. Her şeye rağmen, bu görüş populasyon genetiğinde Hardy-Weinberg eşitliği prensibinde olduğu gibi, sapmaların sınanabildiği bir tür sıfır model olarak kalmaktadır. Bu senaryo çok zaman Oparin-Haldane model olarak anılır.



Şekil 14.11 Oparin-Haldane modelinin özeti İlk kademe, biyolojik yapı taşlarının (nükleotit ve amino asitler), başlangıç Yerküresi üzerinde var olan inorganik materyalden şekillenmiş olacağıdır. İkinci kademe, bu yapı taşlarının biyolojik makromolekülleri oluşturmak (nükleik asit ve proteinler) amacıyla polimerizasyon oluşturacağıdır. Son olarak, bu makromoleküllerin hücre membranı gibi diğer biyolojik yapıların oluşumuna yönleneceğidir.

Oparin-Haldane modelini, genç Yerkürenin nemli toprağında veya suyunda meydana geliş sırasına bağlı olarak, bir seri basamağa ayırabiliriz (Şekil 14.11). İlk olarak, amino asit ve nükleotitler gibi, daha sonra yaşamın yapı taşları olarak hizmet edecek olan organik molekülleri, biyolojik olmayan süreçler ortaya çıkarmıştır. Daha sonra, organik yapı taşları prebiyotik çorbada protein ve nükleik asitler gibi biyolojik polimerleri oluşturdular. Son olarak, biyolojik polimerlerin bazı kombinasyonları, daha önce RNA Dünyası için fazlasıyla tartıştığımız gibi, var olan organik molekülleri tüketen, kendini-çoğaltan bir organizmayı meydana getirdi.

Basit İnorganiklerden Yaşamın Yapı Taşlarına

Daha önce, metan, amonyak ve hidrojen gibi basit inorganiklerden hangi amino asitlerin yapılabildiğinin kolaylığını görmüştük. Peki nükleotitler nasıl yapılmaktadır? Yaşamın kökeni araştırmalarındaki ikinci heybetli başarı, adenin azotlu bazının (bir pürin), amonyak ve hidrojen siyanid (HCN) gerektiren termodinamik olarak tercihli bir reaksiyondan kolaylıkla yapılabildiğinin Juan Oro' (1961) tarafından ortaya konmasıydı. Bu iki bileşen suda ısıtıldıkları zaman, en fazla % 0,5 kadar adenin elde edilir ki, bu miktar eğer eski atmosfer indirgeyici ve büyük miktarda azot ve hidrojen siyanid içeriyor idiyse önemlidir. Miller bu reaksiyonu Yerküre'ye ait prebiyotik sentezin "inanç taşı" olarak anar. Başka kimyacılar, diğer pürin bazları için benzer sonuçlar elde etmişlerdir. Pirimidinlerin (C, U ve T) abiyotik olarak yapılmaları nispeten daha zordur, fakat kimyacılar bir takım başarılar elde etmiştir (Voet ve Schwartz 1982). Son olarak, nükleotit oluşturan riboz şekeri, en azından uygun çevresel koşullar altında, yalnızca formaldehit ile başlayan yoğunlaşma reaksiyonlarının kademeli bir dizisinden türetilebilmektedir.

Maalesef, amino asit, nükleotit ve şekerleri oluşturmuş olabilen çoğunlukla bağımsız birkaç olası kimyasal yolun tanımlaması, bizi kendini-çoğaltan bir sistem olmanın eşiğinde olan tümüyle şekillenmiş yapı taşlarından uzak bir mesafede bırakır. On yıllardır, biyokimyacıların baş belası olmuş başlıca sorunlardan birisi kiral hal, yani optik izomer formudur. Yukarıda belirtildiği gibi, canlı sistemler bugün kendi proteinlerinde amino asitlerin yalnızca bir sterioizomer veya ayna-görüntü formunu kullanır ve bu durum nükleotitler için de geçerlidir. Oparin-Haldane modeli taraftarlarınca tanımlanmış birçok kimyasal sentez işleminde, yapı taşlarının her iki ayna görüntü formu kabaca aynı miktarlarda oluşmaktadır ve bunlardan yalnızca bir veya diğer formunu oluşturan bir mekanizma tasarlamak oldukça güçtür. Bu sorunu zorlaştıran asıl gerekçe ise, herhangi bir tip kendini çoğaltan polimerleşme sırasında bir ayna görüntü formunun, diğerinin polimerizasyonunu engelleyeceğidir (bkz. Joyce vd. 1987). Bundan başka, şeker oluşumunda olduğu gibi, nükleik asitlerde bugünkü gördüğümüz şeker (riboz), formaldehit yoğunlaşması sonucu üretilen bütün şekerin yalnızca çok küçük bir yüzdesini oluşturmakla kalmayıp, ayrıca azotlu bazların şekerlere bağlanabildiği, aynı derecede olası çoklu yollar da bulunmaktadır. Bu kombinasyonların her biri maharetle, fakat, çağdaş RNA'nın kullandığından önemli olarak farklı nükleotit izomer üretirler. Daha da kötüsü, her bir yapı taşı bir polimere dahil edilmeden önce, aktive edilmeye veya kimyasal olarak yüklenmiş olmaya ihtiyaç duymaktadır. Aktivasyon, daha önce mevcut bir kimyasal enerji kaynağı gerektirir. Hücre membranları olmaksızın bu enerjiyi yoğunlaştırmak, RNA Dünyasında yapı taşlarının nasıl aktive edilmiş olduklarını anlamayı biraz daha zorlaştırmaktadır (Orgel 1986). Bu vb. sorunların tümü, Joyce ve Orgel (1999) tarafından "moleküler biyologların rüyasını" (... bir zamanlar β-D- nükleotitler ile dopdolu bir prebiyotik havuz vardı....) "prebiyotik kimyacıların kabusuna" döndürdükleri biçiminde ifade edilmiştir.

Peki bu RNA Dünyasını nerede bırakmaktadır? Belki sendelemektedir, fakat kesinlikle hala dimdik ayakta durmaktadır. Çok sayıda araştırmacı şimdilik RNA Dünyasının ılıman küçük bir gölcükten ilk adım olarak ortaya çıkmadığını düşünmektedir. Bunun yerine, RNA'nın muhtemelen daha basit bir genetik sistemden türemiş olan evrimsel bir hattın, daha sonraki bir evresi olması muhtemeldir. RNA olmayan birkaç kendini-çoğaltan sistem önerilmiştir. Bunlar arasında yer alanlar şunlardır: bugün bildiğimiz kadarıyla ribonükleotitlerden oluşturulmayan, fakat yalnızca bir stereoizomere sahip olan ribonükleotit analoğu polimerler (Joyce vd. 1987); peptid ve nükleik asitler arasında bir hibritin oluşturduğu polimerler (Egholm vd. 1987); riboz şekeri yerine piranoz şekerinden ibaret nükleotitlerin oluşturduğu polimerler (Eschenmoser 1999); ve hatta kil gibi inorganik bileşiklerden oluşturulan polimerler (Cairns-Smith vd. 1992). Christian deDuve (1991), bilgi transferinin muğlak olarak karmaşık kimyasal bir çevrede, thioester bağlantıların metabolik yıkımına bağlı olan bir "Thioester Dünyası" teklif etmiştir. Bütün bu senaryolar, diğer bir kendini-çoğaltan sistemin, abiyotik olarak RNA'dan daha yüksek bir olasılıkla ortaya çıkabileceği tahminine dayandırılmaktadır. Bunlardan bazıları, RNA'nın bunlardan gelişebildiği şeklinde görüldü; tahminen kendini-çoğaltan bir sistemin başlangıçta var oluşu, en azından kiral hal gibi sorunların üstesinden gelebilen RNA sentez etme yolunda taraf olmaya olanak sağlamıştır. Diğerleri ise, bir RNA Dünyasına alternatif olarak, RNA'dan başka katalizörler yapma ve kullanma yolunu seçecek başka formüller önermişlerdir.



Şekil 14.12 Kil üzerinde uzun nükleotit zincirlerin sentezi Bu elektroforez jeli, poliadenilatların karışımını büyüklüğe bağlı olarak ayrıştırmıştır. Sağ şerit, 10 baz uzunluğunda nükleotit halkasına karşılık gelen tekli bir band içermektedir; bu Ferris vd. (1996) deneyinin başlangıç noktasıydı. Sol şerit ise, 10-nükleotit poliadenilatlar, montmorillonite bağlanmaları müsaade edildiğinde, aktifleştirilmiş adenozin nükleotitler ile sunulan iki ardışık banyo sonrasında, üretilen polinükleotitlerin karışımı içermektedir. Her ardışık band, uzunlukta bir-nükleotit farklılığını temsil eder. En soldaki şerit böylece 11 ile 20 nükleotit uzunluğunda dağılım gösteren poliadenilatları içermektedir. Soldan ikinci şerit, aktifleştirilmiş nükleotitler ile dört ve daha fazla ardışık banyonun sonuçlarını göstermektedir. Montmorillonit olmaksızın yürütülen reaksiyonlar, nükleotit zincirin uzatılmasında başarısız olmuştur (James P. Ferris, Chemistry Dept., Rensselaer Polytechnic Institude, Troy, NY 12180).

Biyolojik Polimerlerin Biraraya Gelmesi

Oparin-Haldane teorisinde ikinci basamak, yani prebiyotik çorbadaki yapı taşlarından biyolojik polimerlerin oluşumu, başka teorik ve pratik sorunlar ortaya koymuştur. Organik yapı taşlarını suda çözünmüş olarak içeren prebiyotik çorbada, biyolojik polimerler suda kolaylıkla sentez edilebilirlerken, yapılmış olanlar aynı zamanda hidroliz yoluyla kolaylıkla yıkılabilmektedir. Bu sorun, kendini-çoğaltan ilkin bir organizmanın temeli olarak hizmet eden yeterince uzun polimerlerin, basit bir organik çorbada meydana gelmiş olacağı konusunda şüpheler doğurmaktadır. (Ferris vd. 1996).

James Ferris ve meslektaşları (1996), 1940-1950'li yıllara uzanan bir geleneği devam ettirerek (bkz. Ferris 1993), hidroliz sorununun üstesinden gelecek makul bir mekanizma ortaya koydular. Ferris vd. laboratuvarda basit bir prebiyotik çorba hazırlamış ve içine yaygın kil minerali, montmorillonit ilave etmiştir. Montmorillonit, doğal olarak oluşan ve organik moleküllerin kolaylıkla tutunabildiği bir alüminyum-silikat kilidir. Aktif hale getirilmiş nükleotitler montmorillonite tutunursa, kil kataliz olarak hareket eder ve polinükleotit bir zincirde bunları birlikte bağlamayı başarır. Kile bağlı haldeyken, polinükleotitler hidroliz olmalarından daha hızlı meydana gelirler ve araştırmacılar bir dizide 8-10 nükleotit içeren polinükleotit zincirlerin oluşumunun teşvikinde başarılı olmuşlardır.

Ferris ve meslektaşları daha sonra, önceden yapılmış bir oligonükleotit primere, aktif hale getirilmiş nükleotitlerin günlük ilavesiyle, çok uzun polinükleotitler oluşturabilmenin mümkün olduğunu göstermişlerdir. Bu araştırmacılar, 10 nükleotit uzunluğunda bir poliadenilat primeri ile başlamış ve bunu bir montmorillonite bağlamaya bırakmışlardır. Bu bilim insanları, daha sonra aktifleştirilmiş adenozin nükleotitlerini içeren bir banyo ortamını, poliadenilat/kil çözeltisine ilave etmişlerdir. Aktifleştirilmiş nükleotitler poliadenilat primerleri ile etkileşime girmişler ve kendilerini nükleotit zincire eklemişlerdir. Ferris ve meslektaşları daha sonra kili (ve nükleotit zincire tutunmuş olanları) çökürmek amacıyla bir santrifüj kullanmış ve etkisi azalmış çözelti üstten alınarak, aktifleştirilmiş nükleotitlerin taze bir banyosu-

nu ilave etmişlerdir. Ferris vd., her gün bir kez aktifleştirilmiş nükleotitlerin taze bir banyosunu ilave ettikleri bu işlemi tekrarlayarak, 40 nükleotitten daha uzun poliadenilatları sentez etmeyi başarmışlardır (Şekil 14.12).

Yaşamın yapı taşları kil kristal yüzeylerine yapışarak polimere birleşmiş olabilir. Kile tutunmak, büyüyen polimerin hidroliz yoluyla parçalanmasını engellemektedir.

Ferris ve Orgel sonradan, illit mineralleri ve hidroksilapatit üzerinde 55 amino asit uzunluğa varan polipeptitler büyütmek amacıyla analog bir işlem kullanmışlardır (Ferris vd. 1996; Hill vd. 1998). Ekip, başlangıç Yerküre'sinde biyolojik polimerlerin büyümüş olabilecekleri bir model metot mekanizması üzerinde durmuşlardır. Devamlı olarak, prebiyotik çorba ile karışan ya da yıkanan sedimentlerdeki mineraller, yeterince uzunluğa sahip kendini-çoğaltan ilksel bir formu oluşturacak olan polimer oluşumunu beslemiş olabilir. Böylece, Oparin-Haldane modelinin ikinci aşamasının deneysel olarak desteğe sahip olduğu gözükmektedir. Üçüncü basamağı kısaca Seksiyon 14. 3'de tartışacağız.

Yaşamın Ortamdan Korunması

Bu noktada, herhangi birisi, karbondioksit, amonyak ve hidrojen siyanid gibi basit inorganiklerden tam nükleik asitlerin oluşumuna yol açan mantıklı olaylar zincirinin var olduğu ihtimali üzerinde en azından uğraşmak zahmetine katlanabilir. Bu olayların tümü, Yerküre üzerinde meydana gelmiş olabileceği gibi, bunlardan bazıları dünya dışı cisimler üzerinde ve bazıları ise Yerküre üzerinde meydana gelmiş olabilir. Hatta bazı araştırmacılar, bazı kimyasal reaksiyonların atmosferin kendisinde, belki de sıcaklık ile yükselen ve düşen, havada asılı haldeki su damlacıkları içinde meydana gelmiş olabileceğini bile önermişlerdir. Başlangıç atmosfer kimyası bir tarafa bırakıldığında, başlangıç Yerküre'si muhtemelen organik sentezler için, sadece birkaçının adını sayarsak, hidrotermal çevreler, ferrus (Fe^{+2}) demirce zengin okyanus suları veya volkanik çöküntüler gibi çok sayıda yerel olanak sunmuştur. Bununla birlikte, yaşam kökenin herhangi bir modeli için son problem, başlangıç Yerküre'sinin, yaşamın ihtiyaçları için sağlamış oldukları ile kalmayıp, aynı zamanda yaşamın evrimleşmesine olanak sağlayacak ölçüde yeterince elverişli olup olmadığıdır.



Şekil 14.13 Bilinen en yaşlı sedimenter kayaçlar aynı zamanda yaşam belirtilerine işaret eden bilinen ve en eski kanıtları da içermektedir (a) Grönland, Akilia adası üzerinde katmanlı demir formasyonundan kopmuş bir kaya parçası. Bu kaya en azından 3.85 milyar yıl yaşındadır. Koyu bandlar magnetit (demir içeren bir mineral); açık bandlar ise silikatlardır (silikon içerikli mineraller). Fotoğrafın sol kenarında yer alan çekiç yaklaşık 40 cm uzunluğundadır (Allen P. Nutman, Australian National University/Scripps Institution of Oceonography). (b) Akilia adası sedimenter kayaçlarından bir apatit kristali. Kristal etrafındaki koyu sınır karbonlu materyalden yapılmıştır. Kristal içerisindeki koyu çizgiler kristal içinde gömülmüş olan radyoaktif elementlerin yıkımları süresince serbestlenen fizyon ürünleri tarafından bırakılan izlerdir. Kristal 20 mikrometrenin biraz üzerinde bir uzunluktadır (Scripps Institution of Oceonography). (c) Bir apatit kristali nitrik asit ile aşındırıldıktan sonra, geride kalan boşluğun taramalı elektron mikroskobu ile çekilen bir fotoğrafı. Boşluk, apatit içerisinde gömülü olan, karbonlu materyalin bir parçasını içerir (bir çıkıntı). Bu karbonlu parçadaki ^{12}C ve ^{13}C oranı, parçanın yaşayan bir organizma tarafından üretildiğini önermektedir. (Stephen J. Mojzsis, Scripps Institution of Oceonography, University of California at San Diego)

Bilinen en yaşlı sedimenter kayaçlar Yerküre üzerinde yaşamın 3,85 milyar yıl önce halihazırda var olduğunu gösteren kanıtlar içermektedir. Grönland'daki Akilia ve Isua adalarından kayaçlar demir bandı formasyonlu olarak bilinen bir tiptendirler (Şekil 14.13a). Kayaçları yüksek sıcaklık ve basınca maruz bırakmış olan jeolojik süreçler, bu kayaçları sıkılaştırmış ve içerdikleri minerallerin kristalleşmelerine neden olmuştur Bu dönüşümler orijinal olarak kayaçların bulundurduğu tüm mikrofosilleri yıkıma uğratacaktı. Halbuki bu kayaçlar, apatit kristalleri içermektedir (Şekil 14.13b). Apatitler kalsiyum fosfat mineralleridir. Apatitler birçok mikroorganizma tarafından üretilmektedir ve ayrıca omurgalılarda diş ve kemiğin temel bileşenidir. Apatitler aynı zamanda biyolojik olmayan yollarla da üretilebilmektedir.

Manfried Schidkowski (1988) tarafından yürütülen başlangıç çalışmalarını izleyen Stephen Mojzsis, Gustaf Arrhenius ve meslektaşları (1996), Akilia ve Isua kayaçları apatitlerinin organizmalar tarafından oluşturulduğunu ileri sürmüşlerdir. Bunlar apatit kristallerine gömülmüş karbonlu materyal taneciklerini inceleyerek bu hipotezi sınamışlardır (Şekil 14. 13c). Karbon iki kararlı izotopa sahiptir: ^{12}C ve ^{13}C. Organizmalar çevresel karbonu, örneğin fotosentez sırasında yaptıkları gibi yakalayıp, fikse ettiklerinde ^{12}C'yi ^{13}C'den nispeten daha fazla oranda kullanırlar. Sonuç olarak, biyolojik yollarla oluşturulan karbonlu materyal, biyolojik olmayan yollardan oluşturulan karbonlu materyalden, ^{13}C'e göre ^{12}C açısından daha yüksek bir orana sahiptir. Mojzsis, Arrhenius ve meslektaşları, Akilia ve Isua apatit kristallerinde gömülü olan karbonlu taneciklerin, ^{12}C'nin ^{13}C'e oranını ölçmek için, bir iyon mikroprobu kullanmışlardır. İyon mikroprobu, bir örnek içerisinden her bir karbon atomunu serbest hale getirmekte; daha sonra bu atomlar bir kütle spektrofotometresi ile ölçülmektedir. Bilim insanları, ayrıca Avustralya Pilbara'dan, 3,25 milyar yıllık sedimenter kayaçlardaki apatit kristallerinde yer alan, karbonlu tanecikleri incelemişlerdir. Her üç durumda da, bilim insanları karbon izotop oranlarını yaşamın karakteristiği olarak tespit etmişlerdir. Bu alandaki diğer çalışanlar bu sonucu ihtiyatlı hevesle karşılamışlardır. Örneğin, John M. Hayes, (1996), karbon izotop oranlarını ölçmede iyon mikroprobunun uygunluğunun daha iyi araştırılması çağrısında bulunmuş olup, verilerin henüz keşfedilmemiş olan bazı prebiyotik kimyasal reaksiyonlarca açıklayabileceğine dikkat çekmektedir. Hayes bununla birlikte, Mojzsis, Arrhenius vd.'nin verilerince ileri sürülen yaşamın bundan 3,85 milyar yıl önce açığa çıktığı görüşü konusunda onlarla hemfikirdir. Katı yer kabuğu ve okyanuslar, Akilia ada taşları tarafından gösterildiği gibi, muhtemelen 3,85 milyar yıldan daha erken dönemde ortaya çıkmıştır, fakat erozyon, plaka tektoniği ve volkanik püskürmeler bütün doğrudan kanıtları yok etmiştir. Ancak, katı yer kabuğu ve okyanuslar daha erken dönemde var olsa bile, büyük meteoritler tarafından gezegenin sürekli bombardımanı, yaşamın 3,85 milyar yıldan daha önce ortaya çıkışını engellemiş olmalıdır (Şekil 14.10). Yüksek sıcaklık üreten büyük meteorit darbeleri, güneş ışınlarını engelleyen bir toz bulutu yaratır ve bir döküntü örtüsü oluşturur. Zaman geçtikçe ve en büyük gök cisimlerinin Yerküre veya diğer gezegenler tarafından temizlenmesiyle, en büyük darbelerin boyutu azaltılmıştır. Norman Sleep ve meslektaşları (1989) tüm küresel okyanusu buharlaştıracak ölçüde enerjiye sahip ve bu yüzden herhangi kendini-çoğaltan bir sistemin ortaya çıkışını bozacak en son çarpmanın, muhtemelen 4,44 ve 3,8 milyar yıl arasında meydana geldiğini tahmin etmektedirler.

İlk canlı şeylerin, cansız maddelerden nasıl ortaya çıktığına dair hala tam bir senaryodan mahrum olmamıza rağmen, genç Yerküre yaşanabilir olur olmaz, hızlı bir şekilde oluşmuş oldukları gözükmektedir.

Yaşamın gelişimi, şayet sterilizasyon olayları kendini-çoğaltmanın, her defasında tekrardan evrimleşmesine yetecek süre kadar izin vermişse, gerçekte sayısız kez başlatılmış olmalıdır. Alternatif olarak, yaşam bu çarpmaların bazılarından kurtulmuş olmalı ve derin deniz hidrotermal oluşumlarında olduğu gibi ortamlardaki koruyucu nişlerde tecrit edilmiş olmalıdır. Bütün bu anlatılanlara aldırmaksızın, yaşamın kökeninin yaklaşık 4 milyar yıl öncesine kadar elverişsiz bir çevre tarafından tehdit edildiği tahminini yapabiliriz. Bir RNA Dünyasına yol açan Oparin-Haldane mo-

deli doğru kabul edilse ya da diğer bazı senaryoların daha mantıklı olduğu ortaya çıksa dahi, hücresel yaşama geçmeden önce, son bir noktaya dikkat çekmeliyiz—yaşamın kökeni keşmekeş bir abiyotik ortamdan gelmektedir. Paradoksal bir biçimde, Yerküre bugün dahi yaşamın ortaya çıkışı için çok daha elverişsiz bir durumdadır. Yaşam ekstrem nişleri kullanmada o kadar başarılı olmuştur ki, inorganik moleküllerin kendini-çoğaltan bir sistemi yeniden oluşturması girişiminin daha ilk basamağında yaşayan yaratıklarca ortadan kaldırılmayacağı bir alan bırakılmamıştı.

14.3 Daha İleriye Bakış – Yaşam Ne Zaman Hücreleşti

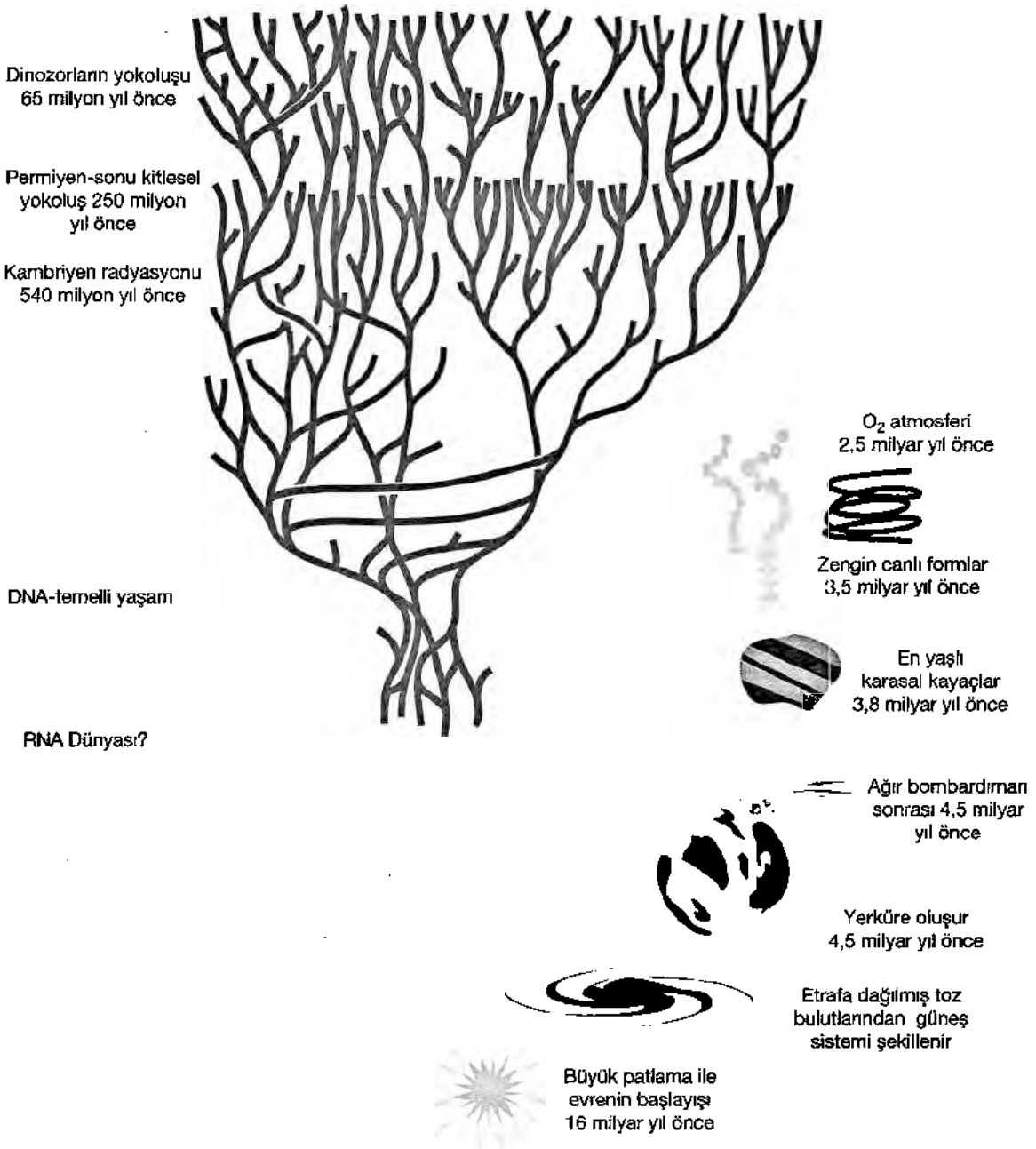
Bir kez kendini-çoğaltan sistemler Yerküre üzerinde evrimleşince, en azından bunlardan birisi kalıtsal bilgiyi depolamada DNA'yı ve bu bilginin ifade biçimi olan proteinleri kullanmaya uyum sağlamıştır. Bu sistem en sonunda bugünkü gezegen üzerinde yaşamın tüm soy hatlarını ortaya çıkarmıştır. Bütün yaşam formları (virüsler hariç), DNA ve protein kullandığından, kolaylıkla bu sonuca varmaktayız. Aslında, bütün modern organizmalar bunları aynı biçimde kullanır; aynı 20 amino asit ve genetik kodun aynı temel yapısı bugüne kadar çalışılmış bütün yaratıklarda bulunmuştur. Böylece, bütün organizmaların ortak bir atayı paylaştıklarını göstermek için parsimoni ilkelerini uygulayabiliriz.

Yaşayan Bütün Canlı Varlıkların En Yakın Ortak Atası Neydi?

Mevcut tüm yaşamın paylaştığı bir başka nitelik hücrelerin varlığı olduğundan, bizler ortak atanın bir hücresel form olduğunu da çıkarsamaktayız. Teknik olarak konuşulursa, tüm yaşam üyelerinin birbirleri ile çiftleşen hücrelerin bir populasyonundan türediğini söylemeye ihtiyaç duyarız, çünkü, eğer ilkel genomun kısımları kolaylıkla değiş tokuş edilebilseydi, bugünkü yaşama ata olan tek bir organizmaya dayandırılamazdı. Yerküre üzerinde yaşamın kökeninin ortaya çıkışı ve erken evriminin resmi Şekil 14.14'deki gibi diyagramlaştırılabilir. En son türevleri hayatta kalan ilk hücresel yaşam, senata (veya senatalar), en azından 2 milyar yıl önce veya muhtemelen çok daha önce açığa çıkmıştır. Hücresel membran kadar, hücre içi organel membranlarının avantajları (bkz. aşağı) çok büyük olmuştur. Hücreler kompartımanlaşmaya izin verir. Bazı kimyasallar hücre içinde yoğunlaştırılabilirken, diğerleri hücre dışına pompalanabilir. Bu uygulama, yaşamın kendisi için gerekli bileşenlerin, aktifleştirilmiş nükleotitler örneğindeki gibi, serbest çözelti ortamında bulunuşlarından çok daha yüksek miktarlarda olmalarına olanak sağlamıştır. Hücreler daha sonra, genetik materyalin kendisinin değil de, fenotipin proteinlerin etki alanı haline gelmiş olmasına rağmen, genotip ve fenotiplerin de bağlantılı olmalarına olanak sağlamıştır. Şayet kodladığı fenotip diğer genotiplere geçmekte serbestse, genotipe çok az katkı (evrimsel olarak) sağlar.

Kendini çoğaltan ilk molekülün hücresel yaşam formlarına nasıl evrimleştiği hakkında çok az şey bilinmekle birlikte, araştırmacılar hücre membranını anımsatan yapıların kendiliğinden şekillendiğini göstermeyi başarmışlardır.

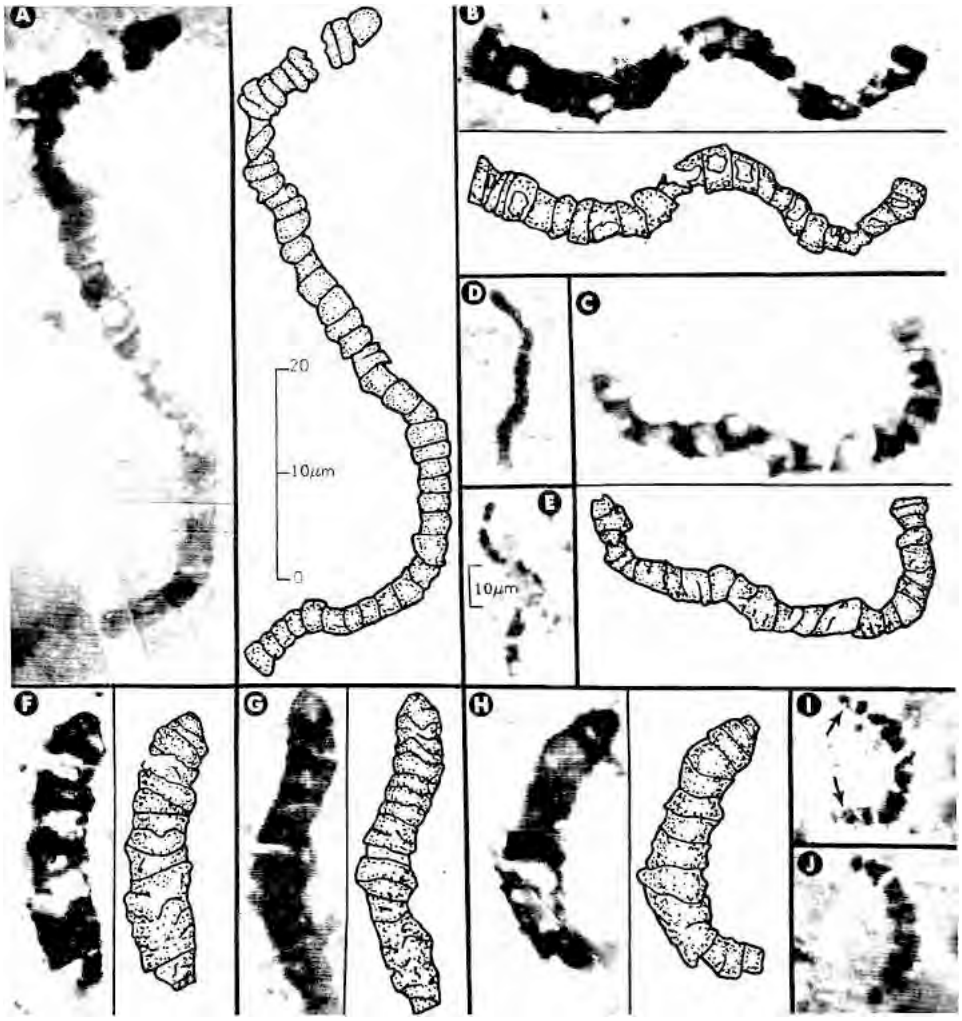
Kendini çoğaltan bir RNA molekülünden senataya giden yol oldukça uzundur ve geride birçok soru bırakır. Örneğin, en erken organizmalar, hücresel formu nasıl kazanmışlardır? Potansiyel bir yanıt Sidney Fox ve meslektaşlarının, poliamino asit karışımlarının suda veya tuz çözeltisinde yaşayan hücreleri anımsatan özelliklere sahip mikrosferlere kendiliğinden organize oluşunu ortaya koyduğu, çalışmadan gelmektedir (bkz. Fox ve Dose 1972; Fox 1988; Fox 1991).



Şekil 14.14 Yaşamın evriminin özeti Burada gösterilen yaşam ağacında (mavi), dalların birleşmesi simbiyontların kazanılışı ve lateral gen transferlerinin diğer formlarını temsil etmektedir. Bu fenomenler, daha sonra konu içerisinde tartışılacaktır. Gestland vd. (1999)'deki Atkins ve Gestland (© 1998)'dan; Doolittle (2000).

Kendini çoğaltan ilk sistemde olduğu gibi, hücresel soy hattın atası hakkında, genel karakteristiklerinin ne olduğu, ne zaman yaşadığı ve hangi rota yoluyla türevlerinin bugünkü orkideler, karıncalar, mantar, amipler ve bakterilere evrimleştiğini sorabiliriz? Tekrardan, bu olaylar Yerküre tarihinin erken evrelerinde meydana gelmiştir ve çok doğrudan bilgiler hala kayıp durumdadır. Fakat, eğer ne tür sorular sormamız gerektiğini bilirsek, o taktirde, jeolojik kayıtlarda yatan uygun veriler, ilk hücresel yaşamın gizem perdesini kaldırmaya yeterli olabilir (Schopf 1994b).

Atasal hücreleri tanımlamak amacıyla bakmamız gereken ilk yer, fosil kayıtlardır. Prensipte, günümüz organizmalarından geriye, senataya kadar olan yolda, soy hatlarını izlemede ancak tam bir fosil kaydı bizlere imkan sağlayacaktır. Bununla birlikte, şimdiye kadar bir araya getirilmiş fosil kayıdı, bizleri geçmişin derinliklerine götürecek nitelikte gözükmemektedir. Yaşayan organizmaların en yaşlı fosillerinin kesin olarak 3,465 milyar yıl yaşında oldukları saptanmıştır (Schopf 1993; ayrıca bkz.



Şekil 14.15 Yaşayan organizmaların bilinen en eski fosilleri Fosillerin bir çoğunun fotoğraflarına, fosilin morfolojisini gösteren açıklayıcı bir çizim eşlik etmektedir. Fosiller, bir ip üzerinde boncuk gibi sıralanan hücrelerden meydana gelen flamentleri göstermektedir. A, B, C, D ve E örnekleri *Primaevifilum amoenum* türüne; F, G, H, I, ve J *P. conicoterminatum* türüne aittir. J. William Schopf izniyle, Microfossils of the early Archean Apex chert: New evidence of the antiquity of life, *Science*. 260: 640-646, 1993. Copyright © 1993 by the American Association for the Advancement of Science

Schopf ve Packer 1987; Schopf 1992). Batı Avustralya'da, Kuvars Tepe (Apex chret) olarak adlandırılan bir kaya oluşumundan sağlanan bu fosiller, kısa lifler halinde büyüyen basit hücreleri göstermektedir (Şekil 14.15). Bunları keşfeden J. William Schopf (1993), bu organizmaların biçim olarak daha önce mavi-yeşil algler olarak bilinen bir grup fotosentetik bakteri olan siyanobakterilere ait olduğuna inanmaktadır. Bu tanımlama kesin değildir. Bununla ilgili mevcut bilgiler, fosil hücrelerin morfolojilerine ve kayalardaki organik karbonun izotopik kompozisyonun analizlerine dayandırılmakta birlikte, bunlardan hiçbirisi taksonomik olarak belirleyici değildir. Eğer Schopf'un Kuvars Tepe fosil tanımlaması doğru ise, muhtemelen bu fosil evrimsel soy ağacında en yakın ortak atanın oldukça yukarısındaki organizmaları temsil etmektedir (bkz. sonraki kısımlar). Bundan başka, 2,5 milyar yıldan daha eski zamanlar için var olan fosil kayıtlar, paleontologların bugünkü organizmalardan geriye, Kuvars Tepe fosillerine kadar olan evrimsel soy hatların izlemelerine izin vermekten uzaktır (Altermann ve Schopf 1995). Sonuç olarak, Kuvars Tepe'de kaydedilmiş organizmaların, yaşam ağacının yok olmuş yoksa yaşayan dallarını mı temsil ettiklerinin bilinmesi hususunda doğrudan bir yolumuz yoktur. Eğer atasal hücre soy hattının karakteristiklerini keşfetmeyi arzuluyorsak, fosil kayıtların incelenmesinden başka metotlar da kullanmamız gerekmektedir.

En erken hücrelerin karakteristikleri hakkında bilgi edinmenin bir başka yolu da onların fosillerini aramaktır.

Tüm Canlı Varlıkların Filogenisi

Atasal soy hatlarını çalışmanın bir başka yolu da yaşayan bütün varlıkların filogenisini oluşturmaktır. Evrensel bir filogeni en erken yaşam formlarının, hücresel doğalarının ötesinde, ilave karakteristikleri çıkarsamamıza olanak sağlayacaktır (bkz. Bölüm 13). Tüm canlıların filogenisini oluşturmak için ilk girişim, organizmaların morfolojisine dayandırılmıştır (bkz. derlemeler Woese 1991; Doolittle ve Brown

1994). Morfolojik yaklaşım, ökaryotları içeren yaşam ağacının dalları ile ilgilenen biyologlar için, verimli olmuştu. Morfoloji, tarihsel olarak çok sayıda taksonomik grubun filogenisinin temeliydi. Bununla birlikte morfolojik yaklaşım, prokaryotları kapsayan evrensel filogeninin dalları ile ilgilenen biyologlar için, yalnızca hayal kırıklığına yol açmıştır. Prokaryotlar, morfoloji temeline dayalı evrimsel ağaçlarının oluşturulmasını olanaklı kılacak yeterli yapısal çeşitlilikten yoksundurlar.

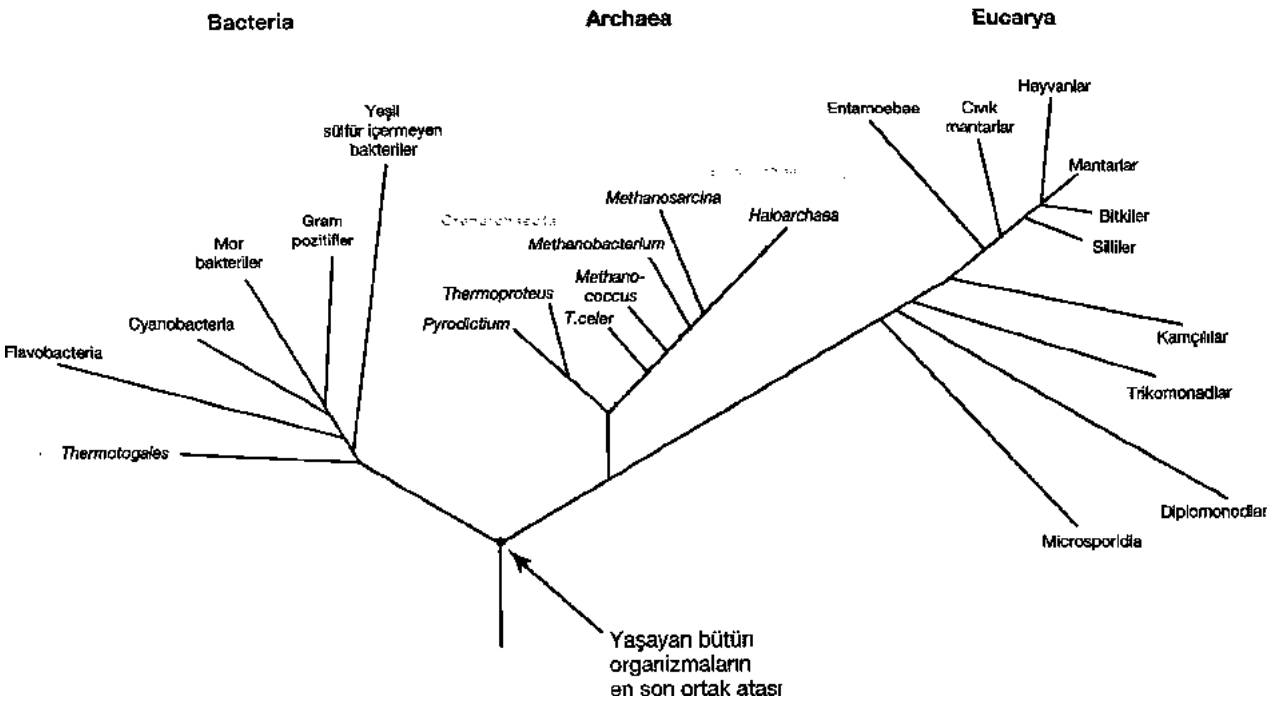
İlk hücre hakkında bilgi edinmenin bir başka yolu, yaşayan tüm şeylerin filogenisini belirlemek, buradan hareketle ortak atanın karakteristikleri hakkında bilgi edinmektir.

Biyologlar, proteinlerdeki amino asit dizilerini ve DNA ile RNA'daki nükleotit dizilerini okumak için yeni metotlar geliştirdiklerinde, filogenileri hesaplamak için yeni bir teknik hızla yerleşmiş oldu (Zuckerkandl ve Pauling 1965). Bu tekniğin bazı ayrıntıları oldukça zordur (bkz. Bölüm 13), fakat temel düşünce çok basittir. Bir grup türe sahip olduğumuzu ve hepsinin genomunda belli bir gen taşıdığını hayal edin. Her bir türde, bu gendeki nükleotit dizilerini okuyabilir ve sonra karşılaştırabiliriz. Şayet, türler çok yakın akraba iseler, dizilerinin oldukça benzer olmasını bekleriz. Şayet türler evrimsel ağaç üzerinde birbirlerinden uzak dallarda bulunuyorlarsa, o zaman bunların dizilerinin daha az benzer olması gerekir. Sonuç olarak, türlerin dizilerinin oransal benzerliklerini, evrimsel akrabalıklarını göstermek için kullanabiliriz. Büyük ölçüde benzer dizili türleri evrimsel ağacın yakın dallarına, az benzerlik gösteren dizilere sahip türleri ise daha uzaktaki dallara yerleştirebiliriz.

Tüm canlı şeyleri kapsayan evrimsel ağacı belirlemede dizi verileri kullanımında asıl sorun, *Escherichia coli* ve *Homo sapiens* gibi uzak olarak akraba olan türler arasında bile tanınabilir dizi benzerlikleri gösteren bir gen bulmaktır (Woese 1991). Bütün organizmalarda mevcut olan, fonksiyonu elzem bir ürünü kodlayan ve böylelikle güçlü dengeleyici seçilim etkisinde bir gene ihtiyacımız vardır. Güçlü dengeleyici seçilim olmaz ise, milyarlarca yıllık genetik sürükleme, uzak akraba organizmaların dizilerinde tanınabilir benzerlikleri bozmuş olacaktır. İlave olarak, genin fonksiyonu bütün organizmalarda aynı kalmış olmak zorundadır. Bunun nedeni, bir gen ürününün fonksiyonu bazı türlerde değiştiği, diğerlerinde değişmediğinde, yeni fonksiyon üzerindeki seçilim, nükleotit dizilerinde çok hızlı bir farklılaşmaya neden olabilir ve türleri gerçekte olduklarından çok daha uzak akraba gibi gösterebilir.

Bu evrensel filogeniyi oluşturmada kullanmak için bütün kriterleri taşıyan bir gen, ribozomal RNA'nın küçük alt-ünitesini kodlayan gendir (Woese ve Fox 1977; Woese 1991). Bütün organizmalar ribozomlara sahiptir ve bütün organizmalarda ribozomlar, rRNA ve proteinin ikisini de içeren benzer bir kompozisyona sahiptir. Bütün ribozomlar, küçük ve büyük alt üniteler içeren, üç boyutlu benzer bir yapıya sahiptir. Bütün organizmalarda ribozomların fonksiyonu aynıdır: Bunlar translasyondan sorumlu aygıtlardır. Translasyon öylesine yaşamsaldır ki, organizmalar onu korumak yönünde güçlü bir doğal seçilim altındadırlar; insan ve bakteriler milyarlarca yıl önce son bir ortak ata paylaşmış olmalarına rağmen, sözgelimi insanların ribozomal RNA'ları ve bağırsaklarındaki bakteriler, nükleotit dizilerinde tanınabilir benzerlikler sergilerler. Küçük alt-ünite rRNA molekülü, evrensel filogeni belirlemesinde moleküler dizi kullanımının kaşifi sayılan Carl R. Woese tarafından seçilmiştir (Fox vd. 1977; Woese ve Fox 1977; ayrıca bkz. Doolittle ve Brown 1994). Mükemmel bir çözüm olmasa da, rRNA küçük alt-ünitesi tüm yaşam filogenisi için bilgi verici bir kaynak durumundadır.

Ribozomal RNA'nın küçük alt ünite dizi analizine dayalı evrensel filogeninin bir çıkarsıması Şekil 14.16'da görülmektedir. En yakın ortak atanın karakteristiklerini belirlemek amacıyla bu ağacı kullanmaya kalkışmadan önce, bu filogeninin genel şeklini tartışmaya ihtiyacımız vardır. Bu tüm-yaşam rRNA filogenisi, geleneksel yaşamın organizasyonuna bakışımızın değişmesini dramatik bir biçimde çabuklaştır-



Şekil 14.16 Yaşayan tüm organizmaların filogenisinin bir tahmini Bu ağaç rRNA'ların küçük alt-ünite nükleotit dizi analizlerini temel almaktadır. Woese (1996)'den.

muştur, çünkü beş-alemli sınıflandırma sisteminin (Whittaker 1969) gerçek evrimsel ilişkileri yansıtmak açısından, yalnızca sınırlı benzerlikler üstlendiğini göstermektedir (Wooese vd. 1990; karşı görüş için bkz. Margulis 1996).

Örneğin, geleneksel sınıflandırmada tamamı Monera alemi içerisinde gruplandırılan prokaryotlar, rRNA filogenisindeki üç temel dalın ikisini işgal eder. Bu iki daldan birisi, gerçekte tamamı iyi bilinen prokaryotlar olan Bacteria'yı kapsamaktadır. Örneğin, gram pozitif bakteriler tüberküloza neden olan patojen *Mycobacterium tuberculosis*'i içine alır. Mor bakteriler *E. coli*'yi kapsar (*E. coli* bunlardan biri olmamakla birlikte, bunlardan bazıları mor veya fotosentetik olduğundan mor bakteriler böyle isimlendirilir). Tamamı fotosentetik olan siyanobakterler biyoloji laboratuvarlarında sıklıkla gösterilen bir organizma olan *Nostoc*'u içine alır.

Dizi verilerine dayalı tüm-yaşamın ilk filogenileri, rRNA'nın küçük-alt ünite genleri temelinde belirlenmiştir. Bu rRNA filogenileri, geleneksel beş-alemli sınıflandırma sisteminin, evrimsel ilişkiler konusunda yanlış bir görüş önerdiğini göstermiştir.

Diğer prokaryot dal olan Archaea, pek iyi bilinmemektedir. Kültürde üretilmesi zor olan ve yalnızca çok yakın zamanda keşfedilen Archaea'nın bir çoğu fizyolojik olarak çok zor ortamlarda yaşarlar (bkz. Madigan ve Marrs 1997). Crenarchaeota'nın büyük çoğunluğu, örneğin hipertermofiller, sıcaklığın 110 °C ye ulaştığı termal kaplıcalarda yaşarlar. Euryarchaeota üyelerinin bir çoğu oksijensiz metan üreticisidir. Euryarchaeota içinde diğer bir grup Haloarchaea, oldukça yüksek tuz bağımlısı olup, bu yüzden aşırı halofiller olarak bilinirler.

Archea, orijinal olarak prokaryotik hücre yapılarından dolayı, bakteri olarak kabul ediliyordu. Woese ve meslektaşları bu organizmaların, diğer bakterilerle uzak akraba olduklarını keşfettiğinde, bunları archaebakteriler olarak yeniden adlandırmışlardır (Fox vd. 1977; Woese ve Fox 1977). Sonuçta, biyologlar Şekil 14.16'daki filogeninin gösterdiği gibi, gerçekte archaebakterilerin, ökaryotlara gerçek bakterilere olduğundan çok daha yakın akraba olduklarını fark etmişlerdir (bkz. Bult vd. 1996; Olsen ve Woese 1996). Bunun kabulü olarak, Woese ve meslektaşları (1990)

Şekil 14.16'da verilen yeni bir sınıflandırma önermişlerdir. Woese ve meslektaşları "archaebacteria" isminden *bacteria* kısmını çıkararak, bu grubu Archea olarak yeniden isimlendirmişlerdir. Yeni sınıflandırmada en kapsamlı taksonomik üniteler, yaşam ağacı üzerinde üç temel dala karşılık gelen üç baskın gruptur: Bacteria, Archaea ve Eucarya. Woese ve meslektaşları Archaea'nın iki temel kolu olan Crenarchaeota ve Euryarchaeota'yı alem olarak tertip etmeyi önermişlerdir.

Woese vd.(1990), Eucarya'nın alemlere nasıl bölünmesi gerektiği üzerine ayrıntılı bir teklif önermekten kaçınmışlardır. Geleneksel sınıflandırmada tek bir alem olan Protista, yaşam ağacının ökaryot dalı üzerinde birkaç temel kola serpiştirilmiştir. Örneğin barsak paraziti *Giardia lamblia*'yı kapsayan diplomonadlar, Eucarya'nın en eski dallarından birini temsil etmektedir. Bunlar *Euglena*'yı kapsayan flagellatalar ve *Paramecium*'u kapsayan siliatlar gibi diğer protistlerden belirgin olarak farklıdırlar. Eğer bizim alemlerimizin doğal evrimsel gruplar olmasını arzuluyorsak, monofletik olmaları gerekmektedir. Yani, her bir alem tek bir ortak atanın bütün türevlerini kapsamalıdır. Protista aleminin, hayvanlar, bitkiler ve mantarları kapsamasını istemiyorsak, dağıtılması ve yerinin yeni birkaç alem tarafından doldurulması gerekecektir.

Geleneksel sınıflandırmada geride kalan üç alem olan Hayvanlar, Bitkiler ve Mantarlar yalnızca çok küçük revizyonlar gerektirir. Mantarları doğal bir grup yapmak için, örneğin hücresel cıvık mantarların (gelişim çalışan biyologların gözdesi *Dictyostelium* gibi) buradan çıkarılması gerekecektir.

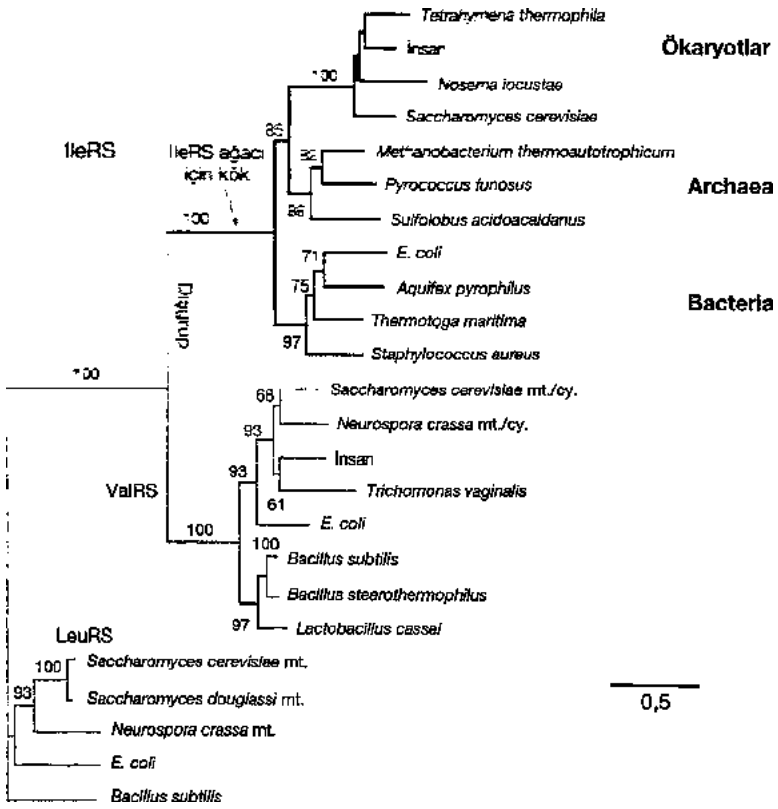
Bununla birlikte, evrensel rRNA filogenisi, evrim çalışan biyologların dikkatlerinin büyük kısmını harcadıkları alemler olan Hayvanlar, Bitkiler ve Mantarların (bu kitaptaki örneklerin çoğunu temsil eden), yaşam ağacının bir dalının ucunda önemsiz bir sürgün olduğunu göstermiştir. Bu üç alemdeki çok hücreli makroskobik organizmalar, bu evrimsel sahneye, nispeten yakın bir ortak ata ile, yeni katılanlardır. rRNA'nın küçük alt ünite genlerindeki gibi, bütün organizmalar tarafından paylaşılan genler açısından, Hayvanlar, Bitkiler ve Mantarlar Yerküre üzerinde gözlenmiş nükleotit-düzeyi çeşitliliğinin, %10'dan daha azına sahiptirler (Olsen ve Woese 1996).

İlk Hücresel Yaşamın İncelenmesi

Şimdi evrensel bir filogeniye sahibiz; peki bu filogeni bize erken hücresel yaşam formları hakkında ne söylemektedir? Şekil 14.16'da yer alan ok, yaşayan bütün organizmaların en son ortak atasını işaret etmektedir. Bu ağaca göre, ortak atanın türevleri, bir tarafta bakterileri, diğer tarafta ise Archea-Eucarya gruplarını oluşturmak için ayrışmaktadır. Yaşam ağacını bu şekilde köklendirmek, çalışılacak başka hiçbir dış grup olmadığından müthiş bir zorluk yaratmıştır ve böyle de kalacaktır. Şekil 14.16'da gösterilen kökün pozisyonu farklı analitik beceriler kullanmış olan birkaç değişik araştırmacı grubun çalışmasına (bkz. 14.17) dayanmaktadır, ancak hepsi yaklaşık olarak aynı yanıtı bulmuşlardır: Archea ve Eucarya, her birinin Bacteria'ya olan akrabalıklarına göre, birbirleri ile daha yakın akrabadırlar (Gogarten vd. 1989; Iwabe vd. 1989; Brown ve Doolittle 1995; Baldauf vd. 1996). Biraz sonra tartışacağımız gibi, daha yakın zamanlardaki birçok veri sürprizle sonuçlanmıştır. Kökün konumunu tahmin etmeye çalışmanın görünür gelecekte, aktif bir araştırma alanı olarak kalması muhtemeldir.

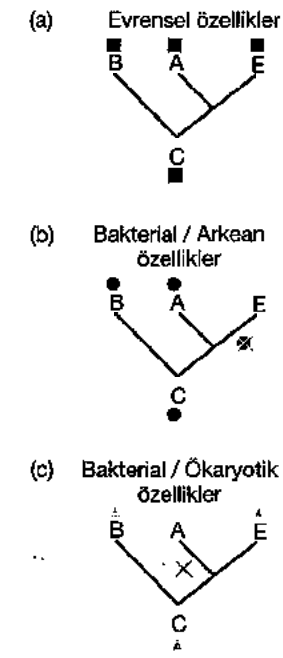
Moleküler verilere dayandırılan tüm-yaşam filogenileri bütün yaşayan canlıların en yakın ortak atasının bir DNA genomu ve modern hücrelerin çoğu aygıtlarını bulunduran karmaşık bir organizma olduğunu öne sürmektedir...

Zamanda yeterince geriye giderek kusursuz bir filogeni belirlediğimizi ve kökün yerinin makul olduğunu varsayarsak, belirli temel hücresel özelliklerin ne zaman ve hangi soy hatlarında evrimleştiği hakkında çıkarsamalar yapabiliriz. Bölüm 13'den



Şekil 14.17 Evrensel filogeniyi köklendirme Dış grup olarak kullanılabilecek, hiç bir organizmanın olmadığı yaşam ağacına kök vermek için, analitik bir hile kullanılmak zorundadır. Burada, en eski duplikasyonların bir sonucu olarak ortaya çıkan gen aileleri gözlemi, yaşam ağacına moleküler bir dış grup sağlayabilir. Aminoaçil-tRNA sentetaz gen ailesi, buna iyi bir örnektir. Bu filogeninin en üst kısmı, her üç dalı temsil eden organizmaların (Bacteria, Archaea ve Eucarya) sahip olduğu izolösin aminoaçil-tRNA sentetaz (IleRS) genleri arasındaki dizi benzerliğini temel almaktadır. Çeşitli bakteri ve ökaryotlardan valin (ValRS) ve lösin (LeuRS) aminoaçil-tRNA sentetaz gen dizileri söz konusu ağacın köklenceği dış gruplarıdır. Brown ve Doolittle'(1995)'den.

hatırlanacağı gibi, parsimoninin prensiplerini filogeniler üzerinde kullanarak, karakter-durumu değişimlerini gösterebiliriz. Bunu, evrensel filogeni üzerinde nasıl yaptığımızın örnekleri için Şekil 14.18'e bakınız. Eğer bir özellik her üç dalda açığa çıkmışsa (Şekil 14.18a) veya Bacteria ve Archaea'da ortaya çıkmış, fakat Eucarya'da yoksa, Şekil 14. 18b) ya da Bacteria ve Eucarya'da açığa çıkmış, fakat Archaea'da yoksa (Şekil 14. 18c), bu özelliğin ortak atada var olduğu, fakat bulunmayan (eğer bir tane ise) soy hattında kaybolduğu sonucunu çıkarabiliriz. Alternatif senaryolar, bu özelliğin bağımsız olarak iki veya üç kez ortaya çıkışını ve dolayısıyla daha fazla evrimsel geçişler gerektireceğini ön görür.



Şekil 14.18 Yaşamın üç kolu arasındaki karmaşık özelliklerin üç olası dağılımları Bir ağaç üzerinde bir sembolün ilk kez görünüşü, bir özelliğin kökenini temsil etmektedir. Çarpı işareti, bir özelliğin kaybını ifade etmektedir.

Parsimoni prensipleri kullanılarak, yaşayan bütün organizmaların ortak atasının kendi genetik bilgisini bu zamanda bile DNA'da saklayıp saklamadığını sorabiliriz. Yaşayan bütün organizmaların DNA kullanıyor olması gerekçesinden hareketle, ortak atanın da aynı şeyi yaptığı söylenebilir. Alternatif bir olasılık ise, ortak atanın kendi genetik bilgisini RNA gibi diğer muhtemel bazı moleküllerde sakladığı, fakat DNA'da depolamanın kuvvetli bir şekilde doğal seçilim yoluyla tercih edildiği ve bu nedenle birden fazla dalda birbirinden bağımsız meydana gelmiş olan RNA depolamasından, DNA depolamasına bir dönüşümün gerçekleştiği şeklindedir. Ortak ata tarafından DNA'nın kullanımı, daralan evrimin bu senaryosundan çok daha muhtemel olduğu gözükmektedir. Diğer bir ipucu, transkripsiyonda kullanılan DNA bağımlı RNA-polimerazlar her üç dalda da çok güçlü benzerlikler gösterir. Bu, DNA-bağımlı bir RNA polimerazın en son ortak atada mevcut olduğuna işaret etmektedir. DNA bağımlı bir RNA polimeraza sahip oluş, DNA'ya sahip oluşun göstergesidir (Benner vd. 1989). Benzer şekilde, her üç dalda saptanmış olan DNA polimerazların yeterince benzerlik sergilenmesi, ortak atanın bir DNA polimeraza sahip olduğunu da önermektedir. Yani bir DNA polimerazın olduğu yerde, yine büyük olasılıkla DNA'da bulunmaktaydı.

Benzer türden kanıtlar ve muhakemelere dayanılarak, birçok araştırmacı, şimdilik en yakın ortak atanın oldukça yüksek düzeyde evrimleştiği ve biyolojik olarak

karmaşık olduğu sonucu çıkarmışlardır. Tüm bunlardan, ortak atanın daha çok modern bir bakteriye benzemekte olduğu gözükmektedir.

İlk Hücre Resmimiz Gelişmeye Devam Edecek

Bugün türevleri yaşayan ilk hücreleri kavrayışımız, çarpıcı bir biçimde genetik dizi verilerine dayanmaktadır. Böylesi bir veri, bizlere evrensel bir filogeni oluşturma fırsatı sunmaktadır. Bundan başka, dizi verileri organizmaların özellikleri hakkında bilgilerin bir çoğunu sağladığı gibi, evrensel filogeniye yerleştirildiğinde, ortak ata hakkında çıkarsama yapmamıza olanak sağlamaktadır. Bu kitap yazılırken, sahip olduğumuz dizi verisi miktarı sınırlıydı, fakat hızla büyümektedir. Belirli vaatlerde bulunan iki eğilim, birçok yeni anlayışa yol açmaktadır.

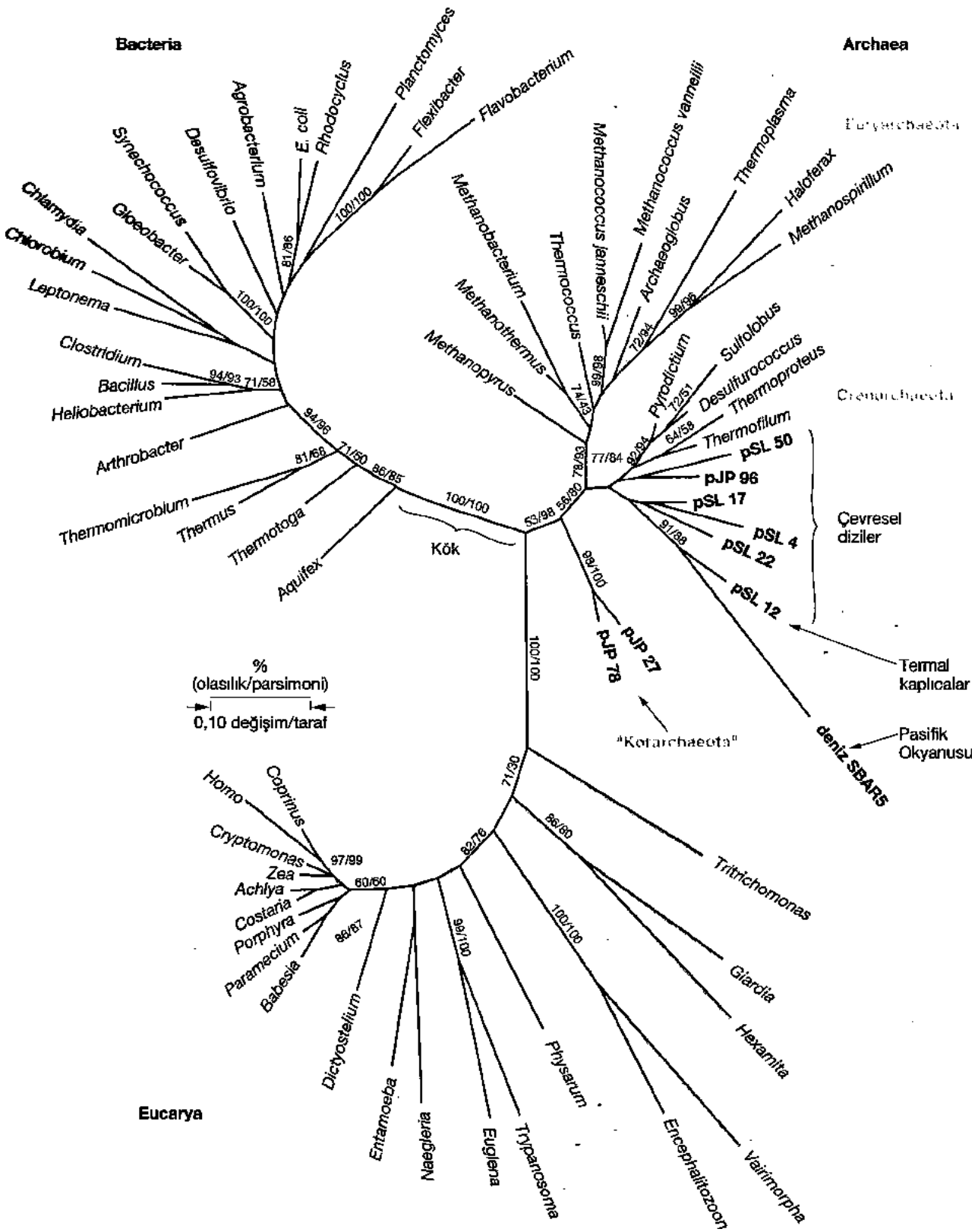
Birinci olarak, Archaea konusundaki bilgilerimiz çarpıcı biçimde artmaktadır. Daha önce söz ettiğimiz gibi, birçok archaean sert ve alışılmadık çevresel koşullarda yaşarlar. Örneğin *Methanococcus jannaschi*, anaerob olarak, derin-deniz sıcak su çıkış noktalarında, yaklaşık 85 ^{0}C sıcaklıkta ve en az 2600 m derinlikte yaşar (Jones vd. 1983). Hiçte sürpriz olmayan biçimde, çoğu archaeanları kültürde üretmek zor veya imkansızdır ve bu yüzden çalışılması da güçtür. 1984 yılında, Norman Pace'in laboratuvarında çalışan bir biyolog ekibi, Archaea'nın çevresel yayılışını çalışmak amacıyla yeni bir yaklaşım keşfetmiştir. Araştırmacılar, DNA'yı doğrudan doğal ortamından toplanmış çamur ve su örneklerinden özütleyip, daha sonra laboratuvarda çoğaltıp, DNA dizilerini elde etmişlerdir (Stahl vd. 1984). Bu yaklaşımı izleyen Edward DeLong ve meslektaşları, Antarktika ve Kuzey Amerika sahillerine yakın bölgelerden topladıkları deniz suyundan özütledikleri ribozomal RNA genlerini incelemişlerdir. DeLong ve meslektaşları, elde ettikleri dizilere dayalı olarak, daha önce bilinmeyen archaeanlara ait çok sayıda tanınabilir gen saptamışlardır (DeLong 1992; DeLong vd. 1994). Benzer şekilde, Susan Barns ve meslektaşları (1994), Yellowstone Ulusal Parkındaki sıcak bir kaplıcada, çamurundan doğrudan özütlenen rRNA genlerini araştırmışlardır. Bu araştırmacılarda daha önce bilinmeyen archaeandan birkaç rRNA saptanışlardır. Birkaç laboratuvarda araştırmacılar, şimdilerde benzer çalışmalara devam etmektedirler (Service 1997).

Yeni Archaean dizilerine ek olarak, diğer iki daldaki organizmalardan yeni gen dizileri, evrensel filogeni anlayışımızı geliştirecektir. Barns ve meslektaşları (1996), yeni archaean rRNA dizilerini, Şekil 14.19'da gösterilen tüm yaşam filogenisinin belirlenmesinde kullanmışlardır. Bu ağaç, daha evvel archaeanların bilinmeyen bir alem olan Korarchaeota'nın varlığını ileri sürmektedir. Ayrıca, Eucarya'da bazı eski dalların, Şekil 14.16'daki ağaçta belirtilenden farklı bir sıralama gösterdiğine dikkat ediniz.

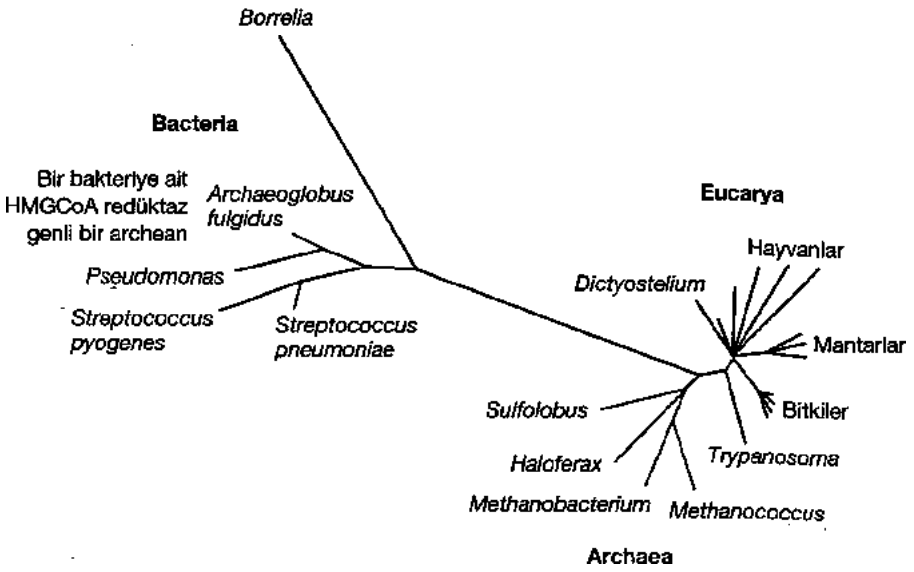
... Bununla birlikte, moleküler verilere dayalı tüm-yaşam filogenisi bazı kötü sürprizler de üretmiştir...

Gerek evrensel filogeni, gerekse de en yakın ortak atanın biyolojisini anlamamızı geliştirecek ikinci eğilim tüm-genom dizilerinin çıkarılmasına başlanmasıdır. Nitekim bu kitap yazılırken, en azından üç ökaryot (meyve sineği *Drosophila*, yuvarlak-solucan *Caenorhabditis* ve maya *Saccharomyces*), dört archaean ve 20 bakterinin tam genom dizileri elde edilmiştir. Düzinelerce yeni dizi çıkarma gayretleri devam etmektedir (Wade 1997). Tüm genom dizilerine sahip oluş, çok değişik türden farklı gen bilgilere dayalı olarak evrensel filogeni belirlenmesinde, araştırmacılara olanak sunmaktadır. Bu durum bazı sürprizler de ortaya çıkarmaktadır.

Farklı genlere dayalı evrensel filogeni tahmininin, büyük ölçüde uyumlu olmasını bekleriz. Ancak, gerçekte bu filogeniler bazen esaslı olarak uyumsuzdurlar. Böylesi bir örnek Şekil 14.20'de görülmektedir. Ford Doolittle ve John Logsdon (1998)



Şekil 14.19 Yaşayan tüm organizmaların rRNA dizilerine dayandırılan bir filogeni tahmini "PSL 22" gibi kodlar sadece ribozomal RNA genlerinden bilinen organizmaları tanımlamaktadır. Banss vd. (1996)'dan.



Şekil 14.20 HMGCoA redüktaz genlerine dayalı evrensel bir filogeni lateral gen transferini ortaya koymaktadır *Archaeoglobus fulgidus* bir archaean organizmadır, ancak HMGCoA redüktaz geni, bakteri içinden dallanır. En mantıklı açıklama, *Archaeoglobus*'un HMGCoA redüktaz geninin doğal archaean versiyonunu kaybettiği ve bir bakteriden kazanılan genin bir versiyonunun bunun yerine konduğu şeklindedir. Doolittle ve Logsdon (1998)'dan, Doolittle'in izniyle (2000). C. Blumrich tarafından çizilmiştir. İzin alınarak basılmıştır.

tarafından bu tüm yaşam filogenisi, HMGCoA redüktaz diye adlandırılan bir enzimin genleri temelinde oluşturulmuştur. *Archaeoglobus fulgidus*'den HMGCoA redüktaz geninin filogenideki yerini ele alalım. *Archaeoglobus fulgidus* filogenide tartışmasız biçimde bir archaeandır. rRNAnın küçük alt-ünite geni bu türü Archaea içine yerleştirir (bkz. Şekil 14.19 *Archaeoglobus*'un konumu), transkripsiyon ve translasyon aygıtları archaeanlara özgüdür ve hücre membranında Archaean lipitleri bulundurur. Ancak, HMGCoA redüktaz için var olan genlerin bakteriyel olduğu sanılmaktadır. Bu nasıl olabildi? Muhtemel yanıt, sahip olunan HMGCoA redüktazın bakteriyel *oluşudur*. Bir başka deyişle, *Archaeoglobus fulgidus* veya bunun atalarından birisi, doğal archaean HMGCoA redüktaz genini kaybetti ve bir bakteriden aldığı bir geni de bunun yerine koydu. Bir genin bir taksondan diğerine hareketi **lateral gen transferi** olarak adlandırılır.

... Tüm-yaşam filogenilerinde başlıca kötü sürprizler arasında, organizmaların genlerini beklenenden çok daha fazla oranda değiş tokuş etmiş olmaları gözükmektedir. Bunun anlamı, genlerin filogenisinin kendilerini taşıyan organizmaların filogenisinden farklı olabileceğidir.

Evrensel filogeni üzerine çalışan araştırmacılar, çok hızlı bir oranda lateral gen transferi örnekleri keşfetmekteler. Şimdilerde bir çoğunun inandığı, yaşam tarihinin erken sürecinde lateral gen transferinin sınır tanımadığıdır. Aslında, öylesine sınır tanımaz ki, artık Şekil 14.16, 14.19 ve 14.20'dekine benzer filogenilerin, organizmaların soy hatlarının tarihini temsil ettiklerini düşünemeyiz. Bunun yerine, bu filogeniler yalnızca temel alınan belirli genlerin tarihini açıklamaktadır. Bundan başka, yaşayan bütün organizmaların en son ortak atalarının tek bir tür olduğunu düşünmek belki de yanlış olacaktır. Ortak atanın daha doğru bir tanımı, genlerini kolaylıkla değiş tokuş eden ve birbirleriyle etkileşen bir türler topluluğu şeklinde olabilir. (Woese 1998; Doolittle 2000).

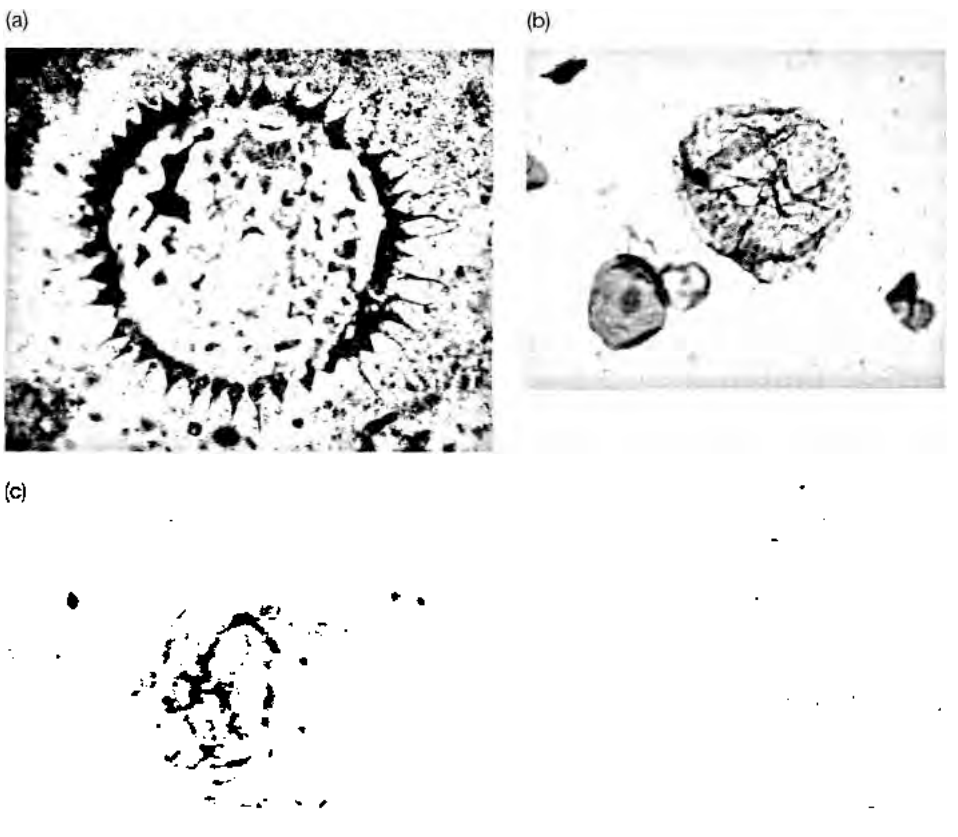
Yaşam Ağacının Kökü İçin En Yakın Olası Tarih

Şekil 14.16'nın kökündeki organizmalar, evrensel filogenide kendilerinin üzerinde ortaya çıkan dallanma noktalarından daha sonraki bir zamanda yaşamış olamazlar. Dallanma noktalarını, moleküler saat ve dizi verileri kullanılarak kalibre etmeye yönelik girişimler vardır (örneğin, bkz. Doolittle vd. 1996, ve ayrıca Hasegawa vd. 1996). Bununla birlikte, dallanma zamanı hakkında en kesin bilgi fosillerden gelmektedir. Bu bağlamda faydalı olan fosiller, belirli bir organizma grubuna ait oldukları, güvenli biçimde belirlenebilenlerdir. Eğer tüm-yaşam filogenisi üzerine bir fosil yerleştirebiliyorsak, ilk dallanma noktasının bu fosilden daha yaşlı olduğunu biliriz.

Tek hücreli organizmaların fosilleri eğer yeterince yapısal karmaşıklık sergiliyor iseler, ökaryot olarak teşhis edilebilirler. Örneğin, Şekil 14.21a'da görülen 590 milyon yıl yaşındaki fosil açıkça ökaryotiktir: Yaklaşık 250 μm çapındadır ve bilinen tüm Archaea ve Bacteria üyelerinden farklı olarak sivri uçlu yapılarla kaplıdır. Şekil 14.21b'de yer alan 850 ile 950 milyon yıl yaşında fosil de ökaryotikdir: Yaklaşık 40 μm çapındadır ve yumrularla kaplıdır. Şekil 14.21c'deki 1,4 ile 1,5 milyar yıl yaşındaki fosil yaklaşık 60μm çapında, fakat basit yapılıdır. Kesin olmamakla birlikte, muhtemelen ökaryotiktir.

Ökaryotların bilinen en yaşlı fosilleri muhtemelen 1,85-2,1 milyar yıl yaşındadır (Şekil 14.22). Tsu-Ming Han ve Bruce Runnegar (1992) tarafından Michigan'daki İmparator Madeni'nde (Empire Mine) bulunmuş olan, spiral-şekilli bu organizma fosilleri, *Grypania spiralis* olarak adlandırılan daha yakın zamanlı fosile benzerdirler. *G. spiralis*, yaşları 1,1-1,4 milyar yıl arasında değişen Montana, Çin ve Hindistan fosillerinden bilinmektedir (bkz. Han ve Runnegar 1992). Büyüklük ve yapısal karmaşıklığından ötürü, paleantologlar *Grypania*'nın bir ökaryot—muhtemelen bir alg olduğuna inanmaktadır.

Ayrıca fosil siyanobakterler, evrensel filogeni kökünün 2 milyar yılın daha öncesine uzandığını önermektedir (Schopf 1994a). Başarılı organizmaların uzun zaman süresince, en azından görünüşte değişmeden kaldıklarını, çok sayıda fosil siyanobakterin yaşayan formlara yapısal benzerliklerine dayanarak teşhis edilebilmeleri doğrulamaktadır. Şekil 14.23'ün her bir sırasında, yaşayan bir siyanobakter türü sol tarafta, benzer bir fosil formu ise sağ tarafta gösterilmiştir. Fosillerin yaş aralıkları 850 milyon yıldan 2 milyar yıla kadar değişmektedir. Yaşayan siyanobakterler



Şekil 14.21 Tek hücreli Eucarya'nın fosilleri (a) Çin, Doushantuo Formasyonundan dikenli bir fosil. Bu 590-milyon yıl yaşındaki fosil ya tek hücreli bir ökaryotun korunmuş bir hücre duvarı, veya çok hücreli bir algin üreme kistini yahut ta ilkel bir hayvanın yumurta kabuğundan birini temsil etmektedir. Fosil yaklaşık 20 μm çapındadır. Knoll (1994)'dan; ayrıca bakınız. Knoll (1992). (b) Sibirya, Miroyedicha Formasyonundan yapısal olarak karmaşık bir fosil. 850 ila 950 milyon yıl yaşında olan bu fosil açık biçimde bir ökaryottur, fakat şekil (a) da gösterildiği gibi kesin tanımı belirsizdir. Muhtemelen, tek hücreli bir organizmayı temsil etmektedir. Yaklaşık 40 μm bir çapa sahiptir. Knoll (1992)'dan; ayrıca bkz. Knoll (1992). (c) Avustralya Roper Grup'dan fosil hücreler. Bu hücre 1.4 ila 1.5 milyar yıl yaşındadır; muhtemelen bir ökaryotu temsil etmektedir, fakat kesin bir tanımlama için yeterli niteliklerden yoksundur. Fosil yaklaşık 60 μm çapındadır. (Andrew H. Knoll, Haward University)



Şekil 14.22 Michigan'dan 2 milyar yıl yaşında fosiller Paleantologlar bu fosillerin ökaryotik algleri temsil ettiğine inanmaktadır. Şekildeki para 18,5 mm çapındadır. (Tsu-Ming Han)

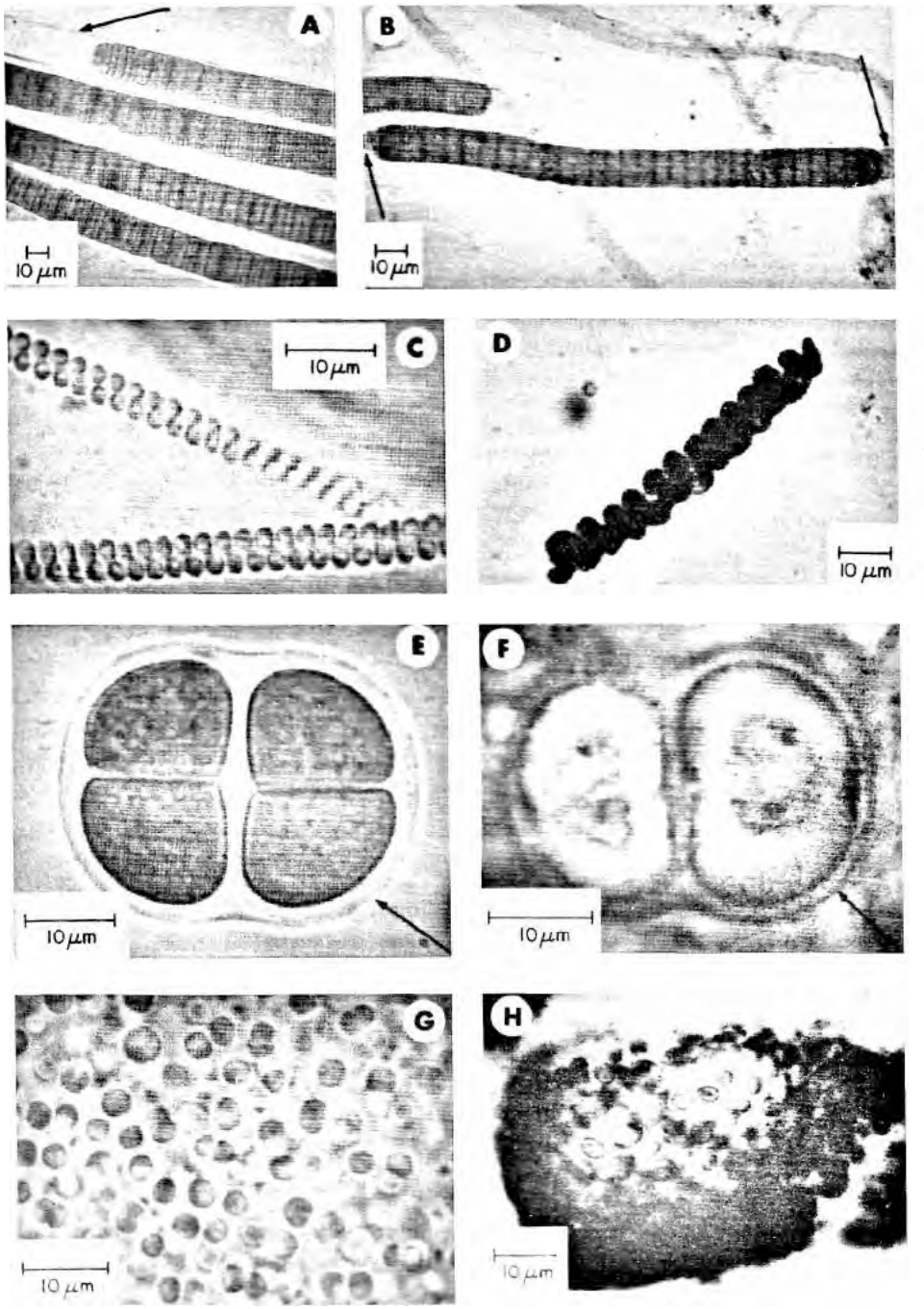
evrensel filogeninin büyük bir dalını, yaşayan alglere benzer biçimde, en son ortak ataların birkaç dal noktası üstünde işgal ederler (Şekil 14.16). Tekrardan, en son ortak ataların en azından 2 milyar yıl öncesinde, muhtemelen çok daha erken dönemde yaşadığı sonucunu çıkarabiliriz. Eğer Schopf (1993) 3,465 milyar yıl yaşındaki Kuvars Tepe fosillerini siyonobakterilerin bir çeşidine mensup oldukları tanımlamasında doğru ise (Şekil 14.15), bu durumda Şekil 14.16'nın kökündeki organizmalar en azından 3,5 milyar yıl öncesinde yaşamış olması gerekmektedir.

Özetle, belirlenmiş evrensel filogeniyi, jeolojik ve paleontolojik veriler ile birlikte kullanarak, evrensel filogenide ilk dallanmanın meydana geldiği zamanı saptayabiliriz. Olası en eski tarih 4,4 ve 3,85 milyar yıl arasında; olası en yakın tarih ise 3.5 ve 2 milyar yıl arasındadır.

Organellerin Kökeni

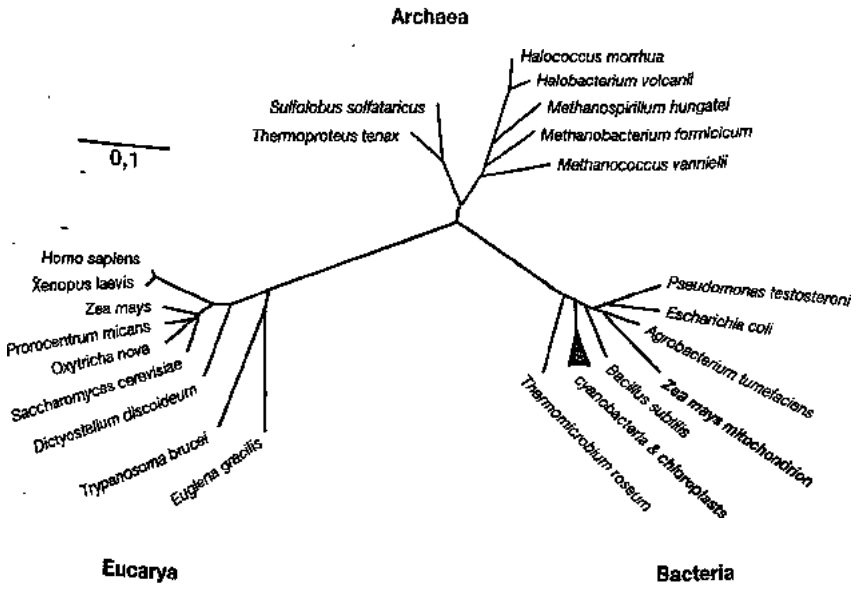
Eğer daha önce çizdiğimiz en yakın ortak ata yapılanmasını kabul edersek, bu durumda modern Bacteria ve Archaea birçok bakımdan organellere benzer gözükmektedir. Ortak atadan bugün yaşayan Bacteria ve Archaea'ya evrim, bir kademeli gelişme süreci gibi gözükmektedir. Diğer taraftan Eucarya, çok belirgin olarak farklıdır. Diğer şeyler yanında, ökaryotlar farklı organeller içeren karmaşık hücrelere ve genlerin kodlayıcı bölgelerinin, sıklıkla anlamsız ara bölge (noncoding) DNA dizileri tarafından (intronlar) kesildiği, çok daha karmaşık bir genoma sahiptir. Buna ek olarak, birçok ökaryot farklılaşmış hücre ve dokuya sahip çok hücrelilerdir. Çok hücreliliğin evrimini Bölüm15'de tartışacağımız için, burada bu sorunlardan yalnızca biri, yani organellerin evrimsel kökeni üzerinde duracağız.

Evrimleri en iyi anlaşılan organeller mitokondri ve kloroplastlardır. Çoğu Eucarya mitokondri ve birçoğu da kloroplasta sahiptir, fakat *Giardia lamblia* (Şekil 14.19) gibi bazı erken-ayrılan ökaryotlar, hiçbirini içermez (Sogin vd. 1989). Böylece, mitokondri ve kloroplastlar Eukarya'nın tanımlayıcı karakteristikleri gibi gözükmemekte, bunun yerine yaşam ağacının ökaryotik dalı içerisinde ortaya çıkmaktadırlar (fakat bkz. Palmer 1997).



Şekil 14.23 Fosil siyanobakteriler ve onların yaşayan akrabaları (a) *Lyngbya* (yaşayan); (b) 950 milyon yıl yaşında Lakhanda Formasyonundan *Paleolyngbya* fosili, Sibirya. (c) *Spirulina* (yaşayan); (d) 850 milyon yıl yaşında Miroedikha Formasyonundan *Heliconema* fosili, Sibirya. (e) *Gloeocapsa* (yaşayan); 1,55 milyar yıl yaşında Satka Formasyonundan *Gloediniopsis* fosili, Bashkiria. (g) *Entophysalis* (yaşayan); 2 milyar yıl yaşında Belcher Grubundan *Eoentophysalis* fosili, Kanada. Daha fazla ayrıntı için Schopf (1994)'a bakınız. (J. William Schopf, Los Angeles, California University)

Yüzeysel olarak, mitokondri ve kloroplastlar basit bakterilere benzemektedir (Schwartz ve Dayhoff, 1978). Mitokondri ve kloroplastların kendi kromozomlarına sahip olduklarının ve bu kromozomların bakterilerin küçük dairesel DNA moleküllerine olan benzerliklerinin keşfi ile biyologlar, inatla savunan birkaçı dışında, hemen herkes tarafından reddedilen eski bir düşünceyi, ciddiye almaya başladılar. Bu düşünce mitokondri ve kloroplastın bakteri iken, ilk ökaryotik hücreler içinde simbiyont yaşamalarından ortaya çıktığıdır (Margulis 1970; 1993). Bu hipotezin mutlak testi, ribozomal RNA'nın küçük alt ünite genleri gibi mitokondri ve kloroplast gen dizilerini çıkararak, bunların evrensel filogeni üzerindeki pozisyonlarını belirlemektir. Eğer organeller simbiyoz yoluyla ortaya çıkmış ise, bunların rRNA genle-



Şekil 14.24 Mitokondri ve kloroplastların konumunu gösteren bir evrensel filogeninin tahmini Ağaç rRNA'nın küçük-alt ünite genlerin dizileri temelinde elde edilmiştir. Mitokondriler *Zea mays* (mısır) tarafından temsil edilmektedir. Kloroplastlar ise, mavi gölgeli bölgeden dallanan değişik sayıda tür tarafından temsil edilmektedir. Ölçek her bir nükleotitte tespit olmuş nokta mutasyonlarının sayısını temsil etmektedir. Giovannoni vd. (1998)'dan.

Tüm-yaşam moleküler filogenileri, araştırmacılara ökaryotik hücrelerin kökeni konusundaki hipotezlerin sınanması olanağı sağlamıştır. Örneğin, böylesi bir filogeni mitokondri ve kloroplastların serbest-yaşayan bakterilerden türediklerini doğrulamaktadır.

ri Bacteria içinden dallanacaktır; eğer bunun yerine organeller bağımsız olarak Eucarya içerisinde ortaya çıkmış ise, bu durumda rRNA genleri Eucarya içerisinden dallanacaktır. Sonuçlar, Bacteria içinde olduğunu, yani Lynn Margulis'in endosimbiyotik teoriyi savunmakta doğru olduğunu kanıtlamaktadır (Şekil 14.24).

Mitokondri daha önce mor bakteriler olarak bilinen, proteobakterler ile oldukça yakın akrabadır (Yang vd. 1985). Proteobakterler çok iyi bilinen *Agrobacterium* ve *Pseudomonas* gibi cinsleri içermektedir. Evrimsel anlamda, mitokondriler proteobakterilerdir. Yang vd. (1985), mitokondrileri içine alan proteobakter dalının rhizobakterler, agrobakterler ve riketsiyalar dahil, ökaryotik hücreler ile tipik olarak çok yakın birliktelik oluşturan çok değişik sayıda diğer türleri de içerdiğini vurgulamaktadır. Mitokondriler karşılıklı bağımlılık noktasına çok yakın olan böylesi bir birliktelikten birinin soyundandır.

Kloroplast ve diğer fotosentetik organeller siyanobakteridirler (Giovannoni vd. 1988). Fotosentetik organel kazanmış olan bazı ökaryotlar, daha sonra kendileri birer fotosentetik organel olarak kazanılmışlardır. *Cryptomonas F* kloroplastı, tipik çift katlı tek bir zar yerine, çift katlı iki zara sahiptir. İçteki çift katlı zar içerisinde, *Cryptomonas* kloroplastı tipik dairesel kloroplast kromozomuna sahiptir; iç ve dış çift katlı zarlar arasında, ayrıca nüklemorf adı verilen, küçük çekirdek benzeri bir organele sahiptir. Zar çiftleri arasında kalan nükleomorf, fonksiyonel bir ribozomu oluşturmaktadır. Susan Douglas ve meslektaşları (1991), nukleomorf ve çekirdeğin her ikisinden ribozomal RNA'nın küçük alt ünite dizilerini elde ederek, bu dizileri ökaryotların bir filogenisine yerleştirmiştir. Her iki rRNA'da belirgin bir biçimde ökaryotik kökenlidir, fakat birbirlerine çok yakın akraba değillerdir. Bu durum, kloroplastın çift katlı dış zarı ve nukleomorfun ökaryotik bir atanın kalıntıları olduklarına işaret etmektedir. Kendisinin bir kloroplast olarak girdiği konak ata, bir diğer ökaryotik konağın endosimbiyontu olmuştur.

Evrensel filogeninin kökünden, modern Bakteri ve Archaea evrimleşme süreci geniş çaplı tasfiyelerden biridir. Buna karşın, Eucarya'nın evrimi, büyük yenilikler gerektirmiştir. Eucarya'nın simbiyotik bakteri kazanımı yoluyla mitokondri ve kloroplastları elde edişi, ökaryotik evrimde belirgin olarak önemli bir faktördür. Eucarya evriminin gerektirdiği diğer yenilikler ise bir sonraki bölümün konusudur.

Özet

Yaşam, abiyotik bir ortamdan 4 milyar yıl önce ortaya çıkmıştır. Çok eski oluşunun bir sonucu olarak, bu olayın araştırmacılar tarafından yeniden yapılandırılması oldukça sorunludur. Yaşam yalnızca bir kere başlamış ve çok hızlı bir biçimde Yerküre'ye yayılmış olabilir. Birkaç kez ortaya çıkmış, her seferinde sadece meteor çarpması sonucu, Yerküre suyunun buharlaşmasıyla ortadan kalkmış olabilir. Bütünüyle Yerküre üzerinde evrimleşmiş veya kökenini güneş sisteminde bir başka yerden almış olabilir.

Bilim insanları yaşamın kökenini, bileşenlerini dikkate almaksızın, üç safhaya ayırmıştır. İlk safha, amino asitler, nükleotitler ve basit karbonhidratlar gibi temel yapı taşlarının, küçük inorganik moleküllerden sentezlenmiş olduğudur. Bu reaksiyonlar için çok sayıda mantıklı senaryo mevcuttur, fakat halen açık bir belirsizlik hali sürmektedir. İkinci safha, yapı taşlarının RNA gibi bilgiyi-içeren ve –aktaran polimerleri oluşturmak amacıyla bir araya gelmeleri olacaktır. Yine, araştırmacılar böylesine bir polimerizasyonun olabilirliğinin birçok ayrıntılarını göstermişlerdir ve üçüncü safhası ise, fenotipik evrimleşmenin belirgin biçimde ilerlemesine olanak sağlayacak olan ve bu yolla bugünkü tüm yaşamın türediği senataları oluşturan hücre topluluklarının ortaya çıkmasına yol açan, hücresel kompartımanlaşmada gözlenen ilerlemeler olacaktır.

Yaşamın kökenini çalışmak astronomi, jeoloji, kimya, moleküler biyoloji ve evrimsel biyoloji gibi çok değişik alanlardan deneyimlerin kullanıldığı yüksek işbirliğini gerektiren bir maceradır. "Yaşam" kavramının tam olarak ne anlama geldiği, bizi üzerinde düşünmeye zorlamaktadır. Aynı zamanda hipotezleri formülleştirme ve sınama yoluyla, bilimin nasıl çalıştığına ilişkin muhteşem bir örnektir. Ayrıca, genel bir uzlaşma noktasının olmadığı bu zamanda bile, ne kadar büyük ilerlemelerin yapılabildiğini gözler önüne sermektedir. Dikkate değer biçimde, *Chemical and Engineering News*'un editörü (Kasım 6, 1999 sayısı) önde gelen kimyacılara, gelecek yüzyıl için en temel bilimsel soruların ne olacağını sormuştur. Bunlardan üçü, yaşamın kökeni ile ilgili çalışmaların en önemli konulardan biri olacağı şeklinde yanıtlamışlardır. National Science Foundation'ın şu anki direktörü Rita R. Colwell'ın işaret ettiği gibi, "Kimyacıların da geliştireceği kendini-çoğaltan moleküler sistemler, moleküler yaşamın kökeninin aydınlatılmasına olanak sağlayacaktır." Bu tür bir başarı bir kilometre taşı olacak ve yine çok zor olan bu bulmacanın yalnızca bir diğer parçasını oluşturacaktır.

Sorular

1. Yaşamın oluşumunun bazen dört unsuru gerektirdiği söylenmektedir: enerji, yoğunlaşma, korunma ve kataliz (örneğin, Cowen 1995). İlkin formların oluşumu için bu dört unsurun her birinin neden gerekli olduğunu açıklayınız?
2. Çoğunlukla, Yerküre'nin güneşten uygun uzaklıkta olması nedeniyle, yaşamın yalnızca Yerküre'de gelişebildiği düşünülmektedir. Daha yakın bir mesafede, Yerküre çok sıcak (Merkür ve Venüs'te olduğu gibi); daha uzakta ise, yaşayan canlı nesnelerin evrimleşmesi için yeterince güneş enerjisi olmayacaktır. Son zamanlarda, Yerküre'nin derin deniz diplerinde yer alan sıcak su kaynaklarında organizma topluluklarının bulunduğu saptanmıştır. Bu topluluklar enerjilerinin tümünü güneşten değil Yerküre'nin iç ısısından elde etmektedirler (sonuç olarak radyoaktivite yoluyla üretilmektedir). Bu keşif güneş ile "uygun mesafede" yer almayan ay ve diğer gezegenlerde yaşam olup olmadığı üzerine öngörüler konusunda bizlere nasıl bir bilgi sağlar?
3. Son zamanlarda, güneş sistemindeki koşulların, tüm evrende bile inanılmaz ölçüde nadir olduğu ve yaşamın mikrop-benzeri bir evreye evrimleşmesinin, diğer güneş sistemlerindeki diğer gezegenlerinde bile, çok düşük şansa sahip olduğu öne sürülmüştür (Ward ve Brownlee 2000). Bir nedenden dolayı, bizim güneş sistemimizin galaksideyerleştiği alan, nispeten küçük parçacıklar bombardımanının ve minimum iyonize radyasyonun etkisinde kalmıştır. Gerçekte, çok büyük olan Jüpiter'in varlığı, güneş sistemimize giren potansiyel olarak yıkıcı materyallerin yutulması ve püskürtülmesine yardımcı olmaktadır. Bu bölümde verilen yaşam tanımını kullanarak, kimyası temelinde bu tür tehlikelerde ayakta kalma olasılığı daha yüksek olan bir canlı sistem öneriniz.
4. Birçok kişi "ileri" dünya dışı yaşamın diğer gezegenler üzerinde var olma olasılığını hesaplama girişimlerde bulunmuştur. "İleri" ile tipik olarak son yüzyıl süresince Yerküre'de açığa çıkan kablosuz haberleşmeyi sağlayacak teknolojik uygarlığa sahip, oldukça akıllı yaşam formlarını kast etmektedirler. Bu hesaplamalardaki temel belirsizliklerden biri, bir gezegen üzerinde herhangi bir yaşamın hiç evrimleşip evrimleşmeyeceği olasılığıdır. Yerküre üzerinde, Yerküre'nin yaşanabilir oluşundan ne kadar sonra yaşam ortaya çıkmıştır? Ökaryotlar ortaya çıkıncaya dek, ne kadar süre geçmiştir? Akıllı hayatın ortaya çıkması ne kadar süre almıştır? Sizin düşüncenize göre yanıtlar,

diğer Yerküre benzeri gezegenlerde yaşamın evrimleşmesinin (ne tür olursa olsun) olası veya imkansız olduğunu belirtir mi? Akıllı yaşamın evrimleşmesi hakkında ne düşünüyorsunuz? Gelişmiş uygarlıkların varlığı hakkında ne düşünüyorsunuz?

5. Leslie Orgel, John Horgan'a (1991), Crick ve kendisinin yönlendirdikleri panspermia hipotezini "bir tür şaka" olarak düşündüklerini itiraf etmiştir. Bununla birlikte 1973 yılındaki makalelerinde, Crick ve Orgel bu düşünceyi kanıt olarak hizmet edebilecek biyolojik modelleri dikkate alacak kadar ciddiyetle ele almışlardır. Örneğin şuna işaret etmişlerdir:

> [Genetik] kodu birazcık farklı organizmaların var olmayışı çok az şaşırtıcıdır. Kodun evrenselliği yaşamın kökenlerinin bir "aşılanma" teorisinin doğal sonucudur. Yerküre üzerindeki yaşam dünya dışı bir tek organizmadan türeyen bir klonu temsil edecektir.

1973'den buyana, biyologlar genetik kodun evrensel olmadığını ve gerçekte "bir şekilde farklı koda" sahip organizmaların var olduğunu keşfetmişlerdir. Örneğin, mitokondrilerimiz çekirdeklerimizin kullandığı koddan biraz daha farklı bir kod kullanırlar (bkz. Ayala ve Kiger 1984). Birçok siliat ve diğer organizmalar bile, azda olsa farklı bir kod kullanırlar (bkz. Osawa vd. 1992). Bu keşif, genetik kodun evrensel olmadığının keşfi, panspermia hipotezini ne ölçüde reddetmektedir? Panspermianın diğer versiyonlarını ne ölçüde reddetmektedir? Uslamlamalarınızı açıklayınız. Bazı panspermia versiyonlarını destekleyen veya reddeden başka ne tür deliller olabileceğini (veya olduğunu) düşünürsünüz?

6. Şekil 14.5'i çok yakından inceleyiniz. Rastgele oluşturulmuş 140 nükleotit pozisyonunun hangi kısımları dokuz tur seçilim veya çoğalma sonucunda değişime uğramamıştır? Bu pozisyonlar neden mutasyon göstermemişlerdir?
7. Şekil 14.6 da sergilenen deneyde, araştırmacılar için küçük substrat RNA'ların 5′ ucuna bir etiket iliştirmek neden önemliydi?
8. Biyolojik yapı taşlarının abiyotik sentezinden, ökaryotların evrimine olanak sağlayan tüm olaylar zincirinde, hangi geçişlerin en az karakterize olduğu gözükmektedir? Bunun neden böyle olduğunu düşünüyorsunuz?
9. Proteine sahip olmayan çok ilkel ribozomlara sahip, oldukça ilkel bir organizma hayal edin? Bu organizmayı Şekil 14.16 veya 14.19'da yer alan filogenilerden birine yerleştirmek olası mıdır? Neden veya neden değil? Ribozomu bulunmayan bir organizmayı yerleştirebilir misiniz? (Böylesi bir organizma düşünebiliyor musunuz?). Bu filogeniye yerleştirilemeyecek, henüz keşfedilmemiş ilkel organizmaların olduğuna inanılabilir mi? Böylesi bir organizmaların keşfi sınıflandırılmasını nasıl etkiler?
10. Biyologlar, bakteri ve ökaryotlarda DNA replikasyonunun ayrıntılarını ortaya çıkardıkları zaman, birçok araştırmacı her biri farklı rollere sahip farklı DNA polimerazların var olduğunu gördüklerinde çok şaşırmışlardır. Replikasyon için yürütücü mekanizmanın inanılmaz ölçüde karmaşık ve tüm sistemin çalışabilmesi için her bir parçanın vazgeçilmez olduğu gözükmekteydi. Birçok insan böylesine birbirine bağımlı parçaların oluşturduğu karmaşık bir sistemin, doğal seçilim yoluyla evrimleşmiş olabileceğini hayal etmekte zorlandılar. Yalnızca bir DNA polimeraz içeren organizmaların keşfedilmesi (*Methanococcus jannaschii* gibi), replikasyonun evriminin anlaşılması açısından yeni anlayışlar sunmakta mıdır? Neden veya neden değil?
11. Yaz sezonunda çalıştığınız bilimsel bir kampta, bir boş gününüzde Grönland'ın uzak bir köşesinde yürürken jeolojik tablolarınızda yer almayan alışılmadık sedimenter kayaçların bir katmanını bulduğunuzu varsayın. Bu kayacın Akilia Adasında yer alan 3,85 milyar yıl yaşındaki kayadan daha yaşlı olabileceğinden şüphelendiniz. Bu kayaçların en eski yaşama dair herhangi bir kanıt içerdiğini belirlemek için ne yaparsınız? Ne tür sonuçlar yaşamın gerçektende 3,85 milyar yıldan önce var olduğunu gösterir?

Kaynak Araştırması

12. Bu bölümde tartışılan alanlardan bir çoğu çok hızlı gelişmeler göstermektedir. Atıfta bulunduğumuz araştırmacıların daha yeni makaleleri için Current Contents, Science Citation Index ve diğer on-line veri tabanlarını tarayınız. Bu kitap yazıldığından beri neler değişmiştir?
13. Yerküre üzerindeki ilk 2 milyar yıllık süre boyunca, organizmalar atmosfer ve okyanusların kimyasal bileşiminde dramatik değişimlere neden olmuşlardır. Bu konuya bir giriş için bakınız:

    Schopf, J. W. 1992. The oldest fossils and what they mean. In J. W. Schopf, ed. *Major Events in the History of Life.* Boston: Jones and Bartlett Publishers, 29–63.

14. Mars üzerinde yaşam olma ihtimali çok büyük tartışmalar neden olmuş ve buna taraf veya karşı bütün kanıtlar, çok şiddetli incelemelerden geçmiştir Taraf olan görüşler açıkça aşağıdaki kaynakta belirtilmektedir.

    Gibson, E. K., Jr., et al. 1997. The case for relic life on Mars. *Scientific American* 277(6): 58–65.

15. Son zamanlarda bilim insanları, yaşamın var olduğu veya çok özel bir ortamda veya bir fosilde var olduğunun kimyasal izleri olan "biyo-işaretlerin" işlevini arama ve değerlendirme sürecindedirler. Ökaryot fosillerin yaşını en az 2,7 milyar yıl öncesine dayandıran biyo-işaretlerin kullanımı ile ilgili en son tartışmalar için, bakınız:

Brocks, J. J. et al. 1999. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* 285: 1033–1036.

16. Zhu Shixing ve Chen Huineng 1,7 milyar yıl yaşında farklılaşmış dokulara sahip çok hücreli alglerin temsilcisi olarak yorumladıkları fosiller bildirmişlerdir. Bakınız:

Zhu Shixing and Chen Huineng. 1995. Megascopic multicellular organisms from the 1700-million-year-old Tuanshanzi Formation in the Jixian area, North China. *Science* 270: 620–622.

Zhu ve Chen4in fotoğraflarını inceleyiniz. Bunların kanıtları ne derece inandırıcıdır?

17. Çok uzun süre Şekil 14.16'daki en eski ökaryot dallarında yer alan organizmaların mitokondriden yoksun oldukları düşünülmekteydi. Bu inancın yanlış olduğunu gösteren en son kanıtlar için bakınız:

Palmer, J. D. 1997. Organelle genomes: Going, going, gone! *Science* 275: 790–791.

Kaynaklar

Altermann, W., and J. W. Schopf. 1995. Microfossils from the Neoarchean Campbell Group, Griqualand West Sequence of the Transvaal Supergroup, and their paleoenvironmental and evolutionary implications. *Precambrian Research* 75: 65–90.

Anders, E. 1989. Prebiotic organic matter from comets and asteroids. *Nature* 342: 255–257.

Anders, E., C. K. Shearer, J. J. Papike, J. F. Bell, S. J. Clemett, R. N. Zare, D. S. McKay, K. L. Thomas-Keprta, C. S. Romanek, E. K. Gibson, Jr., and H. Vali. 1996. Evaluating the evidence for past life on Mars. *Science* 274: 2119–2125.

Arrhenius, S. 1908. *Worlds in the Making.* New York: Harper and Row.

Ayala, F. J., and J. A. Kiger, Jr. 1984. *Modern Genetics.* Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings.

Badash, L. 1989. The Age-of-the-Earth Debate. *Scientific American* 261: 90–96.

Baldauf, S. L., J. D. Palmer, and W. F. Doolittle. 1996. The root of the universal tree and the origin of eukaryotes based on elongation factor phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 7749–7754.

Barns, S. M., R. E. Fundyga, M. W. Jeffries, and N. R. Pace. 1994. Remarkable archaeal diversity detected in a Yellowstone National Park hot spring environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 1609–1613.

Barns, S. M., C. F. Delwiche, J. D. Palmer, and N. R. Pace. 1996. Perspectives on archaeal diversity, thermophily and monophyly from environmental rRNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 9188–9193.

Bartel, D. P. 1999. Recreating an RNA replicase. In R. F. Gesteland, T. R. Cech, and J. F. Atkins, eds. *The RNA World,* 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 143–162.

Bartel, D. P., and J. W. Szostak. 1993. Isolation of new ribozymes from a large pool of random sequences. *Science* 261: 1411–1418.

Bartel, D. P., and P. J. Unrau. 1999. Constructing an RNA World. *Trends in Cell Biology* 9: M9–M13.

Beaudry, A. A., and G. F. Joyce. 1992. Directed evolution of an RNA enzyme. *Science* 257: 635–641.

Belton, M. J. S., et al. 1996. Galileo's first images of Jupiter and the Galilean satellites. *Science* 274: 377–385.

Benner, S. A., A. D. Ellington, and A. Tauer. 1989. Modern metabolism as a palimpsest of the RNA world. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 7054–7058.

Brown, J. R., and W. F. Doolittle. 1995. Root of the universal tree of life based on ancient aminoacyl-tRNA synthetase gene duplications. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 2441–2445.

Bult, C. J., et al. 1996. Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii. Science* 273: 1058–1073.

Cairns-Smith, A. G., A. J. Hall, and M. J. Russell. 1992. Mineral theories of the origin of life and an iron sulfide example. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 22: 161–180.

Chang, S. 1999. Planetary environments and the origin of life. *Biological Bulletin* 196: 308–310.

Chyba, C. F. 2000. Energy for microbial life on Europa. *Nature* 403: 381–382.

Chyba, C. F., P. J. Thomas, L. Brookshaw, and C. Sagan. 1990. Cometary delivery of organic molecules to the early Earth. *Science* 249: 366–373.

Cowen, R. 1995. *History of Life,* 2nd ed. Cambridge: Blackwell Scientific Publications.

Crick, F. H. C., and L. E. Orgel. 1973. Directed panspermia. *Icarus* 19: 341–346.

Cruikshank, D. P. 1997. Stardust memories. *Science* 275: 1895–1896.

Darwin, F. 1887. *The Life and Letters of Charles Darwin,* vol. 2. New York: Appleton.

DeDuve, C. 1991. *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life.* Burlington, NC: Patterson.

DeLong, E. F. 1992. Archaea in coastal marine environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 5685–5689.

DeLong, E. F., K. Y. Wu, B. B. Prézelin, and R. V. M. Jovine. 1994. High abundance of Archaea in Antarctic marine picoplankton. *Nature* 371: 695–697.

Doolittle, R. F., D.-F. Feng, S. Tsang, G. Cho, and E. Little. 1996. Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. *Science* 271: 470–477.

Doolittle, W. F. 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284: 2124–2128.

Doolittle, W. F. 2000. Uprooting the tree of life. *Scientific American* (February): 90–95.

Doolittle, W. F., and J. R. Brown. 1994. Tempo, mode, the progenote, and the universal root. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6721–6728.

Doolittle, W. F., and J. M. Logsdon, Jr. 1998. Archaeal genomics: Do archaea have a mixed heritage? *Current Biology* 8: R209–R211.

Douglas, S. E., C. A. Murphy, D. F. Spencer, and M. W. Gray. 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature* 350: 148–151.

Dose, K., and A. Klein. 1996. Response of Bacillus subtilis spores to dehydration and UV irradiation at extremely low temperatures. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 26: 47–59.

Egholm, M., O. Buchardt, L. Christensen, P. E. Nielson, and R. H. Berg. 1992. Peptide nucleic acids (PNA). Oligonucleotide analo-

gues with an achiral peptide backbone. *Journal of the American Chemical Society* 114: 1895–1897.

Ekland, E. H., J. W. Szostak, and D. P. Bartel. 1995. Structurally complex and highly active RNA ligases derived from random RNA sequences. *Science* 269: 364–370.

Ekland, E. H., and D. P. Bartel. 1996. RNA-catalysed RNA polymerization using nucleoside triphosphates. *Nature* 382: 373–376.

Ellington, A. D., and J. W. Szoztak. 1990. *In vitro* selection of RNA molecules that bind specific ligands. *Nature* 346: 818–822.

Eschenmoser A. 1999. Chemical etiology of nucleic acid structure. *Science* 284: 2118–2124.

Ferris, J. P. 1993. Catalysis and prebiotic RNA synthesis. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 23: 307–315.

Ferris, J. P., A. R. Hill, Jr., R. Liu, and L. E. Orgel. 1996. Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces. *Nature* 381: 59–61.

Fitch, W. M., and K. Upper. 1987. The phylogeny of tRNA sequences provides evidence for ambiguity reduction in the origin of the genetic code. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 52: 759–767.

Fox, G. E., L. J. Magrum, W. E. Balch, R. S. Wolfe, and C. R. Woese. 1977. Classification of methanogenic bacteria by 16S ribosomal RNA characterization. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 74: 4537–4541.

Fox, S. W. 1988. *The Emergence of Life: Darwinian Evolution from the Inside.* New York: Basic Books.

Fox, S. W. 1991. Synthesis of life in the lab? Defining a protoliving system. *Quarterly Review of Biology* 66: 181–185.

Fox, S. W., and K. Dose. 1972. *Molecular Evolution and the Origin of Life.* San Francisco: W. H. Freeman.

Gesteland, R. F., T. R. Cech, and J. F. Atkins, eds. 1999. *The RNA World,* 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Geyer, C. R., and D. Sen. 1997. Evidence for the metal-cofactor independence of an RNA phosphodiester-cleaving DNA enzyme. *Chemistry and Biology* 4: 579–593.

Gilbert, W. 1986. The RNA world. *Nature* 319: 618.

Giovannoni, S. J., S. Turner, G. J. Olsen, S. Barns, D. J. Lané, and N. R. Pace. 1988. Evolutionary relationships among cyanobacteria and green chloroplasts. *Journal of Bacteriology* 170: 3584–3592.

Gladman, B. J., and J. A. Burns. 1996. Mars meteorite transfer: Simulation. *Science* 274: Letters.

Gladman, B. J., J. A. Burns, M. Duncan, P. Lee, and H. F. Levison. 1996. The exchange of impact ejecta between terrestrial planets. *Science* 271: 1387–1392.

Gogarten, J. P., et al. 1989. Evolution of the vacuolar H1-ATPase: Implications for the origin of eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 6661–6665.

Han, T.-M., and B. Runnegar. 1992. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee Iron-Formation, Michigan. *Science* 257: 232–235.

Hasegawa, M., W. M. Fitch, J. P. Gogarten, L. Olendzenski, E. Hilario, C. Simon, K. E. Holsinger, R. F. Doolittle, D.-F. Feng, S. Tsang, G. Cho, and E. Little. 1996. Dating the cenancestor of organisms. *Science* 274: 1750–1753.

Hayes, J. M. 1996. The earliest memories of life on Earth. *Nature* 384: 21–22.

Hill, A. R., Jr., C. Böhler, and L.E. Orgel. 1998. Polymerization on the rocks: Negatively-charged α-amino acids. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 28: 235–243.

Horgan, J. 1991. In the beginning ... *Scientific American* 264(2): 116–125.

Illangasekare, M., G. Sanchez, T. Nickles, and M. Yarus. 1995. Aminoacyl-RNA synthesis catalyzed by an RNA. *Science* 267: 643–647.

Iwabe, N., K.-i. Kuma, M. Hasegawa, S. Osawa, and T. Miyata. 1989. Evolutionary relationship of archaebacteria, eubacteria, and eukaryotes inferred from phylogenetic trees of duplicated genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 9355–9359.

Jones, W. J., J. A. Leigh, F. Mayer, C. R. Woese, and R. S. Wolfe. 1983. *Methanococcus jannaschii sp. nov.,* an extremely thermophilic methanogen from a submarine hydrothermal vent. *Archives of Microbiology* 136: 254–261.

Joyce, G. F. 1989. RNA evolution and the origins of life. *Nature* 338: 217–224.

Joyce, G. F. 1996. Ribozymes: Building the RNA world. *Current Biology* 6: 965–967.

Joyce, G. F. 1998. Nucleic acid enzymes: Playing with a fuller deck. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 5845–5847.

Joyce, G. F., A. Schwartz, S. L. Miller, and L. Orgel. 1987. The case for an ancestral genetic system involving simple analogues of the nucleotides. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 4398–4402.

Joyce, G. F. and L. E. Orgel. 1999. Prospects for understanding the RNA world. In R. F. Gesteland, T. R. Cech, and J. F. Atkins, eds. *The RNA World,* 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 49–77.

Kasting, J. F. 1993. Earth's early atmosphere. *Science* 259: 920–926.

Kerr, R. A. 1996. Galileo turns geology upside down on Jupiter's icy moons. *Science* 274: 341.

Kerr, R. A. 1997a. Martian "microbes" cover their tracks. *Science* 276: 30–31.

Kerr, R. A. 1997b. An ocean emerges on Europa. *Science* 276: 355.

Knoll, A. H. 1992. The early evolution of eukaryotes: A geological perspective. *Science* 256: 622–627.

Knoll, A. H. 1994. Proterozoic and Early Cambrian protists: Evidence for accelerating evolutionary tempo. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6743–6750.

Koonin, E. V., and A. R. Mushegian. 1996. Complete genome sequences of cellular life forms: Glimpses of theoretical evolutionary genomics. *Current Opinion in Genetics and Development* 6: 757–762.

Kruger, K., Grabowski, P. J., Zaug, A. J., Sands, J., Gottschling, D. E., and T. R. Cech. 1982. Self-splicing RNA: Autoexcision and autocatalyization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena. Cell* 31: 147–157.

Kvenvolden, K., et al. 1970. Evidence for extraterrestrial amino acids and hydrocarbons in the Murchison meteorite. *Nature* 228: 923–926.

Lake, J. A., M. Rivera, R. Haselkorn, W. J. Buikema, S. W. Golomb, G. J. Olsen, C. R. Woese, O. White, and J. C. Venter. 1996. Methanococcus genome. *Science* 274: 901–903.

Lazcano, A., and S. L. Miller. 1994. How long did it take for life to begin and evolve to cyanobacteria? *Journal of Molecular Evolution* 39: 546–554.

Lazcano, A., and S. L. Miller. 1996. The origin and early evolution of life: Prebiotic chemistry, the pre-RNA world, and time. *Cell* 85: 793–798.

Lehman, N., and G. F. Joyce. 1993. Evolution *in vitro* of an RNA enzyme with altered metal dependence. *Nature* 361: 182–185.

Leipe, D. D. 1996. Biodiversity, genomes, and DNA sequence databases. *Current Opinion in Genetics and Development* 6: 686–691.

Lorsch, J. R., and J. W. Szostak. 1994. *In vitro* evolution of new ribozymes with polynucleotide kinase activity. *Nature* 371: 31–36.

Madigan, M. T., and B. L. Marrs. 1997. Extremophiles. *Scientific American* 276(4): 82–87.

Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells.* New Haven, CT: Yale University Press.

Margulis, L. 1993. *Symbiosis in Cell Evolution.* New York: Freeman.

Margulis, L. 1996. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 1071–1076.

McKay, D. S., et al. 1996. Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in martian meteorite ALH84001. *Science* 273: 924–930.

Miller, S. L. 1953. A production of amino acids under possible primitive Earth conditions. *Science* 117: 528–529.

Miller, S. L. 1992. The prebiotic synthesis of organic compounds as a step toward the origin of life. In J.W. Schopf, ed. *Major Events in the History of Life*. Boston: Jones and Bartlett, 1–28.

Mills, D. R, R. L. Peterson, and S. Spiegelman. 1967. An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 58: 217–220.

Mitchell, F. J., and W. L. Ellis. 1972. Surveyor 3: Bacterium isolated from lunar-retrieved television camera. In *Analysis of Surveyor 3 Material and Photographs Returned by Apollo 12*. Washington, DC: National Aeronautics and Space Administration, 239–248.

Mojzsis, S. J., G. Arrhenius, K. D. McKeegan, T. M. Harrison, A. P. Nutman, and C. R. L. Friend. 1996. Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago. *Nature* 384: 55–59.

Mojzsis, S. J., R. Krishnamurthy, and G. Arrhenius. 1999. Before RNA and after: Geophysical and geochemical constraints on molecular evolution. In R. F. Gesteland, T. R. Cech, and J. F. Atkins, eds. *The RNA World*, 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 1–47.

Nitta I., T. Ueda, and K. Watanabe. 1998. Possible involvement of *Escherichia coli* 23S ribosomal RNA in peptide bond formation. *RNA* 4: 257–267.

Noller, H. F., V. Hoffarth, and L. Zimniak. 1992. Unusual resistance of peptidyl transferase to protein extraction procedures. *Science* 256: 1416–1419.

Olsen, G. J., and C. R. Woese. 1996. Lessons from an Archaeal genome: What are we learning from *Methanococcus jannaschii*? *Trends in Genetics* 12: 377–379.

Orgel, L. E. 1986. RNA catalysis and the origins of life. *Journal of Theoretical Biology* 123: 127–149.

Oró, J. 1961. Mechanism of synthesis of adenine from hydrogen cyanide under plausible primitive earth conditions. *Nature* 191: 1193–1194.

Osawa, S., T. H. Jukes, K. Watanabe, and A. Muto. 1992. Recent evidence for evolution of the genetic code. *Microbiological Reviews* 56: 229–264.

Palmer, J. D. 1997. Organelle genomes: Going, going, gone! *Science* 275: 790–791.

Rivera, M. C., and J. A. Lake. 1992. Evidence that eukaryotes and eocyte prokaryotes are immediate relatives. *Science* 257: 74–76.

Rogers, J., and Joyce, G. F. 1999. A ribozyme that lacks cytidine. *Nature* 402: 323–325.

Schidlowski, M. 1988. A 3,800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks. *Nature* 333: 313–318.

Schopf, J. W., ed. 1983. *Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Schopf, J. W. 1992. The oldest fossils and what they mean. In J. W. Schopf, ed. *Major Events in the History of Life*. Boston: Jones and Bartlett, 29–63.

Schopf, J. W. 1993. Microfossils of the early Archean apex chert: New evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640–646.

Schopf, J. W. 1994a. Disparate rates, differing fates: Tempo and mode of evolution changed from the precambrian to the phanerozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6735–6742.

Schopf, J. W. 1994b. The early evolution of life: Solution to Darwin's dilemma. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 375–378.

Schopf, J. W., and B. M. Packer. 1987. Early Archean (3.3-billion to 3.5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia. *Science* 237: 70–73.

Schwartz, R. M., and M. O. Dayhoff. 1978. Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria, and chloroplasts. *Science* 199: 395–403.

Secker, J., J. Lepock, and P. Wesson. 1994. Damage due to ultraviolet and ionizing radiation during the ejection of shielded micro-organisms from the vicinity of 1 M main sequence and red giant stars. *Astrophysics and Space Science* 219: 1–28.

Service, R. F. 1997. Microbiologists explore life's rich, hidden kingdoms. *Science* 275: 1740–1742.

Sleep, N. H., K. J. Zahnle, J. F. Kasting, and H. J. Morowitz. 1989. Annihilation of ecosystems by large asteroid impacts on the early Earth. *Nature* 342: 139–142.

Sogin, M. L., J. H. Gunderson, H. J. Elwood, R. A. Alonso, and D. A. Peattie. 1989. Phylogenetic meaning of the kingdom concept: An unusual ribosomal RNA from *Giardia lamblia*. *Science* 243: 75–77.

Stahl, D. A., D. J. Lane, G. J. Olsen, and N. R. Pace. 1984. Analysis of hydrothermal vent-associated symbionts by ribosomal RNA sequences. *Science* 224: 409–411.

Szathmáry, E., and I. Gladkih. 1989. Suboptimal growth and coexistence of nonenzymatically replicating templates. *Journal of Theoretical Biology* 138: 55–58.

Tang, J., and R. R. Breaker. 1997. Rational design of allosteric ribozymes. *Chemistry and Biology* 4: 453–459.

Tarasow, T. M., S. L. Tarasow, and B. E. Eaton. 1997. RNA-catalyzed carbon–carbon bond formation. *Nature* 389: 54–57.

Tuerk, C., and L. Gold. 1990. Systematic evolution of ligands by exponential enrichment: RNA ligands to bacteriophage T4 DNA polymerase. *Science* 249: 505–510.

Unrau, P. J., and D. P. Bartel. 1998. RNA-catalyzed nucleotide synthesis. *Nature* 395: 260–263.

Voet, A. B., and A. W. Schwartz. 1982. Uracil synthesis via HCN oligomerization. *Origins of Life* 12: 45–49.

Wade, N. 1997. Thinking small paying off big in gene quest. *The New York Times*, February 3: A1; A14.

Ward, P. D., and D. Brownlee. 2000. *Rare Earth: Why Complex Life Is Uncommon in the Universe*. New York: Copernicus Books.

Weber, P., and J. M. Greenberg. 1985. Can spores survive in interstellar space? *Nature* 316: 403–407.

Wetherill, G. W. 1990. Formation of the Earth. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 18: 205–256.

Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150–160.

Woese, C. R. 1991. The use of ribosomal RNA in reconstructing evolutionary relationships among bacteria. In R. K. Selander, A. G. Clark, and T. S. Whittam, eds. *Evolution at the Molecular Level*. Sunderland, MA: Sinauer, 1–24.

Woese, C.R. 1996. Phylogenetic trees: Whither microbiology? *Current Biology* 6: 1060–1063.

Woese, C. R. 1998. The universal ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 6854–6859.

Woese, C. R., and G. E. Fox. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 74: 5088–5090.

Woese, C. R., O. Kandler, and M. L. Wheelis. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 4576–4579.

Yang, D., Y. Oyaizu, H. Oyaizu, G. J. Olsen, and C. R. Woese. 1985. Mitochondrial origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 82: 4443–4447.

Zaug, A. J., and T. R. Cech. 1986. The intervening sequence RNA of *Tetrahymena* is an enzyme. *Science* 231: 470–475.

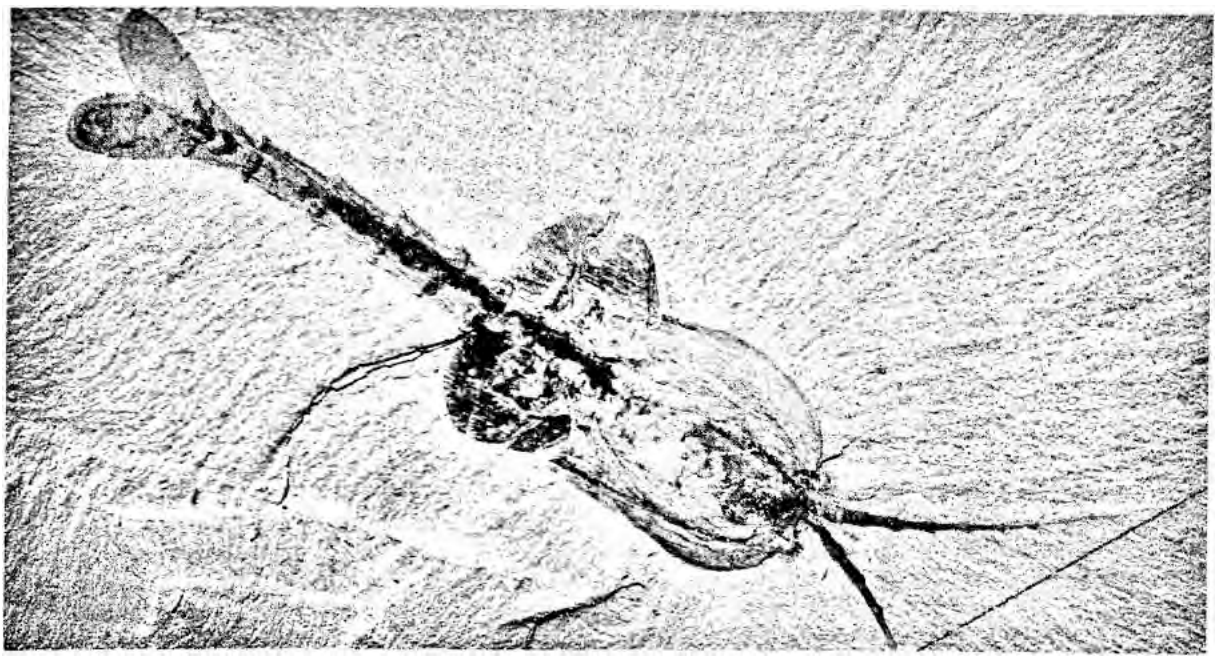
Zhang, B., and T. R. Cech. 1997. Peptide bond formation by in vitro selected ribozymes. *Nature* 390: 96–100.

Zillig, W. 1991. Comparative biochemistry of Archaea and Bacteria. *Current Opinion in Genetics and Development* 1: 544–551.

Zuckerkandl, E., and L. Pauling. 1965. Molecules as documents of evolutionary history. *Journal of Theoretical Biology* 8: 357–366.

BÖLÜM 15

Kambriyen Patlaması ve Sonrası



Bu fosil, *Waptia fieldensis* denen bir kabukluya aittir ve yaşı 515 milyon yıldan daha fazladır. (Chip Clark/Stuart Kenter Associates)

YAŞAMIN TEMEL SÜREÇLERİ OLAN DNA REPLİKASYONU, PROTEİN SENTEZİ, solunum ve hücre bölünmesi evrimleşir evrimleşmez, olağanüstü bir yaşam çeşitlenmesi oluşmuştur. Fotosentez ve çekirdek zarının evrimi gibi sıçramalar meydana gelmiştir. Bu olaylar, Bölüm 14'te anlatılanlarla birlikte, yaklaşık 3,2 milyar yıllık bir süreçte gerçekleşmiş ve yaşam ağacındaki ana dalları vermiştir. Bazı kırmızı kahverengi ve yeşil algler hariç, Kambriyen patlamasına kadar olan dönemdeki tüm organizmalar tek hücreli idiler.

Günümüzden yaklaşık 565 milyon yıl (My) öncesine kadar, fosil kayıtlarında çok hücreli hayvana rastlanılmamıştır. Fakat, bu tarihten itibaren, yaklaşık 40 milyon yıllık bir süre içerisinde tüm ana hayvan şubeleri görülmeye başlanmıştır. Bu dönem Kambriyen patlaması olarak adlandırılır. Her ne kadar bu 40 milyon yıllık bir süre dünya tarihinin sadece %0,8'ine denk gelse de, canlılık tarihindeki en büyük olaylardan birisidir. Kambriyen patlaması ve daha yakın zamana ait hızlı tür çeşitlenmesi dönemlerinin yanında, organizmal evrimin tarihinde birçok toplu yokoluş döneminin damgası vardır. Bu bölümde amacımız, son 543 milyon yıllık süreçte, canlılık tarihinde meydana gelmiş olan bu ve diğer dönüm noktalarını tanıtmak olacaktır. Dünya tarihindeki bu dönem Fanerozoyik (Phanerozoik, "görünür yaşam") üstzamanı olarak adlandırılır.

Bu bölümde, Fanerozoyik üstzamandaki çok hücreli organizmal evrimin ana modellerine odaklanacağız. Ana gruplar nelerdir ve ne zaman ortaya çıkmışlardır?

Adaptasyon ve çeşitlenme tarihindeki hangi modelleri keşif edebiliriz? Fanerozoyik boyunca neden kitlesel yokoluşlar meydana gelmiştir? Ancak, temel konularla işe başlayacağız: paleontologların fosil kayıtları nasıl okudukları ve canlılık tarihini nasıl belgelediklerine bakacağız.

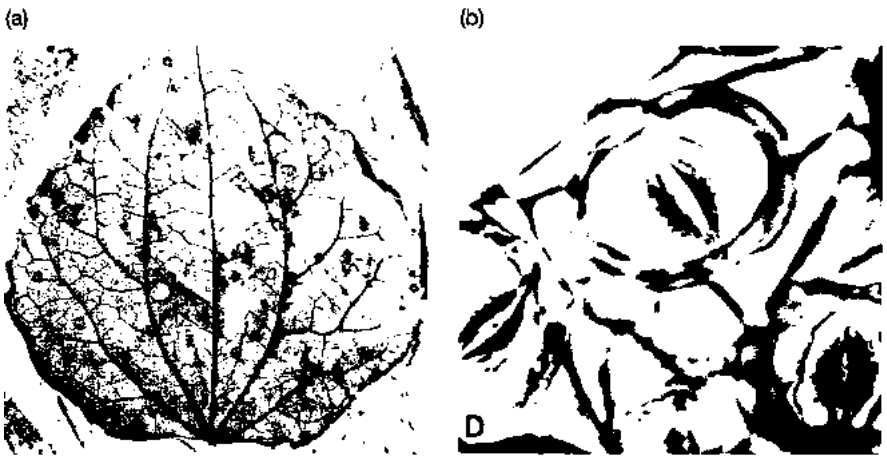
15.1 Fosil Kayıtların Doğası

Bölüm 2'de 19. yüzyılın başlarında paleolontologlarca hazırlanmış olan jeolojik zaman cetvelini vermiştik. Ayrıca, 20. yüzyıl jeokronolojistlerinin her bir üstzaman (eon), zaman (era), devir (period) ve devre (epoch)'nin tam yaşını tahmin etmek için radyoaktif izotopları nasıl kullandıklarına da bakmıştık. Şimdi, fosilleşme sürecini gözden geçirip, fosil kayıtların güçlü ve zayıf yanlarını inceleyerek, yaşamın nasıl değiştiği üzerinde ayrıntılı bir şekilde duracak ve evrimdeki ana olaylar için bir zaman çizelgesi sunacağız.

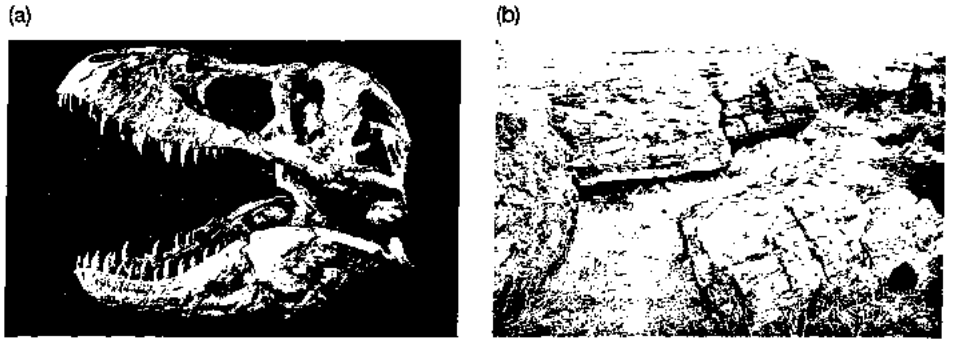
Organik Kalıntılar Nasıl Fosilleşir?

Bir **fosil**, geçmişte yaşamış bir organizma tarafından bırakılmış herhangi bir izdir. Fosiller muazzam derecede çeşitlidirler. Ancak, oluşum şekilleri bakımından dört genel fosil kategorisi tanımlanabilir. Aşağıda verilen listede, üzerinde yoğunlaşılacak olan iki önemli husus vardır: Organizmanın hangi kısmı korunmuş ve incelemek için uygundur? Ne tür habitatlar fosil oluşturur?

- Baskı (compression) ve iz (impression) fosiller (Şekil 15.1) organik materyal ayrışmadan suya veya taşınmış sedimanlara gömüldüğünde oluşabilir. Üzerine yığılan kum, çamur, kil ve diğer partiküllerin ağırlığı altındaki bir organik yapı alttaki materyalde bir iz bırakabilir. Oluşan fosil çamur veya ıslak zeminde bırakılan ayak izi kalıntısına benzerdir.
- Permineralize fosiller (Şekil 15.2), organik yapı sedimanlara gömülüp, hücrelerin içine çözünür minareller biriktiğinde oluşabilir. Bir doku kesiti almadan önce, dokunun reçineye gömülmesine benzer olan bu süreç, içsel yapının detaylarının korunmasını sağlayabilir.
- Dökme (casts) ve kalıp (molds) fosillerin (Şekil 15.3) oluşumu, sedimanlara gömüldükten sonra canlı kalıntının çürümesi veya kabukların çözülmesi ile başlar. Kalıp fosiller boşluklar içerirken, dökme fosiller boşluklar içerisine sızan ve boş-



Şekil 15.1 Baskı ve iz fosiller Bunlar, genellikle sedimenter kayaçların kırılma bölgelerinden kırılması ile bulunabilen iki boyutlu fosillerdir. (a) Alberta (Kanada) yakınlarında bulunan bir Paleosen yaprağının baskı fosili. (b) Önceki yapraktan yakın çekimle gösterilen bir stoma. Wilson. N. Stewart'dan. *Paleobotany and the Evolution of Plants*, sayfa 12, Şekil. 2.5A ve 2.5D. New York: Cambridge Universiy Press, 1983. © 1983 Cambridge Universty Press. Cambridge University Press izniyle basılmıştır.



Şekil 15.2 Permineralize fosiller Permineralize fosiller genellikle patlamalarla ile yüzeye çıkmış ve kısmen açık havaya maruz kalmış kayaçlarda bulunurlar. (a) Avcı bir dinazor olan *Tyrannosaurus rex*'in kafatası (Francis Gohier/Photo Researchers, Inc.). (b)Taşlaşmış odun (John D. Cunningham/Visuals Unlimited).

lukları dolduran yeni maddelerin taşlaşmasıyla oluşur. Bu süreç heykeltraşların mum kalıp çıkarmasına benzer. Kalıp ve dökme fosiller, organizmanın iç ve dış yapılarına ilişkin bilgileri koruyabilirler.

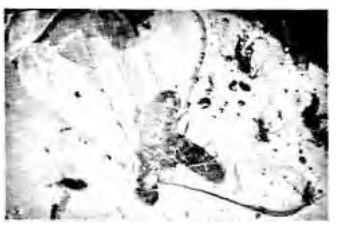
- Değişmemiş kalıntılar (Şekil 15.4) bazen hava alış-verişi, leş yiyici veya çöpçü hayvanlarca tüketilmesi ve bakteri veya mantarlarca ayrıştırılması önlenmiş ortamlarda değişmeden korunabilirler. Organik maddeler ne kadar süre değişmeden kalabilirler? Oldukça asidik turbalık bataklıklarda, bazı etsi kısımları halen bozulmadan kalmış demir devrine ait insan kadavraları bulunmuştur. Buzullar içerisinden çıkarılan mamutların bozulmamış kürkleri ve birçok dokuları vardır. Çöl mağaraları gibi koruyucu kurak ortamlarda, Pleistosen'de yaşamış dev tembel hayvanın kurumuş, ancak bozulmamış gübresi bulunabilmektedir. Akışkan bitki reçineleri, kendisine yakalanmış olan böceklerin kanat damarları görülebilecek şekilde koruyarak, kehribara dönüşebilir. Paleobotanikçiler, yağa doymuş katran yataklarından çıkarılan 100 milyon yıl kütüklere çivi çakmışlardır.



Şekil 15.3 Dökme ve kalıp fosilller Karbonifer dönemine ait bir at kuyruğu gövdesinin dökme fosili (Ted Clutter/Photo Researchers, Inc.)

Mükemmel tam kalıntılar oldukça nadirdir ve bu tür kalıntılar fosil kayıtların ancak küçük bir kısmını oluşturur. Baskı, iz, döküm, kalıp ve permineralize fosiller çok daha yaygındırlar. Tüm bu süreçler, örneğin (canlı kalıntının ve ortamının) üç anahtar özelliğine bağlıdır: dayanıklılık, gömülme (genellikle suya doymuş sedimanlar içine) ve oksijenin bulunmaması. Sonuç olarak, fosil kayıtlar çoğunlukla deltalar, sahiller, su yatağı kalıntısı ovalar, bataklıklar, göl kıyıları ve deniz tabanları gibi ortamlarda kalan sert yapılardır.

Yumuşak dokular veya yüksek rakımlı habitatlarda yaşayan organizmalar nadiren korunurken sert yapıların neden yaygın olduğunu anlamak zor değildir. Oyuklarda yaşayan deniz çiftkapaklıları (Bivalvia) otomatik olarak ölümden sonra doymuş sedimanlara gömülürler. Diş minesi doğada bilinen en yüksek yoğunluğa sahip maddelerden biri olduğundan, dişler yavaş bozulur ve dolayısıyla fosilleşmek için daha fazla zamanları vardır. Su tabanı kalıntısı olan ovalarda yetişen ormanlardaki ağaçların yaprak ve tohumları sıkça sedimanlarla yıkanan maddeler üzerine dökülür ve bataklıkların doymuş toprakları, koşulları gereği anaerobik olduklarından yalnızca yavaş bir ayrışmaya izin verirler. Deniz su sütunundaki kabuklu organizmalar öldükten sonra deniz tabanına sürüklenir ve bataklıklardakine benzer bir yolla gömülürler.



Şekil 15.4 Değişmemiş kalıntılar Bu fosil, Kanada'nın üst Kretase tabakalarında bulunan kehribar içinde korunmuş bir kanatlı erkek termite aittir (John Koivula/Photo Researchers Inc.).

Fosil Kayıtların Gücü ve Zayıflıkları

Fosil kayıtları yanlış yorumlamanın (karışıklık) üç temel nedeni vardır: coğrafik, taksonomik ve zamansal. Az önce, fosillerin ova veya denizel habitatlarda bulunabilme eğiliminde olduklarında değindik. Taksonomik karışıklığı tam olarak anlamak için şu açıklamaya bakalım: Denizel organizmalar fosil kayıtlar içinde baskın-

dır, ancak, yok olmuş canlıların sadece %10'nu oluştururlar. Günümüzde yaşayan hayvan şubelerinin üçte-ikisinin tamamının, fosilleşme için uygun olan kemik veya kabuk gibi mineral içeren sert kısımları yoktur. Bitkilerin üreme organları (örneğin çiçek) gibi önemli kısımları nadiren korunmuşlardır. Zamansal karışıklık, Dünya kabuğunun sürekli olarak değişiyor olmasından kaynaklanır. Tektonik plakalar çöktüklerinde veya dağlar aşındıklarında fosilleri de birlikte gider. Sonuç olarak, eski kayaçlar yeni kayaçlara göre daha nadirdir ve bizim eski yaşam formlarını örnekleme şansımız görece zayıftır.

Ancak, yukarıda örneklediğimiz zorlukların hiçbir suretle sadece paleontolojiye özgü olmadığının farkında olmak oldukça önemlidir. Gelişim genetiğindeki gelişmeler *Drosophila melanogaster*, yuvarlak solucan *Caenorhabditis elegans*, tek yıllık bitki *Arabidopsis thaliana*, mısır (*Zea mays*) ve zebra balığı gibi birkaç model sistemin genellemesine dayanır. Moleküler genetik alanındaki çoğu çalışmalar birkaç faj, miselli mantar *Neurospora crassa* ve *E. coli*'de yapılmıştır. Davranışsal ekoloji alanındaki çalışmaların çok büyük bir kısmı kuş ve memeliler üzerinde yapılmıştır; kommunite ekolojisi Kuzey Amerika ve Avrupa'daki yüksek rakımlı hibitatlara tarihsel bir yoğunlaşma şeklindedir. Diğer herhangi bir veri kaynağı gibi, fosil kayıtlarının da tekrar edinebilme ve yorumlanmalarından kaynaklanan sınırlayıcılık özelliklerinin bulunduğunu bilmek önemlidir. Paleontolog için amaç, bu sınırlanmaların bilincinde olarak, fosilleri yaratıcı bir tarzda kullanmaktır.

Bütün veri kaynakları gibi, fosil kayıtların doğasında da güçlü ve zayıf taraflar vardır.

Alanla ilgili bu sıkıntıların varlığının bilincinde olarak, fosil kayıtları yoğun bir şekilde kullanıp Fanerozoyik'te meydana gelen olaylar dizisine ana hatları ile göz atacağız.

Zaman İçinde Yaşam: Genel Bir Bakış

Jeolojik zaman cetveli büyükten küçüğe üstzamanlar (eons), zamanlar (eras), devirler (periods), devreler (epochs) ve çağlar (stages) olmak üzere bir hiyerarşi şeklindedir. Belirli bir isim verilmiş her bir dönem karakteristik fosillere sahiptir. Zaman cetveli 1800'lü yıllarda ilk formüle edilirken, dönemler sadece nispi sürelerine göre düzenlenmişti. Çok sonraları, radyoizotopların ve tam yaş saptama tekniklerinin keşfinden sonra, her bir dönemin kesin süreleri saptanabildi. Bu yüzden, hiyerarşideki düzeyler süre bakımından eşit değildir. Örneğin, Paleozoyik zaman 292 milyon yıl sürmüşken, Mezozoyik zaman 186 milyon yıl sürmüştür. Keza, jeolojik zaman cetvelini çıkarma devam eden bir çalışmadır: Daha sofistike yaş saptama yöntemleri geliştikçe ve daha fazla kayaç örneklendikçe, cetvelde kesin yaş için yapılan tahminler de daha net olacaktır.

Şekil 15.5, Fanerozoyik'i oluşturan üç zamanı içeren bir çizelgeyi göstermektedir. Bu üstzaman Kambriyen patlaması ile başlar ve günümüze kadar sürer. Fanerozoyik'in üç zaman bileşeni Paleozoyik (eski yaşam dönemi), Mezozoyik (orta yaşam dönemi) ve Sönozoyik (yeni yaşam dönemi) tir. Şekil 15.5'teki diyagram, çok hücrelilerin yaşam öyküsü ile ilgili genel bir bakış sunmasına ek olarak, yeni sorular da esinlendirmektedir. Örneğin, zaman çizelgesinin üst kısmında gösterilen "ilk" fosillerin her birisi bir dizi yeni özelliği temsil etmektedir. Bu özellikler nelerdir? Neden seçilim bunların lehine işlemiştir? Bunlar ne kadar süre var olmuşlardır? Bu olayların bir çoğunun, bazı organizmaların yeni takımlar, sınıflar veya şubeler olarak tanımlanmasına yol açmış olduğuna da dikkat ediniz. Bu grupların bazıları neden yok olmuştur?

Yeterli zaman ve yerimiz olsaydı, zaman çizelgesinde gösterilen birçok olayın her biri için bu soruları cevaplayabilirdik. Ancak, Fanerozoyik'teki evrim öyküsü, genel modellerin küçük bir kısmını içermektedir. Burada amaç, çağdaş paleontolojik araştırmaların nasıl yapıldığını anlatmak ve alandaki en önemli genel kabulleri tanıtmak olduğundan, seçilmiş birkaç model daha detaylı olarak incelenecektir.

15.2 Kambriyen Patlaması

Günümüzde taksonomistlerce tanınan hemen tüm hayvan şubeleri, ilk olarak Fanerozoyik'in başlangıcında yer alan Kambriyen'deki 40 milyon yıllık bir döneme ait fosil kayıtlarda görülürler. Jeolojik bir ifade ile, bu 40 milyon yıllık süre bir göz kırpma süresi kadardır. Böylesi kısa bir zaman dilimi içinde çok hücreli hayvanların eşsiz çeşitlenmesi, yaşam tarihindeki en büyük olaylardan biridir. Paleonolojinin ana amaçları, nelerin meydana geldiğini ortaya koymak ve olayları açıklamak üzere ortaya atılan hipotezleri sınamak olduğundan, bu bölüme özel bir önem vereceğiz. Olayları tam kavrayabilmemiz için meydana gelmiş olan değişimleri gözden geçirmemiz gerekir. Bu da bir miktar klasik embriyolojiyi deşmek anlamına gelir.

Hayvan Vücut Planlarının Çeşitlenmesi

Hayvan şubeleri embriyonal gelişimleri ve ergin vücut planlarının organizasyonlarına göre tanımlanırlar. Bu bakımdan üç ana grup vardır (Şekil 15.6, sayfa 514):

- **Diploblastik (iki embriyonik tabakalı) ve triploblastik (üç embriyonik tabakalı) hayvanlar.** Diploblastik hayvanlar iki tip embriyonik dokuya sahiptirler. Bazıları tam veya kısmi radiyal simetrili iken (örneğin haşlamlılar ve taraklılar) bazıları asimetriktirler (örneğin süngerler). Triploblastik hayvanlar üç tip embriyonik doku tabakasına sahiptirler ve bilateral simetrilidir. Her iki grupta ortak olan embriyonik dokular ektoderm (dış deri) ve endoderm (iç deri) dir. Ektoderm hücreleri deriyi ve sinir sistemini oluştururken, endoderm hücreleri sindirim kanalını ve ilişkili organları oluşturur. Üçüncü embriyonik doku mezoderm (orta deri) dir. Bilateral hayvanlarda mezoderm hücreleri gonadlara, kalbe, bağ dokulara ve kan dokuya farklılaşır.

Bilateral simetrili hayvanlar veya Bilateria, üç embriyonik doku tabakasına sahiptirler.

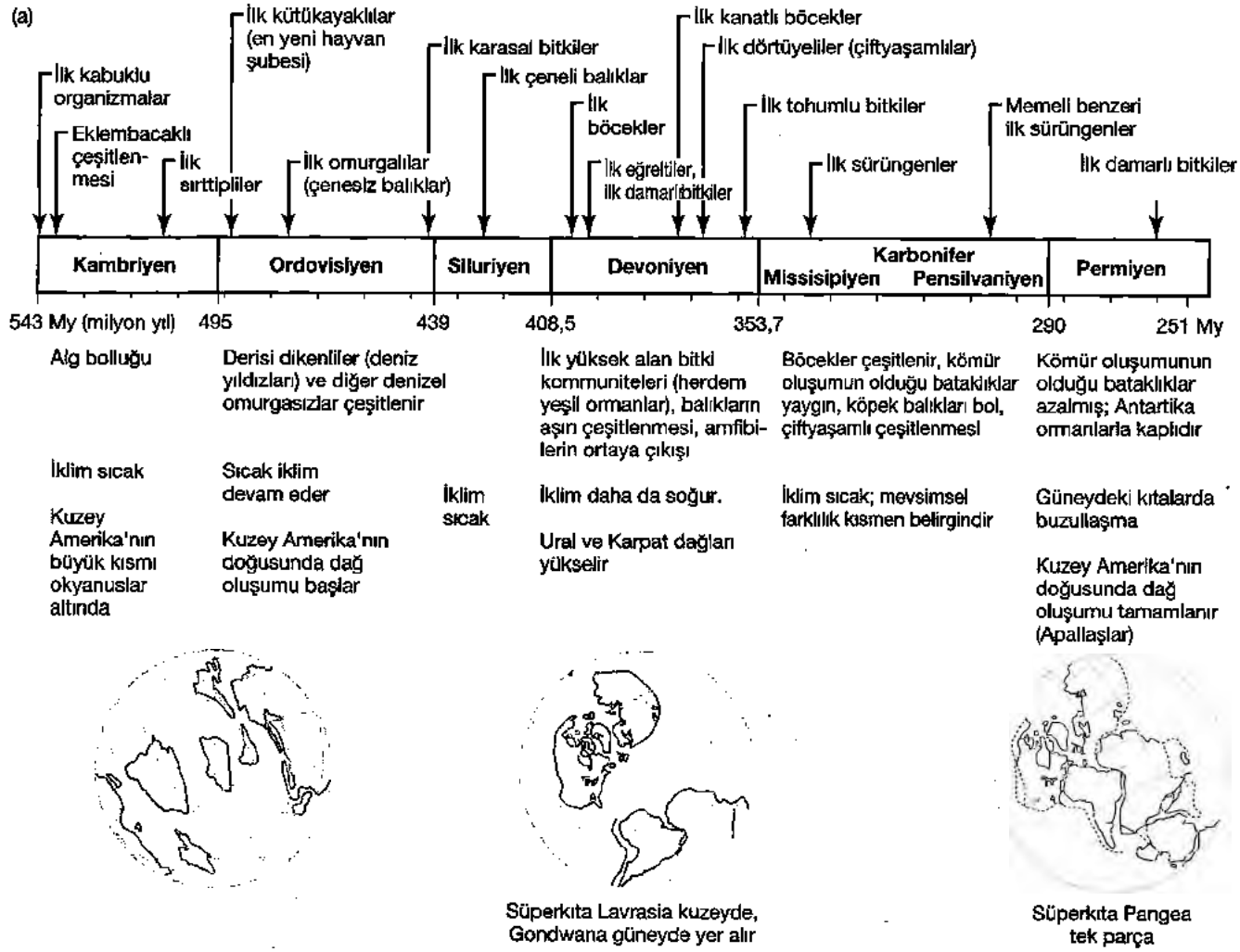
- **Sölomlular, yalancı sölomlular ve sölomsuzlar.** Sölomlular gerçek bir söloma sahiptir. Sölom, mezoderm arasında oluşmuş ve karın zarı denilen bir mezodermal hücre tabakası ile astarlanmış sıvı-dolu bir vücut boşluğudur. Sölom, iç organların yerleşimi için alan oluşturan "tüp içinde tüp" şeklinde bir vücut planı oluşturur. Sıvı-dolu boşluklar hidrostatik iskeletin çalışması için gerekli olduğundan, sölom aynı zamanda yüzme ve sürünmenin gelişimini de tetiklemiştir. Bunun aksine, sölomsuzlar bu vücut boşluğuna sahip değillerdir. Sölomsuzlarda, mezoderm tabakası bağırsak ve vücut duvarı arasında katı bir kitle oluşturur. Yalancı sölomlular mezodermden türememiş ve bir mezoderm tabakası ile astarlanmamış bir vücut boşluğuna sahiptirler. Bu durum çoğunlukla küçük vücutlu hayvan şubelerinde görülür ve muhtemelen bunlar daha iri, sölomlu bir atadan türemişlerdir.

Çoğu bilateral simetrili hayvanlar bir sölom veya vücut boşluğuna sahiptirler.

- **Protostomlar ve dötrostomlar**: Her ne kadar bu grupların her ikisi üç tip embriyonik dokuya, söloma ve bilateral simetrili vücut planına sahip iseler de, bunlar birçok önemli gelişimsel süreç bakımından, özellikle embriyonal gelişimin en önemli olaylarından biri olan gastrulasyon biçimleri yönünden, farklıdırlar. Gastrulasyon, bölünmelerden sonra embriyonik hücrelerin yeniden organize olmasını sağlayan kitlesel hücre hareketleri ile karakterizedir ve bu olaylar ektoderm, endoderm ve mezoderm tabakalarının oluşumunu sağlar. Protostomlarda, gastrulasyon önce ağız bölgesini oluşturur; dötrostomlarda gastrulasyon anal bölge (anüs bölgesi) oluştuktan sonra ağız bölgesini oluşturur. Bu terimler, Yunanca'daki *proto* (ilk), *deutero* (ikinci), ve *stoma* (ağız) kelime köklerinden esinlenerek türetilmiştir.

Bilateria içinde protostomlar ve dötrostomlar iki farklı grubu oluşturur.

Keza, Kambriyen patlaması ilk segmentli vücut planı, kabuk, dış iskelet, üyeler ve sırtipi (notokord) gibi diğer büyük morfolojik yenilikleri de vermiştir. Kısaca,



Şekil 15.5 Fanerozoyik üstzamanı Bu diyagram, Fanerozoyik üstzamanını oluşturan üç zamandan seçilen bazı olayları göstermektedir. Burada, bu ve diğer bölümlerde tartışılan yaşam formlarının ilk olarak ortaya çıkışını, her bir zamana ait devir ve devrelerin adlarını, radyoaktif yaş saptama yöntemi ile herbiri için tanımlanan kesin yaşlarını, belirgin bitki kommuniteleri ile ilgili kayıtları, iklim ve önemli jeolojik olayları ve anakara kütlelerinin tahmini konumlarını verdik. Bu şeklin hazırlanmasında, Niklas vd. 1983; Taylor ve Hickey 1990; Niklas 1994; Li vd. 1996; Taylor ve Taylor 1993; Irving 1977; Harland vd. 1990; ve Erwin, D. 1996, (pers. com)'dan yararlanılmıştır.

(a) Paleozoyik veya "eski yaşam" zamanı. Paleozoyik, hayvan çeşitlenmesi ile başlar ve Permiyen devri sonunda kitlesel bir yokoloş ile son bulur. Zaman barlarında, Paleozoyik'teki devir ve altdevirlerin adları verilmekte, ancak, devre ve çağların adları verilmemektedir.

(b) Mezozoyik veya "orta yaşam" zamanı. Sürüngen dönemi olarak ta bilinen Mezozoyik, Permiyen-sonu yokoluş olayları ile başlar ve Kretase-Tersiyer sınırındaki dinazorlar ve diğer grupların yokoluşu ile biter. Zaman barları, Mezozoyik'teki devir isimlerini içermekte ancak, devre ve çağların adlarını içermektedir.

(c) Sönozoyik veya "yeni yaşam" zamanı. Sönozoyik zamanı Tersiyer ve Kuvaterner devirleri olarak ikiye ayrılır. Tersiyer devri Paleosen, Eosen, Oligosen, Miyosen ve Pliyosen devrelerinde oluşur. Kuvaterner ise Pleistosen ve Holosen devrelerinden oluşur. Sönozoyik bazen memeli devri olarak ta adlandırılır.

ey-
ıdığı
ıola-

(b)

İlk dinazorlar
İlk memeliler
İlk kuşlar (*Archeopteryx*)
İlk çiçekli bitkiler
İlk plasentalı memeliler

Triyas | Jura | Kretase

251 My | 206 | 180 | 160 | 144 | 100 | 65 My

Açık tohumlular baskın karasal bitkiler haline gelirler; yaygın çölleşme görülür; Permiyen-sonu yok oluşunu izleyen tür çeşitlenmesi

Açık tohumluların baskınlığı devam eder

Dinazorlar çeşitlenir

Çiçekli bitkiler çeşitlenir

İklim sıcak

İklim sıcak; kısmi mevsimsel farklılaşma vardır

İklim soğur

Atlantik Okyanusu açılır

Kayalık dağlar oluşur







Pangea tekrar parçalanır

(c)

İlk atlar
İlk insansı maymunlar
En eski polen (komposite familyası bitkilerine ait)
En eski hominidler

Paleosen | Eosen | Oligosen | Miyosen | Pli-yosen | Kuvaterner

65 My | 55,6 | 33,5 | 23,8 | 5,2 | 1,8

Memeli takımlarının çeşitlenmesi

Angiosperm ve tozlaştırıcı böceklerin çeşitlenmesi

Otcul memelilerin çeşitlenmesi

Kutuplarda buzul oluşumu başlar

Afrika ve diğer kıtalarda aşırı kuraklaşma başlar; otsu vejütasyonlu alanlar oluşur

Antartik kutupta buzul oluşumu başlangıcı

Dünyada yaygın buzullaşma

Hindistan'ın Avrasya'ya çarpması

Alpler ve Himalayalar yükselmeye başlar

Kızıl denizin açılması

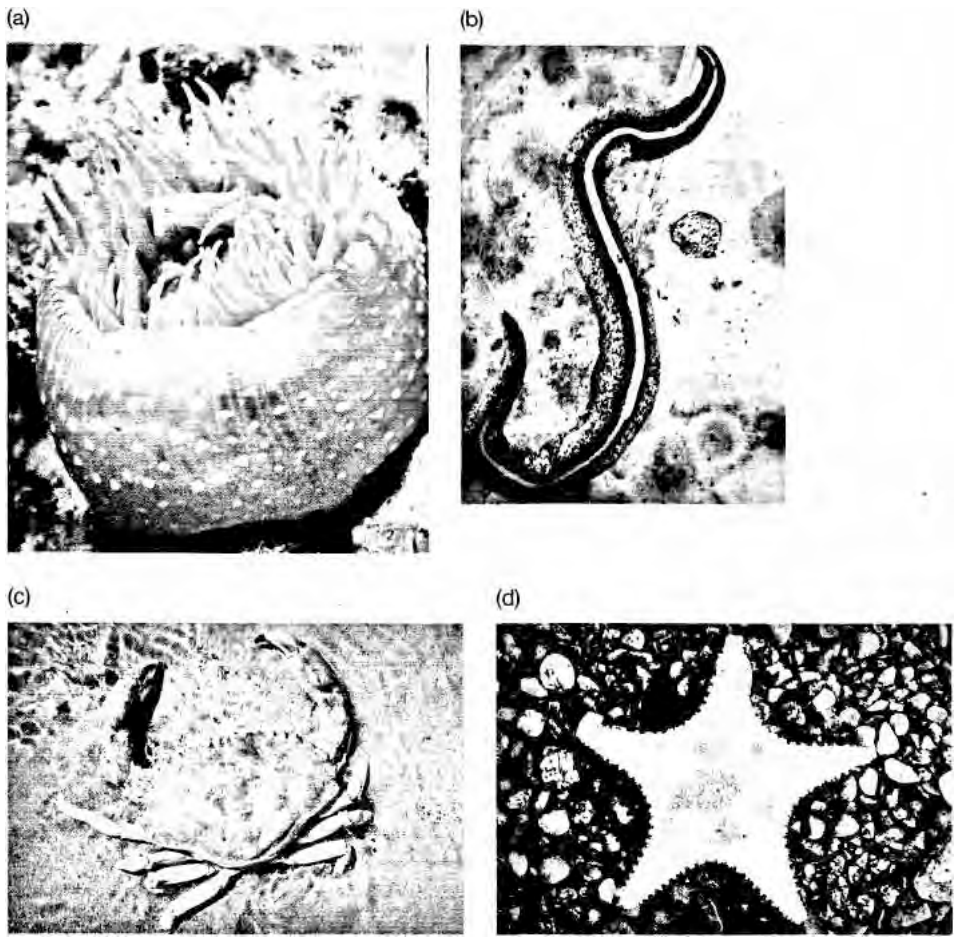
Sierra Nevada'nın yükselmesi





Kıtalar yaklaşık günümüzdeki konumundadırlar

Kuzey ve Güney Amerika arasında bir karasal köprü oluşur



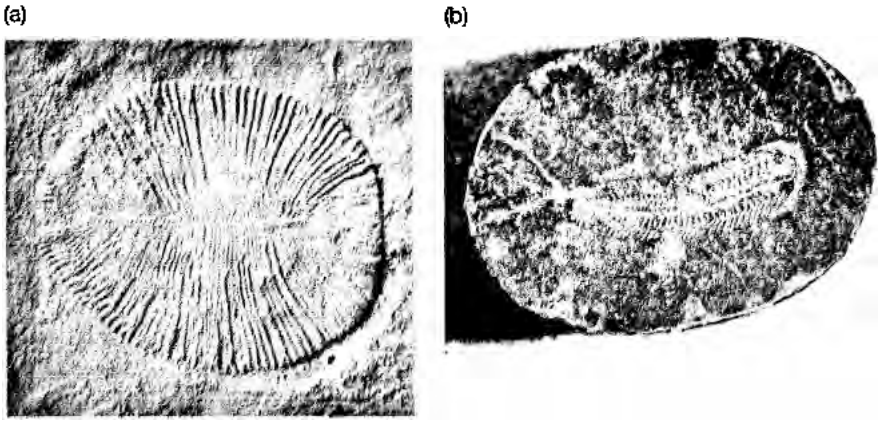
Şekil 15.6 Hayvanlarda vücut planları (a) Deniz lalesi (şube Cnidaria) gibi diploblastik hayvanlar yalnız iki embriyonik tabakaya sahiptir: ektoderm ve endoderm. Bu hayvanlar radyal simetrilidir, yani vücut kısımları merkezi bir eksen etrafında düzenlenmiştir. (Bruce Watkins/Animals Animals/Earth Scenes) (b-d) Sağ-sol simetrisine sahip olan bilateral hayvanlar triploblastiktirler (ek olarak mezoderme sahiptirler). (b) Yassı solucanlar (Platyhelminthes) ve diğer asölomatlar, sölom denen sıvı dolu bir vücut boşluğuna sahip değillerdir. (Michael Fogden/Animals Animals/Earth Scenes) (c) Bu yengeç (Arthropoda) benzeri bazı sölomatlar ve diğer protostomlarda, gastrulasyon sırasında önce ağız gelişirken (Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.) (d) bu deniz yıldızının (Echinodermata) örnek olarak verildiği dötrostomlarda ağız, gastrulasyonun tamamlanmasından sonra, ikincil olarak oluşur (Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc.).

muazzam bir morfolojik çeşitlilik aniden ortaya çıkmıştır. Bunların tümünü nasıl biliyoruz? Bu sorunun cevabını, 40 milyon yıllık süreye yayılmış ve çok iyi korunmuş iki faunanın sunduğu enstantaneler vermektedir.

Ediacara ve Burges Şisti Faunaları

Fosil kayıtlarda, çok hücreli hayvanlar için ilk kesin kanıtlar Ediacara faunasında görülmüştür. (Conway Morris 1989; Weiguo 1994). Bu örnekler ilk olarak 1940'lı yıllarda Güney Avustralya'nın Ediacara tepelerinde bulunmuştur; benzer fosiller şimdiye kadar, Dünya'nın değişik 20 kadar farklı yerinde bulunmuştur. Bu faunanın ilk temsilcileri yaklaşık 565 milyon yıl yaşındadır ve bu dönem Proterozoyik (ilkin yaşam)'in Vendian devrinin başına denk gelmektedir. Bu faunanın en geç temsilcileri 544 milyon yıl yaşındadır. Prekambriyen faunasının en genç temsilcileri tamamen yumuşak vücutludurlar ve esas olarak baskı ve iz fosiller şeklinde korunmuşlardır (Şekil 15.7). Bu faunada mevcut olan kısmi veya tam vücutlu bu örnekleri teşhis etmek zordur, ancak uzmanların çoğu süngerlerin, deniz analarının ve taraklıların (iki embriyonik tabakası olan şubeler) bu dönemde bulundukları noktasında uzlaşırlar (Conway Morris 1989; Weiguo 1994; Conway Morris 1998b). Örneklerin birçoğu iz şeklindedir, yani hayvanların içinde yaşamış oldukları oyuklar, dışkı paletleri veya hareket izlerinin kalıntılarıdır. İz fosilleri değerlendirmek zordur, fakat en azından bunların bazıları bilateral simetrili organizmalarca (üç embriyonik tabakası bulunan şubeler), muhtemelen eklembacaklılar, yumuşakçalar veya yakın akrabalarınca, bırakılmış izlerdir (Waggoner 1998).

İkinci ve biraz daha genç bir estantene 20. yüzyıl başlarında İngiliz Kolombiya'sının Field kasabası civarında keşfedilmiş olan Burgess şisti faunasına aittir (Şekil

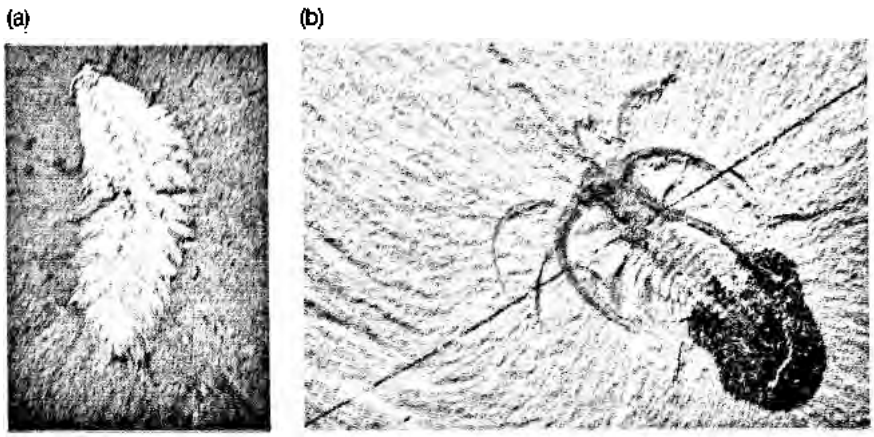


Şekil 15.7 Ediacara faunası (a) Resimdeki *Brachina delicata*'da olduğu gibi, deniz anaları radyal simetrilidir. (Simon Conway Morris, University of Cambridge, Cambridge, United Kingdom) (b) Deniz solucanları (fosil resmi verilen *Spriggina floundersi* gibi) bilateral simetrilidir (Ken Lucas/Visuals Unlimited)

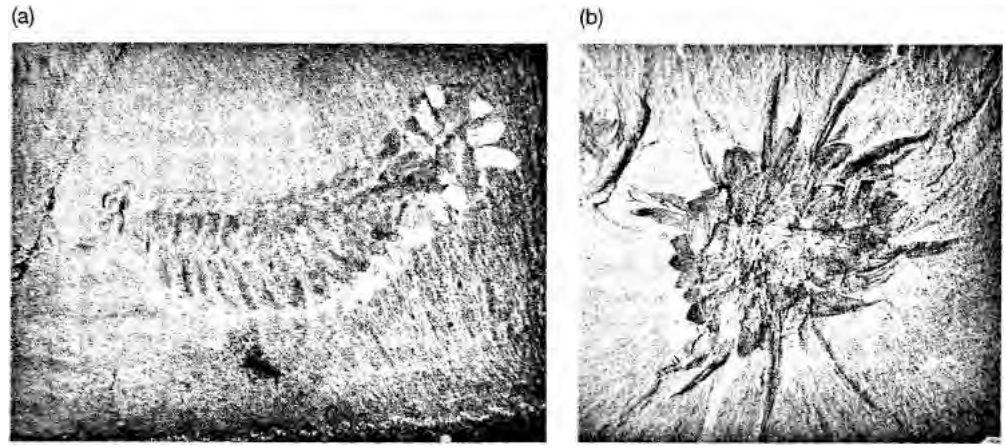
15.8). Burgess şisti (520-515 milyon yıl yaşında) ve Çin'in Yunnan eyaletindeki Chenjiang biyotasından (525-520 milyon yıl yaşında) saptanan fosil yatakları, şimdiye kadar saptanmış fosil yataklarının en görülmeye değer olanlarıdır (Gould 1989; Conway Morris 1989, 1993, 1998b; Briggs 1991; Weiguo 1994; Erwin vd. 1997). Burada bulunan fosiller esas olarak baskı ve iz fosillerdir, fakat fosillerde korunan detaylar ve bu detayların ifade ettikleri olağanüstüdür. Bu örnekler içerisinde, trilobitler de dahil, beklenmedik genişlikte bir eklembacaklı çeşitliliği, keza halkalı solucanlar, solucan benzeri priapullidler (yırtıcı deniz solucanları), yumuşakçalar ve birçok sırtipli (bunların içinde günümüzde yaşayan yuvarlak ağızlılar ve dokuzgözlülere benzeyen en az iki çenesiz omurgalı türü de vardır) bulunmaktadır (Shu vd 1999). Bulundurdukları türler bakımından, Ediacara ve Burgess şisti kaynakları arasında çok az bir çakışma vardır. Ancak, en azından geniş yapılı ve koloniyal yaşayan haşlamlılar (günümüz deniz teleklerine / Pennatulacea) benzeyen gibi bazı organizmalar her ikisinde de bulunurlar (Conway Morris 1986b).

Biri hariç, günümüz hayvan şubelerinin tümü Burgess şisti yataklarında bulunmaktadır.

Ayrıca, Burgess şisti ve Chengjiang faunaları bilinenlerden oldukça farklı vücut planlarına sahip organizmalar bulundurmaktadırlar ki, bunları bilinen herhangi bir şubeye dahil etmek mümkün olamamıştır. Taksonomistler bu hayvanları "problematica" olarak adlandırılan derleme bir grupta toplamışlardır (Şekil 15.9). Eğer bu organizmaları bugün uyguladığımız kriterlere göre sınıflandıracak olsaydık, en azından bazılarını tek tür ile temsil edilen şubeler olarak tanımlayabilirdik (Conway Morris 1989; Briggs vd. 1992). Ancak, şimdilerde öyle görülüyor ki, aslında bu



Şekil 15.8 Burgess şisti faunası Burges şisti ve Chengjiang faunaları sadece eklembacaklı ve diğer sert kabuklu hayvanlar çeşitliliği ile değil, aynı zamanda bulundurduğu yumuşak vücutlu canlı çeşitliliği ile de olağanüstüdür. Aynı döneme ait başka lokalitelerde sadece kabuklu organizmalar fosilleşmiştir. Oysa kabuklu organizmalar, Burges şisti ve Chengjiang fosil yataklarında bulunan çeşitliliğin sadece %20'sini temsil etmektedir. Bu yataklarda tam segmentleri, başları ve üyeleri olan hayvanların bulunduğuna dikkat ediniz. (Fotoğraflar Chip Clark'dan)



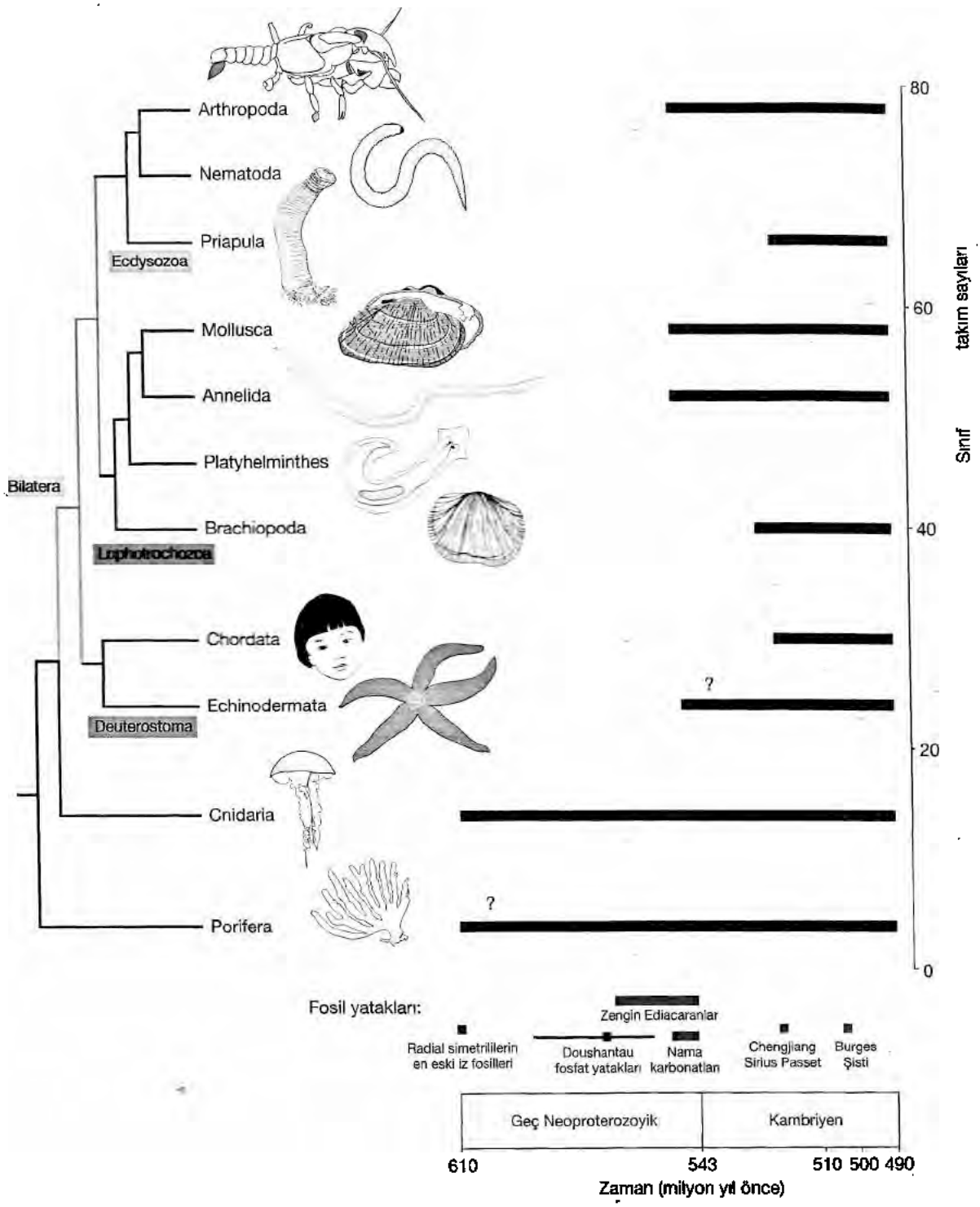
Şekil 15.9 Problematica? Burgess şisti faunasının %60 kadarı bilinenlerden o kadar çok farklıdır ki, günümüz bilinen hayvan şubelerine dahil edilememişlerdir (Conway Morris 1989). Bu problemli formların birçoğu, daha güvenilir olarak günümüz şubeleri veya Fanerozoyik fosilleri ile gruplanabilmektedir. (a) *Opabinia* eklembacaklılara akrabadır (ya da bu şubeye dahil olabilir); (b) *Wiwaxia* büyük olasılıkla bir deniz solucanıdır (Fotoğraflar A. J. Copley/Visuals Unlimited'dan)

problemli grupların bir çoğu halen canlı temsilcileri olan şubelere dahil veya çok yakın akrabadırlar. Örneğin, *Opabinia regalis* (Şekil 15.9a) düzenli olarak tekrarlanmış lateral plakaları, beş adet dorsal gözü ve ön uçta hortum şeklinde burnu olan, uzun yapılı ilk fosillerden biri olarak tanımlanmıştır. Bu tanımlama, sınıflandırma bakımından *Opabina*'yı günümüzde canlı temsilcileri olan şubelerin dışında bırakmıştır. Çok yakın zamanda tanımlanmış örneklerden biri, görünüşte uçta pençeleri olan üyelere sahiptir (Budd 1996). Bu yeni tanım, *Opabinia*'nın aslında Arthropoda'ya dahil ya da yakın akraba olduğunu göstermektedir (Conway Morris 1998b). Aynı şekilde, *Wiwaxia corrugata* (Şekil 15.9b) taksonuna, ilk önce diken ve plakaları olan problemli bir fosil olarak, şube statüsü verilmişti. Ancak, bu hayvan kesinlikle bir poliket solucan (Butterfield 1990) veya halkalı solucanları veren atasal formun bir üyesidir (Conway Morris 1998b). Kısaca, Kambriyen'de yaşamış şube sayısı, muhtemelen geç Fanerozoyik'tekinden çok fazla değildi (Briggs vd. 1992). Yine de, Kambriyen patlamasında bazı sıra dışı ve kaçınılmaz şeyler oldu: Fosil kayıtlarda ana hayvan soy hatlarının ilk temsilcileri aynı zamanda ve dünyanın coğrafik olarak uzak kısımlarında (Edicaran faunasından daha eski belirgin bir iz olmamasına rağmen) ani olarak ortaya çıktı. Ne oldu ve bu olağanüstü olay nasıl açıklanabilir?

Kambriyen Patlaması Gerçekten Bir Patlama Mıydı?

Şekil 15.10, yaşayan temsilcileri olan hayvan şubelerinin DNA dizin verilerine dayandırılan bir filogenisini göstermektedir. Ağacın sağındaki mavi barlar, Ediacara ve Burgess şisti fosil yataklarında ortaya çıkan soy hatlarını göstermektedir. Şimdi soruyoruz: Bu ağaçtaki dallanma olayları ne zaman meydana geldi? Bunların tümü, günümüzden önceki 565-525 milyon yıl arasındaki zaman diliminde mi gerçekleşti?

Evrim çalışan biyologlar bu soruları cevaplamak için, hayvan filogeni ağacında oluşan ilk dallanmaların ne zaman meydana geldiğini hesaplamak amacıyla "moleküler saati" kullandılar. Bölüm 13'te anlatıldığı gibi, dallanma olaylarının sırasını ortaya koymanın yanında, DNA veya protein dizinleri bu dallanmaların ne zaman olduğunu tahmin etmede de kullanılabilir. Örneğin, Bruce Runnegar (1982) omurgalı ve birçok omurgasız şube arasındaki genetik farklılığı hesaplamak için, bunların hemoglobinlerinin aminoasit dizinindeki farklılıkları kullandı. Runnegar, fosil yaşları bilinen omurgalılar arasındaki genetik farklılaşmayı ölçüt alarak, hemoglobin genlerinde görülen genetik uzaklığı farklılaşma (buna göre kalibre ederek) süresine dönüştürdü. Runnegar, Şekil 15.10'daki ilk dalın yaklaşık 900 milyon yıl kadar önce (yani Kambriyen patlamasından çok önce) ortaya çıktığı sonucuna vardı. Greg Wray, Jeff Levinton ve Leo Shapiro (1996) benzer bir sonuca vardılar. Farklı bir veri seti kullanarak sırtlılı (Chordata) ve derisidikenlilerin (Echinodermata) birbir-

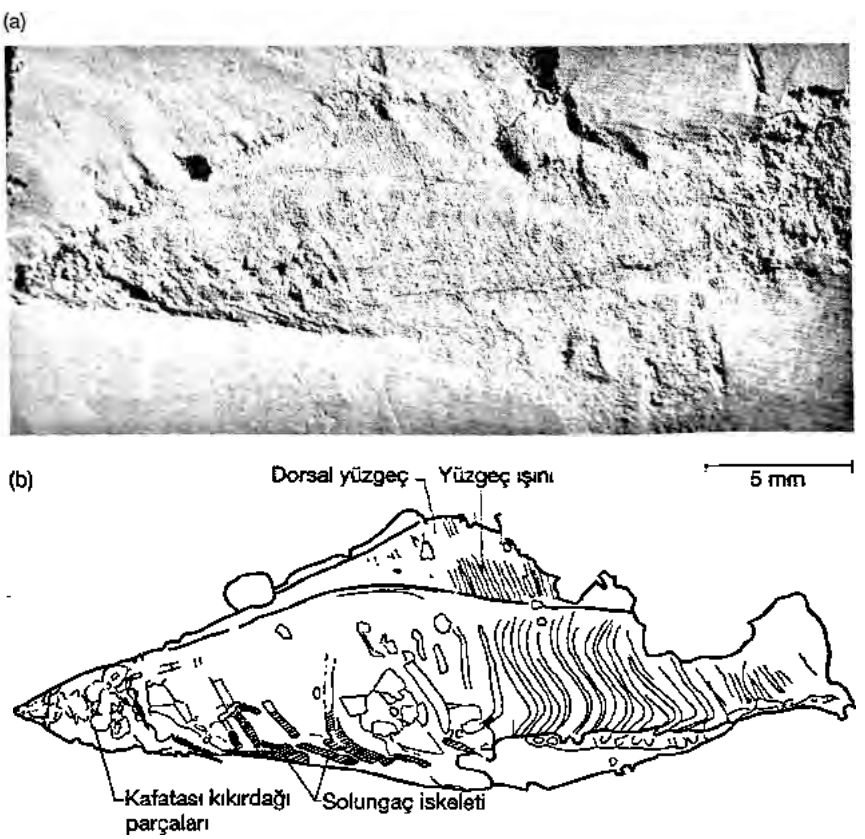


Şekil 15.10 Kambriyen patlaması: taksonlar, fosiller ve soy hatları Soldaki filogenetik ağaç, ilkin fosil faunalarda görülen bazı ana taksonlar arasındaki akrabalıkları göstermektedir. Filogeni bu şubelerin yaşayan bazı üyelerinden edinilen moleküler verilere dayandırılmıştır (Aguinaldo vd. 1997; de Rosa vd. 1999). Ağacın sağındaki mavi barlar, kırmızı barlarla tanımlanan fosil faunalarda temsil edilen şubeleri göstermektedir. (Mavi barların üstündeki soru işareti, o grubun belirli bir döneme ait fosil faunadaki varlığının tartışmalı olduğuna işaret etmektedir). Sarı ve açıkkahverengi histogramlar, zaman içinde var olmuş toplam sınıf ve takım sayısını göstermektedir. A. Knoll ve S. Carroll, 1999, *Science* 284: 2129-2137'dan izin alınarak basılmıştır. Copyrigth © 1999, American Association for the Advancement of Science.

lerinden yaklaşık 1000 milyon yıl kadar önce ayrıldıklarını, Protostomia ve Deutrostomia'nın ise birbirlerinden 1200 milyon yıl kadar önce ayrıldıklarını hesapladılar. Bu çalışmada daha fazla gen ve daha fazla takson, ve kalibrasyon (ayarlama) için Runnegar ile aynı omurgalı fosilleri kullanılmıştır. Bu analizlerin her ikisinde de, bilateral simetrili organizmaların tam ayrılma zamanları ile ilgili bazı tereddütler belirtilmiştir. Fakat, bu grupların birbirlerinden ayrılmalarının, fosil kayıtlarda ilk görülmelerinden yüzmilyonlarca yıl önce olduğu sonucuna varılmıştır.

Bu çıkarsamalar bir tartışma fırtınası yaratmıştır. Çünkü böylesi erken ayrılma tarihleri, hayvan evriminin fosil kayıtlarda keşfedilememiş uzun süreli bir tarihine işaret etmektedir. Eğer tarihler doğru ise, bilateral simetrili hayvan fosillerinin eski Proterozoyik kayaçlarda er-geç bulunmaları gerekir. Son zamanlarda böylesi birkaç hayvan, çoğunlukla Çin'deki fosil yataklarından, gün ışığına çıkartılmış ve iki ilginç örneği burada tartışacağız.

Saptanan en erken sırtipliler, Burgess şisti hayvanlarından *Pikaia gracilens*'e benzerdirler. Bu hayvan, segmental gövde kaslarına ve sırtipine (notokord) sahipti. Sırtiplilerin (Chordata) ana grubu olan ve sırtipinin yerini omurganın aldığı omurgalıların (Vertebrata) çok daha sonra evrimleştiği düşünülmektedir. Fakat, D.-G. Shu ve arkadaşları (1999), yakın zamanda Chengjiang faunasına ait ve yaklaşık 530 milyon yıl yaşında iki çenesiz balık türü tanımladılar (Şekil 15.11). Bu keşif heyecan vericidir. Çünkü, omurgalıların daha uzun süreli bir fosil tarihinin bulunması, sırtiplilerin yaşının şimdiki fosil kayıtların gösterdiğinden çok daha fazla olduğuna işaret etmektedir (Janvier 1999; Zimmer 1999). Bu bulgu, sırtipli soy hatları arasında meydana gelen farklılaşmanın daha uzun süreli ve keşif edilmemiş bir Prekambriyen döneminin var olduğu görüşü ile uyumludur.



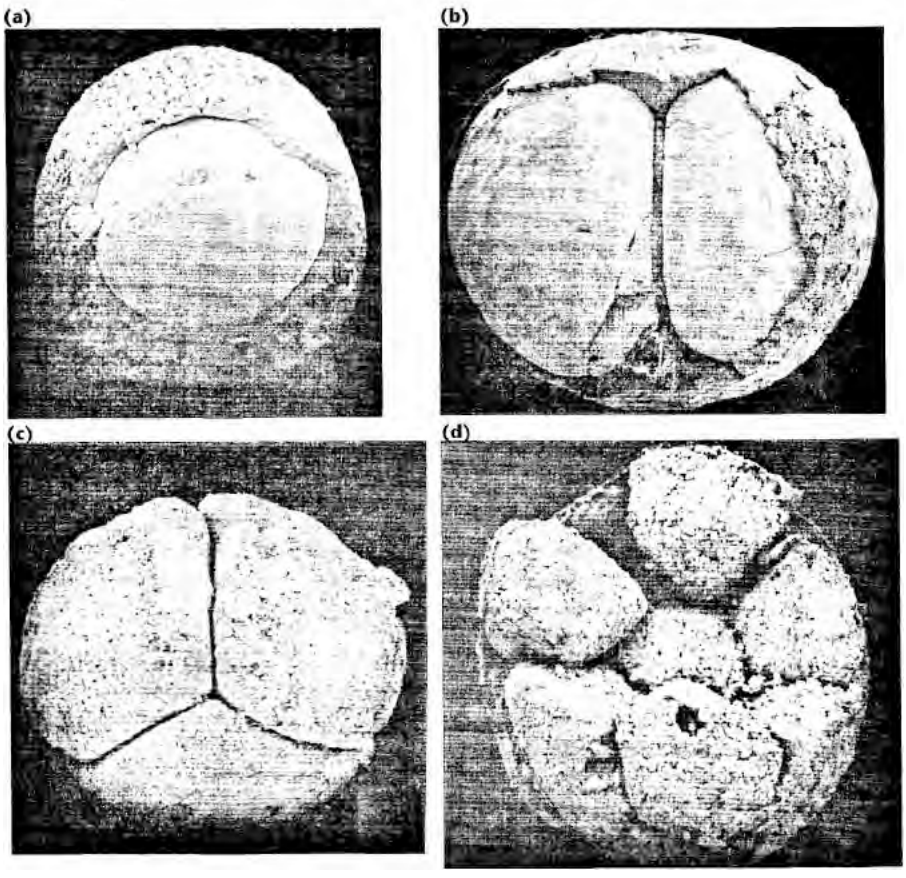
Şekil 15.11 Bir alt Kambriyen omurgalısı: *Haikouichthys ercaicunensis*
(a)'daki resim fosilin tam fotoğrafını göstermektedir. (D. G. Shu, Çin Halk Cumhuriyeti) Altta çizilen açıklayıcı şekil (b), kıkırdak kafatası, solungaç iskelet ve yüzgeç ışınları gibi belirgin omurgalı karakterlerini göstermektedir. Shu vd. (1999)'den. *Nature* 402: 42-46, 1999, Macmillan Magazines Ltd.'nin izni ile basılmıştır.

Hayvan gruplarının çeşitlenmesi, embriyonik gelişimlerinde büyük değişiklikler içerdiğinden, fosil embriyo ve larvaların bulunması ana soy hatlarının ne zaman ve hangi sıra ile birbirinden ayrıldıkları ile ilgili düşüncemizi geliştirecektir. Şaşırtıcıdır ki, Kambriyen ve Prekambriyen dönemine ait bazı embriyolar keşif edilmeye başlanmıştır. Bunlar Proterozoyik üstzamanına ait, Çin'deki Doushantuo formasyonunda bulunmuştur ve burada, fosfat minarelleri yumuşak dokuların organik maddesi ile yer değiştirerek, detaylı anatomileri dahi görülebilecek şekilde hayvanların fosilleşmesine neden olmuştur. Bir araştırma grubu (Li vd. 1998) günümüz süngerlerindekine benzer larvaları olan, çok iyi korunmuş bir sünger örneği tanımlamıştır. Başka bir grup (Xiao vd. 1998), segmentasyon evresinde bir embriyo olarak tanımladıkları mikrofosiller bulmuşlardır. Şekil 15.12'de görüldüğü gibi, örnekler yarım milimetre çapındadırlar ve bölünmekte olan bir embriyonun (muhtemelen bir eklembacaklı embriyosu) blastomerleri olarak yorumladıkları iki, dört, sekiz veya daha fazla yuvarlak kısımdan oluşmaktadırlar (Bengston 1998). Xiao vd. (1998) kendi fosil bulguları ile ilgili daha temkinli yorumlar yaptılar ve bazı araştırmacılar (Conway Morris 1998a) bunların gerçekten hayvan embriyoları olup olmadıkları konusunda tereddütlere sahiptiler. Fakat, Xiao vd. (1998: 557)'lerine göre "Doushantuo fosilleri, büyük olasılıkla bilateral hayvanlara aittir ve bu fosiller zengin Ediacaran canlılarının oluşumundan önceki bilateral hayvanların kladogenezini (evrimsel çeşitlenme modelini) ortaya koyabilirler".

Öngörüldüğü gibi paleontologlar, Prekambriyen dönemine ait yataklarda bilateral simetrililere ait fosilleri bulmaya başladılar.

Bu Yeni Fosil Bulguların Verdiği Genel Mesaj Nedir?

Kambriyen hayvan patlaması, yani kladların Kambriyen'de hızla farklılaşmasını, harfi harfine hatırlayalım. Öyle görülüyor ki, kladların Proterozoyik'teki uzun bir dönemde çeşitlendiğini öneren moleküler saat ile Kambriyen patlaması arasında bir uyumsuzluk vardır. Yeni fosil keşiflerine dayanarak, Andrew Simith (1999), günü-



Şekil 15.12 Prekambriyen embriyoları mı? Doushantuo formasyonunda bulunan bu mikrofosiller, Proterozoyik dönemine ait, bilateral simetrili bir hayvanın (muhtemelen bir eklembacaklı veya bir yassı solucan) zigotu (a) ve bölünme evresindeki embriyoları (b-d) olabilir. Yumurtanın ve birden fazla blastomeri içeren embriyoların bir örtü ile sarıldığı ve blastomerlerin şekil ve yerleşim bakımından bazı günümüz eklembacaklı ve yassı solucan embriyolarındaki gibi yerleştiklerine dikkat ediniz. Ölçek 200 mm (a,d), 150 mm (b) ve 240 mm (c) dir. Xiao vd. (1998)'den. (Fotoğraflar Shuhia Xiao, Harvard University).

müz bilateral simetrili gruplara köken teşkil eden dalların, Proterozoyik'e uzanan bir süreçte bir birlerinden ayrıldıklarını, fakat günümüz bilateral simetrili şubelerini karakterize eden morfolojik özelliklerin erken Kambriyen'de, evrimsel yenilik patlaması şeklinde ortaya çıktığını savunmuştur. Simith'in görüşüne göre, soy hatlarının kademeli farklılaşması ile Kambriyen'deki büyük ve kompleks formların ortaya çıkışı arasında kalan sürede, bu grupların bir çoğu küçük, larva benzeri ve fosil bırakmamış formlar olarak var olmuş olmalıdırlar.

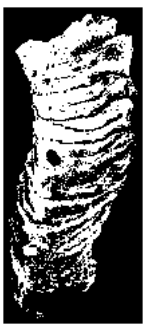
Bu bakış açısına göre, Kambriyen patlaması bir soy hatları patlamasından ziyade hayvan morfolojilerinde ortaya çıkan bir patlamadır. Bu hipotezin tek zorluğu, bu kısa sürede bu kadar fazla soy hattının vücut yapı ve büyüklüklerinde neden bu kadar dramatik bir değişim geçirdiklerini açıklayamamasıdır. Kambriyen patlaması ile ilgili tartışmamızı, meydana gelmiş olan hızlı morfolojik değişimin gerisindeki bazı mekanizmaları inceleyerek bitireceğiz.

Kambriyen Patlamasına Ne Neden Olmuştur?

Kambriyen sırasında meydana gelen patlama, gerçekte soy hatlarının çeşitlenmesindeki patlama değil, ancak morfoloji ve yaşam tarzında meydana gelen patlamadır.

Her ne kadar evrimleşmiş olan vücut planı, hücre tipi ve gelişim modelleri çeşitliliğine yoğunlaştıysak da, Kambriyen patlaması aynı zamanda bir ekolojik patlamadır. Bu noktayı kavramak, olayların neden meydana geldiğini anlamada anahtar bir role sahiptir. Ediacara hayvanlarının çoğu ya sesil yaşayan ve süzücü beslenen hayvanlar ya da su hareketine bağlı olarak hareket eden ve planktonik organizmalarla beslenen avcı hayvanlardı. Fakat, Burgess şisti faunası bentik ve pelajik avcılar, süzücü beslenenler, bitki tüketicileri, atıklarla beslenen çöpçüler ve oyuk açan, yürüyen, su hareketine bağlı olarak hareket eden, bir yere yapışan ve yüzen detritivorlar (atık yiyiciler) gibi geniş bir hayvan çeşitliliğini kapsamaktadır. Kambriyen patlaması sığ denizel habitatlarda bulunan bu nişleri doldurmuştur. Keza, Kambriyen patlaması açık bir şekilde, en azından kısmen, daha önce hiç görülmemiş yeni hareket modelleri ile güçlendirilmiştir. Hangi olaylar veya olgular bu morfolojik ve ekolojik çeşitlenmeyi tetiklemiştir?

Proterozoyik'te fotosentetik algların artışına bağlı olarak, deniz suyunda oksijen artışının çok hücreliliğin kökenindeki bir anahtar husus olduğu açıktır (Valentine 1994). Artan oksijen edinilebilirliği, daha büyük vücudu ve daha yüksek metabolik hızı olası kılmıştır. Büyük vücutluluk, dokuların evrimi için bir ön koşuldur ve yüksek metabolik hız güçlü hareket için gereklidir. Bu özelliklerin her ikisi Ediacara faunasında kayıt edilmiştir.



Şekil 15.13 İlk dış iskeletlerde avcılarca açılmış delikler için kanıt Burada gösterilen, üzerinde avcılarca açılmış bir deliğin olduğu *Cloudina*'ya ait fosilleşmiş bir iskelettir. (Stefan Bengston. *Science*'ın izni ile basılmıştır. © American Association for the Advancement of Science).

Çeşitlenmenin diğer değerli bir işareti olan sert yapılar, geç Prekambriyen fosillerinde bulunmuştur. Kabuk neden evrimleşti? Stefan Bengtson ve Yue Zhao (1992), fosil kayıtlarda var olan ilk mineralleşmiş dış iskeletleri analiz ederek bu soruya cevap aramışlardır. Bu yapılar, bol bulunan ve 1-2 cm uzunluğunda olan *Cloudina hartmannae* adlı bir türde bulunmuştur. Bengston ve Zhao, Çin'in Shaanxi ilindeki kazılarda buldukları 524 *Cloudina* tüpünü incelediler ve bunların 17'sinde çapları 40 ile 400 µm arasında değişen bariz yuvarlak delikler buldular (Şekil 15.13). Bu deliklerin bazıları sadece tüpün dış tabakasında bulunurken, bazıları tüpü enine boydan boya uzanmaktadır. Bengston ve Zhao, bu deliklerin avcılarca oluşturulduğunu ileri sürdüler. Örneğin, deliklerin büyüklüğü ile deliğin olduğu bölgedeki tüp genişliği arasında pozitif bir ilişki vardır. Bu durum avcıların tüpleri büyüklüklerine göre seçtiklerine ve büyük avcıların büyük tüpleri tercih ettiğine işaret etmektedir. Bu çalışma önemli bir hipotezi desteklemektedir: avlanma, mineralleşmiş kabuklar lehine bir seçilim baskısı oluşturmaktadır. Avcılarca oluşturulan doğal seçilim geç Fanerozoyik boyunca önemli bir olgu olmuştur.

Diğer ekolojik etkileşimler, erken Kambriyen'deki evrimleri sırasında, iri ve kompleks vücutlu hayvanların lehlerine işleyen seçilim süreçlerinde birer faktör

olarak etkili olmuş olabilirler. Bu ekolojik etkileşimler, yeni beslenme tarz ve anatomileri lehine işleyen bir seçilime neden olan yeni besin tiplerinin ortaya çıkışı (fitoplankton gruplarının çeşitlenmesi gibi) veya yüzmeye olanak sağlayan yapı ve davranış gibi durumları kapsıyor olabilir (Conway Morris 1995). Bu süreçte 'geri beslenim' mekanizmasının işlediğini düşünmek zor değildir. Örneğin, iri ve süzerek beslenen Kambriyen hayvanlarının su sütununda varolmaya başlaması, su sütununda yüzen bu yeni plankton yiyiciler üzerinden beslenecek yeni bir avcı için yeni bir niş yaratmış olacaktır.

Avlanma baskısı vücut büyüklüğünde artış, yeni hareket tiplerinin oluşumu ve mineralleşmiş iskeletler lehine işlemiş olabilir. Fakat seçilim baskısına cevap, ancak genetik çeşitlilik varlığında oluşacaktır. Yukarıda değindiğimiz çok büyük miktarlardaki morfolojik evrim genomda bilgi miktarı artışı gerektirir. Özellikle, embriyonik gelişimi kontrol eden genlerde önemli değişiklikler olmuş olmalıdır. Evrimsel gelişim biyolojisi başlı başına bir çalışma alanı olmuştur ve bu konuyu Bölüm 14'te detaylı olarak ele alacağız.

15.3 Makro-evrimsel Modeller

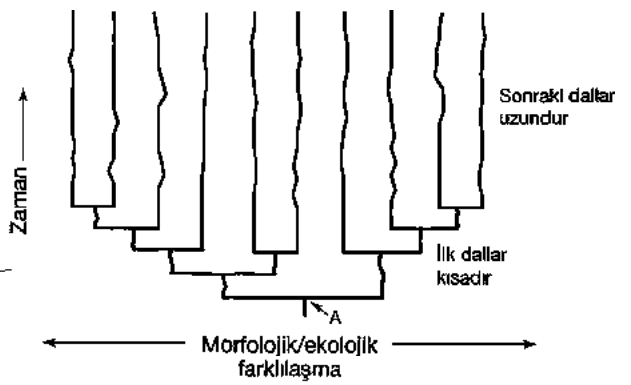
Büyük evrimsel yenilikleri anlamak oldukça önemlidir. Bu nedenle, Bölüm 14 ve bu bölümün büyük bir kısmını DNA sentezinin kökeni, endosimbiyosis ve çok hücrelilik konularına ayırdık. Fakat evrimin "büyük sıçramalarının" ortaya konması tarihsel biyoloji dosyalarının sadece bir kısmıdır. Fosil kayıtlardaki genel modellerin araştırılması eş öneme sahip bir araştırma programıdır. Mutasyonlar, doğal seçilim, sürüklenme ve gen akışı ile oluşturulan mikro-evrimsel süreçler çok büyük bir canlı çeşitliliği oluşturmuştur. Bu biyotaların kompozisyonu oldukça uzun bir zaman dilimi içerisinde radikal bir biçimde değişime uğramıştır. Tüm bu varyasyonlardan ne gibi sonuçlar çıkartılabilir?

Makro-evrimsel modellerle ilgili literatür son derece fazladır. Bu yüzden burada, sadece sonuçları önemli olan birkaçına değinebileceğiz. Önceki bölümlerde kısaca değindiğimiz bir modeli, morfolojik yenilik veya ekolojik fırsatlara tepki şeklinde ortaya çıkan hızlı tür çeşitlenmesini özetleyerek işe başlayacağız.

Uyumsal Açılımlar

Bir atasal türden, çok çeşitli ekolojik nişleri işgal eden çok sayıda türev tür meydana gelirse bir **uyumsal açılım** meydana gelir (Şekil 15.4). Daha önceki bölümlerde böylesi iki örneği, Galapagos ispinozları ve Hawaii meyve sineklerini (*Drosophila*) vermiştik.

Hangi faktörler uyumsal açılımı tetikler? Neden sadece belirli bazı soy hatları yaygın ve hızlı bir şekilde çeşitlenir? Bu sorulara verilecek cevaplar zamana ve klada göre değişir.



Şekil 15.14 Uyumsal açılım Bu diyagram bir hipotetik uyumsal açılım ile oluşturulan dallanma modelini göstermektedir. Dikey eksen zamanı, yatay eksen morfolojik ve ekolojik farklılaşmayı göstermektedir. Başlangıç açılımının, belirgin olarak farklı formlara sahip hatları verecek şekilde hızlı olduğuna dikkat ediniz. Uyumsal açılım geçirmiş olan soy hatlarının filogenetik ağaçları hazırlandığından, ağaç üzerindeki ilk dallar sıklıkla çok kısa ve sonraki dallar çok daha uzun çıkacaktır. Bu durum "çalımsı" veya "sapsız bir bitki" gövdesi gibi bir modeli yansıtır. Uyumsal açılımı tetikleyen olaylar A düğümünde meydana gelmiştir.

Ekolojik fırsatlar, gözden geçirdiğimiz birçok örnekte anahtar bir faktör niteliğindeydi. Hawaii *Drosophila*'ları ve Galapagos ispinozlarının ataları az sayıda rekabetçisi ve kullanılacak besin kaynakları oldukça çeşitli olan bir habitatı kolonize ettiler. Bu durumlar hızlı çeşitlenme ve türleşme için uygun koşullar yarattı. Ancak, böylesi belirli populasyonların neden bir göl veya adayı işgal ettikleri büyük bir oranda rastlantı meselesiydi. Bu bölümün son yarısında, Kretase döneminin sonunda oluşan kitlesel bir yokoluşun sonuçlarını inceleyeceğiz. Memeliler, dinazorların yokoluşundan sonra hızla çeşitlenmişlerdir. Memelilerin neden bu kadar hızlı çeşitlendiği ile ilgili önde gelen hipotez, bunların daha iyi uyum yeteneğine sahip olmuş oldukları için değil, rekabetçileri olmadığı için çeşitlendiğini savunur.

Bunun aksine, birçok uyumsal açılım morfolojik yeniliklerle birliktedir. Eklembacaklıların çeşitlenmesi en mükemmel örneklerden biridir. Değişik ekolojik nişlerin böcekler, kabuklular ve örümcekler tarafından işgal edilmesi olağanüstüdür ve bu durum eklemli üyelerin modifikasyonu ve daha incelikli yapılara dönüşmesi ile yakından ilişkilidir.

Karasal bitkiler içerisinde uyumsal açılımlar, farklı taksonomik düzeylerde defalarca meydana gelmiştir. Bu uyumsal açılımlardan en dikkate değer ikisi, Kambriyen patlaması sırasındaki hayvanların çeşitliliğine benzeyen eşsiz olaylardı. Bunların ilki, yaklaşık 400 milyon yıl önce, erken Devoniyen'de sucul bir atadan karasal bitkilerin çeşitlenmesiydi. Bu periyotta, ilkin karasal bitkilerin günümüz temsilcilerini karakterize eden, hem morfolojik özellikleri (yaprak ve iletim dokuları gibi) hem de yaşam öyküleri (gametofitik ve sporofitik nesil değişimi) evrimleşmiştir (Niklas vd. 1983; Bateman vd. 1998). İkincisi, yaklaşık 100 milyon yıl kadar önce, çiçekli bitkilerin veya kapalı tohumluların Kretase patlamasıdır. Kapalı tohumlar ve yakın akrabaları (açık tohumlular ve gnetales) ile ilgili yeni yapılmış filogeniler şaşırtıcı bir sonuç ortaya koymuştur: Yeni Kaledonya adasında bulunan ve az bilinen bir çalı olan *Amborella* (Şekil 15.15) diğer tüm çiçekli bitkilere kardeş gruptur (Qiu vd. 1999; Soltis vd. 1999). *Amborella*'yı kapalı tohumlu atasının direkt temsilcisi olarak tanımlamak atanın neye benzediğini ve biraz daha ileriye giderek bu atanın hangi özelliklerinin çiçekli bitkilerin ilkin evrimsel başarılarına katkıda bulunduğunu anlamak için önemli bir ipucu verir (Brown 1999).

Uyumsal açılımlar, yeni habitatların işgal edilmesinden çiçek gibi yeni yapıların evrimleşmesine kadar, birçok farklı faktör tarafından tetiklenmiştir.

Durağanlık (Stasis)

Belki canlılık tarihinde en göze çarpan model, yeni morfolojik türlerin fosil kayıtlarda ani olarak ortaya çıkışı ve sonra bunların belirgin değişimler göstermeden milyonlarca yıl varlıklarını sürdürmeleridir. Çoğu durumlarda, evrimsel yenilikler yeni türlerle aynı zamanda ortaya çıkmış gibidir. Sonuç olarak, morfolojik evrim

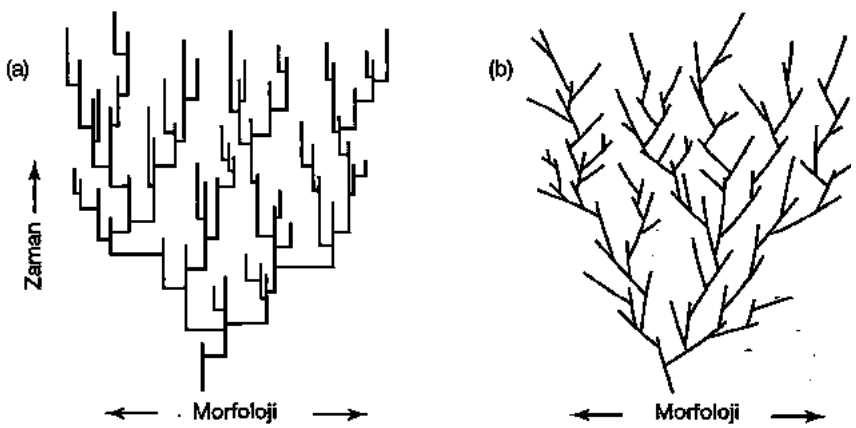


Şekil 15.15 Çiçeklerin atası gibi? Tropik çalı *Amborella*, tüm günümüz çiçekli bitkilerinin kardeş grubudur. Diğer bitkilerle karşılaştırıldığında, atasal formdan itibaren çok az evrimsel farklılaşma geçirmiş ise, *Amborella* atasal kapalı tohumlunun doğası ve Kretase peryodunda kapalı tohumluların uyumsal açılımına yol açan koşullara ilişkin işaretler taşıyabilir. (Sandra Floyd, University of Colorado)

arada bir, jeolojik süreçte, ani şekilde ortaya çıkan türleşme olayları ile sona eren uzun durağanlık (stasis) periyotları içeriyor gibidir. Tabi ki, geçiş formlarının kademeli değişimleri de görülür, ancak bunlar göreli olarak daha nadirdir.

Darwin (1859) bu tür durumların çok iyi farkındaydı ve kendi teorisi için problem olarak görüyordu. Görüşleri, yeni formların ani bir şekilde ortaya çıktığını öngören 'Ayrı Yaratılış Teorisine' karşıt olarak sunulduğundan, Darwin evriminin doğal seçilimle tedricen meydana geldiğini tekrar tekrar vurguluyordu. Darwin, yeni taksonların ani olarak ortaya çıkışını fosil kayıtlarının eksikliğine bağlıyordu ve örnek sayısı arttıkça fosil formlarda görülen gediklerin (durağanlık tarafından neden olunan ve ani sıçramalarla sonlandırılan) kademeli geçişi gösteren ara morfolojik türlerle doldurulacağını tahmin ediyordu. Darwin'den sonraki bir asırda, çoğu paleolontologlar onun izinde oldular.

Niles Eldredge ve Stephan Jay Gould 1972'de, durağanlığın bir gerçek olduğunu ve yeni formların ani olarak ortaya çıkışının normal türleşme süreçlerinin bir sonucu olduğu çıkarsamasını kabul eden etkileyici bir makale yayınladılar. Eldredge ve Gould, varsayımlarını sonlu denge (punctuated equilibrium) olarak adlandırdılar. Teorinin sonraki versiyonları şiddetli bir şekilde eleştirildi. Çünkü, türleşme olaylarını yönlendiren diğer evrimsel süreçler karşısında, doğal seçilimin önemine ilişkin bazı çelişkili iddialarda bulunuyorlardı. Teori ve ima ettikleri yirmi yıl sıcak bir şekilde tartışıldı. Ancak, taraftarların ve eleştirenlerin her ikisi de aralarındaki uyuşmazlığın, özünde milyonlarca yıllık bir jeolojik zaman cetveli (formlarda ani değişikliklerin gözlenebileceği bir süredir; Şekil 15.16) ile yıllar veya on yıllarla ölçülen bir zaman dilimindeki (kademeli değişimlerin ve doğal seçilimin önemli olacağı bir zaman dilimi) türleşme modellerinin ve morfolojik değişimlerin yorumu arasındaki faklılıklardan kaynaklandığı konusunda uyuşuyor gibi görünmektedirler (bkz. Eldredge ve Gould 1972; Lande 1980; Gould 1982; Barton ve Charlesworth 1984; Gould ve Eldredge 1993; Eldredge vd. 1997).



Şekil 15.16 Morfolojik değişim modelleri: durağanlık ve kademeli değişim
Zamana karşı morfolojik değişim grafiklendiğinde, birçok ara ve karışık model olmakla birlikte, iki olası uç model ortaya çıkar. Diyagram (a) sonlu denge denen uç modeli göstermektedir: morfoloji tür (veya soy hatları) içinde durağandır ve morfolojik değişimler türleşme olaylarının (dallanmaların) oluştuğu zamanlarda meydana gelir. Diyagram (b) diğer uç model olan filetik kademeli değişimi göstermektedir: tüm morfolojik değişimler düzenli ve kademeli olarak meydana gelir. Eldredge ve Gould (1972) türlerin tarihini durağanlığın belirlediğini savunurken; Darwin (1859, bkz. eserindeki Şekil 1) kademeli modelin belirlediğini söylemiştir.

Durağanlığın Gösterilmesi

Bu büyük tartışmanın yararlarından biri, durağanlığın gerçek olup olmadığı sorusunu sorma yönünde birçok paleolontoluğun dürtülenmesiydi: Veriler, türleşme olayları sırasında oluşan morfolojik değişimlerle sonlanan durağanlığın, türlerin zaman içindeki öyküsünün temel özelliği olduğu iddiasını desteklemekte midir?

Bu hipotezle ilgili bazı testlere bakmadan önce, birçok noktayı açıklığa kavuşturmamız gerekir. Dikkate alınacak ilk şey gözlem zamanı ve cetvelidir. Biyologlar ve paleontologlar zamandan söz ettiklerinde geçmiş hakkında konuşurlar. Fosil kayıtlar araştırmacılara, nadiren bir milyon yıldan daha kısa bir zaman diliminde meydana gelen olayları çözme şansı verir.

Paleontologların her zaman yaptıkları gibi, bir araştırmacı bir soy hattının 10 veya 20 milyon yıllık öyküsü üzerinde çalıştığında iki yüzbin yıl önemsiz bir süreçtir. Sonuçta, paleontologlar türleşmenin jeolojik süreçte "ani olarak" oluştuğunu söylerler (bkz. Gould 1982). Fakat, mevcut bir populasyon üzerinde işleyen seçilimi hesaplayan bir biyoloğa göre, uzun süreli bir çalışma on yıl veya daha az bir sürede yapılabilir. Bu bakış açısı ile, yüzbin yıllık bir süre ani değil, çok uzun bir süredir. Fosil kayıtlarda, durağanlığı kademeli değişimden ayırt etmede, zaman cetvelini ne kadar iyi tanımlarsak o kadar sağlıklı sonuçlara varırız.

Netleştirilecek ikinci husus, modelleri test etme kurallarını tanımlamaktır. Amacımız türleşen bir kladda (monofletik bir grupta) morfolojik değişimleri izlemek ve (1) değişimlerin türleşme olayları ile birlikte mi yoksa bunlardan bağımsız olarak mı oluştuğunu ve (2) hızlı değişimleri, bir durağanlığın mı izlediği yoksa sürekli mi olduğunu saptamaktır. Teorinin eleştirileri öne çıkartıldığında, kademeli değişim ve durağanlığı karşılaştırılan katı sınamalar tahmin edilenden daha zordur. Bu zorluk, dikkatli olunmadığında sonlu denge teorisinin gereksiz tekrarlanmaya dönüşebilmesinden kaynaklanır. Fosil türleri morfoloji temelinde tanımlarız. Dolayısıyla, türleşme ile morfolojik değişim arasında güçlü bir korelasyonunun bulunması önemsiz olabilir. Kısır döngüden kurtulmak için, kabul edilebilir bir sınama:

- Kladın filogenisi biliniyor ise, hangi türün atasal ve hangilerinin türev türler olduğunun belirlenmesini,
- Atasal türün, fosil kayıtlarda yeni türlerle birlikte görülecek kadar uzun yaşayıp yaşamadığının bilinmesini gerektirir.

İkinci kriter kritiktir. Çünkü, yeni morfolojik türün gerçekten atasal populasyonun bölünmesi (iki veya daha fazla tür oluşturacak şekilde) ile oluşan yeni bir tür mü yoksa türleşme olayı olmaksızın, atasal formdaki hızlı bir evrimleşme sonucu ortaya çıkmış farklı bir populasyon mu olduğunu bilmek imkansızdır. Bu ikinci olasılık **filetik transformasyon** veya **anagenesis** olarak adlandırılır.

Bunlar, özellikle diğer pratik zorluklar işe karıştığında talep edilen kriterlerdir. Olası problemler fosil kayıtlardaki kriptik türlerin yanlış tanımlanması, tür düzeyindeki değişimlerin analiz edilmesinin gerekliliği, daha kısa zaman aralıkları ile fosillerin örneklenmesinin gerekliliği ve türiçi coğrafik varyasyonları gerçekten farklı olan morfolojik türlerden ayırt etmek için çok sayıda lokalitenin örneklenmesi gerekliliği hususlarından kaynaklanabilir.

Yosunhayvancıklarda (Bryozoa) Durağanlık ve Türleşme

Yukarıda sayılan sıkı gereklilikleri karşılayan ve dünyanın her yerinde bulunabilen oldukça az fosil serisi vardır. Bunlardan biri, bir denizel omurgasız hayvan şubesi olan Bryozoa'ya ait geç Sönozoyik fosil serisidir. Bölüm 12'de, Jeremy Jackson ve Alan Cheetham'ın (1990, 1994) kelistom (Chelistomata) yosunhayvancıklar denen

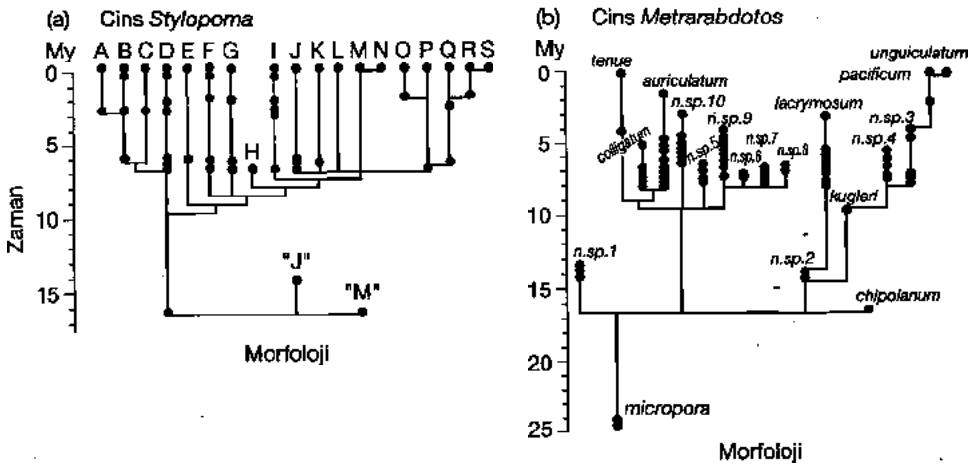
bir grup üzerindeki deneysel çalışmalarını vermiştik. Bu iki araştırmacının araştırmaları, fosil morfolojik türleri ayırt etmede kullanılan kriterlerin, günümüzde yaşayan genetik olarak farklı türler için de işlediğini göstermiştir. Bu hayvan şubesi iki nedenden dolayı durağanlık düşüncesini test etmek için uygun bir gruptur: İlki, tür tayinlerinin net olarak yapılabildiği konusunda eminiz ve ikincisi son 100 milyon yıllık fosil kayıtlarda oldukça bol bulunurlar.

Cheetham (1986) ve Jackson ve Cheetham (1994), Miyosen'den başlayıp günümüz taksonları ile biten, Karayibler'de bulunan bir seri kelistom yosunhayvancıklarda türleşme ve morfolojik değişimler için iyi bir analiz ortaya koydular. Araştırmacılar, 15 iskelet karakterinin analizine dayalı olarak, *Stylopoma* cinsi içinde 19 morfolojik tür tanımlayarak işe başladılar. Bu türlerden yedi tanesi halen yaşayan günümüz türleri olduğundan, bunlar morfolojik tür tanımlarının geçerliliğini kontrol etmede kullanılabilirler. Jackson ve Cheetham bu kontrol işlemini, günümüz türlerinin allozimlerini araştırarak yaptıklarını ve her bir morfolojik tür çiftinin farklı bir alel veya paylaşılan alellerin frekansındaki önemli farklılıklarla bir birlerinden farklı olduklarını belirlediklerini hatırlayın. Sonra Jackson ve Cheetham, iskelet karakterlerindeki farklılıkları kullanarak, 19 morfolojik tür için bir filogenetik analiz yaptılar ve elde ettikleri filogenetik ağacın dallanma noktaları ve dal uçlarını bir zaman cetvelinde fosil formların ilk ve son göründükleri zamanlara göre sıraladılar. Bu iki araştırmacı, *Metrarabdotos* cinsine dahil, günümüz veya yok olmuş 19 morfolojik türü için benzer bir analiz yaptılar.

Bu iki cins üzerindeki çalışmalardan edinilen ağaçlar Şekil 15.17'de verilmiştir. Bu iki filogeni durağanlığın hızlı morfolojik değişimlerle sonlandığına ilişkin kesin bir model ortaya koymaktadır. Atasal ve türev türlerin birlikte görülmeleri, morfolojik değişimlerin sıkı sıkıya türleşme olayları ile ilişkili olduğu düşüncesini desteklemektedir. Bu, durağanlığın türleşme sırasındaki evrimsel değişimlerle sonlandığını gösteren kusursuz bir örnektir.

Durağanlık ve Kademeli Değişimin Oransal Sıklıkları Nedir?

Kelistom yosunhayvanlar durağanlığın bilinen tek örnekleri değildir. Doug Erwin ve Robert Anstey (1995a, b) sonlu denge teorisinin sınanmasına ilişkin toplam 58 çalışmayı derlediler. Erwin ve Anstey'in analizleri çok sayıda takson ve periyodu yansıt-



Şekil 15.17 Kelistom bryozoonlar sonlu değişim Bu filogeniler, (a) *Stylopoma* ve (b) *Metrarabdotos* cinslerinin her birine ait, 19'ar fosil ve günümüz türünün iskelet karakterleri kullanılarak hazırlanmıştır (Jackson ve Cheetham 1994). Her bir nokta (mavi veya kırmızı) örneklenen bir populasyonu cevaltermektedir. Çalışılan hiç bir populasyon türlerarası nitelikte bir iskelet karakteri göstermemektedir bir çer bir türün özellikleri zaman içinde sabittir. Sonuç olarak, değişim modeli kuvveli bir şekilde türleşolayları ile sonlanan durağanlığa işaret etmektedir

maktaydı. Her ne kadar çalışmalar listelediğimiz kesin kriterleri karşılama yeteneğinde farklılıklar gösteriyor olsalar da, bu çalışmaların yorumsuz rakamları bunu kısmen telafi edebilir. Erwin ve Anstey'e göre, "Paleontolojik kanıtlar türleşmenin bazen kademeli, bazen ani ve sonlu olduğunu oldukça desteklemektedir ve bu modellerden herhangi biri canlılık tarihindeki oldukça karmaşık süreci karakterize edecek tek model değildir". Erwin ve Anstey daha da ileri giderek, çalışmaların dörtte birinin üçüncü bir modeli gösterdiğini savunmuşlardır: 'kademeli değişim ve durağanlık'.

Her ne kadar teorilerin partizan savunucuları bu çıkarsama ile hayal kırıklığına uğrayacaklarsa da, bu çıkarsama kesinlikle araştırmacılar için yeni bir çığır önermektedir. Örneğin, farklı organizma çeşitlerinin farklı değişim modelleri göstermesi mümkün müdür? Hunter vd. (1988) bu problem üzerinde çalışan araştırmacılar arasında 'makul bir uzlaşmanın' ortaya çıkmaya başladığını ileri sürmüştür. Öyle ki, kademeli değişim modeli Foraminifera, Radiolaria ve diğer mikroskobik denizel formlarda baskın gibi görünürken, durağanlık denizel eklembacaklılar, midye-istiridyeler, mercanlar ve yosunhayvancıklarda daha sık rastlanılan durum gibi görünmektedir. Eğer durum böyle ise, nedeni nedir? Araştırmalar devam etmektedir.

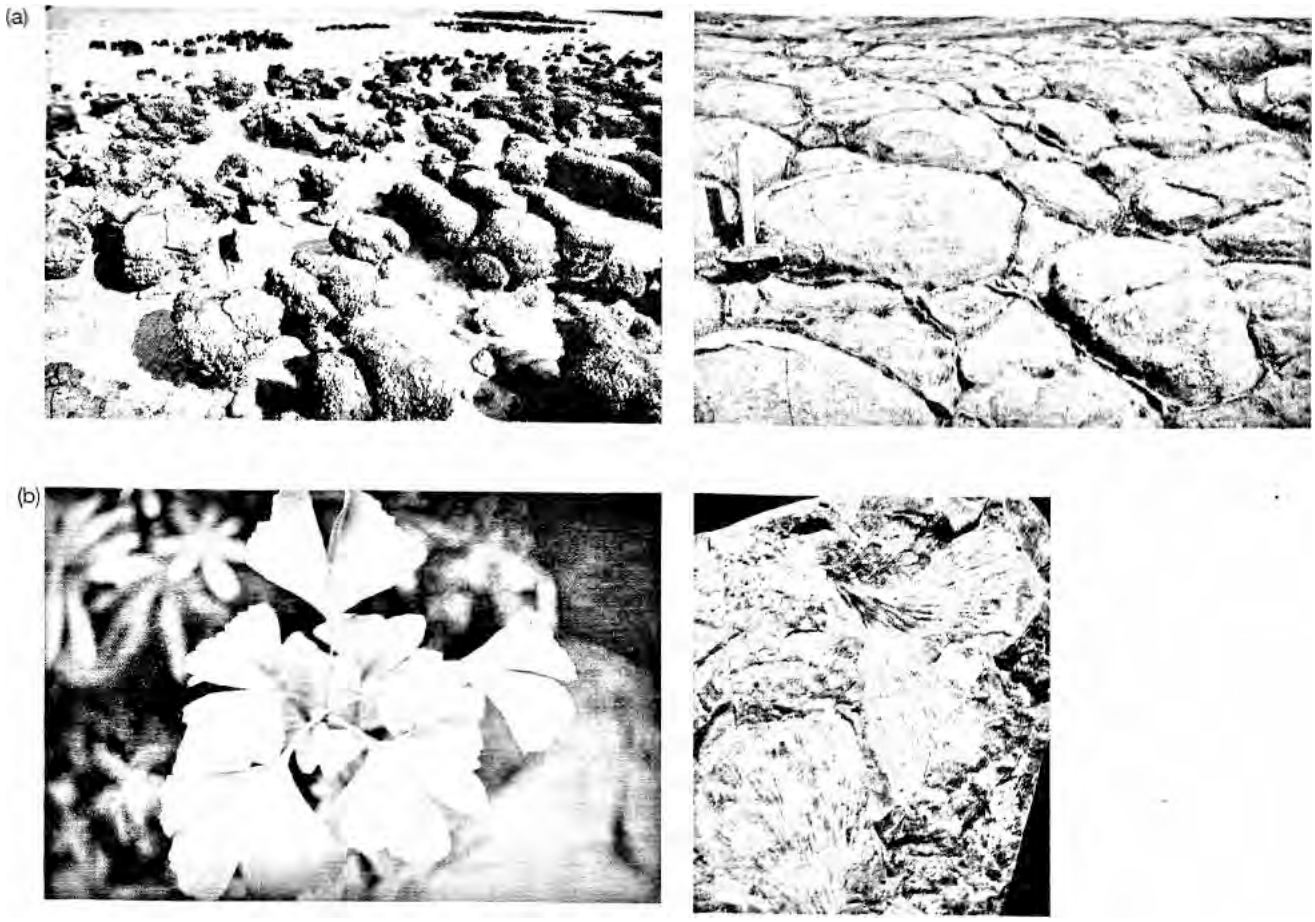
Neden Durağanlık Meydana Gelir?

Elredge ve Gould'un fosil kayıtlar hakkındaki önemli iddialarından biri "durağanlığın bir veri" olduğudur. Yani, değişimin olmaması açıklanması gereken bir durumdur. Jackson ve Cheetham'ın yosunhayvancıklarla ilgili çalışması, bu sesil omurgasızlarda milyonlarca yıllık bir sürede gerçekten hiçbir değişimin olmadığını göstermiştir. Böylesi soy hatları neden milyonlarca yıl değişmeden (en azından morfolojik olarak) kalmışlardır? Bu soruya cevap olacak yaklaşımlardan biri, canlı fosillere yoğunlaşmaktır. Canlı fosiller, eskiden günümüze, çok uzun sürelerde çok az veya belirlenemeyecek kadar az değişim geçirmiş tür veya kladlardır (Şekil 15.18). Atnalı yengeçleri canlı fosil olarak muhteşem bir örnektir. *Limulus* cinsine dahil olan bu günümüz türleri, 150 milyon yıl önceki farklı bir familyaya dahil türlerle neredeyse aynıdır. Bu atnalı soy hattı neredeyse hiç değişmeden kalmışken kuşlar, memeliler ve çiçekli bitkilerde tam bir uyumsal açılım gerçekleşmiştir.

Acaba bu türler genetik varyasyon eksikliği nedeniyle mi değişmeyi başaramadılar? John Avise ve arkadaşları (1994) bu soruyu atnalı yengecinin mitokondiriyal DNA'sındaki birçok genin dizinini çıkarıp, buldukları genetik farklılık miktarını diğer eklembacaklı gruplarında yapılan çalışmalardan edinilen sonuçlarla (kral ve hermit yengeçleri, Cunningham vd. 1992) karşılaştırarak cevapladılar. Bulgular çarpıcıydı: Her ne kadar çok az morfolojik değişim olmuşsa da, atnalı yengeci diğer iki yengeç kladı kadar genetik farklılık bulundurmaktaydı (Şekil15.19). Bu sonuçlar durağanlığın genetik çeşitlilik eksikliği nedeniyle olmadığına dair güçlü bir kanıttır.

Başka hangi olasılıklar söz konusu olabilir? Steve Stanley ve Xiangning Yang (1987), son 15 milyon yıl boyunca oldukça az değişim göstermiş olan midye türlerine baktıklarında çok ilginç bir model keşfettiler. Onbeş milyon yıl içinde, 24 farklı kabuk karakteri tür içinde son derece az değişim gösterirken, birçoğu Stanley ve Yang'ın "zikzak evrimleşme" olarak adlandırdıkları büyük değişimler göstermiştir (Şekil 15.20). Bu istiridye populasyonlarında değişim, muhtemelen süreç içinde çevresel değişimlere tepki olarak meydana gelmiştir. Ancak, bu değişimler ortalama bir değer etrafında dalgalanma eğiliminde olduğundan, biz sonucu bir durağanlık olarak algılarız. Bu olgu **habitatı izleme** (**habitat tracking**) veya **dinamik durağanlık** olarak adlandırılmıştır.

Bu tür çalışmaların bir sonucu olarak şimdiki görüş, belirli soy hatlarında meydana gelen düşük morfolojik değişim hızı için tek ve genel bir açıklamanın olmayışı şeklindedir. Durağanlık, farklı durumlarla en iyi şekilde sınanmış ve açıklanmıştır (bkz. Eldredge 1984; Stanley 1984; Thomson 1986).

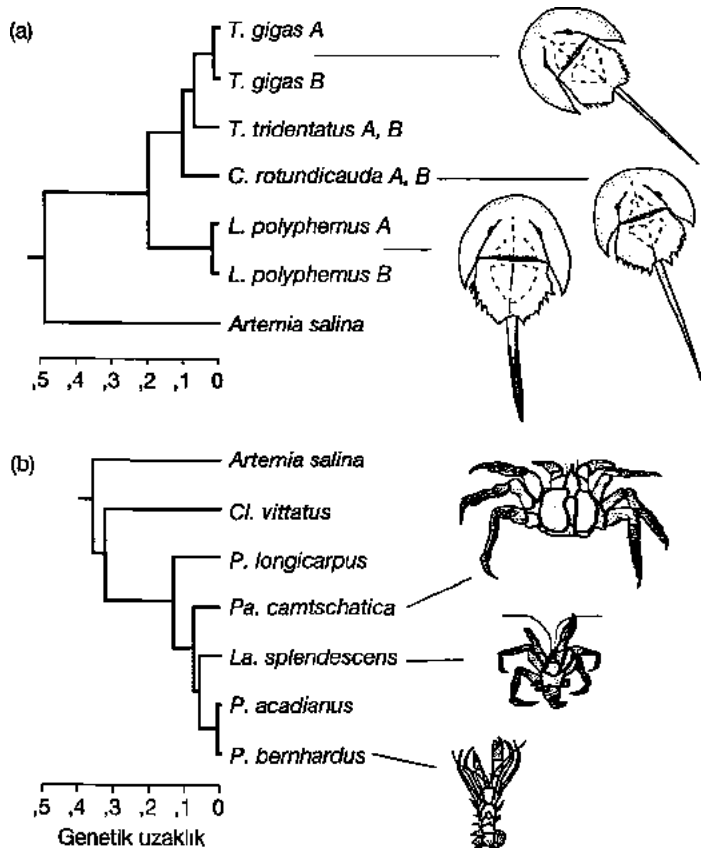


Şekil 15.18 "Canlı fosiller" Burada birbirlerine, son derece benzer günümüz ve fosil türlerin sadece birkaç örneği verilmiştir. (a) Stromatolit oluşturan bir bakterinin Avustralya'dan alınmış günümüz (sol: Francois Gohier/Photo Researchers, Inc.) ve Kanada'dan alınmış 1800 milyon yıl önceki fosil (sağ: Biological Photo Service) formları. (b) günümüz gingko ağacının yaprakları (sol: Hugh Spencer/Photo Researchers, Inc.) ve gingko yapraklarınca oluşturulmuş 40 milyon yıl yaşındaki baskı fosili. (sağ: Sinclair Stammers/Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.). "Canlı fosil" terimini tırnak içinde verdik; çünkü bu bir oxymorondur.

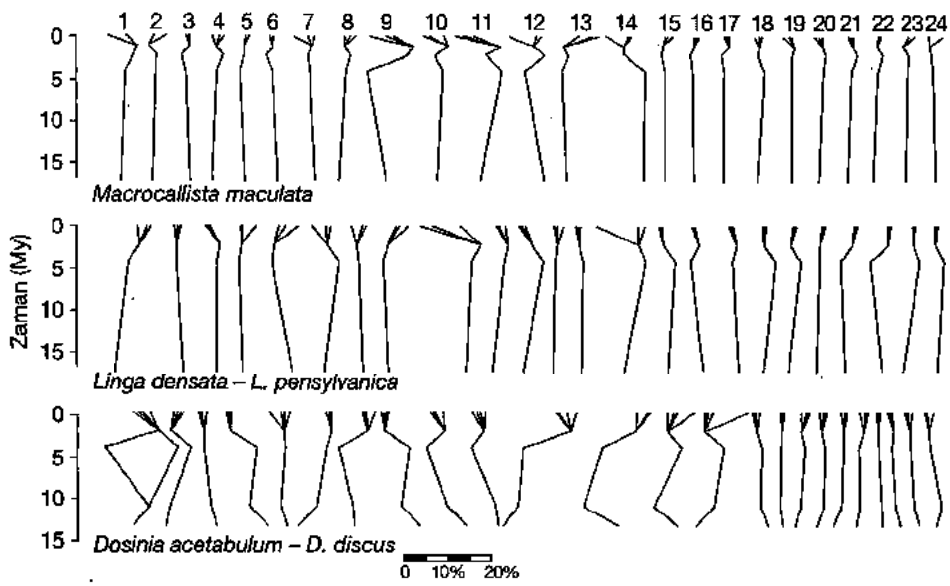
15.4 Yokoluş

Yokoluş tüm türlerin kaderidir. Zaman içinde yokoluşların gösterdikleri genel eğilimler ve modeller var mıdır? Her ne kadar yokoluş üzerindeki araştırmalar "halen bir rönesans evresinde" ise de (Raup 1994: 6758), birçok model nettir. Belki en çarpıcısı, global yokoluş hızı ne olursa olsun yokoluşun her zaman var olduğudur. Yine de, belirli yoğun yokoluş dönemleri olmuştur. David Raup'un (1991,1994) son 543 milyon yıllık süredeki her bir milyon yıllık aralık için, yok olan taksonları hesaplayarak hazırladığı grafiği (Şekil 15.21) dikkate alalım. Bu histogram, birkaç belirgin büyük olay ile oluşturulmuş sağdan çarpık (sola meyilli) bir eğri oluşturmaktadır. Bu yokoluş dönemlerinin en ekstremleri genellikle **kitlesel yokoluşlar (mass extinction)** olarak adlandırılır. Kitlesel yokoluşlar, bir milyon yıllık bir zaman diliminde canlı türlerinin %60'nın yok olduğu dönemleri temsil etmektedir. Hız ve büyüklükleri nedeniyle bunlara 'biyolojik tufanlar' da denir.

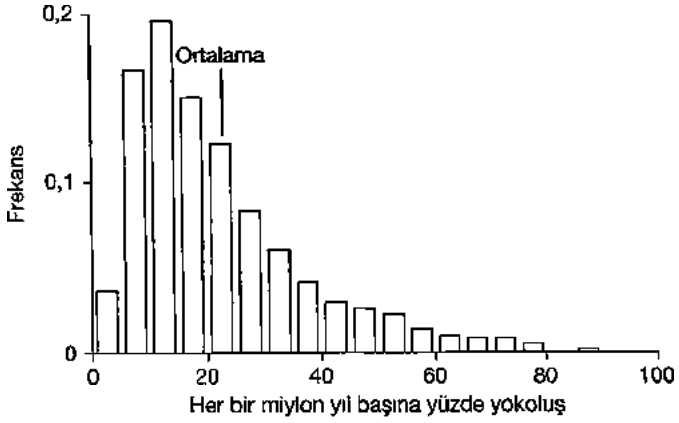
Fanerozoyik boyunca kaç tane kitlesel yokoluş meydana gelmiştir? Bu soruyu cevaplamak için M.J. Benton (1995), son 510 milyon yıllık zaman dilimine ait her bir çağ (stage) için yok olan familya yüzdelerini grafikledi. Şekil 15.22 analizin so-



Şekil 15.19 İki eklembacaklı kladında genetik ve morfolojik değişim Filogenetik ağaçlardaki her bir dalın uzunluğu, mtDNA'sının 16S rRNA dizilerindeki farklılık yüzdesine dayalı olarak hesaplanan genetik uzaklığı göstermektedir. Ölçek her iki ağaç için aynıdır. Her iki ağacın köklendirilmesinde peri yengeci *Artemia salina* dış grup olarak kullanılmıştır. Hermit yengeci ve akrabalarını içeren kladda (b) çok daha fazla morfolojik farklılık oluşmuş olsa da, atnalı yengeci kladında (a) 16S rRNA'daki genetik farklılık biraz daha fazladır. Avise vd. (1994)'den.



Şekil 15.20 Pliyosen midyelerinde durağanlıkla sonuçlanan zik-zak evrim Bu diyagramlar, üç soy hattında 24 farklı morfolojik karakterin zaman içinde nasıl değiştiğini göstermektedir. Dikey eksen, çalışmada örneklenen her bir zaman aralığında kabuk morfolojisinde meydana gelen değişim yüzdesini göstermektedir. Stanley ve Yang (1987)'dan.



Şekil 15.21 Fanerozoyik'teki yokoluş yoğunluğunun dağılımı David Raup (1994), Fanerozoyik'e ait 543 milyon yıllık fosil kayıtları dilimlere ayırdı ve her bir milyon yıl için yok olan türlerin yüzdesini hesapladı. Bu şekilde grafiklenen büyük olayların bir çoğu 19. yüzyılın başlarında fark edilmiş ve jeolojik zaman cetvelini oluşturan zaman, devir ve devrelerin sınırlarını tanımlamada kullanılmıştır.

nuçlarını göstermektedir. Grafikte ucu turuncu dairelerle gösterilmiş beş büyük pik, geleneksel olarak kitlesel yokoluşlar olarak adlandırılır veya "Beş Büyük" denir. Bunların jeolojik zaman cetvelindeki yerleri Ordovisiyen sonu (yaklaşık 440 milyon yıl önce), geç Devoniyen (yaklaşık 365 milyon yıl önce), Permiyen sonu (yaklaşık 250 milyon yıl önce), Triyas sonu (yaklaşık 215 milyon yıl önce) ve Kretase-Tersiyer ya da K-T (65 milyon yıl önce) arasına denk gelir.

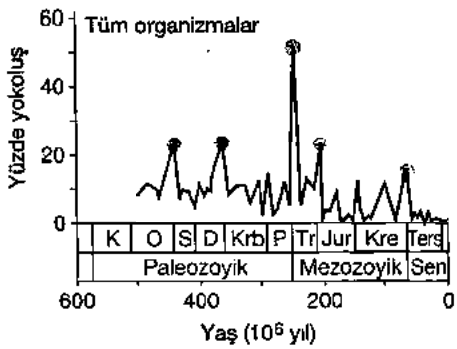
Fanerozoyik'teki en büyük beş yokoluş olayı Beş Büyük olarak adlandırılır.

Ancak, Beş Büyük yokoluşun Fanerozoyik'teki tüm yokoluşların yaklaşık %4'ünden sorumlu olduğunu bilimek önemlidir. Şekil 15.21 ve 15.22'de gösterilen diğer yokoluşların %96'sı, normal oranda yokoluş anlamına gelen **arkaplan yokoluşları (background extinctions)** olarak adlandırılmaktadır. Kitlesel yokoluşları arkaplan yokoluşlardan ayıran şey nedir? Bir kitlesel yokoluş genel anlamda, geniş bir organizma çeşitliliğini kapsayacak şekilde globaldir ve yokoluş hızı ortadan kalkmış olan taksonların beklenen ömür uzunluklarına oranla daha fazladır (Jablonski 1995). Ancak, bu kriter dışında, iki yokoluş kategorisini daha kesin olarak ayırt etmek zordur. Raup tarafından yapılan analizin ortaya koyduğu gibi, kitlesel yokoluşlar, süreç içindeki yokoluş olaylarının devamlı bir dağılışının uçlarını temsil etmektedir.

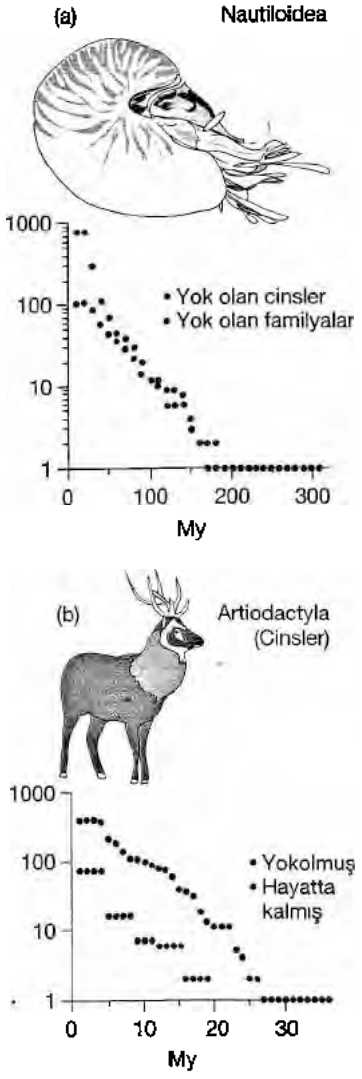
Bu bölümde, arkaplan yokoluşları sırasında meydana gelen modellere bakacak, olağanüstü bir kitlesel yokoluşun nedenlerini deşecek ve kaçınılmaz bir soruyu soracağız: İnsanoğlunca neden olunan bir kitlesel yokoluş olayı yaşanmakta mıdır?

Arkaplan Yokoluşu

Arkaplan yokoluşlarıyla ilgili veriler kullanılarak birçok ilginç model çözümlenmiştir. İlki, herhangi bir uyumsal açılımda, altkladın yok olma ihtimali sabittir ve taksonların ne kadar süreden beri var olduklarından bağımsızdır. Leigh Van Valen



Şekil 15.22 Zaman içinde familyaların yokoluş durumları Bu grafik Fanerozoyik'te meydana gelen kitlesel yokoluş olaylarını göstermektedir. Beş Büyük yokoluş kırmızı beneklerle işaretlenmiştir. Benton (1995)'ın izni ile yeniden çizilmiştir.



Şekil 15.23 Hayatta kalış eğrisi Bu eğriyi oluşturmada ilk adım, fosil kayıtlardan rastgele örnekleme ile, bir familya veya bir sınıf gibi belirli bir klada ait taksonları seçmektir. Örneklemeye dahil edilen taksonlar herhangi bir döneme ait olabilir. Sonra farklı dönemler için, klada dahil hayatta kalmış olan cins veya familya sayısının logaritmaları grafiğe işaretlenir. Burada verilen eğriler tipiktir (Van Valen 1973); (a) Nautiloidler denen fosil omurgasızların cins ve familyalarının hayatta kalış eğrisi ve (b) geyik familyası cinslerinin hayatta kalış eğrisi.

(1973), çok sayıda fosil grup için, hayatta kalanları grafiklediğinde bu durumu keşfetti. Hayatta kalan eğrisi belirli bir zaman diliminde hayatta kalan orijinal bir örneğin yüzdesini gösterir. Van Valen, fosil taksonlar için, farklı zaman dilimlerinde var olan bir fosil hayvan takımı veya şubesine ait tür, cins veya familya sayısını grafikledi. Hayatta kalan takson sayılarını logaritmik bir ölçeğe yerleştirerek, eğrinin herhangi bir noktasındaki eğimi, o zamandaki yok olma olasılığına denkleştirmiş oldu. Birçok grup ve çağ için oluşturduğu her grafik, doğrusal bir hat oluşturuyordu. Bu altgrupların yok olma olasılıklarının, ait oldukları kladın hayatta kaldığı süre boyunca sabit olduğu anlamına gelir. Şekil 15.23'teki veriler durum için tipiktir. Yokoluş eğrisi eğiminin taksondan taksona değiştiğine dikkat edin. Bu da yokoluş hızının gruptan gruba dramatik olarak değiştiği anlamına gelir.

İkincisi, denizel organizmalarda yokoluş hızı, yumurta döllenip gelişmeye başladıktan sonra larvanın dağılış hızına bağlı olarak değişmektedir. David Jablonski (1986), Meksika Körfezi ve Atlantik'in sahil bölgelerinde, Kretase'nin son 16 milyon yıllık döneminde yaşamış olan ikikapaklı (midye ve istiridyeler) ve karındanbacaklılarda (sümüklüböcekler ve salyangozlar) yokoluş modellerini çalışarak bu sonuca vardı. Jablonski, ortalamaları itibarıyla, planktonik bir larval evreye sahip denizel omurgasız türlerinin, yumurtadan doğrudan genç bireyler oluşturan türlere göre, daha uzun süre varlıklarını sürdürdüklerini buldu (Şekil 15.24). Günümüz türlerinde planktonik larvalar su akımı ile taşınır ve çok uzun mesafelere yayılırlar. Bu durum, o taksonlara, yokoluş hızını düşürebilecek büyük bir yayılma yeteneği verir. Böylesi bir yaşam öyküsüne sahip olan türler, aynı zamanda iri larvalara da sahip olma eğilimindedirler. Aslında Jablonski, coğrafik yayılışın yok olma hızını etkilediğini saptamıştır: Dağılışları geniş olan türler, dar olanlara göre daha uzun süre varlıklarını sürdürdüler (Şekil 15.25). Deniz seviyesi değişimi, yeni hastalıklar ve aynı şekilde yokoluşa neden olabilecek diğer stresler nedeniyle, dar alanlarda bulunan taksonların hayatta kalmaları daha zordur.

Kretase-Tersiyer (K-T): Büyük-Çarpma Yokoluşu

Kitlesel yokoluşlar neden meydana gelir? Cevap 'Beş Büyük' yokoluşun her biri için farklıdır. Burada, K-T sınırındaki yokoluş için ileri sürülen, bilim adamları ve sıradan insanların hayal gücünü ateşleyen çarpma hipotezini (Alvarez vd. 1980) anlatacağız. Bu görüşe göre büyük bir cisim Dünya'ya çarpmış ve dinazorları da içeren büyük bir yokoluşa neden olmuştur ve bu düşünce aynı zamanda yoğun tartışmalar ve araştırmalar için insanları provake etmiştir. Hipotez yayınlandıktan sonra, sadece 10 yıl içinde, 2000'in üzerinde bilimsel makaleye ve sayısız popüler yayına ilham kaynağı olmuştur (Glen 1990).

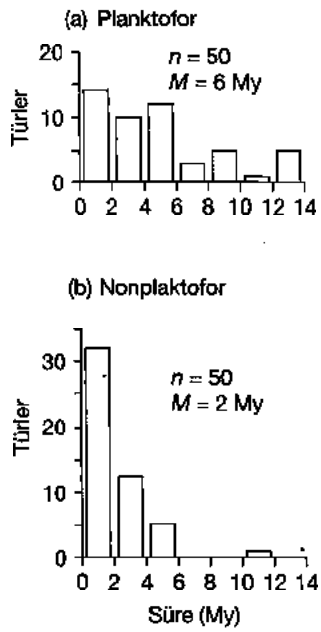
Çarpma Olayının Kanıtları

Kretase-Tersiyer sınırında çökelen sedimanlarda (Şekil 15.26), iridyum elementinin anormal konsantrasyonlarının keşfi, bir göktaşının 65 milyon yıl önce Dünya'ya çarptığının ilk işareti idi. İridyum yer kabuğunda nadir, fakat meteorit ve dünya dışı diğer cisimlerde bol bulunan bir elementtir. Şekil 15.27, Kratese-Tersiyer sınırında çökelen bir tabakada bulunan tipik bir iridyum pikini göstermektedir. Glen (1990) Dünya'nın değişik yerlerinde, K-T arası bir yaşa sahip, iridyum anomalliği olan 95 farklı örnekleme alanı saydı. Alvarez vd. (1980), anomaliler yaratmak için gerekli tahmini iridyum miktarı ve tipik bir meteoritteki iridyum yoğunluğu temelinde,

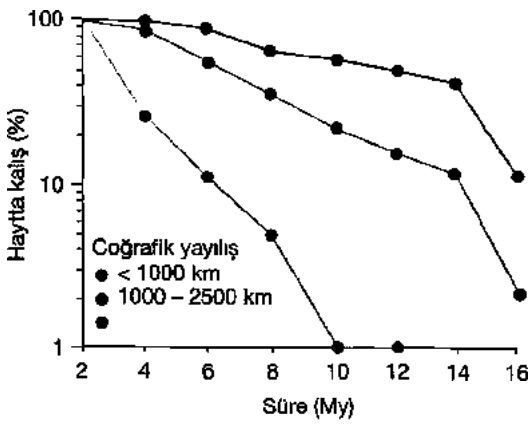
göktaşının 10 km genişliğinde olduğunu ileri sürmüşlerdir. Başka bir deyişle, bu göktaşı bir dağ büyüklüğündeydi. Keza, atmosferdeki sürtünme nedeniyle de çok sıcak olmalıydı.

Nadir iki elementin K-T dönemine ait tabakalarda bulunması, hipotez için ek kanıtlar sağlar. Şoklanmış kuvars partikülleri (Şekil 15.28), K-T sınırına ait tabakalarda keşfedilene kadar, sadece iyi çalışılmış olan meteorit çarpması ile oluşmuş kraterlerin kenarlarından biliniyordu. Nadir diğer yapılardan biri **mikrotektitler** de denen ince cam partiküllerdir (Şekil 15.29). Mikrotektitler ana kayacın yapısına bağlı olarak, bir dizi mineral kompozisyonuna sahip olabilirler, ancak tümü büyük bir çarpmanın etkisi ile erimiş granüller olarak şekillenmeye başlar. Eğer erimiş partiküller, bulundukları yerde soğumak yerine çarpma bölgesinden fışkırarak dışarı çıkmışlarsa, ışıkta katılaşmanın sonucunda gözyaşı damlası veya gülle şeklindedirler.

Haiti veya Karayibler'deki diğer lokalitelerde, K-T sınırına ait tabakalarda şoklu kuvars ve mikrotektit bolluğunun keşfi, araştırmacıların araştırmalarını kraterlerle sınırlamalarına yardımcı oldu (Florentin ve Sen 1990; keza bkz. McKinnon 1992;



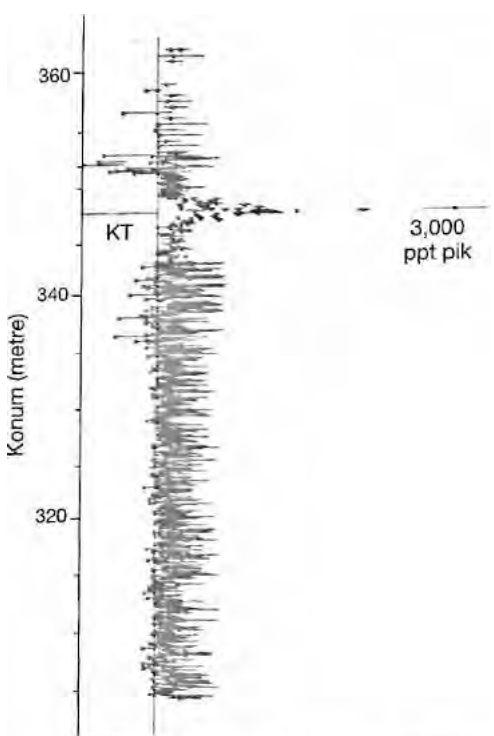
Şekil 15.24 Larval yaşam tarzına göre denizel ikikapaklıların sürekliliği Planktotroflar en azından bazen yüzen ve planktonlarla beslenen larvaları olan türlerdir. Nonplanktofor türler ise yumurtadan doğrudan gelişen larvaları olan türlerdir. Her bir histogramda çalışılan tür sayısı *n* ile gösterilmiştir: M ortalamaya ve My milyon yıla karşılık gelir. Jablonski (1986)'nın izni ile basılmıştır. Copyrigth © 1986, American Association for the Advancement of Science.



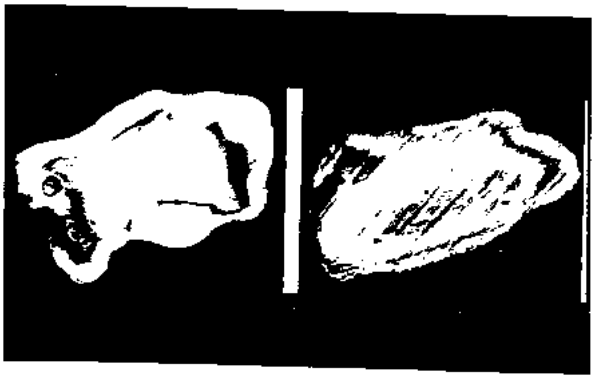
Şekil 15.25 Yayılış alanı genişliğinin fosil ikikapaklı ve karındanbacaklı türlerinin hayatta kalışlarına etkisi Jablonski (1986), çalışmasında kullandığı türleri Kuzey Amerika'nın Atlantik kıyılardaki yayılışları itibarıyla geniş, orta ve dar coğrafik yayılışlı olmak üzere üç gruba ayırdı ve her biri için ayrı hayatta kalış eğrileri hazırladı. Bu eğrilerin eğimi, Şekil 15.22'deki gibi, yokoluş eğrisini vermektedir. Geniş coğrafik yayılışlı türler, dar yayılışlı türlere göre, fosil kayıtlarda çok daha uzun süre var olmuşlardır. Jablonski (1986)'nın izni ile basılmıştır. Copyrigth © 1986, American Association for the Advancement of Science.



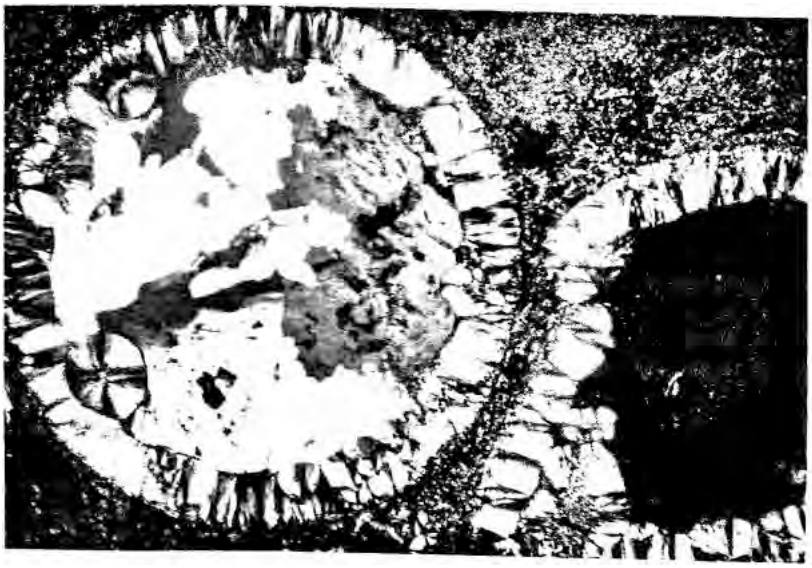
Şekil 15.26 K-T sınırına ait kil lensler Bu fotoğraf Kretase-Tersiyer sınırında çökelmiş ve kireçtaşı tabakaları arasında sandeviçlenmiş olan koyu kil tabakasını göstermektedir. Bir derin deniz ortamında oluşmuş olan bu kayaçlar, bu gün Gubbio (İtalya)'da bulunmaktadır. Kil tabakası K-T sınırında çökelmiştir. Kireçtaşı denizel omurgasızların kalkerli kabuklarından oluştuğundan, kireçtaşı oluşumunun durması ve araya kil tabakasının girmesi yokoluştan hemen sonraki dönemi temsil etmektedir. Belirtilen dönemde okyanusta az sayıda denizel omurgasız bulunmaktaydı. (Alessandro Montanari/Geological Observatory of Coldigioco, Frontale di Apiro, Italy)



Şekil 15.27 K-T sınırında iridyum anomalisi Bu grafik, Şekil 15.26 verilen tabakalarda bulunan iridyum elementi konsantrasyonunu (trilyon başına kısım olarak - ppt) göstermektedir. Yüksek pik, kil tabakasındaki konsantrasyonu göstermektedir. K-T sınırı kil tabakasındaki konsantrasyonunun ölçekten çok daha sağda olduğuna dikkat ediniz. Alvarez vd. (1990)'nın izni ile basılmıştır. Copyrigth © 1990, American Association for the Advancement of Science.



Şekil 15.28 Şoklanmış kuvars Lamelli yapıda küçük kuvars partikülleri (1-2 mm kalınlığında) meteorit çarpma bölgesi yakınlarında bulunur. Şekil bozukluğunun çarpmanın şoku ile olduğu düşünülmektedir. Sağda şoklanmış bir kuvars, solda normal bir kuvars granülü görülmektedir. (Glen A. Izett/U.S. Geological Survey, U.S. Department of the Interior)



Şekil 15.29 Mikrotektitler Mikrotektitler çarpma bölgesinde bulunan küresel veya gözyaşı damlası şeklinde cam partiküllerdir. Bu partiküllerin çarpmasının ısısı ile erimiş kayaçların, çarpma sonrasında, bulundukları yerde veya atmosfere sıçradıktan sonra, soğuma ile oluştukları düşünülmektedir. İç yapılarını göstermek için tektitlerin kesitleri verilmiştir. (Glen A. Izett/U.S. Geological Survey, U.S. Department of the Interior)

Alvarez vd. 1995). Sonra, 1990'ların başlarında manyetik ve gravitasyonel anomallikler üzerindeki bir dizi makale ile, Meksika'nın kuzey batısındaki Yucatán yarımadasında bulunan Chicxulub bölgesi yakınına yerleşmiş, 180 km çapında bir kraterin varlığı gösterildi (Şekil 15.30). Sonraki yıllarda yapılan çalışmalarla, okyanus tabanındaki krater duvarlarından sondaj ile alınan mikrotektitlerin 65.06±0.18 milyon yıl yaşında olduğunu saptandı (Swisher vd. 1992). Bu yaş, Haiti'de bulunan K-T sınırı dönemine ait tabakalardan fışkırmış cam partiküllerinin yaşı ile hemen hemen aynıydı.

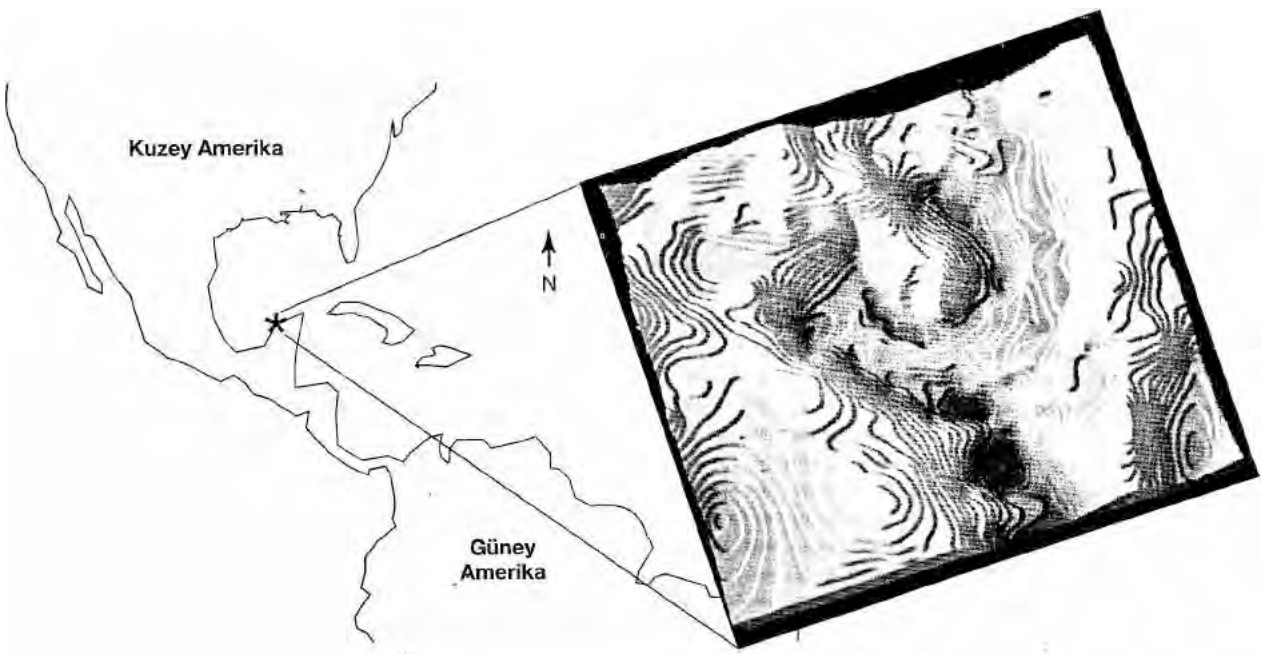
Kretase sonunda, bir göktaşının çarptığına ilişkin kanıtlar oldukça fazladır.

Kraterin keşfi, düellonun bitmesi anlamına geliyordu. Bu krater, 65 milyon yıl önce büyük bir göktaşının Dünya'ya çarptığı konusunda, paleontologlar, fizikçiler, jeologlar ve astronomistler arasındaki konsensüsü sağlamlaştırıyordu. Bir çarpmanın olduğu artık tartışmalı değildir; ancak sonuçları halen tartışmalıdır.

Büyük Çarpmanın Sonuçları (Yok etme Mekanizmaları)

Okyanusa çarpacak 10 km çapındaki bir göktaşı, tüm Dünya'da, atmosfer ve okyanus kimyasını değiştirecek ve iklimi etkileyebilecek bir dizi olaya neden olur. Chicxulub'un çarpma bölgesi yakınındaki okyanus tabanı, granitik bir basal tabaka üzerinde geniş anhidrit ($CaSO_4$) yataklarını içerecek şekilde karbonatlardan oluşuyordu. Chicxulub kasabasının kuzey-batısında bulunan kuvars ve mikrotektitlerin dağılışı, bu maddelerin büyük miktarlarda çarpışma bölgesinden sıçradığı ve önemli miktarda aynı maddenin çarpma ile üretilen ısı nedeniyle eridiği veya buharlaştığına işaret ediyordu.

Sıçramış materyalin ne gibi sonuçları olmuştu? Anhidrit ve deniz suyunun buharlaşması atmosfere büyük miktarlarda SO_2 ve su buharı girişine neden olmuş olmalıydı. Bu moleküller, H_2SO_4 oluşturacak şekilde reaksiyona girer ve sonuçta asit yağmuru oluşturur. Keza, kükürtdioksit görünür spekturumdaki güneş ışınları için kuvvetli bir geri yansıtıcıdır, bu da global bir soğumaya yol açabilir (Mc Kinnon 1982). Soğuma etkisi toz büyüklüğündeki karbonatlar, granitik parçacıklar ve diğer



Şekil 15.30 Chicxulub kraterinin şekli ve yeri Yucatán yarımadasında bulunan Chicxulub yakınlarında sedimanlara gömülmüş, 180 km çapında bir kraterin biçimi ve sınırları gravitasyonel ve manyetik anomaliler ile tanımlanmaktır. Sağda, çekim alanı yoğunluğunu gösteren çarpma bölgesi haritası görülmektedir. (Schultz ve D'Hondt 1996) (Peter H. Schultz, Brown University, Steven D'Hondt University of Rhode Island Graduate School of Oceeanography)

partiküllerce arttırılmış olmalıdır. Bu partiküllerden, güneş ışınlarını engelleyecek miktarlarda atmosfere fışkırtılmıştır. Bunlara ek olarak, K-T arası döneme ait alanlardaki kurum yatakları (örneğin Wolbach vd. 1988; Heymann vd 1994), muhtemelen çarpma bölgesinden fırlamış sıcak gaz ve partiküllerden oluşmuş ateş toplarının neden olacağı geniş ve hızla yayılan yangınların meydana geldiğine işaret etmektedir. Yangınlarla oluşturulan kül ve kurum, yaygın sis tabakasına eklenmiş ve global soğumaya katkıda bulunmuştur. Tüm bu veriler, çarpmadan sonra, dünyanın kararmaya ve soğumaya başladığına işaret etmektedir.

Bir dizi başka model, çarpma kuvvetinin Richter ölçeğine göre 13 büyüklüğünde büyük depremler ve volkan patlamalarını tetiklemek için yeterli olduğunu savunmaktadır. Fanerozoyik'in ikinci en büyük mağma tortusu olan Hindistan'daki Deccan Traps, her ne kadar henüz çarpma ile arasında doğrudan bir nedensel bağlantı kurulamamış olsa da, K-T yokoluşu ile eş zamanlıdır. Yaygın volkan patlamaları atmosfere kükürtdioksit, karbondioksit ve kül girişini sağlamıştır. Kükürtdioksit ve kül global soğumaya katkıda bulunurken karbondioksit uzun süreli bir sera etkisine ve ısınmaya katkıda bulunur.

Son olarak, çarpma Atlantik'te dev bir gel-git dalgasına veya tsunamiye neden olmuş olmalıdır. Eğer göktaşı gerçekten 10 km genişlikte idiyse, modeller çarpma ile oluşacak olan dev dalgaların 4 km yüksekliğe varmış olacağını savunmaktadır. Dağ büyüklüğünde bir kaya dağ büyüklüğünde bir su dalgasına (sıçramasına) neden olmuştur. Bu büyüklükte bir tsunaminin gerçekten meydana geldiğine ilişkin kanıtlarımız nelerdir? Joanne Bourgeois ve arkadaşları (1988) Teksas'ın kuzeydoğusundaki Brazos Nehri boyunca uzanan dev bir kumtaşı tortusu keşfettiler. Bu kumtaşı tortusu kuzeydoğu Meksika'nın tümünde haritalanmıştır. Bu yatak, 300 km uzunluğunda ve birkaç metre kalınlığındaydı ve şimdilerde birçok jeolog tarafından bir tsunami için tipik olan, hızlı akan kütlesel bir tortunun ürünü olarak yorumlanmaktadır (bkz. Kerr 1994). Haiti sınırında, kalın bir kuvars tabakası ve düzgün taneli partikül karışımı bulunuyordu. Bu tabaka sandeviç gibi, üstte iridyumca zengin bir kil tabakası ve altta geniş tektit tabakası arasına yerleşmiş durumdaydı. Florentin ve Sen (1990), bu ara tabakayı tsunami ile karıştırılmış ve yataklanmış bir tabaka olarak yorumladılar. Bu tabaka, mikrotektitlerin ilkin sıçramasından sonra, ancak iridyumca zengin partiküllerin atmosferden yere inmesinden önce, oluşmuştur.

Göktaşı çarpması, Dünya okyanuslarını iki şekilde etkilemiş olmalıdır: Global olarak soğuma ve karanlık bir atmosfer nedeniyle fitoplankton produktivitesinde dramatik şekilde düşüş. Lokal olarak, ısı rejimi ve Atlantik'teki kimyasal gradient, şimdiye kadarki en büyük tsunami ile bozulmuştur.

Asteroit çarpmasının hem denizel hem de karasal habitatlar üzerinde çok derin etkileri olmuştur.

Göktaşı çarpmasının fiziksel sonuçları daha dramatiktir ve çarpma sonrasındaki günler veya aylar içinde denizel veya karasal biyotopların doğrudan imhasına yol açmıştır. Ancak, Kretase sonu yokoluşlarının büyük bir kısmı, organizmaların tahrip olmuş ortamları ile olan ekolojik etkileşimleri nedeniyle oluşmuş olmalıdır. Birçok grubun azalması ani değildir. Daha ziyade, çarpma sonrasındaki 500.000 yıla yayılmıştır. Bu tür yokoluşlar muhtemelen ekolojik süreçlerin, besin maddelerinin biyojeokimyasal döngüsü ve türlerarası etkişimlerin bozulmasına bağlı olarak gerçekleşmiştir.

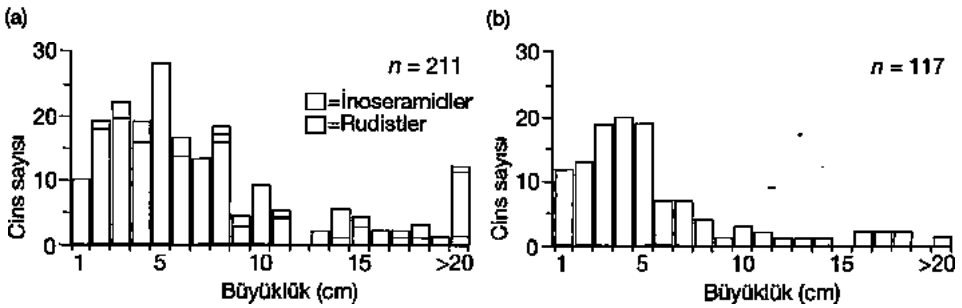
Özet olarak, asit yağmuru, hızla yayılan yangınlar, şiddetli soğuma, karanlıklaşma, dev bir tsunami ve sonraki ekolojik bozulmaların varlığında, hem karasal hem de denizel ortamlar için makul yok etme mekanizmaları bulma sıkıntısı yaşanmaz. Asıl soru şimdi geliyor; yukarıda değinilen nedenlerle, hangi grupların yok olduğunu gösteren herhangi bir model var mıdır? Eğer varsa, bu modeller hangi yok etme mekanizmasının en önemlisi olduğu konusunda bize bir şeyler söylemekte midir?

Yokoluşların Boyutu ve Seçiciliği

Bugün en makul tahminle, tüm türlerin %60 ile %80 arasındaki bir yüzdesi Kretase sonunda yok olmuştur (Jablonski 1991). Ancak, diğer kitlesel yokoluşlarda olduğu gibi, kayıplar, taksonlar veya gruplar arasında eşit olarak dağılmıyordu. Örneğin, omurgalılar arasında çiftyaşamlılar, timsahlar, memeliler ve kaplumbağalar çok az etkilenmişlerdi. Önemli karasal gruplardan olan dinazorlar ve pterozorlar (uçan sürüngenler) ortadan silinmiştir. Keza, ihtiyozorlar, plesiyozorlar ve mosazorlar gibi iri vücutlu denizel sürüngenler ortadan kalkmışlardı. Kıyı kuşları benzeri tek bir kuş takımı hayatta kalmışken (Feduccia 1995; keza bkz. Cooper ve Penny 1997), böcekler gerçekten hiç etkilenmeden kurtulmuşlardır. Denizel omurgasızlardan amonitler ve rudistler (bir istridye grubu) ortadan silinmişlerdir. Denizel planktonlar nadir hale gelmişlerdir ki, mikropaleontologlar K-T sınırına ait bir "plankton hattı" tanımlamaktadırlar. Kuzey Amerika'daki aynı lokalitelerde, karasal bitkilerin %35'ten fazlası yok olmuştur (Schutla ve D'Hondt 1996). K-T sınırının hemen sonrasındaki döneme ait polen ve spor yatakları, bu lokalitelerde belirgin bir "eğrelti piki" göstermektedir. Bu da orman komunitelerinin dramatik olarak azaldığını ve yaygın bir eğrelti varlığı ile yer değiştirdiğine işaret etmektedir (Nichols vd. 1992; Sweet ve Braman 1992).

Yok etme mekanizmaları yönüyle bu veriler neye işaret etmektedir? Geleneksel olarak K-T yokoluşunun, en fazla iri vücutlu hayvanları etkileyen, büyüklüğe göre bir eleme yaptığı varsayılır. Çarpma sonrasında oluşan karanlık bir atmosfer ve bir soğuma periyodu, yüksek besin ihtiyacı nedeniyle büyük hayvan ve bitkileri etkilemiş olmalıdır. Ancak, şimdiye kadar yapılan araştırmalar, yok olma hızı bakımından küçük ve büyük yapılı denizel midye ve salyangoz formları arasında fark olmadığını göstermiştir (Şekil 15.31). Jablonski (1996) ve diğer araştırmacılar, küçük yapılı genç dinazorlar ortadan kalkarken iri olan timsahların hayatta kaldığına işaret etmişlerdir. Omurgalı yokoluşunun seçiciliği henüz çözümlenmemiş bir konudur ve halen önemli bir tartışma ve araştırma alanıdır.

Her ne kadar, bitkilerin yokoluşu ile ilgili çalışmalar ivme kazanmaya devam etmekte ise de, ilginç bir model ortaya çıkmaya başlamaktadır: Kayıplar, Kuzey Amerika'da çok daha şiddetli olmuş gibi görünüyor. Bu durum, oradaki türlerin su sıçrama zonununda bulunmaları nedeniyle olabilir. Peter Shultz ve Steven D'Hondt (1996) göktaşının güney-doğu yönünden yaklaşarak, eğik bir açı ile çarptığını ve madde sıçraması ve ısınmanın öncelikle kuzey ve batı yönünde gerçekleştiğini varsaymışlardır.



Şekil 15.31 K-T sınırındaki ikikapaklı yokoluşları vücut büyüklüğü ile ilişkili değildi İkikapaklı cinslerinin vücut büyüklükleri, histogramın X ekseninde gösterilmiştir. Vücut büyüklüğü her bir cinse dahil edilen türlerin ortalama kabuk uzunlukları kullanılarak hesaplandı; *n* toplam cins sayısını göstermektedir. K-T sınırında yok olan gruplar (a)'da ve hayatta kalanlara (b)'de gösterilmiştir. Rudistler denen oldukça büyük vücutlu olan ikikapaklı grubu, analiz dışında tutulacak olunursa, kurbanlarla hayata kalanlar arasında önemli bir farklılık yoktur (Jablonski ve Raup 1995; keza bkz. Jablonski 1986; 1996). Jablonski ve Raup (1995)'un izni ile basılmıştır. Copyrigth © 1995, American Association for the Advancement of Science.

Özellikle, fosil kayıtların oldukça fazla olması nedeniyle, denizel omurgasızların yokoluşlarındaki seçiciliğin anlaşılmasında bir hayli ilerleme kayıt etmiş durumdayız (Jablonski 1986, 1991). Örneğin, açtığı oyuk içinde veya açıkta bulunsun, kıyıda veya kıyıdan uzakta yaşasın ya da tropik veya kutup enlemlerinde yayılış gösteriyor olsun, K-T sınırında yaşamış bir midye cinsi için bir kurtulma olasılığı yoktu (Raup ve Jablonski 1993; Jablonski ve Raup 1995). Midye ve salyangozlarla ilgili çalışmalardan ortaya çıkan ilginç model, geniş coğrafik yayılışa sahip cinslerin, dar yayılışlı cinslere göre yokoluştan daha az etkilendiğidir (Şekil 15.32). Bu durum, önceki kitlesel yokoluşlar ve Kretase sonunda çarpma öncesi dönemde, midye ve salyangozlar için meydana gelen normal yokoluşlardaki sonuçlarla aynıydı. Bu modeller, hem arkaplan hem de kitlesel yokoluşlar üzerindeki çalışmalardan çıkabilecek en kaba sonuçları yansıtmaktadır.

K-T arasında denizel omurgasızların yokoluşları seçicidir: Coğrafik yayılışları geniş olan cinsler daha iyi hayatta kalmışlardır.

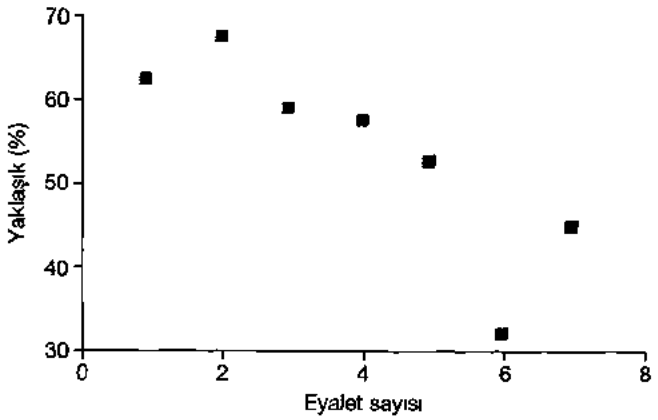
15.5 Son Yokoluşlar: İnsan Meteoriti

Yaygın yokoluşlara olan ilgi, okuldaki çocuktan devlet başkanına kadar her insanın aklını meşgul etmektedir. Ancak, dodo, gezgin güvercin ve Karolayna muhabbet kuşu gibi ünlü örneklere rağmen, özel evrimsel önemi olan herhangi bir olay yaşanmakta mıdır? Yani günümüzde, yoğunluk ve hız yönüyle, Beş Büyük yokoluştaki gibi bir yokoluş olayı yaşıyor veya yaşadığımızı düşünüyor muyuz? Bu soruyu cevaplamak için, son 2000 yıl içinde meydana gelen yokoluşlarla ilgili verileri inceleyeceğiz.

Polinezya Kuş Faunası

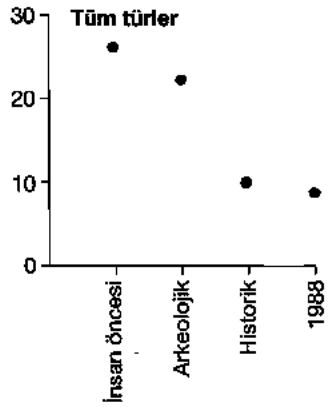
David Steadman (1995), yakın zamanda, kuşlarda önemli bir yokoluşun meydana geldiğini kuvvetle destekleyen kanıtlar topladı. Steadman, adalara insan yerleşiminin bir sonucu olarak, sadece Pasifik'te, son iki milenyumda 2,000 kuş türünün yok edildiğini hesapladı. Günümüzde 9,000'nin biraz üzerinde kuş türü bilindiğinden, Steadman'ın çalışması, Aves (kuşlar) kladının türlerinin %20'sini yakın zamanda yitirdiği anlamına gelmektedir.

Bu sava ilişkin kanıtlar son 20 yılda Stedman, Storrs Olson, Helen James ve arkadaşlarınca, Pasifik adalarında yapılan arkeolojik kazılardan edinilmiştir. Örneğin;



Şekil 15.32 Coğrafik dağılışları geniş olan denizel ikikapaklı cinslerinin K-T sınırında yok olma olasılıkları daha düşüktür Bu grafikte K-T sınırında yok olan ikikapaklı cinslerinin yüzdesi, bu cinslerin yayılış gösterdiği biyocoğrafik eyalet sayısının bir fonksiyonu olarak grafiklenmiştir. (Biyocoğrafik eyaletler benzer fauna ve floralara sahip alanlardır) Kitlesel yokoluş sırasında, lokal cinslerin ortadan kalkması yönünde bir istatistiksel eğilim vardır. Bu modelle ilgili daha fazla bilgi için Jablonski (1986)'ya bakınız. D. Jablonski ve D. M. Raup 1995, Background and Mass Extinction: Alternation of Evolutionary Regimes, copyrigth © 1995, American Association for the Advancement of Science, 268: 389-391'deki Şekil 3'ten, American Association for the Advancement of Science'ın izni ile alınmıştır.

- Yaklaşık 1,500 yıl önce, ilk göçmenlerin Hawaii takım adalarına yerleşmelerinden sonra, bu adalara endemik 60 kuş türü yok olmuştur. Bu kuş türlerinin fosil kayıtlara ilk girişi ateş çukurları, çöp yığınları ve kazı aletleri ile birliktedir (veya sonradır).
- Yeni Zelanda'da, insan yerleşiminden sonra fakat yazının bulunuşundan önce, 44 kuş türü yok olmuştur. Bunlara moas denen, uçamayan, iri yapılı 8 kuş türü de dahildir.
- Tonga Krallığı'ndaki Eua adasında, insan öncesi fosil kayıtlarında temsil edilen 27 karasal kuş türünün 6'sı halen hayattadır.
- Orta Polinezya'nın iyi çalışılmış yedi adasının her birinde (bu adalarda oldukça fazla araştırma yapılmış ve fosil kuş faunasını yeterince örnekleyecek 300'den fazla kemik saptanmıştır), insanların bu adalara göçünden sonra, en azından 20 endemik kuş türü veya populasyonunu ortadan kalkmıştır.



Şekil 15.33 Eua adasında orman kuşlarının yokoluşu Bu grafik, güney Pasifik'teki bir adada bulunan dört farklı döneme ait kuş türleri sayısını göstermektedir. Yatay eksendeki "Arkeolojik" değişkeni Avrupalıların buraya yerleşiminden önceki ("Historik") kültürel verileri göstermektedir. Steadman (1995)'in izni ile basılmıştır. Copyrigth © 1995, American Association for the Advancement of Science.

Toplam kayıplar şaşırtıcıdır. En iyi çalışılmış bölgelerden edinilen verilere dayanarak yaptığı tahminde Steadman, 800 büyük Okyanusya adasının her birinde en az 10 tür veya populasyonun kayıp olduğunu savunmuştur. Bu tahmin, muhtemelen, çok iyimser bir tahmindir (bkz. Balmford 1996). Örneğin ormanlarda yaşayan, küçük ve uçamayan kuşlar olan su tavuklarını ele alalım. Endemik türlerin dörtte biri, en azından 50 karasal kuşun kemiklerini ortaya çıkaracak yeterlilikte çalışılmış olunan 19 adanın her birindeki fosil kayıtlardan saptanmıştır. Çalışılmış bölgelerden edinilen veriler, 2 000 su tavuğu türünün var olmuş olabileceğine işaret etmektedir. Fakat, Okyanusya'da 4 tür kalmıştır. Steadman (1995;1127)'in belirttiği gibi, "Kuşlarda türleşmenin en harikulade örneklerinden birisi için sadece kemikler kanıt olarak kalmıştır".

Kazılarda, insan nedenli yokoluş için birçok faktör ortaya konulmuştur (Olson ve James 1982; James vd. 1987; Steadman 1995). Örneğin, Hawaii'de ateşte yanmış kuş kemikleri bulunmuştur. Bu bulgular, doğrudan insan tarafından avlanmaya işaret etmektedir. İnsan kaynaklı yataklarda domuz, köpek ve sıçan kalıntılarının bulunması, bu hayvanların kolonicilerce taşındığına işaret etmektedir. Dünya'daki adaların çoğu, insan ulaşımından önce memeli avcılardan yoksun olduğundan, sıçan ve köpeklerin buralara taşınması, yere yuva yapan kuşlar ve su tavukları gibi uçuşun evrimleşmediği gruplar için yok etme potansiyeli oluşturmaktaydı. Habitat tahribi diğer bir faktör olmuştur. Hawaii'ye giden ilk Avrupa'lı ziyaretçilerin kayıtları, kesme ve yakma veya taro (kulkas bitkisi) tarımı için düzenli sulama nedeniyle, 1700'lü yıllardan önce, Hawaii'de düşük rakımlı yerlerdeki ormanların ortadan kalktığına işaret etmektedir.

Arkeolojik kanıtlar insanların Pasifik adalarında en azından 2000 kuş türünün yokoluşundan sorumlu olduğunu göstermektedir.

İnsanın yok edici bir neden olduğu hipotezini kontrol etmek için, Stedman Galapagos takım adalarını önermektedir. Galapagoslarda, 1535'lere kadar düzenli insan yerleşimi yoktu ve de 1800'lere kadar küçük bir insan populasyona sahipti. Bu takımın en büyük beş adasında çok sayıda arkeolojik ve paleontolojik çalışma yapılmıştır: Kazılarda, 500 000'den fazla omurgalı kemiği bulunmuştur. Zengin fosil kayıtları, insanın varışından önceki 4000-8000 yılları arasında, yalnızca üç populasyonun yok olduğunu göstermektedir. Ancak, insanın bu adalara varmasından sona 20'den fazla takson elimine olmuştur.

Kitlesel Bir Yokoluş Olayı Yolda mıdır?

Polinezya kuşlarına ilişkin, yakın zamana ait veriler etkileyici (ve de cesaret kırıcı) olsa da, yoğunluk ve coğrafik genişlik bakımından, %50 ile %90 tür kaybının olduğu Beş Büyük yokoluşa yakın bile değildir. Peki, daha yakın zamanlardaki yokoluş oranı nedir? Tablo 15.1'deki veriler, yalnızca 1600'lü yıllardan beri kayıt edilen

mütevazi yokoluş sayı ve oranlarına işaret etmektedir. Meydana gelmekte olan bir kitlesel yokoluşa olan ilgi abartılı mıdır?

Bu soruyu cevaplarken, Tablo 15.1 de gösterilen kayıpların büyük çoğunluğunun adalarda meydana geldiğini bilmek önemlidir. Diğer taraftan, bu ada yokoluşları genellikle buralara sonradan taşınan avcılar ve rekabetçiler nedeniyledir. Yabancı türlerin yeni habitatlara taşınması süreci muhtemelen üst noktaya ulaşmıştır ve bu durum gelecekte daha az önemli olacaktır.

Aslında şimdiki ilgi, farklı yokoluş ajanlarına (insan populasyonlarının genişlemesine bağlı olarak habitat kayıpları) yoğunlaşma şeklindedir. Şimdiki insan populasyonu 6 milyar civarındadır ve yılda %1.6 lık bir hızla artmaktadır. Eğer artış bu hızla devam edecek olursa, yaklaşık 40 yılda insan populasyonu ikiye katlanacaktır (Cohen 1995). Bu demektirki yeni bir yokoluş ajanı ortaya çıkmıştır ve insan populasyonu azalmadıkça bu ajanın şiddeti artacaktır.

Türler Hangi Hızda Yok Olmaktadır?

Bir kitlesel yokoluş ajanı olarak, 'insan meteoritinin çarpması' ile oluşturulmuş habitat kaybını ortaya koymak için kullanılabilecek verilere sahip miyiz? Bir yaklaşım (bkz. Simith vd. 1993a), çok yakın geçmişte meydana gelmiş olan yokoluşlara bak-

Tablo 15.1 Son 400 yılda yokoluş olayları

Verileri derleyen Simith vd. (1993a), bu verilerin dikkatle yorumlanması gerektiğine işaret etmektedir. Burada verilen rakamlar, kuş ve memeli gibi iyi çalışılmış gruplar için daha kesin iken, böcekler ve bitkiler gibi çok az çalışılmış gruplar için tahmin edilenden çok daha kaba verilerdir. "Tehdit altındaki türler" kategorisi Uluslararası Doğayı Koruma Birliği (IUCN) tarafından yokolmuş, tehlikede (şimdiki eğilimleri devam ettiğinde muhtemelen yok olacak olan türler) veya hassas (şimdiki eğilimleri devam ettiğinde muhtemelen tehlikede türler statüsüne düşecek olan türler) statülerindeki türlerin tümünü kapsadığına dikkat edin.

	1600'den beri yok olduğu belgelenen tür sayısı	Tehlikede olan tür sayısı	Yaklaşık olarak halen hayatta olan tür sayısı	Yokoluş yüzdesi	Tehlikede olanların yüzdesi
Hayvanlar					
Yumuşakçalar	191	354	10^5	0,2	0,4
Kabuklular	4	126	4×10^3	0,01	3
Böcekler	61	873	10^6	0,005	0,07
Omurgalılar	229	2 212	$4,7 \times 10^4$	0,5	5
Balıklar	29	452	$2,4 \times 10^4$	0,1	2
Çift yaşamlılar	2	59	3×10^3	0,07	2
Sürüngenler	23	167	6×10^3	0,4	3
Kuşlar	116	1 029	$9,5 \times 10^3$	1	11
Memeliler	59	505	$4,5 \times 10^3$	1	11
Taplam	485	3 565	$1,4 \times 10^6$	0,04	0,3
Bitkiler					
Açık tohumlular	2	242	758	0,3	32
Çift çenekliler	120	17 474	$1,9 \times 10^5$	0,2	9
Tek çenekliler	462	4 421	$5,2 \times 10^4$	0,2	9
Palmiyeler	4	925	2820	0,1	33
Toplam	584	22 137	$2,4 \times 10^5$	0,3	9

maktadır. Yakın zaman yokoluşları, Tablo 15.1'de verilen yokoluşlardan farklı olarak, büyük bir olasılıkla habitat tahribine bağlı olarak gerçekleşmiştir. Örneğin, 1986 ile 1990 yılları arasında 15 omurgalı türü resmi yokolmuş türler listesine eklenmiştir. Eğer bu oran gelecekte devam edecek olursa, şimdiye kadar tanımlanmış olan 45 000 omurgalı türünün yarısının yok olması sadece 7000 yıl alacaktır. Eğer aynı yok olma oranı diğer taksonomik gruplarda da yaşanacak olursa, bu yokoluş, büyüklük bakımından açıkça Beş Büyük yokoluştakilerine denk kitlesel bir yokoluş olayı olacaktır. Ancak, bu kaba bir tahmindir. Habitat kaybı öncelikle nadir ve lokal türleri elimine edecektir. Habitat tahribi artmaya devam edecek olursa, gerçek, tür kaybının 'dört yılda 15 tür kaybı' şeklindeki bir orandan çok daha yüksek olacağını göstermektedir.

Robert May ve arkadaşları (1995) şimdiki yokoluş oranlarını tahmin etmede kullanılacak üç ek yaklaşım önerdiler:

- Farklı ortamlarda, hektar başına bulunan tür sayısını, uydu fotoğrafları yardımı ile hesaplanan habitat kayıp oranı ile çarpın.
- Koruma gruplarınca tutulan listelerden, 'tehdit altında' statüsünden 'tehlike altında' statüsüne ve oradan da 'yokolmuş' statüsüne değişen türlerin oranını hesaplayın.
- Şimdiki listelerde 'tehdit altında' veya 'tehlike altında' diye nitelenen türlerin önümüzdeki 100 veya 200 yıl içinde yok olacağını varsayın.

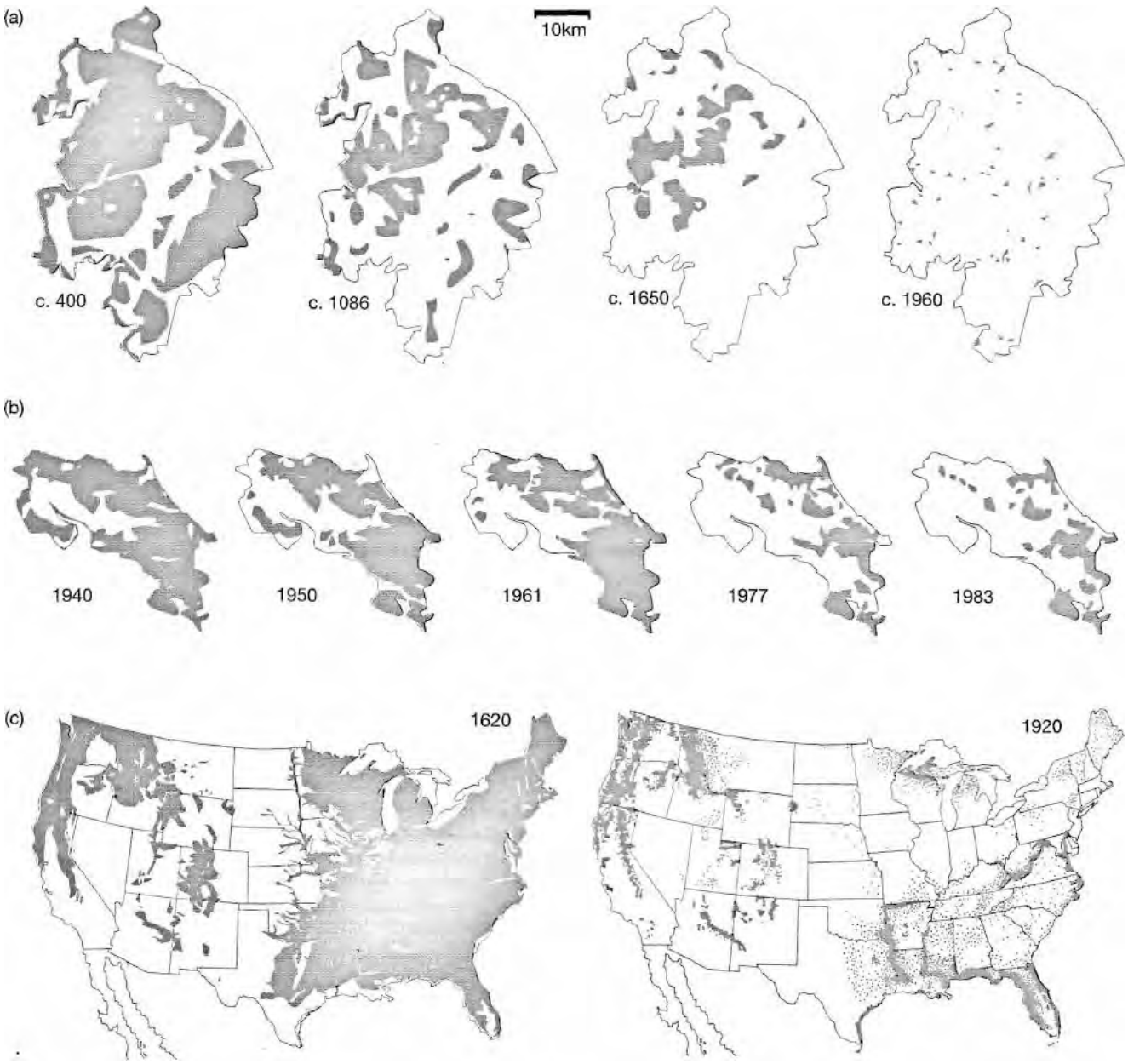
Şimdiki yokoluş oranını tahmin etme ile ilgili olan tüm bu yaklaşımlar, şimdi meydana gelen yokoluşların normal ya da arkaplan yokoluş oranlarının 100 ile 1000 katı kadar olduğunu göstermektedir (keza bkz. Smith vd. 1993a; 1993b; Pimm vd 1995). Eğer habitat tahribatı şimdiki hızla devam edecek olursa, gelecek asırlar veya milenyumlar, fosil kayıtlarda görülen Beş Büyük yokoluş ile aynı derecede bir kitlesel yokoluş görecektir.

En Acil Problem Nerede?

Biyologlar, 1600 ile 1993 yılları arasında 486 hayvan türü ve 600 bitki türünün yokoluşunu gözlediler (Smith vd. 1993b). Bu yokoluşların çoğu Kuzey Amerika, Karayipler, Avustralasya (Asya-Avustralya arası adalar) ve diğer Pasifik Okyanusu adalarında gerçekleşti. Habitat tahribi birçok türü riske sokacak biçimde, dünyanın her tarafından şahlanmış durumdadır (Şekil 15.34). Örneğin, Nature Conservancy'nin 1996 yılına ait bir raporuna (Stein ve Chipley 1996) göre, Amerika'daki tüm hayvan ve bitki türlerinin yaklaşık üçte biri tehdit altındadır (Şekil 15.35). Amerika Birleşik Devletleri'nde en fazla risk altında olan taksonlar tatlısu midyeleri, karidesler, çiftyaşamlılar, Pasifik salmonu gibi ekonomik önemi olan türlerin dahil olduğu tatlısu balıklarıdır. Kuzey Amerika'da, 1900'dan beri, bu tatlısu hayvan türlerinin 123'ü yok olmuştur, ki bu oran on yıl için %4 kadardır (Ricciardi ve Rasmussen 1999).

Kuzey Amerika tatlısu hayvanlarının bu kayıp hızı, tropik ormanlardaki tüm türlerin yüzeysel yokoluş oranına benzese de, yine de tropiklerdeki problem daha acildir. Tropik ormanlar, iki nedenle daha önemlidir:

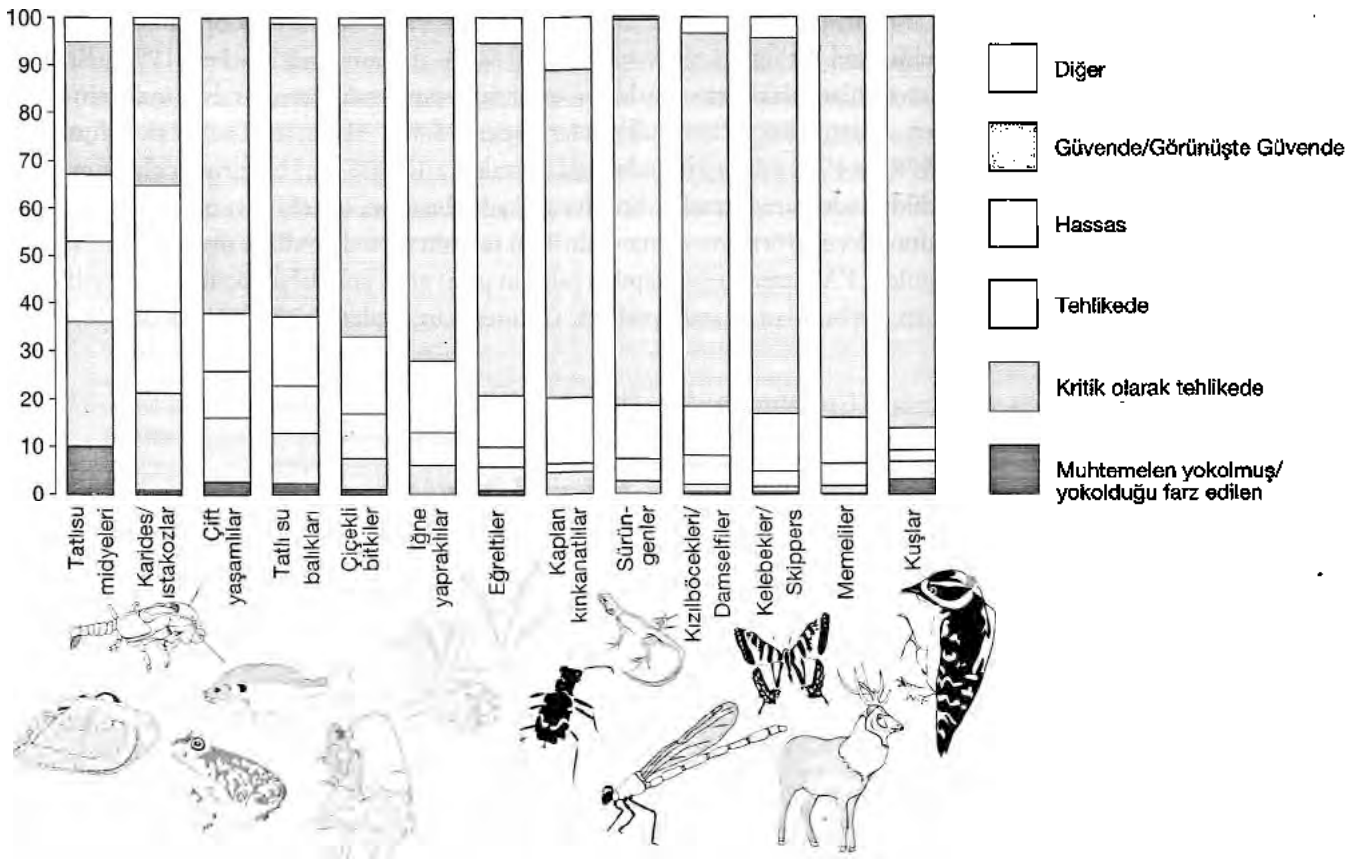
- Tropik ormanlar tür çeşitliliği itibarıyla son derece zengindir. E.O. Wilson (1988), bir seferinde, Peru'daki bir yağmur ormanında, tek bir ağaç üzerinde 26 farklı cinse ait 43 karınca türü saydığını bildirmiştir. Bu sayı, yaklaşık olarak İngiliz adalarındaki tüm karınca faunasına denktir. Peter Ashton, Borneo'daki yağmur ormanlarında, birer hektarlık on örnekleme alanından 700 farklı ağaç türü bulmuştur. Bu sayı, Kuzey Amerika'nın tümünde bulunan ağaç türü sayısı ile ay-



Şekil 15.34 İngiltere, Kosta Rika ve Birleşik Devletlerde ormansızlaşma Her bir harita seti, süreç içerisinde doğal ormanlarla kaplı karasal ortamların kompozisyonlarındaki değişimleri göstermektedir. (a) Warwickshire, İngiltere, 400-1960. (b) Kosta Rika, 1940-1983. (c) Amerika Birleşik Devletleri 1620-1920. Dobson (1996)'dan. © Scientific American Library. W. H. Freeman'ın izni ile kullanılmıştır. (c) Bileşik Devletlerin 1920 yılı haritası üzerindeki her bir nokta 10,100 hektara işaret etmektedir. M. Williams tarafından hazırlanan, *Americans and Their Forests*'dan alınmıştır. Copyrigth © 1989, Cambridge University Press.

nıdır. Koniferler, semenderler ve yaprak bitleri hariç, yaşam ağacının iyi çalışılmış soy hatları, en yüksek sayı tropiklerde olmak kaydıyla, çeşitlilik bakımından enlemlere göre bir dağılış göstermektedirler. Bunun neden böyle olduğu açık olmasa da (Ehrlich ve Wilson 1991), sonuçlar çarpıcıdır. Tropik ormanlar, dünyadaki karaların %7'den daha az bir kısmını oluşturur, ancak bitki ve hayvan türlerinin en az yarısını barındırmaktadırlar.

- Tropik yağmur ormanları şimdi daha fazla tehlike altındadır. Kuzey yarımküredeki tropik olmayan birçok habitat, keza okyanus adaları, yüz yıllardan beri devamlı olarak, yüksek yoğunlukta insan populasyonlarının işgalinde olmuşlardır. Bunun sonucu olarak, bu tropik olmayan habitatlar zaten birçok yokoluş yaşamışlardır. Andrew Balmford (1996) yoğun işgalin (insan yerleşiminin) uzun sü-

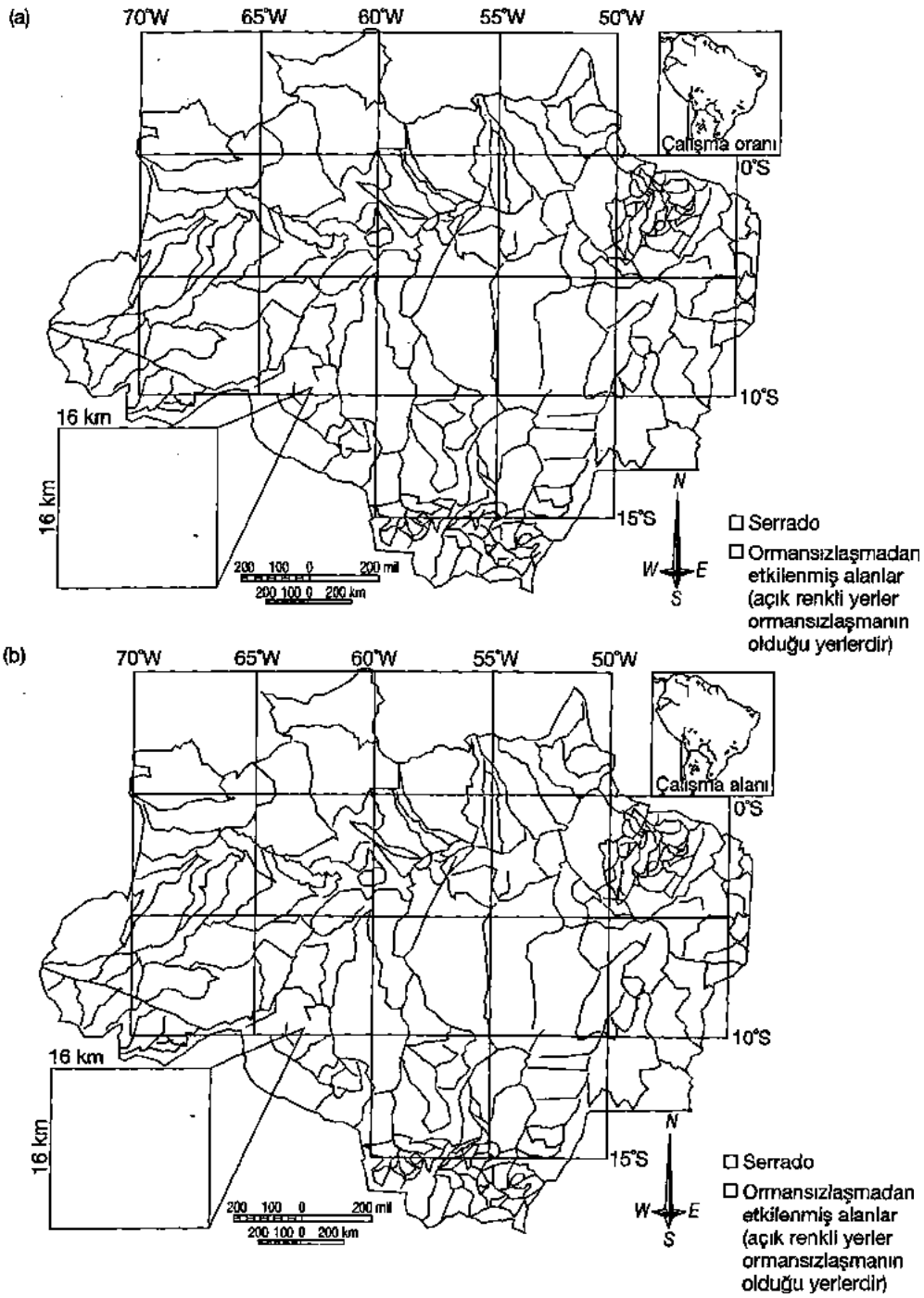


Şekil 15.35 Amerika Birleşik Devletlerinde türlerin statüleri Her bir bar, her bir organizma grubu için türlerin altı statü kategorisindeki (güvende kategorisinden muhtemelen yokolmuş veya yok olduğunu kabul edilen kategori arasında değişen) dağılışını göstermektedir. Nature Concervation raporunda (Stein ve Chipley 1996), eğer bir tür 5 veya daha az populasyon veya 1000 den daha az bireye sahipse kritik olarak tehlikede tür olarak kabul edilmektedir. Tehlikede türler, 6 ile 20 kadar populasyona ya da 1001 ile 3000 arası bireye sahip türlerdir. Hassas türler nadirdir, ancak daha büyük populasyonlara sahiptir. Stein ve Chipley (1996) ve Dicke (1996)'dan. *The New York Times*, January 2, 1996, B8'den alınmıştır. Copyrigth © 1996, The New York Times Co., izin alınarak basılmıştır.

reli tarihi, Pliyosen ve Pleistosen buzul devirleri sırasında yaşanan yokoluşlarla birlikte düşünüldüğünde, tropik olmayan biyomların bir "yok olma süzgecinden" geçtiğini ileri sürmüştür. Günümüzde bu bölgelerde yaşayan bitki ve hayvan komunitelerinin, devam etmekte olan 'insan çarpması' itibarıyla, nispeten esnek (töleranslı) olmaları beklenir. Bunun aksine, tropiklerdeki birçok bölge, yakın tarihte nispeten daha az insan etkisinde maruz kalmış ve Pleistosen'de yaşanan buzullaşma ve deniz seviyesi değişimlerince daha az etkilenmiştir. Fakat, şimdilerde tropikler, insan populasyonlarındaki en yüksek büyüme ve habitat kaybı oranlarını yaşamaktadır.

Bu ormanların maruz kaldığı tehdit vahim düzeydedir. Birleşmiş Milletler Gıda ve Tarım Orgütü (FAO)'ne göre, 1980 ve 1990 yılları arasında tropik orman kaybı, yaklaşık olarak yıllık 154 000 km^2 dir ve bunun yaklaşık yarısı tropik Amerika'da meydana gelmektedir (Laurance 1990). Ayrıca, yılda 56 000 km^2 lik bir alan kısmen tahrip edilmiş, fakat tamamen yok edilmemiştir. Tropik Asya'nın toplam orman alanı nispeten dar olduğundan, kıtadaki tropik orman alanlarının, aynı dönemdeki oransal tahribi özellikle yüksek olmuştur: Orman kaybı Asya'da yılda %1,1 civarında iken Afrika ve Amerika kıtalarında %0,7 civarındadır (Laurance 1999).

Brezilya Amozonları, Dünya'daki en geniş ve devamlı tropik ormanıdır ve bu nedenle özel bir ilgi görmektedir. David Skole ve Compton Tucker (1993), Brezilya Amozonlarındaki ormansızlaşma oranını hesaplamak için, Landsat uydu sisteminden alınan fotoğrafları kullandılar (Şekil 15.36). Skole ve Tucker'in çalışmaları, 1978 ile 1988 yılları arasında, yılda ortalama 15 000 km^2 bir orman alanının kayıp edildiğinde işaret etmektedir. Her ne kadar bu oran, önceki bazı orman tahrip oranı tahminlerine (örneğin orman tahribini tahmin etmede indirek ortalama olarak kullanılan, FAO tarafından yapılan tahmin gibi) göre çok daha küçük olsa da yıllık orman kaybı, alan olarak yaklaşık Connecticut eyaleti büyüklüğündedir. Skole ve



Şekil 15.36 Brezilya Amazonlarında ormansızlaşma
Skole ve Tucker (1993), Brezilya Amazonlarında orman, cerrado (cerrado, tropik savanalar için kullanılan seyrek ağaçlı çayırlık anlamına gelen bir terimdir) ve sucul habitatların yokoluş hızını hesaplamak için uydu görüntülerini kullandılar. Üstteki harita 1978'de, alttaki harita 1988'de çekilen uydu fotoğrafları yardımı ile hazırlanmıştır. Ormansızlaşmanın, Amazonların güney ve doğu kenarı ve Amazon nehri gibi ana taşıma koridoru boyunca en yoğun şiddete olduğuna dikkat ediniz. Skole ve Tucker (1993)'dan izin alınarak basılmıştır. Copyrigth © 1993, American Association for the Advancement of Science.

Tucker, keza her yıl bu miktarın iki katı kadar alanın kenar etkisi ile olumsuz etkilendiğini ileri sürmüşlerdir. İnsan eliyle açılmış alanların yakınında bulunan, ağaçlandırılmış bölgeler dramatik değişimler geçirmektedir: ışık oranı artar, toprak kuraklaşır, günlük ısı dalgalanması belirgin olarak artar, evcil çiftlik hayvanları zarar verir ve insan kaynaklı avlanma baskısı yükselir. Skole ve Tucker (1993: 1909) "Biyolojik çeşitlilik için işaretlerin cesaret verici olmadığını" belirtirler.

Özet

En etkili fosilleşmeler baskı, iz, kalıp, dökme ve permineralize fosilleşmelerdir. Bu süreçler organik kalıntının suya doymuş sedimanlara hızlı bir şekilde gömülmesine bağlı olduğundan, fosil kayıtlar içerisinde ova veya sığ denizel ortamlarda yaşayan sert kısımlı organizmaların fosilleri baskındır. Yeni fosil bulgular ve daha kesin yaş saptama teknikleri sayesinde yeryüzünde yaşamın jeolojik kayıtlarına ilişkin veriler sürekli güçlenmektedir.

Kambriyen patlaması, her ne kadar bu olaylar önceden Proterozoyik'te birbirlerinden ayrılmış olan hayvansal soy hatlarında bağımsız olarak gerçekleşmişse de, hayvanlarda vücut yapısında ani bir çeşitliliğin görülmesi ve sığ denizel kommunitelerdeki ekolojik nişlerin doldurulması ile karakterizedir. Kambriyen patlaması, Fanerozoyik'teki morfolojik komplekslik artışı ve çeşitliliği ile karakterize olan, en mükemmel bir dizi uyumsal açılımın ta kendisidir. Uyumsal açılımlar ekolojik fırsatlar, kilit role sahip uyumlar veya yeni bir habitatı işgal etme ya da kitlesel bir yokoluş yaşama gibi şans eseri olaylarca tetiklenebilir.

Uzun süreli durağanlık evrimsel geçmişteki diğer önemli bir modeldir. Durağanlıkların türleşmelerle bağlantılı ani değişimlerle sonlanması evrimleşmenin en genel modeli olabilir ve bu bazı taksonomik gruplarda evrimleşen morfolojik yeniliklerin çoğunun esas olarak türleşmeyi tetikleyen olaylarla bağlantılı olarak ortaya çıktığına işaret etmektedir.

Yeni taksonların ve yeni morfolojik özelliklerin yaşayacakları sonuç yokoluştur. En şiddetli beş yokoluş kitlesel yokoluşlar olarak adlandırılmış ve genelde arkaplan yokoluşlarından ayrı olarak tanımlanmıştır. Örneğin, Meksika'nın Yucatan eyaleti yakınından Dünya'ya çarpan bir göktaşı K-T yokoluşuna neden olmuştur. Hem arkaplan hem de kitlesel yokoluşlar sırasında, coğrafik yayılışları geniş olan türlerin yok olma olasılığı daha düşüktür.

Son zamanlarda, Polinezya adalarında kuş türlerinin kaybına ilişkin önemli bir yokoluş ortaya konmuştur. Bu yokoluş çok dramatik olsa da, kitlesel bir yokoluşun meydana geldiğini söylemek için çok lokaldir. Fakat, hızlı habitat kaybı nedeniyle oluşan tür kaybının şimdiki oranları kitlesel bir yokoluşun başlamış olduğunu göstermektedir.

Sorular

1. Belirli bir döneme ait (sözgelimi 230 milyon yıl) karasal fosiller, yamalar şeklinde farklı alanlara dağılmışlardır. Bu fosiller, bir kıtada devamlı ince bir tabaka şeklinde düzenli dağılma yerine, çoğunlukla dar bir şerit veya birkaç mil genişliğinde çukurluklar şeklindedir. Fosiller neden böyle dağılmışlardır?
2. Mezozoyik kuşlarına ait fosillerin çoğu dalıcı kuşlara aittir. Görece az sayıda karasal kuş türü fosili bilinmektedir. Bu, Mezozoyik kuşlarının çoğunun gerçekten dalıcı kuşlar olduğu anlamına gelir mi? Çıkarsamanızı açıklayınız.
3. Yaygın olarak, kapalı tohumlu bitkilerin açık tohumlara olan rekabet üstünlüğü nedeniyle çeşitlendiğine inanılır. Ancak, neyin açık tohumlara üstünlük verdiği açık değildir. Bazı hipotezler şunlardır; (1) açık tohumlular daha iyi tozlaşma metotlarına sahip olabilirler, (2) açık tohumlular daha iyi bir su taşıma metoduna sahiptirler ve (3) açık tohumlular daha etkili yapraklara sahiptirler ve daha hızlı büyürler. Bu teorileri sınayabilecek deneyleri kısaca tanımlayınız (*Amborella* gibi ilkel formlar dahil, kapalı tohumlular halen yaşamaktadır ve deneylerde kullanılabileceğini unutmayın).
4. Pleistosen'de, Kuzey Amerika'nın batısında yeni bir aslan türünün kademeli bir değişimle ortaya çıktığını ve hızla Kuzey Amerika'nın doğusuna göç ettiğini varsayın. Şimdi, sadece doğudan iyi fosillere sahip olan bir paleontolog olduğunuzu düşünün. Bu durumda, sizce, yeni aslan türü

kademeli değişimle mi yoksa ani olarak mı ortaya çıkmıştır? Bu Pleistosen aslanının, sonlu denge ile mi yoksa kademeli değişimle mi evrimleştiğine karar vermek için başka hangi verilere ihtiyaç duyardınız?

5. K-T yokoluşunun gizemlerinden biri (birçok gizemi vardır) amonit ve nautiloidlerin yaşam öyküsüdür. Bunlar, açık sucul ortamlarda yaşayan yüzücü, bölmeli kabukları olan yumuşakçalardı. Amonitler, K-T yokoluşu sırasında yok oldular, ancak bazı nautiloidler hayatta kaldılar. Bu iki grup farklı üreme stratejilerine sahiplerdi. Amonitlerin her yıl okyanus yüzeyine yakın beslenen, hızla büyüyen ve serbest yüzen çok sayıda, yavru verdikleri düşünülmektedir. Aksine, bir nautilus dişisi her yıl sadece birkaç iri yumurta üretir ve bu yumurtalar küçük ve yavaş büyüyen bir nautilus verene kadar derinlerde bir yıl kadar hareketsiz bekler. Bu üreme stratejileri farkına dayalı olarak, bir göktaşı çarpması sırasında neden amonitlerin değil de nautiloidlerin hayatta kalmış olabileceklerine ilişkin olası bir hipotez önerin. Amonit ve nautiloidlerin biyolojisi ve evrimsel geçmişi ile ilgili daha kapsamlı tartışmalar için şu literatürü inceleyin.

   Ward, P. 1992. *On Methuselah's Trail: Living Fossils and the Great Extinctions*. New York: W.H. Freeman & Co.

6. Fransa ve İspanya'nın özellikle Biscay sahilleri, iyi korunmuş K-T tabakalarına sahiptir. Her ne kadar bu sahiller iki farklı araştırma grubunca uzun yıllar çalışılmışsa da, 20. yüz yılın sonlarına kadar, K-T sınırı civarına ait iyi amonit örnekleri bulunamamıştır. Bu araştırma gruplarında yer alan paleontologlar, iyi amonit örneklerinin yalnızca sınırlı araştırma süresi ve sınırlı eleman sayısı nedeniyle bulunamamış olabileceğini biliyorlardı. Bu sınırlı örnekleme, amonit yokoluşunun gerçekte olandan daha erken veya daha geç olduğuna işaret sayılabilir mi? Eğer amonitler yaygın olmuş olsalardı, bu durum amonit fosillerini bulma şansını ve amonit yokoluşunun meydana geliş zamanının belirlenmesini nasıl etkilerdi? Peki, amonit fosilleri daha nadir olmuş olsaydı bu hususlarda neler söylenebilirdi?

   Biscay sahilinde, 1980'lerin sonlarında, bir paleontoloji toplantısı yapıldı ve paleontologların çoğu K-T sınırına ait meşhur tabakaları görmek için bir gezi yaptılar. Biscay araştırma timlerinden birisinin lideri, bunu bir fırsat bilerek, K-T sınırına yakın en iyi amonit fosili için bir ödül önerdi. Paleontologlar etrafa yayıldılar ve kayaları taramaya başladılar ve sadece birkaç saatlik bir araştırmadan sonra, bir kişi güzel bir amonit buldu (ve ödülü istedi). Bu öykü, belli yokoluş zamanları üzerinde araştırma çabalarının etkisi hakkında nelere işaret etmektedir? Fosil keşiflerinin ilginçliklerini dikkate alarak, kitlesel yokoluşların, fosil kayıtlarda her zaman açık olarak görülebileceğini düşünüyor musunuz? Ya da kitlesel yokoluşlar (gerçekten eş zamanlı olarak meydana gelmiş olsalar bile) bir zamana mı yayılacaklardır? Daha fazla bilgi için bakınız

   Raup, D. M. 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology 17: 37–48.*

   Marshall, C. R. and P. D. Ward. 1996. Sudden and gradual extinctions in the latest Cretaceous of western European Tethys. *Science* 274: 1360–1363.

7. Gregory Retallack, 1996'da Permiyen sonu yokoluşu ile yaşıt bir şoklanmış kuvars kristali bulduğunu bildirdi. Bu bulgu ne ifade eder? Diğer jeologlar, bu tabakalarda hiç kimsenin yüksek konsantrasyonda iridyuma ilişkin hiçbir kanıt bulamadığına (çok sayıda araştırmaya rağmen) işaret etmektedirler. İridyumun bulunmamasının anlamı nedir?

8. Bir arkadaşınızla yokoluşlar hakkında konuştuğunuzu farz edin ve son birkaç bin yılda insanların binlerce yokoluşa neden olduğunun bilindiğine değiniyorsunuz. Arkadaşınız cevap veriyor: "O halde? Yokoluş doğaldır. Türler her zaman yok olur. Dolayısıyla, bu gerçekten hakkında kaygılanacak bir şey değildir". Arkadaşınız yokoluşların doğal olduğu konusunda haklı mıdır? Şimdiki yokoluş hızı tipik midir? Arkadaşınız, yokoluşlar doğal ise Dünya'daki dominant yaşam formları için bir problem olmadığı konusunda haklı mıdır?

Kaynak Araştırması

9. Sonlu denge teorisi ortaya atıldığı 25 yıl öncesinden bu yana şiddetle tartışılmıştır. Bilimsel bir tartışmanın nasıl tasarlanmaya başlandığı ve süreç içinde teorilerin nasıl geliştiğini anlamak için bakınız:

   Eldredge, N., S. J. Gould, J. A. Coyne, and B. Charlesworth. 1997. On punctuated equilibria. *Science* 276: 338–341.

   Teoriye ve teorinin sınanmasına ilişkin en yeni bir paleontolojik perspektif için bakınız:

   Jackson, J. B. C., and A. H. Cheetham. 1999. Tempo and mode of speciation in the sea. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 72–77.

10. Neden tropikler tür çeşitliliği bakımından oldukça zengindir? Yıllardır bir dizi hipotez önerilmiştir, fakat kaba bir sonuç bile elde edilememiştir. Bu soruya ilişkin son çalışmalar için aşağıdaki makaleleri inceleyiniz:

    Fjeldså, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and

implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 3: 207–226.

Gaston, K. J. 1996. Biodiversity—latitudinal gradients. *Progress in Physical Geography* 20: 466–476.

Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 1996. The tropics as a museum of biological diversity: An analysis of the New World avifauna. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 263: 63–68.

Blackburn, T. M., and K. J. Gaston. 1997. The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *Evolutionary Ecology* 11: 195–204.

Kaynaklar

Aguinaldo, A. M. A., J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff, and J. A. Lake. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods, and other moulting animals. *Nature* 387: 489–493.

Alvarez, L. W., W. Alvarez, F. Asaro, and H. V. Michel. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous–Tertiary extinction. *Science* 208: 1095–1108.

Alvarez, W., F. Asaro, and A. Montanari. 1990. Iridium profile for 10 million years across the Cretaceous–Tertiary boundary at Gubbio (Italy). *Science* 250: 1700–1702.

Alvarez, W., P. Claeys, and S. W. Kieffer. 1995. Emplacement of Cretaceous–Tertiary boundary shocked quartz from Chicxulub crater. *Science* 269: 930–935.

Avise, J. C., W. S. Nelson, and H. Sugita. 1994. A speciational history of "living fossils:" Molecular evolutionary patterns in horseshoe crabs. *Evolution* 48: 1986–2001.

Ayala, F. J., A. Rzhetsky, and F. J. Ayala. 1998. Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 606–611.

Balmford, A. 1996. Extinction filters and current resilience: The significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 193–196.

Barton, N. H., and B. Charlesworth. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 133–164.

Bateman, R. M., P. R. Crane, W. A. DiMichele, P. R. Kenrick, N. P. Rowe, T. Speck, and W. E. Stein. 1998. Early evolution of land plants: Phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 263–292.

Bengtson, S. 1998. Animal embryos in deep time. *Nature* 391: 529–530.

Bengtson, S., and Y. Zhao. 1992. Predatorial borings in Late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science* 257: 367–369.

Benton, M. J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268: 52–58.

Bourgeois, J., T. A. Hansen, P. L. Wiberg, and E. G. Kauffman. 1988. A tsunami deposit at the Cretaceous–Tertiary boundary in Texas. *Science* 241: 567–570.

Briggs, D. E. G. 1991. Extraordinary fossils. *American Scientist* 79: 130–141.

Briggs, D. E. G., R. A. Fortey, and M. A. Wills. 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science* 256: 1670–1673.

Brown, K. S. 1999. Deep Green rewrites evolutionary history of plants. *Science* 285: 990–991.

Budd, G. E. 1996. The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem-group. *Lethaia* 29: 1–14.

Butterfield, N. J. 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale [British Columbia, Canada] fossil *Wiwaxia corrugata* (Matthew) and its relationship to the polychaete *Canadia spinosa* Walcott. *Paleobiology* 16: 287–303.

Cheetham, A. H. 1986. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology* 12: 190–202.

Cohen, J. E. 1995. Population growth and earth's human carrying capacity. *Science* 269: 341–346.

Conway Morris, S. 1989. Burgess shale faunas and the Cambrian explosion. *Science* 246: 339–346.

Conway Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* 361: 219–225.

Conway Morris, S. 1995. Ecology in deep time. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 290–294.

Conway Morris, S. 1998a. Early metazoan evolution: Reconciling paelontology and molecular biology. *American Zoologist* 38: 867–877.

Conway Morris, S. 1998b. *The Crucible of Creation*. Oxford: Oxford University Press.

Cooper, A., and D. Penny. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous–Tertiary boundary: Molecular evidence. *Science* 275: 1109–1113.

Cunningham, C. W., N. W. Blackstone, and L. W. Buss. 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. *Nature* 355: 539–542.

Davidson, E. H., K. J. Peterson, and R. A. Cameron. 1995. Origin of bilaterian body plans: Evolution of developmental regulatory mechanisms. *Science* 270: 1319–1325.

Darwin, C. 1859. *The Origin of Species*. London: John Murray.

De Rosa, R., J. K. Grenier, T. Andreeva, C. E. Cook, A. Adoutte, M. Akam, S. B. Carroll, and G. Balavoine. 1999. *Hox* genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature 399*: 772–776.

Dicke, W. 1996. Numerous U.S. plant and freshwater species found in peril. *The New York Times*, January 2: B8.

Dobson, A. P. 1996. *Conservation and Biodiversity*. Scientific American Library, distributed by W. H. Freeman and Company, New York.

Ehrlich, P. R., and E. O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: Science and policy. *Science* 253: 758–762.

Eldredge, N. 1984. Simpson's inverse: Bradytely and the phenomenon of living fossils. In N. Eldredge and S. M. Stanley, eds. *Living Fossils*. Berlin: Springer-Verlag, 272–277.

Eldredge, N., and S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In T. J. M. Schopf, ed. *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Company, 82–115.

Eldredge, N., S. J. Gould, J. A. Coyne, and B. Charlesworth. 1997. On punctuated equilibria. *Science* 276: 338–341.

Erwin, D. H. 1989a. Molecular clocks, molecular phylogenies and the origin of phyla. *Lethaia* 22: 251–257.

Erwin, D. H. 1989b. Regional paleoecology of Permian gastropod genera, southwestern United States and the end-Permian mass extinction. *Palaios* 4: 424–438.

Erwin, D. H. 1996. The geologic history of diversity. In R. C. Szaro and D. W. Johnston, eds. *Biodiversity in Managed Landscapes*. New York: Oxford University Press, 3–16.

Erwin, D. H., and R. L. Anstey. 1995a. Introduction. In D. H. Erwin and R. L. Anstey, eds. *New Approaches to Speciation in the Fossil Record.* New York: Columbia University Press, 1–8.

Erwin, D. H., and R. L. Anstey. 1995b. Speciation in the fossil record. In D. H. Erwin and R. L. Anstey, eds. *New Approaches to Speciation in the Fossil Record.* New York: Columbia University Press, 11–38.

Erwin, D., J. Valentine, and D. Jablonski. 1997. The origin of animal body plans. *American Scientist* 85: 126–137.

Feduccia, A. 1995. Explosive evolution in tertiary birds and mammals. *Science* 267: 637–638.

Florentin, J-M.R. M., and G. Sen. 1990. Impacts, tsunamis, and the Haitian Cretaceous–Tertiary boundary layer. *Science* 252: 1690–1693.

Glen, W. 1990. What killed the dinosaurs? *American Scientist* 78: 354–370.

Gould, S. J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In R. Milkman, ed. *Perspectives on Evolution.* Sunderland, MA: Sinauer, 83–104.

Gould, S. J. 1989. *Wonderful Life.* New York: W.W. Norton.

Gould, S. J., and N. Eldredge. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366: 223–227.

Harland, W. B., R. L. Armstrong, A. V. Cox, L. E. Craig, A. G. Smith, and D. G. Smith. 1989. *A Geologic Time Scale.* Cambridge: Cambridge University Press.

Heymann, D., L. P. F. Chibante, R. R. Brooks, W. S. Wolbach, and R. E. Smalley. 1994. Fullerenes in the Cretaceous–Tertiary boundary layer. *Science* 265: 645–647.

Hunter, R. S. T., A. J. Arnold, and W. C. Parker. 1988. Evolution and homeomorphy in the development of the Paleocene *Planorotalites pseudomenardii* and the Miocene *Globorotalia (Globorotalia) mayagritae* lineages. *Micropaleontology* 34: 181–192.

Irving, E. 1977. Drift of the major continental blocks since the Devonian. *Nature* 270: 304–309.

Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: The alternation of evolutionary regimes. *Science* 231: 129–329.

Jablonski, D. 1991. Extinctions: A paleontological perspective. *Science* 253: 754–757.

Jablonski, D. 1995. Extinctions in the fossil record. In J. H. Lawton and R. M. May, eds., *Extinction Rates.* Oxford: Oxford University Press, 25–44.

Jablonski, D. 1996. Body size and macroevolution. In D. Jablonski, D. H. Erwin, and J. H. Lipps, eds. *Evolutionary Paleobiology.* Chicago: University of Chicago Press, 256–289.

Jablonski, D., and D. M. Raup. 1995. Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science* 268: 389–391.

Jackson, J. B. C., and A. H. Cheetham. 1990. Evolutionary significance of morphospecies: A test with cheilostome bryozoa. *Science* 248: 579–583.

Jackson, J. B. C., and A. H. Cheetham. 1994. Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in the cheilostome Bryozoa. *Paleobiology* 20: 407–423.

James, H. F., T. W. Stafford, Jr., D. W. Steadman, S. L. Olson, P. S. Martin, A. J. T. Jull, and P. C. McCoy. 1987. Radiocarbon dates on bones of extinct birds from Hawaii. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 2350–2354.

Janvier, P. 1999. Catching the first fish. *Nature* 402: 21–22.

Kerr, R. A. 1994. Testing an ancient impact's punch. *Science* 263: 1371–1372.

Lande, R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *American Naturalist* 116: 463–479.

Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91: 109–117.

Lee, M. S. Y. 1999. Molecular clock calibrations and metazoan divergence dates. *Journal of Molecular Evolution* 49: 385–391.

Li, H., E. L. Taylor, and T. N. Taylor. 1996. Permian vessel elements. *Science* 271: 188–189.

May, R. M., J. H. Lawton, and N. E. Stork. 1995. Assessing extinction rates. In J. H. Lawton and R. M. May, eds. *Extinction Rates* Oxford: Oxford University Press, 1–24.

McKinnon, W. B. 1992. Killer acid at the K–T boundary. *Nature* 357: 15–16.

Nichols, D. J., J. L. Brown, M. A. Attrep, Jr., and C. J. Orth. 1992. A new Cretaceous–Tertiary boundary locality in the western Powder River basin, Wyoming: Biological and geological implications. *Cretaceous Research* 13: 3–30.

Niklas, K. J. 1994. One giant step for life. *Natural History* 6: 22–25.

Niklas, K. J., B. H. Tiffney, and A. H. Knoll. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614–616.

Olson, S. L., and H. F. James. 1982. Prodromus of the fossil avifauna of the Hawaiian islands. *Smithsonian Contributions in Zoology* 365: 1–59.

Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, and T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347–350.

Qiu, Y.-L., J. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainen, and M. W. Chase. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genes. *Nature* 402: 404–407.

Raup, D. M. 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology* 17: 37–48.

Raup, D. M. 1994. The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6758–6763.

Raup, D. M., and D. Jablonski. 1993. Geography of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science* 260: 971–973.

Raup, D. M., and J. J. Sepkoski, Jr. 1982. Mass extinction in the marine fossil record. *Science* 215: 1501–1503.

Ricciardi, A., and J. B. Rasmussen. 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology* 13: 1220–1222.

Runnegar, B. 1982. A molecular-clock date for the origin of the animal phyla. *Lethaia* 15: 199–205.

Schultz, P. H., and S. D'Hondt. 1996. Cretaceous–Tertiary (Chicxulub) impact angle and its consequences. *Geology* 24: 963–967.

Shu, D.-G., H.-L. Luo, S. Conway Morris, X.-L. Zhang, S.-X. Hu, L. Chen, J. Han, M. Zhu, Y. Li, and L.-Z. Chen. 1999. Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature* 402: 42–46.

Skole, D., and C. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260: 1905–1920.

Smith, F. D. M., R. M. May, R. Pellew, T. H. Johnson, and K. S. Walter. 1993a. Estimating extinction rates. *Nature* 364: 494–496.

Smith, F. D. M., R. M. May, R.Pellew, T. H. Johnson, and K. R. Walter. 1993b. How much do we know about the current extinction rate? *Trends in Ecology and Evolution* 8: 375–378.

Smith, A. B. 1999. Dating the origin of metazoan body plans. *Evolution and Development* 1: 138–142.

Soltis, P. S., D. E. Soltis, and M. W. Chase. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402–404.

Stanley, S. M. 1984. Does bradytely exist? In N. Eldredge and S.M. Stanley, eds. *Living Fossils* Berlin: Springer-Verlag, 278–280.

Stanley, S.M., and X. Yang. 1987. Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: A multivariate, multilineage study. *Paleobiology* 13: 113–139.

Stanley, S. M., and X. Yang. 1994. A double mass extinction at the end of the Paleozoic era. *Science* 266: 1340–1344.

Steadman, D. W. 1995. Prehistoric extinctions of Pacific island birds: Biodiversity meets zooarchaeology. *Science* 267: 1123–1131.

Stein, B. A., and R. M. Chipley, eds. 1996. *Priorities for Conservation: 1996 Annual Report Card for U.S. Plant and Animal Species.* Arlington, VA: The Nature Conservancy.

Sweet, A. R., and D. R. Braman. 1992. The K–T boundary and contiguous strata in western Canada: Interactions between paleoenvironments and palynological assemblages. *Cretaceous Research* 13: 31–79.

Swisher, C. C. III, J. M. Grajales-Nishimura, A. Montanari, S. V. Margolis, P. Claeys, W. Alvarez, P. Renne, E. Cedillo-Pardo, F. J-M. R. Maurrasse, G. H. Curtis, J. Smit, and M. O. McWilliams. 1992. Coeval $^{40}Ar/^{39}Ar$ ages of 65.0 million years ago from Chicxulub crater melt rock and Cretaceous–Tertiary boundary tektites. *Science* 257: 954–958.

Taylor, D. W., and L. J. Hickey. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers: Implications for angiosperm origin. *Science* 247: 702–704.

Taylor, T. N., and E. L. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants.* Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.

Thomson, K. S. 1986. Living fossils. *Paleobiology* 12: 495–498.

Valentine, J. W. 1994. The Cambrian explosion. In S. Bengtson, ed. *Early Life on Earth*, Nobel Symposium No. 84. New York: Columbia University Press, 401–411.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30.

Vermeij, G. J. 1987. *Evolution and Escalation.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Waggoner, B. 1998. Interpreting the earliest metazoan fossils: What can we learn? *American Zoologist* 38: 975–982.

Weiguo, S. 1994. Early multicellular fossils. In S. Bengtson, ed. *Early Life on Earth*, Nobel Symposium No. 84. New York: Columbia University Press, 358–369.

Wilson, E. O. 1988. The current state of biodiversity. In E. O. Wilson, ed. *Biodiversity* Washington DC: National Academy Press, 3–18.

Wolbach, W. S., I. Gilmour, E. Anders, C. J. Orth, and R. R. Brooks. 1988. Global fire at the Cretaceous–Tertiary boundary. *Nature* 334: 665–669.

Wray, G. A., J. S. Levinton, and L. H. Shapiro. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274: 568–573.

Xiao, S., Y. Zhang, and A. H. Knoll. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553–558

Zimmer, C. 1999. Fossils give glimpse of old mother lamprey. *Science* 286: 1064–1065.

BÖLÜM 16

İnsanın Evrimi



Australopithecus boisei (örnek KNM–ER 406, solda) *Homo ergaster* (örnek KNM-ER 3733, sağda), her ikisi de bugün Kenya'nın Koobi Fora olarak bilinen bölgesinde yaklaşık 1,7 milyon yıl önce yaşamıştır. (© 1985 David Brill, courtesy of National Museums of Kenya; from Johanson, Edgar, and Brill 1996).

TÜRLERİN KÖKENİ ÜZERİNE'NİN (ON THE ORIGIN OF SPECIES) İLK BASKISI 24 Kasım 859'da basıldığı gün tükendi. Bu kitabı bu derecede sansasyonel yapan önemli nedenlerinden bir tanesi, okuyuculara kendileri hakkında bir şeyler söylüyor olmasıydı. Darwin, herhangi biri gibi tüm açıklığı ile görmüş olmasına rağmen, insanın evrimi hakkındaki tek açık fikrini sadece kitabın son bölümündeki bir paragrafta "İnsanın kökeni ve tarihçesine bir gün ışık tutulacaktır" iddiası olmuştur " (Darwin 1859, s.488).

Darwin, 12 yıl geçene kadar insanlarla ilgili engin ve derin düşüncelerini açıklamadı. Darwin, 1871 yılında *The Descent of Man and Selection in Reletion to Sex (İnsanın Türeyişi ve Eşeye Bağlı Seçilim)* adıyla iki ciltlik bir çalışma yayınladı. Darwin, bu eserin giriş kısmında, insanın evrimi konusunda neden bir süre suskun kaldığının nedenlerini şu şekilde açıkladı: "Görüşüme karşı var olan önyargılara sadece yenilerini ekleyeceğini düşündüğümden, yıllarca herhangi bir yayınlama niyetim olmadan, hatta yayınlamamaya kararlı bir şekilde, insanın kökeni ya da türeyişi ile ilgili notlar aldım" (Darwin 1871, s.1).

Darwin'in endişeleri çok yerinde idi: Evrimsel biyolojinin insan ile ilgili kısmı her zaman için hararetli bir tartışmanın odak noktası olmuş ve olmaya da devam etmektedir. Tennessee'de bir okulda öğretmenlik yapan John T. Scopes, 1925'de evrim dersi vermeyi yasaklayan yeni eyalet yasasına uymamaktan suçlu bulundu (bkz. Bölüm 3). Scopes olayı halk arasında "Maymun Davası" olarak bilinir ve birçok

gözlemciye göre, bu olayda üzerinde durulan ve tehlikeli olduğu düşünülen ana konu insan türünün kökeniydi. Alabama eyaleti eğitim kurulu, 1995'de, evrimi tartışan tüm kitapların, okuyuculara evrimin gerçek değil de sadece bir teori olduğu konusunda uyaran bir kısım bulundurması kuralını getirdi. Ulusal Halk Radyosu muhabirlerinden Debbie Elliot, bu karar hakkında, okul yöneticileri ile bir röportaj yaptı (National Public Radio, 1995). Her zamanki gibi, bu röportajlarda da türümüzün kökeni anahtar hususu. Örneğin, kurul üyelerinden Stephanie Bell, spikere, "çoğu kişinin maymunlardan evrimleştiğimize inanmadıklarını" söyledi.

Bu bölümde, kendi türümüzün evrimsel geçmişi ile ilgili araştırmaları inceleyeceğiz. Günümüz insansı maymunlar ile insanlar arasındaki evrimsel ilişkiyi belirlemeye yönelik araştırmalarla başlayacağız. Daha sonra, kendi soy hattımız ve yaşayan yakın akraba soy hatlarımız arasındaki ayrılmayı takiben, insanın evrimi süreci ile ilgili fosil kanıtları değerlendireceğiz. Bunun ardından, *Homo sapiens*'in ortaya çıkışı ile ilgili fosil ve moleküler kanıtlara göz atacağız. Son olarak, bazı türlerimizi tanımlayan alet kullanma ve dil gibi bazı karakteristiklerin evrimsel kökenleri üzerinde duracağız. İncelememiz, her ne kadar yaklaşımları farklı olsa da, insanın evrimi konusunun bilim alemi içinde yarattığı tartışmaların, sıradan insanlar arasında yarattığı tartışmalar kadar sıcak olduğunu ortaya koyacaktır.

16.1 İnsanlar ve Günümüz İnsansı Maymunları Arasındaki Akrabalıklar

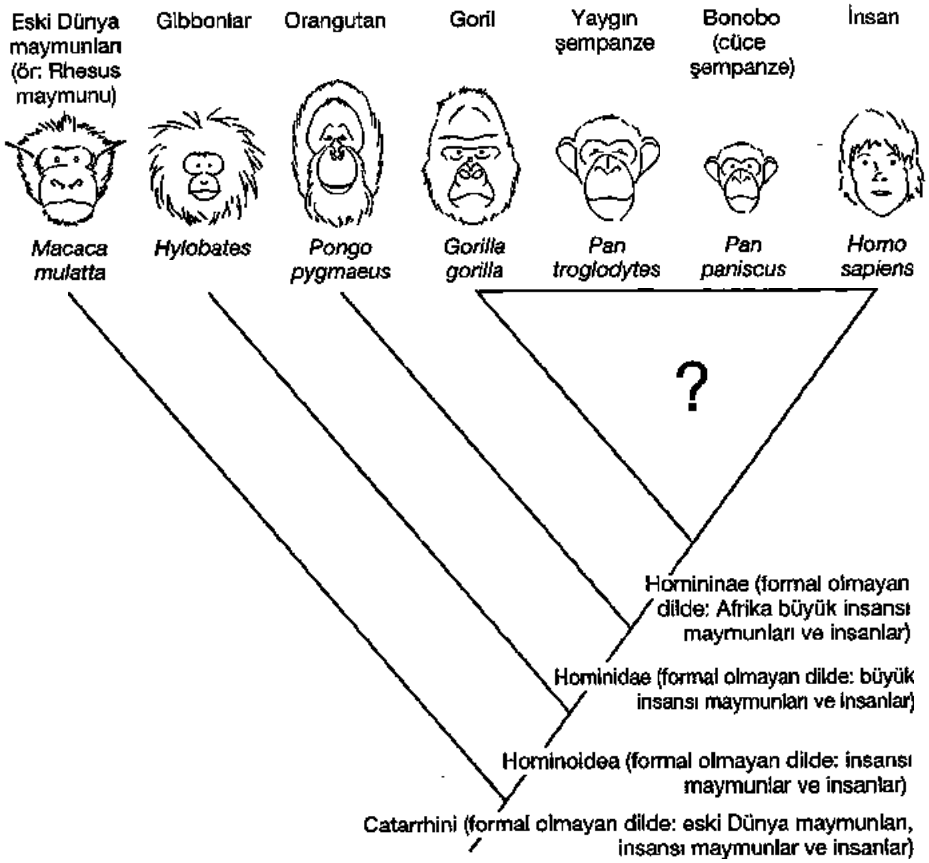
İnsanlar (*Homo sapiens*), babunlar ve makaklar gibi Eski Dünya Maymunları ve Hominoidea'yı içeren primatların Catarrhini taksonuna aittir (Şekil 16.1). Hominoidler olarak ta bilenen Hominoidea, Güney Doğu Asya gibbonlarını (*Hylobates*) ve Hominidae'yi içerir. Hominidae (Wilson ve Reeder 1993), diğer adıyla hominidler; Güney Doğu Asya orangutanı da dahil, orangutan (*Pongo pygmaeus*) ve goril (*Gorilla gorilla*), şempanze (*Pan troglodytes*) ve bonobo ya da diğer adıyla cüce şempanze (*Pan paniscus*) olmak üzere üç Afrika türünü içerir. Gibbonlar, orangutanlar, goriller ve şempanzeler insansı maymunlar olarak, bunlardan orangutanlar, goriller ve şempanzeler büyük insansı maymunlar olarak ifade edilirler.

İnsanlar, İnsansı Maymunlar ile Aynı Klada Aittir

Tüm bilim insanları, insanlar ve insansı maymunların Hominoidea'ya dahil oldukları konusunda hem fikirdirler. İnsanlar ve insansı maymunlar çok sayıda türemiş karakter (sinapomorfi) paylaşırlar. Bu evrimsel yenilikler, hominoidleri Catharrhini'nin geri kalan üyelerinden ayırır ve hominoidlerin ortak bir atadan türediklerini gösterir (bkz. Bölüm 13). Hominoidlerin paylaşılan türemiş özellikleri şunlardır; nispeten büyük bir beyin, bir kuyruğun olamaması, daha da dik duruş, kalça ve bileklerde daha fazla oynarlık, elbileği ve başparmağın oynarlığındaki artış ve kol ve omuz yapısı ve kullanımındaki değişim (Andrews 1992; keza bkz. Groves 1986; Andrews ve Martin 1987; Begun vd. 1997). Bu morfolojik kanıtlara ek olarak, bu bölümün daha sonraki kısımlarında tanımlanan moleküler analizler de tereddütsüz şekilde insanların hominoid olduğunu göstermektedir.

İnsanlar, Afrika Büyük İnsansı Maymunları ile Aynı Klada Aittir

Şekil 16.1- hominoidler arasındaki filogenetik ilişkiyi göstermektedir. Bu filogenetik yapılandırma insanları, büyük insansı maymunlarla birlikte Hominidae içerisine yerleştirmektedir. Ayrıca, bu ağaç insanları, Afrika büyük insansı maymunları ile

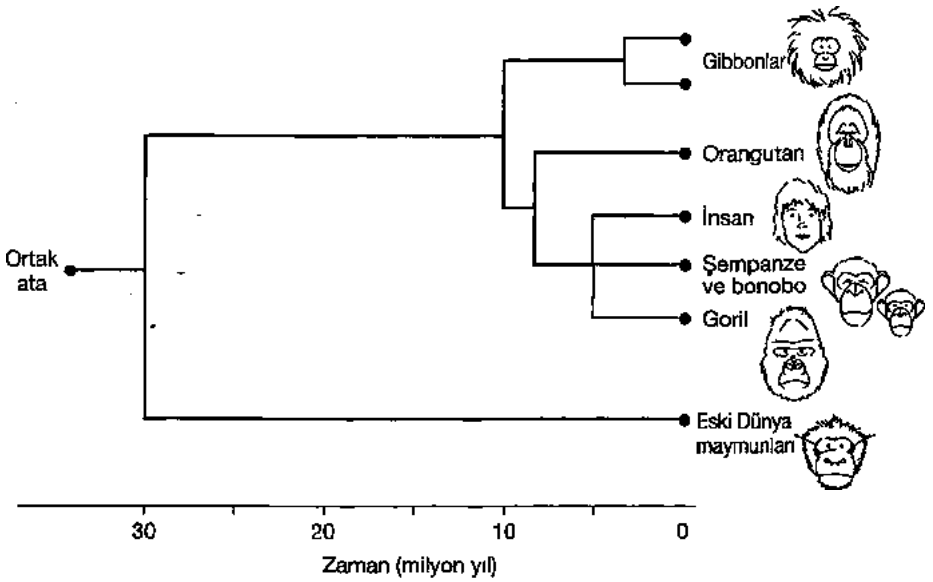


Şekil 16.1 Catharrhini'nin filogenisi Bu evrimsel ağaç bir Rhesus maymunu ile temsil edilen Eski Dünya maymunları, insansı maymunlar ve insanlar arasındaki akrabalığı göstermektedir. İnsansı maymunlardan, önce gibbonlar ayrılmakta ve bunu orangutanlar izlemektedir. Goriller, iki tür şempanze ve insanlar arasındaki evrimsel ilişki (içerisinde soru işareti olan büyük üçgen) önemli bir tartışma konusu olmuştur. Burada kullanılan sınıflandırma, Pough vd. (1996)'da verilen sınıflandırmadır.

birlikte Homininae içerisine yerleştirmektedir. Böyle bir filogeni ilk defa Thomas Henry Huxley (Huxley 1863) tarafından ileriye sürülmüştür. Huxley'in önerisi önceleri şüphe ile karşılandı, fakat son yıllarda daha fazla veri toplanıp analiz edildikçe, tüm alanlardaki bilim insanları Şekil 16.1'de verilen ağacı kabul etmişlerdir. Morfoloji kullanılarak yapılan kladistik analizler bu ağacı desteklemektedir. İnsanlar ve Afrika büyük insansı maymunları, kendilerini diğer insansı maymunlardan ayıran türemiş bir dizi özellik paylaşırlar. Bu sinapomorfiler, genişlemiş kafatası, genişlemiş kaş kemeri, kısalmış güçlü köpek dişleri, üst çenenin (premaxilla) ön kısmındaki değişiklikler, bilekteki belli kemiklerin kaynaşması, genişlemiş ovaryum ve meme bezleri, kas anatomisinde değişiklikler ve azalmış kıllılığı içermektedir (Ward ve Kimbel 1983; Groves 1986; Andrews ve Martin 1987; Andrews 1992; Begun vd 1997).

Morfolojik ve moleküler analizler, insanların goriller ve şempanzelerle yakın akraba olduğunu göstermektedir.

Moleküler analizler de aynı durumu desteklemektedir. Çağdaş moleküler sistematiğin başlangıcından beri yürütülen moleküler analizler, insanlar ile Afrika büyük insansı maymunları arasındaki yakın akrabalığı göstermektedir. George H. F. Nuttall (1904) insan serumu için hazırlanmış tavşan antikorlarını kullandı ve insan serumu ile olana en benzer reaksiyonu şempanze serumunun verdiğini ve bunu goril, orangutan ve maymun serumlarının takip ettiğini gösterdi. 1960'lı yıllarda özel kan proteinleri kullanılarak yapılan daha hassas yöntemler benzer sonuçlar verdi (Goodman 1962; Sarich ve Wilson 1962). Vincent Sarich ve Alan Wilson, bir kan proteini olan serum albümini saf halde insanlardan elde ederek bunu tavşanlara enjekte ettiler. Tavşanlarda, insan albümin proteinlerine karşı antikor oluşumu için gerekli süre beklendikten sonra, Sarich ve Wilson tavşanlardan kan serumunu (bu kan serumu insan albuminlerine karşı antikor içermekteydi) elde etti. Araştırmacılar tavşan serumunu, çeşitli Eski Dünya maymunları ve insansı maymunlardan saf olarak elde edilmiş serum albumini ile karıştırdılar. Tıpkı Nuttall gibi, Sarich ve Wilson da tavşanlar tarafından insanlara karşı üretilen antikorlar ile primat albü-



Şekil 16.2 Sarich ve Wilson'un Hominoidea filogenisi. Şeklin altındaki zaman cetveli milyon yıl olarak geçmişi göstermektedir. Sarich ve Wilson (1967)'den izin alınarak basılmıştır. Copyright © 1967, American Association for the Advancement of Science.

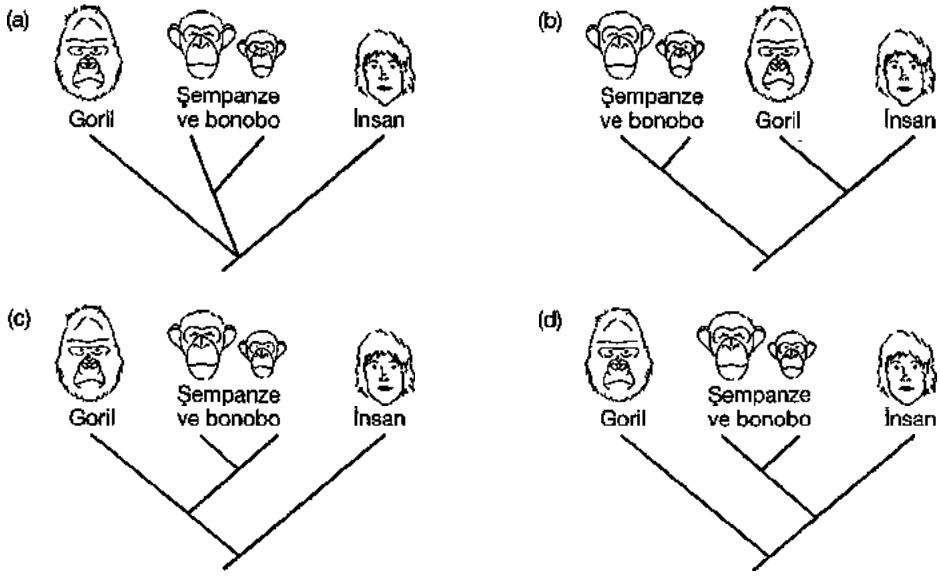
minleri arasındaki immun reaksiyon derecesini, test ettikleri albuminler arasındaki benzerlik kriteri olarak aldılar ve iki türün albumin proteinlerindeki benzerliğin bu türlerin evrimsel akrabalığını yansıttığını kabul ettiler. Sonuçta elde edilen filogeni, insanların goriller ve iki tür şempanze ile yakın akraba olduğunu göstermektedir (Şekil 16.2).

Sarich ve Wilson, (1) serum albüminin sabit bir hızda evrimleştiğini ve (2) insansı maymunlar ile Eski Dünya maymunları arasındaki evrimsel ayrılmanın 30 milyon yıl önce meydana geldiğini kabul ederek, filogenileri üzerine bir zaman ölçeği koydular (İkinci varsayım fosil kayıtlara dayandırılmaktadır). Bu zaman çizelgesi, insanlar ve Afrika büyük insansı maymunlarının yaklaşık 5 milyon yıl önce ortak bir atayı paylaştıklarını göstermekte ve bu zaman değeri bilim insanlarının daha önce düşündüklerinden çok daha yakın bir tarihe işaret etmektedir (bkz. Lowenstein ve Zihlman 1988). Çok daha güncel olan diğer moleküler filogenileri kısaca ele alacağız; bunların hepsi insanlar ile Afrika büyük insansı maymunlar arasındaki yakın akrabalığı göstermeleri yönüyle Sarich ve Wilson'un sonuçları ile uyuşmaktadır.

Şekil 16.1 ve 16.2'deki filogeniler, insanlar, goriller ve iki tür şempanzenin en yakın akrabalar olduğunu göstermektedir. Fakat, bu filogeniler söz konusu dört tür arasındaki evrimsel ilişkiyi tam olarak çözememektedir. İnsanlar, goriller ve iki şempanze türü için gerçek filogeni Şekil 16.3'de gösterilen dört ağaçtan herhangi birisi olabilir. Sistematiğin tarihi boyunca, tür düzeyindeki diğer herhangi bir problem için harcanan emekten daha fazlasının daha fazla bilim insanınca, bu ağaçlardan hangisinin doğru olduğunu belirlemek için harcandığını söylemek hiç de yanlış olmaz.

İnsanlar, Goriller, Şempanzeler ve Bonobolar: Morfolojik Kanıtlar

Paleaontologlar, insan ve Afrika insansı maymun bulmacasını morfolojiye dayanan kladistik analizler kullanarak çözmeye çalışmışlardır. Bu araştırmacılar, goriller ve iki tür şempanze tarafından paylaşılan, fakat insanlarda olmayan birçok karaktere işaret etmişlerdir. Bu özellikler esas olarak setikleme (knucklewalking) ile ilişkili iskelet özelliklerini içermektedir (Andrews ve Martin 1987). Setikleme, Afrika büyük insansı maymunlarına özgü türemiş bir özelliktir. Goriller ve her iki tür şempanzede setikleme varken, insanlarda yoktur. Setikleme tek başına ele alınırsa, bu özelliğin dağılımı ile ilgili en basit açıklama, daha sonra goril ve iki tür şempanzeyi veren



Şekil 16.3 İnsan ve Afrika büyük insansı maymunlarının olası filogenileri Şekil, insanlar ile Afrika büyük insansı maymunları arasındaki evrimsel ilişkinin dört olası çözümlemesini göstermektedir. Tüm çözümlemeler, iki şempanze türünün en yakın akraba olduğunu varsayar. Gerçek ağaç şu durumlara sahip olabilir: (a) eş zamanlı üçlü dallanma (trikotomy; trikotomi), (b) goriller ve insanlar en yakın akrabalar, (c) goriller ve şempanzeler en yakın akraba, ya da (d) şempanzeler ve insanlar en yakın akrabalar.

soy hattından, ilk olarak insan soy hattının ayrıldığıdır (Şekil 16.3c). Bu senaryo, setikleme özelliğinin goril ve şempanzelerin ortak atalarında sadece bir kez ortaya çıkmış olmasını ve sonradan kaybedilmemiş olmasını gerektirir. Ancak, bu senaryo insanlar ve iki tür şempanze tarafından paylaşılan birkaç karakterin, gorillerde kaybolmuş atasal karakterler ya da şempanze ve insanlarda bağımsız olarak evrimleşen konvergent karakterler olarak yorumlanmasını da gerektirir. Bu karakterler diş, kafatası ve üye yapısı, gecikmiş eşeysel olgunluk, dişilerdeki belirgin labia minor ve erkeklerdeki sarkık scrotum özelliklerini kapsar (Groves 1986; Begun 1992).

Kladistik olarak evrimsel ağaçların oluşturulması, hangi özelliklerin atasal ve hangi özelliklerin türemiş olduklarının doğru olarak belirlenmesine dayanır (bkz. Bölüm 13). David R. Begun, yaklaşık 10 milyon yaşındaki fosillerden bilinen ve *Dryopithecus* adı verilen, soyu tükenmiş bir Avrupa insansı maymununu da analizlerine dahil ederek, büyük insansı maymunlarının kafatası karakterlerini tanımladı (Begun 1992; ayrıca bkz. Begun 1995). *Dryopithecus* ve goriller, insanlar ve iki tür şempanzede bulunmayan birçok kafatası karakterini paylaşır. Bunlar daha önceleri gorillere özgü türemiş karakterler olarak tanımlanmış olsa da, bunların *Dryopithecus*'ta da bulunduğu göz önüne alındığında, bu karakterler şimdi atasal gözükmektedir. Bu durum, daha önce insanlar ve şempanzeler için atasal ya da konvergent oldukları düşünülen bazı karakterlerin, türemiş karakterler olduğu anlamına gelmektedir. Begun, yeniden sınıflandırılmış karakterleri kullanarak, insansı maymunların evrimsel ağacını yeniden oluşturduğunda, insan ve şempanzelerin yakın akraba olduğu sonucuna vardı (Şekil 16.3d). Bu durum ya (1) insan, goril ve şempanzelerin en son ortak atasının bir setikleyen olduğu ve setiklemenin daha sonra insan soy hattında kayıp edildiği ya da (2) setiklemenin goril ve şempanzelerde bağımsız olarak evrimleştiği anlamına gelmektedir. Aynı zamanda, bu durum insan ve gorillere ait bir dizi, diş, kafatası, kol ve bacak özellikleri ve ayrıca gecikmiş eşeysel olgunluk ve ortak genital anatomilerin sadece bir kez evrimleşmiş olmaları gerektiği anlamına da gelmektedir.

Yakın zamanlarda yapılan morfolojik analizler, insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğunu göstermektedir, fakat bu sonuç tartışmalıdır.

Begun'ın insan ve şempanzelerde paylaşılan türemiş karakterler olduğuna inandığı bazı kafatası özelliklerinin atasal ya da konvergent olabileceğini ve Begun'un filogenisinin gerektirdiği gibi, setiklemenin bu derece kolay evrimleşmiş ya da ortadan kalkmış olamayacağını vurgulayan bir takım araştırmacılar, Begun'un ortaya koyduğu yorum ile ikna olmamaktadırlar (Dean ve Delson 1992; Andrews 1992).

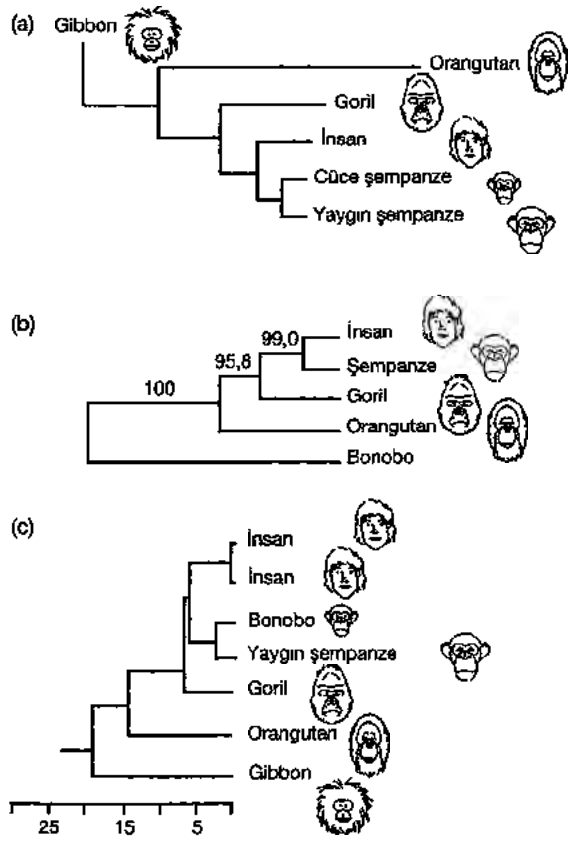
Ancak, oldukça geniş veri setine dayanan en güncel analizler, insan ve şempanzeler arasındaki yakın akrabalığı doğrular gözükmektedir (Shoshani vd 1996; Begun vd 1997).

İnsanlar Goriller Şempanzeler ve Bonobolar: Moleküler Kanıtlar

Moleküler düzeyde yapılan değişik analizler, insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğuna işaret etmektedir...

Moleküler biyologlar, DNA dizi analizlerini kullanarak insan ve Afrika büyük insansı maymunların filogenisini çözmeye çalışmışlardır. Bu çabalar, insanlar ve şempanzelerin en yakın akraba olduğu konusunda bir konsensüs ortaya koymaktadır (Şekil 16.3d). Ancak, kanıtlar hala tartışmalıdır. Şekil 16.4 genomun farklı kısımları esas alınarak oluşturulan üç farklı filogenetik öngörüleri göstermektedir. Şekil 16.4a'daki ağaç sadece anasal hatta kalıtılan mitokondriyal genoma dayandırılmıştır. Şekil 16.4b'deki ağaç sadece babasal hatta kalıtılan Y kromozomu üzerindeki bir gene dayandırılmıştır. Şekil 16.4c'deki ağaç, hem anasal hem babasal olarak kalıtılan çekirdekteki otozomal genlere dayandırılmıştır. Bu filogenilerin üçü de, insanlar ve şempanzeler en yakın akraba olacak şekilde insan/Afrika büyük insansı maymunları filogenisini kuvvetle desteklemektedir (Şekil 16.3d).

Jonathan Marks (1994), moleküler verilerin bu şekilde yorumlanmasına karşı çıkmaktadır. Marks, Şekil 16.4'de gösterilen türdeki filogenilerin, aslında tür ağaçları değil, gen ağaçları olduklarını vurgulamaktadır. Marks, eğer incelenen gen bakımından atasal tür genetik olarak varyasyonel idi ise, bu durumda dizi verisinden edinilen gen ağacının, aslında gerçek tür ağacı ile aynı olmayabileceğini işaret eder. Şekil 16.5, bu durumun nedenini açıklamaktadır. Eğer farklı türev türler, farklı atasal alelleri kaybeder ve eğer biz her türev türden sadece bir alelin dizi analizini yaparsak, bu durumda orijinal gen ağacının sadece bir kısmını içeren bir filogeni ile

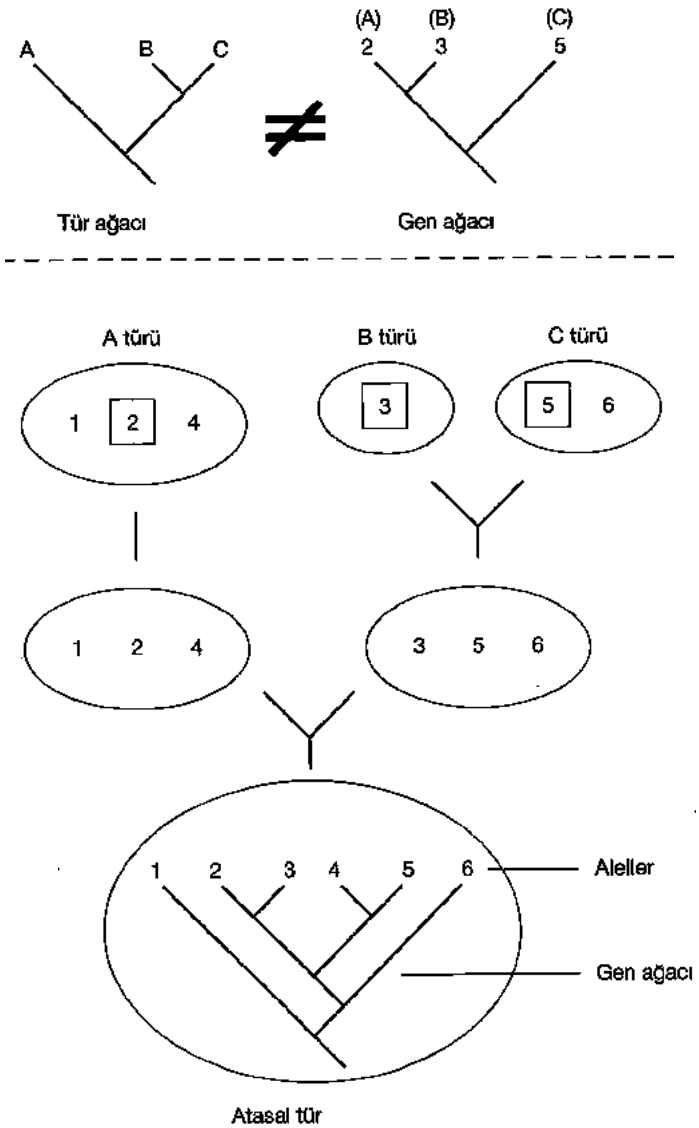


Şekil 16.4 İnsanlar ve Afrika insansı maymunlarına ait üç moleküler filogeni (a) Mitokondri DNA'sına dayandırılan bir filogeni. Satoshi Horai ve meslektaşları (1992), 11 transfer RNA ve 6 protein genini içeren mitokondrial genomun 4 700 baz çiftlik dizideki varyasyonları analiz ettiler. Filogeni, maksimum olasılık (maksimum likelihood) metodunu kullanarak hazırlandı (bkz. Bölüm 13). İnsanların ve şempanzelerin en yakın akraba olduğunu gösteren bu ağacı elde etme olasılığı, şempanze ve gorillerin en yakın akraba olduğunu gösteren ağacı elde etme olasılığından istatistiksel olarak 10^{23} kat daha fazladır. Horai ve meslektaşları ,gorillerin 7,7 ± 0,7 milyon yıl önce bir dal olarak ayrıldığını ve insan ve şempanzelerin 4,7 ± 0,5 milyon yıl önce ayrıldığını tahmin etmektedirler. Horai vd. (1992)'den. (b) Y-kromozomu üzerindeki bir gene dayandırılan bir filogeni. Heui- Soo Kim ve Osamu Takenaka (1996) sadece testislerde salınan ve testis spesifik protein olan Y proteinini kodlayan genin dizisindeki varyasyonu incelediler. Kim ve Takenaka, maksimum parsimoni metodu ile filogeniyi oluşturdular (bkz. Bölüm 13). Bu ağaç üç tane düğüme sahiptir ve ağaçtaki dallar üzerinde bulunan rakamlar seç-bağla (bootstrap) tekrarlarının yüzde değerleri olup, bu düğümlerin en parsimonik ağaçta ne derece desteklendiğini göstermektedir. Bu sonuçlar insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğu hipotezi için güçlü istatistiksel destek sağlamaktadır. Kim ve Takenaka (1996)'dan. (c) Otozomal genlere dayandırılan bir filogeni. Morris Goodman ve meslektaşları (1994) β- globin gen gurubuna ait, kodlama yapmayan bölge dizilerinin varyasyonunu analiz ettiler. Bu araştırmacılar maksimum parsimoni metodunu kullanarak filogeniyi çıkarsadılar (bkz. Bölüm 13). Aynı zamanda, bu araştırmacılar Goodman ve arkadaşları (1994) maksimum olasılık analizini de kullandılar ve insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğunu hipotezi için güçlü istatistiksel destekler buldular. Filogeninin altındaki ölçek milyon yıl olarak dallanma noktalarının tahmini zamanlarını göstermektedir. Goodman vd. (1994)'den.

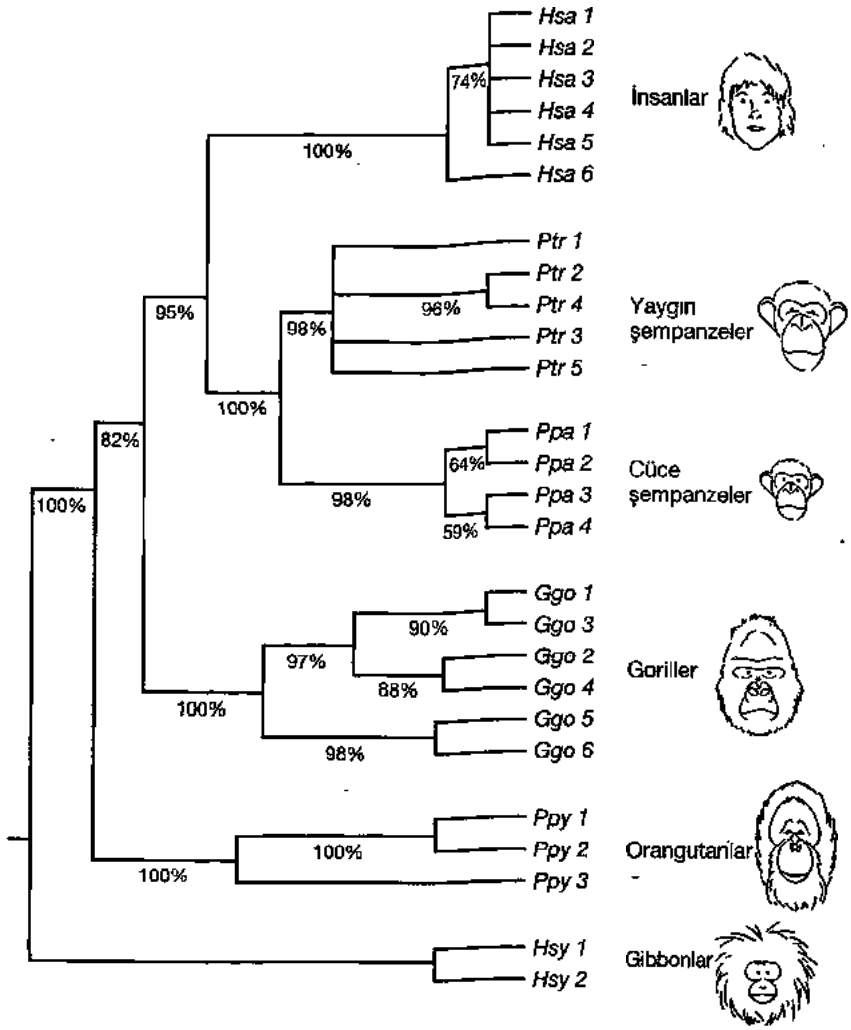
karşı karşıya kalabiliriz. Ağacın bu kısmı, tür ağacına göre çok farklı bir dallanma şeklini ifade edebilir. Marks, kendisinin yürüttüğü kromozom morfolojisi çalışması (1993; fakat bkz. Borowik 1995) ve keza Djian ve Green (1989)'in involucrin gen çalışmasının (1989) hem türiçi hem de türler arası varyasyonları incelediğini belirtir. Bu çalışmaların her ikisi de, goriller ve şempanzelerin yakın akraba olduğunu göstermektedir (Şekil 16.3c). Bu çalışmalar ve Şekil 16.4'de gösterilen çalışmalar arasındaki sonuç farklılığının ışığında, Marks, insan/Afrika büyük insansı maymunları filogenisinin hala kesinlikle çözülememiş bir trikotomi (üçlü dallanma) olduğunu vurgular (Şekil 16.3a).

... fakat gen filogenisi ile tür filogenisinin mutlaka aynı olması gerekmez.

Maryellen Ruvolo ve arkadaşları (1994), Marks'ın itirazını her insansı maymun türüne ait birkaç örneği kullanarak oluşturdukları bir mitokondri gen ağacı ile değerlendirdiler (Şekil 16.6). Eğer gen ağacı tür ağacından farklı olmuş olsaydı, bu durumda her bir insansı maymun türüne ait farklı haplotipler aynı küme içerisinde beraberce gruplanmayabilirdi. Örneğin, insan *Hsa 1* haplotipi, şempanze haplotiplerinden birine, diğer insan haplotiplerinden çok daha yakın olmalıydı. Gerçekte, her türe ait tüm haplotipler kendi içinde gruplanmakta, bu durum ise gen ağacının



Şekil 16.5 Gen ağaçları ve tür ağaçları Şekli aşağıdan yukarıya doğru inceleyin. En alttaki oval şekil, bir gen için altı alel bulunduran bir atasal türü göstermektedir. Ovalin içerisinde çizilmiş olan gen filogenisinde görüldüğü gibi, bu altı alel birbirleri ile akrabadır: Her bir alel atasal alelden bir seri mutasyon sonucu türemiştir. Yukarıya doğru gidildiğinde, bir türleşme olayının atasal türlerden iki kardeş türün meydana geldiğini görürüz. Seçilim veya sürüklenme ile bir tür 3, 5 ve 6 nolu alellerini kaybederken, diğer tür 1, 2 ve 4 nolu alelleri kayıp eder. Şeklin daha yukarısına çıktığımızda, başka bir türleşme olayının meydana geldiğini ve bunu türev türlerde bulunan bazı alellerin kaybedilmesinin izlediğini görürüz. Şimdi elimizde alel 1, 2 ve 4'ü bulunduran A türü, alel 3'ü bulunduran B türü ve alel 5, 6'yı bulunduran C türü vardır. Şimdi de her türden tek bir alele (kutular) ait dizi analizi yaptığımızı ve bir filogenetik ağaç oluşturduğumuzu varsayalım. Gerçek tür ağacında B ve C türü en yakın akraba iken, gen ağacında alel 2 ve alel 3 en yakın akrabadır. Şeklin üstündeki gen ağacı ve tür ağacı farklı dallanma şekilleri gösterir. Eğer biz, her bir türden daha fazla örnekleme yapmış ve 6 alelin hepsini bulmuş olsaydık, gen ağacının tür filogenisini tahmin etmede bizi yanlış yönlendirdiğini fark etmiş olacaktık. Çünkü, örneğin A türünden elde edilen aleller filogenetik ağaçta beraber gruplanamayacaktı. Ruvolo (1994)'dan.



Şekil 16.6 İnsan ve Afrika büyük insansı maymunlarında mitokondriyal sitokrom oksidaz II alellerinin filogenisi Ruvolo ve meslektaşları maksimum parsimoni metodunu kullanarak bu ağacı çıkardılar; her dal üzerindeki rakamlar 1000 tekrarlık seç-bağla analizi sonucunda, en kısa parsimoni ağacındaki her bir dalın meydana gelme yüzdesini göstermektedir (bkz. Bölüm 13). İnsanlar ve şempanzeler arasında ayrılma ile sonuçlanan dalın %95'lik seç-bağla değerine sahip olduğuna dikkat edin. Bu durum, insanlar ve şempanzelerin en yakın akraba olduğu hipotezi için güçlü bir desteğe işaret eder. Ruvolo vd. (1994)'den.

Daha detaylı moleküler analizler insanlar ve şempanzelerin en yakın akraba olduğu hipotezini desteklemektedir...

tür ağacını güvenilir bir şekilde yansıttığını ve insan ve şempanzelerin gerçekten de yakın akraba olduğunu belirtmektedir.

Ancak, Ruvolo ve arkadaşlarının testleri kesin değildir. Çünkü, mitokondriyal diziler türe göre gruplanmamış olsaydı, bu durum gen ve tür ağacının farklı olduğunu ispatlamış olurdu. Ancak, bir gen ağacı ile tür ağacının farklı olduğunu ispatlamada başarısız olmak, bu ağaçların aynı olduğu anlamına gelmez. Tekrar Şekil 16.5'e bakınız ve şu senaryoyu düşününüz: İkinci türleşme olayının ardından, A, B ve C türlerinin hepsinin, her bir türde birey sayısının az olduğu bir darboğazdan geçtiğini düşünün. Şimdi, genetik sürüklenmenin A türünde alel 1 ve 4'ü ve C türünde de alel 6'yı elediğini farz edin. Her bir türdeki genetik çeşitlilik tek bir alele indirgenmektedir. Şimdi de, bu üç türün hepsinin darboğazı atlattığını ve yeniden genetik çeşitlilik biriktirdiğini farz edin. Bu çeşitlilik birikimi A türünde alel 2'deki mutasyonların sonucu, B türünde alel 3'deki mutasyonların sonucu ve C türünde alel 5'deki mutasyonlar sonucu olsun. Şimdi filogeniyi oluşturalım. Her bir türden analize dahil edilen alel sayısı ne olursa olsun, aleller ait oldukları türlere göre gruplanacak ve gen ağacı ile tür ağacı birbirinden farklı olacaktır.

Bu problemin üstesinden gelmenin bir yolu birbirinden bağımsız birçok geni kullanılarak filogeni oluşturmak ve bağımsız filogenilerin birbiriyle uyuşup uyuş-

madığına bakmaktır. Ruvolo (1995, 1997), insan/Afrika büyük insansı maymunları filogenisi için bilgi verici olan bağımsız DNA veri setlerini derlemekte ve sayılarını belirlemektedir. Ruvolo, eğer Marks haklı ise ve insan, goril ve iki tür şempanzeyi veren gerçek üçlü bir dallanma varsa, bu durumda, insan-şempanze, insan-goril ve şempanze-goril şeklinde bir eşleşmeyi destekleyen eşit sayıda bağımsız veri seti olması gerektiğini belirtmektedir. Tüm mitokondri genleri bağlantılı olduğundan ve birbirlerinden bağımsız olmadıklarından, Ruvolo, tüm mitokondri DNA'sı çalışmalarını tek bir veri seti olarak hesaba katar. Aynı şekilde, aynı kromozom üzerinde birbirine yakın olan herhangi çekirdek gen grubu da tek bir veri seti olarak değerlendirilir, çünkü genler birbiri ile bağlantılıdır. Ruvolo 14 bağımsız veri setini hesaplar: 11'i insanla şempanzelerin, 2'si goril ve şempanzelerin ve bir tanesi de insan ve gorillerin en yakın akraba olduklarını göstermektedir. Ruvolo'nun hesaplamaları, bu sonuçların Marks'ın gerçek bir trikotomi hipotezindeki gibi dağılım göstermesinin sadece 0,002'lik bir olasılığa sahip olduğunu göstermiştir. Ruvolo, moleküler filogeni verisinin trikotomi ağacını reddettiği, insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğunu gösteren ağacı desteklediği sonucuna varmıştır (Şekil 16.3d).

... tıpkı değişik moleküler veri setlerinin birlikte değerlendirilmesi ile desteklendiği gibi.

Çok yakın zamanda, Yoko Satta ve arkadaşları büyük insansı maymunlar ve insanlar arasındaki akrabalıkla ilgili, bugüne kadar yapılmış en detaylı genetik veri araştırmasını sonuçlandırdılar (Satta vd. 2000). Bu araştırmacılar toplam olarak yaklaşık 47 000 baz çiftine sahip 45 lokusu incelediler ve bu lokuslardan çoğunun insan-şempanze eşleşmesini desteklediği sonucuna vardılar. En önemlisi, Yoko Satta ve arkadaşları, bazı spesifik lokusların, hatta bazı spesifik lokusların içerisindeki DNA dizilerinin, neden alternatif evrimsel ilişkileri önerdiğini açıklamaya çalıştılar. Bu araştırmacılar, şempanzeler ve insanların en yakın akraba olduğu hipotezine uymayan lokus yüzdesinin (bu oran % 40'tır, aşağı yukarı yarı yarıya insan-goril ve şempanze-goril akrabalıklarını desteklerler) belli bir populasyon büyüklüğü ve nesil verme süresine göre alellerin rastgele yerleşme olasılığı ile açıklanabileceğini belirtir. Lokuslar içerisindeki uyumsuzluk, rekombinasyon ve genetik sürüklenmenin tahmin edilebilir etkilerinden kaynaklanmaktadır (Satta vd. 2000). Bu araştırmacılarca da işaret edildiği gibi, genomun moleküler biyolojisinin ne kadar kompleks olduğu göz önünde bulundurulursa, bu soruyu cevaplamak için kullanılan genetik verilerin bir dereceye kadar yetersiz kalması hiç te sürpriz değildir.

[Moleküler kanıtlarla ilgili tartışmalar hakkında daha fazla bilgi için Ruvolo (1994;1995) ve Green ve Dijan (1995), Marks (1994; 1995) ve Rogers ve Comuzzie (1995) arasındaki tartışmalar bakın. Keza, trikotomi teorisi üzerine yakın zamandaki görüşler için Deinard ve Kidd (1999) ve Rogers (1994) tarafından yazılan makalelere bakınız].

16.2 İnsanların Son Atası

Şekil 16.4a ve (c)'de gösterilen kanıtlara göre, insan ve şempanzeler son ortak atayı yaklaşık 5 milyon yıl önce paylaştılar. Bu durum, son ortak atanın doğasını anlamamız açısından önemli vurgulara sahiptir. Bugün insan ve şempanzeler tarafından paylaşılan bir takım davranışların, en azından bazılarının, son ortak atadan kalıtılmış olması olasıdır. Eğer bu durum doğru ise, bu atanın, setiklemeye ek olarak, daha çok meyve ağırlıklı beslenmiş olması ve bir dizi farklı habitatlarda yaşamış olması gerekir. Bu ata, bugünkü şempanze ve insanlarda olduğu gibi, besin elde etmek ve işlemek için iyi alet kullanıcı ve iyi bir avcı olmuş olabilir. Yine bu ata, paylaşma, öğrenme, yön bulma gibi pozitif davranışların yanında, stratejik olarak bir arada bulunma, aldatma, birlikte öldürme (savaş) ve kanibalizm gibi çeşitli kompleks sosyal ilişkiler içerisinde olmuş olabilir. Primatlar arasında, bugün yaşayan şempanze-

ler ve insanlarda bu özelliklerin tümü daha kuvvetli olarak gelişmiş ve eğer bu özellikler bizim ortak atamızdan kalıtılmışsa, bu durum, bu davranışların biyolojik temelini anlamamız için son derece ilgi çekici vurgular içerir. [Bu konu ile ilgili daha güncel bilgi için, Wrangham (1999), Boesch ve Tomasello (1998) tarafından primatolojik açıdan ve Begun (1994) tarafından paleontolojik açıdan yapılan derleme çalışmalarına bakınız].

Bizi ve şempanzeleri veren son ortak atamızdan bu yana olan evrimin şekli ne olmuştur? Bizim tarihimiz, sonunda *Homo sapiens* ile sonlanacak şekilde tek bir soy hattının devamlı bir değişimden mi ibarettir, yoksa yakın zamana ait evrimsel ağacımızda tekrarlanan evrimsel ayrılmalar ve yokoluşlar mı meydana gelmiştir?

Fosil Kanıtlar

Fosil kayıtlar, insan ve şempanze soy hattının ayrılmasından sonra yaşamış hominidlere ait birçok fosil içerir.

Fosiller, yukarıda belirtilen soruları yanıtlamak için tek veri kaynağını oluşturur. Hominidlere ait fosil veri tabanları çok az olmasına rağmen sürekli artmaktadır (bkz. Tattersall 1995; Johanson vd. 1996; Tattersall 1997). Bazı anahtar örneklerin şekilleri Şekil 16.7-16.10'da verilmektedir.

Paleoantropologlar, bu örneklerin bir çoğu için en uygun ismin hangisi olduğu konusunda anlaşamamaktadırlar. Bu metinde okurlar açısından en bildik olduğuna inandığımız Johanson vd. (1996) tarafından kullanılan isimleri kullanacağız. Bazı durumlarda alternatif isimlere de yer veriyoruz. Aynı şekilde, paleoantropologlar şekillerde verilen örneklerin kaç türü temsil ettikleri konusunda da hem fikir değildirler (bkz. Tattersall 1986,1992). Örneğin Şekil 16.9b ve (c)'deki *Homo habilis* ve *Homo rudolfensis* örneklerinin her ikisi Kenya'daki Koobi Fora'dan bulunmuş ve, her ikisi de 1,9 milyon yaşındadır. Bazı araştırmacılar bunları aynı türün (*Homo habilis*) varyantları olarak, bazıları ise farklı türler olarak ele almaktadır. İsimlendirmede olduğu gibi, sınıflandırmada da Johanson vd. (1996)'yı izleyeceğiz. Şekillerde belirtilen zaman aralıkları, yine Johanson vd. (1996) tarafından verilen zamanlardır ve bu zamanlar Strait vd. (1997) dahil diğer araştırmacılar tarafından verilen ve Şekil 16.11'de kullanılan ölçekten bir derece farklılık gösterir.

Şekil 16.7, ince yapılı australopithesineler ve *Ardipithecus* örneklerini göstermektedir. Şekil 16.7a ve b'de verilen *Australopithecus africanus* ve *Australopithecus afarensis* türleri; küçük beyin boşluğuna (400 ile 500 cm^3) sahip kafatası ve nispeten geniş ve çıkık yüze sahiptiler (Johanson vd. 1996). Dişiler 1.1 metre (3′ 7″) kadarlık bir boya erişirlerken, erkekler 1,4-1,5 metre (4′ 7″ - 4′ 11″) arasında değişirler. Her iki tür de iki ayak üzerinde yürümekteydi. Bunların dik duruşları ile ilgili kanıtlar, dik duruşu kolaylaştırmak ve vücut ağırlığının dört ayak yerine iki ayak üzerinde taşınmasını desteklemek için anatomik olarak değişikliğe uğramış kalça, diz, ayak, kol-bacak oranları ve omurga gibi çok sayıdaki iskelet kemiklerinden gelmektedir. İki ayak üzerinde hareket ile ilgili diğer kanıtlar sayfa 21'deki fotoğrafta görülmektedir: Tanzanya Laetoli bölgesindeki ayak izleri, 3.6 milyon yıl önce Sadiman volkanının taze külleri üzerinde yan yana yürümüş bir *A. afarensis* çiftine aittir (Stern ve Susman 1983; White ve Suwa 1987).

Şekil 16.7c ve (d)'de verilen *Australopithecus anamensis* ve *Ardipithecus ramidus* türleri daha az bilinmektedir. *Australopithecus anamensis*'ten elde edilen tibianın yapısı ve büyüklüğü, onun iki ayak üzerinde yürüdüğüne ve *Australopithecus afarensis*'den bir dereceye kadar daha büyük olduğuna işaret etmektedir (Leakey vd. 1995). *Australopithecus ramidus* bu türlerin en son türeyeni olup, birçok yönü ile şempanzeler ve insanlar arasında geçiş formu gösteren dişlere sahiptir. *A. ramidus* iki ayağı üzerinde yürüdüğünü gösteren iskelet özelliklerine sahip olmasına rağmen, onu keşfeden araştırmacılar daha detaylı analizler tamamlanana kadar kesin bir kanıya varmamayı uygun bulmaktadırlar (White vd. 1994; Johanson vd. 1996).

(a) Adı: ***Australopithecus africanus***
Örnek: Sts 5
Yaş: 2,5 milyon yıl
Bulan kişi: Robert Broom ve John T. Robinson
Bölge: Sterkfontein, Güney Afrika
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 3; 135

Türün Zaman Aralığı: ~2,4–2,8 Milyon yıl

(b) Adı: ***Australopithecus afarensis***
Aynı zaman da şu adla da bilinir: *Praeanthropus africanus*
Örnek: Parçalardan oluşturma
Aynı türün renkli resmi: Johanson vd. (1996), sayfa 129

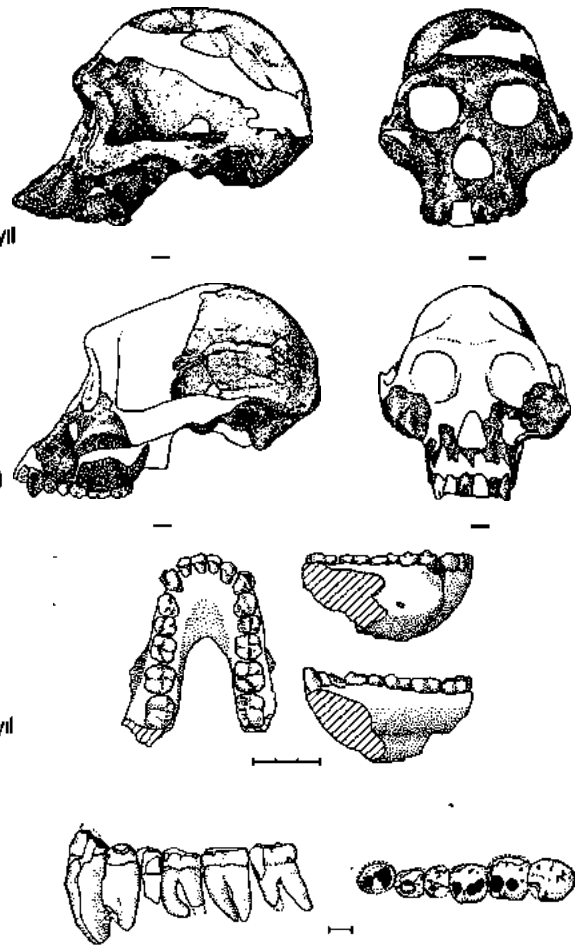
Türün Zaman Aralığı: ~3,0–3,9 Milyon yıl

(c) Adı: ***Australopithecus anamensis***
Örnek: KNM-KP 29281
Yaş: 4,1 milyon yıl
Bulan kişi: Peter Nzube
Bölge: Kanapoi, Kenya
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 123

Türün zaman aralığı: ~3,9–4,2 Milyon yıl

(d) Adı: ***Ardipithecus ramidus***
İlk olarak şu şekilde adlandırılmıştır: *Australopithecus ramidus*
Örnek: ARA-VP-1/128
Yaş: 4,4 milyon yıl
Bulan kişi: T. Assebework
Bölge: Aramis, Etiopya
Aynı türün renkli resmi: Johanson vd. (1996) sayfa 116

Türün zaman aralığı: ~4,4 Milyon yıl



Şekil 16.7 İnce yapılı australopithesineler ve *Ardipithecus*. (a) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 70'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (b) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995) sayfa 146'dan alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (c) Laszlo Meszoly tarafından hazırlanmış, Leakey vd. (1995)'deki Şekil 1a'dan alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (d) Laszlo Meszoly tarafından hazırlanmış, White vd (1994)'deki Şekil 3b'den alınmıştır; aynı zamanda bkz. White vd. (1995). Ölçek = 1 cm.

Şekil 16.8 kaba yapılı australopithesine örneklerini göstermektedir. Tıpkı ince yapılı australopithesinelerde olduğu gibi, bu türler de nispeten küçük beyin boşluğuna (çoğunlukla ince yapılı australopithesine ile ilk *Homo* formları arasında bir beyin boşluğu hacmi) ve geniş bir yüze sahiptiler. İnce yapılı australopithesinelerden farklı olarak, bunlar iri yan dişlere, güçlü çenelere ve bazen kafatasının üst kısmında bulunan orta çizgi boyunca uzanan kemik bir çıkıntıya bağlı büyük çene kaslarına sahiptiler (Johanson vd. 1996). Güçlü çiğneme ile ilgili bu adaptasyonlar, *A. boisei* olarak adlandırılan ve "kabukkıran adam" (nutcracker man) takma adı ile bilinen bir türü vermiştir. Kaba yapılı australopithesineler ince yapılı formlar ile yaklaşık aynı büyüklükteydiler ve hepsi iki ayağı üzerinde durmaktaydılar.

Şekil 16.9, tümü Afrika kökenli olan ilkin *Homo* cinsi örneklerini göstermektedir. Australopithesineler ile karşılaştırıldığında, *Homo* türleri daha geniş beyin boşluğuna ve nispeten daha dar bir yüze sahiptir (Johanson vd. 1996). *Homo* cinsinde beyin boşluğu hacmi, *H. habilis*'te 600 cm^3, *H. sapiens* örneklerinde ise 2000 cm^3 civarında bir dağılım göstermektedir. Günümüz insanlarında beyin boşluğu hacmi ortalama 1200 cm^3'dür. *Homo* türlerinin diş ve çeneleri australopithesinelerden daha küçük-

(a) İsim: ***Australopithecus robustus***
Aynı zaman da şu adla da bilinir:
Paranthropus robustus
Örnek: SK 48
Yaş: 1,5–2,0 milyon yıl
Bulan kişi: Fourie
Bölge: Swartkrans, Güney Afrika
Renkli resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 108; 150

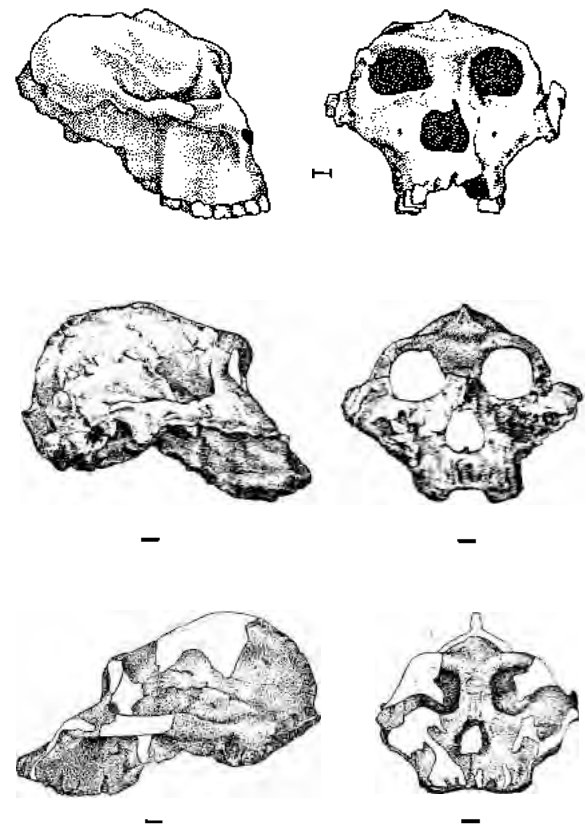
Türün zaman aralığı: ~1,0–2,0 Milyon yıl

(b) İsim: ***Australopithecus boisei***
Aynı zaman da şu adla da bilinir:
Paranthropus boisei
Örnek: KNM-ER 406
Yaş: 1,7 milyon yıl
Bulan kişi: Richard Leakey ve H. Mutua
Bölge: Koobi Fora, Kenya
Renkli resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 54; 159; 160

Türün zaman aralığı: ~1,4–2,3 Milyon yıl

(c) İsim: ***Australopithecus aethiopicus***
Aynı zaman da şu adla da bilinir:
Paranthropus aethiopicus
Örnek: KNM-WT 17000 (Black Skull)
Yaş: 2,5 milyon yıl
Bulan kişi: Alan C. Walker
Bölge: Lake Turkana, Kenya
Renkli resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 153; 154

Türün zaman aralığı: ~1,9–2,7 Milyon yıl



Şekil 16.8 Kaba yapılı australopithesineler. (a) Laszlo Meszoly tarafından hazırlanmış, Johanson vd (1996)'deki sayfa 108 ve 150'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (b) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 131'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (c) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 195'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm.

(a) Adı: ***Homo ergaster***
Aynı zaman da şu adla da bilinir:
(African) *Homo erectus*
Örnek: KNM-ER 3733
Yaş: 1,75 milyon yıl
Bulan kişi: Bernard Ngeneo
Bölge: Koobi Fora, Kenya
Renkli Resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 180; 181

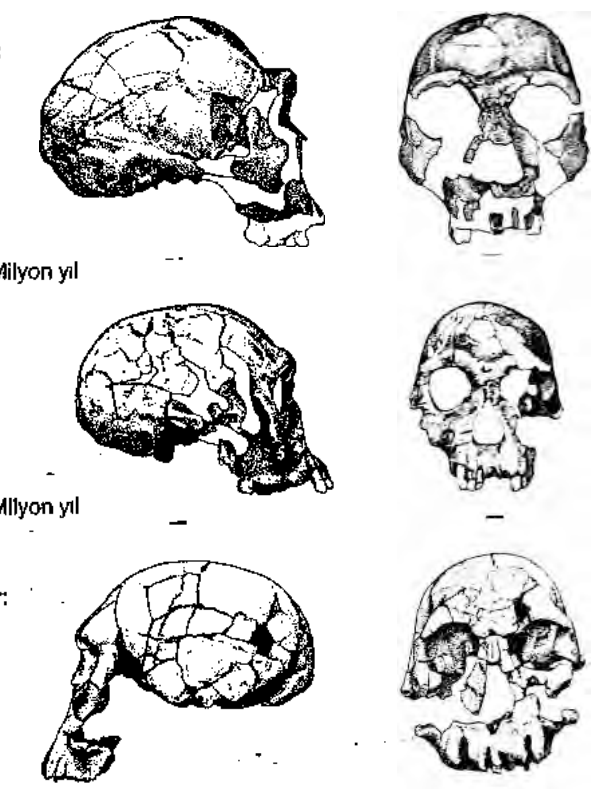
Türün Zaman Aralığı: ~1,5–1,8 Milyon yıl

(b) Adı: ***Homo habilis***
Örnek: KNM-ER 1813
Yaş: 1,9 milyon yıl
Bulan kişi: Kamoya Kimeu
Bölge: Koobi Fora, Kenya
Renkli Resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 6; 175

Türün Zaman Aralığı: ~1,6–1,9 Milyon yıl

(c) Adı: ***Homo rudolfensis***
Aynı zaman da şu adla da bilinir:
Homo habilis
Örnek: KNM-ER 1470
Yaş: 1,8-1,9 milyon yıl
Bulan kişi: Bernard Ngeneo
Bölge: Koobi Fora, Kenya
Renkli Resim: Johanson vd.
(1996), sayfa 178; 179

Türün Zaman Aralığı: ~1,8–2,4 Milyon yıl



Şekil 16.9 Early humans İlk insanlar. (a) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 138'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (b) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 134'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (c) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 133'den alınmıştır Ölçek = 1 cm.

tür. Cinsimizin en eski üyeleri dişler ve vücut büyüklüğü bakımından australopithesinelerle çakışsa da, uzun bacaklı *Homo* cinsi üyeleri australopithesinelerden daha uzun boylu olma eğilimindedir. Tür içerisinde, dişi ve erkek vücut büyüklüğü farkı, *Australopithecus*'a göre, *Homo*'larda daha az belirgin olma eğilimindedir.

Şekil 16.10'da, *Homo* cinsinin Afrika, Avrupa ve Java'dan toplanmış daha yakın zamana ait örnekleri gösterilmektedir. Modern *H. sapiens*, Şekil 16.10a'da kafatası verilen Cro-Magnon I gibi erken dönem formlarından birçok karakterler bakımından farklılık gösterir (Johanson vd. 1996). Modern insanlar, çok büyük bir beyin boşluğuna sahiptir (Cro-Magnon I'in beyin boşluğu yaklaşık 1600 cm^3'ün üzerine olup, bugünkü ortalamadan önemli derecede büyüktür). Büyük beyin boşluğu ile ilişkili olarak, modern insanlar yüksek ve dik bir alına sahiptir. Aynı zamanda modern insanlar nispeten kısa, düz, dik yüzlere ve belirgin burunlara sahiptirler. Cro-Magnon I, yaklaşık 30 000 yıl önce orta yaşlarda ölmüş olan bir adamdı. Bu adamın iskeleti, iki yetişkin erkek, bir yetişkin kadın ve bir çocuk iskeleti ile birlikte aynı mezarda bulundu. Bu grup, çeşitli hayvan kemikleri, mücevherler ve taş aletlerle ile birlikte gömülüydü.

(a) Adı: ***Homo sapiens***
Örnek: Cro-Magnon I
Yaş: 30 000-32 000 yıl
Bulan kişi: Louis Lartet and Henry Christy
Bölge: Abri Cro-Magnon, Les Eyzies, France
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 245; 246

Türün Zaman Aralığı: ~0,1 My–Günümüz

(b) Adı: ***Homo neanderthalensis***
Örnek: Saccopastore 1
Yaş: ~120,000 yıl
Bulan kişi: Mario Grazioli
Bölge: Saccopastore quarry, Rome, Italy
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 213; 214

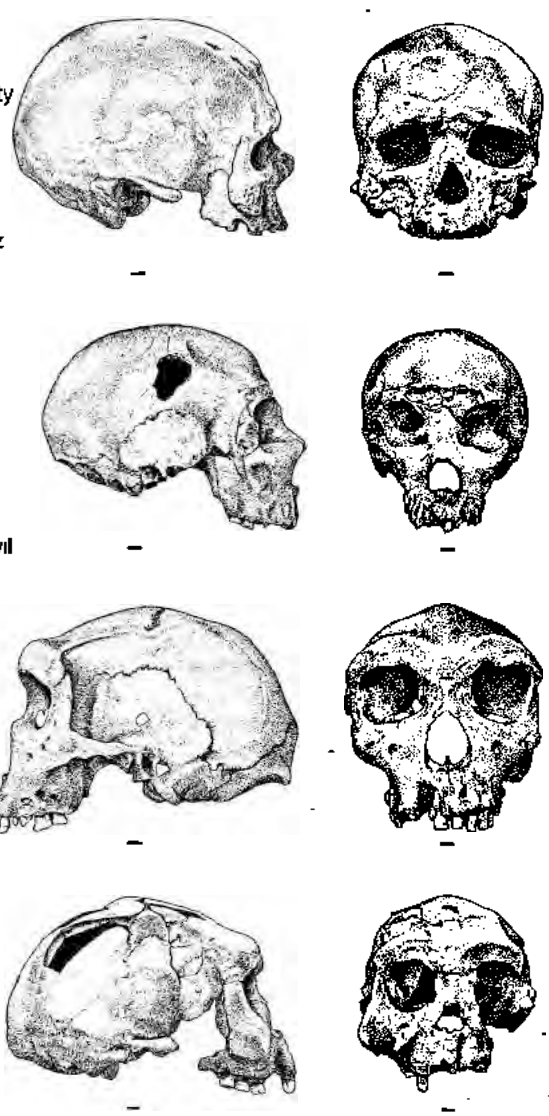
Türün Zaman Aralığı: ~0,03–0,3 Milyon yıl

(c) Adı: ***Homo heidelbergensis***
Örnek: Broken Hill 1
Yaş: ~300,000 yıl
Bulan kişi: Tom Zwigelaar
Bölge: Kabwe, Zambia
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 209; 210

Türün Zaman Aralığı: ~0,2–0,6 Milyon yıl

(d) Adı: ***Homo erectus***
Örnek: Sangiran 17
Yaş: ~800 000 yıl
Bulan kişi: Mr. Towikromo
Bölge: Sangiran, Java, Indonesia
Renkli Resim: Johanson vd. (1996), sayfa 192; 193

Türün Zaman Aralığı: ~0,4–1,2 Milyon yıl



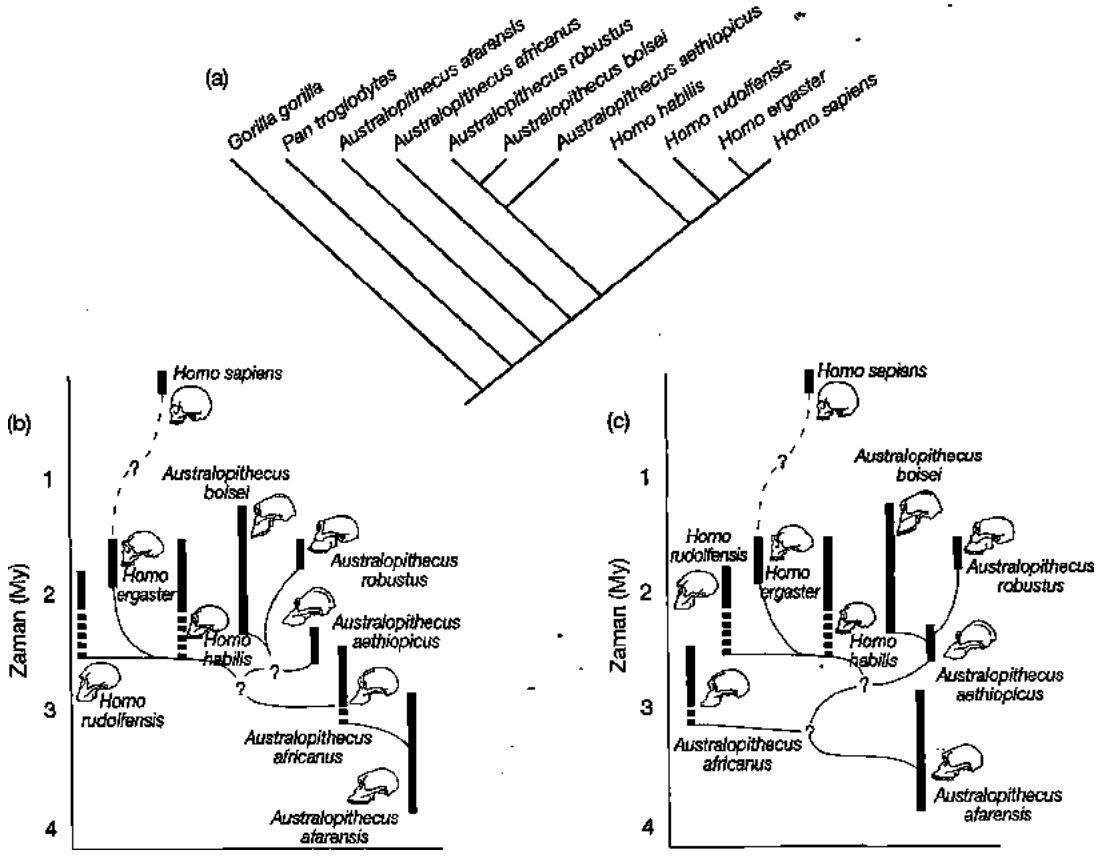
Şekil 16.10 Yakın zaman insanları (a) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 25'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (b) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 83'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (c) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 54'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm. (d) Don McGranaghan tarafından hazırlanmış, Tattersall (1995)'deki sayfa 172'den alınmıştır. Ölçek = 1 cm.

Fosil kanıtları yorumlamak

Fosil kayıtları kullanarak evrimsel tarihi ortaya çıkarmaya çalışan paleoantropologlar iki aşamalı bir çalışma yürütürler (Strait vd. 1997). Araştırmacılar ilk önce, değişik fosil türler arasındaki evrimsel ilişkiyi tahmin etmek için bir kladistik analiz kullanırlar. Daha sonra araştırmacılar hangi fosil türlerin bu kladogramın dallanma noktalarında yaşamış ataları ve hangi fosil türlerin ise ortadan kalkmış yan dalları temsil ettikleri hakkında doğru tahminler yapmaya çalışırlar.

David S. Strait ve meslektaşları (1997) tarafından yapılmış böyle bir çalışmanın sonuçları Şekil 16.11'de görülmektedir. *H. sapiens* hariç, bu çalışmaya dahil edilen tüm türlerin tamamı ya da hemen hemen tamamı Afrika'da bulunur. Afrika'dan ayrılan ilk son yakın akrabalarımız *Homo* cinsi üyeleriydi. Bunlar, muhtemelen *H. ergaster*'den türediler. *H. ergaster*'i ve onun *H. sapiens* ile olan ilişkisini bir sonraki seksiyonda ele alacağız.

Şekil 16.11, Strait ve diğerlerinin kladogramını (a) ve değişik türler arasındaki filogenetik akrabalıklar ile ilgili bu kladogramın ortaya koyduğu iki hipotezi [(b) ve (c)] göstermektedir. Bu kladogram, çeşitli kafatası ve diş karakterlerine dayandırılmıştır. Kladogramdaki dal uzunluklarının bir anlamı olmadığına dikkat edin; kla-



Şekil 16.11 ***Homo sapiens* ile onun son ataları ve ortadan kalkmış akrabalarının filogenileri** (a) Günümüzde yaşayan üç hominidin (goril, şempanze ve modern insan) ve sadece fosillerden bilinen birçok hominidin kladogramı. (b) ve (c), ata-türev ilişkisi ile ilgili olarak (a)'daki kladogramın önerdiği iki hipotez. (b) ve (c)'deki dikey koyu yeşil çizgiler, her bir türün var olduğu bilinen zaman aralığını gösterirken; kesikli koyu yeşil çizgiler, her bir türün var bulunduğu tereddütlü zaman aralığını göstermektedir. Geçişler kesikli koyu mavi çizgilerle ve tartışmalı noktalar soru işareti ile gösterilmiştir. Geçiş ile ilgili kanıtları Seksiyon 16.3'de tartışacağız.

dogramda verilen tek bilgi dallanma sırasıdır. Filogeni hipotezleri, kladogramdaki dal uzunlukları yönünden farklılık gösterirler. Örneğin 16.11b'de, *Australopithecus aethiopicus*'a giden dal nispeten uzundur, dolayısıyla bu tür *A. boisei* ve *A. robustus* türlerine kardeş türdür. Aksine, Şekil 16.11c'de *A. aethiopicus*'a giden dalın uzunluğu sıfırdır, dolayısıyla *A. aethiopicus*, *A. boisei* ve *A. robustus*'un ortak atasıdır.

Şekil 16.11b ve c'deki filogeni hipotezleri sınanabilir, çünkü bu filogeniler keşfedilmemiş özel fosillerin henüz bulunmadığını var sayar. Örneğin, Şekil 16.11b'de verilen filogeni, paleontologların bir gün *Australopithecus*'a ait, 2,6-3 milyon yıl yaşında ve şu anda bilinen üç kaba yapılı australopithesine türünün (*A. aethiopicus*, *A. boisei* ve *A. robustus*) ortak atası olan yeni bir tür bulunacağını var sayar. Bu atasal, kaba yapılı australopithesine türü, kaba yapılı grubu tanımlayan paylaşılan türemiş karakterlerin tümüne ve bilinen üç türü birbirinden ayıran türe özgü özelliklerin, eğer varsa, birkaçına sahip olmalıdır. Buna karşın, 16.11c'de verilen filogeni, böylesi özelliklere sahip hiç bir kaba yapılı australopithesinenin bulunamayacağını varsayar, çünkü bu filogeni bu grubun doğru atasının zaten bilindiğini ileri sürer.

Şekil 16.11b ve c'deki her iki filogeni hipotezi, ilkin *H. habilis*'in, *Homo* cinsinin atası olduğunu ve dolayısıyla doğrudan atalarımızdan biri olduğunu önermektedir. Diğer bir olasılık, henüz keşfedilememiş olsa da, *H. rudolfensis*, *H. ergaster ve H. habilis*'in atası olan, *Homo* cinsine ait başka bir türün var olmuş olmasıdır. William H. Kimbel, Robert C. Walter ve Donald C. Johanson'un liderliğini yaptığı paleontologlardan oluşan bir ekip, Kasım 1994'de Etiyopya'nın Hadar bölgesinde, bir takım basit taş aletlerle birlikte, 2,3 milyon yıl yaşında bir çene fosili buldular. Bu çene, tüm *Homo* cinsi üyelerinin şimdiye kadar bulunmamış ortak atasının varlığını ispat ediyor olabilir (Gibbons 1996; Kimbel vd. 1996).

Australopithecus ve Homo arasında filogenetik akrabalık tam olarak ortaya konulamamıştır.

Strait ve meslektaşlarınca sunulan iki farklı evrimsel ağacın gösterdiği gibi, paleontologlar, *Homo*, *Australopithecus* ve bunların akrabaları için doğru filogeninin ne olduğu konusunda fikir birliğine varamadılar. Örneğin, Bernard Wood (1992) ve Henry M. McHenry (1994), Strait ve meslektaşları (1997) tarafından öne sürülen filogenilerden bir derece farklı filogeniler önermektedirler. Araştırmacılar, hangi karakterlerin ortak türemiş karakterleri, hangilerinin ise atasal karakterleri temsil ettikleri konusunda hem fikir değillerdir. Yakın zamanda keşfedilen iki fosil tür, karakter polaritelerinin (atasal ve türemiş karakter durumlarının) belirlenmesine yardımcı olabilir. Meave G. Leakey ve meslektaşları (1995) tarafından Kenya'da keşfedilen *Australopithecus anamensis* (Şekil 16.7c) 3,9 ile 4,2 milyon yıl önce ve Tim D. White ve meslektaşları (1994, 1995) tarafından Etiyopya'da keşfedilen *Ardipithecus ramidus* (Şekil 16.7d) 4,4 milyon yıl önce yaşamıştır. Şimdiye kadar bu iki tür tam olarak bilinmiyordu; paleontologlar tarafından bütün halinde kafatasları bulunana kadar, bu türlerin Şekil 16.11'de verilen türlerle olan tam akrabalıklarını güvenli bir şekilde yorumlamak olası olmayabilir (Strait vd. 1997).

Bazı Yanıtlar

Detaylardaki farklılıklar hesaba katılmaz ise, *Homo*, *Australopithecus* ve bunların akrabaları ile ilgili yakın zamanlarda yapılan tüm filogenetik tahminler, bu seksiyonun başında sorduğumuz sorulara aynı genel yanıtları vermektedir. Şempanzelerle ortak atamızdan bize doğru uzanan evrimsel şekillenme hiç te basit olmamıştır. Sık türleşme, bir tür çeşitliliği yaratmıştır. Son 4 milyon yıllık sürenin büyük bir kısmında, bazen sayıları beşe varan, çok sayıda tür Afrika'da birlikte yaşadı (bkz. Tattersall 2000). Örneğin, örnek KNM-ER 406 (Şekil 16.8b) ve örnek KNM-ER

3733 (Şekil 16.9a), belirgin olarak farklı türleri temsil etmektedir (Sayfa 549'daki fotoğraflara bakınız). İkisi de, Kenya'nın Koobi Fora denilen bölgesinde, yaklaşık aynı yaşlardaki sedimanlar içerisinde bulundu. Biz *Homo sapiens*'ler, diğerleri ortadan kalkmış iki ayak üzerinde duran Afrika hominidleri uyumsal açılımın hayatta kalan tek temsilcileriyiz.

16.3 *Homo sapiens* Türünün Kökeni

Şekil 16.11, kendi türümüzün kökenini sadece kesikli bir çizgi ve soru işareti ile göstermektedir. Bu şekil, Şekil 16.10'da gösterilen yakın zamana ait dört *Homo* türünden üçünü içermemektedir. Soru işareti ve boşluklar *Homo sapiens*'in kökeni hakkındaki önemli belirsizlikleri yansıtmaktadır.

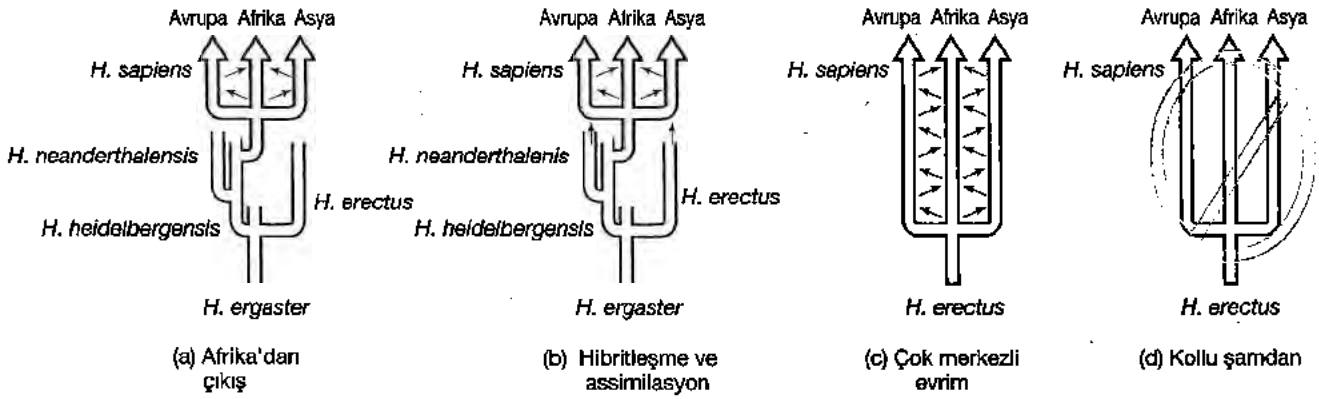
Modern İnsanların Kökeni Üzerine Tartışmalar

Paleoantropologlar, *H. ergaster* (Şekil 16.9a) ve *H. erectus*'un (Şekil 16.10d) taksonomik statüsü konusunda bölünmüşlerdir. Bazı araştırmacılar bu iki formun, tek bir türün (*H. erectus*) bölgesel varyantları olduğunu düşünürken, diğerleri *H. erectus*'un Afrikalı bir tür olan *H. ergaster*'den türemiş farklı bir Asya türü olduğunu düşünürler. Keza, bazı araştırmacılar *H. neanderthalensis* (Şekil 16.10b) ve *H. heidelbergensis*'in (Şekil 16.10c), *H. erectus* ve modern *H. sapiens* arasındaki geçiş formlarının bölgesel varyantları olduğunu düşünürler. Diğer bazı araştırmacılar ise, bunların farklı türler olup, *H. heidelbergensis*'in *H. ergaster*'den ve *H. neanderthalensis*'in *H. heidelbergensis*'den türediğini düşünmektedirler (bkz. Tattersall 1997). Çok yakınlarda, yeni bir tür olan *Homo antecessor*'un hem neandertallerin hem de modern insanların atası olduğu ileri sürülmüştür (Bermúdez de Castro vd. 1997; Arsuaga vd 1999). Paleoantropologlar, genellikle modern insanın *H. ergaster/erectus* grubuna dahil populasyonların tümünden ya da bir kısmından türemiş nesiller olduğu konusunda birleşirler. Ancak, *H. ergaster/erectus*'tan *H. sapiens*'e geçişin nasıl ve nerede meydana geldiği tartışma konusudur.

H. ergaster/erectus grubunun en eski fosil örnekleri, Afrika'da Koobi Fora'da, Doğu Avrupa'da Kafkas bölgesindeki Dmanisi'nde, Çin'de Loggupo Mağarası'nda ve Java'da Sangiran and Mojokerto'da neredeyse eş zamanlı olarak (1,6-1,9 milyon yıl önce) fosil kayıtlarında gözükürler (Gibbons 1994; Swisher vd. 1994; Gabunia ve Vekua 1995; Huang Wanpo vd. 1995; Wood ve Turner 1995; Gabunia vd 2000). *H .erectus*'un doğrudan ataları ve yakın akrabaları Afrika kökenli gözüktüğünden, çoğu paleontolog *H. erectus*'un Afrika'da evrimleşip daha sonra Asya'ya geçtiğini kabul etmişlerdir. Ancak, Çin'de Longgupo mağarasında bulunan fosiller, *H. erectus*'un daha önce Asya'ya gelmiş olan göçmenlerden, burada evrimleşmiş olabileceğini ileri sürecek kadar Afrika'daki *H. habilis* ve *H. ergaster*'e benzerdirler (Huang Wanpo vd. 1995). Her iki durumda da, *Homo* cinsi içerisinde yer alan türümüzün ataları 2 milyon yıl öncesinde hemen hemen kesin olarak Afrika'da yaşadı.

Modern Homo sapiens'in kökeni tartışmalıdır.

Anatomik anlamda modern *H. sapiens*, fosil kayıtlarda ilk defa yaklaşık 100 000 yıl önce Afrika ve İsrail'de, bir süre sonrada Avrupa ve Asya'nın her yerinde ortaya çıktı (Stringer 1988; Valladas vd. 1988; Aiello 1993). *H. ergaster/erectus*'dan *H. sapiens*'e evrimsel geçiş ile ilgili hipotezlere ait değişik durumlar Şekil 16.12'de gösterilmektedir. Bu hipotezlerin bir ucu olan **Afrika'dan çıkış modeli (African replacement** ya da **out-of-Africa model)** (Şekil 16.12a), *H. sapiens*'in Afrika'da evrimleştiğini, daha sonra Avrupa ve Asya'ya göç ettiğini ve aralarında herhangi bir üreme olmadan, burada bulunan *H. erectus* ve *H. neanderthalensis*'in yerini aldığını öngörür. Bu hipotezlerin diğer ucu olan **kollu şamdan modeli (candelabra modeli)** (Şekil 16.12d), *H. sapiens*'in bölgeler arasında gen akışı olmaksızın Avrupa, Afrika ve Asya'da bağımsız olarak evrimleştiğini öngörür. Göç, gen akışı ve



Şekil 16.12 *Homo ergaster/erectus*'tan *Homo sapiens*'e geçiş ile ilgili hipotezler Filogenilerin beyaz kısımları, *H. ergaster, H. erectus, H. heidelbergensis* ve *H. neanderthalensis*'i de içeren *Homo*'nun değişik arkaik formlarını temsil etmektedir. Renkli kısımlar ise modern *H. sapiens*'i temsil etmektedir. Küçük mavi oklar gen akışını temsil etmektedir. *H. heidelbergensis* olarak tanımlanan örneklerin Avrupa ve Afrika'da, *H. neanderthalensis* olarak tanımlanan örneklerin ise Avrupa ve Orta Doğu'da bulunmuş olduğuna dikkat edin. (a) Afrika'dan çıkış modeli. Bu modele göre, modern *H. sapiens* Afrika'da evrimleştikten sonra Avrupa ve Asya'ya göç etti. *H. sapiens*, hibritleşme olmadan lokal formların yerini aldı. Bu ilk formlara ait hiçbir gen modern insan populasyonlarında yoktur. (b) Hibritleşme ve asimilasyon modeli. Bu modele göre, modern *H. sapiens* Afrika'da evrimleşti ve daha sonra Avrupa ve Asya'ya göç etti. *H. sapiens* büyük oranda lokal formların yerini aldı, fakat yeni gelenler ve yerleşikler arasında hibritleşmeler oldu. Sonuç olarak, arkaik lokal populasyonlara ait bazı genler asimile edilmiş olup, bu genler modern insan populasyonlarında hala varlığını sürdürmektedir. (c) Çok merkezli evrim modeli. Bu modele göre *H. sapiens*, devamlılık gösteren tek bir tür halinde kalmasını sağlayacak şekilde populasyonlar arasında onların yeterli gen akışı ile birlikte, Avrupa, Afrika ve Asya'da eş zamanlı olarak evrimleşti. Günümüz insan populasyonlarına ait gen havuzları, uzak ve lokal arkaik populasyonların bir nevi karışımından köken almıştır. (d) Kollu şamdan modeli: *H. sapiens*, populasyonlar arasında gen akışı olmadan Avrupa, Afrika ve Asya'da bağımsız olarak evrimleşti. Günümüz Avrupa ve Asya populasyonlarındaki tüm genler lokal arkaik populasyonlardan köken almıştır. Kullandığımız model isimleri ve tanımlamaları Aiello (1993), Ayala vd (1994) ve Tattersall (1997) tarafından kullanılanlara dayandırılmıştır. Bu yazarların tümü kullandığımız isimler ve tanımlamalarımız konusunda aynı fikirde olmayacaklardır. Örneğin, Frayer vd (1993), bizim (a) ve (b)'de verdiğimiz modelleri, destekledikleri çok merkezli evrim modelinin varyasyonları olarak değerlendirirler.

H. ergaster/erectus'tan *H. sapiens*'e olan lokal evrimsel geçişin farklı kombinasyonlarını öngören hipotezler bu uçların arasında yer alır. Ara durumdaki hipotezler, **hibritleşme ve asimilasyon modeli (hybridization and assimilation model)** (Şekil 16.12b) ve **çok bölgeli köken modeli (multiregional-origin model)** (Şekil 16.12c)'dir.

Bu modeller hakkında temel tartışma konusu, insanlara ait günümüz coğrafi ırkların doğası ve eskiliğidir. Eğer Afrika'dan çıkış modeli doğru ise, bu durumda bugünkü ırksal varyasyonlar, anatomik anlamda modern *H. sapiens* Afrika'da ortaya çıktıktan sonra, son 100 000-200 000 yıl içerisinde meydana gelmiş yeni coğrafi farklılaşmanın sonucudur. Eğer ara modellerden biri doğru ise, bu durumda bugünkü ırksal varyasyonlar, yeni ve eski coğrafik farklılaşmaların bir nevi karışımını temsil eder. Eğer kollu şamdan modeli doğru ise, bu durumda bugünkü ırksal varyasyonlar *H. ergaster/erectus* populasyonları arasındaki coğrafi farklılaşmadan kaynaklanır ve bunlar 1,5-2 milyon yıla varan yaşta olabilirler.

Kollu şamdan modeli büyük oranda ve yaygın bir şekilde tüm alanlarda çalışan bilim adamları tarafından reddedilmektedir (bkz. Frayer vd. 1993; Ayala vd. 1994). Aynı, tek bir türemiş türün, yani *H. sapiens*'in, üç farklı bölgede herhangi bir gen akışı olmadan paralel olarak ortaya çıkması ve varlığını sürdürmesi mantıksal olarak olası değildir (bkz. Bölüm 6 ve 12). Kollu şamdan modelinin bu nedenden dolayı reddedilmesi ise tüm alanlarda çalışan bilim adamlarının üzerinde anlaştıkları tek şeydir. Geri kalan üç model üzerindeki tartışmalar, arkeolojik ve paleontolojik kanıtlar ve genetik analizlere dayandırılmaktadır. Bundan sonraki tartışmamızın büyük bir kısmında, üç modeller (Afrika'dan çıkış modeli (Şekil 16.12a) ve çok merkezli evrim modeli (Şekil 16.12c)) arasındaki farklılıklar üzerinde duracağız. Ancak,

bu iki modelin, bir olasılık dizisinin uçlarına karşılık geldiğini akılda tutmak yararlı olacaktır.

Afrika'dan Çıkış ve Çok Merkezli Evrim Modelleri: Arkeolojik ve Paleontolojik Kanıtlar

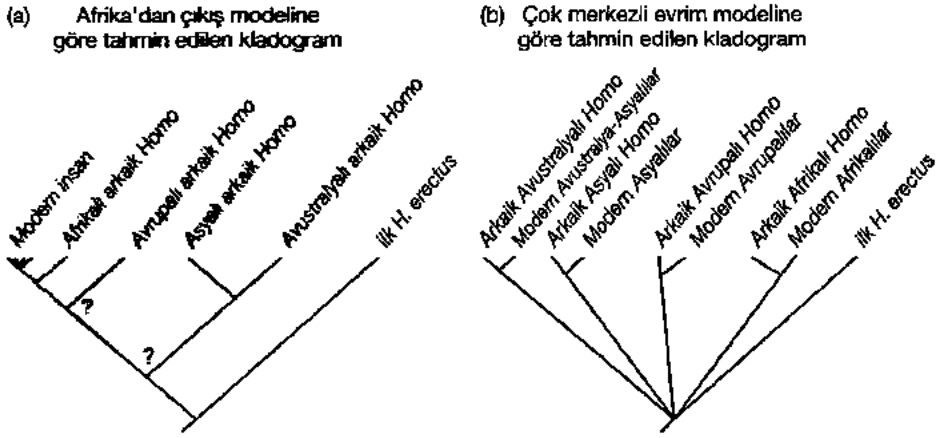
David Frayer ve meslektaşları (1993) Afrika'dan çıkış modeline (Şekil 16.12a) karşı diğer bazı alternatif modelleri [Şekil 16.12b ya da (c)] desteklemek amacı ile arkeolojik ve paleontolojik verileri kullanırlar. Araştırmacılar, Afrika'dan çıkış modelinin, alet kullanan, avcı-toplayıcı bir ya da daha fazla türe (*H. erectus* ve diğer arkaik *Homo* formları) ait uzun süreli yerleşik populasyonların yerini, Avrupa ve Asya'nın hemen hemen her yerinde yaşayan, alet kullanan, avcı-toplayıcı diğer bir türe ait populasyonların (Afrika'da ortaya çıkan modern *H. sapiens*) aldığını öngördüğünü belirtirler. İstilacılar ve yerleşikler arasında herhangi bir doğrudan mücadele olmaksızın böyle bir durumun nasıl meydana gelebildiğini düşünmek güçtür. Daha iyi alet ya da silahlara sahip olmanın getirdiği önemli bir teknolojik avantaja sahip olmadan, modern *H. sapiens*'in burada bulunan yerli topluluklar üzerinde bu derece acımasız üstün rekabetçi olması imkansız görülmektedir. Bu nedenle, Frayer ve meslektaşlarının çıkardıkları sonuç, Afrika'dan çıkış modelinin Avrupa ve Asya'da modern arkaik *Homo*'ların yerini *H. sapiens*'in almasına paralellik gösteren teknolojik düzeydeki ani değişimleri kanıtlayan kanıtların arkeolojik kayıtlarda görüleceğini var sayar. Oysa, araştırmacılar, böylesi ani bir teknolojik değişiklik ile ilgili kanıtların bulunmadığını söylemektedirler.

Keza Frayer ve arkadaşları (1993), Afrika'dan çıkış modelinin, modern *H. sapiens* Afrika'dan çıkıp diğer bölgelerdeki lokal arkaik *Homo*'ların yerini aldıysa, Afrika dışındaki herhangi bir bölgeden toplanan *Homo* populasyonlarına ait fosillerin farklı morfolojik özellikler göstereceği öngörüsünü kabul ederler. Bu öngörüyü reddetmek için, Frayer ve arkadaşları, bölgesel populasyonlara ait uzak geçmişten günümüze kadar değişmeden gelen ayırt edici özelliklere işaret ederler. Örneğin, Java'da bulunan 1 milyon yaşındaki *H. erectus* fosilleri dünyanın başka yerindeki çağdaşlarından daha düz ve daha belirgin bir kaş kemerine sahiptirler. Bu belirgin kaş kemeri, muhtemelen ataları 60 000 yıl kadar önce Java'dan sallarla Avustralya'ya varmış Aborjinlerin ayırt edici bir özelliği olarak kalmıştır. Benzer şekilde, birçok günümüz Asyalısı, hemen hemen bütün Asyalı *H. erectus* ve *H. sapiens* fosil örnekleri için tipik olan kürek benzeri ön-üst dişlere sahiptir (Ayırt edici bölgesel özelliklerin süreklilik göstermesi ile ilgili diğer örnekler için Thorne ve Wolpoff 1981; Li Tianyuan ve Etler 1992 ve Frayer vd. 1993'e bakınız). Burada belirtilen ve belirtilmeyenlere dayanarak, Frayer ve arkadaşları Afrika'dan çıkış modelini reddederler.

Kesin olmamakla birlikte, morfolojik analizler modern insanın Afrika'da evrimleştiği ve diğer bölgelerdeki arkaik insanın yerini aldığını önermektedir.

Diane Waddle (1994) ve Daniel Lieberman (1995), Afrika'dan çıkış (Şekil 16.12a) ve çok merkezli evrim modellerinin (Şekil 16.12c) öngörülerini değerlendirmek için sırasıyla istatistiksel ve kladistik yaklaşımları kullandılar. Lieberman, sadece 12 karakterden oluşan bir veri setinin güvenilir sonuçlar çıkartmak için çok küçük olduğunu vurgulasa da, hem Lieberman hem de Waddle tüm modern insanların öncelikle Afrikalı arkaik formlarla (Şekil 16.13b) ve sonra bölgesel grupların lokal arkaik formlarla (Şekil 16.13a) yakın akraba olduğunu çıkarsamaktadırlar. Eğer Lieberman ve Waddle haklı ise, bu durumda Frayer ve arkadaşları tarafından tanımlanan, bölgesel ayırt edici karakterlerin görünen uzun süreli devamlılığına ilişkin örnekler, *H. erectus* ve *H. sapiens*'teki paralel evrimin bir sonucu olmalıdır.

Neandertal ve Neandertal öncesi fosillerin en son analizleri, modern insanın kökeninin gerçekten de çok karmaşık olduğuna işaret etmektedir. Yakın zamanda yapılan bir çalışma ile Bermúdes de Castro ve arkadaşları İspanya'nın Atapuerca bölgesinin Gran Dolina kısmında yeni keşfedilmiş bir dizi insan fosili ve bu ilişkili sa-



Şekil 16.13 Afrika'dan çıkış ve çok merkezli evrim modellerinin filogenetik öngörülerinin karşılaştırılması. (a) Afrika'dan çıkış modeli, tüm modern insanların birbirine herhangi arkaik bir türe olduklarından daha yakın akraba olacaklarını ve modern insanın arkaik türlerden Afrika kökenli olanlara daha yakın akraba olacağını varsayar. (b) Bunun aksine çok merkezli evrim modeli, her bölgedeki arkaik ve modern insanların birbirlerine yakın (eşit oranda) akrabaları olacaklarını öngörür Lieberman (1995)'den.

nat eserleri ve hayvan kalıntıları tanımladılar (bkz. Carbonell vd. 1999 ve içerisinde atıf yapılan makaleler). Araştırmacılar, bu lokaliteden bulunan ve 780 000 ile 980 000 yıl arası bir yaşa sahip insan fosillerini yeni bir tür, *Homo antecessor*, olarak değerlendirdiler. Bu araştırmacıların analizleri, Gran Dolina örneklerinin hem modern insanlarla hem de Neandertallerle ortak özellikler paylaştığını ve her ikisinin de ortak atası olabileceği sonucunu ortaya koymaktadır. Yakın zamanda Trinkaus ve arkadaşları, her ikisi de yaklaşık 30 000 yaşında olan ve birisi Fransa'dan diğeri Portekiz'den iki örneğin, Neandertal ve modern insana ait karakterler taşıdıklarına dair kanıtlar buldular. Trinkaus ve arkadaşları, bu fosilleri, Neandertaller ve modern insanlar arasındaki olası hibritleşmenin kanıtları olarak yorumlamaktadırlar (Trinkaus vd. 1998; Duarte vd. 1999; karşıt görüş için Tattersal ve Schwartz 1999'e bakınız). *Homo antecessor* ve tümü Batı Avrupa kaynaklı olası Neandertal-modern insan hibritleri çok merkezli evrim modeline, en azından Avrupa söz konusu olduğunda, tekrar nefes aldıran bir destek olabilir.

Afrika'dan Çıkış ve Çok Merkezli Evrim Modelleri: Moleküler Kanıtlar

Prensip olarak, Lieberman'ın kladistik yaklaşımını alıp, DNA dizi verileri için kullanabiliriz. Eğer bütün bölgelerden hem modern insanlar hem de arkaik insanların genlerinin dizi analizini yapmış olsaydık, bunların filogenilerini çıkarsayabilir ve bu filogeninin Afrika'dan çıkış modelinin öngördüğü ağaca mı, yoksa çok merkezli evrim modelinin öngördüğü ağaca mı daha çok uyduğunu görebilirdik.

Svante Pääbo liderliğindeki bir ekip, yaklaşık 30 000 ile 100 000 yıl önce Almanya'da yaşamış bir *Homo neanderthalensis*'in iskeletinden mitokondri DNA'sını izole edip dizi analizi yapmayı başardılar (Krings vd. 1997, 1999). Çok yakın zamana ait bir analizde, araştırmacılar, Neandertal mtDNA dizisini, 663 modern insan

mtDNA dizisi, 7 şempanze dizisi ve 2 bonobo (cüce şempanze) dizisi ile karşılaştırdılar. Araştırmacılar, tüm dizileri bir filogeniye yerleştirdiklerinde, Avrupa, Afrika, Asya, Amerika ve Okyanusya'da yaşamış modern insanların birbiri ile herhangi arkaik Avrupalıya olduklarından daha yakın akraba olduklarını buldular. Gerçekte Neandertal dizisi arkaik Avrupalılara, diğer herhangi bir modern insan dizisinden daha fazla benzer değildir ve ortalama olarak, modern insanlar arasındaki dizi farklılığının üç katından daha fazla oranda modern insanlardan farklılık gösterir. Ayrıca, Krings ve arkadaşları, büyük oranda kabul gören 4-5 milyon yıllık şempanze ve insan ayrılma zamanını kullanarak, Neandertallerin modern insanlardan ayrılmasının 317 000-741 000 yıl önce meydana geldiğini tahmin etmektedirler. Bu sonuçlar, Afrika'dan çıkış modeli ile uygunluk gösterir (Şekil 16.12a). Ancak, bu sonuç kesin değildir. Bu sonuç, sadece bir coğrafik bölgeden tek bir arkaik bireye dayanmakta ve modern Avrupalıların, mitokondri genlerini değilse de, çekirdek genlerini arkaik Avrupalılardan almış olması olasılığının kapısını açık bırakır (bkz. Nordborg 1998). Ne yazık ki, fosillerden DNA elde etmek çok zordur ve 100 000 yıldan daha eski kemiklerden DNA elde etmek mümkün bile olmayabilir.

Araştırmacılar, sadece günümüz insanlarının DNA dizilerini çalışarak, Afrika'dan çıkış modeli ile çok merkezli evrim modelini birbirinden ayıran sınamalar tasarlamanın daha da güç olduğunu gördüler [örneğin, Sarah Tishkoff ve meslektaşları (1996a) ve Milford Wolpoff (1996) arasındaki karşılıklı bilimsel tartışmaya bakınız]. Asıl problem, genetik perspektiften, iki modelin pek çok yönünün aynı olmasıdır. Her iki model de, Afrika'dan köken alan Avrupa ve Asya'nın tümüne yayılan ve daha sonra gen akışı ile hala birbirlerine bağlı kalan bölgesel populasyonlara farklılaşan bir türü tanımlar [Şekil 16.12a ve (c)]. Tek fark, Afrika kökenli modelin bu sürecin 200 000 yıl ya da daha sonra, çok merkezli evrim modelinin ise 1,8 milyon yıl önce başladığını öngörmesidir. Bu durum, iki modeli birbirinden ayırt etmemize olanak verecek herhangi bir genetik modelin, nitel farklılıklardan çok nicel farklılıklar gerektirdiği anlamına gelmektedir. Tablo 16.1, moleküler genetikçilerin Afrika'dan çıkış ile çok merkezli evrimi birbirinden ayırmak için kullandıkları dört kriterin listesini vermektedir. Aşağıdaki paragraflarda bu tablodan söz edeceğiz.

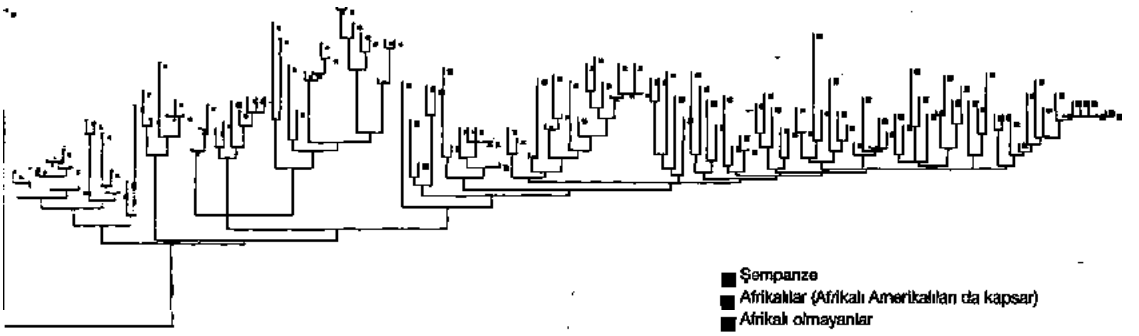
S. Blair Hedges ve arkadaşları (1992) mitokondri DNA'sı dizi verilerini analiz ederek, Afrika'dan çıkış modeli ile çok merkezli evrim modelini ayırt etmeye kalkıştılar. Bu araştırmacıların kullandıkları veriler Linda Vigilant ve meslektaşları (1991) tarafından toplanmış, farklı coğrafik bölgelerden 189 insanın kodlama yapmayan mitokondri DNA'sının dizi verileridir. Hedges ve arkadaşları, 189 mitokondri dizisini ilişkilendiren evrimsel ağacı elde etmek için komşu-bağla (neighbor-joining) tekniğini kullandılar. Mitokondriyal DNA'nın doğrudan anasal atanın kayıtlarını taşıdığını hatırlayın. Doğrudan anasal ata ile, bir kişinin anasını, anasının anasını vb kastetmekteyiz (Bir kişinin anasının babası, dolaylı olarak o kişinin anasal atasının bir parçasıdır). Hedges ve meslektaşlarının mitokondri verileriyle elde ettikleri evrimsel ağaç, 189 insanın doğrudan anasal atasını hepsinin bir arada buluştukları tek bir kadının olduğu noktaya götürmektedir. Mitokondri filogenisindeki en derin (ilk ayrılan) dal Afrika soy hattı içerisindeki ayrılmaları içerdiğinden, bu ağaç söz konusu kadının Afrika'da yaşadığını ileri sürmektedir (Şekil 16.14). (Çoğunlukla yanlış bir şekilde Mitokondriyal Havva olarak adlandırılan kadının, günümüz 189 insanı için kendi neslinden tek dişi ata olmadığına dikkat edin. Günümüzün 189 insanı, hiç şüphesiz, sahip oldukları çekirdek genlerinin bir çoğunu aldıkları bu ortak dişi atayla aynı çağda yaşamış çok sayıda dolaylı dişi ataya sahiptirler. bkz. Ayala vd. 1994; Ayala 1995).

Tablo 16.1 Afrika'dan çıkış ile çok merkezli evrim modellerini birbirinden ayıran genetik tahminler

Birinci sütundaki her bir kriter, Afrika'dan çıkış modeli ile çok merkezli evrim modelini bir birinden ayırt etmek için kullanabileceğimiz bir veri kategorisidir. Sonraki iki sütun, her modele göre her bir veri tipindeki desen tahminini vermektedir. Son sütun, tahminlere göre yapılan ayrımların neden kesin olmadığını açıklar. Detaylar için metne bakınız.

	Tahminler		
Kriter	**Afrika'dan çıkış**	**Çok merkezli evrim**	**Zayıf noktaları**
1. Nötral alellerin atalarının bulunduğu bölge	Çoğunlukla Afrika	Rastgele	*H. ergaster/erectus*'un Afrika kökeni olası, çok merkezli evrim modeline göre bile, alellerin kökeninin Afrika olması yönünde yanıtlanabilir.
2. Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonların ayrılma zamanının karşılaştırılması	200 000 yıl ya da daha az	Bir milyon yıl ya da daha fazla	Çok merkezli evrim modeline göre, bölgesel populasyonlar arasındaki gen akışı görünen populasyon ayrılma yaşını daha düşük gösterebilir.
3. Genetik çeşitlilik	Genetik çeşitlilik Afrika'da daha fazladır	Genetik çeşitlilik tüm bölgelerde aşağı yukarı aynıdır	*H.ergaster/erectus*'un Afrika kökenli olması ve gen akışı ya da seçilim, çok merkezli evrim modeline göre bile, Afrika'da çok büyük çeşitliliğe yol açabilir.
4. Nötral alel takımları	Avrupa ve Asya'da bulunan aleler Afrika'daki alellerin alt kümeleridir	Her bölge bazı özgül alelere sahiptir; hiç bir bölgenin aleleri diğer bir bölge alelerinin alt kümesi değildir.	*H. ergaster/erectus*'un Afrika kökenli olması, çok merkezli evrim modeline göre bile, Avrupa ve Asya'da mevcut olan bu alelerin, Afrika'daki alelerin alt kümesi olduğu anlamına gelebilir.

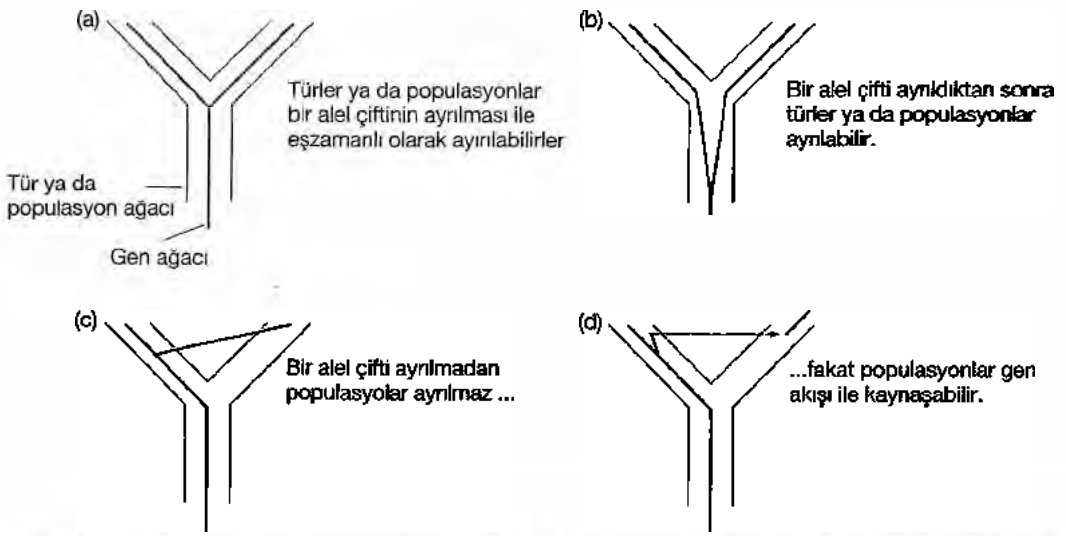
Hedges ve meslektaşları, oluşturdukları mitokondri filogenilerinin istatistiksel olarak zayıf bir şekilde desteklendiğini belirtirler. Buna rağmen, filogeninin öne sürdüğü sonuç doğru olabilir (bkz. Zischler vd. 1995). Günümüz bütün insan mitokondri DNA'larının ortak atasının gerçekten de Afrika'da yaşamış olduğunu farz edersek, bu durum, Tablo 16.1'deki kriteri kullanarak, çok merkezli evrim modeli ile Afrika'dan çıkış modeli arasında karar vermemize yardımcı olur mu? Hayır, çünkü her iki modele göre, günümüz insanlarının tümünün, kökeni Afrika'ya kadar uzanan ortak bir ataya sahiptirler. Anahtar soru, Bütün insanların mitokondri DNA'larının ortak atası ne zaman yaşadı?



Şekil 16.14 İnsan mitokondri DNA'larının evrimsel ağacı. Her dalın ucu tek bir bireyi temsil etmektedir. Kırmızı dal uçları Afrikalı bireyleri, mavi dal uçları ise Afrikalı olmayan bireyleri temsil etmektedir. Ağaç, şempanze dizisi dışgrup olarak kullanılarak köklendirilmiştir. Hedges vd. (1992)'nin izni ile basılmıştır. Copyright © 1992, American Association for the Advancement of Science.

Linda Vigilant ve meslektaşları (1991), tüm günümüz insanlarının mitokondri DNA'larının ortak atasının 166 000 ile 249 000 yıl önce yaşadığını tahmin etmektedirler. Araştırmacılar, bu rakama (1) mitokondri DNA'larında mutasyonların sabit bir oranda biriktiğini kabul ederek, (2) insan dizilerini şempanze dizileri ile karşılaştırarak ve (3) moleküler saati, kabul gören insan ve şempanze ayrılma zamanı tahminleri yardımı ile ayarlayarak ulaştılar (bkz. Bölüm 13). Ruvolo vd. (1993), tüm insanların mitokondri DNA'larının ortak atasının 129 000–536 000 yıl önce yaşadığı sonucunun tahmini için benzer veri ve dayanakları kullanmaktadırlar. Mitokondri genomunun tamamına dayandırıldığı için, en kesin ve muhtemelen de en doğru olanı Horai vd. (1995)'nin yaptığı 125 000-161 000 yıl öncesini gösteren tahmindir. Cavalli-Sforza (1997) alternatif bir model kullanarak, 146 000 yıl öncesini işaret eden, neredeyse aynı olan bir tarih önermektedirler. (Bu tarihleri, Krings vd. 1999 tarafından Neandertal mtDNA'sında dayanarak önerdiği tarihlerle karşılaştırınız).

İlk bakışta, Afrika'dan çıkış hipotezi ile tutarlı olan bu tarihler, Tablo 16.1'deki kriter 2 doğrultusunda çok merkezli evrim modelini ret ediyor gözükmektedir. Bu tarihler, Afrikalı olmayan insan populasyonlarının Afrikalı populasyonlardan, en fazla birkaç yüz bin yıl önce (ama kesinlikle bir milyon yıl gibi bir zaman değil) ay-



Şekil 16.15 Tür ağacı, populasyon ağacı ve gen ağacında ayrılma zamanı. Bu şekiller herhangi bir tür ya da populasyon filogenisindeki hipotetik bir gen filogenisini göstermektedir. (a) Bu senaryoya göre bir mutasyon gen ağacını ikiye bölen yeni bir alel verir ve aynı zamanda tür ya da populasyonu da ikiye böler. Daha sonra, türemiş tür veya populasyonun her birinde, alellerden biri genetik sürüklenme ya da seçilim ile kaybedilir. Sonuç, tür ağacı ya da populasyon ağacı ile tıpa tıp örtüşen bir gen ağacıdır. Tür ya da populasyonların ayrılma zamanını tahmin etmek için moleküler saat kullandığımızda doğru cevabı elde ederiz. (b) Burada, mutasyon, gen ağacını ikiye bölen bir alel oluşturur. Bir süre sonra, tür ya da populasyon ikiye ayrılır. Daha sonra, genetik sürüklenme ya da seçilim ile türemiş tür veya populasyonların her birinde alellerden biri kaybedilir. Eğer türler ya da populasyonların ayrılma zamanını tahmin etmek amacıyla, gen ağacı için moleküler saati kullanırsak, türler ya da populasyonlar gerçekte olduğundan daha erken zamanda ayrılmış gibi gözükecektir. (c) İlk önce bir tür ikiye bölünür. Bir süre sonra, mutasyon, gen ağacını ikiye bölen yeni bir alel meydana getirir. En sonunda, alellerden biri bir türden diğerine geçer. Bu son adım imkansızdır; dolayısıyla, moleküler saat gerçekte olduğundan daha yakın zamanda ayrılmış görünen türler arasında bir ayrım yapmayacaktır. (d) Bununla birlikte, (c)'dekine benzer bir senaryo populasyonlar için olasıdır. Önce populasyon ikiye ayrılır. Bir süre sonra mutasyon, gen ağacında ayrılmaya neden olan yeni bir alel meydana getirir. Sonra, bir göçmen yeni aleli diğer bir populasyona taşır (kırmızı ok). Sonunda bir populasyonda yeni alel diğer populasyonda da atasal alel kayıp edilir. Populasyon ağacında populasyonların ayrılma zamanını tahmin etmek amacıyla gen ağacı için moleküler saati kullandığımızda, populasyonlar gerçekte olduğundan daha yakın bir zamanda ayrılmış gibi gözükecektir.

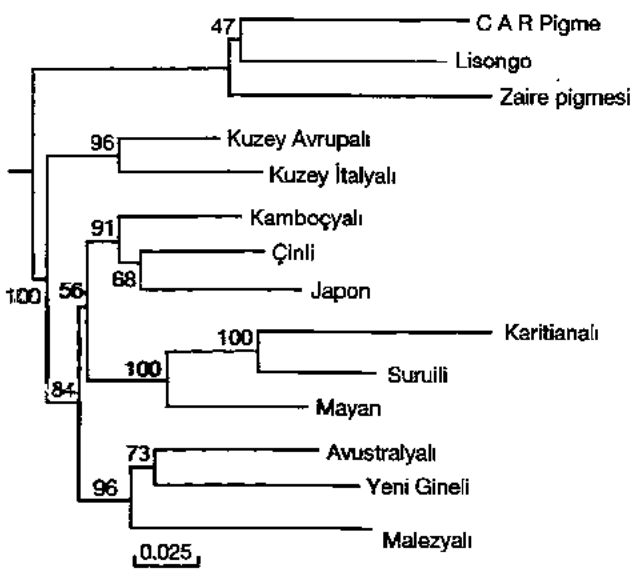
rıldığını göstermektedir. Ancak, Şekil 16.15'in incelenmesi bu durumun ille de böyle olması gerekmediğini göstermektedir. Alelleri farklılaşmadan türlerin farklılaşamayacağı doğrudur, ancak gen akışı ile birbirlerine bağlı olan populasyonlar için geçerli değildir. Ağırlıklı olarak tek gene dayandırılan mitokondri saatinin, Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonlar arasındaki ayrılmayı gerçekte olduğundan daha yakın zamanda gösteriyor olması olasıdır.

Yapmamız gereken şey aynı anda birçok lokusa bakmak ve birlikte ele alındıklarında bu lokusların Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonların yakın zamandaki ayrılmalarıyla ilgili aynı şeyi söyleyip söylemediklerini görmektir. A. M. Bowcock ve meslektaşları (1994) 14 populasyonun her birinden 30 insanın çekirdek mikrosatellit (microsatellite) lokusuna bakmışlardır. Mikrosatellit lokusları, genellikle 2 ile 5 baz uzunluğundaki kısa nükleotit dizilerinin ard arda tekrarlandığı genom bölgeleridir. Herhangi bir lokusdaki tekrar sayısı bireyler arasında büyük farklılıklar gösterir, bu da her bir mikrosatellit lokusunun çok sayıda alele sahip olduğu anlamına gelir. Bowcock ve meslektaşları 30 mikrosetallit lokusunun her birindeki alel frekanslarına dayalı olarak, 14 populasyon arasındaki çok lokuslu genetik uzaklıkları (genetic distance) hesapladılar ve bu populasyonlar arası uzaklıkları populasyonların filogenetik ağacını çıkarsamada kullandılar (Şekil 16.16).

Bowcock ve arkadaşlarının filogenetik ağacında, coğrafi olarak komşu populasyonlar birlikte kümelenirler. Dahası, en derin dallanma noktası Afrikalı populasyonları Afrikalı olmayanlardan ayırır. Aynı verileri analiz ederek, D. B. Goldstein ve meslektaşları (1995), Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonlar arasındaki ayrılmanın 75 000-287 000 yıl önce meydana geldiğini tahmin etmektedirler. Afrika'dan çıkış modeli ile uyuşan bu zaman aralığı, Tablo 16.1'deki 2. kritere göre çok merkezli evrim modelinin ret edilebilmesi için mitokondri saatinin yarattığından daha ikna edici bir durum ortaya koymaktadır. Çok merkezli evrim modeline göre, populasyonların bölünmesini, olduğundan daha yüzeysel gösterecek yeterlilikte gen akışının olduğunu varsaymak halen olasıdır. Fakat, eğer bu derece bir gen akışı olagelmiş ise, herhangi bir bölgesel karakter farklılaşmasının bir milyon yıl veya daha fazla bir süreden beri nasıl korunduğunu açıklamak zorlaşmaktadır (Nei 1995).

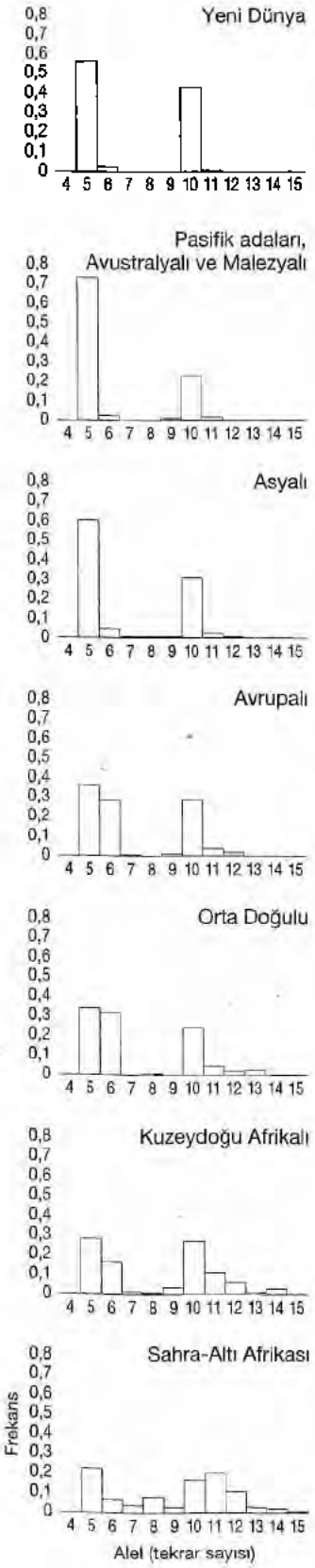
Çok kesin olmasa da, moleküler analizler modern insanların Afrika'da evrimleştiğini ve daha sonra diğer yerlerdeki arkaik insanlarla yer değiştirdiklerini göstermektedir.

Son olarak, Sarah Tishkoff ve arkadaşları (1996b) tarafından yapılan bir çalışmayı ele alacağız. Bu araştırmacılar, 12. kromozom üzerinde kısa-ardışık tekrarlı bir polimorfizim bölgesi olan bir lokustaki alelik varyasyonu çalıştılar. Bu bölge, top-



Şekil 16.16 İnsan populasyonu için, 30 mikrosatellit lokusundaki alel frekanslarına dayandırılan filogenetik ağaç Bir düğümdeki rakam, 100 tekrarlı seç-bağla analizinde, o düğümün bulunma yüzdesidir (bkz. Bölüm 13). Ağaçtaki en kökteki ayrılma, 100 tekrarlı seç-bağla analizinin 100'ündede ortaya çıkmıştır ve bu da Afrikalı (Orta Afrika Cumhuriyeti Pigmesi, Lisongo, Zaire Pigmesi) ile Afrikalı-olmayanlar şeklindeki ayrılmanın populasyon filogenisindeki en temel ayrılma olduğu sonucu için güçlü istatistiksel desteğe işaret etmektedir. Bowcock vd. (1994)'den.

lam 12 alel verecek şekilde TTTTC dizisinin 4 ile 15 kere tekrarlandığı, kodlama yapmayan bir DNA'dır. Tishkoff ve arkadaşları, yedi farklı coğrafik bölgeden 1 600'den daha fazla insanın genotipini belirlediler. Şekil 16.17, yedi bölgenin her birindeki alel frekanslarının dağılış diyagramlarını göstermektedir.



Afrikalı populasyonlar, Afrikalı olmayan populasyonlara göre, daha fazla alelik çeşitlilik göstermektedir. Bu model Afrika'dan çıkış modeli ile uyumludur. Eğer Afrikalı olmayan populasyonlar, Afrika dışına göç eden küçük gruplar tarafından kurulduysalar, bu durumda kurucu etkisi nedeniyle Afrikalı olmayan populasyonlar azalmış genetik çeşitliliğe sahip olmalıdır (bkz. Bölüm 6).

Şekil 16.17'deki grafiklerin, en yakın olanlar altta, en uzak olanlar üstte olacak şekilde, bölgelerin Sahra altı Afrika'ya olan uzaklıklarına göre düzenlendiğine dikkat edin. Şekil üzerinde, Sahra'nın güneyindeki Afrika'dan yukarıya doğru kuzeydoğu Afrika'ya, sonra Ortadoğu'ya, Avrupa'ya, Asya'ya ve buradan diğer bölgelere doğru gidildiğinde üstteki her bölgenin, alttaki bölgenin alellerinin bir alt kümesi olan bir alel kümesine sahip olduğunu görürüz. Bu durum da, Afrika'dan çıkış modeli ile uygunluk göstermektedir. Eğer her bir uzak bölgedeki populasyonlar, atalarının yerleşmiş olduğu yerlerden ayrılarak göç eden küçük insan grupları tarafından kurulmuşlarsa, böyle bir durum bizim beklediğimiz durum olacaktır. Alelik çeşitlilik deseni, sadece Afrika'dan çıkış modeli ile uygunluk göstermeyip, aynı zamanda Tablo 16.1'deki 3. ve 4. kriterler doğrultusunda, çok merkezli evrim modelini çürütme eğilimindedir. Ancak, bu çürütme kesin değildir, çünkü çok merkezli evrim modeli de, zamansal olarak daha erken olsa da, aynı göç ve yerleşme modelini öngörür.

Tishkoff ve meslektaşları, Afrikalı olmayan populasyonların kurucularının Afrika'yı ne zaman terk ettiklerini tahmin edebilmektedirler. Bu araştırmacılar kısa-ardışık tekrarlı lokus ve komşu bir lokus arasındaki bağlantı dengesizliğine (linkage disequilibrium) dayalı bir metot kullanmışlardır (bkz. Kutu 16.1). Tishkoff ve meslektaşları, Afrikalı olmayan populasyonları kuranların Afrika'yı terk etmelerinin 102 000 ile 450 000 yıldan daha önce olmadığını tahmin etmektedirler. Bu tarihler Afrika'dan çıkış modeli ile uyumlu olup, Tablo 16.1'deki 2. kriter doğrultusunda çok merkezli evrim modelini reddetme eğilimindedir.

H. sapiens'in kökeni ile ilgili olarak burada derlediğimiz kanıtlar terazinin kefesini Afrika'dan çıkış modelinin lehine göstermektedir. Sınamaların hiç biri kesin olmadığından, bazı ara modeller (Şekil 16.12b) bir kenara atılamaz. Birlikte değerlendirildiklerinde, genetik veriler ve en azından bazı morfolojik veriler, (1) tüm günümüz insanlarının Afrikalı atalardan türediklerini ve (2) Afrikalı olmayan tüm günümüz insanlarının son birkaç yüz bin yıl içinde Afrika'dan ayrılan *H. sapiens* ataların türevleri olduklarını göstermektedir. Günümüz ırkları arasındaki farklılıklar, onların ayrılmalarından bu yana ortaya çıkmış olmalıdır.

16.4 İnsana Özgü Özelliklerin Evrimi

İnsanlar, günümüz primatlarında bulunmayan birçok özgül özelliğe sahiptir: bizler iki ayak üzerinde yürürüz, oldukça büyük bir beynimiz vardır, karmaşık aletler yapıp kullanırız ve konuşuruz. Seksiyon 16.2'de iki ayak üzerinde hareketi ve beyin büyüklüğünü kısaca tartıştık. Burada, aletler ve dilin kökeni ile ilgili kanıtları ele alacağız.

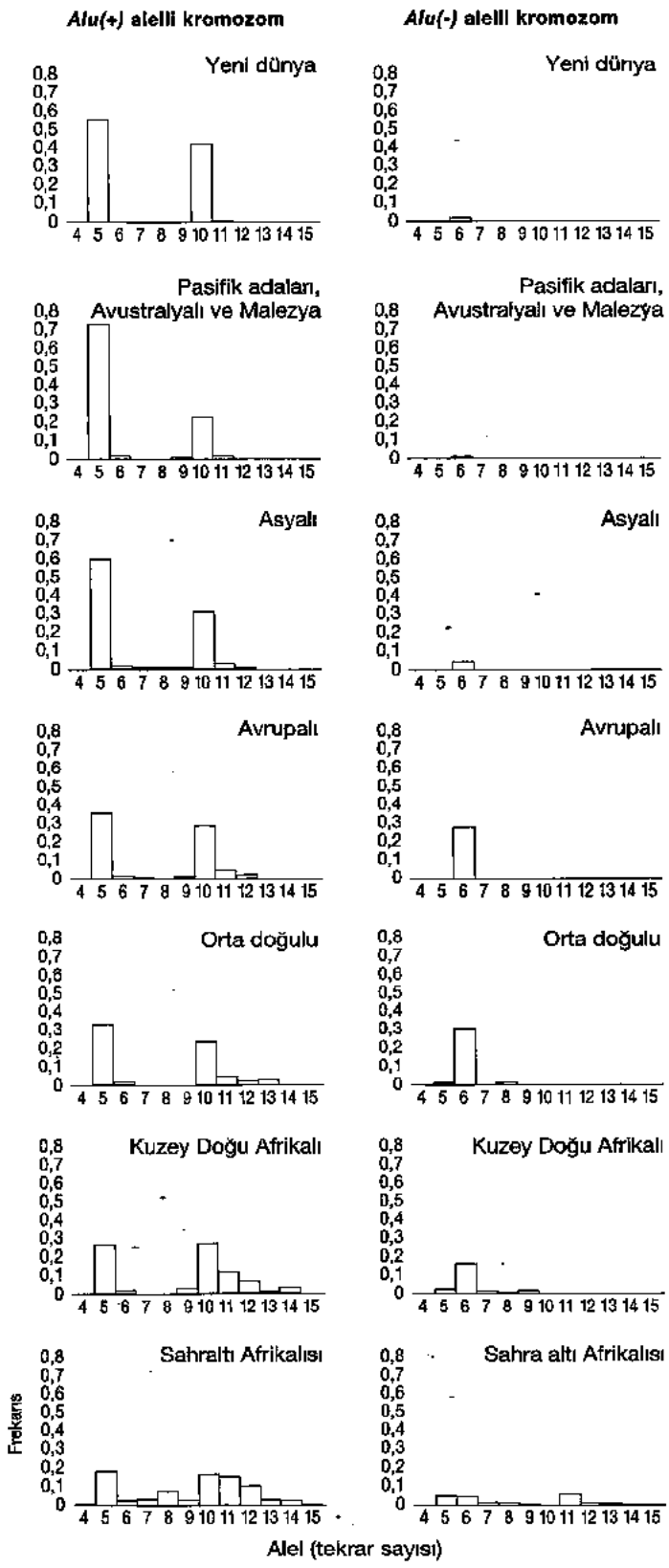
Şekil 16.17 Yedi coğrafik bölgeye ait insanlarda, tek bir lokustaki genetik çeşitlilik
Her bir grafik, belirli bir coğrafi bölgeye ait insanlar için, 12. kromozom üzerinde yer alan ve kısa-ardışık olarak tekrarlı lokustaki farklı alellerin (4-15 olarak numaralanmış) frekanslarını göstermektedir. Tishkoff vd. (1996b)'deki tablolardan hazırlanmıştır.

KUTU 16.1 Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonların ayrılma zamanını belirlemek için bağlantı dengesizliğinin kullanılması

12. kromozom üzerinde yer alan kısa-ardışık tekrarlı dizilerden oluşmuş lokusun yanında, Alu elementi olarak bilinen ve kodlama yapmayan bir nükleotit dizisini taşıyan başka bir lokus daha vardır. Alu lokusu iki alele sahiptir; atasal ya da *Alu(+)* aleli, ve 256 baz çiftlik bir delesyona sahip türemiş ya da *Alu(−)* aleli. Goriller ve şempanzelerde *Alu(−)* aleli yoktur. Dolayısıyla, muhtemelen *Alu(−)* aleli, insan soy hattı ile şempanze soy hattının ayrılmasından sonra, insan soy hattında ortaya çıkmıştır.

Alu(−) alelini veren delesyon mutasyonu, muhtemelen sadece bir kez Afrika'da ortaya çıkmış ve bu mutasyon büyük bir olasılıkla kısa-ardışık tekrarlı lokusda altı kez tekrarlanan aleli taşıyan bir kromozomda ortaya çıkmıştır (Tishkoff vd 1996b). Bu mutasyonun populasyonda ortaya çıkmasından bu yana, *Alu(−)* aleli kısa-ardışık tekrarlı alel ile bağlantı dengesizliğinde idi (bkz. Bölüm 7). Populasyondaki tek *Alu(−)* alelli kromozom 12 tipi, kısa-ardışık tekrarlı-6-*Alu(−)* haplotipine sahip idi.

Bölüm 7'den, bir populasyonda eşeyli üremenin bağlantı dengesizliğini azalttığını hatırlayınız. *Alu(−)* aleli Afrika'da ortaya çıktıktan sonra, kısa-ardışık tekrarlı lokusta meydana gelen mutasyonlar ve bu lokus ile Alu lokusu arasında meydana gelen genetik rekombinasyon 12. kro-



Şekil 16.18 Yedi coğrafik bölgenin insanlarında, bağlantılı iki lokusta genetik çeşitlilik Bu grafikler Şekil 16.17'de verilen populasyon ve allellerin aynısını ifade etmektedir. Kısa-ardışık tekrarlı lokusun yanında bir delesyon için polimorfik olan Alu elementi bulunur. *Alu(+)* ve *Alu(−)* bu lokusta bulunan iki aleldir. Sol sütun, *Alu(+)* aleli taşıyan kromozomlardaki kısa-ardışık tekrarlı lokusun alel frekanslarını göstermektedir. Sağ sütun, *Alu(-)* aleli taşıyan kromozomlardaki kısa-ardışık tekrarlı lokusun alel frekanslarını göstermektedir. Eğer bir populasyon kısa-ardışık tekrarlı lokus ve Alu lokusu için bağlantı dengesinde ise, bu durumda allellerin dağılım şekli (grafikteki yükseklikleri değil) her iki sütunda aynı olacaktır. Sahra'nın alt kısımlarında bulunan Afrikalılarda, *Alu(+)* ve *Alu(−)* kromozomları için allellerin dağılımı yaklaşık aynıdır. Bu durum, kısa-ardışık tekrarlı lokus ve Alu lokusunun bu populasyonda hemen hemen bağlantı dengesinde olduğuna işaret etmektedir. Diğer bölgelerin insanlarında *Alu(+)* ve *Alu(−)* kromozomları karşılaştırıldığında, allellerin dağılımı önemli ölçüde farklı olup, bu durum kısa-ardışık tekrarlı lokus ile Alu lokusunun bağlantı dengesizliğinde olduğunu göstermektedir. Diyagramlar, Tishkoff vd. (1996b)'deki tablolardan hazırlanmıştır.

KUTU 16.1 Devamı

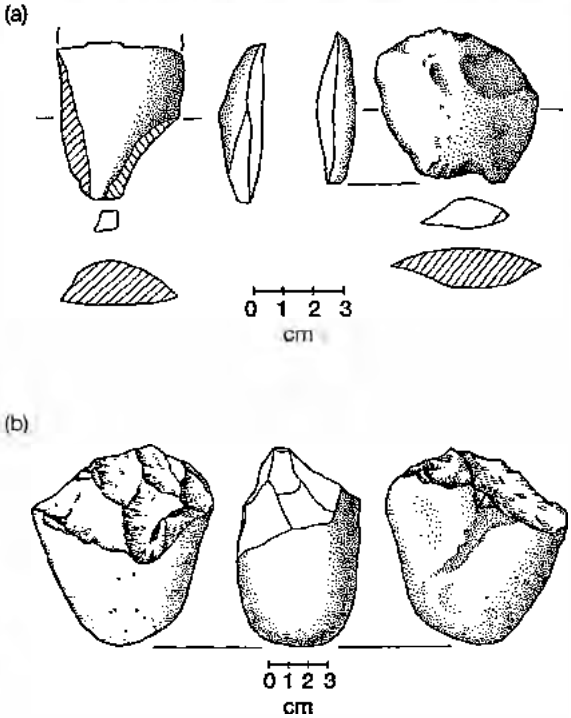
mozom üzerindeki diğer genotipik kombinasyonlarında büyük bir çeşitlilik yaratmıştır (Şekil 16.18, Afrikalı populasyonlar). Sahra altı Afrika populasyonları, bu lokuslarda hemen hemen bağlantı dengesindedir.

Öyle görünmektedir ki, ilk göçmenler Afrika'dan ayrıldıklarında, beraberlerinde hatırı sayılır bir frekansta 2-lokus üç genotip kombinasyonu götürmüşlerdir: 5-*Alu(+)*, 10-*Alu(+)* ve 6-*Alu(−)*. Diğer bir deyişle, kurucu etkisi şeklinde kendini gösteren genetik sürüklenme, göçmen populasyonlarda bağlantı dengesizliğine neden olmuştur. Göçmenlerin Afrika'dan ayrılmasından beri geçen süre, mutasyon ve rekombinasyonlar ile bu iki lokus için yeni genotip kombinasyonlar yaratmak ve Afrika'da görülen düzeyde haplotip çeşitliliği oluşturmak için yeterli olmamıştır. Diğer bir ifade ile, Afrikalı olmayan populasyonlar hala bağlantı dengesizliğine sahip olup, bu populasyon genetiği mirası onlara Afrika'dan ayrılan eski atalarından kalmıştır. Populasyonların bağlantı dengesizliği göstermelerini etkileyen iki olay olan rekombinasyon ve mutasyon oranlarını tahmin etmek suretiyle (bkz. Bölüm 7), Tishkoff ve arkadaşları Afrikalı olmayan populasyonların kurucu bireylerinin Afrika'dan ayrılma zamanının 102 000-450 000 yıldan daha önce olmadığını tahmin etmektedirler (aynı zamanda bkz. Pritchard ve Feldman 1996; Risch vd. 1996).

Atalarımızdan Hangileri Taş Aletler Yaptı ve Kullandı?

Şempanzeler basit aletleri yapar ve kullanırlar. Şempanzeler yaprakların sap ve sürgünlerini soyarak yaptıkları aleti, termit tepeciklerinden termitleri çıkarıp avlamak için kullanırlar. Şempanzeler, tohumları açmak için taş ve sopaları bir çekiç gibi, yaprakları ise şemsiye olarak kullanırlar. Diğer hayvanlar da alet kullanır. Darwin ispinozlarının bir türü olan ağaçkakan ispinozu (*Camarhynchus pallidus*), ağaç kabuklarından böcekleri çıkarmak için kaktüs dikenlerini kullanır. Öyleyse, alet yapımı ve kullanımı sadece insanlara özgü değildir. İnsanlara özgü olan şey karmaşık aletlerin yapımı ve kullanımıdır.

Arkeolojik kayıtlarda rastlanan en eski karmaşık aletleri, keskin uçlu yongalar ve saplı kesici aletlerdir (Şekil 16.19). Bu şekildeki aletler yapan taş yontucu bir birey, nehir yatağından uygun bir çakıl taşını, tercihen ince taneli bir volkanik kayayı seçerek işe başladı (Schick ve Toth 1993). Bu erkek ya da kadın daha sonra, taştan



Şekil 16.19 Etiyopya'nın Hadar bölgesinde bulunan Oldowan taş aletleri Bu 2,3 milyon yıllık taş aletler, bilinenlerin en eskileridir (a) İki ucu da keskin yongalar. Her biri farklı bir yönden gösterilmektedir. (b) Bir kesici el aleti, üç yönden gösterilmektedir. Kimbel vd. (1996)'dan alınmıştır.

yongalar yontmak için bu çakıl taşını ikinci bir taşa vurdu. Bu yongaların kendileri birer kesici alet olarak kullanışlı idi. Bir çakıl taşının uygun şekilde birçok parçalara ayrılması bir keski üretti. Bu tip aletler ilk defa Tanzanya'daki Olduvai-Gorge'da bulunduklarından, bunların Oldowan endüstrisi kompleksine ait olduğu söylenir. Arkeologlar, Oldowan tipi aletleri yapmanın beceri ve deneyim gerektirdiğini kaynağından öğrendiler.

Bilinen en eski Oldowan aletleri Etiyopya'daki Gona bölgesindendir. Sileshi Semaw ve arkadaşları (1997), aletleri içeren sediment tabakasının hemen altındaki ve üstündeki katmanların yaşına dayanarak, bu aletlerin 2,5 ile 2,6 milyon yaşında olduğunu belirlediler. Bu aletleri yapan taş yontucuları kimlerdi?

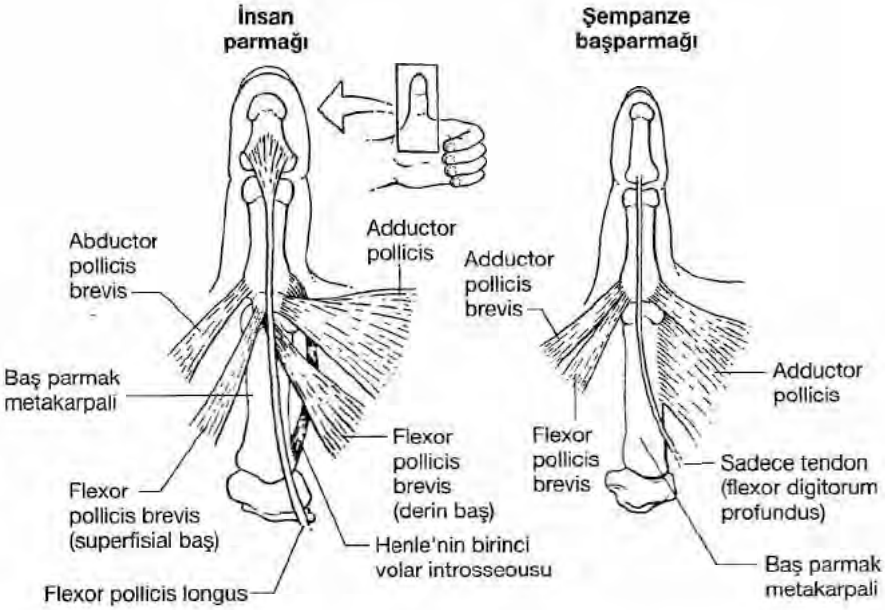
Bilinen en eski taş aletler, bilinen en eski Homo örneklerinden daha da eskidir.

En kesin bir yanıt, *Homo* cinsinin bazı ilk üyeleriydi. Bu yanıt ile ilgili problem, 2,5 milyon yıl öncesinde herhangi bir *Homo* türünün ortaya çıktığına dair kesin kanıtlara sahip olmamamızdır. Güvenilir bir şekilde yaşı tahmin edilen en eski tarihli *Homo* fosili, Etiyopya'daki Hadar bölgesinde bulunan 2,3 milyon yıl yaşındaki üst çene (maxilla)'dir (Seksiyon 16.2; Gibbons 1996; Kimbel vd. 1996). Bu fosilin hangi türü temsil ettiği de kesin değildir; bir *H. habilis* (Şekil 16.9b), bir *H. rudolfensis* (Şekil 16.9c) ya da şimdiye kadar bilinmeyen türlerden biri olabilir.

İkinci dereceden kanıtlar, Hadar fosilinin 2,5 milyon yıllık Gona aletlerini yapan türü temsil edebileceğini göstermektedir. Hadar, coğrafik olarak Gona'ya yakındır, 2,3 milyon yıl öncesi de jeolojik olarak 2,5 milyon yıl öncesine yakındır ve Hadar fosili Oldowan aletinin saptandığı 34 yerin yakınında bulunmuştur. Eninde sonunda, 2,5 milyon yıllık *Homo* fosilinin, Gona'da bulunabileceği ve *Homo*'nun bu ilk üyelerinin Gona taş yontucuları olabilecekleri yüksek bir olasılıktır. Diğer yandan, Bernard Wood (1997)'un işaret ettiği gibi, ikinci dereceden kanıtlar kanıtlayıcı değildir. Eğer diğer Hominidler aynı zamanda ve aynı yerde bulunmuşlarsa, bu durumda ikinci dereceden kanıtlar da şüphelidir. Bu durum, Oldowan aletleri yakınında bulunan 2,3 milyon yıllık *Homo* çenesinin bulunduğu Hadar bölgesi için bile doğrudur.

Wood, kaba yapılı australopithesinelerin, Oldowan endüstri kompleksi ile hemen hemen aynı zaman aralığında *Homo* ile beraber Afrika'nın aynı bölgesinde bulunduğunu belirtir. Kaba yapılı australopithesinelerin Oldowan aletlerinin yapımından sorumlu olduğuna işaret eden iyi ikincil kanıtlar olmamasına rağmen, bunların alet kullanabilme yeteneklerine ilişkin dolaylı kanıtlar, anatomilerinden edinilebilmektedir. Randall L. Susman (1994), baş parmaklarının anatomisi temelinde olayı tartışmaktadır. Randall, şempanze ve insan baş parmaklarının kas ve kemiklerini karşılaştırarak işe başlar (Şekil 16.20). İnsan, şempanzelerde olmayan üç kasa sahiptir. Fazladan üç kasa sahip olma ile ilişkili olarak, insanlar uçları geniş olan daha kalın metakarpallere sahiptir (Şekil 16.21a). Baş parmak anatomisindeki bu farklılıklar, insan elini şempanze eline göre daha ustaca kavrama yönünde uyumlu yapmıştır. Susman, değişikliğe uğramış insan başparmağı anatomisinin karmaşık aletlerin üretimi ve kullanımı ile ilişkili doğal seçilim baskısına cevap olarak evrimleştiğini ileri sürmektedir.

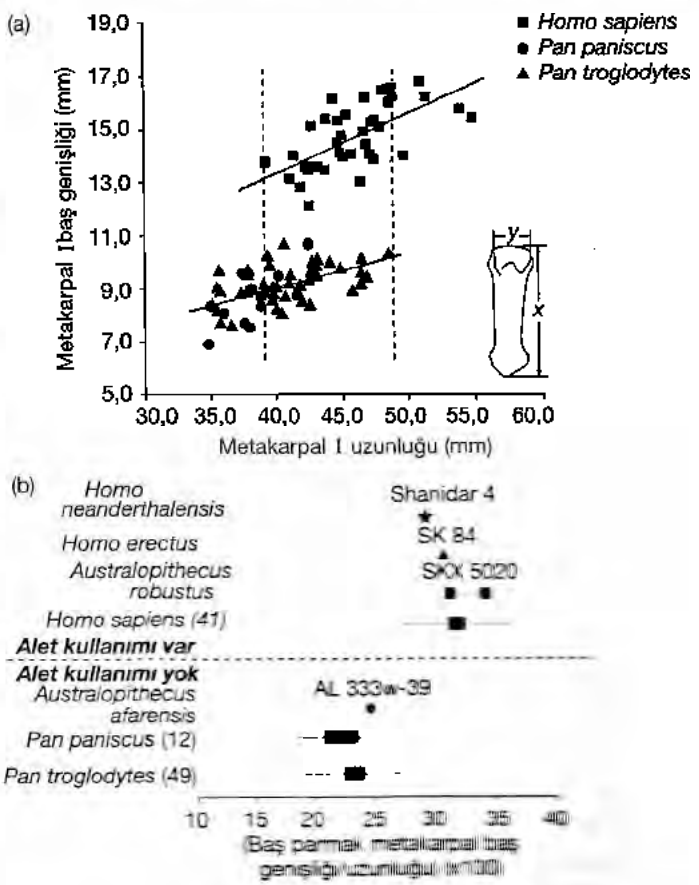
Susman, daha sonra insan ve şempanze başparmak metakarpallerinin nispi kalınlığını değişik hominid fosillerininki ile karşılaştırmaktadır (Şekil 16.21b). *H. neanderthalensis*, *H. erectus* ve *A. robustus* uzunluklarına göre daha geniş başparmak metakarpallerine sahip olmaları ile *Homo sapiens*'e benzerler. Oldowan aletleri görülmeden önce, fosil kayıtlarda kayıp olan ince yapılı bir australopithesine türü olan *A. afarensis*, uzunluğuna göre ya da dar bir başparmak metakarpaline sahip olması yönüyle şempanzelere benzer. Susman, baş parmak metakarpallerini, ortadan kalkmış hominidlerin taş alet yapıcısı ve kullanıcısı olup olmadıklarını belirlemede kullanabileceğimizi iddia eder. Susman, hem *H. erectus* hem de *A. robustus*'un alet yapıcısı olduğu çıkarsamasını yapar. Ancak, Susman'ın iddiası halen tartışmalıdır



Şekil 16.20 İnsan ve şempanze baş parmakları İnsan baş parmağında bulunan fakat şempanze baş parmağında bulunmayan üç kas renkli olarak gösterilmiştir. Susman (1994)'ın izniyle basılmıştır. Copyright © 1994, American Association for the Advancement of Science.

(Mc Grew vd 1995). Çok yakın zamanda, Hamrick vd. (1998) *A. africanus*'da dahil (*A. afarensis*'e ait uygun kemikler bilinmemektedir) birkaç australopithesine türünün güçlü-kavrayıcı baş parmaklara sahip olduklarını ve bunların yontulmamış taşları alet olarak kullanmış olabileceklerini savunmaktadırlar.

Tartıştığımız kanıtlardan hiç birisi, Gona bölgesindeki Oldowan aletlerinin bir *Homo* türü tarafından mı yoksa kaba yapılı bir australopithesine türü tarafından mı yapıldığını ortaya koymamaktadır. Bunun yerine, bu kanıtlar, bu aletlerin bunlardan



Şekil 16.21 Çeşitli hominidlerde başparmak metakarpal kemikleri (a) Bu grafik, insan, bonobo ve şempanze örnekleri için, başparmak metakarpalin baş kısmı genişliği (başparmak boyunca dışa doğru uzanan kemiğin uç kısmı) ile baş parmak metakarpal uzunluğu arasındaki oransal ilişkiyi göstermektedir. Daha uzun metakarpaller daha geniş bir uca sahiptir, fakat büyüklükleri dikkate alındığında, insan metakarpalleri şempanze metakarpallerine oranla daha geniş bir uca sahiptirler. Başka bir değişle, insanlarda metakarpal uç genişliğinin uzunluğuna oranı daha büyüktür. (b) Bu grafik, birçok hominid fosili (veri noktası üzerindeki rakamlar örnek numarasını göstermektedir), günümüz insanı, bonobo ve şempanze örnekleri için metakarpal uç genişliğinin uzunluğuna oranı ile ilgili dağılış sınırlarını göstermektedir. *Australopithecus robustus* için verilen oran, incelenmiş olan metakarpal kemiğinin tam olmaması (yani hasarlı olması) nedeniyle tahmini bir dağılım sınırını ifade etmektedir. Kesikli çizginin üstünde yer alan türler, arkeolojik veya fosil kayıtlarda ya da günümüzde işlenmiş haldeki taş aletlerle ilişkisi olmuş (en azından geçici bir süre) türleri ifade etmektedir. Kesikli çizgi altında yer alan türlerin böyle bir ilişkisi olmamıştır. Susman (1994)'in izniyle, tür isimlerinde bazı değişiklikler yapılarak basılmıştır. Copyright © 1994, American Association for the Advancement of Science.

biri ya da her ikisi tarafından yapılmış olabileceğini göstermektedir. Eğer Susman'ın kaba yapılı australopithesineler alet yapıcı iken ince yapılı australopithesineler alet yapıcı değildi şeklindeki çıkarsamasını ve Strait ve arkadaşlarının filogenilerinden bir tanesini (Şekil 16.11) kabul edersek, bu durumda şu iki sonuçtan birine varmamız gerekir: (1) Karmaşık taş aletlerin üretimi ve kullanımı *Homo* ve kaba yapılı Australopithesinelerin keşfedilmemiş ortak atasında orta çıktı ya da (2) karmaşık taş alet üretimi ve kullanımı en az iki hominid soy hattında bağımsız olarak ortaya çıktı.

Bazı morfolojik analizler hem ilk Homo türlerinin hem de kaba yapılı australopithesinelerin alet yapıcı olabileceklerini göstermektedir.

Bir taş aleti kavrayabilecek biçimde bir el fosili şeklinde kesin bir kanıt olmaksızın, bu soruların yanıtlarını asla bilemeyiz. Ancak, son zamanlarda birçok paleoantropolog, ilkin *Homo* türlerinin Oldowan taş aletlerinin hepsi olmasa da çoğunun yapımından sorumlu olduğu görüşünü paylaşmaktadır. Her ne zaman insan fosilleriyle birlikte taş aletler bulunmuşsa, *Homo* her zaman oradadır, ancak australopithesineler genellikle yoktur (Bu durum, Susman'ın fosillerini bulduğu ve aynı zamanda *Homo erectus* fosillerini de içeren Güney Afrika'daki Swartkrans bölgesi için de geçerlidir). Eğer 2,3 milyon yıl öncesine ait Hadar bölgesinde bulunuyor ise, *Homo habilis*'in var olduğu tarih Oldowan endüstrisi kompleksine ait zaman aralığı ile hemen hemen örtüşmektedir. Üç farklı kaba yapılı australopithesine türünün bulundukları zaman aralıkları 2,5 ile 1 milyon yıl öncesine kadar uzanır ve yaklaşık 1,5 milyon yıl öncesinden bu yana hiç bir Oldowan aleti yoktur.

Ancak, çoğu paleoantropologlar halen Oldowan taş aletlerinin, tümü olmasa bile, pek çoğunun Homo'lara ait el yapımı taş aletler olduğunu düşünmektedir.

Atalarımızdan Hangileri Konuşuyordu?

Hominidlerin dil tarihçesi, Hominidlerin alet kullanım tarihçesinden daha da karanlıktır. Konuşma, tıpkı alet kullanımı gibi, bir davranıştır. Davranışlar fosilleşemediği için, davranışların tarihçesine ait doğrudan kanıtlara sahip değiliz. Bize incelemek için kalan şey, konuya ilişkin arkeolojik ve fosil kayıtlardaki ikincil kanıtlardır. Konuşma bize, yazının bulunmasından önce, aletlerin bıraktığından daha da az ikincil kanıt bırakmıştır.

Konuşma, beyin kıvrımları içinde konumlanmış karmaşık bir adaptasyondur. Herhangi bir dile ait kelimeler ve özgül gramatik kurallar kültürel olarak aktarılır, ancak günümüz insanlarında dil kapasitesi ve temel bir gramer hem doğuştan vardır hem de evrenseldir (bkz. Pinker 1994). Bu iddia ile ilgili kanıtlardan birisi sağır çocuk grupları üzerine yapılan gözlemlerden gelmektedir; eğer işaretle konuşan özgün kişilerden izole edilirlerse, izole gruplar kendi işaret dillerini icat ederler. Yeni sağır kültür içinde büyüyen genç çocuklar iki nesillik aktarımdan sonra, yeni işaret dilleri gerçek bir dilin tüm standart özelliklerini geliştirirler. Bu diller standartlaşmış bir kelime ve gramer yapısına sahiptir ve bu dilleri akıcı olarak kullananlar insan düşünce ve duygularının tümünü etkili bir şekilde aktarabilirler. Bu yeni işaret dillerinin her biri özgündür ancak, hepsi, dil bilimcilerin konuşma dilinde belirledikleri aynı evrensel grameri yansıtırlar.

Konuşma ile ilgili beyin merkezlerinin birçoğu genellikle beynin sol yarı küresinde bulunan ve perisilviyan (perisylvian) korteks olarak adlandırılan bir bölgede toplanmıştır (bkz. Pinker 1994). Konuşma ile ilgili bu merkezler Broca bölgesini ve Wernicke bölgesini içerir. Homolog yapılar, maymunların beyninde de bulunur (Galaburda ve Pandya 1982). Maymunların Wernicke bölgesinin homoloğu bölge, maymun bağırışları da dahil, ses tanımada işlev görür. Maymun beyninde Broca bölgesinin homoloğu olan bölge yüz, dil, ağız ve larinks kaslarının kontrolünde işlev görür. Ancak, bu yapıların hiçbirisi maymun ses çağırılarının oluşumunda rol oynamaz. Bunun yerine, ses çağırısı beyin kökünde ve limbik sistemde bulunan merkezler tarafından oluşturulur. Aynı yapılar insanlarda gülme, hıçkırma, acı çığlıkları gibi dille şekillendirilmemiş sesleri kontrol eder. Buna göre, insan konuşma

organı, tüm pirimatlarda ortak olan sinir merkezlerinin modifikasyona uğramış bir türevi gibi gözükmektedir. Fakat günümüzde yaşayan türler arasında bu modifikasyon şekli (yani konuşma ile iletişim için özelleşme) insanlara özgü gibi görünmektedir. Durum bu ise, konuşma organı, soy hattımız şempanze ve bonoboların soy hattından ayrıldıktan sonra evrimleşti.

Konuşma dili, aynı zamanda, larinkste meydana gelmiş insanlar için özgül modifikasyonlara da bağlıdır. Larinks, yeni doğmuş modern insan ve diğer memelilerde gırtlak içinde, nazal boşluğun arka açıklığı ile birlikte bir kapak oluşturabilecek kadar yüksektir (bkz. Pinker 1994). Bu durum, ağız ve gırtlağa uğramadan havanın burundan akciğerlere doğru yoluna devam etmesine izin verir ve kazara içeri kaçan besin ya da su nedeniyle küçük çocukların boğulmalarını önler. İnsan bebekleri yaklaşık üç aylık iken larinks gırtlakta daha aşağıda konumlanır. Bu durum, dilin hareket edebileceği daha geniş alan yaratır, çift haldeki yankı odacıkların şekillerini değiştirir ve insanların, şempanze gibi diğer formlara göre, daha fazla çeşitte sesin bir birine eklemesine olanak sağlar.

Evrimsel soy hattımızda dilin varlığı ile ilgili olarak ne kadar geriye gidebilir ve hangi kanıtları kullanabiliriz? William Noble ve Iain Davidson (1991) tek güvenilir kanıt kaynağının arkeolojik kayıtlar olduğunu iddia ettiler. Bu araştırmacıların görüşüne göre, dilin temel özelliği, obje ve fikirleri ifade etmek için, bir kültür içinde standartlaşmış öznel sembolleri kullanmaktır. Bu durumda, dili bulmak için arkeolojik kayıtlarda bu tür sembolleri aramalıyız. İlk tartışmasız öznel semboller, Almanya ve Fransa'da bulunan yaklaşık 32 000 yıl yaşındaki mağara resimlerinde görülür. Noble ve Davidson bile, dilin bu kadar yakın zamana ait bir yenilik olduğunu kabul etmezler. Bu araştırmacılar, *Homo sapiens*'in 40 000 yıl önce (bazılarına göre 60 000 yıl kadar önce) Avustralya'ya yerleştiklerini belirtirler ve bir grup insanın yolculuğu planlama ve koordine etmede kendilerine yardımcı olacak bir dil olmadan, nasıl sandal inşa edip okyanusu geçtiklerini hayal edemediklerini itiraf ederler. Yine de, Noble ve Davidson, Avustralya'ya yerleşme tarihini yaklaşık 40 000 yıl civarında tutarlar. Bu durum, *H. sapiens*'in dili kullanabilen tek tür olduğu anlamına gelmektedir.

İlk çalışmalar Neandertallerin konuşamadıklarını önermiştir...

Dilin *H. sapiens*'e ait yakın zamandaki bir yenilik olduğu görüşüne dair diğer destekler *H. neanderthalensis* kafatasları ile yapılan anatomik çalışmalardan edinilmiştir. Bu çalışmalar, Neandertal larinksinin yapısını anlama girişimleridir. Kafatası kaide yapısı ve kafatası kas bağlantı bölgelerinin pozisyonları ile ilgili analizler, ünlü harfleri birbirine eklemesini sınırlayacak şekilde, Neandertallerin gırtlakta aşağıda olmayan bir larinkse sahip oldukları varsayımı için kullanıldı. Bu durumun Neandertallerin dil geliştirmesini engellemiş olabileceği iddia edilmiştir.

...fakat anahtar bir Neandertal kemiğinin bulunması ile bu düşüncenin aksi iddia edilmiştir.

B. Arensburg ve meslektaşları (1989; 1990) nadir rastlanan paleontolojik bir buluntu ile bu iddiaları çürüttüler. İsrail'de keşfedilen 60. 000 yıllık bir Neandertal iskeleti zarar görmemiş bir hiyoid kemiği içermektedir (Şekil 16.22). Hiyoid kemiği, larinks bölgesinde yer alır ve bu kemik insanlarda konuşma açısından önemli olan gırtlak kasları için tutunma bölgesi işlevi görür. Arensburg ve arkadaşları, bu hiyoid kemiğinin detaylı analizlerini yaparak, şempanze ve günümüz insanına ait hiyoidlerle karşılaştırdılar. Araştırmacılar, Neandertal hiyoidinin şempanze hiyoidinden önemli derecede farklı olduğunu ve gerçektende günümüz insanınınkine benzediğini buldular. Arensburg ve arkadaşları bu hiyoid kemiğine dayanarak, Neandertallerin düşük bir larinkse sahip olduklarını ileriye sürerler. Düşük larinkse sahip olmanın boğulma riskini artırdığı göz önüne alınırsa, böyle bir özelliğin önemli bir yarar sağlamadığı halde neden evrimleştiğini hayal etmek zordur. Böyle bir yarar için en açık aday, gelişmiş konuşma yeteneğidir.

Eğer Neandertallerin konuşabildiği savını kabul edersek, soy hattımızda daha da geriye konuşmayı izleyebilir miyiz? Konuşma organının beyinde olduğunu göz

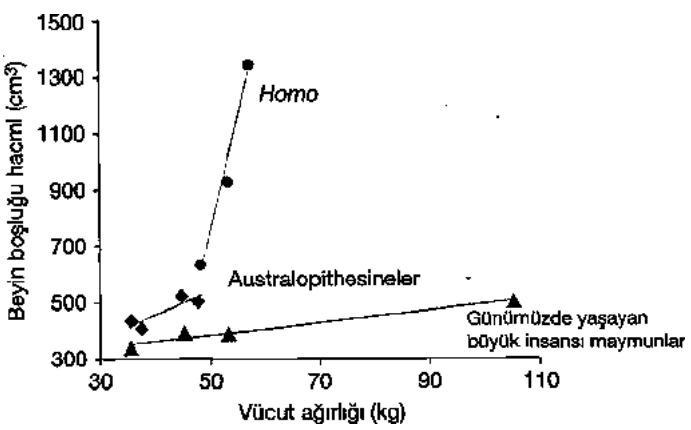


Şekil 16.22 *H. neanderthalensis* ve şempanzenin hiyoid kemikleri Neandertal hiyoid kemiği sağ taraftadır. Her iki kemik için verilen ölçek cm cinsindendir. Arensburg, Schepartz, Tillier, Vandermeersch ve Rak. 1990. "A reappraisal of the anatomical basis for speech in middle paleolithic hominids," *American Journal of Physical Anthropology*: 83:137-146. İzni alınarak yeniden hazırlanmıştır. © American Association of Physical Anthropologists

önüne alırsak, fosil kayıtlardan atalarımızın beyinleri ile ilgili ne bilgiler edinebiliriz? David Pilbeam ve Stephen Jay Gould (1974) vücut büyüklüğü dikkate alındığında bile, cinsimizin ilk ortaya çıkışından bu yana beynimizle ilgili olarak çarpıcı bazı farklılıkların ortaya çıktığını yıllar önce göstermişlerdir. Şekil 16.23, günümüz insansı maymunları, australopithesineler ve üç *Homo* türünde vücut büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak beyin büyüklüğünü göstermektedir. Şeklin incelenmesi, *Homo* türlerinin, vücut büyüklüklerine göre daha büyük beyne sahip olmakla kalmaz, aynı zamanda vücut büyüklüğüne bağlı olarak beyin büyüklüğü, akrabaları olan hominidlere göre, daha hızlı şekilde artış gösterdiğine işaret eder. İnsan beyni ve vücut büyüklüğü evrimi ile ilgili çok daha eksiksiz fosil kayıtlarından yararlanılarak yapılmış en son analizlerin hemen hemen tümü (örneğin, McHenry 1992; Kappelman 1996) bu sonucu doğrulamaktadır. Düşük larinks gibi, büyük beyinlere sahip olmanın da bir bedeli vardır. Büyük beyinlerle yaşamın sürdürülebilmesi çok fazla miktarda enerji gerektirir ve büyük beyinler yüksek miktarda ısı üretirler. Peki bu bedellerin karşılığında ne tür kazançlar elde edilmiş olabilir? İki olasılık, alet yapım ve kullanım kapasitesi ve konuşma kapasitesinin artmasıdır.

Homo habilis'e ait bir kafatasının incelenmesi bunların en azından ilkel bir dile sahip olmuş olabileceğini göstermektedir.

Phillip Tobias (1987), *H. habilis* örneklerinde beyin boşluğu iç kısmının kesitlerini inceledi. Bu iç kesitlerin incelenmesi, kendi ince yapılarına ek olarak, cinsimize özgü türemiş yapısal karakterlerin varlığını da ortaya çıkardı. Broca ve Wernicke alanlarının belirgin olarak genişlemiş olması bu karakterler arasındadır. Tobias'ın kendi ifadesi ile, bu keşif onu konuşmanın ilk olarak *H. habilis*'te, en azından ilkel biçimde, ortaya çıktığı şeklindeki hipoteze olan şüpheciliğinden, hipotezin savunuculuğuna dönüştürmüştür. Kesin olarak bilmesek ve belki de hiç bir zaman bilemeyecek olsak da, konuşma 2 milyon yıl kadar eski olabilir.



Şekil 16.23 Çeşitli hominidlerde beyin büyüklüğüne karşı vücut büyüklüğü Veri noktaları tam-uyum eğrileri ile birlikte tür ortalamalarını göstermektedir. Her üç grupta da büyük beyine sahip türler büyük bir vücuda sahiptirler. Australopithesineler, günümüz büyük insansı maymunlarına oranla, vücut büyüklüklerine göre daha büyük bir beyne sahiptirler. *Homo* türleri büyüklüklerine göre daha büyük bir beyne sahip olmakla kalmaz, aynı zamanda vücut büyüklükleri ve beyin büyüklükleri arasında önemli derecede farklı bir ilişkiyi de gösterirler. Günümüz büyük insansı maymunları bonobo, şempanze, orangutan ve gorildir; australopithesineler *A. aforensis, A. africanus, A. boisei ve A. robustus*'dur; *Homo* türleri ise, *H. habilis, H. ergaster/erectus ve H. sapiens*'tir. Veriler, Tobias (1987) ve Pilbeam ve Gould (1974)'e aittir. Ayrıca, bkz. McHenry (1994). Pilbeam ve Gould (1974)'dan.

Özet

Darwin'in tahmin ettiği gibi, evrimsel perspektif insanların kökeni ve doğasına ışık tutmaktadır. İnsanlar büyük insansı maymunların akrabalarıdır. Her ne kadar kanıtlar birbirini tutmuyorsa da, morfolojik ve moleküler çalışmalar yaşayan en yakın akrabalarımızın şempanzeler olduğunu göstermektedir. Şempanzelerle ortak son ortak atamız 5 milyon yıl önce yaşamıştır.

Şempanze soy hattından ayrılmanın ardından, kendi soy hattımız iki ayağı üzerinde duran birçok Afrika hominid türü verdi. Fosiller, bu türlerden en az iki tanesinin ve belki de beş kadarının, aynı zamanda bulunduklarına ilişkin güçlü kanıtlar sunmaktadır. Bizler, bu uyumsal açılımın tek hayatta kalanlarıyız.

Afrika'yı terk eden ilk *Homo* cinsi üyeleri yaklaşık 2 milyon yıl önce ayrıldı. Bu populasyonların sonradan bugünkü insan populasyonlarına gen katkısında bulunup bulunmadığı tartışma konusudur. Kesin bir test henüz yapılmış değildir, ancak kanıtlar hep birlikte değerlendirildiğinde, Afrikalı olmayan tüm günümüz populasyonların son 200 000 yıl içerisinde Afrika'yı terk eden yakın zamandaki göçmen dalgalarından türemiş olduğunu göstermektedir. Bu durum, insan populasyonları arasındaki bugünkü coğrafi varyasyonların oldukça yakın zamana meydana geldiği anlamına gelmektedir.

Karmaşık aletler yapmak ve bunları kullanmak ve konuşma kapasitesi, türümüze özgü türemiş karakterler arasında yer alır. Davranışlar fosilleşemediğinden, araştırmacılar bu özelliklerin tarihçesini oluşturmak için ikincil kanıtlara güvenmek zorundadırlar. Alet kullanımı en az 2,5 milyon yıl önce ortaya çıkmıştır. Kaba yapılı australopithesinelerin taş aletler kullanmış olma olasılığına rağmen, alet kullanımının ilk kez *Homo* türlerinde ortaya çıkmış olması büyük bir olasılıktır. Konuşma ile ilgili kanıt çok daha zayıftır, ancak bu kanıt konuşmanın alet kullanımı kadar erken ortaya çıkmış olabileceğini göstermektedir.

Sorular

1. Ruvolo vd. (1995)'in insanlar ve büyük insansı maymunlar arasındaki ilişkiyi çalışmak için, neden sadece mtDNA genlerine değil aynı zamanda çekirdek genlerine de bakmanın önemli olduğunu düşündüklerini açıklayınız.
2. İnsanlar ve şempanzelerin gerçektende birbirinin en yakın akrabaları olduğunu varsayalım. Buna göre, insanların şempanzelerden evrimleştiğini söylemek doğru olur mu? Peki, ya şempanzeler insanlardan evrimleşmiştir varsayımı ileri sürülseydi ne düşünürdünüz?
3. Eski Dünya maymunlarının filogenisi ile ilgili bir çalışmada (Hayasaka vd 1996), incelenen üç Rhesus makak bireyi monofiletik bir grup oluşturmadılar. Bunun yerine Rhesus makaklarından bir tanesinin mtDNA'sı diğer iki Rhesusdan ziyade Japon ve Tayvan'lı Rhesus makaklarının (bunlar farklı türlerdir) mtDNA'sına benzemekte idi. Bu durum nasıl oluşmuş olabilir? (En azından iki olasılık vardır.) Bu durum, birçok araştırıcının insan-büyük insansı maymun moleküler filogenisinden çıkardıkları sonuçları reddeden Jonathan Marks'ın görüşü ile ne şekilde ilişkilidir (Şekil 16.4 ve 16.6)?
4. Aynı ismi taşımak neyi ifade eder? İnsan ve şempanzelerin en yakın akraba (Şekil 16.3d) olduğuna inanan Jared Diamond (1992), eğer kladistik taksonominin geleneksel isimlendirmesini uygularsak, insan, şempanze ve bonoboların, bir cinsin üyeleri olarak değerlendirilmesi gerektiğini ileri sürer. Diamond, bu türleri sırasıyla, *Homo sapiens*, *Homo troglodytes* ve *Homo paniscus* olarak isimlendirmeyi önerir. Jonathan Marks, Diamond'un taksonomik yorumunu reddeder. Marks, ya goril ve şempanzelerin yakın akraba olduğu (Şekil 16.3c; Marks 1993) ya da çözümlenmemiş bir trikotominin bulunduğu (Şekil 16.4a; Marks 1994, 1995) bir insan-büyük insansı maymun filogenisini savunur. İnsan ve insansı maymunların doğası ile ilgili olarak Marks (1994) şunları ileriye sürer:

   > Popüler çalışmalar bizim sadece genetik olarak insansı maymun olmadığımızı, aksine harfi harfine insansı maymun olduğumuzu söylemektedir (örneğin, Diamond 1992). Bazen saçmalık içinde derinlik vardır, fakat şimdi bunun zamanı olduğunu sanmıyorum. Bu durum, sadece "insansı maymun" kategorisinin parafiletik durumunu yansıtır- güvercinler ne kadar sürüngen, atlar ne kadar balık iseler. . . insanlar da o kadar insansı maymundur. Genetik akrabalıklara odaklanmak, biyolojik olarak önemli fenotipik farklılaşma desenlerini gölgelemektedir.

   İnsanlar, şempanzeler ve bonoboların hepsinin aynı cinsin üyeleri olarak sınıflandırılması gerektiğini düşünüyor musunuz? Diamond ve Marks arasında, Latince isimlerdeki anlaşmazlığın ötesinde bir anlaşmazlık söz konusudur? Eğer öyleyse, bunlar nelerdir?
5. Jared Diamond insanlar ve şempanzelerin yakın akrabalıklarında ahlaki ikilemler bulur:

   > "Hayvanat bahçelerinde kafeslere kapatılmış insansı maymunları sergilemek kabul edilebilir olarak düşünülmüşken, aynı şeyi insanlar uygulamak kabul edilemez olarak düşünülmüştür. Hayvanat bahçesinde şempanze kafesi üzerindeki etikette "*Homo troglodytes*" yazısını okuduklarında halkın ne hissedeceğini merak ediyorum" (Diamond 1992, s.29).

Diamond, medikal araştırmalarda şempanzelerin kullanılmasını daha da dramatik bulur. Şempanze kullanımının geçerli bilimsel nedeni, onların fizyolojilerinin insanınkine fazlasıyla benzer olmasıdır. Dolayısıyla, insanların yerine kullanılabilecek en iyi denekler şempanzelerdir. Diamond, onayları olmaksızın insanların kafeslere konmasını (sergilemesek bile) kabul edilebilir olması yönüyle, hapishaneleri kabaca hayvanat bahçelerine benzer olduğunu belirtir. Fakat, üzerinde araştırma yapılan şempanzelere analog insan yoktur. Onayları olmaksızın, insanlar üzerinde medikal deneyler yapılmasını kabul edilebilir saydığımız hiç bir durum yoktur. Hayvanları, hayvanat bahçelerinde tutmak ahlaki olarak doğru mudur? Ya tıbbi araştırmalarda kullanmak? Söz konusu hayvanlar ile aramızdaki filogenetik akrabalıkları sorun olur mu? Eğer olursa nasıl ve neden?

6. Şekil 16.11b ve (c)'de verilen farklı iki filogeniye bakınız. Bu ağaçlardan hangisinin doğru olduğunu (eğer ikisinden biri doğru ise) bulmaya çalışan bir hominid paleontoloğu olduğunuzu varsayın. Hominid fosillerini bulmak için hangi katmanı seçerdiniz? Bir hominid kafatası bulacak kadar şanslı iseniz, kafatasının hangi özellikleri bu ağaçlardan hangisinin doğru olduğunu size söyleyebilirdi? Eğer, herhangi bir fosil bulamazsanız, bu iki ağaç hakkında herhangi bir sonuca varabilir misiniz?
7. İnsan ırksal politikalarının en tartışmalı yönlerinden biri, insan ırklarının genetik olarak farklı olduğu kavgasıdır. Afrika'dan çıkış ve çok merkezli evrim modelleri bu konuyu nasıl değerlendirir? Yani, hangi model insan ırklarının genetik olarak birbirinden daha farklı olduğunu öngörür?
8. Birçok genetik çalışma, günümüz insan populasyonlarının filogenisinde en temel ayrılmanın, Afrikalı ile Afrikalı olmayan populasyonlar şeklindeki ayrılma olduğunu göstermektedir. Bazı insanlar, bu verilerden günümüz Afrikalı insanlarının bir anlamda "ilkel" oldukları çıkarsamasına varırlar. Bu düşüncedeki mantıksal hata nerededir?
9. Jared Diamond ve diğerleri, Afrika'da bulunan etnik grup çeşitliliğinin, Afrika dışındaki diğer tüm kıtalarda bulunan etnik grup çeşitliliğinden çok daha fazla olduğuna işaret etmektedirler. Bu durum, insanların Afrikalı, Kafkasyalı, Asyalı ve Yerli Amerikalı olarak kategorize edildiği, Amerika Bileşik Devletlerindeki yaygın anlayışına uygulamasına ilişkin ne ifade eder?
10. C. Swisher ve meslektaşları (1996) tarafından yapılan çalışmalar, *Homo erectus*'un Java'da, günümüzden 53 000 yıl öncesine kadar Sambungmachan'da, 27 000 yıl öncesine kadar da Ngandong'da var olmuş olabileceğini işaret etmektedir. Eğer bu doğru ise, bu tarihler *H. erectus* ve *H. sapiens*'in Java'da aynı zamanda bulundukları anlamına gelmektedir. Bu bulgular çok merkezli evrim modelinin karşıtı olan Afrika'dan çıkış modeli üzerindeki şüpheleri kaldırabilecek midir? Neden evet ya da neden hayır?
11. Tartışmak adına, Wood (1997)'un ilk *Homo* türlerinin Oldowan taş aletlerinin yapımına katılmadığı ifadesini doğru kabul ediniz. Şimdi çözmemiz gereken diğer bilinmeyenler nelerdir? Oldowan taş aletlerinin keşfinden sonra, alet yapımı ile ilgili olarak arkeolojik kayıtlarda ortaya konan bir sonraki gelişmenin, Oldowan aletlerinden önemli derecede daha ileri (sofistike) olan Acheulean aletlerinin olduğuna dikkat edin (Johanson vd. 1996). Acheulean aletleri yaklaşık 1,4 milyon yıl önce ortaya çıkar ve 200 000 yıldan daha kısa bir zaman öncesine kadar da görülmeye devam ederler.
12. Derek Bickerton (1995) ve Charles Catania (1995), *Homo habilis*'in konuşabildiği önerisine karşı çıkmaktadırlar. Bickerton "eğer *H. habilis* konuşmak için gerekli olan tüm bileşenlere zaten sahipidilerse, sonraki $2\frac{1}{2}$ milyon yıl boyunca ne oldu?" diye yazar. Catania ise şu şekilde yazar: "Ben, eğer 1 milyon yıl önce Hominid atalarımız konuşma becerisi yönünden gerçekten bize benziyor idilerse, bu durum atalarımızın 950 000 yıl önce dünyayı ele geçirmiş olmaları gerektiği sonucuna varmaktayım. Fakat, dünyayı ele geçirmediler ve dolayısıyla, bize benzemiyorlardı; eğer gerçekten bize benzeselerdi, bu dönem tarih öncesi (prehistorik) olmak yerine tarih (historik) olacaktı." Philips Tobias'ın Bickerton ve Catania'ya nasıl bir cevap vereceğini düşünürdünüz? Kimin haklı olduğunu düşünüyorsunuz?

Kaynak Araştırması

13. Susman (1994)'ın ayrı duran başparmak ve alet kullanımı üzerine makalesini okuyun. Susman'ın savunusundaki hangi zayıflıkları tanımlayabilirsiniz? Hangi ilave verileri görmek isterdiniz? Eğer Susman'ın yerinde olsaydınız, bu eleştirilere nasıl cevap verirdiniz? Eğer bu konudaki eleştiri ve cevapların kendinizinkine benzeyip benzemediğini görmek istiyorsanız McGrew vd. (1995)'i okuyun.

    McGrew, W. C., M. W. Hamrick, S. E. Inouye, J. C. Ohman, M. Slanina, G. Baker, R. P. Mensforth, and R. L. Susman. 1995.Thumbs, tools, and early humans. *Science* 268: 586–589.

    Susman, R. L. 1994. Fossil evidence for early hominid tool use. *Science* 265: 1570–1573.

    Alet kullanımı ile ilgili probleme başka bir yaklaşım için şu literatüre bakınız:

    Susman, R. L. 1998. Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution* 35: 23–46.

14. Bu bölümde, günümüz insanlarının son atalarımızın bazılarına göre daha küçük vücuda ve beyne sahip olduğunu konusunda bir çift ip ucu vardı. Bu durumun gerçekten böyle olduğunu belgeleyen şu literatürlere bakınız:

    Gibbons, A. 1997. Bone sizes trace the decline of man (and woman). *Science* 276: 896–897.

    Ruff, C.B., E. Trinkaus, and T. W. Holliday. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* 387: 173–176.

15. İki ayak üzerinde durmanın ilk olarak *Australopithecus/Homo* soy hattında ortaya çıktığını belirttik, fakat bu özelliğin uyumsal önemini tartışmadık. Araştırmacılar, çeşitli hipotezler önermişlerdir. Bunların bazıları diğerlerine göre sezgisel olarak daha akla yatkın görünmektedir. Başlangıç olarak şu literatürlere bakınız:

    Chaplin, G., N. G. Jablonski, and N. T. Cable. 1994. Physiology, thermoregulation, and bipedalism. *Journal of Human Evolution* 27: 497–510.

    Hunt, E. D. 1994. The evolution of human bipedality: Ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution* 26: 183–199.

    Jablonski, N. G., and G. Chaplin. 1993. Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae. *Journal of Human Evolution* 24: 259–280.

    Wheeler, P. E. 1994. The foraging times of bipedal and quadrupedal hominids in open equatorial environments (a reply to Chaplin, Jablonski & Cable, 1994). *Journal of Human Evolution* 27: 511–517.

    Wheeler, P. E. 1994. The thermoregulatory advantages of heat storage and shade-seeking behavior to hominids foraging in equatorial savannah environments. *Journal of Human Evolution* 26: 339–350.

16. Konuşmanın kökeniyle ilgili başka bir kanıt çeşidi için şu literatüre bakınız:

    Kay, R. F., M. Cartmill, and M. Balow. 1998. The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 5417–5419.

Kaynaklar

Aiello, L. C. 1993. The fossil evidence for modern human origins in Africa: A revised review. *American Anthropologist* 95: 73–96.

Andrews, P. 1992. Evolution and environment in the Hominoidea. *Nature* 360: 641–646.

Andrews, P., and L. Martin. 1987. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *Journal of Human Evolution* 16: 101–118.

Arensburg, B., L. A. Schepartz, A. M. Tillier, B. Vandermeersch, and Y. Rak. 1990. A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Paleolithic hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 83: 137–146.

Arensburg, B., A. M. Tillier, B. Vandermeersch, H. Duday, L. A. Schepartz, and Y. Rak. 1989. A middle paleolithic human hyoid bone. *Nature* 338: 758–760.

Arsuaga, J. L., I. Martínez, C. Lorenzo, A. Gracia, A. Muñoz, O. Alonso, and J. Gallego 1999. The human cranial remains from Gran Dolina lower-Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37: 431–457.

Ayala, F. J. 1995. The myth of Eve: Molecular biology and human origins. *Science* 270: 1930–1936.

Ayala, F. J., A. Escalante, C. O'hUigin, and J. Klein. 1994. Molecular genetics of speciation and human origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6787–6794.

Begun, D. R. 1992. Miocene fossil hominids and the chimp–human clade. *Science* 257: 1929–1933.

Begun, D. R. 1994 Relations among the great apes and humans: New interpretations based on the fossil great ape *Dryopithecus*. *Yearbook of Physical Anthropology* 37: 11–63.

Begun, D. R. 1995. Late-Miocene European orangutans, gorillas, humans, or none of the above? *Journal of Human Evolution* 29: 169–180.

Begun, D. R., C. V. Ward, and M. D. Rose. 1997. Events in hominoid evolution. In D. R. Begun, C. V. Ward, and M. D. Rose, eds.: *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. New York: Plenum Publishing Company, 389–415.

Begun, D. R., C. V. Ward, and M. D. Rose, eds. 1997. *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominid Evolution and Adaptations*. New York: Plenum.

Bermúdez de Castro, J. M., J. L. Arsuaga, E. Carbonell, A. Rosas, I. Martínez, and M. Mosquera. 1997. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392–1395.

Beynon, A. D., M. C. Dean, and D. J. Reid. 1991. On thick and thin enamel in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology* 86: 295–309.

Bickerton, Derek. 1995. Finding the true place of *Homo habilis* in language evolution. Open peer commentary in Wilkins and Wakefield 1995.

Boesch, C., and M. Tomasello. 1998 Chimpanzee and human cultures. *Current Anthropology* 39: 591–614.

Borowik, O. A. 1995 Coding chromosomal data for phylogenetic analysis: Phylogenetic resolution of the *Pan-Homo-Gorilla* trichotomy. *Systematic Biology* 44: 563–570.

Bowcock, A. M., A. Ruiz-Linares, J. Tomfohrde, E. Minch, J. R. Kidd, and L. L. Cavalli-Sforza. 1994. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature* 368: 455–457.

Carbonell, E., J. M., Bermúdez de Castro, and J. L. Arsuaga. 1999. Preface: Special issue on Gran Dolina site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37: 309–311.

Catania, A. C. 1995. Single words, multiple words, and the functions of language. Open peer commentary in Wilkins and Wakefield 1995.

Cavalli-Sforza, L. L. 1997. Genes, peoples and languages. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 7719–7724.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or the Preservation of the Favoured Races in the Struggle for Life.* (London: John Murray).

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.* London: John Murray.

Dean, D., and E. Delson. 1992. Second gorilla or third chimp? *Nature* 359: 676–677.

Deinard A., and K. Kidd. 1999. Evolution of a *HOX-B6* intergenic region within the great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 36: 687–703.

Diamond, J. 1992. *The Third Chimpanzee*. New York: Harper Collins.

Djian, P., and H. Green. 1989. Vectorial expansion of the involucrin gene and the relatedness of the hominoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 8447–8451.

Duarte, C., J. Maurício, et al. 1999. The early upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Laga Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 7604–7609.

Frayer, D. W., M. H. Wolpoff, A. G. Thorne, F. H. Smith, and G. G. Pope. 1993. Theories of modern human origins: The paleontological test. *American Anthropologist* 95: 14–50.

Gabunia, L., and A. Vekua. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature* 373: 509–512.

Gabunia, L., A. Vekua, et al. 2000. Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, geological setting, and age. *Science* 288: 1019–1025.

Galaburda, A. M., and D. N. Pandya. 1982. Role of architectonics and connections in the study of primate brain evolution. In E. Armstrong and D. Falk, eds. *Primate Brain Evolution*. New York: Plenum.

Gibbons, A. 1994. Rewriting—and redating—prehistory. *Science* 263: 1087–1088.

Gibbons, A. 1996. A rare glimpse of an early human face. *Science* 274: 1298.

Goldstein, D. B., A. Ruiz Linares, L. L. Cavalli-Sforza, and M. W. Feldman. 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 6723–6727.

Goodman, M. 1962. Evolution of the immunologic species specificity of human serum proteins. *Human Biology* 34: 104–150.

Goodman, M., W. J. Bailey, K. Hayasaka, M. J. Stanhope, J. Slightom, and J. Czelusniak. 1994. Molecular evidence on primate phylogeny from DNA sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 94: 3–24.

Green, H., and P. Djian. 1995. The involucrin gene and Hominoid relationships. *American Journal of Physical Anthropology* 98: 213–216.

Groves, C. P. 1986. Systematics of the great apes. In D. R. Swindler and J. Erwin, eds. *Comparative Primate Biology*, Volume 1: Systematics, Evolution, and Anatomy. New York: Alan R. Liss, Inc., 187–217.

Hamrick M. W., S. E. Churchill, D. Schmitt, and W. L. Hylander. 1998. EMG of the human flexor pollicis longus muscle: Implications for the evolution of Hominid tool use. *Journal of Human Evolution* 34: 123–136.

Hayasaka, K., K. Fujii, and S. Horai. 1996. Molecular phylogeny of macaques: Implications of nucleotide sequences from an 896-base-pair region of mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution* 13: 1044–1053.

Hedges, S. B., S. Kumar, K. Tamura, and M. Stoneking. 1992. Human origins and analysis of mitochondrial DNA sequences. *Science* 255: 737–739.

Horai, S., Y. Satta, K. Hayasaka, R. Kondo, T. Inoue, T. Ishida, S. Hayashi, and N. Takahata. 1992. Man's place in the Hominoidea revealed by mitochondrial DNA genealogy. *Journal of Molecular Evolution* 35: 32–43.

Horai, S., K. Hayasaka, R. Kondo, K. Tsugane, and N. Takahata. 1995. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 532–536.

Huang Wanpo, R. G. Ciochon, R. Yúmin, F. Larick, H. Qiren, C. Schwarcz, J. de Vos Yonge, and W. Rink. 1995. Early *Homo* and associated artefacts from Asia. *Nature* 378: 275–278.

Huxley, T. H. 1863. *Evidence as to Man's Place in Nature*. New York: D. Appelton and Company.

Johanson, D. C., B. Edgar, and D. Brill. 1996. *From Lucy to Language*. (New York: Simon & Schuster Editions).

Kappelman, J. 1996. The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 30: 243–276.

Kim, H.-S., and O. Takenaka. 1996. A comparison of TSPY genes from Y-chromosomal DNA of the great apes and humans: Sequence, evolution, and phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 100: 301–309.

Kimbel, W. H., R. C. Walter, D. C. Johanson, K. E. Reed, J. L. Aronson, Z. Assefa, C. W. Marean, G. G. Eck, R. Robe, E. Hovers, Y. Rak, C. Vondra, T. Yemane, D. York, Y. Chen, N. M. Evensen, and P. E. Smith. 1996. Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar member), Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 31: 549–561.

Krings, M., A. Stone, R. W. Schmitz, H. Krainitzki, M. Stoneking, and S. Pääbo. 1997. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90: 19–30.

Krings M., H. Geisert, R. W. Schmitz, H. Krainitzki, and S. Pääbo. 1999 DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the Neandertal type specimen. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5581–5585.

Leakey, M. G., C. S. Feibel, I. McDougall, and A. Walker. 1995. New 4-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376: 565–571.

Lieberman, D. E. 1995. Testing hypotheses about recent human evolution from skulls: Integrating morphology, function, development, and phylogeny. *Current Anthropology* 36: 159–197.

Li Tianyuan and D. A. Etler. 1992. New middle pleistocene hominid crania from Yunxian in China. *Nature* 357: 404–407.

Lowenstein, J., and A. Zihlman. 1988. The invisible ape. *New Scientist* 3 (December): 56–59.

Marks, J. 1993. Hominoid heterochromatin: Terminal C-bands as a complex genetic trait linking chimpanzee and gorilla. *American Journal of Physical Anthropology* 90: 237–246.

Marks, J. 1994. Blood will tell (won't it?): A century of molecular discourse in anthropological systematics. *American Journal of Physical Anthropology* 94: 59–79.

Marks, J. 1995. Learning to live with a trichotomy. *American Journal of Physical Anthropology* 98: 211–213.

Martin, L. 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314: 260–263.

McGrew, W. C., M. W. Hamrick, S. E. Inouye, J. C. Ohman, M. Slanina, G. Baker, R. P. Mensforth, and R. L. Susman. 1995. Thumbs, tools, and early humans. *Science* 268: 586–589.

McHenry, H. M. 1992. Body size and proportions in early hominids. *American Journal of Physical Antropology* 87: 407–430.

McHenry, H. 1994. Tempo and mode in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6780–6784.

National Public Radio. 1995. Evolution disclaimer to be placed in Alabama textbooks. Transcript 1747, segment 13.

Nei, M. 1995. Genetic support for the out-of-Africa theory of human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 6720–6722.

Noble, W., and I. Davidson. 1991. The evolutionary emergence of modern human behavior: Language and its archaeology. *Man* 26: 223–253.

Nordborg, M. 1998. On the Probability of Neanderthal Ancestry. *American Journal of Human Genetics* 63: 1237–1240.

Nuttall, G. H. F. 1904. *Blood, Immunity, and Blood Relationship; a demonstration of certain blood-relationships amongst animals by means of the precipitin test for blood.* London: Cambridge University Press.

Pilbeam, D., and S. J. Gould. 1974. Size and scaling in human evolution. *Science* 186: 892–901.

Pinker, S. 1994. *The Language Instinct*. New York: Harper Collins.

Pough, F. H., J. B. Heiser, and W. N. McFarland. 1996. *Vertebrate Life* Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Pritchard, J. K., and M. W. Feldman. 1996. Genetic data and the African origin of humans. *Science* 274: 1548.

Rak, Y. 1983. *The Australopithecine Face*. New York: Academic Press.

Risch, N., K. K. Kidd, and S. A. Tishkoff. 1996. Genetic data and the African origin of humans—reply. *Science* 274: 1548–1549.

Rogers, J. 1994. Levels of genealogical hierarchy and the problem of hominoid phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 94: 81–88.

Rogers, J., and A. G. Comuzzie. 1995. When is ancient polymorphism a potential problem for molecular phylogenetics? *American Journal of Physical Anthropology* 98: 216–218.

Ruvolo, M. 1994. Molecular evolutionary processes and conflicting gene trees: The Hominoid case. *American Journal of Physical Anthropology* 94: 89–113.

Ruvolo, M. 1995. Seeing the forest and the trees: Replies to Marks; Rogers and Commuzzie; Green and Djian. *American Journal of Physical Anthropology* 98: 218–232.

Ruvolo, M. 1997. Molecular phylogeny of the hominids: Inferences from multiple independent DNA sequence data sets. *Molecular Biology and Evolution* 14: 248–265.

Ruvolo, M., S. Zehr, M. von Dornum, D. Pan, B. Chang, and J. Lin. 1993. Mitochondrial COII sequences and modern human origins. *Molecular Biology and Evolution* 10: 1115–1135.

Ruvolo, M., D. Pan, S. Zehr, T. Goldberg, T. R. Disotell, and M. von Dornum. 1994. Gene trees and hominoid phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 8900–8904.

Sarich, V. M., and A. C. Wilson. 1967. Immunological time scale for Hominid evolution. *Science* 158: 1200–1203.

Satta, Y., J. Klein, and N. Takahata. 2000. DNA archives and our nearest relative: The trichotomy revisited. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 14: 259–275.

Schick, K. D., and N. P. Toth NP. 1993. *Making Silent Stones Speak: Human Evolution and the Dawn of Technology.* New York: Simon & Schuster.

Semaw, S., P. Renne, J. W. K. Harris, C. S. Feibel, R L. Bernor, N. Fesseha, and K. Mowbray. 1997. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature* 385: 333–336.

Shoshani, J., C. P. Groves, E. L. Simons, and G. F. Gunnel. 1996. Primate phylogeny: Morphological vs. molecular results. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5: 101–153.

Strait, D. S., F. E. Grine, and M. A. Moniz. 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution* 32: 17–82.

Stern, J. T., and R. L. Susman. 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis. American Journal of Physical Anthropology* 60: 279–317.

Stringer, C. 1988. The dates of Eden. *Nature* 331: 565–566.

Susman, R. L. 1994. Fossil evidence for early hominid tool use. *Science* 265: 1570–1573.

Swisher, C. C., III, G. H. Curtis, et al. 1994. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263: 1118–1121.

Swisher, C. C., III, W. J. Rink, S. C. Antón, H. P. Schwarcz, G. H. Curtis, A. Suprijo, and Widiasmoro. 1996. Latest *Homo erectus* of Java: Potential contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia. *Science* 274: 1870–1874.

Tattersall, I. 1986. Species recognition in human paleontology. *Journal of Human Evolution* 15: 165–175.

Tattersall, I. 1992. Species concepts and species identification in human evolution. *Journal of Human Evolution* 22: 341–349.

Tattersall, I. 1995. *The Fossil Trail.* Oxford: Oxford University Press.

Tattersall, I. 1997. Out of Africa again . . . and again? *Scientific American* 276 (April): 60–67.

Tattersall, I. 2000. Once we were not alone. *Scientific American* 282 (January): 56–62.

Tattersall, I., and J. H. Schwartz. 1999. Hominids and hybrids: The place of Neanderthals in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 7117–7119.

Thorne, A. G., and M. H. Wolpoff. 1981. Regional continuity in Australasian pleistocene hominid evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 55: 337–349.

Tishkoff, S. A., E. Dietzsch, W. Speed, A . Pakstis, J. R. Kidd, K. Cheung, B. Bonné-Tamir, A. S. Santachiara-Benerecetti, P. Moral, M. Krings, S. Pääbo, E. Watson, N. Risch, T. Jenkins, and K. K. Kidd. 1996b. Global patterns of linkage disequilibrium at the CD4 locus and modern human origins. *Science* 271: 1380–1387.

Tishkoff, S. A., K. K. Kidd, and N. Risch. 1996a. Interpretations of multiregional evolution—reply. *Science* 274: 706–707.

Tobias, P. V. 1987. The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution. *Journal of Human Evolution* 16: 741–761.

Trinkaus, E., C. B. Ruff, S. E. Churchill, and B. Vandermeersch. 1998. Locomotion and body proportions of the Saint-Césaire 1 Châtelperronian Neandertal. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* 95: 5836–5840.

Valladas, H., J. L. Reyss, J. L. Joron, G. Valladas, O. Bar-Yosef, and B. Vandermeersch. 1988. Thermoluminescence dating of Mousterian "Proto-Cro-Magnon" remains from Israel and the origin of modern man. *Nature* 331: 614–616.

Vigilant, L., M. Stoneking, H. Harpending, K. Hawkes, and A.C. Wilson. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253: 1503–1507.

Waddle, D. M. 1994. Matrix correlation tests support a single origin for modern humans. *Nature* 368: 452–454.

Ward, S. C., and W. H. Kimbel. 1983. Subnasal alveolar morphology and the systematic position of *Sivapithecus. American Journal of Physical Anthropology* 61: 157–171.

White, T. D., and G. Suwa. 1987. Hominid footprints at Laetoli: Facts and interpretations. *American Journal of Physical Anthropology* 72: 485–514.

White, T. D., G. Suwa, and B. Asfaw. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371: 306–312.

White, T. D., G. Suwa, and B. Asfaw. 1995. Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375: 88.

Wilkins, W. K., and J. Wakefield. 1995. Brain evolution and neurolinguistic preconditions. *Behavioral and Brain Sciences* 18: 161–226.

Wilson, D. E., and D. M. Reeder, eds. 1993. *Mammal Species of the World,* 2nd ed. Washington: Smithsonian Institution Press.

Wolpoff, M. H. 1996. Interpretations of multiregional evolution. *Science* 274: 704–706.

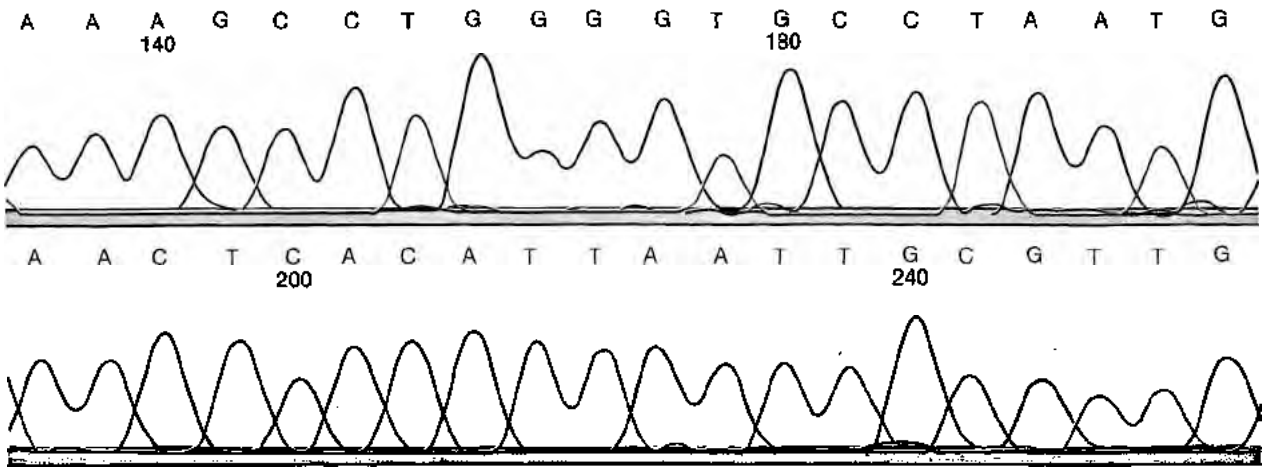
Wood, B. 1992. Origin and evolution of the genus *Homo. Nature* 355: 783–790.

Wood, B. 1997. The oldest whodunnit in the world. *Nature* 385: 292–293.

Wood, B., and A. Turner. 1995. Out of Africa and into Asia. *Nature* 378: 239–240.

Wrangham, R. W. 1999. Evolution of coalitionary killing. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 1–30.

Zischler, H., H. Geisert, A. von Haeseler, and S. Pääbo. 1995. A nuclear "fossil" of the mitochondrial D-loop and the origin of modern humans. *Nature* 378: 489.



Bu grafikler otomatik DNA dizi analizinden elde edilmiştir. DNA dizi analizi ve diğer alanlardaki teknolojik gelişmeler evrimsel analizler için yeni veri setleri elde edebilme olanakları sağlamaktadır.

GÜNCEL ARAŞTIRMALAR—BİR ÖRNEKLEM

BUNDAN ÖNCEKİ BÖLÜMLER EVRİM MEKANİZMALARINI, ADAPTASYONU VE YAŞAM tarihini inceledi. Bu inceleme, organizmaların çeşitliliği ve adaptasyonu hakkında sorular sorup cevaplarını almak için gerekli anlayış, kavram ve tekniklerin bir setini geliştirmeyi kapsamaktadır. Kısım V'de evrimsel biyolojinin özellikle aktif araştırma alanlarındaki soruları inceleyebilmek için bu seti kullanacağız. Ancak, incelediğimiz konular araştırılmakta olunan konuların küçük bir örneklemesini kapsamaktadır. Bu örnekleri, okuyucuların profesyonel ve özel yaşamlarıyla yakından ilgili, öne çıkmış araştırma alanları oldukları ümidiyle seçtik.

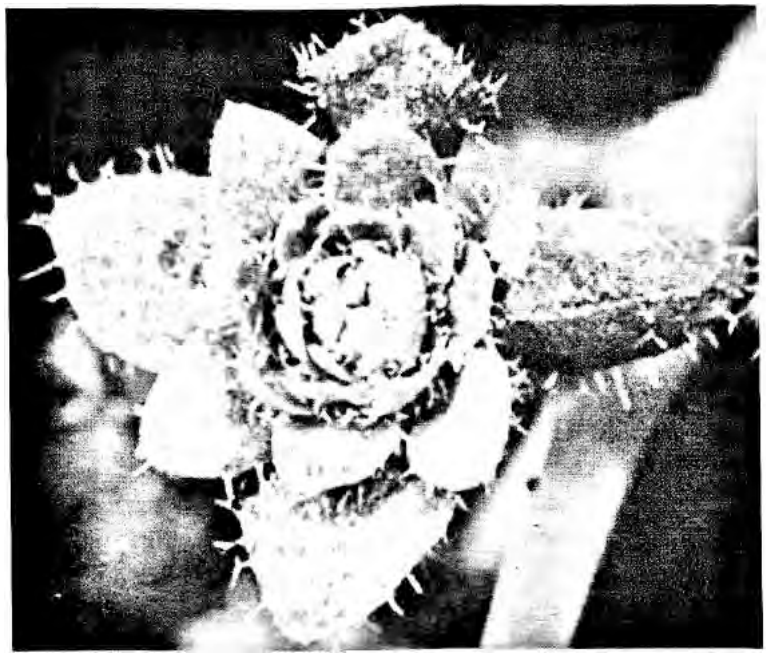
Bölüm 17'ye evrimsel yeniliklerin genetik temeli ile ilgili son deneyleri inceleyerek başlayacağız. Paleontologlar ve moleküler genetikçiler ortak çalışarak fosil kayıtlarda gözlenen, çiçeklerin kökeninden hayvan gözlerindeki çeşitlenmeye kadar olan önemli değişimlerin gelişimsel olarak meydana gelişlerindeki temel verileri ortaya çıkarmaya çalışmaktadırlar.

Bölüm 18'de protein ve nükleik asit dizilerinden elde edilmiş veri patlaması ile ortaya çıkan birçok soru üzerinde durulmaktadır. Dört evrimsel güçten hangileri türler arasındaki DNA dizilerinde gözlenen farklılıklarından sorumludur? Neden pek çok türün genomu parazitik dizilerle delik deşik edilmiştir?

Son olarak, Bölüm 19 evrimsel düşüncenin insan sağlığıyla ilgili sorunlara nasıl uygulandığını incelemektedir. Patojenlerin nasıl evrimleştiğini anlamak acaba hastalığın tedavisine yardımcı olacak aşının geliştirilmesine veya hastanın bakımına yardımcı olabilir mi? Evrimsel analiz insan fizyolojisi ve davranışı ile ilgili konulara ışık tutacak, tıbbi olarak kullanışlı, anlayışlar oluşturabilir mi?

BÖLÜM 17

Gelişim ve Evrim



Bu *Arabidopsis thaliana* bireyi, çiçeklerinin yaprak benzeri yapıya dönüşmesine sebep olan mutasyonlara sahiptir. Alman doğa bilimci ve şair Johann Goethe, 1970'de, çiçeklerin yaprak benzeri yapılardan evrimleştiği hipotezini öne sürmüştür (Elliot M. Meyerowitz, California Institute of Technology).

EVRİMSEL BİYOLOJİ TARAFINDAN CEVAP ARANAN SORULAR VE BU KİTAPTA verilen örnekler koloni oluşturabilen alglerden insanlara, bitkilere ve solucanlara kadar, çokhücreli yaşam formlarının kökeni, devamlılığı ve çeşitlenmesiyle ilgilidir. 1980'lerin ortalarına kadar, yaygın olarak, yaşam formlarındaki bu çeşitliliğin zigot denen tek hücreden çok hücreli bir yapının gelişimini kontrol eden genlerde meydana gelen büyük değişimler sayesinde evrimleşmiş olduğu sanılıyordu. İki keşif bu görüşün değişmesine katkıda bulundu. Birincisi, erginleri oldukça farklı fenotiplere sahip türler arasında çok az genetik farklılıkların bulunduğunun anlaşılmasıydı. Bölüm 16'da bu duruma ilişkin bir örneği tartışmıştık: örneğimizde insanlar ile Afrika büyük insansı maymunları (özellikle şempanzeler) arasında aşırı derecedeki genomik benzerliği görmüştük. İkinci keşif ise, erginleri benzer olmayan türlerde embriyo gelişimini belirleyen genetik ve hücresel mekanizmaların temel olarak benzer olmalarıydı (Raff ve Kaufman 1983; Gerhart ve Kirschner 1997). Eğer oldukça farklı organizmaların genomu ve gelişimsel süreçleri büyük ölçüde aynı ise, o zaman doğada gördüğümüz ve anlamaya çalıştığımız aşırı derecedeki morfolojik çeşitliliğin kaynağı nedir? Gelişim ve evrim çalışan biyologlar son zamanlarda birlikte bu soruya cevap arama çabası içerisine girmişlerdir.

Ancak, bu birlikte çalışma isteği istenildiği gibi gitmedi. 19. yüzyılın sonlarından itibaren, embriyologlar ilgilerini daha çok hayvan ve bitki gelişiminin içsel mekaniklerini anlamaya yoğunlaştırdılar ve araştırmalarında evrimsel analizin ana kaynağını dışarıda bırakarak genelde ekoloji, sistematik ve populasyon biyolojisini birleştiren çalışmalar üzerinde durmuşlardır (bkz. Gilbert 1997). Ancak, moleküler biyoloji alanında geliştirilen yeni teknikler, gelişim çalışan biyologlara türler arasındaki morfolojik benzerlik ve farklılıkların nedenlerini daha derinlemesine inceleme olanağı vermiştir. Şimdilerde kompleks çokhücreli organizmalar arasında gözlenen fenotipik varyâsyonlardan sorumlu nispeten küçük genetik farklılıkları belirleme şansı bulunmaktadır. Keza, filogenetik analiz sayesinde fenotipik çeşitliliklerden sorumlu olan bu genlerdeki değişimlerin tarihsel hikayesini ortaya çıkartmak da mümkün olmaktadır. Gelişimi kontrol eden genetik değişimin geçmişini anlamayı amaçlayan bu araştırma alanı bazen "moleküler paleontoloji" ya da "fosilsiz paleontoloji" olarak da adlandırılmaktadır (DiSilvestro 1997).

Araştırmacılar organizmaların çeşitlenmesinden sorumlu olan genetik değişimleri anlamaya çalışmaktadırlar.

17.1 Homeotik Genler, Model Oluşumu ve Çeşitlenme

Yeni özelliklerin ortaya çıkması ile çok hücreli kompleks organizmalar oluşmuş ve birbirlerinden farklılaşmışlardır. İlginçtir ki, ortaya çıkan bu yeni özelliklerin çok az bir bölümü yeni hücre tiplerinin evrimleşmesini gerektiriyor gibi görünmektedir. Yeni bir hücre tipinin oluşması sayesinde evrimleşen yeni bir özelliğe örnek, omurgalıların sinir sisteminde elektriksel sinyallerin hızlı bir şekilde iletilmesidir. Sinirlerdeki bu hızlı iletim periferal sinir sistemindeki nöronların yalıtımıyla sağlanmaktadır. Bu yalıtım sinir sistemindeki Schwann hücreleri denilen yeni bir hücre tipi tarafından salınan miyelin adı verilen bir lipit sayesinde olmaktadır (bkz. Gerhart ve Kirschner 1997). Schwann hücrelerinin evrimi, omurgalıların, bilgilerin sinir sistemi içerisinde uzun mesafelere iletilebildiği iri bir vücut yapısı kazanabilmesine izin vermiştir.

Bununla birlikte, çokhücrelilerdeki çoğu yeni özellikler önceden var olan hücre tiplerinin embriyoda yeni zaman veya yerde konumlanması ile ortaya çıkar. Çokhücreli organizmalar, hücrelerinin üç boyutlu bir düzlemde düzenlenmesini sağlayan ve bu hücrelerin kaderinin ne olacağını belirleyen bir sisteme ihtiyaç duyarlar. Bölünmelerin ve gastrulasyonun meydana gelmesi; simetri, segmentlenme ve vücut boşluklarının tam organize olması; ve kasların, bağırsağın ve diğer organların doğru şekilde farklılaşması için hücrelerin konumlarının (zaman ve diğer hücrelere göre) belirlenmesi gerekir. Hücre kaderlerinin özelleşmesindeki değişimler farklı organizma formlarının evrimleşmesindeki temel mekanizmalardan biridir.

Bu tip bilgileri taşıyan genler **homeotik lokuslar** olarak adlandırılır. Hayvanlardaki en önemli homeotik genler omurgasızlarda *HOM* lokusları ve omurgalılarda *Hox* lokusları denen genlerdir (Bu homolog genler sıklıkla *Hox* lokusları olarak adlandırılır.) Bu gen komplekslerinin nasıl ortaya çıktığı, süreç içinde nasıl değişim gösterdiği ve morfolojik varyasyon üretmek için nasıl etkileşim gösterdikleri gelişim ve evrimsel biyolojinin son zamanlardaki en aktif araştırma alanlarından biridir.

Hox genleri temel hayvan şubelerinin hepsinde saptanmıştır ve önemli üç ortak özellikleri vardır (Carrol 1995):

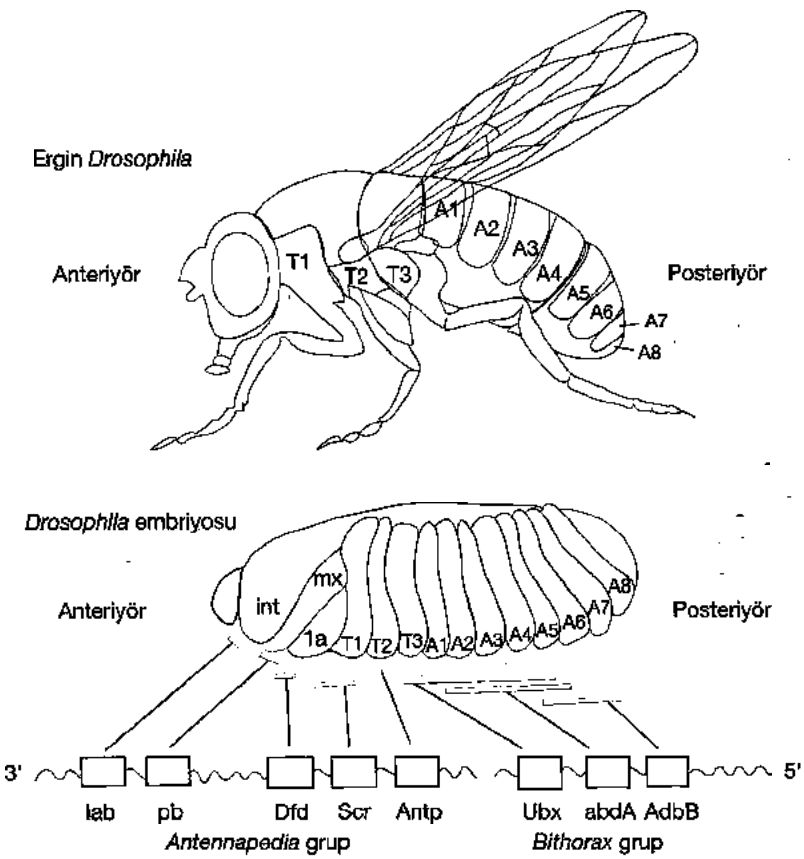
- Gen kompleksleri şeklinde organize olmuşlardır. Yani ilişkili genler kromozom üzerinde birbirlerine yakın olarak yerleşmişlerdir ve orijinal genlerin duplikasyonları ile oluştuklarına işaret eder. Çalışılan her şube ve sınıf, diğer gruplarla

karşılaştırıldığında özgül bir gen duplikasyonu ya da gen kaybı göstermektedir (bkz. Kenyon ve Wang 1991; Balavoine ve Telford 1995; Valentine vd. 1996; De Rosa vd. 1999).

- Genlerin kromozom boyunca 3′ ve 5′ yönündeki sırası ile bu gen ürünlerinin embriyodaki anteriyör-posteriyör yerleşimi arasında mükemmel bir bağıntı bulunmaktadır (Lewis 1978). Bu gen kompleksinin 3′ ucunda yer alan genler embriyonun baş bölgesinde ifade edilirken 5′ ucunda yer alan genler embriyonun posteriyörüne doğru ifade edilir. Keza, *Hox* kompleksinin 3′ ucundaki genler daha ileride bulunan genlere nazaran gelişimin daha erken evrelerinde ifade edilir. Bu fenomen zamansal ve uzaysal düzlemsellik (temporal and spatial colinearity) olarak adlandırılır (Krumlauf 1994) ve sadece *Hox* ve *HOM* genlere özgü bir durumdur. Bu durumun neden ortaya çıktığı ise tam bir sırdır.
- Bu kompleks içerisinde bulunan her bir lokus homebox adı verilen ve evrimsel süreçte hemen hemen hiç değişime uğramamış 180 bazçiftlik bir DNA dizisi içerir. Bu dizi, DNA'nın bağlanma şeklinin oluşmasına temel teşkil eden kodlamayı yapmaktadır. Homeoboxların keşfi (McGinnis vd. 1984a,b), *Hox* ve *HOM* gen ürünlerinin DNA'ya bağlanan ve diğer genlerin transkripsiyonunu kontrol eden düzenleyici proteinler olduğunu doğrulamaktadır.

Homeotik lokuslar, diğer genlerin transkripsiyonunu kontrol eden düzenleyici proteinleri kodlamaktadır.

Hox lokuslar neyi düzenler? Bu sorunun cevabı, belirli *HOM* genleri bulunmayan meyve sineklerinin üretildiği bir deneyin sonucunda bulunmuştur (Lewis 1978; Nüsslein-Volhard ve Wieschaus 1980; Nüsslein-Volhard vd. 1987; McGinnis ve Kuziora 1994). *Drosophila*'da, homeotik genler, *Bithorax* ve *Antennapedia* kompleksleri adı verilen iki ana grup halindedir (Şekil 17.1). *Bithorax* gen kompleksinde meydana gelen mutasyonlar embriyonun posteriyör yarısında bozukluklara neden olma



Şekil 17.1 ***Drosophila*'da *Hox* genleri** Üstteki şekil ergin bir meyve sineğini göstermektedir: T1-T3 üç göğüs segmentini ve A1-A8 ise sekiz karın segmentini belirtmektedir. Ergin bireyin altındaki şekil *Drosophila* embriyosunu göstermektedir ve erginle aynı düzlemde çizilerek (anteriyör kısmı solda olacak şekilde) baş, göğüs ve karnın oluşmasına katkı sağlayacak segmentleri göstermektedir. Şeklin alt tarafındaki bölüm *HOM* gen kümesi içerisinde bulunan *antennapedia* ve *bithorax* gruplarına ait genlerin nispi yerlerini göstermektedir. Şematik olarak gösterilen her bir *HOM* genin rengi (vücut planında anteriyörden posteriyöre doğru olan segmentlerdeki renklerle aynı renklerde gösterilerek) hangi genin hangi segmentin tanımladığı belirtilmeye çalışılmıştır. (Örneğin, *pb* gen ifadesi sineğin probosis ve ağız parçalarını oluşturacak hücrelerin kimliğini belirlemektedir; genin kümedeki ve segmentteki yeri yeşil ile gösterilmiştir.) Gerhart ve Kirschner (1997)'den. Copyright ©1997 Blackwell Science, Inc. izni alınarak basılmıştır.

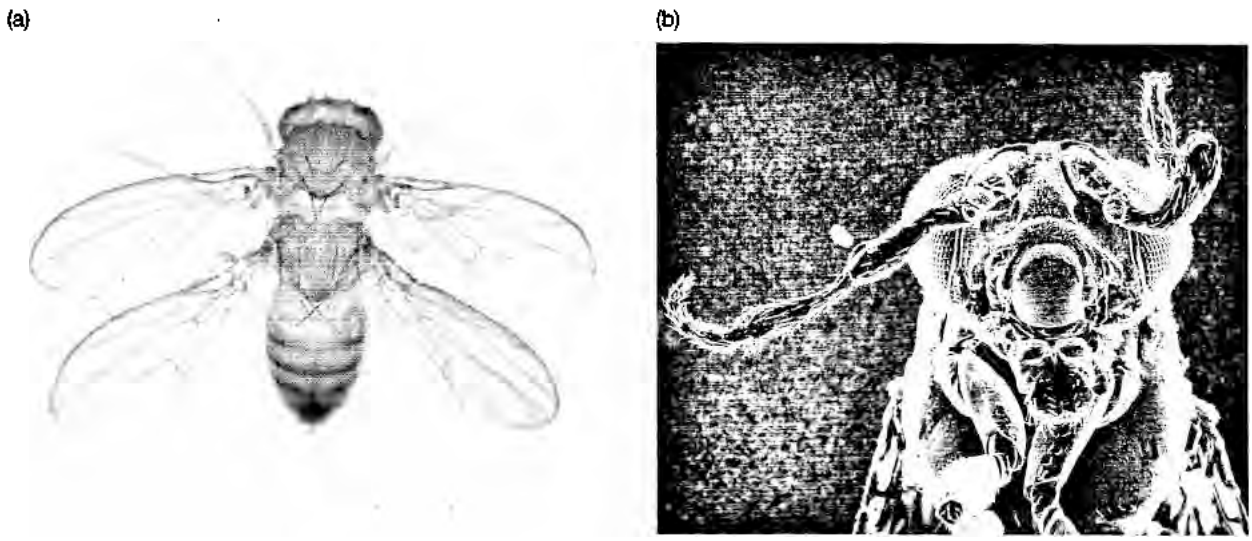
eğiliminde iken, *Antennapedia* genlerinde meydana gelen mutasyonların embriyonun anteriyör kısmını etkileme eğilimindedirler. Bu deneylerdeki en önemli gözlem, bu genlerin ürünlerinden bir ya da daha fazlasının bulunmadığı sineklerde segmente-özgü üyelerin yanlış yerlerde oluşabilmesidir. Araştırmacılar, bu iki gen kompleksindeki mutasyonları karıştırarak ya da uygun bir şekilde bir araya getirerek ergin sineklerde bacakların baş bölgesinde gelişmesini ya da iki yerine dört kanatlı ergin sinekleri üretmeyi başarmışlardır (Şekil 17.2). Antenlerin ya da kanatların yanlış yerde oluşmasını sağlayan hücreler sanki yerlerini şaşırmış gibi davranmışlardır. Bunun anlamı şudur, *Hox* genlerinin ürünleri belirli bir yapıyı belirlemek yerine, embriyodaki pozisyonları belirlemektedirler. Yani bir *Hox* proteini "kanadı oluştur" sinyalini vermek yerine "bu 2. göğüs segmentidir" demektedir. Muhtemelen *Hox* lokuslarının protein ürünleriyle düzenlenen diğer genler, her bir embriyonik bölge için belirlenmiş vücut yapılarını oluştururlar. Özet olarak, *Hox* genleri ne zaman (embriyonik gelişimin başlaması ile ergin vücut planının oluşturulması arasındaki zaman sürecinde) ve nerede (özellikle anteriyörden posteriyöre doğru olan vücut ekseni boyunca) olduklarını belirleyerek hücrelerin kaderini düzenlemektedirler.

Homeotik lokusların işlevi hücrelerin embriyo içerisinde nerede olduklarını belirlemektir.

HOM/ Hox Gen Sayısındaki Değişmeler

Hox genlerin korunmuş ortak bir homebox dizisini paylaşmaları ve kromozom üzerinde belirli bir düzende bulunmalarının gözlenmesi, gen kümesinin bir seri gen duplikasyonu sonucunda evrimleştiğini göstermektedir (Benzer gen ailelerinin kökeni ve evrimini Bölüm 4'de tartışmıştık). Eğer durum böyleyse, bu lokuslar ne zaman ortaya çıkmıştır? *Hox* gen kümesindeki değişimler ana hayvan grupları arasındaki fenotipik farklılıkların oluşmasına nasıl yol açmıştır?

Birinci soruyu cevaplayan ilk hipotezlerden biri, *Hox* lokuslarının Kambriyen patlaması sırasında segmentasyonun evrimiyle aynı zamanda ortaya çıktığı şeklindedir. Bu hipotezin ortaya atılmasının sebebi, bu homeotik genlerin sineklerde segmente-özgü bir tarzda ifade edilmesidir (Şekil 17.1). Fakat, bu *HOM/Hox*

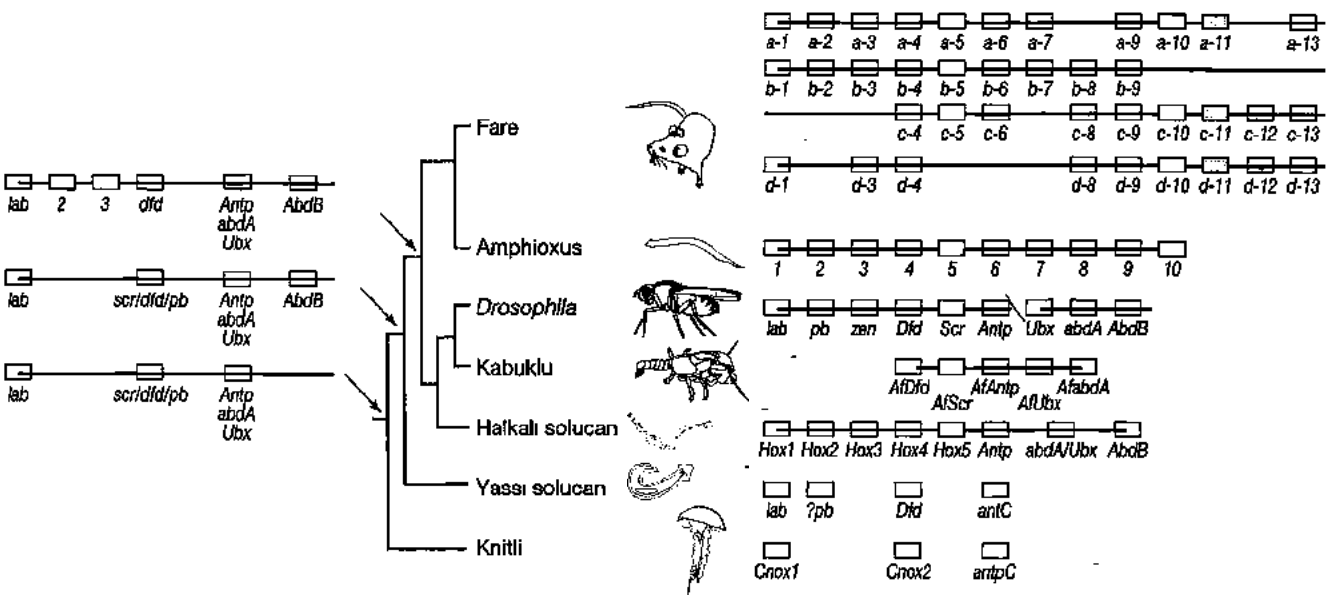


Şekil 17.2 *Drosophila*'da homeotik mutantlar (a) *HOM* kompleksi lokuslarından olan *bithorax* (*bx*) lokuslarında (*posterior bithorax* (*pbx*) ve *anterobithorax* (*abx*)) meydana gelen mutasyonlar dört kanatlı sinekler oluşturur. İkinci göğüs segmentinde (T2) oluşması gereken bu yapılar aynı zamanda T3 segmentinde de oluştuğundan bu fenotip ortaya çıkar. Gerçekten, bu mutasyonlar T3'ün kimliğini T2'ye eşdeğer bir kimliğe dönüştürmüştür. (Edward B. Lewis, California Institute of Technology) (b) *Antennapedia* (*antp*) lokusundaki mutasyonlar, ayakları baş kısmından gelişen ergin sinekler vermiştir. Üye gelişimi açısından bakıldığında, baş segmentlerinden birisinin kimliği bir göğüs segmentinin kimliğine değiştirilmiştir (Dr. F. Rudolph Turner, Indiana University).

genlerinin homologları yeşil bitkilerde, mantarlarda, bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans*'da, denizanaları gibi grupları içeren diğer segmentsiz hayvanlarda (bkz. Kenyon ve Wang 1991; Finnerty ve Martindale 1997) ve anteriyör-posteriyör vücut ekseni bulunmayan süngerlerde de (Kruse vd. 1994; Seimiya vd. 1994) bulunmuştur. Bu sonuçlar *HOM/Hox* gen kompleksinin kökenini çok geriye, belki de Prekambriyende çokhücrelilerin kökenine, itmektedir. Bu sonuçlar aynı zamanda *Hox* genlerinin, hücrelerin anteriyör-posteriyör olarak özelleşmesi dışında, başka süreçleri etkilemesi gerektiğini de göstermektedir. O zaman, birinci sorunun cevabı en eski *HOM/Hox* genlerin ortaya çıkışının hayvanların çeşitlenmesi ve farklılaşmış bir vücut ekseninin evriminden önce olduğudur (Knoll ve Carroll 1999).

Birçok araştırma grubu ikinci soruyu cevaplamaya yoğunlaşmıştır. James Valentine ve meslektaşları (1996; ve bkz. Erwin vd. 1997), değişik hayvan gruplarında *Hox* genlerinin bulunup bulunmamasını bir filogenetik ağaç üzerinde göstererek, homeotik genlerin kökeni ve çeşitlenmeleri hakkında bilgi sunmuşlardır. Parsimoni kriterini kullanarak, ağacın köküne yakın ana dallanma noktalarında *Hox* kompleksindeki hangi genlerin ortaya çıktığını ya da kaybolduğunu çıkarsamaya çalışmışlardır. Araştırıcıların analizleri (Şekil 17.3) *labial (lab)*, *proboscipedea (pb)*, *Deformed (Dfd)*, *Antennapedia (Antp)* ve *Abdominal-B (Abd-B)* olarak adlandırılan lokusların gen kompleksi içerisinde bulunan diğer birçok genin ataları olduklarını göstermiştir. Kümede bulunan diğer lokuslar belki bu orijinal lokusların duplikasyonu ile türemişlerdir.

Rosa ve meslektaşları (Rosa vd. 1999) tarafından çok yakın zamanda yayınlanan derleme bir çalışma, bu sonucu desteklemektedir. Rosa ve meslektaşları, bilateral simetriye sahip ana hayvan kladlarının belli bir *Hox* gen takımı ile karakterize olduklarını göstermişlerdir. Ayrıca, *Hox* gen kümelerindeki pek çok özgül değişiklik belirli hayvan kladları ile ilişkilidir. Örneğin, *Abdominal-B* lokusunun ortaya çıkması bilateral hayvanların evrimi ile ilişkilidir. Benzer şekilde, tüm *Hox* gen kompleksi, farelere ve diğer omurgalılara giden soy hattında (lineage) birçok kez duplike olmuştur. Bu kapsamlı duplikasyon olayları, omurgalıların diğer dötrostom hayvan-



Şekil 17.3 Çeşitli hayvan şubelerindeki *Hox* genleri Sağ taraftaki kutucuklar filogenetik ağaç üzerindeki taksonlarda hangi homeotik lokusların bulunduğunu göstermektedir. Homolog lokuslar vertikal olarak dizilmiştir. Var-yok prensibine göre hazırlanmış bu verileri kullanarak, Valentine ve arkadaşları (1996) parsimoni kriteri ile ilkin çeşitlenmenin dallanma noktalarında hangi lokusların bulunduğunu anlamaya çalıştılar. Bu lokuslar solda uygun düğümü gösteren oklarla gösterilmiştir. Cephalochordata altşubesine dahil olan *Amphioxus*'un yaşayan en "ilkel" sırtipli olduğuna dikkat ediniz.

lardan farklılaşmasında önemli bir rol oynamış olabilir (denizkestanelerinde sadece bir tane *HOM* gen kümesi bulunurken farelerde dört *HOM* gen kümesi bulunmaktadır). Dolayısıyla, ikinci sorunun cevabı, bazı özgül gen duplikasyonları belirli hayvan kladlarının kökeni ile ilişkilidir.

Bununla birlikte, çok daha çeşitli hayvan gruplarının *Hox* genleri çalışıldıkça birçok yeni bilinmez ortaya çıkmıştır. Süngerler ve knitliler (Cnidaria) bilateral hayvanlardan daha az *HOM* lokusuna sahip görünmektedir. Bu komplekslilik düzeyinde, kabaca düşünülürse, gen kompleksindeki lokusların sayısı metazoanların genel vücut planındaki kompleksite ile paralellik göstermektedir (Knoll ve Carroll 1999). Bu gözlem, *Hox* kompleksindeki genlerin duplikasyonu ve işlenmesinin Kambriyen patlamasını olası kılan bir genetik yenilik olduğu hipotezini desteklemektedir.

Organizmalardaki homeotik lokusların sayısı ile onların morfolojik kompleksliği arasında, bir dereceye kadar, pozitif bir bağıntı bulunmaktadır.

Yine de, bilateral simetrili hayvanlar arasında, *Hox* lokuslarının sayısı ile morfolojik komplekslik arasında kesin bir bağıntı bulunmamaktadır. Sümüklüböcekler ve salyangozlarda bu genlerden 3-6 adet bulunurken, tüp içerisinde yaşayan halkalı solucanlarda 10; farelerde 39; zebrabalıklarında 42 adet bulunmaktadır. Ayrıca, Rosa ve meslektaşları (1999) parsimoni kriterini kullanarak, bilateral simetrili hayvanların ortak atasında kaç tane *Hox* lokusu bulunduğunu hesaplamaya çalıştıklarında buldukları cevap 10 adet oldukları idi. Süngerler ve knitliler bu genlerden sadece 3-4 adet bulundurduklarından, Rosa ve meslektaşlarının sonuçları, Kambriyen patlamasından bir süre önce *Hox* lokusların sayısında belirli bir sıçramanın olduğunu göstermektedir. Bu artış ne zaman ve nerede ortaya çıkmıştır? Genetik değişimlerin hayvanların çeşitlenmesini nasıl olası kıldığını anlamamız açısından bu soru çok önemli olsa da, hâlâ cevapsız kalmaktadır.

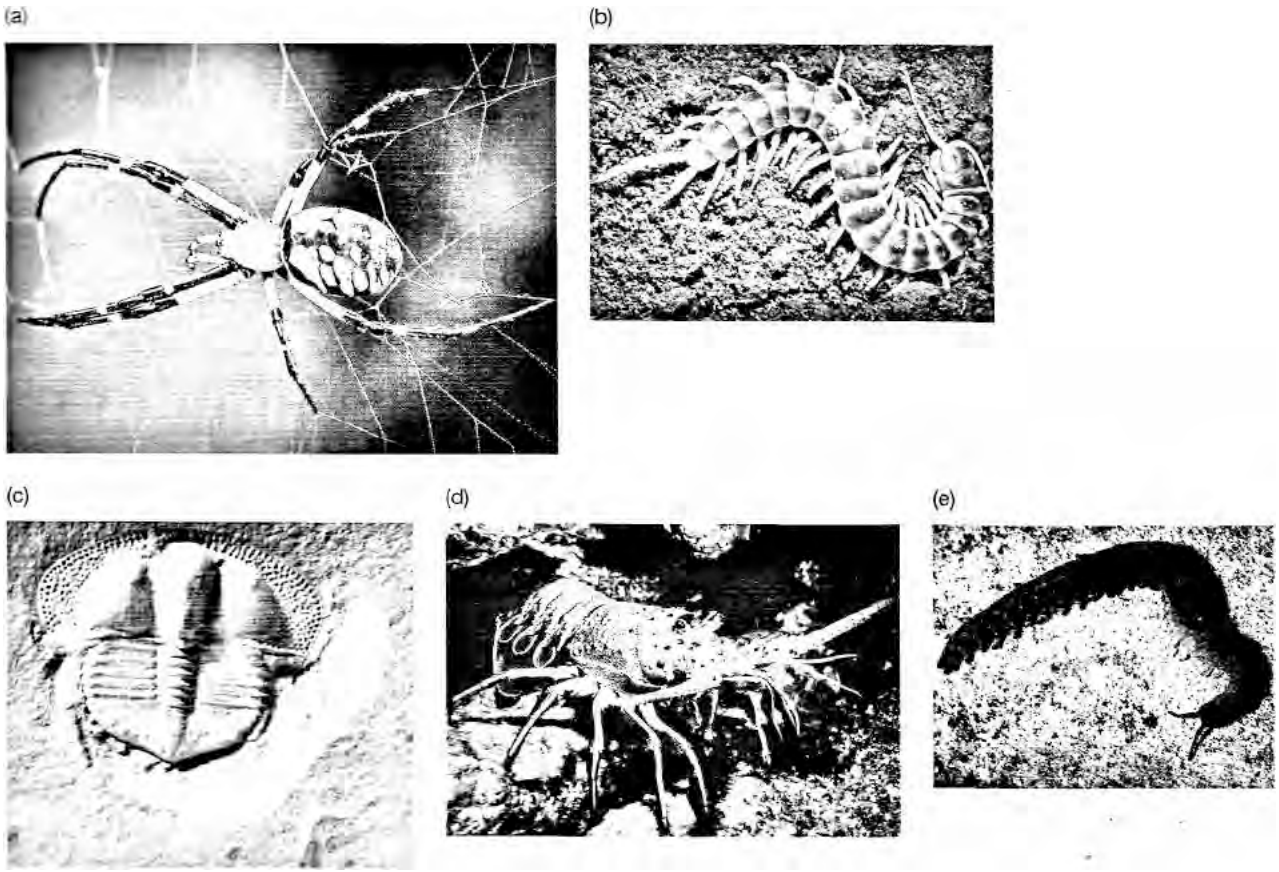
HOM / Hox Genlerinin İfadesindeki Değişimler: Eklembacaklı Segmentlenmesi

Yaşamakta olan bilateral simetrili hayvanların çoğu *Hox* genlerinin benzer bir setini paylaşırlar. Bu yüzden Kambriyen sonrası dönemde meydana gelen hayvan vücut planlarındaki çeşitlenmelerin büyük oranda *Hox* gen kümesindeki lokusların sayısındaki değişimden ziyade, *Hox* genlerinin ifade zamanlamasındaki ya da onların uzaysal konumlarında meydana gelen değişimlerden dolayı olmuş olması gerekir. *Hox* genlerinin ifadesindeki böylesine çarpıcı değişikliklere eklembacaklılardaki segmental yapının evrimi örnek verilebilir.

Eklembacaklılar (Arthropoda) tür çeşitliliği bakımından en büyük hayvan şubesidir (Brusca ve Brusca 1990). Bir milyondan fazla türü tanımlanmış ve muhtemelen bu sayının 50 katı kadarı da tanımlanmayı beklemektedir. Grubun üyeleri dış iskeletlerinin bulunuşu (deri değiştirerek büyümeyi gerektirir), baş, göğüs ve karın olarak üç bölüme ayrılmış bir vücuda sahip olmaları, her vücut segmentinde bir çift üye taşımaları ve açık bir dolaşım sistemine sahip olmalarıyla ayırt edilir. Eklembacaklıların filogenisini belirlemek oldukça zor ve tartışmalı olmasına rağmen (bkz. Budd 1996) yakın zamana ait bir sınıflandırma dört altşube tanımlar:

- **Keliserliler** akrepleri, örümcekleri, keneleri, atnalı yengeçlerini ve bir dizi soyu tükenmiş grubu (Şekil 17.4a) içermektedir. Soyu tükenmiş gruplardan en çok tanınanları boyları bazen üç metreye kadar ulaşan öripteridler (Eurypterida) ya da diğer bir adıyla denizörümcekleridir.
- **Uniramiyanlar** (Şekil 17.4b) çıyanları (Chilopoda), kırkayakları (Myriapoda) ve böcekleri içerir.
- **Trilobitler** (Şekil 17.4c) Paleozoyik'te denizel ortamlarda yaygındılar ancak Permiyen'in sonunda soyları tükenmiştir.
- **Kabuklular** (Şekil 17.4d) karidesleri, kürekayaklıları (Copepoda), sülükayaklıları (Cirripedia), yengeçleri, istakozları, kerevitleri ve tespihböceklerini (Isopoda) içerir.

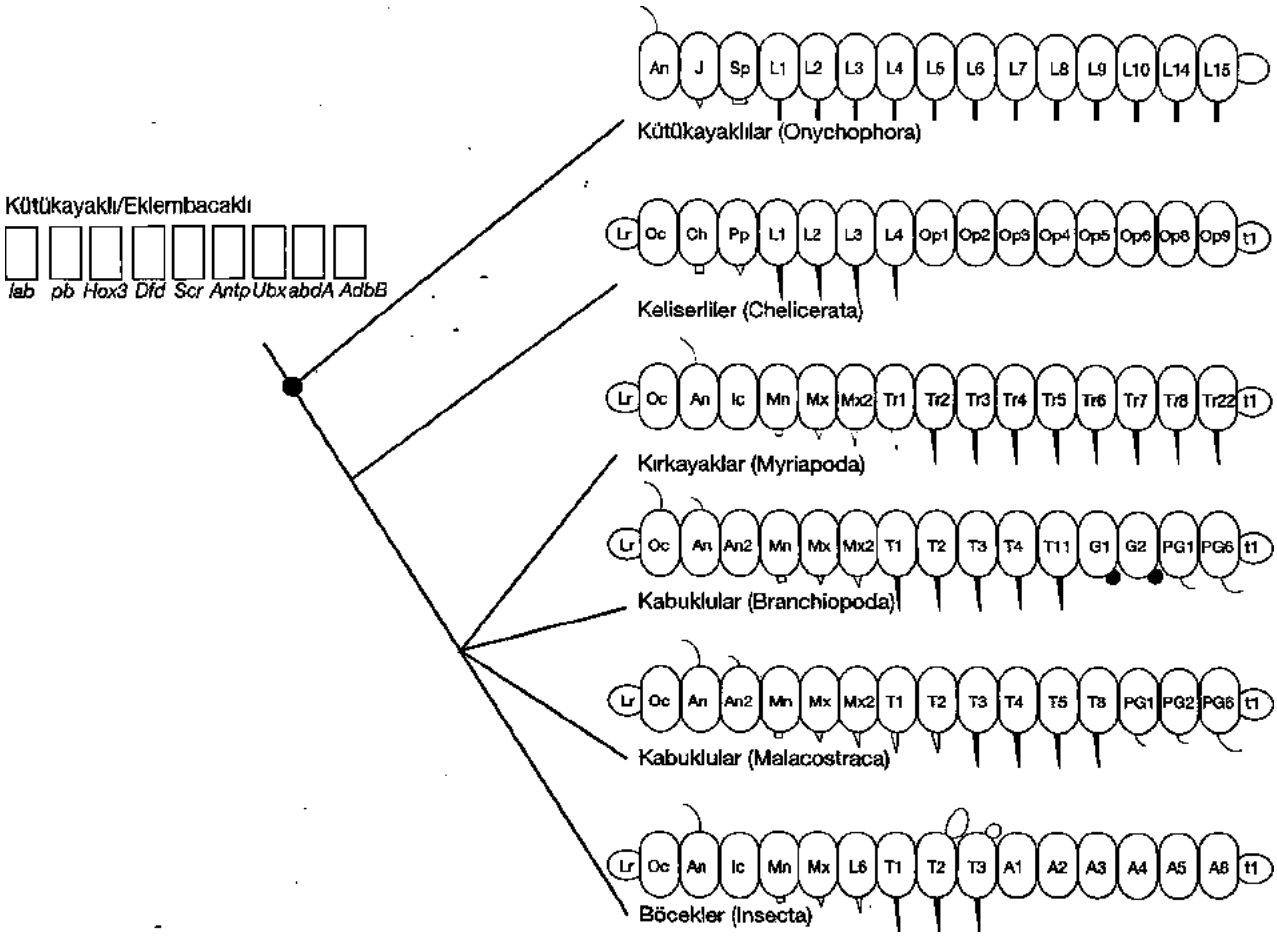
Kütükayaklılar, diğer adıyla kadife kurtları (Onychophora) muhtemelen gerçek eklembacaklıların kardeş grubudur. Kütükayaklıların yaşam alanı nemli tropik bölgelerle sınırlıdır ve açtıkları oyuklar içerisinde yaşarlar. Şekil 17.4e de görüldüğü gibi, bu hayvanlar küçük, dalsız lobopod adı verilen kese benzeri yapılara sahiptir.



Şekil 17.4 Eklembacaklı çeşitliliği Bu temsili taksonlardaki üye ve segmentlerin fonksiyonu ve biçim çeşitliliğine dikkat ediniz. (a) Keliserliler (Jeffrey Howe/Visuals Unlimited) (b) Uniramiyanlar. (Tom McHugh/Photo researches, Inc.) (c) Trilobitler. (A. Graffham/Visuals Unlimited) (d) Kabuklular. (Marty Snyderman/Visual Unlimited) (e) dört eklembacaklı taksonunun muhtemel kardeş grubu olan kütükayaklılar. (R.Ashley/Visuals Unlimited).

Eklembacaklılara ait pek çok sınıf (class), takım (ordo) ve aile (familya) daha sonra çeşitlenmiş olsa da, eklembacaklıların ilkin çeşitlenmesi Kambriyen patlaması süresince meydana gelmiştir (Örneğin, fosil kayıtlarda erken Devoniyen'e kadar olan dönemde böcekler görülmez). Bu dört eklembacaklı sınıfındaki temel anatomik çeşitlenmenin çoğu anteriyörden posteriyöre doğru olan segmentlerin farklılaşmasına bağlıdır. Bu grupların hepsinde (Kütükayaklılar dahil) farklılaşma *Hox* genlerin ifadesi ile kontrol edilir, ancak bunların tümü aynı 9 lokus bileşene sahiptir (Grenier vd. 1997). Bu genler diğer genler tarafından üretilen karmaşık bir ürünler ağı tarafından aktive edilmekte ya da baskılanmaktadır ve bu genler çok sayıda diğer genin ifadesini ve gelişim sürecini etkilemektedir (Nagy 1998).

Özetle, bu grupların morfolojik çeşitliliği, *HOM* lokuslarına yenilerinin eklenmesinden ziyade, esas olarak bu genlerin bulundukları bölgelere göre ifadesindeki değişimler ile oluşturulmaktadır. Gen ifadesindeki bu değişiklikler yakınlarda Andrew Knoll ve Sean Carroll (1999) tarafından özetlenmiştir. Gövde kısmı çok sayıda segmentlerden oluşan kütükayaklıları inceleyerek işe başlayalım. Bu segmentler birbirlerine benzerdir ve her bir segment benzer, bir çift, lob-şekilli üyeye sahiptir. Eklembacaklıların bu en ilkel akrabalarında, *HOM* genlerinin ifadesi gövdenin en posteriyör kısmındaki *Ubx* ve *abd-A* adı verilen lokuslar ile sınırlıdır (Şekil 17.5). Ancak, eklembacaklı grupları, bu dokuz lokusun tümünün anteriyör-posteriyör ve dorsal-ventral taraflardaki ifadelerindeki bir seri karmaşık farklılıklar sayesinde bir-



Şekil 17.5 *Hox* gen ifadesi ve eklembacaklı segmentlenmesi Tüm eklembacaklılarda *Hox* kümesi benzerdir (dokuz lokus sol tarafta renklerle kodlanmıştır). Yukarıdaki evrimsel ağaç dört eklembacaklı sınıfı ile kütükayaklılar arasındaki evrimsel ilişkiyi göstermektedir. Sağ taraftaki çizim, iki kabuklu grubunu içeren dört eklembacaklı sınıfı temsilcilerinde, çeşitli *Hox* lokuslarının nerede ifade edildiklerini göstermektedir. (Bazı segmentlerde antenler, ağız parçaları, kanatlar ve bacaklar gibi yapıların gösterildiğine dikkat ediniz). Yukarıdaki şeklin verdiği mesaj, *Hox* gen ifadesindeki farklılıkların eklembacaklı segmentlenme modellerini belirlediğidir. Knoll ve Carroll (1999)'un izniyle basılmıştır. Copyright ©1999, American Association for the Advancement of Science.

birlerinden ayrılmaktadırlar. Bazı genlerin ifade şekli gruplar arasında benzerlik göstermektedir:

1. *Ubx* ve *abd-A* gövdenin bazı posteriyör segmentlerinde birlikte ifade edilmektedir, ve
2. *abd-A*, *Ubx* lokusuna kıyasla karın tarafında ifade edilmektedir.

Fakat diğer genlerin ifade şekli bu dört eklembacaklı sınıfını birbirinden ayırmaktadır:

Tüm eklembacaklılar aynı homeotik lokus takımına sahiptir. Bununla birlikte, bu lokuslar değişik türlerde farklı zamanlarda ve farklı yerlerde ifade edilmektedir. Homeotik gen ifadesindeki varyasyon ile eklembacaklı vücut planındaki varyasyon arasında bir ilişki bulunmaktadır.

1. Böceklerin ve kabukluların son gövde segmentlerinde *Ubx/abd-A* ifadesi meydana gelmemektedir ve
2. Böceklerde, *pb* adı verilen gen, üç baş segmentinin ventral-anteriyör bölümünde ifade edilmektedir ve böceklerin ağız parçalarını belirlemektedir.

Gruba-özgü diğer pek çok farklılıklara örnekler Şekil 17.5'de gösterilmektedir.

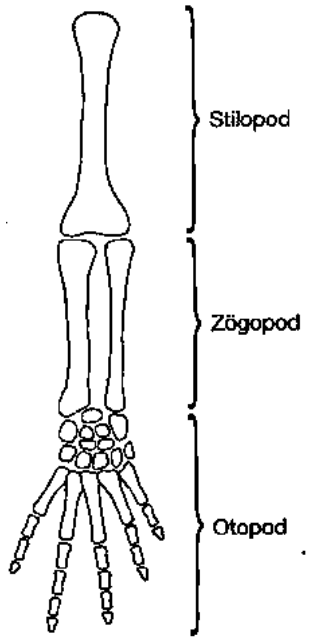
Gen ifadesindeki bu uzaysal varyasyonun işaret ettiği esas şey nedir? Eklembacaklıların evrimsel çeşitlenmesi büyük oranda, muhtemelen *Hox* lokuslarının ifade edilme yerlerindeki değişikler sonucunda meydana gelmiştir (Nagy 1998; Knoll ve Carroll 1999).

17.2 Homolojinin Genetiği: Üyeler

Homeotik lokusların analiz edilmesi evrimsel yeniliklerin kökenini anlamanın temel hususlarından biridir. Moleküler genetiğin ikinci bir uygulaması homolojilerin temelini (özellikle yeni bir yapının değişiklik gösteren formları arasındaki) belirleme çabasıdır. Böylesine yapılardan birisi üyelerdir. Bu üyeler omurgalılar içerisinde, yarasaların kanatlarından atların güçlü bacaklarına kadar uzanan, bir seri değişim serisi gösterir. Eklembacaklılarda ise üyeler, sinek kanatlarından yengecin kıskaçlarına uzanan bir değişim serisi gösterir. Bu kadar farklılaşmış yapıları ilişkilendiren genetik benzerlikler var mıdır?

Dörtüyeli (Tetrapoda) Üyesi

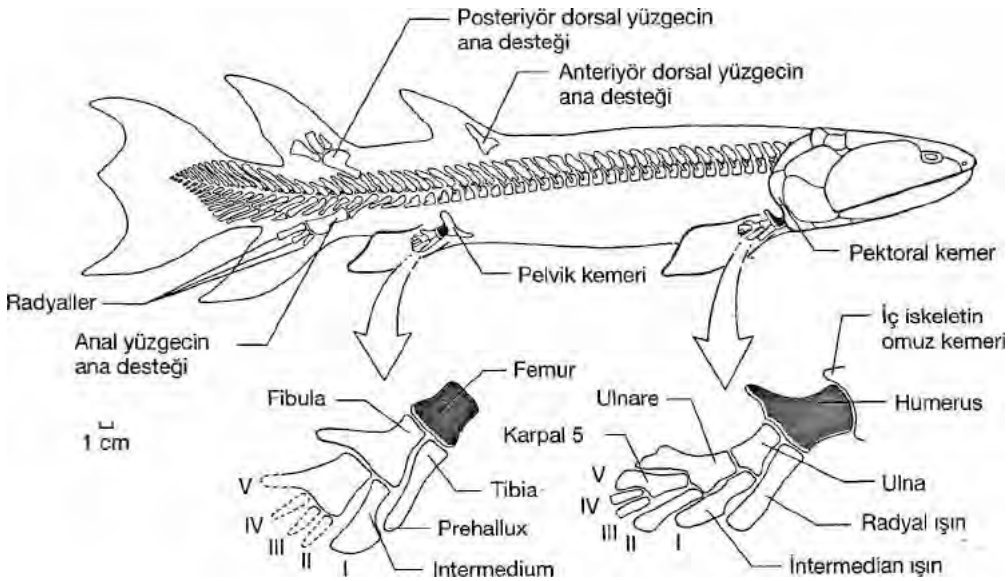
Karasal omurgalılar memelileri, kuşları, çiftyaşamlıları ve sürüngenleri içerisine alır. Dörtüyeliler olarak adlandırılan bu soy hattının (lineage) en belirgin adaptasyonu üyeleridir. Bu özellik ilkin dörtüyelileri balıklardan ayırmış ve onların karada hareket edebilmesini sağlamıştır. Sonra bu yenilik, işlevleri yeri kazmaktan uçmaya kadar değişecek şekilde büyüklük ve şekil bakımından muhteşem bir çeşitliliğe dönüşmüştür. Fakat genelde, dörtüyeli üyeleri aynı temelin varyasyonlarıdır. Kurbağalardan tilkilere kadar, üye kemiklerinin sayısı ve düzeni benzerdir (Şekil 17.6).



Şekil 17.6 Dörtüyeli üyesi Bu şekil dörtüyeli üyesinin temel elemanlarını göstermektedir. Burada tek bir yapı halinde bulunan proksimal eleman ya da stilopodu (ön üyelerde humerus ve arka üyelerde femur olarak adlandırılır), iki kemikli bir yapı (radius ve ulna ya da tibia ve fibula) ve bunu küçük elemanlardan oluşan bir kompleks (karpus ya da bilek kemiği, tarsus ya da ayak bileği) ve bunları da parmaklar (ayak ya da el parmakları) izler.

Üyeyi Veren Yapı Nedir?

Dörtüyeli üyesi ile atasal formları arasındaki homolojilerin belirlenmesi bu sorunun cevaplanmasında anahtar role sahiptir. Filogenetik analizler, dörtüyelilerin kardeş grubunun geç Devoniyende yaşamış olan lob-yüzgeçli balıklara ait bir soy hattı olduğunu göstermektedir (Ahlberg ve Milner 1994; Ahlberg 1995). Özellikle, panderiştidler adı verilen bir balık grubu ile erken Devoniyen'de yaşamış cins olan *Acanthostega* gibi dörtüyeliler birçok sinapomorfiyi paylaşırlar. Bu balıklar tatlı suların sığ bölgelerinde yaşayan iri yapılı yırtıcılardı ve kesinlikle üyelerini modern akciğerli balıkların yaptığı gibi yürümek ve kendilerini yukarı kaldırmak için kullanıyorlardı. Şekil 17.7'nin gösterdiği gibi, dörtüyeli üyeleri ile lob-yüzgeçli balıkların yüzgeçleri arasında birçok yapısal homoloji vardır. Filogenetik ve morfolojik analizler, dörtüyeli üyesinin lob-yüzgeçli balıkların yüzgeçlerinden türediklerini öngören hipotezi desteklemektedir.



Şekil 17.7 Devoniyen'de yaşamış lob-yüzgeçli balığın yüzgeç kemikleri Resimde gösterilen cins, *Eusthenopteron*, tipik dörtüyeli üyesindekine benzer bir düzene sahip kemikler içeren yüzgeçlere sahipti. Detaylı yüzgeç çizimlerindeki noktalı çizgiler fosil örneklerde henüz bulunamamış elemanları göstermektedir. Komşu elemanların yapısı ve pozisyonları dikkate alınarak, bu yapıların bir zamanlar var oldukları tahmin edilmektedir. Carroll (1988) ve Jarvik (1980)'den değiştirilerek alınmıştır.

Hangi Gelişimsel ve Genetiksel Değişiklikler Dörtüyeli Üyesinin Kökeni ve Sonraki Modifikasyonlarından Sorumlu Olmuştur?

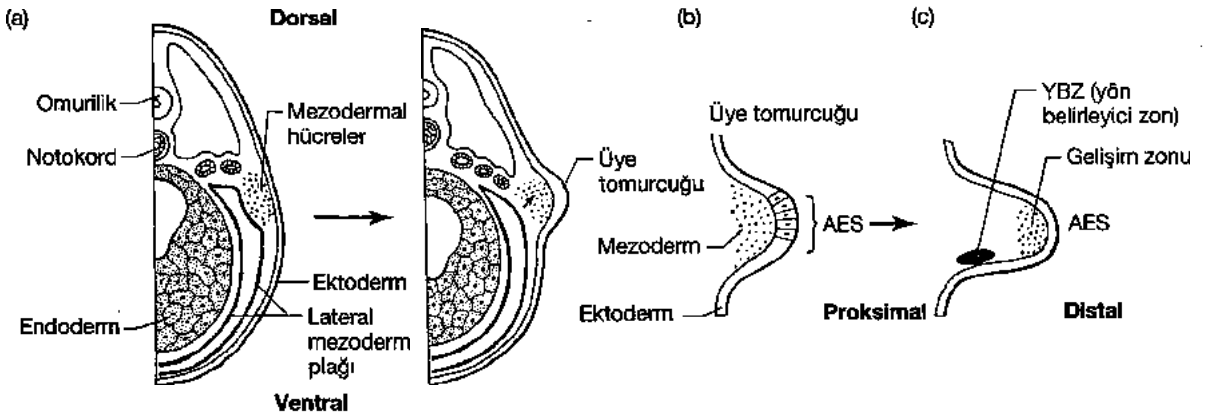
Bu soruyu cevaplamak için gelişim genetiğini biraz anlamamız gerekir. Dörtüyeli üyelerinin temel ortak yapılarının ortaya çıkmasını sağlayan mekanizmaları inceleyerek başlayalım ve daha sonra dörtüyelilerin çeşitlenmesinin başlangıcında bu mekanizmaların ilk olarak nasıl ortaya çıktığına bakalım.

Dörtüyeli üyeleri ortak bir temel yapıya sahiptirler. Bu temel benzerlik ortak gelişim programı nedeniyledir.

Gelişimsel biyolojiden elde edilen kanıtlar dörtüyeli üyelerinin ortak bir temel planına sahip olduğunu desteklemektedir: Bugüne kadar incelen her dörtüyelinin, üyenin gelişimi bakımından aynı temel özellikleri paylaştığı görülmüştür (Hinchcliffe 1989; Gilbert 1997). Özellikle, dörtüyeli üyeleri, mezodermal hücrelerden oluşan tomurcuk ile başlar (Şekil 17.8a). Bu tomurcuğun ucunda apikal ektodermal sırt (yani AES) adı verilen bir yapı bulunur [Şekil 17.8b ve (c)]. AES içerisindeki hücreler, alttaki hücrelerin bölünme ve farklılaşmama durumunda kalmasını sağlayan bir molekül salgılar. Bu hücre topluluğu gelişim zonu (progress zone) olarak adlandırılır. Bu hücrelerin türevleri sonunda, onlara verilecek talimatlar ışığında, üyenin iskelet, kas ve bağ doku gibi özel bileşenlerini meydana getireceklerdir. Gelişim zonu dışa doğru gelişir ve gelişen üyenin uzun eksenini belirler (Şekil 17.8c).

Şekil 17.8c de gösterilen tomurcuğun tabanında yön belirleyici zon (YBZ) [zone of polarizing activity (ZPA)] adı verilen bir grup hücre bulunur. YBZ'den salgılanan bir molekül etrafındaki dokuya nüfuz eder ve yapı içerisindeki hücrelere pozisyon bilgisi sağlayan bir yoğunluk farkı oluşturur. Bu molekül, YBZ yakınlarında en yüksek konsantrasyonda bulunurken, üye tomurcuğunun YBZ'den en uzak olan kısımlarında daha düşüktür. Bu molekül konsantrasyonundaki farklılık kritik bir öneme sahiptir. Çünkü, üye üç uzaysal koordinat ve zamandan oluşan dört-boyutlu bir model sistemde gelişir. Uzaysal boyutlar temel vücut oryantasyonuna göre tanımlanır: bunlar anteriyör-posteriyör, dorsal-ventral ve proksimal-distal yönlenmelerdir (Şekil 17.9). Kendi ön üyelerimizde bu yönlenmeleri sırasıyla şu şekilde gösterebiliriz; baş parmağımızdan serçe parmağımıza doğru (anteriyör-posteriyör), elimizin tersiden avuç içine doğru (dorsal-ventral), ve kolumuzdan parmak uçlarına doğru (proksimal-distal). AES ve YBZ'den nüfuz eden moleküllerin konsantrasyonları, koordinat sisteminin oluşmasına yardımcı olur ve her hücreye dört-boyutlu düzlemde nerede olduğunu söyler.

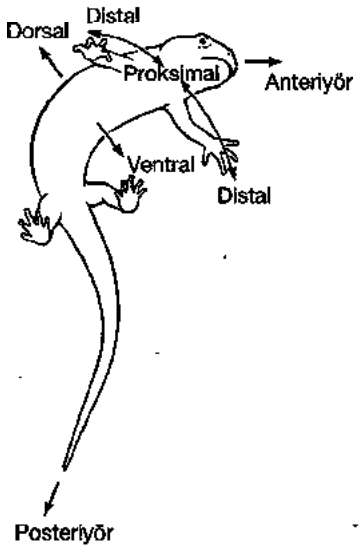
Aslında, bu moleküller artık iyi bilinmektedir. Bu moleküllerin bilinmesi dörtüyeli üyeleri arasındaki homoloji ile ilgili anlayışımızı genler seviyesine taşımaktadır.



Şekil 17.8 Gelişen üye tomurcuğu (a) Dörtüyelilerde, üye tomurcuğu, gelişimin erken safhalarında lateral mezoderm plakasından ayrılan hücrelerden oluşur. (b) Bu hücreler apikal ektodermal sırt (AES) adı verilen bir yapının oluşmasını sağlar. (c) Eğer AES deneysel olarak uzaklaştırılırsa, gelişim zonundaki hücreler hızlı bölünmelerini durdurur ve farklılaşır. Dolayısıyla, üyenin sadece bir kısmı oluşabilir.

Örneğin, fibroblast büyüme faktörü 2 [fibroblast growth factor 2 (FGF-2)] adı verilen bir genin ürünleri AES içerisinde bulunur. AES uzaklaştırıldığında bile, FGF-2 verildiğinde civcivlerde normal üye gelişimi sağlanmaktadır (Cohn vd. 1995; Fallon vd. 1995). Bu veriler FGF-2'nin gelişim zonunu aktif tutan molekül olduğunu güçlü bir şekilde desteklemektedir. Benzer şekilde, *sonic hedgehog (shh)* adı verilen bir genin ürünü YBZ bölgesine lokalize olmaktadır. Eğer üye tomurcuğu üzerine *shh*-aktivitesi gösteren hücreler aşılanırsa ikinci bir YBZ oluşmaktadır (Riddle vd. 1993; Tabin 1995). Son olarak, yakın zamanlarda keşfedilen *Wnt7a* denilen bir genin ifadesi farelerde, gelişmekte olan üye hücrelerinin dorsal yapılara dönüşmesine neden olmaktadır (Parr ve McMahon 1995; Yang ve Niswander 1995). Öyleyse üyelerin eksenlerinin oluşmasındaki faktörleri şöyle sıralayabiliriz,

1. *shh* geni ürünlerinin yoğunluk farkı üyenin anteriyör-posteriyör eksenini oluşturmaktadır,
2. *Fgf-2* proksimal-distal eksenin oluşmasını ve
3. *Wnt7a* dorsal-ventral eksenin oluşmasını sağlamaktadır.



Şekil 17.9 Gelişimsel ve morfolojik eksenler Dorsal = sırta doğru, ventral = karına doğru, anteriyör = öne doğru, posteriyör = arkaya doğru, proksimal = ana vücut eksenine doğru, distal = ana vücut ekseninden dışa doğru.

Özet olarak, her ne kadar henüz saat olarak işlev görecek aday bir molekül (gelişim esnasında üyedeki hücrelere bunların zamansal olarak nerede olmaları gerektiğini söyleyecek) bilmiyor olsak da, üye sistemindeki diğer üç koordinattan sorumlu olan genlerin neler olduğunu biliyoruz (bkz. Cameron vd. 1998; Tabin vd. 1999).

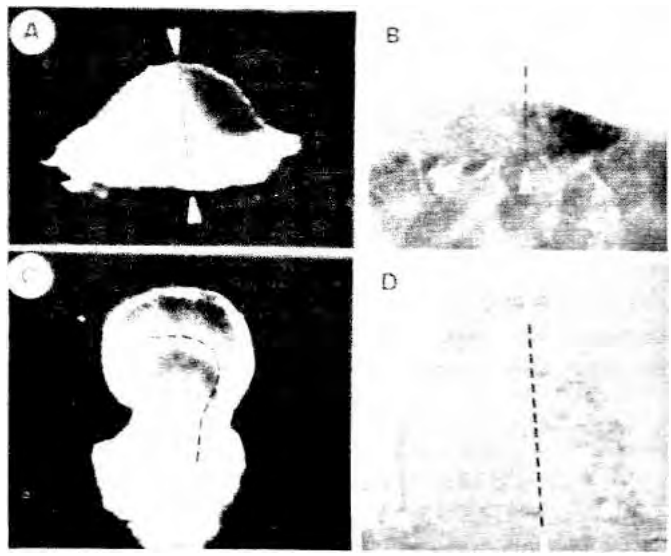
Hox ailesine ait lokusların üye gelişiminde kritik derecede önemli olduğunun belirlenmesi son zamanlarda yapılan oldukça önemli bir keşiftir. Daha önceki kısımlarda belirttiğimiz gibi, *Hox* kompleksindeki lokuslar kromozomlarda bulundukları sıraya uygun olarak embriyonun anteriyör-posteriyör ekseni boyunca kendilerini ifade etmektedirler. *Hox* genlerin bu lineer sırası gelişmekte olan dörtüyeli üyesinde de aynı sıra ile (özellikle gelişim zonunda) ifade edilmektedir (Duboule 1994). Bu veriler, *Hox* lokuslarının, aynen hücrelere temel vücut ekseninde nerede olduklarını söyledikleri gibi, üyenin uzunluğu boyunca nerede olduklarını söylediklerini göstermektedir (Cohn vd. 1995; Tabin 1995).

Dörtüyeli üyelerinde gözlenen ortak gelişimsel program homolog genler tarafından meydana getirilir.

Omurgalı üyesinin gelişim genetiği hakkındaki bu kısa giriş, bize iki mesaj vermektedir. Birincisi, homolog genler ve homolog gelişim yolları çiftyaşamlı, sürüngen, kuş ve memeli üyelerinin yapısal homolojilerinin temelini belirlemektedir. İkincisi, şimdiye kadar anlattığımız model-oluşumunu sağlayan genlerin (*Fgf-2*, *shh*, *Wnt* ya da *Hox* kompleksi) zamanlanması veya ifade edilme düzeylerindeki değişimler, üyelerdeki adaptif değişimlerden sorumlu olabilir. Örneğin, uzun yapılı üyelerin evrimi *Fgf-2* geninin ifadesindeki varyasyona ya da gelişim zonunun ne kadar süre kaldığına bağlı olabilir.

Bu tip bir genetik bağlantı el ve ayak gibi dörtüyeli üyesinin önemli kısımlarının kökeni hakkında ortaya atılmıştır. Lob-yüzgeçli dörtüyeli atalarında, günümüz balıkları gibi, dörtüyelilerin sahip oldukları eller ve ayaklar bulunmaz (bk. Şekil 17.7). Paolo Sordino ve meslektaşları (1995; ve bkz. Sordino ve Duboule 1996) tarafından yakınlarda yapılan bir çalışma, değişimle ilgili genetik bir mekanizma önermektedir. Sordino ve meslektaşları, zebrabalığında (*Danio rerio*) *shh* ve *Hox* ailesine ait genlerin dizilimlerini saptayarak işe başladılar. Sordino ve meslektaşları, *Hox* gen ailesine ait tek zincir genlerini radyoaktif atomlar kullanarak işaretlediler ve sonra işaretlenmiş olan bu DNA'ları gelişmekte olan yüzgeçlerin değişik evreleri ile hibritleştirdiler. Sonuçta, bu genlerin m-RNA kopyalarını içeren hücreler radyoaktif olarak işaretlenmiş oldu. Bu yöntem sayesinde, araştırmacılar bu genlerin ne zaman ve nerede ifade edildiklerini belirleyebildiler.

Çeşitli *Hox* lokuslarının ve *shh* ifade modeli, bir dörtüyelide (fare) aynı genlerinin aynı sonuçları ile karşılaştırıldığında oldukça çarpıcıdır. Gelişimin erken safhalarında, dörtüyelilerde ve balıklarda gen ifadesi benzerdir. Örneğin *Hox* genlerin transkriptleri gelişen solungaç ve üye tomurcuğunun posteriyör ucunda yoğunlaşmıştır (Şekil 17.10a,b). Fakat dörtüyelilerde, bir değişiklik meydana gelir. Gelişi-



Şekil 17.10 Balık ve dörtüyeli üyelerinde model-oluşumunu sağlayan genlerin ifadesi (a) Faredeki genç üye tomurcuğunda, *Hoxd-11* geninin ifadesi (koyu bölge ile gösterilmiş) tomurcuğun posteriyör yarısı ile sınırlıdır. (b) Zebrabalığında genç üye tomurcuğu benzer *Hoxd-11* ifadesini gösterir. (c) Geç fare embriyolarında, gelişmekte olan üyenin en distal kısmından başlamak üzere, anteriyörden posteriyöre doğru *Hoxd-11* ifadesinin ikinci bir dalgası ilerlemektedir. (d) Aksine, geç balık embriyolarında *Hoxd-11* ifadesi azalmış ve halen posteriyör kenarla sınırlıdır. Her bir fotoğraftaki noktalı çizgiler Sordino ve meslektaşlarının (1995) önerdikleri gelişim eksenini göstermektedir (Prof. Denis Duboule, Université de Genéve, Geneva, Switzerland).

min sonraki safhalarında, *Hox* gen transkriptleri farenin üye tomurcuklarının anteriyör ve distal kısımlarında bulunur. Keza, geç bir *shh* geni ifadesi vardır (Şekil 17.10c). Bu farklılıklar neden ilgi çekicidir? Çünkü, bunlar balıklarda görülmez. Zebrabalıklarının gelişmiş üye tomurcuğunda geç *Hox* ya da *shh* genleri ifadesi yoktur (Şekil 17.10d); bunun yerine zebrabalıklarında fibula ve tibia (balıklarda zögopod adını alır) oluştuktan sonra gelişim durmaktadır. Bu verilerin mesajı *Hox* ve *shh* genlerinin geç ifadesinin evrimsel bir yenilik olduğudur ve yaşam tarihinde ilk el ve ayakların oluşmasını sağlayan dokuyu üretmiş olabilir. El ve ayaklar lob-yüzgeçlilerin yüzgeçlerinin herhangi bir kısmıyla homolog değildir. Bunlar yeni evrimsel ilavelerdir.

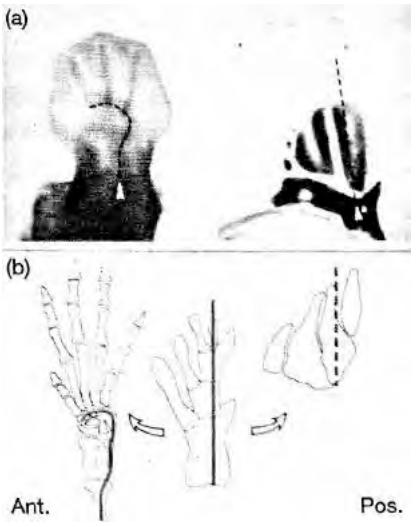
Dörtüyeliler, homeotik gen ifadesinin zamanlaması ve konumundaki bir değişim nedeniyle eller ve ayaklarını kazanmış olabilirler.

Hox ve *shh* genlerinin bu ifade şekli (özellikle de embriyonik gelişimin başlangıç ve son safhalarındaki ifade şeklindeki değişmeler) dörtüyeli üyesinde gelişim ekseni hakkındaki güncel hipotezi desteklemektedir. Yıllarca, morfologlar gelişim ekseninin (gelişim zonu ve kemik oluşum sırası ile belirlendiğinden) doğrudan el ve ayaklardan geçtiğini varsayıyorlardı: bu düz eksenden hangi parçanın geçtiği konusunda uzun tartışmalar olmuştu. (Bu durum göz ardı edilemeyecek bir konudur, çünkü gelişim ekseninin tanımlanması dörtüyelilerde görülen parmak körelmeleri hakkında hipotezleri geliştirme açısından önemlidir). Fakat 1986 yılında, Neil Shubin ve Pere Alberch, dörtüyelilerde üye gelişim ana ekseninin, *Eusthenopteron* ve günümüz balıklarında olduğu gibi düz değil kıvrık olduğunu varsaydılar (Şekil 17.11). Sordino ve meslektaşlarının yaptığı bir çalışma Shubin-Alberch hipotezine mükemmel bir destek sunan kıvrılma için bir mekanizma önermektedir: *shh* ve *Hox* genlerinin ifade olunma şekillerindeki değişim.

Gelişim zonunun yönündeki değişim ve bunun sonucunda el-ayak yapılarının oluşumuna neden olan bu gelişimsel dönüşümü veren düzenleyici değişiklik nedir? Henüz bilmiyoruz. Araştırmalar devam ediyor.

Eklembacaklı Üyesi

Dörtüyelilerde olduğu gibi, eklembacaklıların altın değerindeki adaptasyonu olan ve grubun çeşitlenmesinden en fazla sorumlu olan özellik üyelerdir. Eklembacaklı üyeleri iki şekilde karşımıza çıkar: tek dallı (uniramous) ve çift dallı (biramous). Keliserliler ve uniramiyanlara dahil türler dallanmamış üyelere sahipken, trilobitler ve



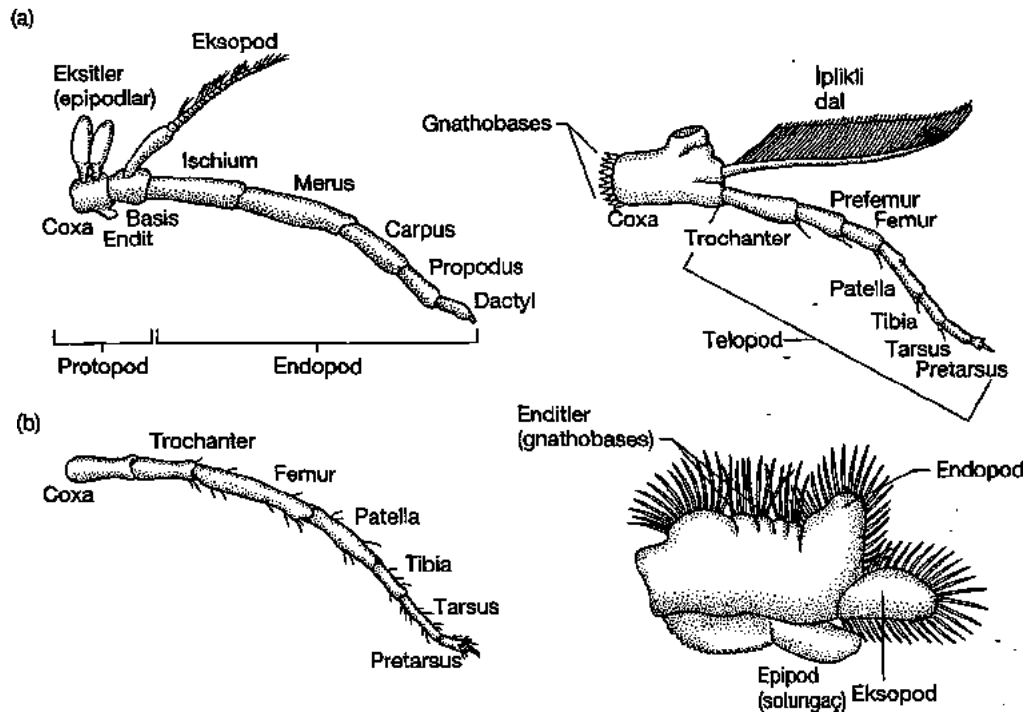
Şekil 17.11 Omurgalı üyesinin gelişim ekseni (a) Bu resimler fare (soldaki resim) ve balıkta (sağdaki resim) kıkırdak yoğunlaşması evresindeki üyeleri göstermektedir. Varsayılan gelişim ekseni kesikli çizgiler ile gösterilmiştir. (b) Ergin farede (soldaki resim), *Eusthenopteron* (ortadaki resim), ve zebrabalığının (sağdaki resim) varsayılan gelişim ekseni gösterilmiş üyeleri. (Prof. Denis Duboule, Université de Genéve, Geneva, Switzerland).

kabuklular iki dallı üyelere sahiptir (Şekil 17.12). Buna ek olarak, pek çok kabuklu grubu yüzmede kullanılan çok dallı ya da filopodik (çok çıkıntılı ayak) yapıda üyelere sahiptir. Tek dallı, çok dallı ya da filopodik yapıdaki üyelerin hepsinin fonksiyonu, pozisyonu ve yapısı oldukça büyük değişkenlikler göstermektedir. Eklembacaklılarda üyeler baş (cephalic), göğüs (thoracic) ya da karın (abdominal) bölgelerinde bulunabilir ve yüzme, yürüme, solunum, kavga ve besin alma gibi değişik amaçlarla kullanılabilmektedirler. Eklembacaklıların ekolojik çeşitlenmesi bu morfolojik yeniliklerin daha incelikli hale gelmesiyle el ele yürür.

Üyeleri çok çeşitli olduklarından, eklembacaklılar farklı şekillerde hareket etme ve çok farklı tipteki besinleri edinebilme yeteneğindedirler.

Eklembacaklı üyelerinin evriminden sorumlu genler hakkında ne biliyoruz? *Drosophila melanogaster* ile yapılan çalışmalar eklembacaklılarda üye oluşumunu kontrol eden 3 ana genetik kontrol mekanizmasını ortaya koymuştur:

- Bir üyenin oluşup oluşmayacağı *wingless* (*wg*) adı verilen gene bağlıdır. Bu *wg* geninden yoksun mutant sinekler hiçbir şekilde üye tomurcuğu oluşturamazlar. *Wg*, üye tomurcuğunun anteriyör kısmında ifade edilir; *engrailed* (*en*) denilen lokusun protein ürünleri posteriyör kısmında görülmektedir. Bu gözlemler, bu iki



Şekil 17.12 Eklembacaklıların tek ve çift dallı üyeleri Bu şekil, eklembacaklılarda görülen çok çeşitli üyelerden sadece birkaçını göstermektedir. Eklembacaklı üyeleri arasındaki temel bir fark üyelerin tek (a) ya da çift (b) dallı olmalarıdır. Eklembacaklılar şubesi içerisindeki sınıflar genelde kendi içlerinde üye tiplerinden birine (tek ya da çift dallı) sahip olma eğilimindedir (yalnız bazı kabuklularda ikincil olarak kazanılmış tek dallı üyeler bulunmaktadır). Brusca ve Brusca (1990)'dan değiştirilerek alınmıştır.

lokusun genç üyenin anteriyör-posteriyör ekseninin belirlenmesinden sorumlu olabileceğini göstermektedir.

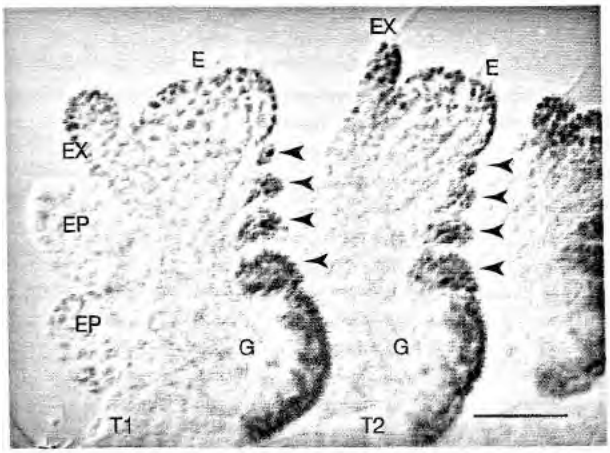
- Üye tomurcuğunun distal olarak ne kadar uzayacağı kararının *Distal-less* (*Dll*) denilen genin ifadesine bağlı olduğu sanılmaktadır. Bu gen, üye tomurcuğunda spesifik olarak aktive olan ilk gendir.
- Hangi tipte bir üyenin gelişeceği kararı, homeotik genler (*HOM*) tarafından kontrol edilmektedir. Bu durum şaşırtıcı değildir. Çünkü üye tomurcuğunun kaderi onun embriyodaki pozisyonuna bağlıdır ve bu konumu da homeotik genler belirlemektedir.

Bu gözlemlerin eklembacaklıların çeşitlenmesi ve zamanla üye morfolojisindeki değişimlerle olan ilgisi nedir? *Drosophila melanogaster* ile yapılan çalışmalardan elde edilen, bu genlerde meydana gelen değişimlerle önemli evrimsel olaylar arasında bir bağıntı olduğunu gösteren bazı ipuçları vardır. Bilhassa, *Dll* geninin anormal olarak ifade edilmesi normalde tek dallı üyelere sahip olan meyve sineklerinde, dallanmış üyelerin gelişmesine neden olmaktadır. Bu sonuçlar, *Dll* lokusunun regülasyonundaki bir değişikliğin tek dallı, çift dallı ve filopodik yapıdaki üyelerin evrimleşmesinde rol oynadığını göstermektedir. *Dll* geninin zaman ve yer olarak aktif ya da inaktif olmasındaki farklılıklar, yeni ya da değişime uğramış bir üyenin gelişimine neden olabilir.

Dll geni ifadesinin zamanlanması veya konumundaki varyasyonlar ile eklembacaklı üyelerinin şekil varyasyonu arasında bir bağıntı var gibi görünmektedir.

Grace Panganiban ve meslektaşları (1995, 1997 ve bkz. Roush 1995) yaptıkları çalışmalar ile eklembacaklı üyelerinin evriminde *Dll* geninin rolü konusundaki bilgilerimizin gelişmesini sağladılar. Bu araştırmacılar *Dll* geni protein ürünleri için antibadileri üretmeyi başardılar ve bu antibadileri iki karides türünün (*Artemia franscicana* ve *Mysidopsis bahia*) yeni oluşmakta olan embriyolarını boyamada kullandılar. *A. franscicana* göğüs bölümünde yüzmek için kullandığı filopodik yüzme bacaklarına sahiptir. *M. bahia* ise çift dallı üyelere sahiptir: baş kısmında antenler, göğüs kısmında yürüme bacakları ve karın kısmında yüzmek için kullandığı pleopodlara sahiptir. *A. franscicana*'da *Dll* geni filopodlar üzerindeki dışa doğru olan her yapıda ifade edilmektedir (Şekil 17.13). *M. bahia*'da anti-*Dll* antibodisi çift dallı üyelerin her bir dalında lokalize olmaktadır (Şekil 17.14).

Ancak, *Dll* geninin *M. bahia*'da farklı vücut bölgelerinde farklı yollarla regüle ediliyor gibi görünmektedir. Göğüste, üyenin her bir dalı birbirinden bağımsız iki hücre (*Dll* her iki hücre kümesinde de ifade olunur) kümesinden gelişmektedir. O zaman göğüs bölgesinde, *Dll* geninin ifadesi konum bakımından değişiklik göstermektedir. Buna karşılık karın kısmında pleopodların dalları bir sıra dahilinde oluşmaktadır. Bu durumda, *Dll* geni aynı bölgede iki farklı zamanda açılmaktadır. Bu, *Dll* geninin zamansal olarak regüle edildiği anlamına gelir. Her iki durumda da,

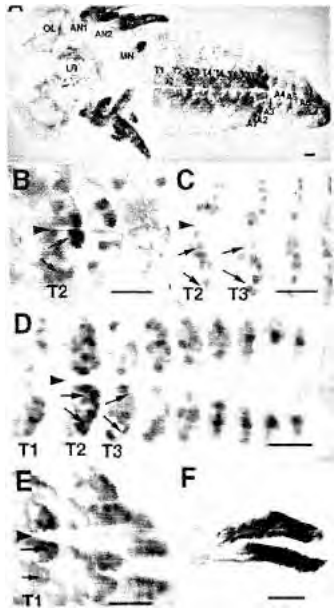


Şekil 17.13 *Distal-less* geni kabukluların filopodik üyelerinin her dalında ifade edilir Koyu boyanmış granüller *Dll* geninin protein ürünlerini göstermektedir. *Artemia franscicana* adlı karides türünün burada resimlenen birinci ve ikinci göğüs segmentlerinin her ikisinde (T1 ve T2 olarak işaretlenmiş) üye dallarının tümü (oklar ve harflerle gösterilmiştir) *Dll* ürünlerini içermektedir. Ölçek 0,1 milimetreyi göstermektedir. G. Panganiban vd.'nin, izniyle basılmıştır. Panganiban et al., The development of crustacean limbs . . . , Science. © 1995 American Association for the Advancement of Science.

üyenin nerede oluştuğu ile *Dll* geninin ne zaman ve nerede aktive ya da inaktive edildiği arasında yakın bir bağıntı bulunmaktadır. Aynen meyve sineklerinde olduğu gibi, *Dll* geni nerede ifade edilirse "üyeyi burada geliştir" sinyalini veriyor görünmektedir. Daha önemlisi, bu genin ifade edilme zamanı ve yerindeki bir değişiklik üyenin dallanmasını etkileyebiliyor gibi görünmektedir.

Bununla birlikte, *Dll* ve diğer genlerin ifadelerinde meydana gelen değişimlerin eklembacaklı üyelerinin çeşitlenmesi üzerinde nasıl etkili olduklarını anlamaktan çok uzağız. Üzerinde düşünüp cevap aramamız gereken acil iki önemli konu daha vardır; birincisi *Distal-less* geninin kütükayaklılar (Oncyophora), suayıcıkları (Tardigrada) ve dilsolucanları (Pentastomida) gibi eklembacaklılara yakın hayvan gruplarında benzer şekilde işleyip işlemediğini belirlemek ve ikincisi bu bulguyu bu hayvan gruplarının Vendiyen ve Kambriyen dönemlerine ait fosil kayıtları için açığa kavuşturmaktır. Örneğin, Burgess Şisti bölgesinde ilkin kütükayaklılar çok daha kompleks üyeleri bulunan zengin bir eklembacaklı grubu ile birlikte bulunmuştur (Gould 1989). Suayıcıkları (Tardigrada) toprakta ya da bataklıklarda yaşayan ve dalsız, pençeli bacaklarıyla hantal olarak yürüyen küçük hayvanlardır. Dilsolucanları (Pentastomida) omurgalı konaklarının solunum yollarına yapışmalarını sağlayan küçük, pençeli, lob benzeri küçük bacakları olan oldukça özelleşmiş parazit kabuklulardır. Bu şekildeki ilkin fosillerde ve eklembacaklıların atalarında kese şeklinde ve dalsız üyelerin bulunabileceğini tahmin edebiliriz.

Buraya kadar tartıştığımız araştırmalara dayalı olarak, bu üç "bacaklı solucanlar" grubunda (Onychophora, Tardigrada ve Pentastomida) *Distal-less* geninin bulunabileceği, ancak halkalısolucanlar (Annelid) gibi gerçek solucanlarda bulunamayacağı söylenebilir. Seçkin bir deneyler setinde, Pangiban ve meslektaşları (1997) bu iki hipotezden birincisini destekleyen fakat ikincisini ret eden sonuçlar buldular. Aynı anti-*Dll* antibodisini kullanarak çok sayıda bilateral simetrili organizma grubunun, vücut duvarının lateral çıkıntılarını boyadılar. Sonuçları çarpıcıdır: *Dll* geni bir kütükayaklı türü olan *Peripatopsis capensis*'in vücut duvarında ve lobopod ya da üyelerin distal kısımlarında ifade edilmektedir. Fakat benzer sonucu bir halkalısolucan olan *Chaetopterus variopedatus* türünün lateral vücut-duvarı çıkıntılarında (parapod) da buldular. *Dll* geni aynı zamanda bir denizkestanesinin tüp ayaklarında ve tunikatların ampullalarında (tutunma organelleri) da ifade edilmektedir. Tüm bu durumlarda, *Dll* geninin ifadesi, vücut duvarı çıkıntıları oluşmadan önce ve sonra, gelişen tomurcuğun daha distal kısmındaki hücrelerinde saptanabilir. Oluşan yapının tipine, ifadenin zamanlanmasına ve ifadenin yerine dayalı olarak, tüm bu gruplarda *Distal-less* geni hücrelere proksimal-distal kutuplu bir çıkıntı oluşturmak üzere talimat veriyor gibi görünmektedir. Genetik düzeyde, hayvanlarda bulunan "yapışkan-çıkıntı (sticky-outey)" tipindeki (Nagy 1998) her türlü yapı birbiriyle homolog gibi görünmektedir (bkz. Bölüm 17.4).



Şekil 17.14 *Distal-less* geni kabukluların iki dallı üyelerinin her iki kolunda da ifade edilmektedir Bu fotoğraflardaki koyu boyanmış bölgeler *Dll* geninin protein ürünlerini göstermektedir. Bu fotoğraflar *Mysidopsis bahia* türünün birinci ve ikinci göğüs segmentlerinde (T1 ve T2) iki dallı (biramous) bacakların zamanla nasıl geliştiğini göstermektedir. Oklar iki dallı üyelerinin her bir kolunda *Dll* geninin nerede konumlandığını göstermektedir. Ölçekler 0,1 milimetreyi göstermektedir. G. Panganiban vd.'nin, izniyle basılmıştır. Panganiban et al., The development of crustacean limbs ..., Science. © 1995 American Association for the Advancement of Science.

17.3 Çiçekler

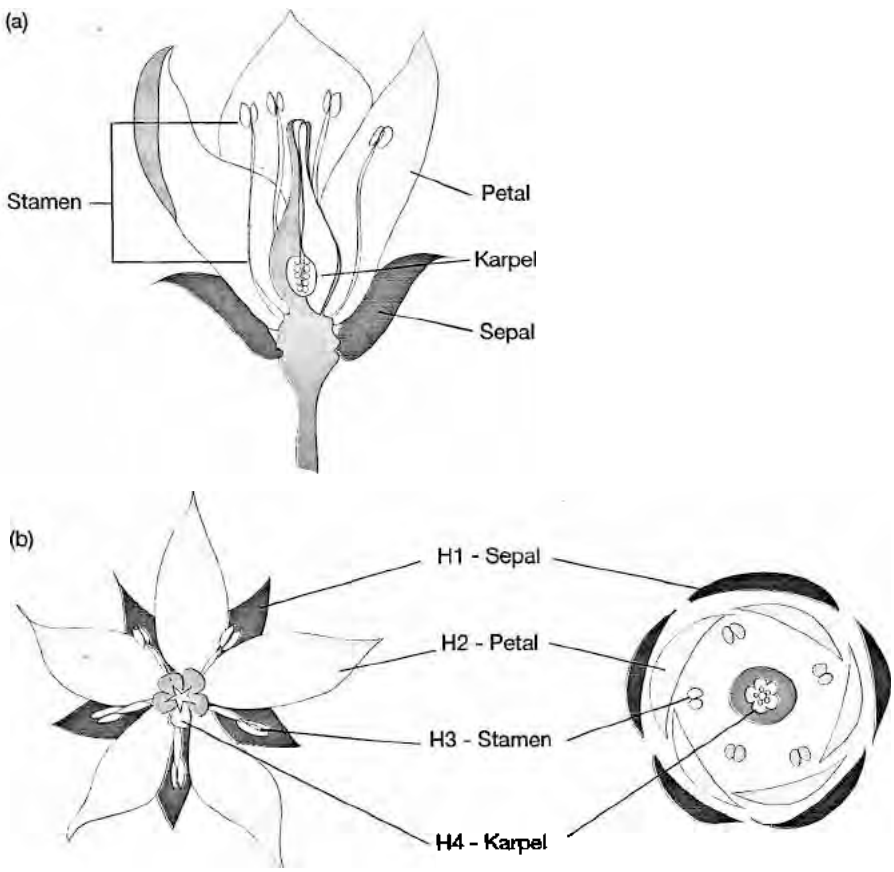
"Moleküler paleontoloji" ile ilgili üçüncü örneğimiz dominant kara bitkileriyle ilgilidir. Karasal yaşamdaki çeşitlenme, yeşil alglerin karaya ilk geçtikleri zaman olan Silüryen periyodunda başlamıştır. O zamandan bu yana karasal bitkilerde dört büyük çeşitlenme meydana gelmiştir: Prilophyta ve Rhyniophyta denen ilkin gruplar, eğreltiler, ilkin çiçeksiz tohumlu bitkiler ve kapalıtohumlular (angiospermler). Bu çeşitlenmelerin her birisine bir ya da daha fazla evrimsel yenilik eşlik etmiştir:

- Yaprakların üzerini kaplayan, mumsu kütikül tabakası, terleme yoluyla su kaybını engellemiş ve ilk karasal bitkilerin kuraklığa karşı toleranslı olmalarını sağlamıştır. Bekçi hücrelerin ve gözeneklerin evrimi, kütikül üzerinde açıklıklar oluşmasını ve su yerine atmosferden karbondioksitin alınım mekanizmasının kazanılmasını sağlamıştır.

- İletim dokuları karasal bitkilerin boyutlarının artmasını sağladı ve eğrelti ve diğer büyük yapılı Devoniyen bitkilerinin çeşitlenmesine zemin hazırladı (Niklas 1994). Bu hücreler, suyun köklerden başlayıp yaprak uçlarında son bulan potansiyel bir gradiyent sayesinde bir su iletim mekanizması sağladı.
- Polenler ve tohumlar koruyucu bir örtüye sahip çokhücreli yapılardır ve kurumaya karşı sporlar ve spermlerden daha dayanıklıdır. Spermler sadece yüzerek taşınabilmelerine karşın polenler rüzgarla taşınabilmektedir. Tohumlar yıllarca canlı kalabilir ve besin maddesi içerir. Açıktohumlular (çamlar, ardıçlar ve benzerleri) polen ve tohuma sahip ilk bitkiler arasında olup, Trias ve Jura boyunca çeşitlenmişlerdir.

Tüm bu özellikler bitkilerin üremek ve büyümek için nemli çevrelere daha az bağımlı kalmalarını sağladı. Yine de, meydana gelen son bitki çeşitlenmesi kurak şartlara adaptasyonla ilgili değil, yeni bir üreme yapısı olan çiçeğin ortaya çıkması nedeniyledir.

Yaklaşık 200 000 ile 300 000 arasında yaşayan çiçekli bitki (Anthophyta) türüolduğu tahmin edilmektedir. Kapalıtohumlular, yaşam tarihinde bugüne kadar bilinen, türce en zengin bitki grubudur. Kapalıtohumluların çiçeği orta merkezlidir ve halkasal dizilmiş iç içe dört organdan meydana gelmiştir. Bunlar en dıştan içe doğru; sepaller, petaller, stamenler ve karpellerdir (Şekil 17.15). Sepaller bazen birleşerek gelişmekte olan çiçek tomurcuğunu saran kaliksi oluşturur. Petaller de bazen birleşerek korollayı oluşturur. Stamenler erkek organları (polen üretici), karpeller ise dişi organlarıdır (içinde ovülün oluştuğu); karpeller bazen birleşerek merkezi bir pistili oluştururlar. Tüm bu organların yaprak-benzeri dalsı yapılardan evrimleştiği düşünülmektedir ki, bu hipotez 18. yüzyıl şair ve doğa bilimci Johann Goethe'ye kadar uzanmaktadır (Coen 1999).



Şekil 17.15 Bir çiçeğin kısımları
(a) Tam bir çiçeğin boyuna kesiti; (b) Aynı çiçeğin üstten görünüşü, halkasal dizilişte dört temel organı göstermektedir (H1'den H4'e doğru).

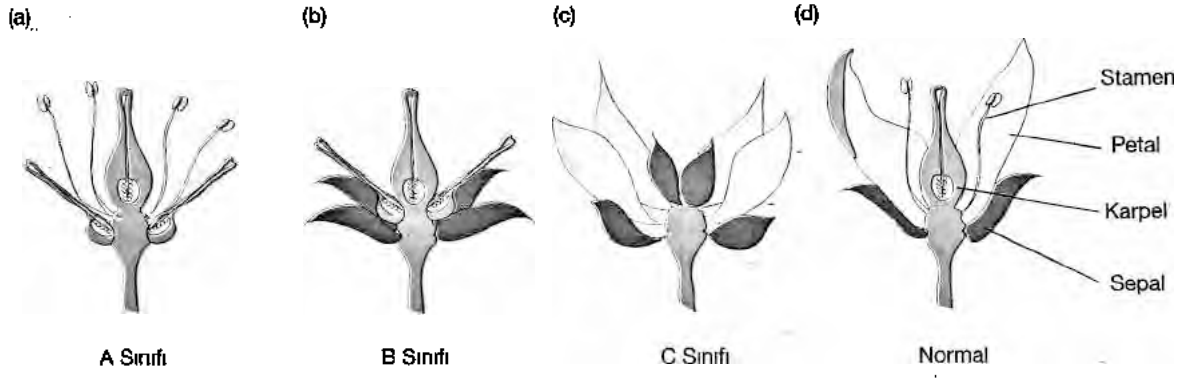
Çiçek Mutasyonları

Çiçeklerin kökeninden sorumlu genetik değişimleri anlamaya yönelik çalışmalar aktif bir araştırma alanıdır. Çiçek morfolojisinin, homeotik genlerin ifadesine bağlı olduğunun ortaya konması şaşırtıcı değildir. Bu lokuslar iki yönüyle hayvanlardaki homeotik genlere benzerler: hangi organın nerede ortaya çıkacağını belirler ve bu lokuslar *Hox* lokuslardaki homeodomainlere analog, *MADS* denilen bir DNA-bağlanma bölgesi içerir.

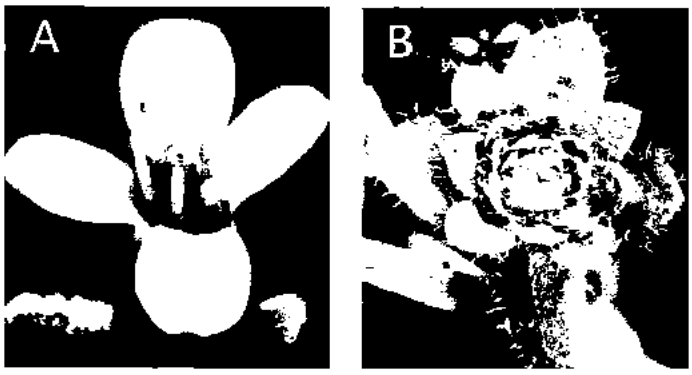
Hayvan vücut planlarının ve üyelerinin genetik temelinin keşfinde olduğu gibi, bitki homeotik genlerin keşfi de anormal çiçek formlarına sahip homeotik mutant fenotiplerin tanımlanması ile başladı. Özellikle fare ve meyve sinekleri üzerinde yapılanlara dayandırılarak hayvanlardaki homeotik mutantlar üzerinde yapılan çalışmalardaki gibi, bitkilerdeki homeotik mutantlar üzerine yapılan çalışmalar da iki model organizmaya (aslan ağzı *Antirrhinum majus* ve yabani hardal *Arabidopsis thaliana*) dayalıdır. Araştırmacılar, bu bitkilere mutajenler uygulayarak elde ettikleri anormal çiçek fenotiplerine sahip binlerce bitki bireyini inceleyerek sepallerin, petallerin, stamenlerin ve karpellerin normal düzeninin değişiminden sorumlu üç önemli homeotik mutasyon sınıfını açığa çıkardılar:

- Dış halkaya eşey organlarının yerleştiği A sınıfı mutantlarda, sırasıyla şu yeni düzenlenme görülmüştür; karpeller, stamenler, stamenler ve karpeller (Şekil 17.16a),
- Orta iki halkada değişikliğin oluştuğu B sınıfı mutantlarda sırasıyla şu yeni düzenlenme görülmüştür; sepaller, sepaller, karpeller ve karpeller (Şekil 17.16b) ve
- İç taraftaki iki halkada değişikliğin oluştuğu C sınıfı mutantlarda sırasıyla şu yeni düzenlenme görülmüştür; sepaller, petaller, petaller ve sepaller (Şekil 17.16c). Bu düzen, eşey organları dış taraftaki vejetatif organların yerini aldığı A sınıfı mutantlardaki düzene tam ters bir düzendir.

Ayrıca, bu mutasyonların kombinasyonları aynı bireyde çiçek organlarının yerini yaprak-benzeri yapıların almasına yol açmaktadır (Şekil 17.17). Bu tip mutant adeta atasal çiçek durumunun bir fenokopisini yansıtır gibidir (Şekil 17.18). Bu veriler, Goethe'nin "çiçekler daire dizilimli yapraklardan evrimleşmişlerdir" hipotezini güçlü bir şekilde desteklemektedir (verilen Weigel ve Meyerowitz 1994'de derlenmiştir). Bu sonuçlar aynı zamanda bir segment ya da üyenin bir diğerinin yerini aldığı, ya da segmentlerin beraberce farklılaşmasının engellendiği homeotik *Drosophila* mutantlarını hatırlatmaktadır.



Şekil 17.16 A, B ve C sınıfı homeotik çiçek mutantları Bu çizimleri Şekil 17.15 ile karşılaştırınız. Dört halkadan ikisinin yer değiştirdiği A, B ve C sınıfı homeotik çiçek mutantları: (a) Sepallerin ve petallerin yerini karpeller ve stamenler almıştır; (b) petallerin ve stamenlerin yerini sepaller ve karpeller almıştır; (c) stamenlerin ve karpellerin yerini petaller ve sepaller almıştır. E. Coen, 1999'den. *The Art of the Gene.* Oxford University Press, p.62, Fig.4.4'den alınmıştır. Copyright 1999. Oxford University Press. Oxford University Press'in izniyle basılmıştır.



Şekil 17.17 Floral homeotik genlere sahip null mutantları (a) Yabanıl tip *Arabidopsis thaliana* çiçeği. (Elliot M. Meyerowitz, California Institute of Technology) (b) Bu üç mutasyonlu mutant bireyde, *AP2*, *AP1* ve *AG* lokuslarının protein ürünleri, sepaller, petaller ve stamenler bulunmaz ve ovüllerin yerini yaprak benzeri yapılar almıştır. (M.P:Running/Elliot M.Meyerowitz, California Institute of Technology).



Şekil 17.18 İlkin çiçek (Leo J. Hickey, Yale University)

Floral Genler

Dikkatli genetik analizler sayesinde floral homeotik mutantlar bir homeotik gen ailesine kadar izlenmiştir. Bundan öte, A, B ve C sınıfı mutantların her birisinin oluşumundan sorumlu spesifik lokuslar tanımlanmıştır (Theissen ve Saedler 1999). Bu üç gen şunlardır; *APETALA1* (ya da *AP1*, A sınıfı gen), *APETALA3* (ya da *AP3*, B sınıfı gen), ve *AGAMOUS* (ya da *AG*, C sınıfı gen). *AP1* proteini çiçek tomurcuğunun erken evrelerinde ve sonra sadece dıştaki iki halkada ifade edilir. *AP1* geninin ifadesindeki başarısızlık, sepalleri ve petalleri bulunmayan A sınıfı mutant fenotiplerin oluşmasına neden olmaktadır. *AP3* daha geç ve esas olarak çiçek tomurcuğunun ortadaki halkalarında ifade edilir ve *AP3* geninin inaktivasyonu petal ile stamenlerin normal gelişimini engeller. *AG* geni de daha geç çiçek tomurcuğunun merkezinde ifade edilmektedir. *AG* geninin inaktivasyonu eşey organları bulunmayan C sınıfı mutant fenotiplerin oluşmasına neden olmaktadır.

Bu ABC homeotik lokusların ifadesi, *LEAFY* (*LFY*) denilen ve bir üst kontrol genine bağlıdır (Weigel ve Meyerowitz 1993). Sepal, petal, stamen ve karpellerin özelleşmesini başlatan *AP1*, *AP3* ve *AG* genlerinin çiçek tomurcuğundaki dört halkada bulunan uygun hücrelerdeki ifadelerinin aktive edilmesini *LFY* proteini sağlar.

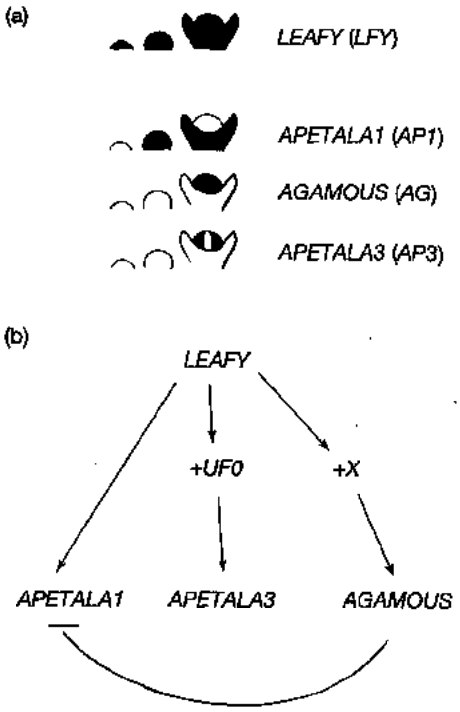
Detlef Weigel ve meslektaşları tüm bu genlerin nasıl etkileştiklerine ilişkin bir model geliştirdiler (Parcy vd 1998). Bu model birçok anahtar nitelikte gözleme dayandırılmıştır. Örneğin, *LFY* geni *ABC* genlerinden önce ifade edilir ve direkt olarak ortadaki halkalarda *AP1* ifadesini indükler. Bununla birlikte, *LFY* diğer gen ürünleri aracılığıyla B ve C sınıfı homeotik genleri indükler. *SIRADIŞI FLORAL ORGANLAR* (*SFO*) denilen bir gen *AP3* genini ve bilinmeyen bir X faktörü *AG* geninin ifadesini indükler. Şekil 17.19'da görüldüğü gibi, bu model *AG* geninin ifadesinin içteki iki halkada *AP1* geninin ifadesini engellediği ve dıştaki halkalarla sınırladığını öne sürmektedir. Bu çiçeğin dıştaki ve içteki bölümlerinin farklılaşmasını sağlayan basit bir mekanizmanın ortaya çıkmasına olanak sağlamaktadır.

Üç lokusun ifadesi çiçeklerde bulunan dört temel yapının oluşumunu belirler.

Çiçek gelişimini kontrol eden gen etkileşim ağı karmaşıktır, fakat bu kitabın basım aşamasında daha da açık bir model ortaya çıkmaya başlamıştır. Önemli olan sonuç, çiçek tomurcuğu hücrelerinde AP1, AG ve AP3 proteinlerinin bir kombinasyonunun varlığı ya da yokluğu, belirli bir çiçek organının oluşumuna katılacak her bir hücreye gerekli koordinat bilgisini vermektedir:

- AG ya da AP3 olmadığında AP1 sepalleri indükler,
- AP1 ise AP3'ün varlığında petalleri indükler,
- AP3 ise AG'nin varlığında stamenleri indükler ve,
- AP1 veya AP3 olmadığında, AG karpelleri indüklemektedir.

Hayvanlarda model oluşumunun kontrolünde olduğu gibi, çiçek oluşumunun kontrolü ile ilgili bu mekanizma, çiçek morfolojisinde nispeten büyük değişimleri



Şekil 17.19 Homeotik genlerce belirlenen çiçek oluşumu kuramsal modeli (a) Bu çizim çiçek gelişiminin üç evresini göstermektedir. *LEAFY* (*LFY*) geninin çiçek tomurcuğunun tümündeki ifadesi (yeşil renkle gösterilmiş), ABC genlerinin dıştaki (*AP1*), içteki (*AG*) ve ortadaki (*AP3*) halkasında ifadesinden önce meydana gelir ve çiçek şekillenmesini indükler. (b) *LFY* geninin kendi ürünleri çiçeğin dört halkasının farklılaşmasını etkileyen bazı lokusları indüklemek için ara genler (*SFO* ve bilinmeyen bir lokus) üzerinde işler. Parcy vd (1998)'den alınmıştır. *Nature* 395: 561-568. © 1998, Macmillan Magazines Ltd. İzniyle basılmıştır.

oluşturabilecek gen ifadesinin yeri ya da zamanında meydana gelen küçük bir takım değişiklikler sayesinde evrimleşmiş olabilir (Baum 1998).

Hikaye bu genlerle bitmez. *LEAFY* çiçek oluşumunu indüklemektedir. Öyleyse, bu genin varlığı çiçek gelişimi için yeterlidir. Fakat, *LFY* geninin ifadesi gerekli midir? Diğer bir deyişle, tartışmakta olduğumuz lokuslar (hayvanlardaki homeotik genler gibi) genel pozisyon-belirleyici genler midir ya da bu genler kapalıtohumlularla aynı zamanda evrimleşmiş olan çiçeğe-özgü genler midir? Eğer böylesi çiçeğe-özgü genleri belirleyebilirsek, o zaman bitkilerle çalışan moleküler biyologlar gerçekten etkileyici bazı moleküler paleontolojik çalışmaları başarmış olacaklardır.

Şu an ortaya çıkan cevap, *LFY* ve onun hedef genlerinin çiçek genleri olmadığıdır. *LFY* (Mouradov vd. 1998), *AG* (Tandre vd. 1995) ve *MADS*-kutularına (*MADS*-box) sahip (Munster vd. 1997) diğer genlerin homologları çamlarda, eğreltilerde ve diğer bitki gruplarında da keşfedilmiştir. Bu türlerde, bu genler çiçek oluşumuna değil, üreme yapılarının oluşumuna katılırlar. Tek başına bu sonuç bile, çiçek oluşumunun genetik mimarisinin, ilk çiçekli bitkinin ortaya çıkışından çok daha önce evrimleştiğini güçlü bir şekilde desteklemektedir. *MADS*-kutularındaki dizi farklılıkları miktarının karşılaştırılması, bu genlerden bazılarının özgül *MADS*-kutu dizilerinin ilk karasal bitkilerinin ortaya çıktığı döneme denk gelen 450-500 Milyon yıl önce evrimleştiğini göstermektedir (Purugganan 1997). Hayvanlardaki *HOM/Hox* genleri gibi, bitkilerdeki *MADS*-kutu genleri, ilkin karasal bitkilerde önce başka görevler için evrimleşmiş ve daha sonra ilk kapalı tohumlularda çiçek oluşumunu kontrol etmeye başlamış olabilirler.

Son olarak, çiçek homeotik polimorfizmlerinin analizi, *HOM/Hox* polimorfizmi gibi, şimdiki çiçek çeşitliliğini oluşturan evrimsel güçleri anlamamıza yardımcı olabilir. Bu araştırmanın bir kısmı şu anda Michael Purugganan ve meslektaşları tarafından yapılmaktadır. Bu laboratuvardaki araştırmacılar iki farklı yaklaşımın peşindedirler. Birincisi, *Arabidopsis thaliana* türündeki homeotik gen dizilerinin tür-içi varyasyonlarının analizini kapsar (Purugganan ve Suddith 1998, 1999). Bu çalışmalar, seçilim ve genetik sürüklenmenin homeotik mutantlar üzerinde nasıl işlediğini göstermenin başlangıcıdır. İkincisi, yakın akraba *Arabidopsis* türleri arasında homeotik gen dizilerinin karşılaştırılmasını kapsar (Lawton-Rauh vd. 1999). Bu çalışmalar, homeotik genler arasında gen dizileri evrim hızının oldukça varyasyonel oldu-

ğuna işaret eder. Neden çiçek-belirleyici genler bazı türlerde diğerlerine göre daha hızlı evrimleşirler? Tozlaştırıcılar homeotik lokuslardaki varyasyon ile oluşturulmuş bazı çiçek şekillerini tercih etmiş olabilir.

17.4 Derin Homoloji

Bu bölümünün üçüncü seksiyonu *LFY*, AG ve çiçek belirleyici diğer genlerin homologlarının çiçeksiz bitkilerde bulunduğuna değinmişti; Seksiyon 17.2'de *Distal-less* geninin üyelere sahip olmayan hayvanlarda bulunduğuna vurgu yapılmıştı. Bu sonuçların ne kadar önemli olduğunu göz ardı etmemek önemlidir. Çeşitli hayvan gruplarında *Distal-less* geni ifadesi analiz edilmeden önce, hiç kimse böcek bacağıyla dörtüyeli üyelerinin homolog yapılar olduğunu düşünemezdi. Evrim çalışan biyologların her zaman bağımsız olarak türediklerini düşündükleri bir çekirgenin bacağı ve bir atın bacağı, embriyonik gelişim ve ergin morfolojisi bakımından oldukça farklıdır. Eklembacaklı üyesi ve dörtüyeli üyesi geleneksel olarak homolog olmayan yapılar olarak değerlendirilmiştir. Ancak, moleküler genetik çalışmaları temelinde hayvanların tümündeki üyelerin (belki de tüm bitkilerin üreme yapıları da dahil) bir düzeyde homolog yapılar olduğu açıktır.

Bazı durumlarda, homolog genler homolog olmadığı sanılan yapıların oluşmasında görev almaktadır.

Bazı araştırmacılar bu seviyeyi "derin homoloji" olarak adlandırmaya başlamıştır. "Bu görüş, belirgin, ancak oldukça farklılaşmış özelliklerden sorumlu genlerden, en azından birkaçının uzak bir ortak atada ortaya çıktığı şeklindedir". Douglas Erwin (1999) hayvanlar arasında bir dizi önemli yapı ve organlarda derin homolojinin bulunduğuna işaret etmektedir. Örneğin, araştırıcılar fare ile meyve sineklerinde gözler, kalp, dorsal veya ventral sinir şeritleri ve segmentlenmenin oluşumuna katılan genler arasında çok önemli benzerlikler bulmuşlardır. Ancak, ergin fare ve meyve sineklerinde bu yapılar oldukça farklıdır.

Derin genetik homoloji olgusu meraktan öte bir şeydir. Eğer tüm hayvanlar gözlerin, kalbin, sinir şeritlerinin ve segmentlenmenin oluşumunda görev alan lokusları ortak olarak paylaşıyorsa, bu durum hayvanların ortak atasında da bu genlerin bulunduğuna işaret eder. Bu yolla, derin homolojinin anlaşılması ortak atanın nasıl bir şey olduğunu ve belki nasıl yaşamış olduğunu (fosil kayıtları bulunmasa da) canlandırmamıza yardımcı olabilir. Bilateral simetrili hayvanlarda olduğu gibi, derin homolojiler ortak atanın şu özelliklere sahip olduğunu göstermektedir (Arthur vd. 1999; Knoll ve Carroll 1999):

- Kompleks segment farklılaşması olmaksızın, bazı vücut bölümlerinin seri halinde tekrarlanması,
- Kompleks üye değil, basit tipte bir üye,
- Hassas görüntü oluşturan bir göz değil, basit fotoreseptör kümeleri,
- Bir kalp yerine kasılabilen bir kan damarı ve
- Sinir şeridi içerisinde sinir hücresi gövdeleri yoğunlaşması, fakat bir beyin değil.

Kısaca, gelişimin evrimsel yönü ile ilgili araştırmalar, paleontologlar için sınanacak güçlü tahminler üretmektedir. Laboratuvar çalışmalarından edinilen sonuçlar, kayaların içerisinde neyi aramamız gerektiğini gösterir. Bilateral simetrili hayvanlar yönüyle, atanın Kambriyen döneminin ilk kısmından önce yaşamış olması gerektiğini biliyoruz. Atanın türevi olan hayvanların organ sistemlerinin temelindeki derin homoloji, atanın morfolojik özellikleri hakkında kabul edilebilir bir taslak sağlar. Atanın ne zaman yaşadığı ve nasıl bir şey olduğu hakkında yapılan tahminler sayesinde, paleontologlar derin homoloji hipotezinin doğruluğunu test edebilirler. Eğer bu durum doğru ise, bilateral hayvanların atalarına benzeyen fosillerin yakında ortaya çıkartılması gerekir.

Özet

Hayvan ve bitki formlarının çeşitliliği, büyük ölçüde embriyoda düzeni kontrol eden az sayıdaki genlerin birbirleriyle etkileşimi ve sayısındaki evrimsel çeşitliliğe bağlanabilir. Bu kontrol, homeotik gen komplekslerindeki lokuslarca kodlanan transkripsiyon faktörlerinin aktivitesiyle yönetilmektedir. Hayvanların vücut planlarının çeşitliliği ve segmentlenmesinin evrimi homeotik gen komplekslerindeki genlerin sayısında meydana gelen değişmeler ile bağlantılı olabilir. *Hox* kompleksi lokusları ve diğer genlerin ifadelerindeki uzaysal ve zamansal değişiklikler, segmentli vücut planlarının çeşitliliği ve incelikli yapı kazanmış dörtüyeli ve eklembacaklı üyelerinin evriminde önemli olmuştur. Karşılaştırmalı kanıtlar kapalı tohumluların çeşitlenmesinin de homeotik lokuslarla bağlantılı olabileceğini göstermektedir. Bitkilerde, çiçek gelişimini belirleyen ve seri olarak tekrarlanan çiçek kısımlarının kimliğini kontrol eden birçok homeotik gen tanımlanmıştır. Null mutantları ve lokusların etkileşimleri hayvanlardaki *Hox* genlerininki ile analogdurlar. Genetik temel benzerliği dışında birbirine benzemediği düşünülen yapılar (eklembacaklı ve dörtüyeli üyeleri gibi) arasında derin bir homolojinin varlığını gösterir ve bu genetik bir kontrol mekanizma ağının kalıtıldığı ortak atada bulunan yapıların çeşitliliği hakkında tahminler yapmaya yol açar.

Sorular

1. Bilateral simetrili hayvanların ortak atası neye benziyordu? Segmentli miydi? Üyeleri, gözleri ve bir kalbi var mıydı? Bilateral simetrili hayvanların ortak atası hakkında daha bilgi verici bir hipotez geliştirmek için eklembacaklılar, halkalısolucanlar, yassısolucanlar, omurgalılar, derisidikenliler ve diğer uzak akraba gruplarda bu yapıların özelleşmesinde görev alan homolog genlerin tanımlanmasına ek olarak, gelişimsel biyolojiden, morfolojiden ve fosil kayıtlardan elde edilmiş başka hangi veriler isterdiniz?
2. Gelişen hücrelerin yerleşimini belirlemek için, embriyolar neden en azından 2 molekülün difüzyon gradiyentine ihtiyaç duyma eğilimindedir? Neden bir difüzyon gradiyenti yeterli değildir?
3. Pek çok insan, eğer bir yabancı DNA bir erginin hücrelerine dahil olursa, bu DNA'nın hemen yeni organlar ve yeni üyeler oluşturmak üzere konağının morfolojisini yeniden şekillendireceği görüşündedirler (örneğin, eğer bir insana yarasadan bir DNA aktarılırsa insanın kanatlar oluşturabileceği gibi). Böylesine bir şey neden olamaz? Gelişimsel genler normalde ne zaman aktiftir ve bu genler aktif oldukları zamandaki vücut şekli ve boyutu nedir?
4. Çiçek durumunu kontrol eden bitki homeotik genlerinin hayvanlardaki *Hox* genlerine benzer şekilde, bir kromozom üzerinde kompleksler şeklinde organize olmasını bekleyebilir miyiz? Bu soruya cevap verebilmek, *Hox* genlerin aynı uzaysal düzlemsellikte olmasının önemi hakkında bir hipotez gerektirir. Böylesine bir hipotez oluşturabilir misiniz?
5. Maymunların gelişimini çalıştığınızı ve maymunlarda gövdenin üst ve alt yerleşimini kodlayan iki *Hox* geni (hayali) keşfettiğinizi varsayın. *A* adı verilen *Hox* geni göğüs ve omuzlarda ifade edilirken *B* adı verilen *Hox* geni ise karın ve kalçalarda ifade edilmektedir. Keza, maymunlarda "küçük" adını verdiğiniz ve tüm üye tomurcuklarının posteriyöründe aktif olan bir gen keşfettiğinizi ve bu genin el ve ayakta küçük parmağın (başparmaktan ziyade) oluşumu için gerekli olduğunu farzedin.

   Eğer *A* ve *B Hox* genleri bir zigotta yer değiştirmiş olsaydı, üyelerin neye benzeyeceği konusundaki düşüncelerinizi belirten bir taslak hazırlayınız? Oluşan üyelerde eller ya da ayaklar oluşur muydu? Ayağın büyük parmakları, ayağın küçük parmakları, başparmaklar ya da el küçük parmakları nerede oluşurdu? Peki, ya eğer "*küçük*" geni devre dışı kalsaydı ne olurdu? Çıkarsamanızı açıklayınız. (Bu konuda pek çok olasılık bulunabilir.)
6. Şimdi, eksantrik bir milyoner tarafından kanatlı bir maymun üretmek için tutulduğunuzu varsayın. Bunu yapmak için, maymun genomundaki hipotetik *Hox A* geninin yerine kuşların hipotetik *Hox A* genini yerleştirmek yeterli olur muydu? Bunun yeterli olmayacağını düşünüyorsanız, başka hangi genetik manipülasyonlar yapılması gerektiğini ya da kanatlı maymunlar üretmek için daha başka hangi bilgilere ihtiyacınız olduğunu yazınız. (Eğer bunu yapmanın genetik olarak hiçbir zaman olası olamayacağını düşünüyorsanız, nedenini açıklayınız).
7. Omurgalılarda bir atasal *Hox* gen kümesinin duplikasyonu sonucu oluştuğu düşünülen 4 *Hox* gen kümesinin bir seti bulunduğunu daha önce görmüştük. Eğer fare embriyoşunda bir *Hox* gen kümesinden bir gen, diğer bir kümeden kardeş bir gen ile yer değiştirseydi neler olacağı konusunda bir hipotez geliştirin? Regülatör dizilerin yerinde kaldığını ve her bir genin sadece kodlayıcı dizilerinin değiştirildiğini varsayın. Şimdi aşağıdaki makaleyi inceleyiniz ve haklı olup olmadığınızı değerlendiriniz.

   Greer, Joy M., John Puetz, Kirk R. Thomas, and Mario R. Capecchi. 2000. Maintenance of functional equivalence during paralogous *Hox* gene evolution. *Nature* 403: 661–665.

Kaynak Araştırması

8. Evrimsel gelişim biyolojisi son 10 yılda çok büyük ilerlemeler göstermiştir. Bu konuda yeni kaynakları tanımak için, Gerhart ve Kirschner (1997), Gibert (1997) ya da son yıllarda yapılmış aşağıdaki diğer çalışmalara bakınız:

   Coen, E. 1999. *The Art of Genes: How Organisms Make Themselves.* Oxford: Oxford University Press.

   Gilbert, S. F., and A. M. Raunio. 1997. *Embryology: Constructing the Organism* Sunderland: Sinauer Associates.

   Arthur, W. 1997. *The Origin of Animal Body Plans: A Study in Evolutionary Developmental Biology.* Cambridge: Cambridge University Press.

   Hall, B. K. 1998. *Evolutionary Developmental Biology,* 2nd ed. London: Chapman and Hall.

   Keza, yeni bir dergi olan *Development and Evolution*'ın ilk sayılarındaki editör derlemelerini okuyunuz. Malden, MA: Blackwell Science, which began publication in July 1999.

9. Devoniyen'de yaşamış dörtüyeliler ön ve arka üyelerinde farklı sayıda parmağa sahiptir. Çok daha sonraları ortaya çıkmış dörtüyeliler her iki üyelerinde beş parmağa sahiptirler. Beşparmaklı (pentadaktil) üyenin evrimini incelemek için bakınız:

   Coates, M. I., and J. A. Clack. 1990. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature* 347: 66–69.

   Gould, S. J. 1990. *Eight Little Piggies.* New York: W.W. Norton, Essay 4.

10. "Moleküler paleontoloji" konusundaki kapsamlı bir tanıtım ve bu araştırmanın evrimsel analiz açısından önemini anlamak için, Knoll ve Carroll (1999)'un makalesindeki kaynaklara bakın ve okuyun.

Kaynaklar

Ahlberg, P. E. 1995. *Elginerpeton panchei* and the earliest tetrapod clade. *Nature* 373: 420–425.

Ahlberg, P. E., and A. R. Milner. 1994. The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368: 507–518.

Arthur, W., T. Jowett, and A. Panchen. 1999. Segments, limbs, homology, and co-option. *Evolution and Development* 1: 74–76.

Balavoine, G., and M. J. Telford. 1995. Identification of planarian homeobox sequences indicates the antiquity of most *Hox*/homeotic gene subclasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 7227–7231.

Baum, D. A. 1998. The evolution of plant development. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 79–86.

Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates.* Sunderland, MA: Sinauer.

Budd, G. E. 1996. Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 356–358.

Cameron, R. A., K. J. Peterson, and E. H. Davidson. 1998. Developmental gene regulation and the evolution of large animal body plans. *American Zoologist* 38: 609–620.

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution.* New York: W.H. Freeman.

Carroll, S. B. 1995. Homeotic genes and the evolution of the chordates. *Nature* 376: 479–485.

Coen, E. 1999. *The Art of the Gene.* Oxford: Oxford University Press.

Cohn, M. J., J. C. Izpisúa-Belmonte, H. Abud, J. K. Heath, and C. Tickle. 1995. Fibroblast growth factors induce additional limb development from the flank of chick embryos. *Cell* 80: 739–746.

De Rosa, R., J. K. Grenier, T. Andreeva, C. E. Cook, A. Adoutte, M. Akam, S. B. Carroll, and G. Balavoine. 1999. *Hox* genes in brachipods and priapulids and protostome evolution. *Nature* 399: 772–776.

DiSilvestro, R. L. 1997. Out on a limb. *BioScience* 47: 729–731.

Duboule, D. 1994. How to make a limb. *Science* 266: 575–576.

Erwin, D. 1999. The origin of body plans. *American Zoologist* 39: 617–629.

Erwin, D., J. Valentine, and D. Jablonski. 1997. The origin of animal body plans. *American Scientist* 85: 126–137.

Fallon, J. F., A. Lopez, M. A. Ros, M. P. Savage, B. B. Olwin, and B. K. Simandi. 1995. *FGF-2:* Apical ectodermal ridge growth signal for chick limb development. *Science* 264: 104–106.

Finnerty, J. R., and M. Q. Martindale. 1997. Homeoboxes in sea anemones (Cnidaria; Anthozoa): A PCR-based survey *of Nematostella vectensis* and *Metridium senile. Biological Bulletin* 193: 62–76.

Finnerty, J. R., and M. Q. Martindale. 1999. Ancient origins of axial patterning genes: *Hox* genes and *ParaHox* genes in the Cnidaria. *Evolution and Development* 1: 16–23.

Gerhart, J., and M. Kirschner. 1997. *Cells, Embryos, and Evolution.* Malden, MA: Blackwell Science.

Gilbert, S. F. 1997. *Developmental Biology,* 5th ed. Sunderland, MA: Sinauer.

Gould, S. J. 1989. *Wonderful Life.* New York: W.W. Norton.

Grenier, J. K., T. L. Garber, R. Warren, P. M. Whitington, and S. B. Carroll. 1997. Evolution of the entire arthropod *Hox* gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade. *Current Biology* 7: 547–553.

Hinchcliffe, J. R. 1989. Reconstructing the archetype: Innovation and conservatism in the evolution and development of the pentadactyl limb. In D. B. Wake and G. Roth, eds., *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates.* Chichester, England: Wiley & Sons, 171–189.

Jarvik, E. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates,* vol. 2. London: Academic Press.

Kenyon, C., and B. Wang. 1991. A cluster of Antennapedia-class homeobox genes in a nonsegmented animal. *Science* 253: 516–517.

Knoll, A. H., and S. B. Carroll. 1999. Early animal evolution: Emerging views from comparative biology and geology. *Science* 284: 2129–2137.

Krumlauf, R. 1994. *Hox* genes in vertebrate development. *Cell* 78: 191–201.

Kruse, M., A. Mikoc, H. Cetkovic, V. Gamulin, B. Rinkevich, I. M. Müller, and W. E. G. Müller. 1994. Molecular evidence for the presence of a developmental gene in the lowest animals: Identification of a homeobox-like gene in the marine sponge *Geodia cydonium. Mechanisms of Aging and Development* 77: 43–54.

Lawton-Rauh, A. L., E. S. Buckler, IV, and M. D. Purugganan. 1999. Patterns of molecular evolution among paralogous floral homeotic genes. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1037–1045.

Lewis, E. B. 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila. Nature* 276: 565–570.

McGinnis, W., and M. Kuziora. 1994. The molecular architects of body design. *Scientific American* 270: 58–66.

McGinnis, W., M. S. Levine, E. Hafen, A. Kuroiwa, and W. J. Gehring. 1984a. A conserved DNA sequence in homoeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and bithorax complexes. *Nature* 308: 428–433.

McGinnis, W., R. L. Garber, J. Wirz, A. Kuroiwa, and W. J. Gehring. 1984b. A homologous protein-coding sequence in *Drosophila* homeotic genes and its conservation in other metazoans. *Cell* 37: 403–408.

Mouradov, A., T. Glassick, B. Hamdorf, L. Murphy, B. Fowler, S. Maria, and R. D. Teasdale. 1998. *NEEDLY*, a *Pinus radiata* ortholog of *FLORICAULA/LEAFY* genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 6537–6542.

Munster, T., J. Pahnke, A. DiRosa, J. T. Kim, W. Martin, H. Saedler, and G. Theissen. 1997. Floral homeotic genes were recruited from homologous *MADS*-box genes preexisting in the common ancestor of ferns and seed plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 2415–2420.

Nagy, L. 1998. Changing patterns of gene regulation in the evolution of arthropod morphology. *American Naturalist* 38: 818–828.

Niklas, K. J. 1994. One giant step for life. *Natural History* 6: 22–25.

Nüsslein-Volhard, C., and E. Wieschaus. 1980. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature* 287: 795–801.

Nüsslein-Volhard, C., H. G. Fröhnhofer, and R. Lehmann. 1987. Determination of anterioposterior polarity in *Drosophila*. *Science* 238: 1675–1681.

Panganiban, G., A. Sebring, L. Nagy, and S. Carroll. 1995. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. *Science* 270: 1363–1366.

Panganiban, G., et al. 1997. The origin and evolution of animal appendages. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 5162–5166.

Parcy, F., O. Nilsson, M. A. Busch, I. Lee, and D. Weigel. 1998. A genetic framework for floral patterning. *Nature* 395: 561–566.

Parr, B. A., and A. P. McMahon. 1995. Dorsalizing signal *Wnt-7a* required for normal polarity of D–V and A–P axes of mouse limb. *Nature* 374: 350–353.

Purugganan, M. D. 1997. The *MADS*-box floral homeotic gene lineages predate the origin of seed plants: Phylogenetic and molecular clock estimates. *Journal of Molecular Evolution* 45: 392–396.

Purugganan, M. D., and J. I. Suddith. 1998. Molecular population genetics of the *Arabidopsis CAULIFLOWER* regulatory gene: Nonneutral evolution and naturally occurring variation in floral homeotic function. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 8130–8134.

Purugganan, M. D., and J. I. Suddith. 1999. Molecular population genetics of floral homeotic loci: Departures from the equilibrium-neutral model at the *APETALA3* and *PISTILLATA* genes of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 151: 839–848.

Raff, R. A., and T. C. Kaufmann. 1983. *Embryos, Genes, and Evolution*. New York: MacMillan.

Riddle, R. D., R. L. Johnson, E. Laufer, and C. Tabin. 1993. *Sonic hedgehog* mediates the polarizing activity of the ZPA. *Cell* 75: 1401–1416.

Roush, W. 1995. Gene ties arthropods together. *Science* 270: 1297.

Seimiya, M., H. Ishiguro, K. Miura, Y. Watanabe, and Y. Kurosawa. 1994. Homeobox-containing genes in the most primitive metazoa, the sponges. *European Journal of Biochemistry* 221: 219–225.

Shubin, N. H., and P. Alberch. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. In M. K. Hecht, B. Wallace, and G. T. Prance eds., *Evolutionary Biology*, vol. 20. New York: Plenum Press, 319–387.

Sordino, P., and D. Duboule. 1996. A molecular approach to the evolution of vertebrate paired appendages. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 114–119.

Sordino, P., F. van der Hoeven, and D. Duboule. 1995. *Hox* gene expression in teleost fins and the origin of vertebrate digits. *Nature* 375: 678–681.

Tabin, C. 1995. The initiation of the limb bud: growth factors, *Hox* genes, and retinoids. *Cell* 80: 671–674.

Tabin, C. J., S. B. Carroll, and G. Panganiban. 1999. Out on a limb: Parallels in vertebrate and invertebrate limb patterning and the origin of appendages. *American Zoologist* 39: 650–663.

Tandre, K., V.A. Albert, A. Sundas, and P. Engstrom. 1995. Conifer homologs to genes that control floral development in angiosperms. *Plant Molecular Biology* 27: 69–78.

Theissen, G., and H. Saedler. 1999. The golden decade of molecular floral development (1990–1999): A cheerful obituary. *Developmental Genetics* 25: 181–193.

Valentine, J. W., D. H. Erwin, and D. Jablonski. 1996. Developmental evolution of metazoan body plans: The fossil evidence. *Developmental Biology* 173: 373–381.

Weigel, D., and E.M. Meyerowitz. 1993. Activation of floral homeotic genes in *Arabidopsis*. *Science* 261: 1723–1726.

Weigel, D., and E. M. Meyerowitz. 1994. The ABC's of floral homeotic genes. *Cell* 78: 203–209.

Yang, Y., and L. Niswander. 1995. Interaction between the signaling molecules *WNT7a* and *SHH* during vertebrate limb development: dorsal signals regulate anteroposterior patterning. *Cell* 80: 939–947.

BÖLÜM 18

Moleküler Evrim



Yumurta zarını geçen bir deniz kestanesi spermi. Yumurta ve sperm arasındaki ilk temasta rol alan proteinler hızlı evrimleşir. (Dr. Everett Anderson/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.)

PROTEİN VE DNA DİZİLERİNİ ÇALIŞMAK İÇİN TEKNİKLERİN KEŞFİ EVRİM çalışmaları için yeni bir alan açtı. 1960'larda ilk büyük ölçekli amino asit dizisi çıkarma çalışmaları ile başlayan ve günümüzde toplam genom dizilerini çıkarma üzerine veri patlaması şeklinde devam eden çalışmalar sonucunda, araştırmacılar zaman içinde proteinler ve nükleik asitlerin nasıl değiştikleri hakkında pek çok soruya cevap bulmuşlardır.

Moleküler evrimin birkaç önemli konusu daha önceki bölümlerde tanıtıldı. Bölüm 4'de, nokta mutasyonlar ile yeni alellerin nasıl ortaya çıktıklarını analiz etmekle ve gen duplikasyonları, poliploydi ve diğer olaylarla yeni lokusların nasıl oluştuğunu araştırmakla, genetik varyasyonların kökenini ortaya koyduk. Bölüm 13'de vurgulanan belli protein ve genlerdeki kararlı değişim hızı gözlemleri, moleküler saat hipotezinin gelişmesi, sınanması ve uygulanmasına yol açmıştır.

Bu bölümün amacı, moleküler evrim üzerine günümüz çalışmaları tarafından yöneltilen iki ek soruyu incelemektir. Birincisi, sürüklenme ve seçilimin evrimsel süreçlerinin, moleküler düzeyde nasıl etki ettiğidir. Eğer biz iki organizmada homolog protein veya DNA dizilerini karşılaştırır ve farklılık gözlersek, değişimin sürüklenmenin mi yoksa doğal seçilimin mi bir sonucu olduğunu nasıl ayırt edebiliriz? Seksiyon 18.1 ve 18.2 bu konuya ayrılmıştır. Daha sonra, tüm genomun nasıl evrimleştiğiyle ilgili olan daha kapsamlı konuya döneceğiz. Seksiyon 18.3, genom-

ların bireyin uyum gücünü en yüksek değere çıkartmak amacıyla tüm lokusların işbirliği yaptığı birbirine sıkı bağlı üniteler olmadığını açıklar. Birçok genom, uyum güçlerini düşüren parazit diziler ile enfekte edilmektedir. Bu parazit diziler nelerdir ve yayılmaları hangi sınırlardadır? Bölümün en son seksiyonu kloroplast ve mitokondriyal genomların köken ve tarihini tartışmaktadır. Bağımsız yaşayan bakteriler bir kez ökaryotlarca endosimbiyoz yoluyla kazanılmışsa (bkz. Bölüm 14), bunların genlerine ne olmuştur? Şu soruları vurgulamak, bölümün esas hedefini kolaylaştıracaktır: moleküler düzeyde evrimi çalışmak amacıyla biyologlarca kullanılan veri, teori ve analizler tanıtmak.

18.1 Dizi Değişiminin Miktar ve Hızı

Moleküler evrim sahası, 1960'ların ortasında biyokimyacıların hemoglobin, sitokrom c ve özellikle insan ve omurgalılarda bol miktarda bulunan ve iyi çalışılmış diğer proteinlerin amino asit dizi tayininde başarılı olmalarıyla başlatıldı. Türler arasında moleküler değişimin hız ve miktarını karşılaştırmada evrimsel biyologlara ilk fırsatı bu veri setleri sağladı.

Bu alanda uğraş veren ilk çalışanlar, bu veri setleri hakkında dikkate değer birkaç gözlemde bulunmuşlardır. Bunlar arasında en önde geleni Motoo Kimura (1968) tarafından yapılan hesaplamalardır. Kimura, eğer insan ve atların iyi çalışılmış proteinlerinde gözlenen dizi farklılıklarının sayısı zamana bağlı olarak derecelendirilir, fosil kayıtlarından ayrılma tarihleri kullanılırsa ve daha sonra, eğer moleküler evrimin bu oranları genomdaki protein kodlayan tüm lokuslara uyarlanırsa, bir amino asit değişimine yol açan bir mutasyonun omurgalıların farklılaşması süresince ortalama her iki yılda bir sabitlenmeye ulaştığı sonucu çıkacağını gösterdi. Ortaya çıkan mutasyonların çoğu zararlı olması gerektiğinden, doğal seçilime bağlı bu hızın bir hayli yüksek olduğu izlenimi doğmuştur. Doğal seçilim yoluyla tespit edilen yararlı mutasyonlar oldukça nadir olmalıdır.

Emil Zuckerkland ve Linus Pauling (1965) tarafından katkı sağlanan ikinci bir gözlem ise, omurgalıların farklılaşması sürecinde belli proteinlerdeki amino asit dizi değişim hızının, zaman içinde veya saat-benzeri bir biçimde, sabit olduğunun görülmüş olmasıdır. Bu sonuç, ayrıca doğada zamanla ilişkili olmaktan çok çevresel değişimlerle ilişkili ve bu nedenle de dönemsel olması gereken doğal seçilimin işleyişiyle tutarsız gibi gözükmektedir.

Moleküler evrimin ilk analizleri değişim hızının zaman içinde yüksek ve sabit olduğunu önermektedir.

Kısacası, moleküler evrim üzerine ilk bilgiler, doğal seçilimin evrimsel değişimlerin çoğundan sorumlu olduğu beklentisini küçümsemiyordu. Sonuçlar önemli bir soruyu gündeme getirdi: Eğer doğal seçilim, evrimi moleküler düzeyde açıklamıyorsa, hızlı ve zaman akışına paralel değişimin gözlenmesinden sorumlu süreç *nedir*?

Moleküler Evrimin Nötral Teorisi

Kimura (1968, 1983), amino asit dizi farklılaşmasının gözlenen modellerini açıklamak amacıyla, Moleküler Evrimin Nötral Teorisini formüle etmiştir. Bu teori, populasyonlarda sabitlenen baz değişimlerinin çoğunun uyum gücü açısından nötr olduğu ve DNA dizileri düzeyindeki evrimde, genetik sürüklenmenin baskın olduğunu iddia eder. Kimura, türler arasında moleküler düzeyde gözlenen farklılıkların, yararlı mutasyonlar üzerine doğal seçilimin işlemesi şeklindeki bir açıklamanın büyük ölçüde geçersiz olduğuna inanmaktadır.

Kimura nötr mutasyonların evrimini aşağıdaki şekilde modelleştirir:

- Eğer diployit bir populasyonda N birey varsa, söz konusu populasyonda her bir genin $2N$ kopyası mevcuttur.
- Şimdiki populasyonda yer alan $2N$ kopyaların tümü geçmişte herhangi bir dönemde var olmuş olan tek bir alelden türemiştir. Buna karşın, günümüzde varlığını sürdüren $2N$ kopyalarından yalnızca bir tanesi, gelecekte bir zaman, populasyonda bulunan bütün kopyaların atası olacaktır.
- Eğer genlerin tüm $2N$ kopyaları seçilim bakımından eşdeğerse veya taşıyıcının uyum gücü üzerindeki etkileri açısından nötr iseler, her birinin populasyonda sabitlenecek alel olma bakımından şansları eşittir. Bu şans $1/2N$'ye eşittir.
- Her nesilde mutasyon populasyona yeni nötr aleller katacaktır. Eğer v her bir başarılı gamet başına her bir gen için mutasyon oranı ise $2Nv$ her bir neslin populasyonuna katacağı yeni mutantları olacaktır.
- Yukarıdaki saptamalara dayalı olarak, yeni nötr mutantların populasyonda sabitlenme oranları $(2Nv)(1/2N)$ veya basitçe v'ye eşittir.

Bu çıkarsama, tüm alellerin nötr olduğu durumda, dizi evrim oranının basitçe mutasyon oranına eşit olduğu anlamına gelir. Bu şık bir sonuçtur. Bu sonuç ayrıca iki nedenden ötürü şaşırtıcıdır:

Nötral teori seçilim katsayısının sıfır olduğu alellerin kaderini modeller.

1. Pozitif doğal seçilim hariç tutulmaktadır. Bu teorinin temel iddiası baz değişimlerinin büyük bir kısmının nötr olduğudur. Yalnızca bu önerme doğru ise, toplam evrimleşme oranı nötr mutasyon oranına eşit olacaktır. Ancak, nötral teorinin savunucuları, bir populasyonda nötr olmayan mutasyonlar az miktarda açığa çıksa bile, bunların muhtemelen zararlı olacaklarına ve doğal seçilim yoluyla hızla ayıklanacaklarına işaret ederek bu savı daha da ileri götürmektedirler. Böylece, v ölçülmüş evrimsel değişimin maksimum oranını temsil edecektir.
2. Populasyonun büyüklüğü, herhangi bir role sahip değildir. Bölüm 6'da gözden geçirilen model ve deneyler, genetik sürüklenmenin büyük populasyonlara göre küçük populasyonlarda alellerin sıklığının değişiminde çok daha etkili olduğunu göstermiştir. Fakat Kimura'nın sonucu, katı anlamıyla nötr mutasyonlar için sürüklenmeye bağlı olarak yeni alellerin sabitlenme oranının, populasyon büyüklüğüne bağlı olmadığını göstermiştir.

Kimura'nın teorisi hemoglobin, sitokrom c ve diğer proteinlerin amino asit dizilerinin zaman içinde neden kararlı bir biçimde değiştiğini açıklıyor gözükmekle birlikte, teori oldukça sınırlı miktarda protein dizi verisi ile ortaya konulmuştu. Peki, çok büyük miktarlarda DNA dizi verileri elde edildiğinde, nötral teori yerini korumuş mudur?

DNA Dizi Farklılaşmasında Modeller

Araştırmacılar 1970'lerin sonları ve 1980'ler de, farklı lokuslardaki değişimin miktar ve oranlarını analiz etmek amacıyla, DNA dizilerinin büyüyen veri bankasını oluşturmuşlardır. Verilerdeki anlamlı modelleri ayırt etmek amacıyla, dikkate alınan dizinin tipi yoluyla tanımlanmış kategoriler yaratmak rutin bir uygulama olmuştur. En temel fark, kodlayıcı olan ve olmayan diziler arasındaydı. Kodlayıcı diziler tRNA'lar, rRNA'lar veya proteinler için direktifleri içermektedir; kodlayıcı olmayan diziler intronları, kodlayıcı bölgelerin yan tarafları, düzenleyici alanları ve Bölüm 4'de tanıtılan yalancıgenler olarak adlandırılan olağandışı lokusları kapsamaktadır. Dizilerin bu farklı tiplerindeki değişiminin oran ve modeli hakkında nötral teori, ne tür öngörülerde bulunmaktadır? Bu tahminler doğrulanmış mıdır yoksa ret mi edilmiştir?

Yalancıgenler (Pseudogenes) Nötral Evrimin Meşru Bir Oranını Oluşturur

Yalancıgenler, gen duplikasyon olaylarından kaynaklanan DNA'nın fonksiyonsuz bölgeleridir (bkz. Bölüm 4). Proteinler için kodlama yapmadıklarından, yalancıgenlerdeki mutasyonlar gen uyum gücü bakımından tamamıyla nötr olmalı ve yalnızca genetik sürüklenmenin bir sonucu olarak sabitleşmelidirler. Bu nedenle yalancıgenler nötr evrimin bir paradigması kabul edilirler (Li vd.1981). Nötral teorinin öngördüğü gibi, yalancıgenlerde kaydedilen farklılaşma miktarı—nötr mutasyon oranı olan v'ye eşit olmalıdır—çekirdek genomlardaki lokus ve bölgeler arasında gözlenmiş en yüksek oranlar arasındadır (Li vd. 1981, Li ve Graur 1991). Bu bulgu, moleküler düzeyde evrimsel değişimlerin bir açıklaması olarak Nötral teoriye güçlü destek sağlamıştır. Ayrıca, sürüklenme yoluyla evrim oranını bir nicelik olarak, ortaya koymuştur. Diğer dizi tiplerindeki değişimin oranları bu standarda, ya da sürüklenme tarafından oluşturulan evrimin meşru oranı ile nasıl kıyaslanır?

Yalancı-genlerin evrimi Nötral teori varsayım ve öngörülerine uymaktadır.

Kodlayıcı Lokusların Çoğunda Suskun Bölgedeki Değişim, Değiştirici Bölgedeki (Değişimden Daha Hızlıdır

Bölüm 4'de genlerin kodlayıcı bölgelerinde iki temel tip nokta mutasyonunun oluştuğu ortaya konmuştu. Özetle, DNA'daki bazların kodon olarak adlandırılan üçlü gruplar halinde okunduğunu ve 20 amino asitin genetik koddaki 64 kodon tarafından tanındığını hatırlayınız. Sonuç olarak, baz-çifti yer değişimleri amino asit dizi değişimlerine yol açabildiği gibi, açmamaları da olasıdır, (Bu noktayı daha iyi açıklamak için, biyologlar genetik kodun fazlalığı veya dejenere olduğunu söylerler). Amino asit dizi değişimleri ile sonuçlanmayan DNA dizi değişimleri **suskun bölge (veya sinonim) baz değişimleri** olarak adlandırılır; bir amino asit değişimi ile sonuçlanan dizi değişimleri ise **değiştirici baz (veya sinonim olmayan) değişimleri** şeklinde adlandırılmaktadır.

Çoğu kodlayıcı dizideki, baz değişim oranı, suskun bölgede değiştirici bölgeden daha yüksektir.

Tablo 18.1 suskun baz değişimlerine karşı, değiştirici baz değişim oranları açısından insan, fare veya sıçanlardan 28 homolog lokusun karşılaştırmasına dayalı verileri sergilemektedir. Bu verilerdeki en önemli nokta, incelenmiş olan her lokusta, suskun baz değişimlerinin oranı, değiştirici baz değişimi oranından açık farkla yüksektir.

Bu model, önemli yönlerden nötral teori ile uyumludur. Suskun değişimler amino asit dizisini değiştirmediklerinden, protein fonksiyonları ile ilgili doğal seçilime maruz kalmazlar. Sonuç olarak, suskun baz değişimlerinin frekansları büyük ölçüde sürüklemenin bir sonucu olarak zaman içerisinde artar ya da azalır. Aksine değiştirici baz değişimleri, proteinlerin amino asit dizilimini değiştirir. Eğer bu değişimlerin büyük çoğunluğu zararlı ise, doğal seçilim yoluyla ayıklanmalıdırlar (Bu tip bir doğal seçilim, faydalı mutasyonlar üzerinde etkili olan pozitif mutasyonlara zıt olarak, **negatif** veya **saflaştırıcı (purifying) seçilim** şeklinde adlandırılır). Daha az sıklıkla, protein fonksiyonu üzerine bir etkiye sahip olmayan değiştirici baz değişimleri meydana gelir ve sürükleme tarafından sabitlenebilirler. Bu gözlemler sürüklenmenin moleküler evrimde baskın olduğunu öngören modeller ile tutarlı olduğundan, nötral teorinin temel öğretisini desteklemektedir.

Zararlı mutasyonlara karşı olan doğal seçilim negatif seçilim olarak ifade edilir. Faydalı mutasyonlar lehinde olan doğal seçilim ise pozitif seçilim olarak adlandırılır.

Lokuslar Arasındaki Varyasyon: Fonksiyonel Sınırlanmalar İçin Kanıtlar

Tablo 18.1'deki veriler, bir başka önemli model daha içermektedir. İnsan ve kemirgenlerden homolog kodlayıcı diziler karşılaştırıldıklarında, bazı lokuslar neredeyse özdeş bulunurken, diğerlerinin çok hızlı bir farklılaşmaya uğramış oldukları saptanmıştır. Bu sonucun tipik olduğu görülmektedir. Moleküler evrim hızı lokuslar arasında büyük çapta değişmektedir.

Tablo 18.1 Genler arasında ve gen içindeki bölgeler arasında nükleotit baz değişim oranları değişkendir

Bu veriler insan ile fare ya da sıçanlar arasında bir seri protein kodlayıcı genlerindeki suskun ve değiştirici baz değişimlerinin oranlarını rapor etmektedir. Veriler, her bölge ve her milyar yıla karşılık ortalama baz değişim sayısını ve belirsizliğin istatistiksel bir ölçüsü olarak adlandırılan standart hatayı artı veya eksi şeklinde ifade etmektedir.

Gen	L	Değiştirici değişim oranı ($\times 10^9$)	Suskun oran ($\times 10^9$)
Histonlar			
Histon 3	135	0,00 ± 0,00	6,38 ± 1,19
Histon 4	101	0,00 ± 0,00	6,12 ± 1,32
Kontraktil sistem proteinleri			
Aktin *a*	376	0,01 ± 0,01	3,68 ± 0,43
Aktin *b*	349	0,03 ± 0,02	3,13 ± 0,39
Hormonlar, nöropeptitler ve diğer aktif peptitler			
Somatostatin-28	28	0,00 ± 0,00	3,97 ± 2,66
İnsülin	51	0,13 ± 0,13	4,02 ± 2,29
Tirotropin	118	0,33 ± 0,08	4,66 ± 1,12
İnsülin benzeri büyüme faktörü II	179	0,52 ± 0,09	2,32 ± 0,40
Eritropoetin	191	0,72 ± 0,11	4,34 ± 0,65
İnsülin C-peptit	35	0,91 ± 0,30	6,77 ± 3,49
Paratroit hormon	90	0,94 ± 0,18	4,18 ± 0,98
Luteinize edici hormon	141	1,02 ± 0,16	3,29 ± 0,60
Büyüme hormonu	189	1,23 ± 0,15	4,95 ± 0,77
Ürokinaz-plazminogen aktivatörü	435	1,28 ± 0,10	3,92 ± 0,44
İnterlökin I	265	1,42 ± 0,14	4,60 ± 0,65
Relaksin	54	2,51 ± 0,37	7,49 ± 6,10
Hemoglobinler ve miyoglobin			
α-globin	141	0,55 ± 0,11	5,14 ± 0,90
Miyoglobin	153	0,56 ± 0,10	4,44 ± 0,82
β-globin	144	0,80 ± 0,13	3,05 ± 0,56
Apolipoproteinler			
E	283	0,98 ± 0,10	4,04 ± 0,53
A-I	243	1,57 ± 0,16	4,47 ± 0,66
A-IV	371	1,58 ± 0,12	4,15 ± 0,47
İmmünoglobulinler			
Ig V_H	100	1,07 ± 0,19	5,66 ± 1,36
Ig γ1	321	1,46 ± 0,13	5,11 ± 0,64
Ig κ	106	1,87 ± 0,26	5,90 ± 1,27
İnterferonlar			
α1	166	1,41 ± 0,13	3,53 ± 0,61
β1	159	2,21 ± 0,24	5,88 ± 1,08
γ	136	2,79 ± 0,31	8,59 ± 2,56

Kaynak: Li ve Graur (1991)

Bu modeli açıklamanın yolu aşağıdaki gözlemlerde yatmaktadır: En yaşamsal hücre fonksiyonlarından sorumlu genlerin, en düşük değiştirici baz değişimleri hızına sahip oldukları gözlenmektedir. Örneğin histon proteinleri nükleozomlar olarak adlandırılan yapıları oluşturmak için DNA ile etkileşir. Bu protein-DNA kompleksi ökaryotik hücrelerdeki kromatin ipliklerin temel bir özelliğidir. Histonların amino asit dizilerindeki değişmeler, nükleozomun yapısal bütünlüğünü bozar ve DNA transkripsiyon ve translasyonu için olumsuz sonuçlar yaratır. Buna karşın, hücre için daha az yaşamsal ve bu nedenle güçlü olmayan fonksiyonel sınırlanmalar altında olan genlerde değiştirici baz değişimlerinin hızlı oldukça yüksektir. Fonksiyonel sınırlanmalar azaldığı zaman, değiştirici baz değişimlerinin büyük bir yüzdesi uyum gücü açısından nötr olup, sürüklenme yoluyla sabitlenebilmektedir.

Yaklaşık Nötral Model

Nötral teori, DNA dizi verilerinde birkaç önemli model için açıklayıcı gözükmekle birlikte, proteinlerdeki değişimlerin saat-benzeri bir şekilde olduğuna işaret eden veri setleri bir sorun ortaya çıkarmıştır. Sorun olan nötr mutasyon oranı v'nin, nesil süresinin bir fonksiyonu olarak, türler arasında değişmesi gerektiğiydi. Belirli bir zaman dilimi süresince, uzun nesil zamanına sahip türlere göre kısa nesil zamanına sahip türlerde daha fazla nötr mutasyon oluşması gerekecekti. Bu beklentinin aksine, en azından bazı protein dizi karşılaştırmaları saat-benzeri bir biçimde mutlak zamana bağlı olarak değişime uğradıkları—karşılaştırılmış olunan türlerin nesil zamanlarındaki farklılıklardan bağımsız oldukları—gözlenmektedir.

Yaklaşık nötral model, bazı durumlarda, dizi değişim hızının neden nesil süresi yerine, mutlak zaman ile korelasyon içinde olduğunu açıklamaktadır.

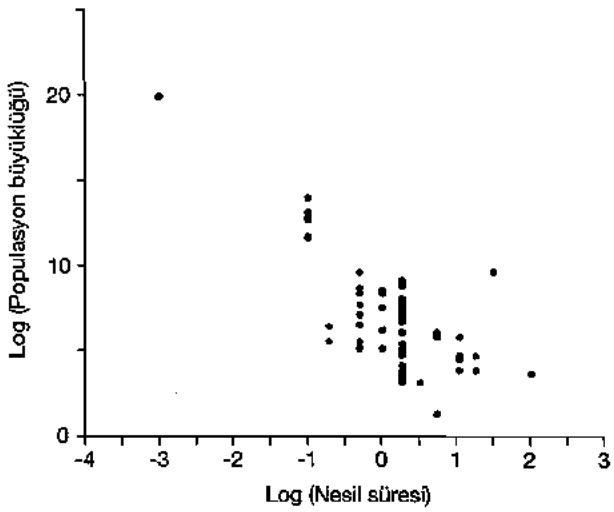
Bu gözlemi açıklamak için, Tomoko Ohta ve Motoo Kimura (1971; Ohta 1972, 1977) sürükleme ve seçilimin, mutasyonların kesin olarak nötr olmaları yerine, az zararlı olanları nasıl etkileyeceğini açıklayan matematiksel modeller geliştirmişlerdir. Ohta'nın çalışması, $s \leq 1/2\ (2N_e)$ olduğu zaman, burada s Bölüm 5'te tanıtılan seçilim katsayısı ve N_e ise efektif populasyon büyüklüğüdür (üreyebilen erginlerin sayısı anlamında), mutasyonların efektif olarak nötr—seçilim yerine sürüklenme yoluyla sabitlendikleri veya ayıklandıkları anlamında—olduklarını göstermiştir.

Bu yaklaşık nötral model, moleküler saatin mutlak zamana bağlı oluş gözlemlerini nasıl açıklar? Lin Chao ve David Carr (1993)'ın gösterdiği gibi, bir türdeki ortalama populasyon büyüklüğü ve nesil zamanı arasında güçlü bir negatif korelasyon vardır. Kısa nesil zamanına sahip türler büyük populasyonlara sahip olma eğilimindedir; uzun nesil zamanına sahip türler ise küçük populasyonlara sahip olma eğilimi gösterirler (Şekil 18.1a). Bu sonuç, Ohta'nın modelinin populasyon büyüklüğü küçük olan organizmalarda sürüklenmenin, mutasyonların büyük bir yüzdesini sabitlediğini ileri sürmesi nedeniyle önemlidir. Bu küçük populasyonlardaki yaklaşık nötr mutasyonların sabitlenmesi nedeniyle evrimsel hızda bir artış, kısa nesil zamanına sahip türlerindeki yüksek mutasyon oranının, uzun nesil zamanına sahip türlerce dengelenmesi ve moleküler saat oluşumu ile sonuçlanır (Şekil 18.1b). Bu bakış açısı ile uyumlu çok sayıda çalışma, farklı nesil zamanına sahip memeli soy hatları arasındaki değiştirici baz değişimleri hızlarında nispeten küçük farklılıklar olduğunu göstermiştir (bkz. Li ve Tanimura 1987; Li vd. 1987). Nötral teori tarafından öngörüldüğü gibi, memelilerdeki suskun baz değişimleri, çok daha belirgin nesil-zaman etkileri gösterir.

Nötralist çekişme moleküler evrimin açıklanmasında seçilim ve sürüklenmenin nispi önemini hakkında bir fikir mücadelesidir.

Bununla birlikte ortaya çıkışlarından bu yana, nötr ve yaklaşık nötral teori tartışmalıdır (bkz. Berry 1996; Ohta ve Kreitman 1996). Tartışma, Kimura (1983), King ve Jukes (1969) tarafından ortaya atılan, pozitif doğal seçilim yoluyla sabitlenmiş faydalı mutasyonların sayısının, sürüklenmenin etkisi altında sıklıkları değişen mutasyonların sayısına kıyaslandığında, önemsiz olduğu iddiası üzerinde odaklanmış-

(a)



(b) Neden değiştirici baz değişimlerinin oranları uzun ve kısa nesil süreli türlerde sabittir?

Not: Mutasyonlar $s \leq \frac{1}{2N_e}$ olduğunda etkin olarak nötrdürler

Kısa nesil süresi	*Uzun nesil süresi*
• Her bir yıl başın *çok* sayıda mutasyon	• Her bir yıl başına az sayıda mutasyon
• Bir kaç mutasyon nötr (çünkü N_e büyük)	• *Çok* sayıda mutasyon nötr (çünkü N_e küçük)

Sonuç: Yaklaşık nötr mutasyonların hız ve sıklığı arasındaki farklılıklar böylece yok edilir.

Şekil 18.1 Nesil zamanı, populasyon büyüklüğü ve yaklaşık nötr mutasyonlar (a) Bu grafikte nesil zamanının logaritmasına karşı populasyon büyüklüğünün logaritması gösterilmektedir. İstatistiksel testler iki değişken arasında çok güçlü bir negatif korelasyonun olduğunu doğrulamaktadır. L. Chao ve D.E. Carr, 1993'den. The molecular clock and the relationship between population size and generation time. *Evolution* 47: 688-690, Şekil. 1. Copyright © 1993 Evolution. Evolution'ın izniyle basılmıştır. (b) Populasyon büyüklüğü ve nesil zamanındaki farklılıklar, uyum gücü açısından yaklaşık nötr olan değiştirici baz değişimlerinde, zamana bağlı saat-benzeri değişmelere yol açabilir.

tır. Bu iddia doğru mudur? Moleküler düzeyde gözlenen değişimlerden doğal seçilimin sorumlu olduğunu nasıl saptayabiliriz?

18.2 DNA Dizileri Üzerinde İşleyen Doğal Seçilimin Saptanması

Araştırmacılar, bireyler arasında homolog DNA dizilerini karşılaştırdıklarında ve gözledikleri farklılıkları açıklamayı istediklerinde rutin olarak nötral teoriyi bir sıfır hipotezi olarak kullanırlar. Nötral teori, doğal seçilim olmaksızın dizi değişim hız ve modellerini tanımlar. Eğer, gerçekte gözlenen değişimler nötral teorinin öngörülerden belirgin biçimde farklıysa ve eğer bir araştırmacı sözü edilen dizinin organizma için fonksiyonel öneme sahip olduğu önermesini savunabiliyorsa, doğal seçilimin moleküler evrime neden olduğu konusunda inandırıcı kanıtlar vardır.

Şimdi doğal seçilime bağlı moleküler evrimin saptanmasında kullanılmakta olan birkaç stratejiyi inceleyeceğiz. Değiştirici baz değişimi çalışmaları ile başlayacağız ve daha sonra birçok suskun bölge baz değişiminin de seçilim altında olduğuna kanıtlar sunacağız.

Değiştirici Baz Değişimi Üzerine Pozitif Seçilim

Memeli hücreleri bir bakteri veya virüs tarafından enfekte edildiğinde, buna hücre yüzeylerinde bakteri veya virüs protein parçalarını sergileyerek tepki verirler. Bağışıklık sistemi hücreleri de enfekte edilmiş hücreleri öldürürler (bu hücre içerisindeki bakteri ve virüsün çoğalmasını durdurur ve enfeksiyon oranını yavaşlatır). Bakteri veya virüs proteinlerini sergileyen membran proteinleri, majör doku-uyumluluk kompleksi (major histocompatibility complex) veya MHC olarak bilinen bir grup

gen tarafından kodlanır. Bir MHC proteininin, yabancı peptite bağlanan kısmı antijen tanıyıcı bölge (ATB) olarak adlandırılır. Austin Hughes ve Masatoshi Nei (1988) insan ve farelerdeki MHC'nin ATB lokuslarında dizi değişimlerini çalışarak, nötral teoriyi sınamaya giriştiler.

Hughes ve Nei'nin spesifik amacı, ATB içerisinde meydana gelmiş baz değişim sayılarını suskun bölgeye karşı değiştirici bölgede karşılaştırmaktı. Nötral teoriye göre, suskun bölge baz değişimleri, değiştirici baz değiştirmelerinden daima çok daha yaygın olmalıdır. Bu öngörü, çok sayıda değiştirici baz değişimlerin zararlı olduğu ve böylece negatif seçilim yoluyla ayıklandığı önermesinden çıkarılır. Daha kesin olarak, suskun bölge baz değişimleri oranı yaklaşık olarak v'ye eşit olmalı ve kodlayıcı bir dizide muhtemel en yüksek moleküler evrim oranını temsil etmelidir. Tablo 18.1 de sergilenen veriler, bu modelle tutarlıdır. Fakat, fare ve insanlardaki MHC genlerinin ATB'si için doğru mudur?

Yanıt hayırdır. Hughes ve Nei, 12 farklı insanın MHC kompleksinden alelleri karşılaştırdığında ve değiştirici bölgeye karşı, suskun bölgede gözlenmiş olan farklılık sayısını hesap ettiğinde, suskun bölge değişimlerinden önemli ölçüde daha fazla değiştirici bölge değişimleri saptamışlardır. Farklılık çok büyük olmamakla birlikte, fare MHC genlerinin ATB'sinde de aynı model açığa çıkmıştır. Bu model sadece eğer değiştirici değişimle seçici olarak avantajlıysalar açığa çıkabilmektedir. Buradaki mantık, pozitif seçilimin neden olduğu değiştirici değişimlerinin, populasyon içerisinde yayılmasının, şans yoluyla yayılabilen nötr alellerden çok daha hızlı olduğudur.

Bununla birlikte, Hughes ve Nei'nin bu modeli yalnızca ATB'de saptadığını hatırlatmak önemlidir. MHC içerisindeki diğer ekzonlarda ya değiştirici değişimlerden daha fazla suskun değişim gözlenmiş ya da hiçbir fark gözlenmemiştir. Öyle ise, ATB dışındaki diğer bölgeler için, dizi değişiminin sürüklenme yoluyla olduğunu ileri süren sıfır hipotezini çürütememişlerdir.

Tür İçi ve Türler Arasında Suskun ve Değiştirici Baz Değişimlerinin Karşılaştırılması

Hughes ve Nei'in çalışması, nötr baz değişimlerinin baskın olmadığı gen bölgeleri için açık bir örnek oluşturmaktadır. Bu çalışmadan sonra, değiştirici baz değişimlerinin, suskun baz değişimlerinden sayıca oldukça fazla olduğu birçok diğer lokus saptanmıştır.

Hughes ve Nei kriteri, pozitif seçilimi belirlemek için kullanışlı olsa bile, Paul Sharp (1997) bunun aşırı derecede tutucu olduğunu belirtmektedir. Değiştirici baz değişimleri, sadece pozitif seçilim çok güçlü olduğunda suskun baz değişimlerinden sayıca fazla olacaktır. Örneğin fare ve sıçanlarda karşılaştırılan 363 homolog lokusun sadece birinde değiştirici değişimlerin sayısı suskun değişimlerin sayısından fazladır. Fakat, Sharp'ın işaret ettiği gibi (1997: 111); "Eğer bu genlerden sadece birisi, iki türün farklılaşması süresince uyumsal değişimler geçirmişse, bu oldukça şaşırtıcı olacaktır". Doğal seçilimi saptamak için çok daha duyarlı metotlar var mıdır?

John McDonald ve Martin Kreitman (1991) doğal seçilimi saptamak için, kullanımı her geçen gün artan bir test geliştirmişlerdir. McDonald-Kreitman veya MK testi nötral teorinin öngörüsü olan ve suskun baz değişimlerinin, değiştirici baz değişimlerinden çok daha hızlı meydana geldiğini varsayan, önemli bir önermenin doğal sonucuna dayanmaktadır. Nötral teoriye göre, herhangi belli bir lokusta, değiştirici baz değişimi ile suskun baz değişimleri oranı zaman boyunca sabit olmalıdır. Bu önermeye dayanarak, McDonald ve Kreitman, türler arasında değiştirici bölge ile suskun bölge baz değişimleri oranının, tür içi karşılaştırmalarda gözlenmiş oran kadar olması gerektiğini öngörmüşlerdir.

Diziler doğal seçilim yoluyla değiştiği zaman bunu saptamak için uygun birkaç farklı teknik mevcuttur.

Tablo 18.2 Değiştirici baz değişimleri üzerinde pozitif seçilimi doğrulayan çalışmalar

Bu liste hiçbir biçimde tam olmamakla birlikte, genel bir noktanın altını çizmektedir: Pozitif seçilimin özellikle döllenme, hastalıklara karşı direnç ve beslenmede görev alan proteinleri kodlayan genler üzerine olduğunu gösteren güçlü kanıtlar vardır.

Gen	Tür	Gerekçe	Kaynak
Lizin proteini ve reseptörü	Kabuklu deniz canlısı	Sperm üzerindeki türe -özgü yumurta-tanıyıcı protein üzerinde güçlü seçilim	Swanson, W.J. and V.D. Vacquier. 1998. *Science* 281: 710–712.
Bindin proteini	Deniz kestanesi	Sperm üzerindeki türe -özgü yumurta-tanıyıcı protein üzerine güçlü seçilim	Metz, E.C. and S. R. Palumbi. 1996. *Molecular Biology and Evolution* 13: 397–406.
Kendi ile uyuşmazlık lokusları	Domates familyası bitkileri	Kendini-döllenmeyi engelleyen proteinler arasında farklılışmalar için güçlü seçilim	Clark, A.G. and T.-H. Kao. 1991. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88: 9823–9827.
Eozinofil katyonik protein	Primatlar	Hastalık direncinde gerek olan sonradan duplike edilmiş bir gen üzerinde güçlü seçilim	Zhang, J., H.F. Rosenberg, and M. Nei. 1998. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 3708–3713.
MHC Sınıf II	İnsanlar	Antijen tanıyıcı proteinler arasında farklılaşmalar için güçlü seçilim	Hughes, A.L. and M. Nei. 1989. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 86: 958-962.
İmmünoglobinler	İnsanlar	Antikor proteinleri için kodlayıcı olan lokuslar arasında farklılaşmalar için güçlü seçilim	Tanaka, T. and M. Nei. 1989. *Molecular Biology and Evolution* 6: 447–459.
Lizozim	Maymun türü	Yaprakla beslenen bir maymunda sindirim enzimleri üzerinde güçlü seçilim	Messier, W. and C.-B. Smith. 1997. *Nature* 385: 151–154.

birlikte ikinci önermeden, kodon eğilimi, beraberinde götürme ve arkaplan seçilimi olarak bilinen fenomenler üzerine veriler dikkate alınarak vazgeçilmesi gerekti. Amino asit dizisini değiştiremeyen mutasyonlar doğal seçilim tarafından nasıl etkilenmektedirler?

Kodon Eğilimi (Codon Bias)

Yirmi amino asitin çoğu birden fazla kodon tarafından kodlanmaktadır. Dejenere kodonlar arasında değişimin, proteinlerin amino asit dizilerinde değişime neden olmadığını vurgulamış ve suskun-bölge değişimlerinin uyum gücü yönünden nötr olduğunu belirtmiştik. Eğer bu tam olarak doğru ise, kodon kullanımının rastgele olacağını ve eş anlamlı kodon setindeki her bir kodonun belli bir organizmanın genomunda eşit sayıda bulunacağını bekleyebileceğiz. Fakat ilk dizileme çalışmaları, kodon kullanımının büyük ölçüde rastgele olmadığını doğrulamıştır (Tablo 18.3). Bu fenomen **kodon eğilimi (codon bias)** olarak bilinmektedir.

Kodon eğilimi çalışmalarından birkaç önemli model meydana çıkmıştır. Bugüne kadar çalışılan her organizmada, kodon eğiliminin sıklıkla ifade edilen genlerde en güçlü—ribozomlarda bulunan proteinler için olanlar gibi—ve nadiren ifade edilen genlerde ise zayıf ya da olmadığı görülmüştür. Buna ek olarak, sıklıkla kullanılan kodonlar seti ile hücredeki tRNA'nın en bol bulunan türleri arasında güçlü bir korelasyon vardır (Şekil 18.2).

Bu gözlemleri açıklamak için önde gelen hipotez, translasyon etkinliği için doğal seçilimdir (Sharp ve Li 1986; Sharp vd. 1988; Akashi 1994). Buradaki mantık ile kast edilen, eğer sıklıkla ifade edilen gende bir "suskun" baz değişimi tRNA'lar havuzunda nadir rastlanılan bir kodon ortaya çıkarırsa, bu mutasyon aleyhte seçilmiş olacaktır. Seçici ajan translasyonun hızı ve titizliğidir. Hız ve titizlik, özellikle belli genler tarafından kodlanan proteinler devamlı olarak hızlı biçimde yapılıyorlarsa, genlerinin sürekli olarak transkribe edilmesi gerektiği için önemlidir. Öyle ise, sık-

Tablo 18.3 Kodon eğilimi

Bu tabloda üç farklı tür olan *E.coli* bakterisi, hamur mayası (*Saccharomyces cerevisiae*) ve meyvesineği sineği (*Drosophila melanogaster*) genlerinde bulunan kodonların oransal frekansları rapor edilmektedir. Eğer her bir kodon her bir genomda eşit biçimde kullanılmışsa, oransal frekans tümünde 1 olacaktır. 1,00 değerinden sapmalar kodon esnekliğini gösterecektir. Listelenmiş olan amino asitler lösin, valin, izolösin, fenilalanin ve methionindir. Büyük ölçüde transkribe edilmiş olan genlere karşı nadiren transkribe edilmiş olan genlerden verileri "yüksek" ve "düşük" ayırır. Burada rapor edilen her durumda, kodon esnekliğinin büyük ölçüde ifade edilmiş olan genlerde aşırı olduğu bulunmuştur.

		Escherichia coli		*Saccharomyces cerevisiae*		*Drosophila melanogaster*	
Amino asit	**Kodon**	**Yüksek**	**Düşük**	**Yüksek**	**Düşük**	**Yüksek**	**Düşük**
Lösin	UUA	0,06	1,24	0,49	1,49	0,03	0,62
	UUG	0,07	0,87	5,34	1,48	0,69	1,05
	CUU	0,13	0,72	0,02	0,73	0,25	0,80
	CUC	0,17	0,65	0,00	0,51	0,72	0,90
	CUA	0,04	0,31	0,15	0,95	0,06	0,60
	CUG	5,54	2,20	0,02	0,84	4,25	2,04
Valin	GUU	2,41	1,09	2,07	1,13	0,56	0,74
	GUC	0,08	0,99	1,91	0,76	1,59	0,93
	GUA	1,12	0,63	0,00	1,18	0,06	0,53
	GUG	0,40	1,29	0,02	0,93	1,79	1,80
İzolösin	AUU	0,48	1,38	1,26	1,29	0,74	1,27
	AUC	2,51	1,12	1,74	0,66	2,26	0,95
	AUA	0,01	0,50	0,00	1,05	0,00	0,78
Fenilalanin	UUU	0,34	1,33	0,19	1,38	0,12	0,86
	UUC	1,66	0,67	1,81	0,62	1,88	1,14
Methionin	AUG	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

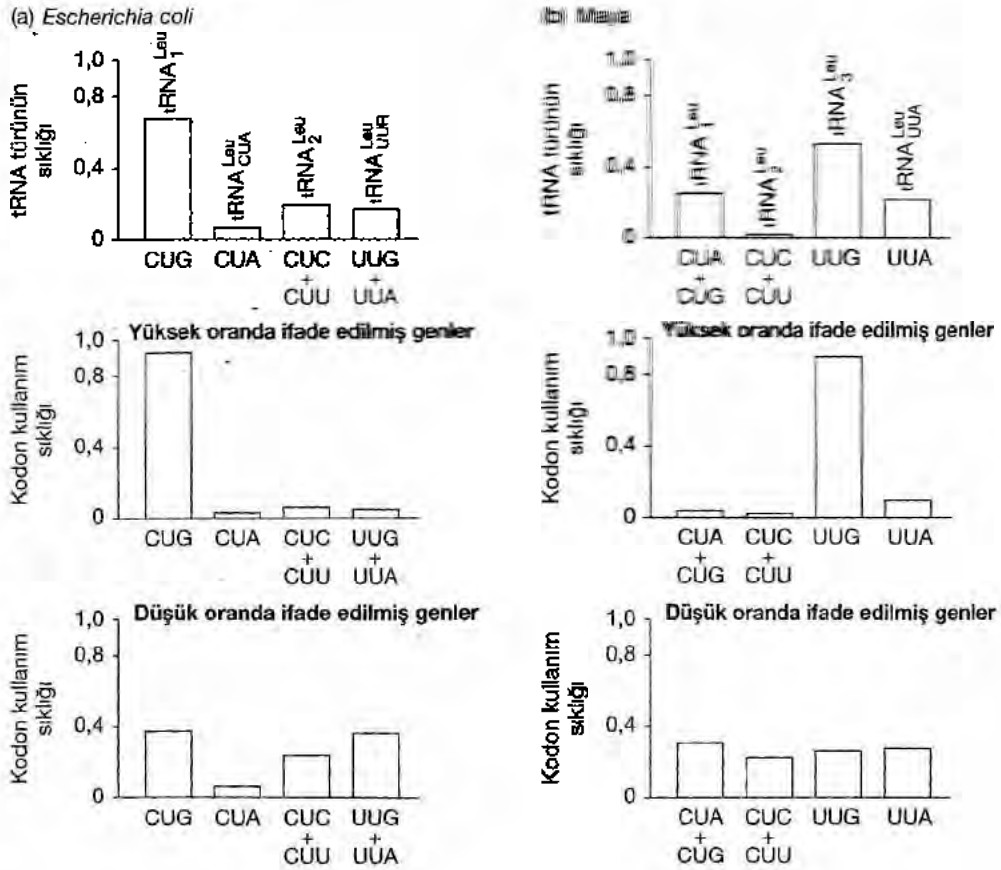
Kaynak: Sharp vd. (1988).

lıkla ifade edilen genlerde en güçlü kodon eğilimi gözlemek, anlaşılabilir bir durumdur.

Belirli sinonim baz değişimlerine karşı seçilim, negatif seçilimin bir formunu temsil eder; moleküler evrim hızını yavaşlatır. Sonuç olarak, kodon eğilimi suskun değişimlerin, yalancı-genlerdeki yer değişimleri kadar hızlı birikmediği gözlemlerini açıklayabilir. Burada verilmek istenilen genel mesaj, kodon eğiliminin görüldüğü genomlarda, doğal seçilim açısından tüm dejenere yer değişimlerinin "suskun" olmadığıdır.

Beraberinde Götürme (Hitchiking) ve Arka Plan (Background) Seçilimi

Suskun bölgelerde değişimin hız ve modelini etkileyen diğer bir fenomen **beraberinde götürme (hitchiking)** veya **seçici süpürme (selective sweep)** olarak bilinmektedir. Beraberinde götürme, belirli bir amino asit yer değişimi üzerine çok güçlü bir pozitif seçilim olduğunda meydana gelebilmektedir. Avantajlı bir mutasyon sıklığı artırırken, nötr ya da avantajlı bölgeyle oldukça yakın bağlantılı az zararlı mutasyonlar da, avantajlı lokuslarla birlikte sıklığını artıracaktır. Bu bağlantılı mutasyonlar seçilim yoluyla süpürülmekte ve gerçekte sabitlenmeye "beraberinde gö-



Şekil 18.2 Kodon eğilimi tRNA türlerinin göreli sıklığı ile korelasyon gösterir (a) ve (b)'nin üst kısımda yer alan her iki çubuk grafik *E. coli* (a) ve *Saccharomyces cerevisiae* (b) maya hücresinde lösin taşıyan dört farklı tRNA türünün sıklığını göstermektedir. Orta ve alt kısımda yer alan çubuk grafikler ise aynı organizmalarda, her bir tRNA türüne karşılık gelen mRNA kodonlarının frekanslarıdır. mRNA kodonları, yüksek oranda transkribe edilmiş olanlar (orta grafik) ve nadiren transkribe edilmiş olanlar (alt grafik) olmak üzere iki farklı gen sınıfında ölçülmüştür. Veriler kodon kullanımının, yüksek oranda ifade olunan genlerde, tRNA mevcudiyetiyle güçlü korelasyon gösterdiğini, nadiren ifade olunan genlerde ise hiç gerçekleşmediğini göstermektedir. Li ve Graur (1991)'den. Copyright © 1991 Sinauer Associates, Inc. Sinauer Associates, Inc.'in izniyle basılmıştır.

türmektedir". Unutulmamalı ki, bu süreç yalnızca beraberinde götüren bölge ve seçilim etkisi altındaki bölge arasındaki bağlantıyı kıracak olan rekombinasyon başarısız olduğunda oluşmaktadır.

Belki de beraberinde götürmenin bugüne kadar keşfedilmiş olan en iyi örneği, meyve sineklerinin dördüncü kromozomları üzerinde bulunanıdır. *Drosophila* dördüncü kromozomu, tüm kromozom boyunca hiç rekombinasyon oluşmadığından dikkate değerdir. Sonuç olarak, tüm kromozom bir bağlantı grubunu temsil etmekte ve tek bir gen gibi kalıtılmaktadır.

Andrew Berry ve meslektaşları (1991) 10 adet *Drosophila melanogaster* ve 9 adet *D. simulans*'da, dördüncü kromozomun 1,1–kb'lik bölgesinin dizisini elde etmişlerdir. Bu kromozom bölgesi sinek embriyosunda ifade edilen *cubitis interruptus Dominant (ciD)* olarak adlandırılan bir genin intron ve ekzonlarını içermektedir. Berry vd., dizi verilerinde olağanüstü bir model saptamışlardır: Çalışılan *D. melanogaster* bireyleri arasında hiçbir farklılık gözlenmemişti. Çalışılan 10 bireyde 1,1–kb'lik tüm dizi özdeş bulunmuştu. Bundan başka, çalışmada *D. simulanslar* arasında yalnızca bir baz farklılığı gözlendi. Bunun anlamı, bu bölgede hemen hemen hiç polimorfizm (tür içinde varyasyon) olmadığıydı. Buna karşın, iki tür arasında aynı diziler karşılaştırıldığında, toplam 54 baz değişimi saptanmıştır. Buradaki anahtar bir gözlem, incelenmiş olan aynı bireylerin diğer kromozomları üzerindeki genlerin, normal miktarda polimorfizm göstermiş olmasıdır. Bu son veri bir kontrol olarak kullanılıp, *ciD*'nin kendisi ve civarı lokuslarda gözlenmiş olan varyasyon yokluğunun, alışılmadık bireylerin örneklenmesi hatasından kaynaklanmadığını doğrulamaktadır. Daha ziyade, bu sineklerdeki dördüncü kromozom hakkında ilginç olmadığımız bir şeyler vardır.

Berry vd., seçici süpürmenin bu iki türün her birinde, dördüncü kromozom üzerindeki varyasyonların tümünü veya çoğunu yakın zamanda ayıkladığını ileri sürmektedir. Bunların argümanı, dördüncü kromozomun herhangi bir yerinde açığa çıkacak faydalı bir mutasyon artarak sabitlenmeye giderken, bütün tür-içi polimorfizmi ayıklayacağı biçimindedir. *D. simulans* örneğinde gözlenen bir baz değişimindeki gibi, yeni varyantlar yalnızca mutasyon yoluyla ortaya çıkacaktır.

Bu yoldan, seçici süpürme genomda bir "ayak izi" bırakır: bağlantı grupları içerisinde polimorfizm olmayışı ilginçliği. Benzer izler, rekombinasyon sıklığının düşük olduğu insan Y kromozomunun ZFY lokusu dahil, (Dorit vd. 1995), *D. melanogaster* ve diğer meyve sineklerindeki çeşitli lokuslarda (örneğin, bkz. Nurminsky vd. 1998) saptanmıştır.

Azaltılmış polimorfizmin tüm bu bölgelerini beraberinde götürme mi üretmiştir? Olası yanıt hayırdır. Arkaplan seçilimi olarak adlandırılan diğer bir süreç, benzer bir model oluşturabilir (Charlesworth vd. 1993). Arkaplan seçilimi avantajlı mutasyonlar için olan pozitif seçilimden daha ziyade, zararlı mutasyonlara karşı oluşan negatif seçilim sonucunda oluşmaktadır. Beraberinde götürmedeki gibi, rekombinasyonun az olduğu bölgelerde oluşur. Buradaki düşünce, zararlı mutasyonlara karşı oluşan seçilim, yakından bağlantılı nötr yer değiştirmelerini ayıklar ve azaltılmış bir polimorfizm düzeyi üretir.

Arkaplan seçilimi ve beraberinde götürme aynı modele yol açan karşıt süreçlerdir.

Her ne kadar beraberinde götürme ve arkaplan seçilimi olarak adlandırılan süreçler tam olarak ayırt edilemeseler de, en azından bazı durumlarda etkileri ayırt edilebilir. Bir populasyon içerisinde, bazen avantajlı bir mutasyon hızla süpürülürken, beraberinde götürme polimofizmde çarpıcı bir azalmaya yol açar. Arkaplan seçilimi ise, populasyondaki bireyleri sık rastlanılan zararlı mutasyonlar tarafından ayıklanırken, polimofizmde yavaş ve kararlı bir düşüşe neden olur. Günümüzde fikir birliği, bağlantı bölgelerdeki azaltılmış polimorfizmin en çarpıcı örneklerinden beraberinde götürme sorumlu tutulurken—örneğin, dizi varyasyonlarının tümden ayıklandığı yerlerde—arkaplan seçilimi bu kadar aşırı olmayan durumlardan sorumlu tutulmaktadır.

18.3 Hareketli Elementler

Moleküler evrim dalı protein ve DNA dizilerinde değişimin hız ve modelleri hakkında yapılan gözlemlerle başlamıştır. Bu verilerdeki mesaj—moleküler düzeyde gözlenmiş olan evrimsel değişmenin çoğunun pozitif doğal seçilim yoluyla değil, sürüklenme tarafından oluşturulması—çoğu biyolog için şaşırtıcıydı. Ökaryotik genomun doğası üzerine ilk veri setleri, eşit derecede şaşırtıcı sonuçlar doğurmuştu: Genomlar, proteinler için kodlayıcı olan dizilerin basit koleksiyonları değildi. Bunun yerine dizi tiplerinin zorlu bir hikayesini içermektedirler. Örneğin insanlarda, DNA'nın yalnızca küçük bir kısmı proteinler, rRNA'lar veya tRNA'lar için olan kodonlardır. İnsan genomunda, diğer çok sayıda ökaryot genomunki gibi, hücre tarafından kullanılan ürünleri kodlamayan, parazit diziler baskındır.

İlk gözlemler böyle bir sonuca işaret etmiş ve genomların nasıl evrimleştiği üzerine araştırmalar başlatmıştır. Bu gözlemlerden birisi C-değeri paradoksudur. Tablo 18.4'deki veriler, ökaryotlarda bir hücrede bulunan DNA'nın toplam miktarının (ayrıca C-değeri olarak bilinmektedir), organizmanın morfolojik karmaşıklık derecesi veya filogenetik yeri ile uyumlu olmadığını göstermektedir. Bu bulgular, ökaryotlarda hücre açısından bakıldığında, DNA'nın bir kısmı veya çoğunun fonksiyonsuz olduğunu önermektedir. İkinci bir önemli gözlem ise, Barbara McClintock'un keşfettiği hareketli genetik elementler veya "sıçrayan genlerdi". Mısır bitkisinde to-

Tablo 18.4 Ökaryotların *C* Değerleri

Bir haploit genomdaki total DNA miktarı C değeri olarak belirtilmektedir. Genom büyüklüğü taksonomik gruplar içinde ve arasında aşırı derecede [illegible] göstermektedir. Örneğin, çiçekli bitkilerde, haploit genom 50 000'den 125 milyar bine [illegible] arasında, 2 500 kata varan bir dağılım gösterir.

Tür	C değeri (bp)
Navicola pelliculosa (diyatom)	35 000
Drosophila melanogaster (meyve sineği)	180 000
Paramecium aurelia (siliat)	190 000
Gallus domesticus (tavuk)	1 200 000
Erysiphe cichoracearum (mantar)	1 500 000
Cyprinus carpio (sazan)	1 700 000
Lampreta planeri (dere dokuz gözlüsü)	1 900 000
Boa constrictor (boğa yılanı)	2 100 000
Parascaris equorum (yuvarlak kurtlar)	2 500 000
Carcarias obscurus (köpek balığı)	2 700 000
Ratus norvegicus (sıçan)	2 900 000
Xenopus laevis (kara kurbağası)	3 100 000
Homo sapiens (insan)	3 400 000
Nicotiana tabaccum (tütün)	3 800 000
Paramecium caudatum (siliat)	8 600 000
Schistocerca gregaria (çekirge)	9 300 000
Allium cepa (soğan)	18 000 000
Coscinodiscus asteromphalus (diyatom)	25 000 000
Lilium formosanum (lale)	36 000 000
Pinus resinosa (çam)	68 000 000
Amphiuma means (semender)	84 000 000
Protopterus aethiopicus (akciğerli balık)	140 000 000
Ophioglossum petiolatum (eğrelti)	160 000 000
Amoeba proteus (amip)	290 000 000
Amoeba dubia (amip)	670 000 000

Kaynak: Li ve Graur (1991).

hum renginin çalışıldığı günlerde McClintock, genom içerisinde yeni alanlara hareket ederek yeni renk desenleri üreten lokusları saptamıştır.

Daha sonraları dizileme çalışmaları ile, C-değeri paradoksundan sorumlu tutulan "ekstra" DNA'nın çoğunun bu hareketli genetik elementlerden oluştuğu ortaya çıkarılmıştır. Genomların nasıl evrimleştiğine bu lokuslar hakkında bir takım sorular ile başlıyoruz: Hareketli elementler nelerdir? Nereden gelmektedirler? Konuk edildikleri genomları üzerinde ne tür etkiye sahiptirler?

Hareketli Elementler Genom Parazitleridir

Tartışmanın sonucunun göstereceği gibi, "hareketli elementler" gerçekten de çeşitli özellik setlerine sahip genler için şemsiye bir terimdir. Hareketli elementlerin büyük çoğunluğu sadece taşınma için gerekli dizileri içermektedir. Tamamı genom

içerisinde bir bölgeden, diğerine hareket etme yeteneğine sahiptir ve çoğu taşındıklarında arkasında kendisine ait bir kopya bırakır. Bu yoldan, taşınma olayları, konak genomda hareketli elementlerin sayısında bir artışa yol açmaktadır.

Eğer hareketli element genomda yeni bir alana yerleştiğinde, önemli bir kodlayıcı diziyi bozar ise, zararlı "nakavt" mutasyon ortaya çıkar. Örneğin, insanda taşınma olayları tümör oluşumları ve hemofili vakaları ile sonuçlanır (bkz. Hutchison vd. 1989). Hareketli element DNA'nın sadece kütlesi bile, konak genomu için zararlı sonuçlara yol açabilir. Parazit DNA tarafından yükü ağırlaştırılan bir genom, çoğalmak için ihtiyaç duyduğu zaman, enerji ve kaynaklar nedeniyle özellikle küçük yapılı, hızlı bölünen organizmalarda büyüme oranı üzerine sınırlayıcı bir etkiye sahiptir. Kodlayıcı dizileri bozmaları ve hücreye ek bir enerji yükü getirmelerinden dolayı hareketli elementler, en doğru biçimde genom parazitleri olarak nitelendirilirler. Bugüne kadar yapılmış çalışmalar bunların her organizmada yer aldığını göstermektedir.

Bireyin uyum gücünü artırmak amacıyla işbirliği içerisinde olmak yerine, bazı lokuslar parazittirler.

Bunların başarısındaki anahtar unsur nedir? Bu sorunun yanıtı, hareketli elementler, konaklarının uyum gücünü biraz azaltsalar bile, bir populasyonda iki yoldan artabilirler. Küçük populasyonlarda sürüklenme nedeniyle sabitlenebilirler veya taşınma olayları birçok gamette mevcut parazit lokusun birden fazla kopya oluşturmasıyla sonuçlandığı için artarlar. Bu ikinci noktayı çok daha iyi kavramak için, diyelim ki, eğer bir taşınma olayı konağın hayatta kalma süresini ve üreme kapasitesini birazcık azaltıyorsa, gen havuzundaki hareketli elementin fazladan kopyaları zarar hesabı yapabilmekte ve parazitin populasyon içerisinde yayılmasıyla sonuçlanabilmektedir. Brain Charlesworth ve Charles Langley (1989) tarafından geliştirilen modele göre, çok etkin biçimde kendini çoğaltan ve konak genomuna en az uyum gücü bedeli ödeten hareketli elementler, doğal seçilim tarafından tercih edilmekte olup yayılma eğilimindedirler.

Hareketli elementleri anlamak için diğer bir anahtar, bunların cinsiyet bağlı başarılarını anlamaktır (Hickey 1992). Ökaryotlarda, soydışı eşleşmeler haploit genomların karışımı ile sonuçlanır. Bu, hareketli elementlere taşınmak için yeni hedefler sunar ve bunların bir populasyon içerisinde yayılmalarına olanak sağlar. Prokaryotlar ve gen transferinin tek yönlü ve çoğu üremenin kaynaşma yoluyla gerçekleştirildiği diğer gruplarda, ana kromozomdaki hareketli elementler seçilim veya sürüklenme yoluyla ayıklanma eğilimindedirler. Sonuç olarak, bakteri ve archaea grubunda bulunan hareketli elementler, plazmid olarak adlandırılan halkasal ekstra-kromozomal elementler üzerinde yerleşmeye yönelmişlerdir.

Hareketli genetik elementler bir RNA veya DNA ara dizisi yoluyla hareket etmelerine bağlı olarak iki büyük sınıf altında toplanırlar. Bu Sınıf I ve Sınıf II elementleri büyüklüklerindeki muazzam bir düzen, kopya sayısı ve yapısal olarak benzer aileler olmaları esas alınarak seçilmişlerdir. Hareketli genetik elementler üzerine bilgiler oldukça fazladır ve her geçen gün hızla artmaktadır (Voytas 1996). Biz burada bu bilginin sadece omurgasına dokunmakla birlikte, hareketli elementlerin temel tiplerinin birkaçını anlamak önemlidir. Çok az sayıda olsa da, yaşam tarihinde çok başarılı genlerin bazılarını ortaya çıkarmışlardır.

Sınıf I Elementler

Retrotranspozonlar olarak da adlandırılan Sınıf I elementler, reverz transkripsiyon olaylarının ürünleridir. Taşınmanın moleküler mekanizması tam olarak bilinmemekle birlikte, Sınıf I elementlerin hareketlerinin bir ribonükleik asit (RNA) aracılığıyla olduğunu bilmekteyiz. Taşınma olayı ayrıca kopyalayıcı olması, olay sonrasında dizinin orijinal kopyasının bütün kalması demektir. Serpiştirilmiş uzun elementler (LINE'ler) reverz transkriptaz için kodlayıcı diziler içeren ve kendi ta-

Bir RNA aracı yoluyla yayılan hareketli elementler yeni bir alana yerleşmeden önce, reverz transkriptaz tarafından reverz transkripsiyon geçirmiş olmalıdırlar.

şınmalarını katalizledikleri düşünülen retrotranspozonlardır. Memelilerde, LINE'ler tipik olarak 6-7 kb uzunluğundadır (Hutchison vd. 1989; Wichman vd. 1992). Tam olarak dizisi çıkarılmış ilk insan kromozomu olan 22 numaralı kromozom, 14 000'nin üzerinde LINE içermektedir. Bu elementler bu kromozom üzerindeki toplam DNA'nın %13'ünden fazlasını temsil etmektedir (Dunham vd. 1999).

Retrotranspozonların bir diğer önemli kategorisi, uzun terminal tekrarların varlığı yoluyla (UTT'ler) ayırt edilenlerdir. UTT'ler, retroviral genomların tanıma işaretlerinden biridir. Retrovirüsler bir enfeksiyonu başlatabilmek için kendilerini bir konak DNA'ya soktuklarında, UTT'ler bu yerleşme noktasını tanırlar. Mısır bitkisinde, her bir haployit genom başına 10 ile 30 000 kopyanın bulunduğu, retrotranspozonların UTT içeren 10 farklı ailesi tanımlanmıştır (San Miguel vd. 1996). Hamur mayası, *Saccharomyces cerevisiae*'nin, tüm genom dizisi belirlenmiş olup, Ty elementleri olarak adlandırılan 52 tam UTT dizisi içeren ve normal retrotranspozonların kodlayıcı bölgelerinden yoksun 264 çıplak UTT içerdiği saptanmıştır. Bu "boş" UTT'ler taşınma izleri olarak yorumlanır, yani Ty elementleri bir şekilde genomdan çıkartıldıklarında geride bıraktıkları dizilerdir.

Retrotranspozonlar ve retrovirüsler belki de çok yakın akrabadırlar.

Retrotranspozonlar nereden gelmektedir? Bir hipotez, LINE'ler ve UTT içeren retrotranspozonların, retrovirüslerden evrimleştikleridir. Retrotranspozonlar, kapsül proteinlerini yapmak için ihtiyaç duyulan kodlayıcı dizilerini kaybetmiş retrovirüslere benzemektedirler. Bu hipotez, retrotranspozonların yeni bir evrimsel strateji benimsemiş olduklarını ileri sürer. Kendi konak hücresinde çoğalan, yeni hücreleri enfekte etmek için taşınan ve sonuçta aynı nesilin yeni konak bireylerini enfekte eden retrovirüslerin aksine, retrotranspozonlar üreme hücrelerini enfekte ederek çoğalırlar. Yatay olarak—yani aynı nesilde bir konaktan diğerine—geçmek yerine, konakların diğer nesillerine, dikey olarak geçişler yoluyla çoğalırlar. Bunların aktarılmaları tartışmalı retrovirüslerden çok daha yavaştır, fakat retrotranspozonlar bağışıklık sistemine yakalanmaktan da kurtulurlar.

Sınıf I'in ikinci bir tipi, retrodizi olarak adlandırılan diğer bir elementtir. Retrodiziler reverz transkriptaz için kodlayıcı dizi içermezler, fakat reverz transkripsiyon geçiren ve genoma yerleşen RNA aracılığıyla çoğalır. Memelilerin serpiştirilmiş kısa elementleri (SINE'ler) en iyi çalışılmış örnekler arasındadır. SINE'ler, her biri genin farklı fonksiyonlu dizi homolojisi tarafından ayırt edilen, birkaç farklı aileye ayrılmışlardır. Örneğin, primatlardaki *Alu* ailesi dizileri, transmembran proteinlerin taşınmasından sorumlu 7SL RNA genine yaklaşık % 90 oranında özdeştir; SINE'lerin diğer gen aileleri de çeşitli tRNA'lar ile homologdur. SINE'ler yaygın olarak, 500 bç uzunluğunun altında ve okunmuş bir RNA mesajının translasyonu için ihtiyaç duyulan dizisinden yoksundur. Ayrıca çok bol miktarda bulunurlar. Örneğin, 22 numaralı insan kromozomu, 20188 *Alu* elementi içerir (Dunham vd. 1999). Bu SINE'ler, bu kromozomdaki toplam DNA'nın % 16,8'ine karşılık gelmektedir.

Retrodiziler hücrede fonksiyonu olan bir RNA veya protein için kodlanma yapmazlar. Bununla birlikte fonksiyonlu genlerle çok yakın ilişkilidirler.

SINE'ler ve diğer retrodiziler nereden gelmektedirler ve kendilerini nasıl çoğaltmaktadırlar? Çoğu SINE ailesinde, lokusun yalnızca bir veya çok az orijinal kopyası aktif olarak taşınıyor gözükmekte ve geri kalanı ise yalancı genlere analog olan inaktif kopyaları temsil etmektedir (bkz. Shen vd. 1997). LINE'ler ve diğer Sınıf I elementlerde olduğu gibi, bu yer değiştirmenin mekanizması bilinmemektedir. Orijinal gen lokusu transkripsiyonun nasıl düzenlendiğini, reverz transkriptazın nereden geldiği veya oluşturulan DNA kopyası ilerleyişine nasıl yerleşildiği bilmemekteyiz. Bununla birlikte, bazı ailelerinin orijin tarihlerini saptayabiliriz. Ör-

neğin *Alu* dizileri bugüne kadar incelenmiş olan bütün primatlarda saptanmıştır, fakat kemirgenlerde açığa çıkmamaktadır. Bu gözlemler, *Alu* ailesinin, bu memeli soy hatları ayrıldıktan sonra, bir primat atanın genomuna girdiğini göstermektedir.

Sınıf II Elementler

Sınıf II hareketli elementleri bir aracı DNA yoluyla çoğalmakta ve bakterilerdeki hareketli genetik elementlerin en baskın tipini oluşturmaktadır. Taşınmaları Sınıf I elementlerinde olduğu gibi çoğalma amaçlı ya da korunma amaçlıdır. Korunmacı taşınmada, hareket süresince element çıkarılmakta ve böylece kopya sayısı artırmamaktadır.

Şimdiye kadar tanımlanmış tek Sınıf II elementleri, *Escherichia coli* bakterisinde keşfedilmiş olan insersiyon dizileri veya IS elementleridir (Tablo 18.5). İnsersiyon dizileri bir veya daha fazla kodlayıcı dizi içerdiğinde, transpozon olarak adlandırılırlar. Ana bakteri kromozomuna yerleşmiş olmaya ek olarak, transpozonlar yaygın olarak plazmidlere de yerleşirler. Plazmidler ana kromozomlardan bağımsız olarak çoğalırlar ve konjugasyon süresince bir bakteri hücresinden diğerine kolaylıkla aktarılırlar.

Bakterileri kromozomları hareketli elementlerden nispeten bağımsızdırlar. Fakat hareketli elementler çoğunlukla plazmid olarak adlandırılan ekstrakromozomal elementlerde bulunmaktadırlar.

Transpozonlar, transpozas denilen yer değiştirmeyi katalizleyen bir protein kodlarlar. Bakteriye ait transpozonlarda kodlayıcı bölge, çoğunlukla bir antibiyotiğe dirençlilik kazandıran bir protein için kodlayıcıdır (Tablo 18.6). Sonuç olarak, plazmid kaynaklı transpozonlar hastalık etkeni olan bakterilerde ilaç dirençliliğinin hızlı evrimleşmesinden sorumludurlar. Antibiyotik dirençliliği sağlayan transpozonlar, hareketli bir elementin kendi konağı için bir uyum gücü avantajın oluşturduğu şimdiye kadar karşılaştığımız ilk örneğidir.

Sınıf II hareketli elementleri ökaryotlarda da bulunmaktadır. Barbara McClintock tarafından 1950'lerde mısır bitkisinde keşfedilmiş *Ac* ve *Ds* elementleri bu gruba aittir. Bu Sınıf II dizileri bir transposaz yanında diğer proteinler için de kodlayıcıdır. *Drosophila melanogaster*'de bulunan P elementleri diğer bir örnektir. Tipik bir sinek genomu, insersiyon dizilerine benzer tekrarlar ve protein ürünleri

Tablo 18.5 *Escherichia coli* genomunda bulunan insersiyon dizileri

Burada listelenmiş olan insersiyon dizilerinden bazıları *E. Coli*'deki ekstra kromozomal genetik elementler üzerinde bulunmaktadır. Örneğin IS2 ve IS3, F (veya "fertilite") plazmidleri üzerinde bulunmaktadır. F plazmidleri bakterilerde bulunan halkasal DNA'lar olup, ya bağımsız olarak çoğalır veya ana kromozom ile bütünleşerek birlikte çoğalır. Bakteri hücrelerde F plazmidin varlığı, genetik materyalin bir hücreden diğerine konjügasyon sırasında aktarılması yeteneği kazandırmaktadır.

İnsersiyon dizisi	***E. coli*'de normal bulunuşu**
IS1	Kromozom üzerinde 5-8 kopya
IS2	Kromozom üzerinde 5; F üzerinde 1
IS3	Kromozom üzerinde 5; F üzerinde 2
IS4	Kromozom üzerinde 1 veya 2 kopya
IS5	Bilinmiyor
γ-δ (TN1000)	Kromozom üzerinde 1 veya daha fazla; F üzerinde 1
pSC101 bölmesi	Plazmid pSC101 üzerinde

Kaynak: Griffiths vd. (1993).

Tablo 18.6 Transpozonlar antibiyotik dirençliliği veren genleri taşıyabilirler

Bu liste, antibiyotik dirençlilik genlerini taşıyan plazmid kökenli transpozonların sayı ve çeşitliliğini sergilemektedir.

Transpozon	Dirençlilik sağlanan antibiyotik
Tn1	Amfisilin
Tn2	Amfisilin
Tn3	Amfisilin
Tn4	Amfisilin, streptomisin, sülfanamid
Tn5	Kanamisin
Tn6	Kanamisin
Tn7	Trimetoprim, streptomisin
Tn9	Kloramfenikol
Tn10	Tetrasiklin
Tn204	Kloramfenikol, Fusidik asit
Tn402	Trimetoprim
Tn551	Eritromisin
Tn554	Eritromisin, spektinomisin
Tn732	Gentamisin, tobromisin
Tn903	Kanamisin
Tn917	Eritromisin
Tn1721	Tetrasiklin

Kaynak: Griffiths vd. (1993)

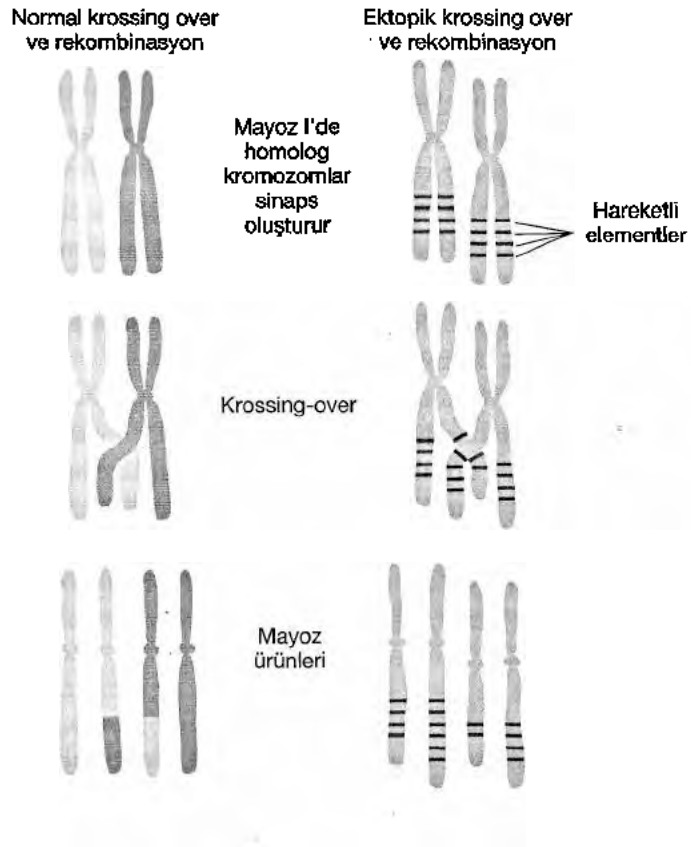
için üç kadar kodlama bölgesine sahip olan bu elementlerin 30-50 kopyasını içerir (Ajioka ve Hartl 1989).

Hareketli Elementlerin Evrimsel Etkisi

Hareketli elementler üzerine araştırmalar önemli bir mesaj içermektedir: Genomlar bireyin uyum gücüne katkı sağlayan sıkıca bağlı lokusların bir koleksiyonu değildir. Bunun yerine, kendilerini konakları zararına aktaran parazitlerce kalbura çevrilmişlerdir. Bu gerçeklik bazı önemli soruları doğurur. Konak genomları, hareketli elementlere karşı koyan mekanizmalara sahip midir? Doğal seçilim bunların yayılışını sınırlar mı? Hareketli elementlerin kendi konaklarına hiç faydası var mıdır?

Hareketli Elementler Yayılışının Sınırlanması

Hareketli bir element bir genin kodlayıcı bölgesine yerleştiği zaman, oluşan mutasyonun doğal seçilim yoluyla hızla ayıklanması gerekir. Fakat, Charlesworth ve Langley (1989), taşınma olaylarının yokluğunda da doğal seçilimin hareketli elementleri bir populasyondan eleyebileceğini ileri sürmektedir. Bunların hipotezleri, aynı kromozom üzerindeki hareketli bir elementin çoklu kopyalarının, çok sık olarak mayozda hatalara yol açacağı düşüncesine dayanır. Şekil 18.3'de görüldüğü gibi, homolog kromozomlar üzerinde farklı alanlarda yerleşik hareketli elementler arasında ektopik rekombinasyon oluşabilmektedir. (Ektopik "anormal bir alanda oluşma" anlamındadır). Oluşan kromozomların yarısı bazı lokuslardan yoksun olacak ve çok güçlü biçimde karşı seçilime uğrayacaktır. Ektopik rekombinasyonun sıklığı ve



Şekil 18.3 Ektopik rekombinasyon anormal kromozom oluşumuna yol açar Bir kromozom üzerinde hareketli elementler yaygın olduğunda, homologlar mayoz I de doğru olamayan bir şekilde düzenlenebilirler. Bu oluştuğunda ise, krossing over ve rekombinasyon yanlış yerde meydana gelir ve mayozun ürünleri anormal olur.

buna bağlı olarak seçilimin gücü, hareketli elementlerin sıklığı ile çok güçlü bir korelasyon göstermelidir.

Paul Sniegowski ve Charlesworth (1994) *Drosophila melanogaster* genomunda hareketli elementlerin dağılımını inceleyerek, ektopik rekombinasyon hipotezini sınamışlardır. Spesifik amaçları, Bölüm 4'de sunulan ters dönmüş kromozom segmentleri, yani inversiyonlar içindeki hareketli elementlerin bulunuş miktarını saptamaktı. Hatırlanacağı gibi, şayet bir kromozom inversiyon içeriyor, fakat homolog olanı içermiyorsa, inversiyon içerisinde krossing over meydana gelmez. Ters dönmüş segmentler içerisinde krossing over az rastlandığından, ektopik rekombinasyonların nadir olması beklenir. Charlesworth-Langley hipotezinin öngördüğü gibi, hareketli elementler, krossing overin normal olarak meydana geldiği homolog, ters dönmemiş kromozom segmentlerine göre inversiyonlar içerisinde çok daha yaygındır. Bu gözlemler hareketli elementlerin yayılması üzerinde ektopik rekombinasyonun bir fren işlevi gördüğü hipotezini destekler niteliktedir.

Konak genomlarının kendileri taşınmaları aktif olarak baskılayacak mekanizmalara sahip midir? Rachel Waugh O'Neill ve çalışma grubunun (1998) yakın geçmişteki çalışmalara bakılırsa yanıt evet olabilir. Bu biyologlar organizmaların genomlarını hareketli genetik elementlere karşı koyan bir yol olarak, kendi DNA'larına metil ($-CH_3$) grubu ekledikleri hipotezini savunan yaratıcı fikirlerini ortaya koyan bir çalışma yürütmüşlerdir (Bester ve Tycko 1996; Yoder vd. 1997). Hareketli elementlerin yayılışları ve DNA metilasyonu arasındaki ilişkiyi araştırmak amacıyla, Waugh O'Neill ve yardımcıları bir evcil kanguru ile bataklık kangurusu arasındaki çiftleşmeden olan hibrit döllerindeki kromozomları analiz etmişlerdir. Bilinmeyen neden-

lerden ötürü, hibrit bireyin DNA'ları hiç metillenmemiş durumdaydı. Araştırmacıların ayrıca saptadığı, bireyin birçok kromozomunda, KERV-1 olarak adlandırılan retrotranspozonun kopya sayısında tam bir artış olmasıydı (bkz. Şekil 18.4). Waugh O'Neill ve meslektaşlarına göre, bu korelasyon, metilasyonun konak DNA'sını parazit girişinden koruduğunu savunan hipotez için çok güçlü bir kanıttır.

Daha fazla çalışma metilasyonun DNA'yı parazit dizilerden koruduğunu doğrulasa bile, bir seri önemli soru ortada durmaktadır. Eğer metilasyon etkin ise, neden hareketli elementler böylesine çok miktarlarda bulunmaktadır? Neden türler arasında parazitlerin sayısı böylesine değişkendir? Neden çok sayıda elementlerin farklı tipleri genomları mesken tutmaya devam edebilmişlerdir?

Ökaryotların, parazitik dizileri ayıklamada neden çok etkili olamadıkları belirsizdir.

Özetleyecek olursak, kırk yıllık dikkatli tanımlayıcı çalışmalar, genomlarda bulunan hareketli elementlerin sayısı, dağılımı ve tiplerini anlamaya yönelik önemli detaylar ortaya koymuştur. Bu parazitlerin doğal tarihleri çok iyi bilinmektedir. Bugünlerde, konak-savunması ve ektopik rekombinasyon hipotezleri gibi yenilikler, hareketli elementler üzerinde araştırmaların yönünü değiştirmektedir. Araştırmacılar, bu elementlerin evrimsel dinamikleri hakkında oldukça detaylı sorular yöneltmeye başlamışlardır. Son deneysel çalışmalar, taşınma olaylarının konaklar için bazen çok yararlı etkilerinin olduğunu bile göstermiştir.

Hareketli Elementlerin Pozitif Etkileri

Onlarca yıl, hareketli elementlerce sağlanan tek pozitif uyum gücü örneği bakterilerdeki bazı plazmid kaynaklı transpozonlar tarafından oluşturulan antibiyotik dirençliliğiydi. John Moran ve meslektaşları (1999) tarafından yapılan son çalışma, ökaryotlarda bir uyum gücü yararı sağlayan taşınma olaylarının yaygın olarak mutasyon ile sonuçlanabildiğini göstermektedir. Bu sonuç, insanlarda bulunan LINE elementleri ile yürütülen deneysel bulgulara dayanmaktadır. Bu lokusların bir yerden diğerine nasıl hareket ettiklerini analiz etmek için, Moran ve meslektaşları LINE-1 dizilerine bir işaret genini eklemede rekombinant DNA teknikleri kullanmışlardır. Bu araştırmacılar, kültür ortamında büyüyen insan hücrelerine oluşturdukları dizileri eklemiş, parazit dizilerin kendilerini genoma yerleşmelerine izin vermiş ve genomda yeni bir yere taşınmayı başarmış olan LINE-1 elementlerinin dizi sırasını belirlemişlerdir. Birkaç durumda, belirlenen dizi verileri, hareketli elementlerin taşınma sırasında konak DNA'nın bir kısmı ile birlikte belirteç genini ta-

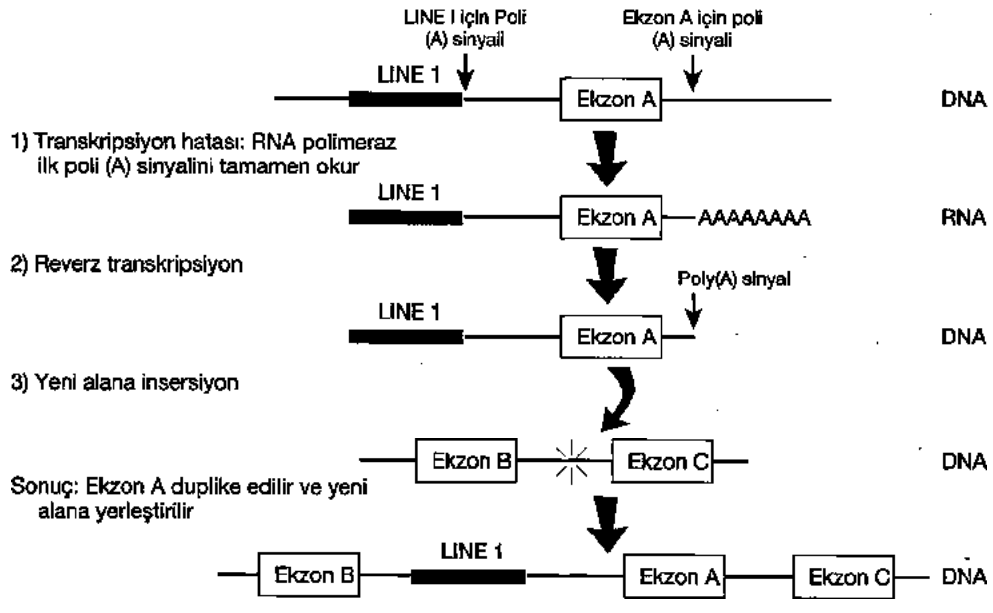


Şekil 18.4 DNA metillenmediğinde, hareketli element sayısında ani bir artış olur Bu fotoğrafı oluşturmak için Waugh O'Neil ve grubu KERV-1 hareketli elementinden sağlanan tek iplikli DNA'yı bir floresan molekülü ile işaretledikten sonra, bu işaretli DNA'nın hibrit bir kanguru bireyinin kromozomlarındaki KERV-1 dizileri ile hibrit oluşturmasına olanak tanıdılar. Resimde yer alan pembe noktalar KERV-1 elementinin bulunduğu alanları ifade etmektedir (Bu gruplaşmaların bazı kromozom sentromerlerinin yakınında yer aldığı görülmektedir). Ebeveyn kanguru türlerinde herhangi bir hibridizasyon gözlenmedi. Waugh O'Neil vd. (1998)'den.

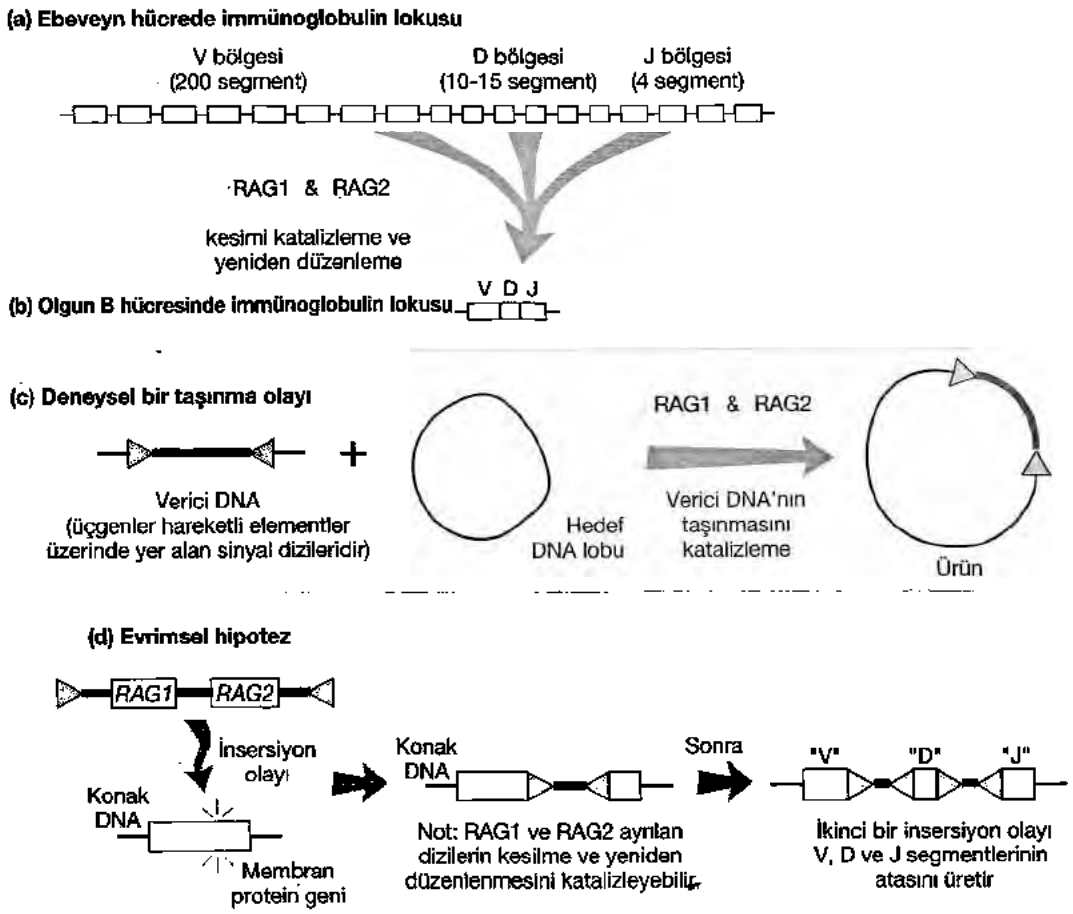
şıdığını göstermiştir. Esasında, LINE'ler konak DNA segmentlerini duplike etmiş ve onları yeni yerlere taşımıştır. Şekil 18.5 bunun nasıl gerçekleştiğini sergilemektedir. Diyagram ayrıca, eğer taşınmış konak DNA segmenti bir ekzon veya düzenleyici dizi içeriyorsa, taşınma olayının yeni bir gen oluşumuyla sonuçlandığını göstermektedir. Moran ve meslektaşları, bu tipten bir taşınma olayının genomların evrimleşmesinde çok önemli olduğunu ve Bölüm 14'de sunulan ekzon karışması olarak adlandırılan fenomen için bir mekanizma sağladığını ileri sürmektedir.

Alka Agrawal ve meslektaşları (1998) tarafından yürütülen aynı yönlü bir çalışmada, omurgalı bağışıklık sisteminin anahtar özelliğinin, bir taşınma olayından köken aldığını ileri sürmektedirler. Şekil 18.6a'da gösterildiği gibi, bağışıklık sistemi hücrelerinin yüzeyinde antijen tanıyıcı bölge olarak hizmet eden proteinler üç gen segmenti tarafından kodlanmaktadır. Bağışıklık sistemi hücreleri bir embriyoda gelişirken, meydana gelen bir reaksiyonlar serisi, kesilen ve rekombine edilen V (değişken), D (çeşitlilik) ve J (bağlanan) kısımların gen segmentlerini ortaya çıkarır (bkz. Şekil 18.6b). Bu reaksiyonlar RAG1 ve RAG2 denilen proteinler tarafından katalizlenir. Agrawal vd.'nin asıl gösterdiği, RAG1 ve RAG2'nin V, J ve D bölgeleri ile bağlantılı olmayan gen oluşumu taşınmasını bile katalizleyebildiğidir. Deneysel reaksiyonlar hücrenin dışında meydana gelmiş olup Şekil 18.6c'de gösterilmiştir. Bundan başka, reaksiyon mekanizmaları, hareketli elementlerin taşınması süresince meydana getirilen kimyasal olaylara özdeştir. Bu sonuçları anlamlı kılmak amacıyla, araştırmacılar bir transpozas oluşturan RAG proteinlerin, günümüzde mevcut hareketli elementlere homolog olduğunu önermektedirler.

Bu çalışmanın tespitleri kayda değerdir. Agrawal ve yardımcıları, bugünkü omurgalılarında gözlenilen V (J) D kesimi ve yeniden düzenlenme reaksiyonlarının, birkaç yüz milyon yıl önce hareketli bir element tarafından bir insersiyon olayı nedeniyle mümkün olabildiği hipotezini savunmaktadır. Şekil 18.6d'de ortaya konulan bu hipoteze göre, RAG1 ve RAG2 taşıyan hareketli bir element, omurgalı evriminin erken evresinde bir membran reseptör genine yerleşmiştir. Bunun sonucunda, transpozas bu oluşan reseptör gen segmentlerinin rekombinasyonunu katalizleyebilmiştir. Eğer böyle ise, evrimde daha sonra gözlenilen gen duplikasyon olayları, membran reseptör lokusunu büyütebilmiş ve bugün gözlenen geniş V, D ve J bölgelerini ortaya çıkarmıştır.



Şekil 18.5 Taşınma olayları yoluyla oluşturulan "ekzon karışması" Burada diyagram halinde sıralanan bir seri olaylara dayalı olarak, LINE elementlerinin taşınması genomda ekzon veya düzenleyici dizilerin yeni yerlere göçü ile sonuçlanabilir. Bu oluşum daha önce Bölüm 14'de tanıtılmış olan ekzon karışması olarak bilinir. Metin içerisinde Moran vd. tarafından tanımlanmış olan deney, burada resmedilen her bir basamağın gerçekte oluşabildiğini göstermektedir.



Şekil 18.6 Omurgalı immünoglobulin lokusları bir taşınma olayından mı köken almıştır? (a) İnsan embriyosu gelişirken, bağışıklık sistemi hücrelerinin öncüleri olan hücreler çok sayıda farklı V, D ve J bölgeli immünoglobulin lokusuna sahiptir. (b) Her bir bağışıklık sistemi hücresi olgunlaşırken, RAG1 ve RAG2 diğer parçaları keserek V, D ve J'yi tek bir segment olarak birleştirme ile sonuçlandıran reaksiyonları katalizler. (c) Argawal vd. tarafından yapılan deney, RAG1 ve RAG2'nin taşınma olaylarını katalizlediğini göstermiştir. (d) Burada tanıtılan evrimsel hipoteze göre, hareketli elementlerce yürütülen insersiyon olayları, immünoglobulin lokusunun temel yapısını oluşturan *RAG1* ve *RAG2* genlerini içermektedir. Gen duplikasyon olayları daha sonra bugün gözlediğimiz, çeşitli V, D ve J segmentleri üretebilir.

18.4 Organel Genomları

Kloroplast ve mitokondriler kendi DNA'sına sahiptir. Erken evre ökaryotik hücrelerin sitoplazmasında simbiyotik olarak yaşamış olan bakterilerden türemişlerdir.

Hareketli elementler üzerine çalışmalar genomun dinamik doğasını ortaya çıkarmıştır. Durağan ve kalıcı varlık olmanın çok uzağında, genomların yapısı ve kompozisyonu zaman içinde dramatik biçimde değişmektedir. Bu yargı, ökaryotik kloroplast ve mitokondrilerinde mevcut olan genomların tarihi üzerine yürütülen araştırmalarca da desteklenmektedir. Bu organeller rRNA, tRNA ve fonksiyonel proteinler için kodlayıcı DNA içermektedir. Ancak, bu genomların organizasyonu çekirdek DNA (nDNA)'dan büyük ölçüde —her iki organel, yaşam tarihinin erken evresinde, ökaryotik hücrelere yerleşmiş bakterilerden köken aldıkları için—belirgin olarak farklıdır. Bölüm 14'de gösterildiği gibi, kloroplastlar siyanobakterlerden ve mitokondriler ise α-proteobakterlerden türemişlerdir. Biz burada organel genomlarının gen içeriği ve organizasyonunu tanımlayacağız ve ayrıca bunların nasıl evrimleştiği hakkında önemli soruları gündeme getireceğiz.

Kloroplast DNA'sı

Kloroplastlarda, fotonlardan yakalanan enerji şeker sentezinin güç kaynağı olarak kullanılır. Fotosentezde kullanılan proteinlerin bir çoğu kloroplast DNA'sı (kpDNA) tarafından kodlanır. Bu, çekirdek DNA'sında bulunan histon ve diğer kromozomal proteinlerden yoksun halkasal bir çift sarmal yapıdır. Alg ve bitki hücreleri yaygın olarak çok sayıda kloroplast içerir; her bir organel normal olarak kpDNA'nın 20-80 kopyasına sahiptir.

Günümüzde birkaç kpDNA'nın tam dizileri belirlenmiştir (bkz. Wolfe vd. 1991). Örneğin, tütün bitkisinin 156-kb'lık kpDNA genomu, toplam 113 gen içermektedir. Bu lokusların işlevleri iki geniş sınıfta toplanır: gen ifadesi için gereken diziler ve fotosentez için gerekli olan diziler. Transkripsiyon ve translasyon için gerek duyulan lokuslar, RNA polimeraz alt üniteleri, ribozom proteinleri, bir translasyon başlangıç faktörü, tRNA'lar ve rRNA'ları kapsamaktadır. Fotosentez için gereken 29 gen, proton yakalamanın gerçekleştirildiği yer olan organel tilakoidinde bulunan proteinlerin bir çoğu için kodlama yapmaktadır. Çekirdek DNA'sı ile kıyaslandığında, nispeten çok az kodlayıcı olmayan diziler mevcuttur.

Tütün kpDNA'sının genom büyüklük ve gen içeriğinin diğer taksonomik gruplardan bitkiler için tipik olması (bkz. Clegg vd. 1994), bu genomun bilgi içeriğinin evrim süresince korunmuş olduğunun göstermektedir. Kromozom boyunca gen sırasının, aynı olmasa bile, oldukça korunmuş olduğu gözükmektedir (Palmer 1987). Bundan başka, bugüne kadar analiz edilmiş olan bütün kpDNA genomları, nDNA'daki gibi aynı genetik kodu kullanmaktadır.

Kloroplast genomlarının kalıtımı normalde tek ebeveyndendir. Birçok çiçekli bitkide, embriyoda yer alan kpDNA'nın tamamı anadan gelmektedir; fakat en azından bazı gymnospermlerde, kalıtım erkek yoluyladır. Bazı çiçekli bitkilerde, her iki ebeveynden kalıtım olduğuna dair kayıtlar bile vardır (Palmer 1987). Kloroplast DNA kopyaları arasında rekombinasyon oldukça seyrek olup, yalnızca yeşil alg *Chlamydomonas*'ta kaydedilmiştir. Öyle ise, birçok organizmada tüm kpDNA genomu tek bir alel gibi kalıtılmaktadır.

Kloroplast genomunun gen içeriği ve büyüklüğü oldukça korunmuştur. kpDNA'daki dizi değişim oranı çekirdek DNA genomuna oranla nispeten düşüktür.

Bitkilerin çekirdek genlerine oranla, kpDNA'sındaki dizilerin evrimi yavaştır. Çekirdek genlerinin bir örneğinde incelenen suskun bölgeyle kıyaslandığında, kpDNA lokusları örneğindeki suskun bölge yaklaşık 1/4 kadar bir hızla evrimleşmektedir (Wolfe vd. 1987, 1989).

MtDNA'nın Yapısı ve Evrimi

Mitokondrilerde, şekerlerde depolanan enerji adenozin trifosfat (ATP)'ın sentezi için güç kaynağı olarak kullanılmaktadır. Hücresel solunumda kullanılan proteinlerin çoğunluğu mitokondriyal DNA (mtDNA) tarafından kodlanmaktadır. Kloroplast DNA gibi, mtDNA'da genellikle kromozomal proteinlerden yoksun halkasal bir çift sarmaldır. Her bir hücre başına mitokondri sayısı, bazı tek hücreli mantarlarda olduğu gibi dörtten, omurgalıların kas hücrelerinde olduğu gibi bine kadar çok değişkenlik göstermektedir; omurgalılarda her bir organel mtDNA'nın 5-10 kopyasına sahiptir.

Bitki, mantar ve hayvanların mitokondriyal DNA'larının biri diğerinden çok farklıdır. Tablo 18.7'de özetlenen gözlemlerden görüldüğü gibi, bu genomlar karakteristiklerinde yapı, kompozisyon ve kalıtım modelinden evrim hızına kadar değişkenlik göstermektedirler. Ortak atadan ayrılmış bitki, mantar ve hayvanlar olarak evrimleşmiş olan bu farklılıkların nedeni bilinmemektedir (Gray vd. 1999).

Bitki, mantar ve hayvan mtDNA'larındaki büyüklük, yapı ve dizi değişimi oranı oldukça değişkendir, fakat, bilgi içeriği oldukça korunmuştur.

Organel Genomlarının Evrimi

Bölüm 14'de, yaşam tarihi boyunca türler arasında genetik bilginin transfer edildiği konusunda kanıtlar sunulmuştu. Şimdiye kadar kayıtlara geçmiş olan en büyük çap-

Tablo 18.7 Mitokondri DNA'ları arasında varyasyon

	Bitkiler	Mantarlar	Hayvanlar
Genom büyüklüğü	Aşırı değişken—sadece kabakgillerde 300 kb ila 2400 kb arasında	Oldukça değişken—sadece flamentli askomisetlerde 26,2 kb ila 115 kb arasında	Nispeten küçük, türler arasında nispeten az varyasyon; çoğu yaklaşık 16 kb
Kromozom yapısı	Değişken—halkasal veya düzlemsel, bazen birkaç halkasal DNA molekülleri	Halkasal	Tümü halkasal
Bilgi içeriği	Korunmuş: rRNA'lar, tRNA'lar, ribozom proteinleri ve solunumda gerekli proteinler	Korunmuş: rRNA'lar, tRNA'lar, ribozom proteinleri ve solunumda gerekli proteinler	Korunmuş: tRNA'lar, rRNA'lar ve solunumda gerekli proteinler
İntron varlığı?	Yok, fakat kodlayıcı olmayan diziler bol miktarda	Var	Yok—birkaç kodlayıcı olmayan diziler
Evrensel genetik koda yönelik farklılaşma var mı?	Yok	* Metionin için AUA (izolösin için değil) * Treonin için CUN (lösin için değil) * Triptofan için UGA (sonlandırıcı değil)	* Metionin için AUA (izolösin için değil) * Triptofan için UGA (sonlandırıcı değil)
Kalıtım şekli	Değişken, fakat genellikle anadan	Her iki ebeveyn	Anadan
Recombinasyon var mı?	Sık	Sık	Yok veya çok nadir
nDNA'ya oranla dizi ayrılma hızı	Yavaş	Benzer olabilir—halen araştırılmakta	Hızlı

lı yatay-transfer, ökaryotik hücrelerin endosimbiyoz yoluyla bütün bir bakteri ait genom kazandığında, gerçekleşmişti. Endosimbiyoz bakteriler mitokondri ve kloroplastlara evrimleşirken bu genomlara ne olmuştur?

Günümüz organel genomları bakterilerde mevcut genetik bilginin çok küçük bir kesitine sahiptir (Gray 1992). Bu gözlem, çok sayıda lokusun tümden kaybedildiğini veya çekirdeğe transfer edildiğini önermektedir. Doğada en çok bulunan proteinlerden olan ribulaz bifosfat karboksilaz enzimini (RuBPCase) kodlayan genler en çok göze çarpan örnek olabilir. Bu enzim, ışığa-bağımlı olmayan fotosentez reaksiyonlarında merkezi yol olan Calvin-Benson döngüsü boyunca CO_2 tespitini katalizler. RuBPCase iki alt üniteden oluşur. Proteinin küçük alt ünitesi için gerekli gen, çekirdek genomunda yer alırken, büyük alt ünite için gerekli genler kpDNA genomunun bir parçasıdır (Gillham vd. 1985). Gen transferi için aynı tip kanıtlar mitokondrilerde mevcuttur. Örneğin organelin ribozomları, mtDNA tarafından kodlanan rRNA'lar ve nDNA tarafından kodlanan proteinlerden oluşmaktadır.

Kloroplast ve mitokondrilerin gen içerikleri oldukça korunduğundan, bu gen transferlerinin çoğunluğu muhtemelen endosimbiyozun evriminin çok erken bir dönemde meydana gelmiştir (Gillham vd. 1985; Clegg vd. 1994). Bununla birlikte yeni gen transferleri de kayıtlara geçmiştir. Örneğin, bir translasyon faktörü için kodlama yapan *tufA* geni, yalnızca kloroplastta aktiftir ve yeşil alglerin kpDNA'sında bulunurken, *Arabidopsis* çiçekli bitkisinin çekirdek genomunda yer almaktadır. Bu gözlem, *tufA* geninin, alg ve yüksek yapılı bitkiler ayrıldıktan sonra çekirdeğe aktarıldığını önermektedir. Fakat, bazı yeşil alglerin her iki genomlarında da genin kopyaları mevcut olduğundan, bitki evriminin erken dönemlerinde genin duplike edildiği ve çekirdeğe aktarıldığı ve sonrasında ise, çiçekli bitkilerde olduğu gibi bazı ileri soy hatlarının kpDNA'sından kaybolduğu çok büyük olasılıktır (Baldauf ve Palmer 1990; Baldauf vd. 1990).

Çok daha yeni gen transferi için kanıtlar, bitkilerin mtDNA'sında bulunan *cox*2 lokusudur. Bu gen, solunum zincirinin bir anahtar bileşeni, sitokrom oksidazın büyük alt ünitelerinden biri için kodlama yapmaktadır. Birçok bitkide, bu lokus mito-

kondriyal genomun bir parçasıdır. Birçok bakliyat (bezelye ailesinin üyeleri) her iki çekirdek DNA ve mtDNA'da bir kopyaya sahip olmakla birlikte, mung baklası (*Vigna radiata*) ve fink baklasında (*V. unguiculata*) çekirdekte tek bir kopya bulunur. Bu türlerde, genin yapısı, düzenlenmiş bir mRNA transkriptine çok yakın benzerlik göstermektedir. RNA'lar, DNA'lara reverz transkript edilebildiklerinden, bu tür saptamalar mitokondriden çekirdeğe gen aktarımının, düzenlenmiş bir mRNA aracısının tersine transkripsiyonu yoluyla, yakın zamanda ortaya çıktığını önermektedir (Nugent ve Palmer 1991; Covello ve Gray 1992).

Çekirdek ve organel genomları arasındaki etkileşimler üzerine araştırmalar devam etmektedir. *Saccharomyces cerevisiae* maya hücresinde mitokondri sentezinden sorumlu çekirdek lokusları birçok farklı kromozom üzerinde dağılmış halde bulunurlar; ancak ifadelerinin düzenlenmesi uyumludur, bu uyumun nasıl başarıldığı halen araştırmaların aktif bir alanıdır (bkz. Grivell vd. 1993). Birlikte bulunan bu genomların evrimi hakkında diğer birçok soru bulunmaktadır. Neden, tümü değil de bazı genler bir organelden çekirdeğe aktarılmaktadır? Her iki genomda belli genler bulundurmanın bir seçilim avantajı var mıdır veya bu tür taşınmalar yalnızca şans olayları mıdır? Aktarımın yaygın mekanizması mRNA'ların reverz transkripsiyonu mudur veya diğer işlemler de gerekmekte midir?

Buraya kadar özetlenen bilgiler temelinde, organel genomlarının, tıpkı çekirdek genomlar kadar dinamik olduğunu söyleyebiliriz. Belirli lokusların genomlar arasında neden ve nasıl hareket ettiklerini, neden organel genomlarının gen içeriği ve organizasyonlarında çok belirgin çeşitlilik gösterdikleri hala açıklama gerektiren önemli sorunlar olarak durmaktadır.

Özet

Moleküler evrimsel çalışmaların en temel hedeflerinden biri dört evrimsel gücün (mutasyon, göç, sürükleme ve seçilim) dizilerde günümüzde gözlenen çeşitliliği nasıl ürettiğini anlamaya çalışmaktır. Nötral teori bu girişimde önemlidir, çünkü uyum gücü bakımından nötr olan ve bu yüzden yalnızca sürükleme nedeniyle frekansları değişen aleller için, sabitlenmenin hızını belirtir. Sonuç olarak, moleküler evrimin gözlenen hız ve modellerinden pozitif seçilimin mi yoksa sürüklenmenin mi sorumlu olduğunu sınamak için bir sıfır model sağlar. Populasyon büyüklüğünün bir fonksiyonu olarak sürüklenme ve seçilimin nasıl etkileştiklerini belirlediğinden, yaklaşık nötral model, teorinin önemli bir uzantısıdır.

Sürüklenme yoluyla evrim oranı, yalancıgenler çalışılarak saptanabilir. Nötral teori tarafından öngörüldüğü gibi, yalancı-genler, kodlayıcı ve kodlayıcı olmayan diziler arasında gözlenmiş değişimin en yüksek oranına sahiptir. Kodlayıcı dizilerin büyük bir çoğunluğunda, suskun baz değişimleri, değiştirici baz değişimlerinden çok daha hızlı birikirler. Lokuslar arasında, moleküler evrimleşme hızı, bir genin hücre için öneminin bir fonksiyonu olarak değişkenlik gösterir. Bu gözlemler, moleküler evrimin zararlı mutasyonlara karşı sürüklenme ve seçilim yoluyla kontrol altında tutulduğunu önermektedir. Bununla birlikte, araştırmacılar önemli örneklerde, değiştirici baz değişimlerinin yüksek oranının, yararlı mutasyonlar üzerine seçilimin bir ürünü olarak oluştuğunu gösterebilmişlerdir.

Suskun baz değişimlerinin, proteinlerin amino asit dizilerini değiştirmeseler bile, doğal seçilime cevap olarak frekansları azalır veya artabilir. tRNA'ların bulunuş durumlarındaki varyasyon, translasyon etkinliği için seçilime neden olabilir ve kodon eğilimine yol açabilir. Avantajlı mutasyonlar üzerindeki seçilim, bağlantılı suskun baz değişimlerini sabitlenmye götürebilir; zararlı mutasyonlar üzerine seçilim ise bağlantılı suskun baz değişimlerinin ayıklanmasına yol açabilir.

Hareketli elementler ökaryotik ve prokaryotik genomların belirgin bileşenleridir. Bu lokuslar aracı RNA veya DNA'larla hareket ederler, fakat konak organizmanın uyum gücünü artıran ürünler için kodlama yapmazlar. Çünkü bunlar genomda yeni bir yere hareket

ettiklerinde, zararlı mutasyonlara neden olduklarından, parazit olarak tanımlanırlar.

Kloroplast ve mitokondriler endosimbiyotik bakteriler olarak ortaya çıkmışlardır ve evrimsel tarihin en büyük yatay gen transfer olaylarını temsil ederler. Kloroplast ve mitokondriyal DNA'da gen sırası, gen organizasyonu ve dizi değişim oranı değişmekle birlikte, bu organellerin bilgi içerikleri oldukça iyi korunmuştur.

Sorular

1. Tablo 18.1'de belirtilen suskun-bölge baz değişimleri, değiştirici baz değişim oranlarından neden yüksektir? Neden yalancı-genler en yüksek evrim hızına sahiptir?
2. AUG kodonunu başlangıç rehberi olarak kullanmak yoluyla, araştırmacılar yalancı-genlerdeki baz değişimlerinin suskun mu yoksa değiştirici değişimlere mi karşılık geldiğini belirleyebilirler. Diğer çoğu lokusun aksine, suskun ve değiştirici değişimlerin oranı yalancıgenlerde aynıdır. Bu gözlemi evrimin nötral teorisi ışığı altında açıklayınız.
3. Kimura ve Ohta, neden moleküler evrimin yaklaşık nötral modelini geliştirmişlerdir? Nötral ve yaklaşık nötral teorilerine göre, populasyon büyüklüğü moleküler evrim hızını nasıl etkilemektedir?
4. Araştırmacılar birbirine çok yakın akraba türlerde bir geni karşılaştırdıklarında, eğer değiştirici baz değişimleri suskun baz değişimlerinden daha fazla sayıda ise, pozitif nötr seçilimin meydana gelmiş olduğu sonucunu çıkarmak neden mantıklı kabul edilir?
5. Kodon eğilimi nedir? Neden bu rastgele olmayan kodon gözlemi, bazı kodonların doğal seçilim yoluyla tercih edilmiş olabileceği kanıtlarını kullanır? Eğer size insan genomundan bir seri gen dizisi verilse, kodonun kullanımının rastgele veya rastgele olmadığını nasıl belirlersiniz?
6. İnsan ve Şempanze genomunun her ikisine ait tam gen dizilerinin çıkarılması yakın zamanda gerçekleşecektir. Her iki türdeki homolog genlerin gözlenmiş dizi farklılıklarının sürüklenme mi, yoksa seçilim yoluyla mı oluştuğunu saptamak için nasıl bir analiz planlayacağınızı anlatınız.
7. Hatırlanacağı gibi, *Drosophila melanogaster*'in dördüncü kromozomu mayoz süresince rekombinasyona uğramaz. Bu kromozom üzerinde genetik polimorfizmin yokluğu, seçici süpürmenin bir ürünü olarak yorumlanmıştır. Eğer dördüncü kromozom normal rekombinasyon oranlarına sahip olsaydı, polimorfizm düzeyinin farklı olacağını bekleyecek miydiniz? Neden?
8. Hareketli elementlerin konaklarına olan muhtemel bedel ve faydalarını göz önüne alalım. Bir ökaryot açısından, retrotranspozonlar taşıyor olmanın bedelleri nelerdir? Bu genetik elementleri konaklatmanın herhangi bir yararı var mıdır? Bir prokaryot için, plazmid taşımanın bedel veya faydaları nelerdir?
9. Bitki mitokondriyal genom büyüklüklerinin neden büyük değişkenlik gösterdiğini açıklamak amacıyla bir hipotez öneriniz? Hipoteziniz ne tür öngörü(ler) yapar? Bu tahminleri sınamak için ne tür adımlar atacaksınız?

Kaynak Araştırması

10. Steve Palumbi ve çalışma grubu memelilerde dizi değişim oranının, nesil verme zamanı kadar metabolizmanın hızının bir fonksiyonu olarak değiştiğini öneren veriler yayınlamıştır. Endoterm (sıcak kanlı) ve poikloterm (soğukkanlı) hayvanlar arasında moleküler evrimin nasıl değişkenlik gösterdiğini öğrenmek için, bakınız:

    Martin, A. P., G. J. P. Naylor, and S. R. Palumbi. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature* 357: 153–155

    Martin, A. P. and S. R. Palumbi. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 4087–4091.

11. Birbiri ile yakın akraba olmayan organizmalar benzer çevreler için benzer uyumlar oluştururlarsa konvergent evrim meydana gelir (bkz. Bölüm 2). Konvergent evrimi moleküler düzeyde muhteşem bir örnekle keşfetmek için, bakınız:

    Chen, L., A. L. DeVries, and C.-H. Cheng. 1997. Evolution of antifreeze glycoprotein gene from a trypsinogen gene in Antarctic notothenioid fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 3811-3816.

    Chen, L., A. L. DeVries, and C.-H. Cheng. 1997. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 3817–3822.

Kaynaklar

Agrawal, A., Q. M Eastman, and D. G. Schatz. 1998. Transposition mediated by RAG1 and RAG2 and its implications for the evolution of the immune system. *Nature* 394: 744–751.

Ajioka, J. W., and D. L. Hartl. 1989. Population dynamics of transposable elements. In D. E. Berg and M.M. Howe, eds. *Mobile DNA.* Washington, DC: American Society of Microbiology, 939–958.

Akashi, H. 1994. Synonymous codon usage in *Drosophila melanogaster:* natural selection and translational accuracy. *Genetics* 144: 927–935.

Baldauf, S. L., and J. D. Palmer. 1990. Evolutionary transfer of the chloroplast *tufA* gene to the nucleus. *Nature* 344: 262–265.

Baldauf, S. L., J. R. Manhart, and J. D. Palmer. 1990. Different fates of the chloroplast *tufA* gene following its transfer to the nucleus in green algae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 87: 5317–5321.

Berry, A. 1996. Non-non-Darwinian evolution. *Evolution* 50: 462–466.

Berry, A., J. W. Ajioka, and M. Kreitman. 1991. Lack of polymorphism on the *Drosophila* fourth chromosome resulting from selection. *Genetics* 129: 1111–1117.

Bester, T. H. and B. Tycko. 1996. Creation of genomic methylation patterns. *Nature Genetics* 12: 363–367.

Boeke, J. D. 1989. Transposable elements in *Saccharomyces cerevisiae.* In D. E. Berg and M.M. Howe, eds. *Mobile DNA.* Washington, DC: American Society of Microbiology, 335–374.

Charlesworth, B., and C. H. Langley. 1989. The population genetics of *Drosophila* transposable elements. *Annual Review of Genetics* 23: 251–287.

Charlesworth, B., M. T. Morgan, and D. Charlesworth. 1993. The effects of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics* 134: 1289–1303.

Chao, L. and D. E. Carr. 1993. The molecular clock and the relationship between population size and generation time. *Evolution* 47: 688–690.

Clegg, M. T., B. S. Gaut, G. H. Learn, Jr., and B. R. Morton. 1994. Rates and patterns of chloroplast DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 6795–6801.

Covello, P. S., and M. W. Gray. 1992. Silent mitochondrial and active nuclear genes for subunit 2 of cytochrome *c* oxidase (*cox2*) in soybean: Evidence for RNA-mediated gene transfer. *EMBO Journal* 11: 3815–3820.

Dorit, R. L., H. Akashi, and W. Gilbert. 1995. Absence of polymorphism at the *ZFY* locus on the human Y chromosome. *Science* 268: 1183–1185.

Dunham, I., N. Shimizu, B. A. Roe, S. Chissoe, et al. 1999. The DNA sequence of human chromosome 22. *Nature* 402: 489–495.

Escalante, A. A., A. A. Lal, and F. J. Ayala. 1998. Genetic polymorphism and natural selection in the malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Genetics* 149: 189–202.

Gillham, N. W., J. E. Boynton, and E. H. Harris. 1985. Evolution of plastid DNA. In T. Cavalier-Smith, ed. *The Evolution of Genome Size.* New York: John Wiley & Sons, 299–351.

Goffeau, A., B. G. Barrell, H. Bussey, R. W. Davis, B. Dujon, H. Feldmann, F. Galibert, J. D. Hoheisel, C. Jacq, M. Johnston, E. J. Louis, H. W. Mewes, Y. Murakami, P. Philippsen, H. Tettelin, and S. G. Oliver. 1996. Life with 6000 genes. *Science* 274:546–567.

Gray, M. W. 1992. The endosymbiont hypothesis revisited. In D. R. Wolstenholme and K. W. Jeon, eds. *Mitochondrial Genomes.* San Diego, CA: Academic Press, 233–357.

Gray, M. W., G. Burger, and B. F. Lang. 1999. Mitochondrial evolution. *Science* 283: 1476–1481.

Griffiths, A. J. F., J. H. Miller, D. T. Suzuki, R. C. Lewontin, and W. M. Gelbart. 1993. *An Introduction to Genetic Analysis.* New York: W. H. Freeman.

Grivell, L. A., J. H. de Winde, and W. Mulder. 1993. Global regulation of mitochondrial biogenesis in yeast. In P. Broda, S. G. Oliver, and P. F. G. Sims, eds. *The Eukaryotic Genome.* Cambridge University Press, 321–332.

Hickey, D. A. 1992. Evolutionary dynamics of tranposable elements in prokaryotes and eukaryotes. *Genetica* 86: 269–274.

Hughes, A. L., and M. Nei. 1988. Pattern of nucleotide substitution at major histocompatibility complex class I loci reveals overdominant selection. *Nature* 335: 167–170.

Hutchison, C. A. III, S. C. Hardies, D. D. Loeb, W. R. Shehee, and M. H. Edgell. 1989. LINEs and related retroposons: Long interspersed repeated sequences in the eucaryotic genome. In D. E. Berg and M.M. Howe, eds. *Mobile DNA.* Washington, DC: American Society of Microbiology, 593–617.

Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624–626.

Kimura, M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. In M. Nei and R. K. Koehn, eds. *Evolution of Genes and Proteins.* Sunderland, MA: Sinauer, 208–233.

King, J. L., and T. H. Jukes. 1969. Non-Darwinian evolution. *Science* 164: 788–798.

Li, W.-H., T. Gojobori, and M. Nei. 1981. Pseudogenes as a paradigm of neutral evolution. *Nature* 292: 237–239.

Li, W.-H. and M. Tanimura. 1987. The molecular clock runs more slowly in man than in apes and monkeys. *Nature* 326: 93–96.

Li, W.-H., M. Tanimura, and P. M. Sharp. 1987. An evaluation of the molecular clock hypothesis using mammalian DNA sequences. *Journal of Molecular Evolution* 25: 330–342.

Li, W.-H., and D. Graur. 1991. *Fundamentals of Molecular Evolution.* Sunderland, MA: Sinauer.

McDonald, J. H., and M. Kreitman. 1991. Adaptive protein evolution at the *Adh* locus in *Drosophila*. *Nature* 351: 652–654.

Moran, J. V., R. J. DeBerardinis, H. H. Kazazian, Jr. 1999. Exon shuffling by L1 retrotransposition. *Science* 283: 1530–1534.

Nugent, J. M., and J. D. Palmer. 1991. RNA-mediated transfer of the gene *coxII* from the mitochondrion to the nucleus during flowering plant evolution. *Cell* 66: 473–481.

Nurminsky, D. I., M. V. Nurminskaya, D. De Aguiar, and D. L. Hartl. 1998. Selective sweep of a newly evolved sperm-specific gene in *Drosophila*. *Nature* 396: 572–575.

Ohta, T., and M. Kimura. 1971. On the constancy of the evolutionary rate of cistrons. *Journal of Molecular Evolution* 1:18–25.

Ohta, T. 1972. Evolutionary rate of cistrons and DNA divergence. *Journal of Molecular Evolution* 1: 150–157.

Ohta, T. 1977. Extension to the neutral mutation random drift hypothesis. In M. Kimura, ed. *Molecular Evolution and Polymorphism.* Mishima, Japan: National Institute of Genetics, 148–176.

Ohta, T., and M. Kreitman. 1996. The neutralist-selectionist debate. *BioEssays* 18: 673–683.

Palmer, J. D. 1987. Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation. *American Naturalist* 130: S6–S29.

Purugganen, M. D. and J. I. Suddith. 1998. Molecular population genetics of the *Arabidopsis* CAULIFLOWER regulatory gene: Nonneutral evolution and naturally occurring variation in floral homeotic evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 8130–8134.

SanMiguel, P., A. Tikhonov, Y.-K. Jin, N. Motchoulskaia, D. Zakharov, A. Melake-Berhan, P. S. Springer, K. J. Edwards, M. Lee, Z. Avramova, and J. L. Bennetzen. 1996. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome. *Science* 274: 765–768.

Sharp, P. M. 1997. In search of molecular Darwinism. *Nature* 385: 111–112.

Sharp, P. M., and W.-H. Li. 1986. An evolutionary perspective on synonymous codon usage in unicellular organisms. *Journal of Molecular Evolution* 24: 28–38.

Sharp, P. M., E. Cowe, D. G. Higgins, D. Shields, K. H. Wolfe, and F. Wright. 1988. Codon usage patterns in *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces pombe*, *Drosophila melanogaster*, and *Homo sapiens*: A review of the considerable within-species diversity. *Nucleic Acids Research* 16: 8207–8211.

Shen, M. R., J. Brosius, and P. L. Deininger. 1997. BC1 RNA, the transcript from a master gene for ID element amplification, is able to prime its own reverse transcription. *Nucleic Acids Research* 25: 1641–1648.

Sniegowski, P. D. and B. Charlesworth. 1994. Transposable element numbers in cosmopolitan inversions from a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 137: 815–827.

Voytas, D. F. 1996. Retroelements in genome organization. *Science* 274: 737–738.

Waugh O'Neill, R. J., M. J. O'Neill, and J. A. Marshall Graves. 1998. Undermethylation associated with retroelement activation and chromosome remodelling in an interspecific mammalian hybrid. *Nature* 393: 68–72.

Wichman, H. A., R. A. Van Den Bussche, M. J. Hamilton, and R. J. Baker. 1992. Transposable elements and the evolution of genome organization in mammals. *Genetica* 86: 287–293.

Wolfe, K. H., W.-H. Li, and P. M. Sharp. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 9054–9058.

Wolfe, K. H., P. M. Sharp, and W.-H. Li. 1989. Rates of synonymous substitution in plant nuclear genes. *Journal of Molecular Evolution* 29: 208–211.

Wolfe, K. H., C. W. Morden, and J. D. Palmer. 1991. Ins and outs of plastid genome evolution. *Current Opinions in Genetics and Development* 1: 523–529.

Yoder, J. A., C. P. Walsh, and T. H. Bestor. 1997. Cytosine methylation and the ecology of intragenomic parasites. *Trends in Genetics* 13: 335–340.

Zuckerkandl, E. and L. Pauling. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In V. Bryson and H.J. Vogel, eds. *Evolving Genes and Proteins*. New York: Academic Press, 97–165.

BÖLÜM 19

Evrim ve İnsan Sağlığı



Bir virus veya bakteri enfeksiyonu nedeniyle ateşi olan bir kişi (John Millar/Stone)

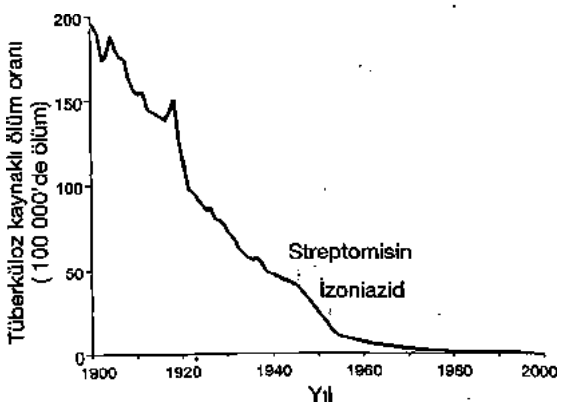
BİR KOLERA EPİDEMİSİ 1854'DE LONDRA'YI VURDU. ŞİDDETLİ İSHAL VE SU kaybına neden olan hastalık 500'den fazla insanı öldürdü. John Snow, enfekte olmuş mahallelerin haritasını hazırlayarak ünlü bir tıbbi buluşu gerçekleştirdi (bkz. Tufle 1997). Snow, bu haritanın üzerine, mağdurların evlerini ve bu alanda bulunan 11 su pompasının yerlerini işaretledi (Şekil 19.1). Ölümler, Snow'un haritasının ortasında bulunan, Broad Caddesi pompası etrafında toplanıyordu. Uzak mahallelerde yaşayan iki kadının, Broad Caddesi'ndeki pompadan getirilen suyu içtikten kısa bir süre sonra ölmesi sonucu olay açıklığa kavuşmuş oldu. Kolera etmeninin keşfedilmesi geleceğe kalmasına rağmen, kolera açıkça kontamine su ile ilişkiliydi.

Louis Pasteur, 1858'de, mikropların kolera gibi bulaşıcı hastalıklara neden olduğunu ortaya attı. Pasteur, bira, şarap ve süt fermentasyonu üzerine araştırmalar yapıyor ve aynı zamanda da Paris doğum hastanesinde doğum ateşi epidemisini durdurmaya çalışıyordu. Pasteur, laktik asit fermentasyonu üzerine bir makalesinde, nasıl özel bir mikroorganizma her bir çeşit fermentasyonun nedeni ise, aynı şekilde her bir bulaşıcı hastalığın nedenin de özel bir mikroorganizma olabileceğini öne sürdü. Pasteur'den ilham alan Robert Koch ve diğerleri, bundan hemen sonra şarbon, yara enfeksiyonları, belsoğukluğu, ateşli tifo ve tüberküloza neden olan bakterileri keşfettiler. Koch 1883'de, koleranın *Vibrio cholerae* bakterisi tarafından oluşturulduğunu gösterdi.



Şekil 19.1 John Snow'un merkezi Londra haritası 1854 epidemisindeki kolera ölümleri, Broad Caddesindeki su pompası etrafında yoğunlaşmıştı.

Hastalıkların mikrop teorisi belki de modern tıbbın gelişiminde en önemli hamledir. Bu teori, yalnızca birçok patojenin tanımlanmasının değil, aynı zamanda Joseph Lister tarafından antiseptik cerrahinin geliştirilmesinin, Alexander Fleming ve diğerleri tarafından antibiyotiklerin keşfinin ve temizlik kurallarındaki ciddi ilerlemelerin temellerini oluşturmuştur. Temizlik kurallarının ve antibiyotiklerin halk sağlığı üzerine etkileri Şekil 19.2 görülebilir. Şekil, 1900'dan 1997'ye kadar Amerika Birleşik Devletleri'nde tüberkülozun neden olduğu ölüm oranlarını vermektedir. 1900'dan 1945'e, tüberküloz ölüm oranı 100 000'de 200'den, 100 000'de 40'a düştü. Bu düşüş büyük ölçüde, temizlik kuralları, ev koşulları ve beslenme şekillerindeki ilerlemeden kaynaklanmıştır. Daha sonra, 1945'te ölüm oranı daha hızlı düşmeye başladı. Bu hızlı düşüş, streptomisin ve izoniazid gibi antibiyotiklerin bulunmasıyla oluşmuştur. 1997'ye gelindiğinde, tüberkülozdan ölüm oranı, 100 000'de 0,4'den daha az olup, bu 1900'deki ölüm oranından 500 kat daha az bir orandır.



Şekil 19.2 Birleşik Devletler'de zamanın bir fonksiyonu olarak tüberküloz ölüm oranı Tüberkülozdan ölüm oranı 1900 ile 1950 yılları arasında büyük ölçüde temizlik ve ev şartlarındaki ilerlemenin bir sonucu olarak dramatik biçimde düştü. Yüzyılın ortasında antibiyotiklerin bulunması da bu düşüşü hızlandırdı.

Charles Darwin *Türlerin Kökeni Üzerine* adlı eserini 1859'da, Pasteur'un hastalıkların mikrop teorisini ortaya attıktan bir yıl sonra yayınladı. Böylece, evrimsel biyoloji ve modern tıp aynı zamanda doğdu ve birbirine paralel bir şekilde büyüdü. Evrimsel biyolojinin tıpla olan ilgisi köklüdür ve bir bakıma değeri, kısa bir zaman önce anlaşılmaya başlanmıştır. Bu alanın liderleri olan Goerge C. Williams ve Randolph Nesse, bunu Darwinist Tıp olarak adlandırmaktadırlar (Willams ve Nesse 1991; Nesse ve Williams 1994, 1998). Bu kitap boyunca evrimsel analizin tıbbi uygulamalarının ilgi çekici olanlarını verdik. Örneğin, Bölüm 1'de HIV'in evrimini tartıştık. Bölüm 4-7 arası, AIDS, orak hücreli anemi ve kistik fibrozis gibi hastalıkların insan populasyonlarının evrimi üzerine olan etkilerini gözden geçirdik. Bölüm 11'de yaşlanma ve menopozun evrimini inceledik. Bu bölümün tümünü daha önce bahsetme fırsatı bulamadığımız tıbbi uygulamalara ayırdık.

Bu bölüm iki kısma ayrılır. Seksiyon 19.1-19.4'te, populasyonların evrimleşme gerçeğinin tıbbi sonuçlarını gözden geçireceğiz. Örnekler patojen populasyonlarının evrimleşmesi ve hasta bireylerdeki hücre populasyonlarının evrimleşmesini kapsamaktadır. Seksiyon 19.5-19.7'de, dikkatimizi patojen ve hücre populasyonlarından, doğal seçilimle oluşa gelen hayvan insana yönlendirdik. İnsan fizyolojisi ve davranışlarını anlamak için, Bölüm 8'de tanıtılan, adaptasyonist programın uygulamalarını gözden geçireceğiz.

19.1 Evrimleşen Patojenler: Konağın İmmün Tepkisinden Kaçınma

Evrimde temel olay, bir populasyon içerisindeki çeşitli genotiplerin frekanslarındaki değişimdir. Bu fenomenle evrim ve insan sağlığını tartışmaya başlıyoruz. Tıp için önemli iki çeşit evrimleşen populasyon vardır: patojenlerin populasyonları ve hasta bireylerdeki insan hücrelerinin populasyonları (kanserde olduğu gibi). İlk önce evrimleşen patojenleri ve daha sonrada evrimleşen hücre populasyonlarını gözden geçireceğiz.

Organizmalar arasında çatışma kaçınılmazdır. Parazit ve konağı arasındaki çatışmada, konağın immün sistemi, tanınmadan kaçabilen parazitlerin lehine seçilim oluşturur.

Patojen ve konakları, tanımları gereği, mücadele içerisindedirler. Patojen, daha fazla patojen üretmek için konağın dokularını tüketir. Konakta, patojenleri öldürmeye çalışır. Konak haline geldiğimiz zaman, vücudumuz işgalcilere karşı etkili silahlarla donanır. İmmün sistemimiz, milyarlarca yabancı proteini tanıma, gittikçe artan saldırgan ve çoklu cevap geliştirme ve patojen proteinlerin yapılarını, gelecekteki bir işgal olayında daha hızlı bir cevap verebilecek şekilde hatırlama yeteneğindedir. Yine de, patojenler korkulacak düşmanlardır. Birçok patojen, büyük populasyona, kısa nesil zamanına ve yüksek mutasyon oranına sahiptir. Bu özellikler patojen populasyonlarının hızla evrimleştikleri anlamı taşır. Taşıyıcısının, konağın immün sisteminden kaçınmasını veya etkilenmemesini sağlayacak herhangi bir mutasyon güçlü biçimde seçilecek ve frekansı hızla artacaktır. Walter Fitch ve meslektaşları, insan immün sisteminin zorladığı seçilimin, influenza A virüsü populasyonlarının kaydedilebilen evriminden sorumluluğu olup olmadığını araştırdılar.

Grip Virüslerinin Evrimi

İnfluenza A, mevsimsel grip epidemisinden ve ara sırada 1918, 1957 ve 1958'de ortaya çıkanlar gibi küresel pandemilerden sorumludur. Çoğumuz gribi, soğuk algınlığından kötü, ama kesinlikle suiçeği kadar kötü olmayan sadece can sıkıcı bir hastalık olarak düşünürüz. Ancak, gerçekte grip öldürücü olabilir. Sıradan bir grip sezonunda, hastalık yaklaşık 20 000 Amerikalıyı öldürür. 1918 grip pandemisi tarihin

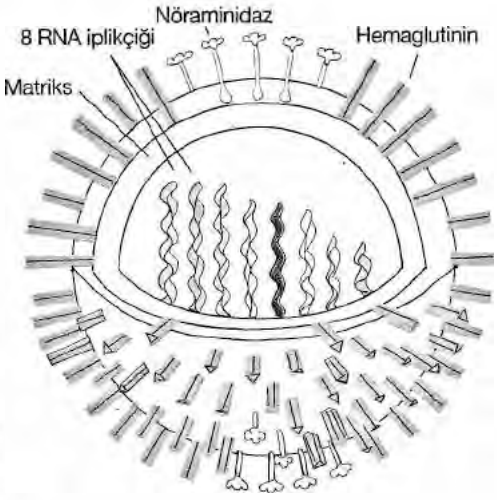
en yıkıcı belalarından biriydi. Aylarla sınırlı bir zamanda, dünya populasyonunun neredeyse %20'ni hasta etti ve 20 ila 100 milyon arasında kişiyi öldürdü (Kolata 1999).

İnfluenza A, sekiz RNA iplikçiğinden oluşan bir genoma sahiptir (Şekil 19.3) ve bu genom polimerazlar, yapısal proteinler ve kapsit proteinlerini içeren toplam 10 proteini kodlar (Webster vd. 1992). Kapsitte baskın olarak bulunan protein, hemaglutinindir. Hemaglutinin, enfeksiyonu konak hücre yüzeyinde bulunan sialik aside bağlanarak başlatır (Laver vd. 1999). Hemaglutinin aynı zamanda konak immün sistemi tarafından tanınan, saldırılan ve hatırlanan temel proteindir. İnfluenza A'nın herhangi bir suşunun hayatta kalabilmesi için sürekli olarak, daha önce kendi hemaglutinin protein çeşidi ile karşılaşmamış, yeni tecrübesiz konakları bulması zorunludur. Fitch ve meslektaşları, hemaglutininin **antijenik bölgelerindeki** amino asitleri değiştiren mutasyonlar üzerine yoğunlaştılar. Antijenik bölgeler, bir proteinin immün sistem tarafından tanınan ve hatırlanan özgül kısımlarıdır. Fitch ve meslektaşları, yeni antijenik bölgeleri olan grip suşlarının, seçilim avantajından yararlanabileceği hipotezini ortaya attılar.

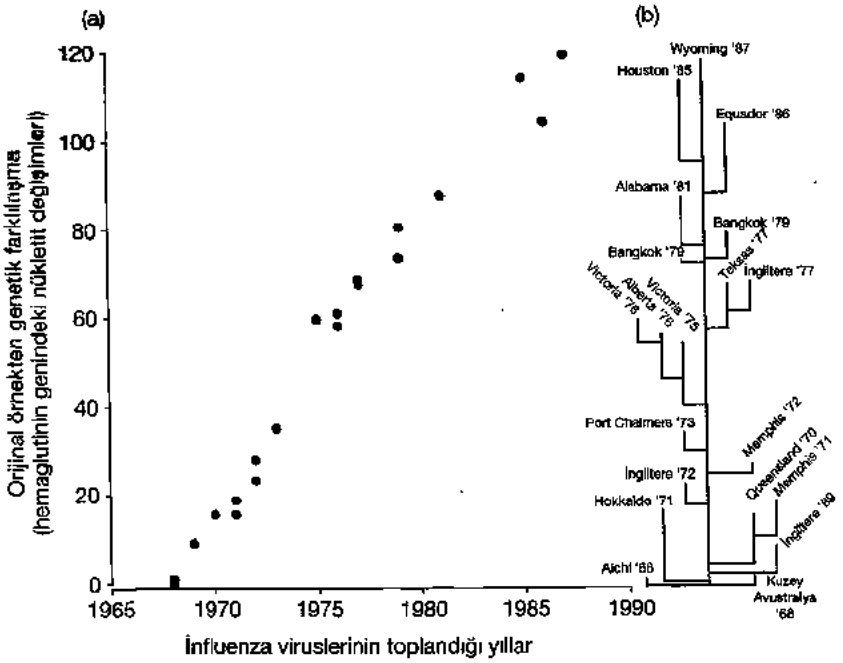
Bu hipotezi test etmek için, araştırmacılar, 1968-1987 yılları arasında enfekte insanlardan alınmış ve derin dondurucularda saklanmış örneklerden izole edilmiş influenza A virüsünün hemaglutinin genlerini incelediler. Grip virüsleri memelilerden bir milyon kez daha hızlı evrimleşir ve bundan dolayı bu dondurulmuş örnekler için geçen 20 yıl, insanları şempanzelerle olan ortak atasından ayıran zamanın yaklaşık dört katına karşılık gelir. Diğer bir değişle dondurulmuş grip örnekleri, genlerinin baz dizisini ortaya çıkarabileceğimiz fosil kayıtlardır.

Hemaglutinin genlerinin baz dizilerinden, Fitch ve meslektaşları, donmuş grip örneklerinin filogenisini hesapladılar. Sonuç Şekil 19.4 görülmektedir. İki motif hemen açıkça görülebilmektedir. Birincisi, grip suşlarının hemaglutinin genlerindeki baz değişimi (mutasyonlar), yaklaşık yılda $6,7 \times 10^{-3}$ nükleotit gibi sabit bir oranda birikmektedir. İkincisi, birçok grip örnekleri evrimsel ağaçta yok olmuş yan dalları temsil etmektedir. 1970'lerin sonlarındaki ve 1980'lerin başlarındaki grip virüsleri, 1960'ların sonlarındaki çeşitli atalardan köken alarak farklılaşmış suşlar değildi. Bunun yerine, bunlar yakın akrabalardı ve bunların tümü 1960'ların sonlarındaki tek bir atanın soyundan gelmekteydiler. 1960'ların sonlarındaki diğer suşların soyları ise yok olmuşlardı.

Diğer soy hatları yok olurken, bu soy hatlarının devam etmesini ne sağlamıştır? Araştırmacıların hipotezine göre bunun nedeni, hemaglutininin antijenik bölgesinde amino asit değişimlerine yol açan nükleotit değişiklikleriydi. Araştırmacılar,



Şekil 19.3 İnfluenza A virüsü Grip virüsü önemli iki yüzey proteinine sahiptir: hemaglutinin ve nöraminidaz. Virus genomu, 8 RNA parçası üzerinde bulunan 10 genden oluşur. American Society for Microbiology'nin izni ile Webster vd. (1992)'den tekrar çizilmiştir.



Şekil 19.4 Dondurulmuş grip örneklerinin filogenetik analizi (a) İnfluenza A hemaglutinin geninin zamana bağlı moleküler evrimi. Hayatta kalan soy hattında mutasyonlar sabit bir hızda birikmiştir. (b) 1968 ve 1987 arasında izole edilen grip virüslerinin filogenisi. Fitch vd. (1991)'den.

nükleotit dizilerinden yola çıkarak, yok olan ve hayatta kalan soy hatlarında oluşan bütün amino asit değişikliklerini ortaya çıkardılar. Daha sonra her bir değişikliğin antijenik bölgede mi yoksa antijenik olmayan bölgede mi olduğuna baktılar. Fitch ve meslektaşları, hayatta kalan soy hattının antijenik bölgelerindeki amino asit değişikliği oranının, yok olan soy hatlarına göre daha yüksek olması gerektiği öngörüsünde bulundular. Toplam 109 amino asit değişikliğinin dağılımı aşağıdaki gibidir:

	Hayatta kalan soy hattı	**Yok olan soy hattı**
Antijenik bölgelerde	33	31
Antijenik olmayan bölgelerde	10	35

Araştırmacıların öngördüğü gibi, hayatta kalan soy hatlarındaki amino asit değişimlerinin 1/3'den fazlası hemaglutininin immün sistem tarafından tanınan bölgesinde gerçekleşmişken, bu durum yok olmuş soy hatlarında meydana gelen değişimlerin yarısından biraz daha azdır. Hayatta kalan soyun kaderi ile değişimlerin yeri arasındaki ilişki istatiksel olarak önemlidir ($P = 0{,}002$).

Bu sonucu Robin Bush, Walter Fitch ve meslektaşları (1999), 1985-1996 yılları arasında izole edilen 357 influenza A suşunun hemaglutinin genlerinin nükleotit dizilerindeki değişimleri analiz ederek tamamladılar. Araştırmacılar, moleküler evrimin nötral teorisini sıfır hipotezi olarak kullandılar. Nötral teoride, iki sürecin moleküler evrime hakim olduğunu hatırlayalım: (1) Amino asit değişimine neden olan mutasyonlar zararlıdır ve seçilim ile elimine edilirler ve (2) sinonim kodon mutasyonları nötr olup genetik sürüklenme ile populasyonda sabitlenebilirler. Nötral teorinin öngörüsüne göre, evrimsel ağaçta oluşan nükleotit değişimlerine baktığımız zaman, suskun baz değişimlerinin sayısı, değiştirici baz değişimlerinin sayısından fazla olmalıdır. Bush, Fitch ve meslektaşlarının analiz ettiği 331 baz değişiminden, 191'i (%58) suskun ve 140'ı (%42) değiştirici baz değişikliklerine neden olan değişimlerdi. Bu sonuç, nötral teori ile uyuşmaktadır.

Ancak, araştırmacılar hemaglutinin geninde suskun baz değişimlerine oranla dikkate değer derecede daha fazla değiştirici baz değişimlerinin gerçekleştiği 18 kodon daha buldular. Bu 18 kodondaki, baz değişim oranları, 4 değiştirici baz değişimine karşılık 0 suskun baz değişiminden ve 20 değiştirici baz değişimine karşılık 1 suskun

Filogenetik analizler, konağın immün sistemi tarafından tanınan proteinlerinde yeni amino asit dizileri bulunduran grip suşlarının hayatta kalmasının daha olası olduğunu göstermektedir.

baz değişimine kadar değişmekteydi. Suskun baz değişimlerine göre, değiştirici baz değişimlerindeki bu yüksek oran nötral teori ile uyuşmamaktadır. Bush, Fitch ve meslektaşlarına göre, değişikliğe uğrayan kodonların kodladıkları amino asitlerden dolayı bu 18 kodon pozitif seçilim baskısı altındaydı. Pozitif seçilim baskısında olan 18 kodonun tümü, hemaglutinin protenin antijenik bölgesindeki amino asitler içindir. Öyle görünüyor ki, gerçekten de insan immün sistemi grip virüsünün hemaglutinin genlerine güçlü bir seçilim uygulamakta ve virüs populasyonu buna cevap olarak evrimleşmektedir.

Bu sonuç potansiyel olarak grip aşısı üreticileri için yararlı olabilir. Grip aşısının çalışma prensibi, öldürülmüş grip virüslerinin immün sistemle karşılaşmasına dayanır. Grip virüsleri ölü olduğu halde, immün sistem viral proteinleri yabancı olarak tanır, onlara karşı bir cevap geliştirir ve yapılarını hatırlar. Daha sonra canlı virüslerce oluşturulacak bir enfeksiyonda, immün sistem anında cevap verebilir. Eğer canlı işgalcilerin hemaglutinin proteini, aşı ile verilen öldürülmüş virüslerin hemaglutinin proteinine yeterince benzer ise immün sistem anında cevap verebilir. Buradaki problem, büyük miktarlarda aşı hazırlanmasının aylar almasıdır. Aşı üreticilerinin, grip sezonunun başlamasından çok daha önce üretime başlamaları gerekmektedir. Bunun anlamı, bu merkezlerdeki bilimsel danışmanların, şu anda mevcut grip suşlarından hangilerinin gelecek dönemki grip salgınına neden olma olasılığının en yüksek olduğunun önceden bilmeye çalışmaları demektir. Böylece, hangi suşları aşıya eklemeleri gerektiğini bilebileceklerdir.

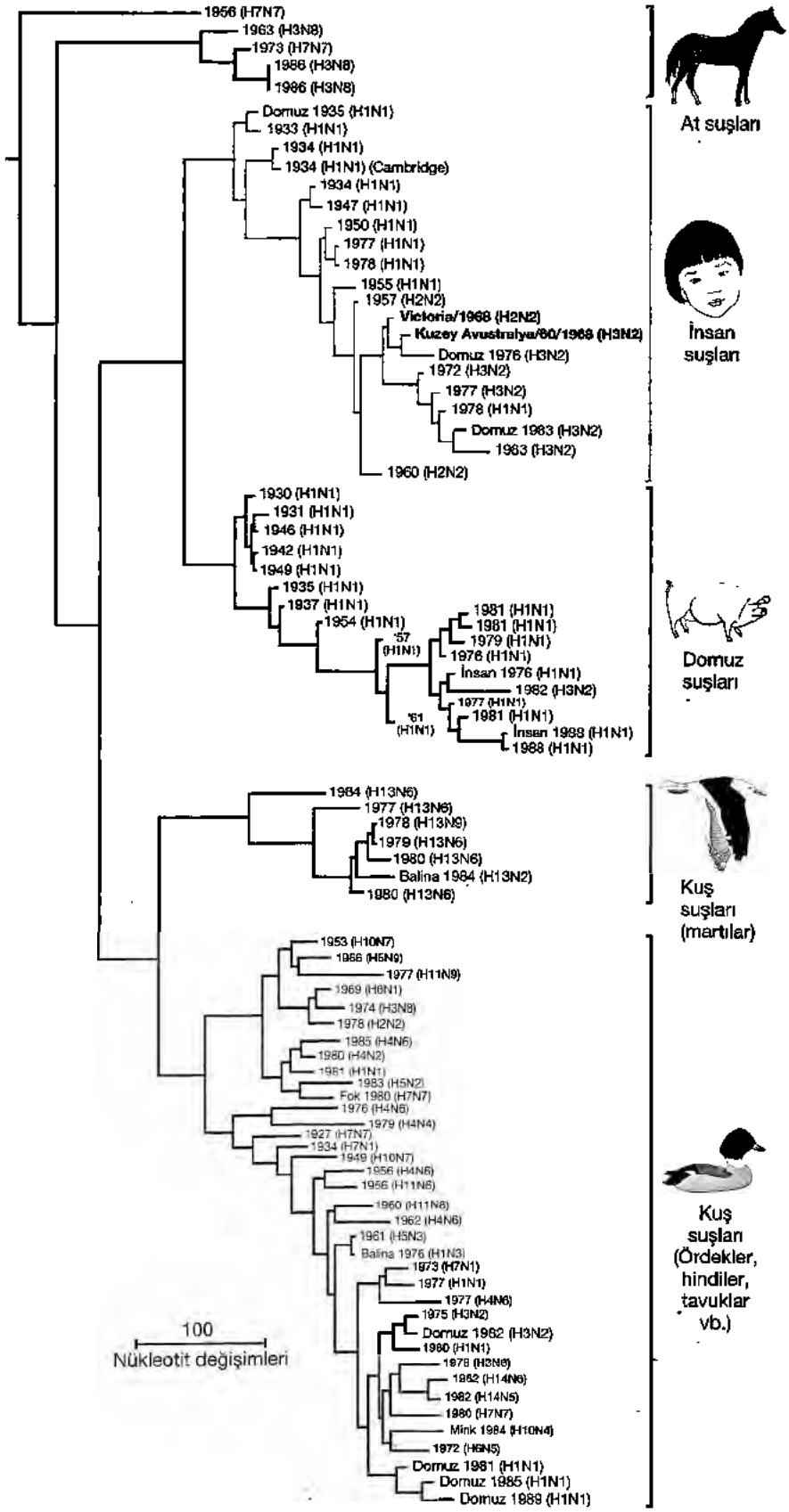
Robin Bush, Catherine Bender ve meslektaşları(1999), şu anda mevcut grip suşlarından hangilerinin nesillerinin gelecekte hayatta kalma olasılığının en yüksek olduğunu önceden bilmenin bir yolunu geliştirdiler. Çıkarımlarına göre, o anda hayatta kalan, büyük bir olasılıkla pozitif seçilim baskısı altında olduğu bilinen 18 kodonda en fazla mutasyon taşıyan suş olacaktır. Buna göre, araştırmacılar, geçen 11 grip sezonunun 9'unu doğru bir şekilde 'bilmişler' ve her bir sezonun suşu hayatta kalanların biri olmuş iken diğerleri yok olmuştur. Bush, Bender ve meslektaşları, bu sezondaki grip suşlarının hangisinin gelecek sezondaki soy hatlarının atasını oluşturacağını öngörmenin, bu sezondaki hangi suşun, eğer bunlardan biriyse, gelecek sezondaki grip salgınından sorumlu olacağını tahmin etmekle aynı şey olmadığına dikkat çekmektedir. Her şeye rağmen, Bush, Bender ve meslektaşları tarafından bulunan bu önceden bilme tekniği hali hazırda kullanılmakta olan tahmin etme metotlarına değerli bir katkıdır.

Pandemik Grip Suşlarının Kökeni

Yeni hemaglutinin genine sahip grip virüslerinin seçilim avantajına sahip görünmeleri gerçeği, bir suşun küresel epidemi yaratma yeteneğini nasıl kazanabileceğinin mekanizması hakkında fikir vermektedir. Eğer bir grip suşu herhangi bir şekilde sahip olduğu hemaglutininin yapısını temelli değiştirirse ve bu oluşan protein insan immün sisteminin daha önce karşılaştığı tüm hemaglutininlerden farklı ise, bu suş tüm dünyaya yayılabilir ve potansiyel olarak yaşayan herkesi enfekte edebilir.

Bir grip suşu sahip olduğu hemaglutininin yapısını nasıl temelli değiştir? Influenza genomunun organizasyonu böyle bir yola işaret etmektedir (Şekil 19.3). Virüs genomunun 8 RNA iplikçiğinden oluştuğunu ve toplam 10 geni kodladığını hatırlayalım. Eğer iki farklı grip suşu aynı anda bir konağı enfekte ederse, genomları yeniden düzenlenebilir. Yani, yeni virionlar oluşurken, RNA iplikçiklerinin bazıları Suş 1'den, diğerleride Suş 2'den gelebilir. Örneğin, Suş 1, Suş 2'nin hemaglutinin genini taşıyan döller verebilir.

Şekil 19.5'deki filogeni, grip suşlarının gerçekten de gen değişiminde bulunduklarının kanıtını sunmaktadır. Owen Gorman ve meslektaşları (1991) tarafından

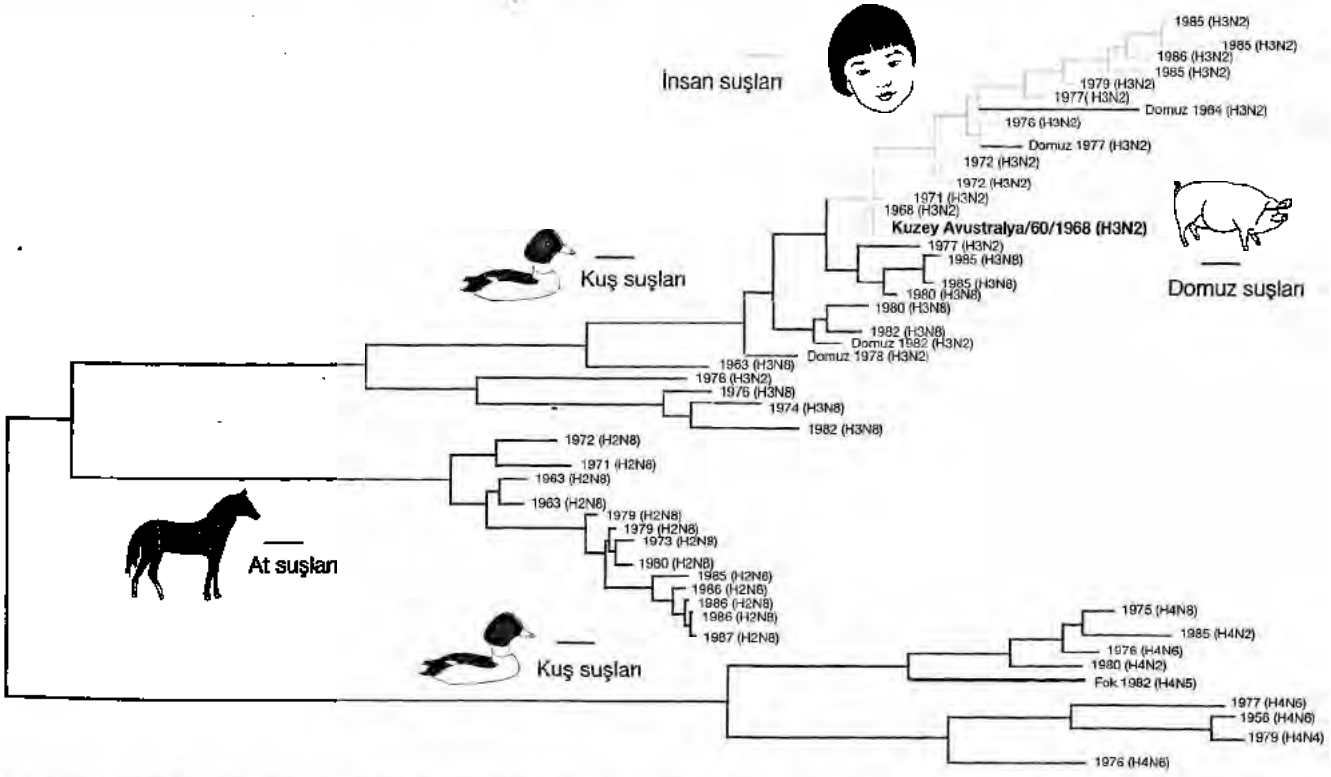


Şekil 19.5 Nükleoprotein geni temel alınarak oluşturulan grip virüsleri filogenisi Her bir virüs suşu izole edildiği konak türlere, yıla ve taşıdığı hemaglutinin ve nöraminidaza işaret etmektedir. Gorman vd. (1991)'den tekrar çizilmiştir. American Society for Microbiology'nin izni ile basılmıştır.

oluşturulan bu filogeni influenza nükleoprotein genlerinin nükleotit dizilerini temel almaktadır. Konak özgüllüğünden en fazla sorumlu viral proteinin nükleoprotein olduğu düşünülmektedir. Bundan dolayı, bir suşun nükleoprotein yapısı, hem bu suşun konaklarının belli türlerini enfekte etmelerini sağlamakta ve hemde suşu bu konak türleri ile sınırlamaktadır. Böylece nükleoprotein genini temel alan filogeniler suş geçmişinin güvenilir işaretleridir. İlk önce, nükleoprotein filogenisinin birçok farklı kladı olduğuna dikkat ediniz: biri genelde insanları enfekte eden, diğeri genellikle domuzları enfekte eden, iki tanesi de genellikle kuşları enfekte eden ve bunun gibi.

Şimdi de dal uçlarına ve etiketlerine bakalım. Etiketler, her bir suşun izole edildiği türü, hangi yıl izole edildiklerini ve hangi alt gruba ait olduklarını göstermektedir. Örneğin, alt grup H3N2, 'hemaglutinin-3, nöraminidaz-2' demektir. Nöraminidaz hemaglutinin gibi, bir kapsit proteinidir. Numaralar, konak antikorların bu proteinleri tanıma yeteneklerine göre tanımlanmış olan hemaglutinin veya nöraminidaz gruplarına karşılık gelmektedir. Amacımız için en önemli nokta, her bir hemaglutinin grubunun bir klad oluşturmasıdır. Tüm H1'ler, herhangi bir H2, H3 veya H4 göre, bir birlerine daha yakın akrabadırlar. Aynı durum nöraminidaz için de geçerlidir. Koyu harflerle gösterilen şu insan suşlarını bulalım: İnsan/Victoria/1968 (H2N2) ve İnsan/Kuzey Avustralya/60-1968 (H3N2). Bu iki suş çok yakın akraba nükleoproteinlere sahiptir. Bu suşların nöraminadazları yakın ancak hemaglutininleri uzak akrabadır. Bu nasıl mümkün olabilir? En basit açıklama mümkündür, çünkü grip suşları genlerini değiş tokuş edebilirler. Filogeninin incelenmesi daha birçok örneği ortaya çıkaracaktır.

1968 pandemisi öncesinde, insan grip virüsleri asla H3 taşımadı. Bu bize, dünya üzerinde çok sayıda insanı enfekte eden 1968 gribinin insan suşu olmayan bir suştan H3'ün kazanılması ile meydana geldiğini göstermektedir. H3 geninin kaynağı neydi? Şekil 19.6, W.J. Bean ve meslektaşları tarafından, H4 dışgrup alınarak, insan ve



Şekil 19.6 Grip virüsleri hemaglutinin genlerinin bir filogenisi Her bir virüs suşu izole edildiği konak türüne, yıla ve taşıdığı hemaglutinin ve nöraminadaza işaret etmektedir. Bean vd. (1991)'den tekrar çizilmiştir. American Society for Microbiology'nin izni ile basılmıştır.

insan kaynaklı olmayan H3 genleriyle oluşturulan filogeniyi göstermektedir. İnsan H3 genleri, insan kladının tabanına yakın bulunan Kuzey Avustralya/60-1968 H3 ile birlikte kuş H3'lerin içinden dallanır. Açıkça, 1968 insan pandemik grip suşu H3 genini kuşlardan kazanmıştır.

Bir insan grip suşu H3 genini bir kuş suşundan nasıl kazanır? Nükleoprotein filogenisine tekrar bakalım (Şekil 19.5). Nükleoprotein filogenisi, insan grip suşlarının bazen domuzları (örneğin, Domuz 1976, Hong Kong'tan izole edilmiş), kuş suşlarının bazen domuzları (Domuz 1982, bu da Hong Kong'tan izole) ve domuz suşlarının da bazen insanları enfekte edebildiklerini (İnsan 1976, New Jersey'den) göstermektedir. Grip pandemilerinin başlaması ile ilgili grip araştırmacıları arasında önemli hipotezlerden biride; insan ve kuş suşlarının aynı anda domuzları enfekte etmeleri, gen alış verişinde bulunmaları ve daha sonrada domuzlardan insanlara geçmeleri şeklindedir (Webster vd. 1992). Uluslar arası bir araştırma gurubu domuz, kuş ve insanlar arasında dolaşan grip suşlarını sürekli kontrol etmektedir. Bu araştırmacıların amacı, yeni bir pandemi suşunu yeterince önceden ortaya çıkararak, çok miktarda aşı üretimi ve dağıtımı için gerekli zamanı sağlamaktır. Bu grip kontrol araştırmacıları, özellikle rekombinant suşlar ve türlerden türlere geçen suşlar üzerine çalışmalarını yoğunlaştırmışlardır.

Genetik rekombinasyonlar, grip suşlarının yeni kapsit proteinleri edinmesini sağlar. Bir grip suşunun küresel epidemiye neden olmasını sağlayan faktörlerden birinin yeni bir kapsit proteininin kazanılması olduğu düşünülmektedir.

19.2 Evrimleşen Patojenler: Antibiyotik Dirençliliği

Antibiyotikler bakterileri öldüren kimyasallardır. Hasta insanlar için antibiyotikler hayat kurtarıcı ilaçlardır. Bakteri populasyonları için ise antibiyotikler seçilimin güçlü ajanlarıdır. Bir bakteri populasyonuna uygulandığı zaman, antibiyotikler dirençli bireyleri (ilaçları tolere edebilenleri) hassas bireylerden (tolere edemeyenlerden) hızla ayırır. Evrimsel bakış açısı, antibiyotiklerin akılcı kullanılması gerektiğini söylemektedir. Aksi taktirde bu mucizevi ilaçlar kendi etkinliklerini zayıflatabilir.

Düzinelerce antibiyotik ve bir o kadar da bakterilere dirençlilik kazandıran moleküler mekanizma vardır (daha geniş bilgi için bkz. Baquero ve Blazquez 1997). Bu dirençlilik mekanizmalarından bazıları fonksiyon kaybı şeklindedir. Tüberküloz patojeni olan *Mycobacterium tuberculosis*'in izoniazide göstermiş olduğu dirençlilik buna bir örnektir. İzoniazid, hücre duvarı bileşenlerinin üretimine karışarak bakteriyi zehirler (Rattan vd. 1998). Ancak bunu yapabilmesi için, izoniazidin bakteriyel bir enzim tarafından biyolojik olarak aktif olan formuna dönüştürülmesi gerekmektedir. Dönüşüm, *KatG* adlı geninin kodladığı katalaz/peroksidaz enzimi tarafından gerçekleştirilir. Katalaz/peroksidaz enzim aktivitesini azaltan veya yok eden *KatG* genindeki bir mutasyon bakterinin tolerans kazanmasını sağlar veya isoniazidin etkilerine bağışık hale getirir.

Dirençliliğin diğer mekanizmaları ise fonksiyon kazanımı şeklindedir. Plasmidler ve transpozonlar gibi, birçok kromozomal olmayan bakteriyel elementler bir veya birden fazla antibiyotiğe dirençlilik sağlayan genleri taşırlar. Örneğin, *E. coli*'de bulunan *Tn3* plasmid, *bla* adında bir gen taşır. Bu gen, ampisilin antibiyotiğini parçalayan, β-laktamaz enzimini kodlar.

Antibiyotiklerin Dirençli Bakterileri Seçtiğine Dair Kanıtlar

Antibiyotiklerin dirençli bakterilerin seçilimi teşvik ettiğine dair kanıtlar çeşitli çalışmalardan gelmektedir. Hasta bireylerdeki bakteriyel evrim çalışmaları en küçük ölçekli olanlardır. William Bishai ve meslektaşları (1996), tüberkülozlu bir AIDS hasta-

sını izlediler. Araştırmacılar, başlangıçta, hastanın tüberkülozlu olduğunu tespit ettikleri zaman, hastanın akciğerinden bakteriyi kültüre aldılar ve rifampin de dahil birçok farklı antibiyotiğe karşı hassas olduğunu buldular. Onlar ve diğer doktorlar hastayı rifampin ve birkaç diğer ilacın kombinasyonu ile tedavi ettiler. Hasta tedaviye çok iyi cevap verdi ve hatta bir noktada araştırmacılar hastanın akciğerinden tüberküloz bakterisini üretmeyi başaramadılar. Fakat, kısa bir süre sonra hasta yeniden hastalandı ve öldü. Ölümünden sonra, araştırmacılar tüberküloz bakterisinin hastanın akciğerinde tekrar baş gösterdiğini gördüler. Bu bakteriyi antibiyotik dirençlilik testine tabi tuttular. Bakteri birçok antibiyotiğe hala hassastı, ancak rifampine dirençliydi. Dirençli bakterilerin bazılarının *rpoB* geninin nükleotit dizisini ortaya çıkardılar. Bu gende, rifampine dirençlilik sağladığı bilinen bir nokta mutasyon buldular.

Birçok kanıt seti antibiyotiklerin dirençli bakteriler lehine seçilim yaptığı ve bu bakteri populasyonlarının da buna cevap olarak hızla evrimleştiğini göstermektedir.

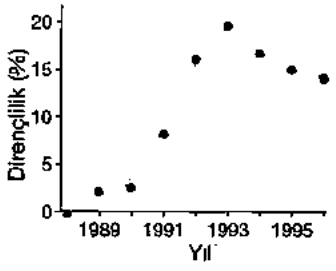
Rifampin dirençli suş, hastanın akciğerinde mi evrimleşti, yoksa hasta dirençli yeni bir suş ile enfekte mi olmuştu? Araştırmacılar, hastalığın başında hastadan alınan rifampine hassas suşun ve otopsi sonuçunda alınan rifampine dirençli suşun genetik haritasını çıkardılar. Her iki suşun genetik haritası, *rpoB* nokta mutasyonu hariç, birbirinin aynısıydı. Araştırmacılar, aynı şehirde ve aynı zamanda yaşayan hastalardan alınan 100'den fazla bakteri suşunu da incelediler. Yalnızca iki bakteri suşunun genetik haritası hastayı öldüren suşunki ile uyuşmaktaydı ve ikisi de rifampine dirençli değildi. Bu sonuçların en basit açıklaması ise; *rpoB* mutasyonunun hastanın akciğerinde yaşayan bakterilerde oluştuğu ve sonunda rifampin tedavisinin zorladığı seçilim sonucu yüksek frekansa ulaştığıdır.

Araştırmacılar daha büyük ölçekli araştırmalarını, hastalığı yeni ortaya konmuş ve daha önce antibiyotikle tedavi edilmemiş hastalar ile antibiyotik tedavisi görmüş ama yeniden hastalanmış hastalardaki hassas ve dirençli bakteri suşlarının görülme oranını karşılaştırabilirler. Eğer antibiyotikler ilaç dirençliliği lehine seçilim yapıyorsa, hastalığın tekrar oluştuğu hastalarda antibiyotiğe dirençli bakterilerin oranı daha fazla olmalıdır. Alan Bloch ve meslektaşları (1994), Hastalık Kontrol Merkezlerince tüberküloz hastalarında yapılan araştırmaların sonuçlarını rapor ettiler. Bakterilerin izoniazid hassasiyetinin sonuçları aşağıdaki gibidir:

	Yeni hastalar	Hastalığı tekrar edenler
Dirençli bakterilerin sayısı	243	41
Hassas bakterilerin sayısı	2728	150
Dirençli %	8,2%	21,5%

Bu sayılar hastalardaki bakteri populasyonlarının tedaviye cevap olarak evrimleştiği düşüncesiyle uyuşmaktadır.

Son olarak, en geniş ölçekli çalışmalarda ise araştırmacılar, dirençli bakterilere sahip hastaların oranı ile toplumun antibiyotik kullanımı arasındaki ilişkiyi araştırabilirler. Eğer antibiyotikler dirençlilik lehine seçilimi teşvik ediyorlarsa, dirençliliğin seviyesi antibiyotik tüketimini ortaya koyabilir. D.J. Austin ve meslektaşları (1999), İzlandalı çocuklardaki *Pneumococcus* bakterilerinin penisilin dirençliliği verilerini grafik haline getirdi (Şekil 19.7). Penisiline dirençli bakterilere sahip çocukların oranı 1980'lerin sonlarında ve 1990'ların başlarında müthiş artış göstermişti. Bunun sonucunda, İzlanda Halk Sağlığı yetkilileri penisilin kullanımı azaltmak için bir kampanya başlattılar. 1992 ve 1995 yılları arasında, çocuk başına penisilin tüketimi yaklaşık %13 azaldı. Penisilin direnci 1993'te %20'in hemen altında zirveye ulaştı, daha sonra 1996'da %15'in altına düştü. Yine bu veriler de, bakteri populasyonlarının antibiyotik seçilim baskısına cevap olarak evrimleştiğini söyleyen hipotezle uyuşmaktadır.



Şekil 19.7 İzlandalı çocuklarda zamana bağlı *Pneumococcus* bakterilerinin penisilin dirençlilik sıklığı Halk sağlığı uzmanları penisilin kullanımını azaltmak için bir kampanya başlattıklarında, dirençli suşların görülme oranı azaldı. Austin vd. (1999) tekrar çizilmiştir. © 1999, National Academy of Science, USA.

Dirençliliğin Bakterilere Maliyetinin Hesaplanması

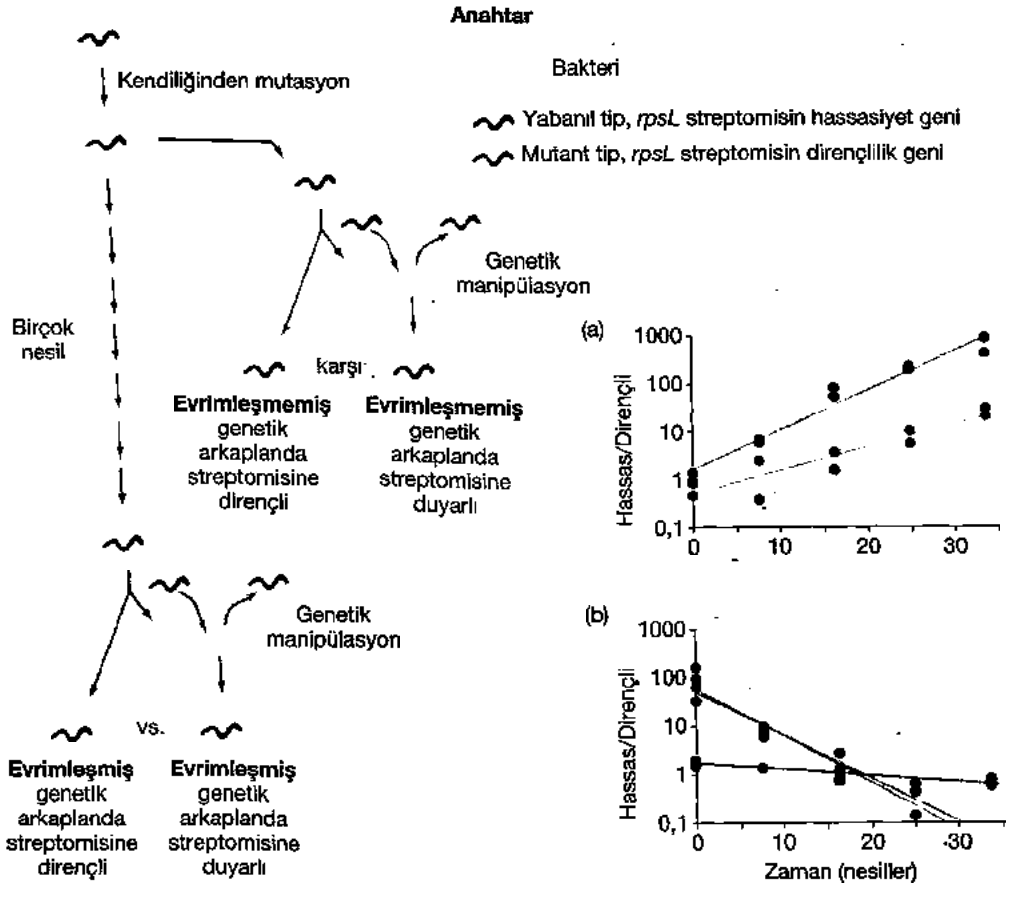
Muhtamelen, İzlanda'da penisiline dirençlilik, penisilin dirençliliğinin bakterilere bir maliyeti olması nedeniyle penisilin kullanımındaki azalma ile birlikte düştü. Eğer dirençliliğin bir bedeli varsa, antibiyotik yokluğunda, hassas bakteriler daha yüksek uyum gücüne sahip olacaklardır.

Dirençlilik maliyetlerinin genellikle yaygın olduğu varsayılmaktadır. Eğer antibiyotiğe direnç fonksiyon kaybı ile oluşuyorsa, fonksiyon kaybı kendi başına dirençliliğin bedellerini artırabilir. Eğer antibiyotiğe direnç fonksiyon kazanımı ile oluşuyorsa, yeni genlerin ve ilişkili proteinlerin korunmasının ortaya çıkarmış olduğu harcamalar dirençliliğin maliyetlerini artırabilir.

Antibiyotiğe dirençliliğin bakteriye maliyetli olması halk sağlığı için güzel bir haber olabilir. Eğer bir antibiyotik kendine dirençli birçok bakterinin bulunmasından dolayı etkinliğini kaybetmeye başlarsa, doktorlar ve hastalar ortak bir karara vararak, bakteri populasyonlarının, hassas bakteri suşlarının baskın oldukları eski haline evrimleşinceye kadar kadar bu antibiyotiğin kullanımını geçici olarak durdurabilirler.

Antibiyotik dirençliliğinin genellikle bakterilere bir maliyeti olduğu kabul edilir, ama uzun dönemde dirençliliğin maliyeti doğal seçilim yolu ile ortadan kaldırılabilir.

Dirençliliğin gerçekten de tipik bir maliyeti olmakla beraber bu maliyet her zaman kalıcı olmayabilir. Bakteri genomunun başka yerlerindeki ek mutasyonlar, antibiyotik dirençliliğinin getirmiş olduğu yükü, antibiyotik yokluğunda bile dirençli bakterileri uyum gücü bakımından hassas bakterilerle eşit kılarak karşılayabilir. Stephanie Schrag ve meslektaşları (1997), telafi edici mutasyonların *E. coli*'de streptomisin dirençliliği maliyetini azaltabilme olasılığını araştırdılar. Deney düzenekleri ve sonuçlar Şekil 19.8'de verilmiştir.



Şekil 19.8 Kısa ve uzun dönemde antibiyotik dirençliliğinin bakterilere maliyetinin ortaya konması Açıklama için metine bakınız. Dağılım grafikleri Schrag vd. (1997), Şekil 1'den. © 1997, The Royal Society.

Schrag ve meslektaşları, streptomisine hassas *E. coli* populasyonları ile başlayıp, yeni streptomisin dirençli mutantları taradılar. Streptomisin, *rpsL* geninin kodladığı bir ribozomal proteine bağlanarak protein sentezini engeller. *rpsL* geninde meydana gelen nokta mutasyonlar bakterileri streptomisine dirençli kılar. Bir deney setinde araştırmacılar, streptomisine dirençli suşları, aynı suşların mutant *rspL* geninin yabanıl tip ile değiştirilmesi sonucu hassas hale getirilmiş suşları ile rekabete tabi tuttular. Eğer streptomisine direnç bir maliyet getiriyorsa, en azından kısa dönemde, bu karıştırılmış kültürde streptomisine hassas suşların frekansı zamana bağlı olarak artmalıdır. Olan tam da buydu (Şekil 19.8, grafik a).

İkinci bir deney setinde, Schrag ve meslektaşları, streptomisine dirençli suşları laboratuvarda birçok nesil evrimleşmeye bıraktılar. Daha sonra araştırmacılar, streptomisine dirençli suşları, aynı suşların genetik işlemle hassas hale getirilmiş suşları ile tekrar rekabete tabi tuttular. Dirençli suşların evrimleşmesine izin verilirken, eğer telafi edici mutasyonlar meydana gelmiş ve sabitlenmişse, karışık kültürlerde streptomisine hassas suşların frekansında zamana bağlı bir artış olmamalıdır. Gerçekte, sonuç beklenildiğinden daha şaşırtıcıydı: streptomisine hassas suşların frekansı zamanla azaldı (Şekil 19.8 grafik b). Schrag ve meslektaşları, telafi edici evrimin yalnızca streptomisine dirençlilik maliyetini düşürmekle kalmayıp, aynı zamanda çok lokuslu genotip veya genetik arkaplan yaratarak, *rspL* dirençlilik alelinin hassas alele göre bir uyum gücü avantajı kazandığı sonucuna vardılar.

Akılcı Antibiyotik Kullanımı

Eğer Schrag vd.'nin sonuçları geneli yansıtıyorsa, basitçe bir antibiyotiğin kullanımını bakteri populasyonları eski hassasiyetine evrimleşinceye kadar kaldırmak, antibiyotiğin tıbbi etkinliğini geri kazanabilmesi için garanti değildir. Antibiyotiklerin etkinliklerinin devamlılığını istiyorsak, bunları hastanın yaşamı tehlike altında olduğu zaman kullanmalıyız ve buda bakteri populasyonlarında direncin evrimleşmesini önlemek için en iyi seçeneğimiz gibi gözükmektedir.

Bakteriyolog Stuart Levy (1998) antibiyotik dirençliliğini sınırlamak için izlenecek yolları önermektedir. Bu rehber, en başta insanların bakteri enfeksiyonları kapmalarını önlemeyi, daha sonra potansiyel patojenik fırsatçı bakterilerde dirençlilik seçilimini sağlayabilecek gereksiz antibiyotik kullanımını kısıtlamayı, ve antibiyotiklerin *kullanıldıkları* zaman, hedef bakteri populasyonlarının direçlilik evrimleşmeden önce ortadan kaldırıldığına emin olmayı önermektedir. Levy'in önerilerinden bazıları şunlardır:

Antibiyotiğe dirençli bakterilere karşı en iyi savunma, bakteri populasyonlarında dirençliliğin evrimleşmesini önlemektir.

- Besinlerle bulaşan bakterilerin alımını önlemek için, tüketiciler meyve ve sebzeleri yıkamalı, pişirilmemiş yumurtalı ürünlerden ve az pişmiş yumurta ve etten uzak durmalıdırlar.
- Tüketiciler, antibakteriyal sabunları ve temizleyicileri yalnızca immün sistemi zayıf hastaları enfeksiyondan korumak için kullanmalıdırlar.
- Hastalar viral enfeksiyonlar için, grip ve soğuk algınlığı gibi, antibiyotik talebinde bulunmamalıdırlar.
- Hastalar antibiyotik aldıklarında, tedavi için gerekli olanın tamamını kullanmalıdır. Bir enfeksiyon için verilen antibiyotiği asla saklamamalı ve bunları diğer bir enfeksiyon için kullanmamalıdır.
- Hastadan hastaya enfeksiyonu yaymamak için, doktorlar bir hastadan diğerine ellerini temizce yıkamalıdırlar.
- Hastalar istese bile, doktorlar asla gereksiz antibiyotik yazmamalıdır.
- Doktorlar antibiyotik yazdıklarında, mümkün olan en dar bakteri grubunu hedef alan ilaçları kullanmalıdırlar.

- Doktorlar birkaç ilaca dirençli bakterilerle enfekte olmuş hastaların bu bakterileri yayma riskini azaltmak için, bu hastaları izole etmelidirler.

19.3 Evrimleşen Patojenler: Virülans

Virülans, patojen populasyonlarının evrimleşmesi hakkında işleyeceğimiz en son konudur. Virülans, bir enfeksiyon süresince patojen tarafından konağa verilen zarardır. İnsan patojenlerinin virülansında büyük farklılıklar vardır. Kolera ve çiçek hastalığı gibi bazı patojenler, çoğunlukla öldürücüdür; uçuk (herpes) virüsleri ve soğuk algınlığı gibi diğerleri, hiçbir semptom oluşturmayabilir. Virülansı araştıran evrim çalışan biyologlar bu farklılığı açıklamaya çalışırlar.

Virülans Nasıl Evrimleşir

Virülansın evrimini açıklayan üç genel model vardır (Bull 1994, Ewald 1994, Levin 1996):

Parazitin konağına verdiği zarar olan virülans evrimleşebilen bir özelliktir.

1. **Raslantısal evrim hipotezi.** İnsanlardaki çoğu patojenlerin virülansı, seçilimin kendi hedefi olmayabilir. Bunun yerine, daha çok diğer özellikler üzerine seçilimin kazasal bir yan ürünü olabilir. Örneğin, tetanoza bir toprak bakterisi olan *Clostridium tetani* neden olur. Tetanoz bakterileri kendilerini bir insan yarasında buldukları zaman gelişebilir ve çoğalabilirler. Aynı zamanda güçlü bir nörotoksin üreterek, tetanoz enfeksiyonlarını oldukça öldürücü hale getirirler. Ancak, tetanoz bakterileri normalde insanlarda yaşamazlar ve insanlar tarafından aktarılmazlar. Bu bakterilerin tetanoz toksini üretme yetenekleri, insan konakları içindeki seçilim sonucu değil, muhtamelen bu bakterilerin topraktaki normal yaşantıları sırasındaki seçilimin sonucudur.
2. **İleriyi görmeyen evrim hipotezi.** Patojenler, bir konaktan diğer bir konağa geçme şansına sahip olmadan önce, her bir konakta doğal seçilimle birçok nesil boyunca evrimleşebilir. Bunun bir sonucu olarak, patojen suşların konak içi uyum gücünü artıran özellikler, patojenlerin yeni konaklara aktarılmalarında zararlı olsalar bile yüksek frekanslara ulaşabilirler. Poliovirüs, bunlara bir örnek oluşturabilir. Normalde, poliovirüsler sadece sindirim sisteminin yüzeyinde bulunan hücreleri enfekte ederler, semptom oluşturmazlar ve dışkı ile yeni konaklara aktarılırlar. Fakat, nadiren, poliovirionlar sinir sistemi hücrelerini işgal ederler. Poliovirüsün sinir sistemini işgal etme yeteneği kazanması, büyük bir olasılıkla, virüsün konak-içi uyum gücünü artırır. Çünkü bunu yapabilen virionlar arasında daha az tür içi rekabet olacaktır. Fakat, sinir sisteminde yaşayan virionların hiçbir zaman yeni bir konağa aktarılma şansı yoktur.
3. **Uzlaşı hipotezi.** Biyologlar, geleneksel olarak, tüm patojen populasyonların sürekli virülans azalması yönünde evrimleşeceğine inandılar. Böyle düşünülmesinin nedeni ise, konağa zarar vermenin eninde sonunda konakta yaşayan patojenin zararına olacağındandır. Bu geleneksel düşünce safçaydı. Bölüm 11'deki yaşlanmanın evrimi hakkındaki tartışmayı hatırlayalım. Bu bölümde, taşıyıcılarının ölümünü hızlandıran genlerin frekansının, eğer bu genler aynı zamanda taşıyıcılarının erken yaşlarında üreyebilme başarılarını yeterli ölçüde artırabiliyorsa, her şeye rağmen artabileceği sonucuna varmıştık. Genlerdeki bu olay, patojenlerde de gerçekleşebilir. Bir virülant suş, eğer konağını öldürme sürecinde aktarılma şansını yeterince artırabiliyorsa, bu virülant suşun frekansı toplam patojen populasyonunda artış gösterebilir. Doğal seçilim, konaklarına zarar vermenin yararları ve zararları arasındaki optimum dengeyi kuran patojenleri teşvik edecektir.

Burada odaklanacağımız hipotez uzlaşı hipotezidir. Uzlaşı hipotezinin anahtar varsayımı, bir patojenin bir konak içinde konağına bazı zararlar vermeden üreyemeyecek olmasıdır. Patojenin ürettiği her döl, konaktan çalınan enerji ve besinlerle oluşturulur. Buna ek olarak, patojen konağın detoksifike etmek ve uzaklaştırmak zorunda olduğu metabolik artıklar üretir. Bunlardan dolayıdır ki, konak patojene karşı, maliyeti yüksek bir çaba olan immün cevabı oluşturur, ancak, bu patojenden daha çok konak için faydalıdır.

Uzlaşı hipotezine göre, seçilim, konakları içinde daha hızlı çoğalan parazitleri, konaklarına çok ciddi zararlar verip aktarılma olasılığını düşürünceye kadar teşvik eder.

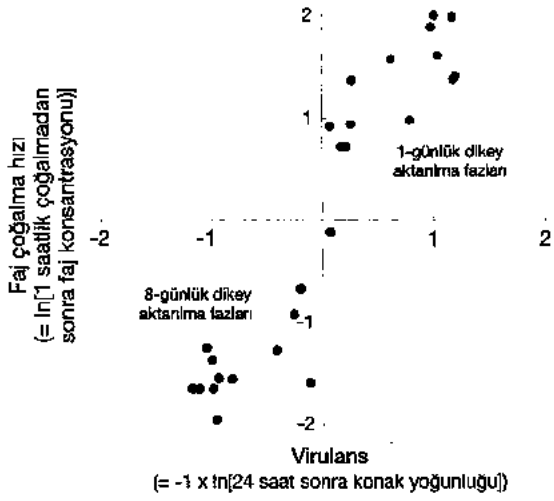
Diğer her şeyin eşit olduğu durumda, daha yüksek konak-içi çoğalma hızına sahip patojenler, yeni konaklara daha yüksek oranlarda aktarılmalıdırlar. Fakat diğer her şey sadece bir noktaya kadar eşittir. Konak içinde hızlı çoğalma zorunlu olarak konağa daha şiddetli zarar verme demek olduğundan, patojenin giderek *daha* hızlı çoğalması olasıdır. Daha hızlı çoğalma ise, konağını ciddi şekilde zayıflatmak ve yeni konaklara aktarılma oranını azaltmak demektir.

Sharon Messenger, Ian Molineux ve James Bull (1999), uzlaşı hipotezini, *E. coli* bakterisini bir konak ve bir virüs olan f1 bakteriyofajını patojen olarak kullanarak sınadılar. Faj f1 *E. coli*'de uzun süreli öldürücü olmayan bir enfeksiyon oluşturur. Faj, bakteriyi işgal eder ve içinde bir plasmid olarak yaşar. Plasmid, protein filamentleri ile sarılmış faj kromozomları halindeki yeni faj kopyalarınının konak hücre tarafından üretilerek salınması için konak hücrenin mekanizmasını harekete geçirir. Yeni faj üretimi, konak bakterinin büyüme oranını yaklaşık 1/3 yavaşlatır. Ancak, konak bakteri bölündüğünde, f1 fajının kopyaları tipik olarak her iki yavru hücre ile birlikte gider. Bundan dolayı, f1 fajının iki aktarılma şekli vardır: Konak hücre bölündüğü zaman, bir konaktan sonraki nesile dikey aktarılma ile ve bir konaktan salınmış virionların yeni konakları işgal ettikleri yatay aktarılma ile.

Messenger ve meslektaşları, elde ettikleri f1 fajı kültürlerini bu aktarılma yollarından birini kullanmaya zorladılar. Dikey aktarılma fazında, araştırmacılar, salınan virionların yeni bakteri hücrelerini enfekte etmesini önlediler. Fajların tek yayılma yolu, konak hücrelerin çoğalmasıydı. Yatay aktarılma fazında ise, araştırmacılar, salınmış virionları toplayıp enfekte olmamış konak bakteri kültürlerine eklediler. Bu fajlar için ise tek yayılma yolu salınma idi.

Araştırmacılar her iki kültürü 24 gün sürdürdüler. Kültür setlerinden biri, bir günlük dikey aktarılma fazlarını, kısa yatay aktarılma fazlarının izlemesi şeklinde düzenlendi. Diğer kültür setinde ise, sekiz günlük uzun dikey aktarılma fazlarını kısa yatay aktarılma fazları izledi. Araştırmacılar, 24 günün sonunda, fajın virülasını ve üreme hızını ölçtüler. Daha yavaş konak çoğalma hızları daha virülant virüslere işaret ettiğinden, virülansı enfekte konakların büyüme hızı olarak ölçtüler. Daha yüksek salınım hızı da daha hızlı faj çoğalması demek olduğundan, faj çoğalma hızını, enfekte konaklardan virion salınımı oranı olarak ölçtüler.

Messenger ve meslektaşları iki öngörüde bulundular. İlk olarak kültürlerinde faj virülansı ile faj çoğalma hızları arasında bir korelasyon bulunacağını öngördüler. Diğer bir deyişle, konaklarını daha fazla faj çoğaltmak ve salmak için yönlendiren fajlar, konaklarının büyüme hızlarını daha şiddetli biçimde yavaşlatacaklardır. İkinci olarak, sekiz gün dikey aktarılmaya tabi tutulmuş kültürlerin, bir günlük dikey aktarılmaya tabi tutulmuş kültürlere göre, daha yavaş üreme hızı ve daha düşük virülans evrimleştireceklerini öngördüler. Böyle düşünmelerinin nedeni, dikey aktarılma fazında, doğal seçilimin konak hücrelerin daha hızlı bölünmesini sağlayan viral suşlar yönünde işleyeceği, halbuki yatay aktarılmada seçilimin, konak hücreler-



Şekil 19.9 ***E. coli*'yi enfekte eden bir virüsün, virülansı ve konak-içi çoğalma hızı arasındaki uzlaşı**
Araştırmacıların daha fazla yatay aktarılma olanağı sağladığı virüslerde (kırmızı noktalar), daha az yatay aktarılma olanağı sağladığı virüslere göre (mavi noktalar), daha yüksek virülans ve çoğalma hızı evrimleşti. Messenger vd. (1999)'dan tekrar çizildi. © 1999, The Royal Society.

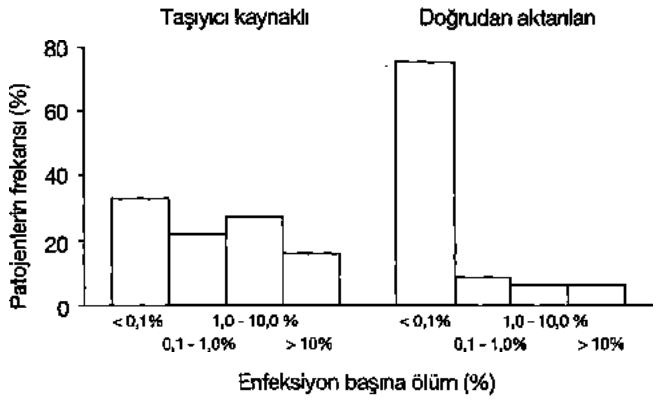
den daha fazla viral kopyaların salınmasını sağlayan viral suşlar lehinde işleyeceği şeklindedir. Sekiz gün kültürleri konaklarının bölünmesine izin verme bağlamında daha fazla seçilime maruz kalırken, virion salmayı aktive etmeleri yönünde daha az seçilime maruz kalacak ve böylece daha düşük virülans yönünde evrimleşeceklerdir.

Sonuçlar Şekil 19.9'da görülmektedir. Şekil, 13 tane bir günlük ve 13 tane sekiz günlük kültürün üreme hızlarını ve virülanslarının dağılım grafiğini göstermektedir. Birinci olarak, her iki deneydeki viral çoğalma hızı ile virülans arasındaki güçlü korelasyona dikkat ediniz. Messenger ve meslektaşlarının öngördüğü gibi, konaklarının büyüme hızını en dramatik şekilde yavaşlatan faj suşları, konakları içinde daha hızlı çoğalan suşlardır. İkincisi, sekiz-gün kültürleri, bir-gün kültürlerine göre, daha düşük çoğalma hızlarına ve daha düşük virülansa sahipti. Araştırmacıların da öngördüğü gibi, farklı seçilim modelleri farklı virülans düzeyi lehine işlemektedir. Bu sonuçlar uzlaşı hipotezi ile uyumludur.

İnsan Patojenlerinde Virülans

Paul Ewald (1993,1994), uzlaşı hipotezinin insan patojenlerine nasıl uygulanabileceği üzerine durdu. Bu hipotezi, hastalık aktarım yollarının farklı virulans derecelerinin seçilimin de nasıl etkili olduğunu öngörmek için kullandı. Bölüm 1'de Ewald'ın, eş değişimi sıklığının HIV virülansının seçiliminde nasıl etkili olduğuna dair öngörüsünü tartıştık. Burada Ewald'ın diğer iki öngörüsüyle birlikte, litaratürden topladığı karşılaştırmalı verileri kullanarak öngörülerini sınamasını tartışacağız.

Ewald'ın ilk öngörüsü, soğuk algınlığı ve grip gibi, enfekte bir kişinin enfekte olmayan bir kişi ile doğrudan teması sonucu aktardığı hastalıkların virülansı ile sıtma gibi böcek vektörler aracılığıyla aktarılan diğer hastalıkların virülansı üzerinedir. Ewald doğrudan temas sonucu aktarılan hastalıkların virülant olmayacakları yargısına vardı. Eğer konak, hastalık tarafından halsiz düşürülür, kişi evinde yatar ve enfekte olmamış kişilerle doğrudan temasta bulunamazsa, patojen aktarılma şansını elde edemeyecektir. Diğer yandan, vektör kaynaklı hastalıklar yüksek virülanslı olabilirler. Vektör bir böcek, şiddetli halsizliği olan konaktan patojenleri taşıyabilir ve hatta bu süreç sırasında öldürülme riskini de azaltmış olabilir. Ewald, birçok farklı vektör kaynaklı ve doğrudan temasla aktarılan hastalıklardaki ölüm oranı verilerini topladı. Bu veriler Ewald'ın öngörüsüyle uyuşmaktadır (Şekil 19.10). Doğrudan temasla aktarılan hastalıkların çok büyük bir çoğunluğu %0,1'den daha az ölüm ora-



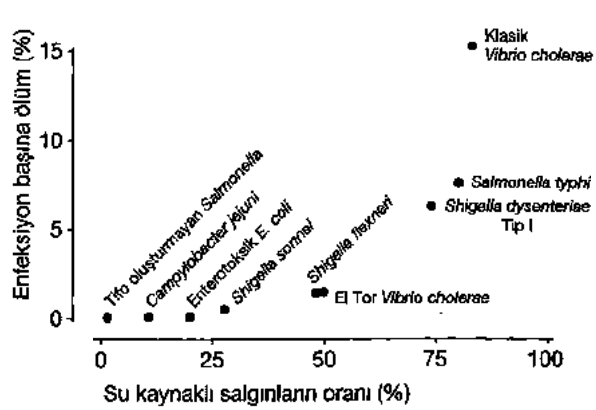
Şekil 19.10 Taşıyıcı kaynaklı hastalıklara karşı doğrudan aktarılan hastalıkların virülansı Böcekler tarafından aktarılan hastalıklar (solda) ortalama olarak daha virülanttır. Ewald (1994)'den. Copyright ©1994 Paul W. Ewald. Oxford University Press Inc.'in izniyle.

nına sahipken, vektör kaynaklı hastalıkların %60'ından fazlasında ölüm oranı %0.1 veya daha yüksektir.

Böcek veya su ile aktarılan insan hastalıkları, doğrudan aktarılan hastalıklardan daha virülant gözükmektedir. Patojenler böcek veya su ile taşınıyorsa, çok zayıf düşürülmüş konak bile hastalığını hala aktarabilir.

Ewald'ın ikinci öngörüsü, sindirim sisteminde enfeksiyon oluşturan ve ishale neden olan bakteriler üzerinedir. Bu bakteriler doğrudan temasla bir insandan diğerine bulaşabildiği gibi, kontamine suyla da bulaşabilmektedir. Ewald, ilk öngörüsündeki vektör böceklerin oynadığı rol gibi, kontamine suyun aynı rolü oynayabileceği çıkarımını yaptı. Bunun nedeni, eğer lağım suyu içme suyuna karışıyorsa, şiddetli halsizliği olan bir konağın bile bakterileri çok uzak yerlerde yaşayan kişilere ulaştırabileceğidir. Ewald, 9 farklı bakteri tarafından oluşturulmuş yaklaşık 1000 salgının verilerini bir araya getirdi. Bu bakterilerin bir kısmında doğrudan temasla yayılma eğilimi yüksekken, diğerlerinde kontamine suyla yayılma eğilimi yüksektir. Her bir bakteri çeşidi için, Ewald, konatamine suya bağlanan salgınları ve yakalananların ölüm oranlarını hesapladı. Kontamine su ile aktarılma sıklıkları daha yüksek hastalıkların, daha virülant olacağı öngörüsünde bulundu. Şekil 19.11'deki grafikte gösterilen veriler, Ewald'ın öngörüsü ile uyuşmaktadır. Bu çalışmadaki dokuz bakterinin en virülantı, 1854 yılında Londra kolera salgınının sorumlusu, su kaynaklı ve öldürücü olan klasik *Vibrio cholerace*'dır.

Virülans evrimi için uzlaşı hipotezi, insan hastalıklarının şiddetini insan davranışının etkileyebileceğine işaret etmektedir. Örneğin, insanlar arıtılmamış lağımı nehirlere boşaltır veya sağlık sektöründe çalışan kişiler bir hastadan diğerine ellerini yıkamazlarsa, yüksek virülanslı insan patojenlerinin seçilimini sağlayabilecek koşulları yaratabilirler. Bunun tam tersi, insanlar içme suyu kaynaklarını temiz tutarlar ve sağlık çalışanları da dikkatsiz vektörler olmaktan kaçınırlarsa, düşük virülanslı insan patojenlerinin seçilimi sağlayabilecek koşulları yaratırlar.



Şekil 19.11 Su kaynaklı aktarılma yönünde eğilimin bir fonksiyonu olarak bağırsak bakterilerinin virülansı Su kaynaklı salgının oranı arttıkça hastalık da daha virülant olmaktadır. Ewald (1991)'den. Cambridge University Press'in izni ile tekrar basılmıştır.

Şimdi dikkatimizi, evrimleşen patojen populasyonlarından, insan sağlığı için önemli evrimleşen populasyonların diğer bir grubuna çevireceğiz: bir insanın vücudundaki insan hücrelerinin populasyonları. İnsan hücre populasyonlarının evrimleştiğini önermek şaşırtıcı gelebilir, çünkü bizler bir insan vücudundaki tüm hücreleri genetiksel olarak özdeş olduğunu düşünmeye alışığız. Fakat, gerçekte, somatik hücrelerde genetik farklılaşma üreten mekanizmalar ve somatik hücre populasyonlarının evrimleşebildiği koşullar vardır.

19.4 Hücrelerin Evrimleşen Populasyonları Olarak Dokular

Bir insanın vücudundaki tüm hücreler ortak bir atadan, yani zigottan, köken almaktadır. Eğer bir dokunun gelişimi sırasında bölünme yeteneğini devam ettirebilen bir hücrede bir mutasyon oluşursa, bu dokuyu kalıtsal genetik varyasyonlara sahip çoğalan hücrelerin bir populasyonu olarak düşünebiliriz. Eğer genetik varyantlardan biri hücre ömrünü artırır veya daha hızlı çoğalmasını sağlarsa, aynı serbest yaşayan organizmalarda olduğu gibi, doku doğal seçilim ile evrimleşecektir.

Bir Hastanın Kendiliğinden İyileşmesi

Rochelle Hirschhorn ve meslektaşları (1996), doku evriminin ciddi genetik bir hastalığı olan bir çocuğun hayatını kurtardığı bir vaka ortaya koydular. Hastalık adenozin deaminaz yetmezliği olarak bilinir. Yirminci kromozom üzerindeki bir lokus tarafından kodlanan adenozin deaminaz (ADA), hücre bakımından sorumlu ve normalde tüm vücut hücrelerinde yapılan bir enzimdir. ADA'nın fonksiyonu pürinleri dönüştürmektir. ADA enzimi olmayan hücrelerde zehirli iki metabolit -deoksiadenozin ve deoksiadenozin üçfosfat- birikir. İnsan vücunda bu zehirlere en hassas hücreler, immün sistem için yaşamsal olan T hücreleri ve B hücreleri de dahil lenfositlerdir (Youssounfian 1996). ADA genlerinin her ikisinde kalıtsal fonksiyon kaybı mutasyonu bulunan kişilerde T hücreleri yoktur ve B hücreleri de ya fonksiyonel değildir veya bulunmamaktadır (Klug ve Cummings 1997). Bunun sonucu, bu insanlar şiddetli kombine immün yetmezliğinden çekerler. Tedavi edilmezlerse, küçük yaşta genellikle fırsatçı patojen enfeksiyonlarından ölürler.

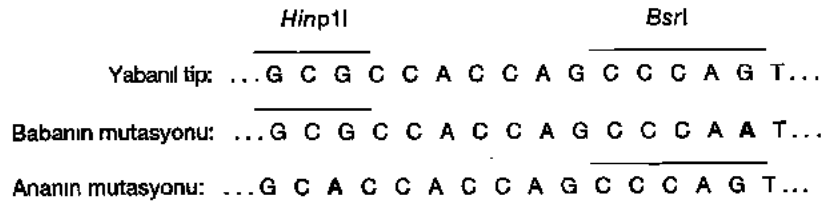
Hirschhorn ve meslektaşlarının çalıştığı çocuğun ana ve babası heterozigot formda ADA fonksiyon kaybı çekinik alellerini taşımaktadır. Çocuğun büyük kardeşlerinden biri fonksiyon kaybı alellerinin her ikisini de almıştı. Bu kardeş hiç ADA üretemedi ve iki yaşında şiddetli kombine immün yetmezliğinden öldü. Çocuğun kendisi de, ana ve babasından her iki mutant aleli almıştı ve beş yaşına kadar şiddetli kombine immün yetmezliğinin karakteristiği olan tekrarlayan bakteriyal ve fungal enfeksiyonlardan çekti. Ancak, çocuk, 5-8 yaşı arasında kendiliğinden ve gizemli bir şekilde iyileşti. Hirschhorn ve meslektaşları makalelerini yayınladıklarında çocuk 12 yaşındaydı ve klinik açıdan dört yıldır sağlıklıydı.

Hirschhorn ve arkadaşları, ana, baba ve çocuğun genetik yapılarını dikkatlice inceledikten sonra çocuğun sağlığına kavuşmasına mantıklı bir açıklama getirebilmişlerdir. Çocuğun ana ve babasının her ikisi de ADA yetmezliği genleri taşıdığı halde, taşıdıkları fonksiyon kaybı alelleri farklıdır. Hirschhorn ve meslektaşları, çocuğun kan hücrelerinin genetik bir mozaik olduğunu ortaya çıkardılar (Kutu 19.1). Babasının mutasyonu, çocuğun tüm periferal lökositlerinde (beyaz kan hücreleri) ve lenfoid B hücrelerinde bulunmaktadır. Anasının mutasyonu çocuğun periferal lökositlerinde mevcut, fakat çoğu B hücrelerinde bulunmamaktadır.

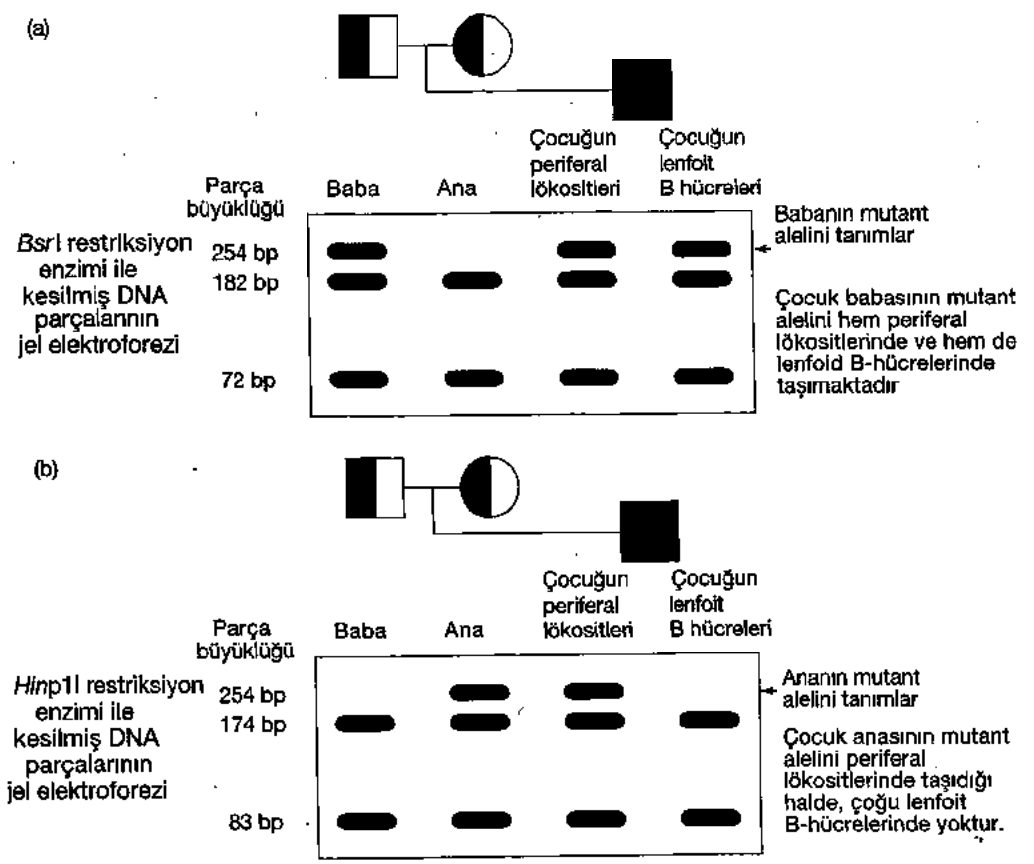
KUTU19.1 Genetik avcılık tıbbi bir sırrı çözüyor

Şekil 19.12, ADA geninin kısa bir DNA parçasının baz dizisini göstermektedir. Ebeveynlerin her ikisi de A bazının G bazı ile değiştiği bir nokta mutasyona sahiptir. Babanın mutasyonu intron/ekzon ayrılma bölgesinde bir nokta mutasyon olup, işlenmiş ADA transkriptinde ekzonun tamamen kaybolmasına neden olur. Ananın nokta mutasyonu, ADA enziminin primer yapısındaki bir amino asitin diğer bir amino asit ile değiştirilmesine neden olmaktadır. Bu mutasyonlara sahip diğer insanlardan, her iki mutasyonun da ADA aktivitesini tamamen ortadan kaldırdığı bilinmektedir.

Yabanıl tip veya normal olan gen dizisinde, *Hin*p1I ve *Bsr*I restriksiyon enzimleri için bir kesim bölgesi vardır. Babanın mutasyonu *Bsr*I kesim bölgesini yok ederken, ananın mutasyonu da *Hin*p1I kesim bölgesini yok eder. Hirschhorn ve meslektaşları, ebeveynlerin ve çocuğun farklı kan hücre populasyonlarındaki ADA geninin 254-baz çifti uzunluğundaki dizisini çoğalttılar. *Bsr*I ile kesildiğinde, 255-baz çiftli yabanıl tip, 182-baz çifti ve 72-baz çiftinden oluşan iki parça vermektedir. Şekil 19.13a, ailenin *Bsr*I restriksiyon parça analizini vermektedir. İlk önce ananın jelde vermiş olduğu parçalara bakınız. Ana hem yabanıl tip alel, hem de mutant alel için *Bsr*I kesim bölgesine sahiptir ve bundan dolayı ananın jelinde sadece iki bant görülmektedir: 182 ve 72 baz çiftlik parçalar. Şimdide baba-



Şekil 19.12 Adenozin deamınaz geninin kısa bir parçası Nokta mutasyonlar kırmızı ile gösterilmiştir. Çizgiler, *Hin*p1I ve *Bsr*I restriksiyon enzimleri tarafından tanınan bölgeleri göstermektedir. Hirschhorn vd. (1996).



Şekil 19.13 Bir ailedeki ADA eksikliği genetiğinin restriksiyon fragment analizi (a) Babanın mutant aleli için *Bsr*I restriksiyon parça analizi. Babanın mutasyonu *Bsr*I kesim bölgesini yok ettiği için jelin üst kısmındaki bant babadaki mutasyonun işaretidir. (b) Ananın mutant aleli için *Hin*p1I restriksiyon parça analizi. Ananın mutasyonu *Hin*p1I kesim bölgesini yok ettiği için jelin üst kısmındaki bant anadaki mutasyonun işaretidir. Hirschhorn vd. (1996)'den.

KUTU 19.1 Devamı

makine bakınız. Babanın yabanıl tip aleli *Bsr*I kesim bölgesine sahip olduğundan 182 ve 72 baz çiftlik bantlar görülmektedir. Fakat, babanın mutant alelinde *Bsr*I kesim bölgesi bulunmadığı için, babanın jelinde aynı zamanda 254 baz çiftlik bant da görülmektedir. Son olarak ta, çocuğun bantlarına bakınız. Bantlar, babanın mutant alelinin çocuğun hem periferal lökositlerinde (beyaz kan hücrelerinde), hem de linfoid B hücrelerinde var olduğunu göstermektedir.

Şekil 19.13b, *Hin*pII restriksiyon parça analizini göstermektedir. Bu sefer ananın mutant aleli kesilmemiş 254 baz çiftlik parça vermektedir. Çocuğun parça analizi beklenmedik bir şey göstermektedir: Ananın mutant aleli periferal lökositlerde mevcut, ama çoğu lenfoid B hücrelerinde yoktur. Çoğu diyoruz, çünkü çocuğun B hücre sütununda 254 baz çiftlik bir fragmentin oluşturduğu zayıf bir bant vardı. Onbeş farklı B-hücre hattının daha detaylı incelenmesi bu hücrelerin hepsinin babanın mutant aleline sahip olduklarını, fakat yalnız iki tanesinin ananın mutant aleline sahip olduğunu göstermiştir.

Hirschhorn ve meslektaşları, ananın mutant alelinin özel bir nötral belirtece sahip (marker) olduğunu buldular. Araştırmacılar, çocukta ananın mutant alelini taşımayan lenfoid B hücre hattını kontrol ettikleri zaman, bu hücrelerin gerçekte ananın nötral belirtecini taşıdığını buldular. Hirschhorn ve meslektaşları, çocukta mevcut çoğu lenfoid B hücresine ata-olan hücrede, şanslı geriye mutasyonun anadan gelen alelde oluştuğunu ve böylece kendiliğinden yabanıl tipe dönüştüğü sonucuna vardılar.

Bu nasıl olabilir? Hirschhorn ve arkadaşları, çocuğun çoğu lenfoid B hücrelerinin atasını teşkil eden hücrenin anasından gelen alelinde şanslı bir geriye mutasyon bulunduğu ve böylece kendiliğinden yabanıl tipe veya normal alele dönüştüğüne dair kanıt buldular (Kutu 19.1). Normale dönmüş hücrenin yavruları, zamanla çocuğun lenfoid B hücre populasyonunda baskın hale geldi. Sonuçta, normale dönmüş B-hücreleri yeterince baskın hale geldikleri ve yeterince ADA yapıp salgıladıkları için çocuğun klinik ADA yetmezliği semptomları ortadan kalktı.

Bir kişinin vücudundaki hücre populasyonları genetik varyasyonlar ve farklı uyum güçleri gösterebileceği için, bu hücre populayonları evrimleşebilirler.

Hirschhorn ve meslektaşları, çocuğun lenfoid B hücre populasyonundaki normale dönmüş B hücrelerindeki frekans artışının doğal seçilimle gerçekleştiğine inanmaktadırlar. Artışın sürüklenme ile meydana gelmesi de mümkündür. Buna rağmen, normale dönmüş bu hücrelerin farklı bir seçilim avantajına sahip olmaları olasıdır. Çünkü bu hücreler, hücre bakımından sorumlu elzem bir enzimi kendileri yaptıkları için, başka hücrelerin yapıp salgıladıkları enzimleri alan hücrelerden daha uzun yaşacaklardır.

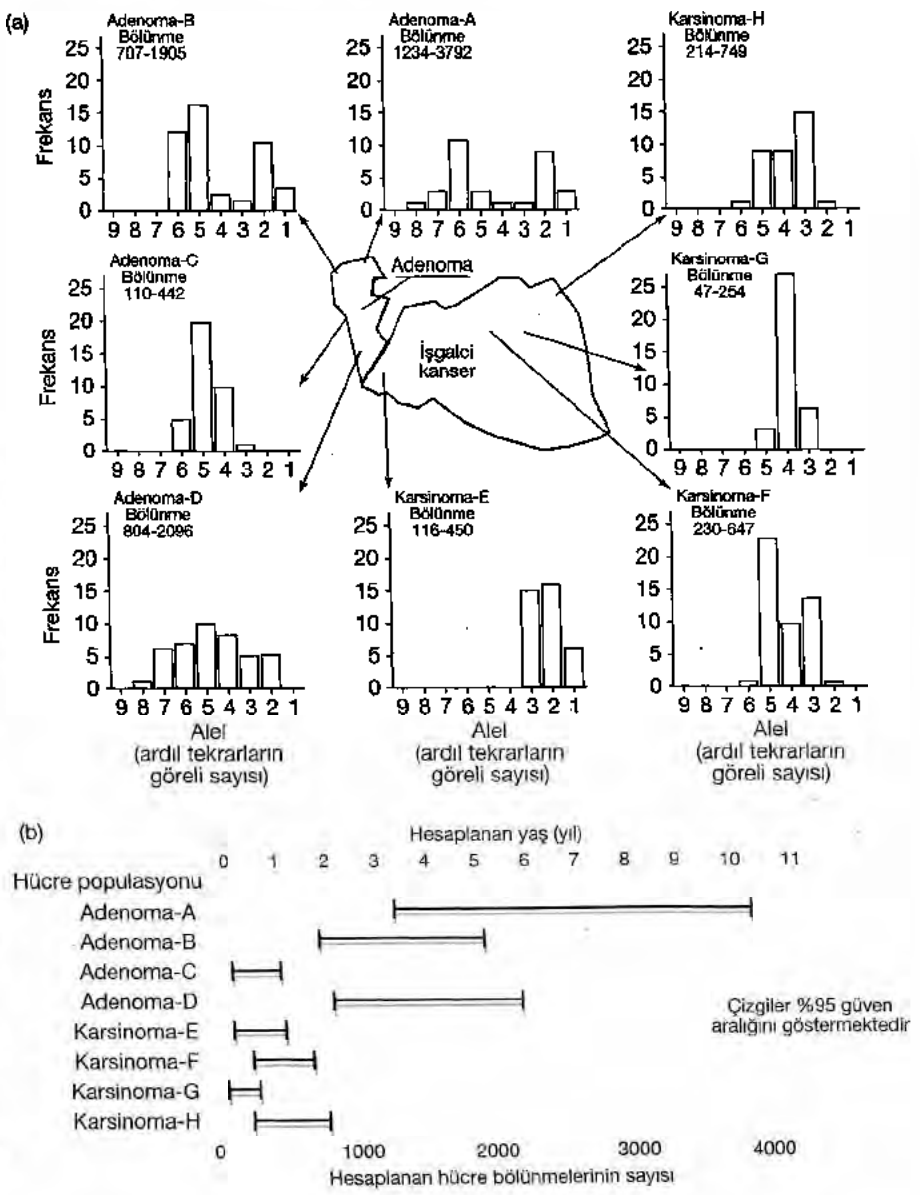
Bu çocuğun hikayesi, ADA yetmezliği olan diğer bireylerin tedavisinde yol gösterici olabilir. Yakın zamanda, ADA yetmezliği olan hastaların durumlarında ilerlemeler kaydedildi. Araştırmacılar 1987'de, birçok ADA hastası için etkili bir dışarıdan enzim verme tedavisinde kullanılan enjekte edilebilir bir ADA enzim formu geliştirdiler (Hershfield vd. 1987). Araştırmacılar ilk klinik somatik hücre gen terapisi araştırmalarına, 1990'ların başlarında başladılar (Blaese vd. 1995; Bordignon vd. 1995). Somatik hücre gen terapisi; lenfositlerin ve/veya kemik kök hücrelerinin hastadan alınmasını, kendi promotörüne sahip fonksiyonel bir ADA geninin hasta kromozomuna eklenmesini ve daha sonra bu hücrelerin hastanın vücuduna tekrar verilmesini içerir. Diğer bir deyişle gen terapi, Hirschhorn ve meslektaşlarının çalıştığı çocukta kendiliğinden oluşan geriye mutasyonu yapmaya çalışmaktır. İlk denemeler değişime uğratılmış bu hücrelerin yıllarca yaşayabildiklerini ve büyüyüp bölünebildiklerini göstermektedir. Bazı ilk denemeler, gen terapisinin hastaların klinik tablolarındaki hızlı iyileşmede rolü olduğunu göstermiştir.

Gen terapisinin başarısız olmasına tedbir olarak, gen terapi denemelerini yapan araştırmacılar, hastalarına dışarıdan enzim verme tedavisine devam etmişlerdir. Hirschhorn ve meslektaşları, dışardan enzim verme tedavisinin, gen terapisinin etkinliğini azaltabileceğini söylemektedirler. Eğer dışardan enzim verme tedavisi, de-

değişime uğratılmış hücrelerin, ADA yetersiz hücrelere göre, seçilim avantajını azaltırsa, hastanın kan hücre populasyonun doğal seçilimle evrimleşme hızını azaltacaktır. Eğer ileri ki araştırmalar bu öneriyi desteklerse, gelecekte doktorlar, değişime uğramış hücrelerin hızla seçilimini teşvik etmenin yararları ile devamlı dışarıdan enzim verme tedavisinin hastaya sağlamış olduğu güvenliğin azaltılması arasındaki dengeyi göz önünde bulundurmaları gerekecektir.

Bir Kanserin Hikayesinin Çıkarılması

Dokuları, hücrelerin evrimleşen populasyonları olarak incelememizin yararlı olacağı tıbbi konulardan diğer biride kanserdir (Shibata vd. 1996). Kanser, biriken mutasyonlar sonucu normal kontrollü hücre bölünmesinden bağımsız hareket eden bir hücre ile başlar. Hücre bölünür, onun yavruları bölünür ve büyük bir populasyon oluşturmak için bölünmeye devam eder; işte bu tümördür. Bazı kanser türlerindeki hücreler oldukça yüksek mutasyon oranlarına sahiptirler ve tümörlerin ölçülebilecek kadar genetik çeşitlilik biriktirmelerine izin verirler. Eğer mutasyon hızının her hücre bölünmesinde sabit ve mutasyonların nötr olduğunu varsayarsak, belli bir tümördeki genetik çeşitlilik tümörün yaşının ölçüsüdür.



Şekil 19.14 Bir tek hastadaki kanserin evrimsel hikayesinin oluşturulması (a) Merkezdeki diyagram, 43 yaşındaki bir hastanın komşu iki tümörünü göstermektedir. Sol kısımdaki, salgı bezinin genellikle iyi huylu bir tümörü olan adenomadır. Sağ kısmı ise, işgalci ve kötü huylu olan kolorektal karsinomadır. Kanserli dokunun çevresindeki grafikler, oklarla gösterilen bölgelerden alınan hücre örneklerindeki genetik çeşitliliği göstermektedir. Her bir grafik, ardıl tekrarlı lokuslardaki çeşitli allellerin sıklığını göstermektedir. Farklı aleller, taşıdıkları ardıl tekrarların sayılarına göre tanımlanmıştır. Adenoma-D gibi bazı hücre örnekleri yüksek çeşitlilik göstermektedir. Karsinoma-E gibi diğer hücre örnekleri de düşük genetik çeşitlilik göstermektedir. (b) (a)'da verilen farklı tümör alt populasyonlarının yaklaşık yaşları. Adenoma örneklerinin yüksek genetik çeşitliliği adenomanın karsinomadan daha yaşlı olduğunu işaret etmektedir. Shibata vd. (1996)'dan tekrar çizilmiştir.

Bazen, bir hücre köken aldığı tümörden ayrılır ve vücutta başka bir yerde yeni bir tümörü başlatmak için göç eder (Bu süreç metaztaz olarak adlandırılmıştır). Bu yeni tümör, yeni bir hücre populasyonunu temsil eder. Bu yeni populasyon tek bir hücre tarafından oluşturulduğu için düşük bir genetik çeşitliliğe sahip olacaktır. Ancak, tümör büyüdükçe populasyon evrimleşecektir. Köken aldığı populasyonda olduğu gibi, mutasyonlar ve genetik sürüklenme sonucu yeni tümörde genetik çeşitlilik birikecektir.

Darryl Shibata ve meslektaşları (1996), tümörlerdeki genetik varyasyon miktarını, her bir hastadaki kanserin geçmişini ortaya koymak için kullandılar. Yaklaşımları, Sarah Tishkoff ve meslektaşlarının *Homo sapiens* türü populasyonlarının tarihini göstermek için kullandıkları yönteme benzerdir (Bölüm 16). Afrikalı olmayan populasyonlar, Afrikalı populasyonlardan daha düşük genetik çeşitliliğe sahiptir. Diğer kanıtlarla birlikte, bu model Afrikalı olmayan populasyonların Afrikalı göçmenler tarafından kurulduğuna işaret etmektedir.

Evrim çalışan araştırmacıların populasyonların tarihini oluşturmak için kullandıkları analitik araçlar, bir hastanın vücudundaki dokuların ve tümörlerin geçmişini oluşturmak içinde kullanılabilir.

Şekil 19.14a, 43 yaşındaki hastanın iki komşu tümör alt populasyonlarının bir ardıl tekrarlı lokusundaki alelik çeşitliliği göstermektedir. Hasta, kolorektal adenokarsinoma olarak adlandırılan bir kanser tipine sahiptir. Tümörlerden biri olan adenoma bez dokusunda, karsinoma ise kolorektal dokudadır. Dört adenoma alt populasyonundan üçü, karsinoma alt populasyonlarından daha fazla genetik çeşitlilik göstermektedir. Şekil 19.14, sekiz altpopulasyonun tahmin edilen yaşlarını göstermektedir. Bu hesaplama, bu tür kanser için hesaplanmış mutasyon oranına ve her bir kanser hücresinin günde bir defa bölündüğü varsayımına dayanmaktadır. Öyle görünüyor ki, Adenoma göç ederek hastanın kalın bağırsağında kötü huylu (malignant) karsinomayı başlatan hücreyi oluşturmadan önce yaklaşık 10 yıl iyi huylu (bening) form olarak büyümüştür.

19.5 Adaptasyonist Programı İnsanlara Uygulamak

Şimdi dikkatimizi, patojen ve hücre populasyonlarının insanlarda evrimleşmesinden, insanın kendisine çeviriyoruz. Amacımız, araştırmacıların insan fizyolojisi ve davranışlarının tıp ve insan sağlığını ilgilendiren konularını anlamak için, adaptasyonist programın analitik araçlarını nasıl kullandıklarını açıklamaktır. Adaptasyonist programı uygulayan araştırmacılar uyumsal olduğu gözlenen özellikleri tanımlarlar (bkz. Bölüm 8). Araştırmacılar, bu özelliklerin doğal seçilimle oluştuklarını varsayarak, özelliklerin uyum gücünü nasıl artırdığı konusunda hipotezler oluşturur ve test ederler.

Evrim çalışan araştırmacıların diğer organizmaların yapı ve fonksiyonunu çalışmak için kullandıkları analitik araçlar, dikkatli olmak kaydı ile, insan yapı ve fonksiyonu çalışmak içinde kullanılabilir.

Seksiyon 19.5, kendi çevresini doğal seçilim ile evrimleşme hızını aşan bir hızla değiştiren bir türe, adaptasyonist program uygulandığı zaman ortaya çıkan zorlukları gözden geçiriyor. Seksiyon 19.6, adaptasyonist programın, fizyolojik bilmecelerin çözümüne nasıl uygulandığını göstermek için insanda ateş örneğini kullanıyor. Son olarak da, Seksiyon 19.7'de, insan davranışı analizinde adaptasyonist programın nasıl kullanılabileceğini, çocuk bakımı örneği ile inceliyor. Burada tartıştığımız bu hipotezlerden yalnızca birkaçının yeterince test edildiği konusunda okuyucuyu uyarmalıyız. Adaptasyonist yaklaşımları insan sağlığı bağlamında ele almamızın nedenlerinde biri de, bu konuda daha fazla araştırılma yapılmasını istememizdir.

Hangi Çevreye Uyum?

Adaptasyonist programı insana uygulamadan önce, şu can alıcı sorunun sorulması gerekmektedir: insanlar hangi çevreye uyum gösterirler? Yaklaşık 10 000 yıl önce, tarımın gelişimine kadar, insanlar, avcı-toplayıcı olarak yaşadılar (Şekil 19.15). Avcı-toplayıcılar, çöllerden arktik tundralara kadar çok farklı habitatlara yerleştiler ve hala yaşamaya devam ediyorlar. Fakat, bu çevrelerden hiç biri, bugünkü modern şe-



Şekil 19.15 Peru Amazon ormanından bir Yagua avcı-toplayıcı Avlanmak için giyinmiş ve üflemeli silahına yyaslanmış bir adam. Üflemeli silahını zehirli okları yaban hayvanlarına sıkmak için kullanır. (James Holland/Stock Boston)

hir ortamına benzememektedir. Diğer bir deyişle, bizim yaşantımız atalarımızın yaşantısı gibi değildir.

Body Eaton ve birçok araştırmacı, atasal Taş Devri-yaşam tarzımızdaki bazı temel nitelikleri tanımlamaya çalıştılar (Eaton vd. 1997; Eaton ve Cordian 1997; Cordian vd. 1997). Sundukları deliller, bügünkü avcı-toplayıcıların gözlemlenmesine, arkeolojik kalıntılara ve yenilebilir kültür edilmemiş bitkilerin ve avlanan yaban hayvanlarının analizlerine dayanmaktadır. Şekil 19.16, tipik bir avcı-toplayıcı ile tipik bir Amerikalı'nın diyetindeki enerji kaynaklarının karşılaştırmasını vermektedir. Avcı-toplayıcılar, daha fazla meyve, sebze ve yağsız et, daha az tahıl ve süt ürünleri yemektedir. Bundan başka, avcı-toplayıcılar çok daha fazla egzersiz yapmaktadırlar. Örneğin, Kalahari çölünün Kung avcı-toplayıcılarına mensub bir kişi, her gün 10-15 kilometre yürür ve bazal metabolizması için harcadığı enerjinin 1.5 katı kadar daha fazla enerji harcar. Bunun yanında, sıradan modern bir Amerikalı ise dikkate değer bir mesafe kat etmez ve bazal metabolizması için harcadığı enerjinin 1.2 katı kadar daha az enerji kullanır.

Eaton, bu farklı yaşam tarzının sağlımız üzerine olan etkilerinin katı kontrollü deneylerle ortaya konulmadığına işaret etmektedir. Fakat, gözleme dayanan çalışmalar, yüksek yağlı diyet gibi modern yaşam tarzı özelliklerinin, kalp hastalığı, felç ve kanser gibi birçok hastalıkla ilişkili olduğunu söylemektedir. Avcı-toplayıcılarda ender rastlanan bu durum uygarlık hastalıklarıdır (Nesse ve Williams 1994).

Araştırmacılar, insan populasyonlarının modern hayat şartlarının zorladığı seçilime cevap olarak evrimleştiğini birkaç durumda göstermiştir. Laktaz üretimi buna bir örnek teşkil etmektedir. Laktaz, süt şekerini veya laktozu, parçalamamızı sağlayan bir enzimdir. Çoğu memelinin diyetindeki tek süt şekeri kaynağı ana sütüdür. Bundan dolayı, sütten kesilmeden sonra, laktaz üretiminin devam etmesinin canlıya bir avantajı olmayacağı gibi belki de bazı bedelleri olabilecektir. Gerçektende, çoğu memeli türleri ve insan populasyonlarının bireyleri, laktaz üretimini sütten kesilme yaşlarında durdururlar. Ancak, yaşam boyu inek sütü edinebilen insanlar için, sütten ke-



Şekil 19.16 Tipik bir avcı toplayıcının diyetine karşı tipik bir Amerikalının diyeti Eaton ve Cordain (1997)'den. Copyright © 1997, S. Karger AG. S. Karger AG.'in izni ile tekrar basılmıştır.

silmeden sonrasında da laktaz üretimine devam etmesi bir avantaj sağlayabilir. Sadece uzun tarihlerden bu yana taze süt içen insan populasyonlarının birçok yetişkin bireyi kalıtsal laktaz üretimine devam edebilme yeteneği sahiptir (Durham 1991).

Süt içen bir toplumda, bireylerin yaşamları boyunca laktaz üretebilmeleri faydalı olabilir. Ancak, birçok uygarlık hastalığı yalnızca yaşamın geç evresinde ortaya çıkar. Sonuç olarak, bu hastalıklara genetik yatkınlık üzerine olan seçilim büyük bir ihtimalle zayıftır (bkz. Bölüm 11). Bu yaklaşım, modern yaşamın en fazla birkaç yüz nesilden oluştuğu gerçeği ile birleştirildiğinde, insan populasyonlarının doğal seçilim ile evrimleşme hızının, değişen yaşam tarzı hızını yakalamasını beklememeliyiz. Diğer bir deyişle, en gelişmiş günümüz şehir insanları bile Taş Devrindeki yaşam için dizayn edilmiş vücutlara ve beyinlere sahiptir.

Kültürel değişim hızı, doğal seçilim yolu ile evrimleşme hızından çok daha hızlı olduğu için, modern insanlar çoğunlukla hala Taş Devrindeki yaşama adapte olmuşlardır.

Yaşadığımız çevrenin, uyum göstermiş olduğumuz çevreden farklı olduğunu anlamanın en az iki göstergesi vardır. Bu göstergeler, fizyolojimizin, bilmece gibi görünen karmaşık bazı özelliklerini anlamlı hale getirebilir ve modern hayat ile ilişkili bazı risklerin azaltılmasının yollarını önerebilir. Miyopluk bunlardan birincisine, menstürasyon da ikincisine örnektir.

Miyopluk

Birçok populasyonda miyopluğun (uzağı iyi görememe) görülme oranı %25 ve daha fazladır. Araştırmacılar, görmedeki varyasyonun genetik bir temeli olup olmadığını ortaya koymak için ikizlerde çalışmalar yaptılar. Örneğin, J.M. Teikari ve meslektaşları, tek ve çift yumurta ikizleri arasındaki görme benzerliklerine baktılar. Bölüm 7'de bahsedildiği gibi, eğer bir özellik kalıtsalsa, tek yumurta ikizleri birbirlerine çift yumurta ikizlerinden çok daha fazla benzer olmalıdırlar. Teikari ve meslektaşlarının sonuçları aşağıdaki gibidir.

	Tek yumurta ikizleri	Çift yumurta ikizleri
Durumları benzer çiftler	36	19
Durumları benzer olmayan çiftler	18	36

Tek yumurta ikiz çiftlerinin 2/3'ünün durumları benzerdi, yani her ikisi de miyop veya her ikisi de normal, çift yumurta ikiz çiftlerinin ise 1/3'ünün durumları benzerdi. Bu veriler, uzağı iyi görememenin, yani miyopluğun, kısmen kalıtsal olduğunu göstermektedir.

Ancak, miyopluk nasıl, hem de kısmen, kalıtsal olabilir? Gözlük veya lensleri olmayan birçok Amerikalı kanunen kör kabul edilir. Eğer bu insanlar avcı-toplayıcı gruplar olarak yaşamaya zorlansaydılar, bu durum bunlar için ciddi bir dezavantaj olabilirdi. Hiç şüphesiz doğal seçilim, avcı-toplayıcı gruplarda miyopluk ile ilgili alelleri hızla ortadan kaldırabilirdi. Şüphesiz, eğer doğal seçilim avcı-toplayıcı atalarımızda miyopluğa neden olan alelleri ortadan kaldırsaydı, atalarımız bu alelleri bizlere geçiremezlerdi.

İnsan populasyonlarının bugün yaşadığı çevreye adapte olacak zamanları olmadığı gerçeği, bazı yanlış-uyumsal özelliklerimizi açıklamamıza yardımcı olabilir.

Miyopluk bilmecesini çözmek, diyet ve aktivite seviyelerinde olduğu gibi, modern insanın yaşam tarzından kaynaklanan yeni görme ihtiyaçlarının farklı olduğunu anlamayı gerektirir. Avcı-toplayacılar, çocukluklarını içeride yapay ışık altında kitap okuyarak geçirmezler. Bazılarımızı miyopluğa yatkın hale getiren aleller, belki gerçekte yalnızca modern çevrede miyopluğa neden olurlar.

Bu hipotezi destekleyen kanıtlar, modern yaşam tarzına kısa bir süre önce uyum sağlamış insan populasyonlarından gelmektedir. Francis Young ve meslektaşları (Young vd. 1969, Sorsby ve Young 1970), Eskimolarda miyopluğun rastlanma sıklığını ölçmek için Alaska, Barrow'a gittiler. Araştırmacıların bu populasyonu seçme-

lerinin nedeni ise, buradaki ailelerin çoğunun Barrow'a, II. Dünya savaşı sırasında ve sonrasında gelişmekte olan yeni bir Denizcilik Araştırma Laboratuvarı, bir radar istasyonu ve petrol arama ile ilgili ekonomik aktivitelerin cazibesi sonucu çalışmak için gelen izole topluluklardan oluşmalarıydı. Barrow kasabası büyüdükçe, buna bağlı olarak okul sistemi de gelişti. Young ve meslektaşlarının araştırmaya dahil ettikleri çocukların çoğu Amerikan stili okullara gitmişler ve fazla miktarda okuma faaliyetinde bulunmuşlardı. Otuzbeş yaşının üstündeki yetişkinler ise, fazla resmi olmayan ve farklı yaş gruplarının bir arada olduğu, en fazla 6 yıl süren bir eğitim almışlardı. Young ve meslektaşlarının, genç ve yaşlı bireylerde miyopluğun görünmesi ile ilgili verileri aşağıdaki gibidir:

Yaş	Miyopların sayısı	Miyop olmayanların sayısı	Miyopların yüzdesi
6–35	146	202	42%
36–88	8	152	5%

Modern yaşam tarzı ile daha çok karşı karşıya kalmış çocuklarda miyopluk görülmesi belirgin bir şekilde fazlaydı. Young ve meslektaşlarının çalışmaları deneysel değil gözlemseldi ve okula gitme süresi, çocuklarla yetişkinlerin çevreleri arasındaki birçok farklılıktan yalnızca biriydi. Herşeye rağmen bu veriler, büyüyen göz şeklinin değişmesinin görme deneyimleri ile ilgili olduğunu işaret eden, birçok insan ve hayvan deneyleri ile uyuşmaktadır (ayrıntılı bilgi için bkz. Norton ve Wildsoet 1999). İnsanlar ve hayvanlar üzerinde yapılan çalışmaların sunduğu bu veriler, miyopluğa genetik yatkınlık ve yakından bakma eylemi bileşkesinin neden olduğunu göstermektedir. Barrow'daki yaşlı Eskimolar, avcı-toplayıcı atalarımızın yaşadığı görsel çevreye benzer bir ortamda büyüdüler. Yaşlı yetişkinler, çocuklarına ve torunlarına aktardıkları alellere sahiptiler ama kendileri miyop değillerdi. Başka bir değişle, miyopluk kısmen kalıtsal olabilir, çünkü bazı modern insanları miyopluğa yatkın kılan bu aleller, bir avcı-toplayıcı çevrede miyopluğa neden olmaz.

Menstrual Döngü

Çoğu modern kadının yaşadığı aylık menstrual döngü genellikle normal kabul edilir. Fakat, gittikçe artan sayıda epidemiyolojik kanıtlar, sürekli menstrual döngünün kadında göğüs kanseri riskini artırdığını işaret etmektedir. Kadının kanser riski, menstruasyonun erken başlaması, ilk çocuğuna daha geç sahip olması ve çocuğunu daha az süre emzirmesi ile artmaktadır (örneğin, bkz. Layde vd. 1989; Berkey vd. 1999). Menstrual döngünün yumurta bırakımı sonrasındaki evrede var olan östrojen ve progesteron, süt bezlerini astarlayan hücrelerin bölünmesini teşvik ettiği için, menstrual döngü göğüs kanseri riskini artırıyor görünmektedir (Henderson vd. 1993). Daha fazla hücre bölünmesi, kanser oluşturabilecek mutasyonların olasılığının daha da artması demektir. Modern kadında göğüs kanserinin yüksek oranda görülmesi (Kuzey Amerika'da her sekiz kadından birinde), sürekli menstrual döngünün gerçekten de normal olup olmadığının bilinmesini önemli kılmaktadır.

Beverly Strassmann (1999), iki yılını Mali'nin Dogon kabilesindeki menstrual döngüyü izlemeye harcadı. Dogon kabilesi, doğum kontrol yöntemleri kullanmayan premodern insanlardır. Bir araştırmacının menstrual döngüyü kolaylıkla gözlemleyebileceği bir kültüre sahiptirler. Çünkü gelenekleri, mesntrual döngü boyunca kadınların özel menstruasyon çadırlarında uyumalarını zorunlu kılar. Strassmann, menstrusyon geçiren kadınların gerçekten de bu çadırlarda kaldığını ve çadırlarda kalan bu kadınların menstrusyon geçirdiğini, düzenli olarak 93 kadından 2,5 ay boyunca topladığı idrar örneklerindeki östrojen ve progestron metabolitlerini kontrol ederek doğruladı. Strassmann, daha sonra bu çadırları iki yılı aşkın za-

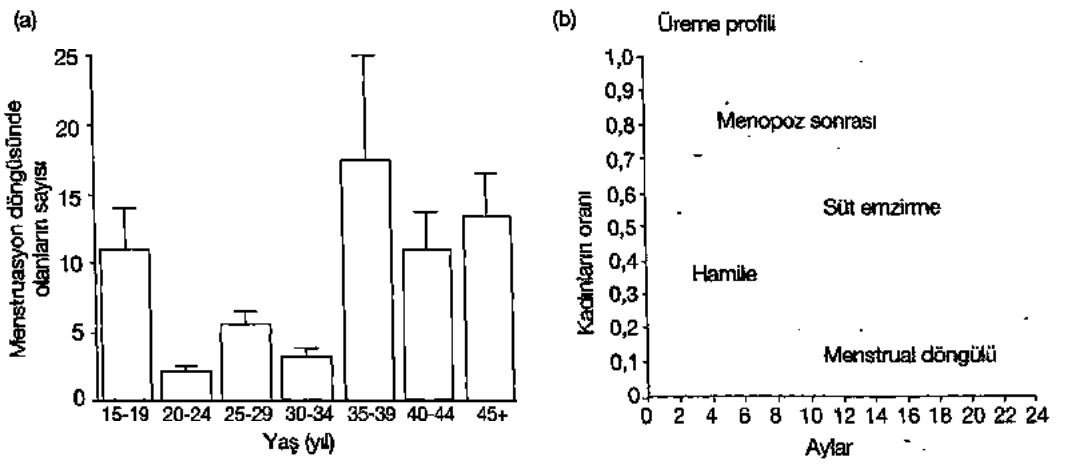
man boyunca ziyaret ederek Dogon kadınlarının kayıtlarını tuttu. Yirmi ve otuzbeş yaşları arasındaki kadınlar menstrual döngü için çok az zaman harcıyorlardı (Şekil 19.17). Çünkü, genellikle hamile olmaları veya çocuk emzirmelerinden dolayı menstrual döngüleri baskı altındaydı. Herhangi bir günde, Dogon kadılarının yaklaşık %25'i menstruasyon döngüsünde, %15 hamile, %30'u emzirme durumda ve %30'u da menopoz sonrası evredeydi (Şekil 19.17b). Strassmann, bir Dogon kadınının yaşamı boyunca yaklaşık 100 menstrusyon döngüsü geçirdiğini hesapladı. Bu tipik modern bir kadınınkinden 1/3 daha azdır.

Strassmann'nın Dogon verileri, kadın vücutlarının, uzun dönemli sürekli menstrual döngüyü tolere etmek için doğal seçilim ile tasarlanmadığını göstermektedir. Eğer sürekli menstrual döngü kadın için normal değilse, modern kadınlardaki yüksek göğüs kanseri oranını, yeni bir çevrede yaşamanın yanlış uyumunun diğer bir sonucu olarak düşünebiliriz. Strassmann, göğüs kanserinin Dogon kadınlarında görülme oranına dair bilgilere sahip degildir. Ancak, menstrual motifleri Doğan kadınlarınki ile paralellik gösteren Batı Afrikalı kent kadınlarında göğüs kanserinin görülme oranı, Kuzey Amerikalı kadınlarınkinin 1/12'si kadardır.

İnsan populasyonlarının bugün yaşadığı yaşam tarzına adapte olacak zamanları olmadığı gerçeği, uygarlığın bir çok hastalığına karşı neden fizyolojik savunmamız olmadığını açıklayabilir.

Belki de modern kadınlar, hormon tedavileri kullanarak vücut hormon seviyelerini, atalarımızın gösterdikleri hormon seviyeleri ile daha benzer tutmaya çalışmalıdırlar. Doğum kontrol hapları, bunları kullanan modern kadınların endometrial ve ovaryum kanser riskini azalttığı halde, göğüs kanseri riskini azaltmaz (Henderson vd. 1993). D.V. Spicer ve meslektaşları ovaryum fonsiyonunu baskılayan, göğüste hücre bölünmesini aktive etmeyen ve hızlanmış kemik erimesi gibi istenmeyen yan etkileri önleyebilecek yeterlikte eşey steroitleri içeren bir doğum kontrol hapı geliştiriyorlar (Spicer vd. 1991; Henderson vd. 1993). Bu yeni yaklaşımın, var olan doğum kontrol haplarının ovaryum kanser riskini azaltması ile hemen hemen aynı, endometrial kanser riskini azaltmada yarısı kadar ve göğüs kanseri riskini azaltmada ise çok daha etkili olacağını düşünmektedirler.

Modern insanın yaşam ortamının, uyum sağladığı ortam olmayabileceğini göz önünde bulundurarak, bu bölümün son iki seksiyonunda, araştırmacıların medikal fizyoloji ve insan davranışlarının temel konuları ile ilgili hipotezleri geliştirmek ve test etmek için adaptasyonist yaklaşımı nasıl kullandıklarının örneklerini sunacağız.



Şekil 19.17 Dogon kadınlarında menstrual döngü (a) Çoğu Dogon kadını iki yıl boyunca göreceli olarak daha az menstrual döngü geçirdi. (b) Bunun nedeni ise, her hangi bir zamanda Dogon kadınlarının göreceli olarak yüksek bir kısmının hamile olmaları veya çocuk emzirmelerinden dolayı menstrual döngülerinin baskı altında olmasıydı. Strassmann (1999)'dan. Mary Ann Liebert, Inc.'in izni ile tekrar basılmıştır.

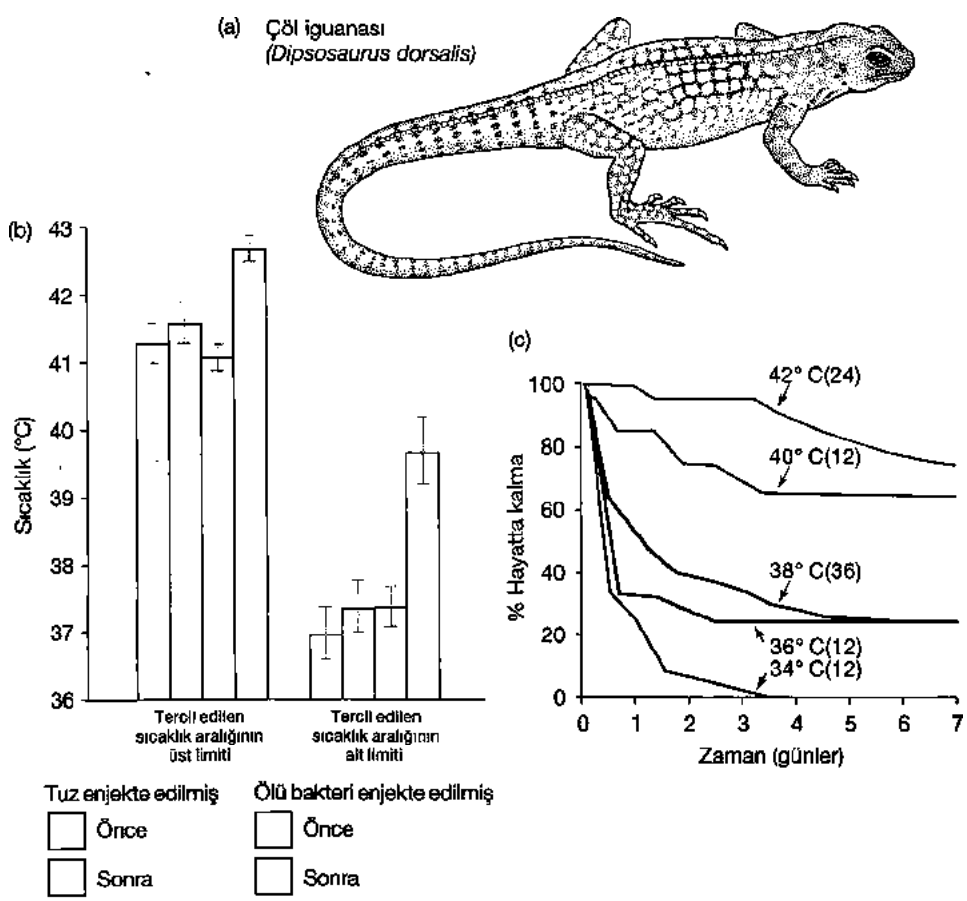
19.6 Uyum ve Medikal Fizyoloji: Ateş

Birçok insan hastalıkla ortaya çıkan semptomları bir dert olarak düşünür. Örneğin, soğuk algınlığı veya grip ateşine karşı genel bir tepki; aspirin, asetaminofen veya ibuprofen almaktır. Bu ilaçlar ateşi düşürür ama soğuk algınlığı veya grip nedeni olan virüslere karşı savaşmazlar. Burada, ateşi düşürmek için ilaç almanın iyi bir fikir olup olmadığını soruyoruz. Bu soruyu cevaplayabilmek için, insanların hastalandıklarında neden ateşlerinin çıktığını bilmemiz gerekmektedir.

Evrimsel bakış açısı, medikal araştırmacıların fizyolojik fonksiyon hakkında hipotezler geliştirmelerine yardımcı olabilir.

Evrimsel bakış açısı, ateşe iki yorum getirir. Yorumlardan birine göre ateş, konağın patojen tarafından yönlendirilmesinin göstergesidir. Virüsler veya bakteriler, kendi büyüme veya çoğalma hızlarını artırabilmek için konağın vücut sıcaklığını artıran bir kimyasal salgılayabilirler. Eğer bu doğru ise, ateşin düşürülmesi, enfeksiyona karşı savaşta konağa yardımcı olabilir. İkinci yorum ise, ateş enfeksiyona karşı uyumsal bir savunma olabilir. Patojen, yüksek sıcaklıklarda daha yavaş büyüyebilir ve çoğalabilir veya konağın immün sistemi yüksek sıcaklıklarda daha etkili bir cevap oluşturabilir. Eğer bu hipotez doğru ise, ateşi düşürmek için alınan ilaçlar iyileşmeye ters etki yapabilir.

Matthew Kluger, 20 yıldır, ateşin hastalıklara karşı uyumsal bir cevap olduğunu ileri süren ikinci hipotezi desteklemektedir. 1974'de, Linda Vaughn, Harry Bernheim ve Kluger, çöl igaunalarının (*Dipsosaurus dorsalis*, Şekil 19.18a) *Aeromonas hydrophila* tarafından oluşturulan bakteriyal bir enfeksiyona karşı cevap olarak bir davranışsal ateş geliştirdiklerini keşfettiler. Bölüm 8'de hatırlanacağı gibi iguanalar,



Şekil 19.18 Çöl iguanasında (*Dipsosaurus dorsalis*) davranışsal ateş (a) Çöl iguanası. (b) Linda Vaughn ve meslektaşları, dokuz kontrol iguanasına tuz enjekte etiler. Gri ve mavi sütunlar, bu kertenkelelerin enjeksiyon öncesi ve sonrası tercih ettikleri yüksek ve düşük sıcaklıkların ortalaması ya da yerleşme-noktasını (± standart hata) göstermektedir. Her iki ortalama arasında önemli bir farklılık yoktu. Daha sonra Vaughn ve meslektaşları, öldürülmüş bakterileri (*Aeromonas hydrophila*) 10 deney grubu iguanaya enjekte ettiler. Açık ve koyu turuncu renkli sütunlar, kertenkelelerin enjeksiyon öncesi ve sonrası ortalama sıcaklık tercihlerini göstermektedir. Öldürülmüş bakteri enjeksiyonundan sonraki ile başlangıç arasındaki fark önemlidir (P=0,001). Vaughn vd. (1994)'den. Nature'nin izni ile tekrar basılmıştır. Copyright © 1974, American Association for the Advancement of Science. (c) Bu grafik deneysel olarak enfekte edilen iguanaların her bir sıcaklıkta zamana bağlı yaşama yüzdelerini göstermektedir (kertenkelelerin sayıları parantez içinde verilmiştir).

ektoterm canlılar olup, vücut sıcaklıklarını ayarlamak için fizyolojileri yerine davranışı kullanırlar. Kendilerini ısıtmak için sıcak noktalara, soğutmak içinde soğuk noktalara hareket ederler. Vaughn vd., çöl iguanalarına öldürülmüş bakteri şırınga ettiklerinde, iguanaların normal tercih ettiklerinden 2 °C daha yüksek vücut sıcaklıklarını tercih ettiklerini buldular (Şekil 19.18b).

Bu davranışsal ateş, enfeksiyona karşı uyumsal bir cevap mıdır, yoksa bakteri iguanaları yönlendirmekte midir? Bu hipotezler arasındaki farkı ortaya koyabilmek için, Kluger, Ringler ve Miriam Anver (1975), iguanaları canlı bakteri ile enfekte etti ve iguanaların sıcaklıklarını düzenlemelerini önlemek için, bunları daha sonra sabit sıcaklıklı inkübatörlerde tuttular. Davranışsal ateş sıcaklığında tutulan iguanaların çoğu yaşarken, daha düşük sıcaklıklarda tutulan iguanaların çoğu öldü (Şekil 19.18c). Bu sonuç, davranışsal ateşin, *A. hydrophila* ile enfekte olmuş çöl iguanaları için gerçekten de uyumsal olduğunu göstermektedir.

Eğer ateş, *A. hydrophila*'ya karşı uyumsal bir savunma ise, enfekte olmuş iguanalar için aspirin kullanma belki de kötü bir fikir olacaktır. Bu en azından bir noktada, göründüğü kadar saçma bir fikir değildir: Araştırmacılar, aspirin benzeri bir ilaç olan sodyum salisilatın memelilerde fizyolojik ateşi düşürmesi gibi, iguanalarda da davranışsal ateşi düşürdüğünü buldular. Bu da sıcaklık ayarlanmasının her iki hayvan gurubunda da benzer bir sinirsel mekanizma ile kontrol edildiğini gösterir. Bernheim ve Kluger (1976), 24 çöl iguanasını bakteri ile enfekte etti ve daha sonra bunların yarısına sodyum salisilat verdiler. Araştırmacılar, tüm iguanaların davranışsal olarak sıcaklıklarını düzenlemelerine izin verdiler. Tüm kontrol gurubu davranışsal ateş gösterdi ve biri hariç hepsi yaşadı. İlaç verilen iguanalardan beşi, ilaç almalarına rağmen, davranışsal ateş gösterdi ve bunların tümü yaşadı. İlaç verilmiş diğer 7 iguana davranışsal ateş oluşturmada başarısız oldu ve hepsi öldü.

1970'lerin ortalarından bu yana, araştırmacılar davranışsal ateşi birçok farklı sürüngen, çiftyaşamlı, balık ve omurgasızlarda ortaya koydular. Birçok hayvan araştırmalarında, araştırmacılar, ateşin yaşama oranını artırdığını gösterdiler (bkz. Kluger 1992). Bu sonuçlar, ateşin enfeksiyona karşı uyumsal bir cevap olduğu hipotezini güçlü bir şekilde desteklemektedir.

Ateşi endotermlerde çalışmak, ektotermlerde çalışmaya göre çok daha zordur. Araştırmacılar, endotermleri basitce bir inkübatörde tutarak istenen vücut sıcaklığına sahip olmaya zorlayamazlar. Ve, biraz sonra göreceğimiz gibi, ateş düşüren ilaçların immün sistem üzerine ateşten bağımsız olarak etkileri vardır.

Manuel Banet, ateşle ortaya çıkan metabolik hızın artış etkilerini, vücut sıcaklığına bağlı artışın etkilerinden ayırt edebilmek için, soğutma cihazları yerleştirilmiş ve *Salmonella enteritidis* ile enfekte edilmiş sıçanları kullandı. İlk olarak Banet, sıçanların beyinlerine soğutucu cihazlar yerleştirdi ve bunları hipotalamusu soğutmakta kullandı. Bu işlem, metabolizma hızlarını fazla artırmadan, enfekte sıçanların çok yüksek ateş oluşturmasını teşvik etti. Çok yüksek ateşli sıçanların, kontrol grubuna göre, bakteri enfeksiyonunu atlatarak hayatta kalma oranları çok daha düşüktü. İkinci olarak, Banet, enfekte sıçanların omuriliğini soğuttu. Bu sıçanların vücut sıcaklığı artışını önlerken, metabolizma hızının yüksek oranda artmasını sağladı. Yüksek metabolizma hızına sahip sıçanların enfeksiyonu atlatarak hayatta kalma oranları, normal metabolizma hızına sahip sıçanlardan biraz daha yüksekti. Sonuncu olarak Banet, bazılarına cihaz yerleştirilmiş ama hiç biri soğutulma veya ısıtılma işlemine tabi tutulmamış olan enfekte bir grup sıçanın vücut sıcaklıklarını ve metabolizma hızlarını dikkatlice izledi. Banet, en yüksek ateş oluşturanların en düşük hayatta kalma oranına, ancak en yüksek metabolizma hızına sahip olanların da en yüksek hayatta kalma oranına sahip olduğunu buldu. Banet'in tüm bu sonuçları, or-

ta derecede ateşin enfekte sıçanlar için yararlı olduğunu, ve ateşin yararlarının belki vücut sıcaklığındaki artışla çok ilgili olmayıp, daha çok metabolizma hızının artışı veya immün sistem üzerine olan diğer etkileri ile ilişkili olduğunu ve yüksek ateşin sıçanların hayatta kalmasını olumsuz yönde etkilediğini ortaya koymaktadır.

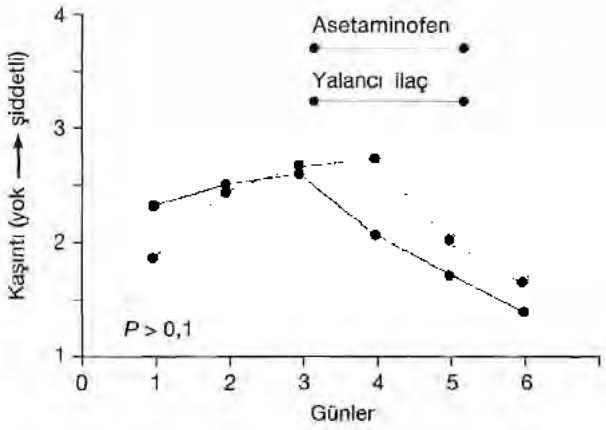
İguana ve sıçan sonuçlarının insana nasıl uygulanacağı açık değildir. Bu sorun üzerine klinik çalışmalar beklenenden çok daha azdır (Kluger 1992; Green ve Vermeulen 1994). Şimdi hiç biri çıkarsama yapmak için yeterli olmayan üç çalışmayı ele alacağız.

Ateş ve Suçiçeği

Timoty Doran ve meslektaşları (1989), 68 suçiçekli çocuğu çalıştılar. Çocukların ailelerinden izin alındıktan sonra, çocukları tamamen rastgele iki guruba ayırdılar. Deney gurubu kolayca temin edilebilen ve yaygın olarak kullanılan ateş düşürücü bir ilaç olan asetaminofen aldı. Kontrol gruplarına da yalancı ilaç (plesibo) (haplar şekil olarak asetaminofen benzemektedir ama ilacı oluşturan etkin maddeyi içermemektedir) verildi. Çocukların çalışma gruplarına nasıl ayrıldığını iki tarafta bilmiyordu: Yani, ne araştırmacılar ne de aileler (ve çocuklar), hangi çocuğun hangi grupta olduğunu çalışma bitinceye kadar bilmedi.

Hastalığın süresi ve şiddetinin birçok ölçüsüne göre, asetaminofen ve yalancı ilaç almış gruplar arasında farklılık yoktu. Sonuçların bir farklılığa işaret ettiği tek şey, yalancı ilaç alan çocukların daha çabuk iyileşmesiydi. Tüm kabarcıkların kabuklanması yalancı ilaç alan çocuklarda, ortalama olarak (5,6 ± 2,5 gün), asetaminofen alan çocuklardan (6,7 ± 2,3 gün), daha az zaman sürdü. Bu sonuç istatistiksel olarak kendi başına önemli ($P = 0,048$) olmasına rağmen, birkaç diğer ölçü hiç bir farklılık ortaya koymadığı için, bu sonuç tatmin edici değildir. (Eğer 20 istatistiksel test yaparsak, bunlardan bir tanesinin tamamen şansa bağlı olarak $P > 0,05$ aralığında önemli olacağını hatırlayalım). Yalancı ilaç alan çocuklarda kaşıntı daha hızlı kaybolmuş gibi gözükmektedir (Şekil 19.19), fakat bu istatistiksel olarak önemli değildir.

Ateş düşürücü asetaminofen için yapılabilecek en basit yorum, bu ilacın suçiçeğine etkisinin çok az veya hiç olmadığıdır; öyleyse ateş hastalığa karşı ne uyumsal ne de yanlış uyumsal bir savunmadır. Ancak, Kluger (1992) çalışmadaki çocukların yarısından biraz fazlasında ateş gözlendiğini (Dorsan ve meslektaşları tarafından tanımlanan sıcaklık 38 °C veya daha yüksek), ve ateşi yüksek çocukların oranının asetaminofen grubu (%57) ile yalancı ilaç grubunda (%55) aynı olduğunu işaret etmektedir. Kluger'in yorumuna göre, asetaminofen alan çocuklara ateşi düşürmek

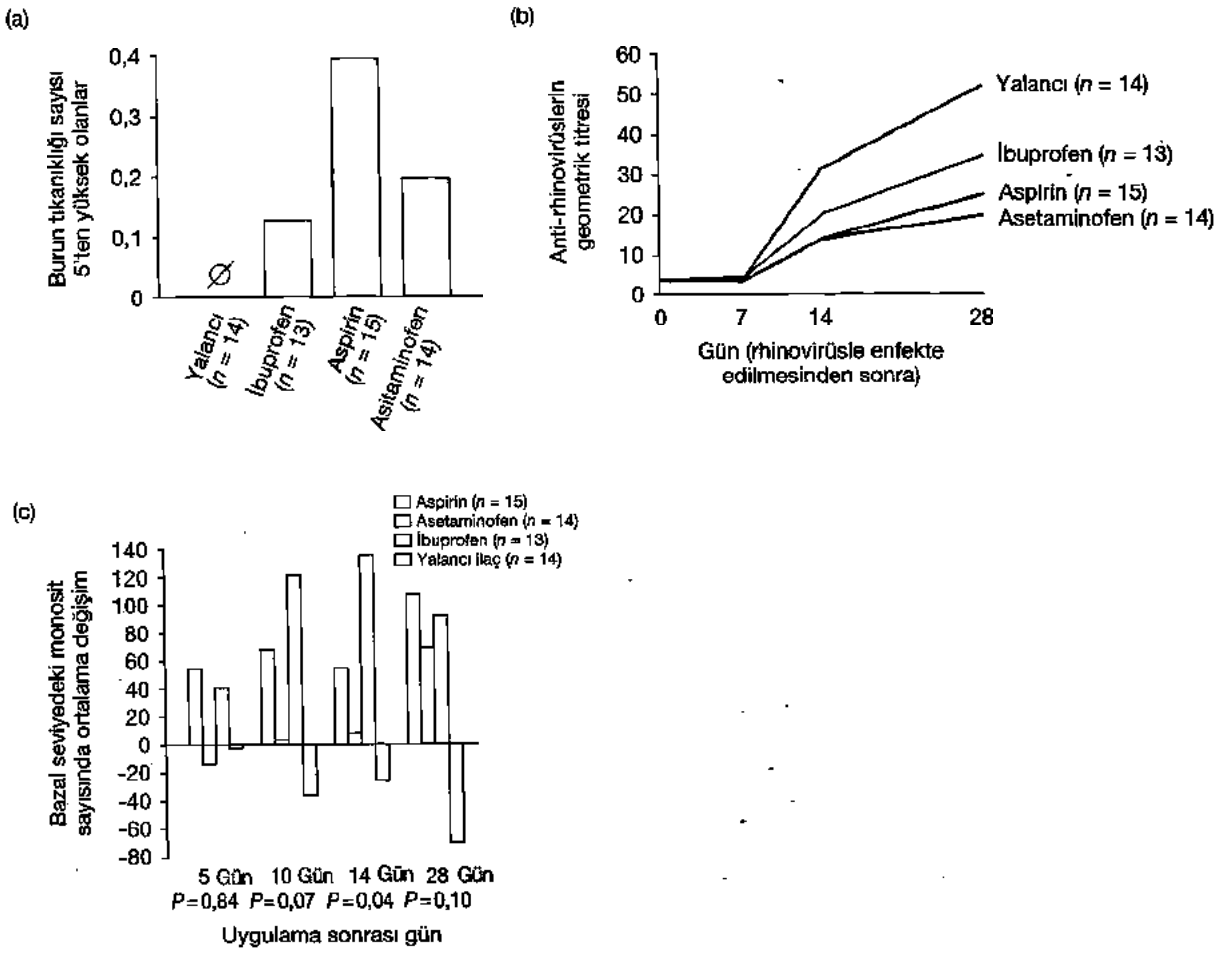


Şekil 19.19 Ateş düşürücü ilaç olan asetaminofenin suçiçeğine her hangi bir etkisi var mıdır? Grafik, 37 asetaminofen alan çocuklara karşı yalancı ilaç alan çocukların aileleri tarafından bildirilen kaşıntı şiddetinin zamana bağlı değişimini göstermektedir. Yalancı ilaç alan grup daha çabuk iyileşmiş gibi görünmekle birlikte fark önemli değildir. Doran vd. (1989)'dan.

için yeterince ilaç verilmediğinden, bu çalışma ateşin uyumsal olduğuna dair hipotezi test etmemiştir. Kluger'in analizi, bir yargıya varmadan önce, deney metodunun ve sonuçlarının çok dikkatli incelenmesinin önemli olduğunu göstermektedir.

Ateş ve Yaygın Soğuk Algınlığı

Neil Graham ve meslektaşları (1990), yaygın soğuk algınlığı etmeni olan virüslerden biri olan rhinovirüs tip 2 ile 56 gönüllüyü enfekte ettiler. Gönüllüler iki tarafça da bilinmeyen rastgele iki guruba ayrıldı ve 14 kişiye yalancı ilaç verildi. Geriye kalan kısmı ise, yaygın olarak kullanılan sıradan ateş düşürücü ilaçlar aldılar: 13'ü ibuprofen, 15'i aspirin ve 14'ü asetaminofen. Yalancı ilaç alan gönüllüler daha az burun tıkanıklığı çektiler (Şekil 19.20a) ve rihonovirüse karşı daha fazla antikor ürettiler (Şekil 19.20b). İlaç alan gönüllülerin daha az antikor üretmesinin nedeni, belki de, ilacın beyaz kan hücrelerinin bir sınıfı olan monositlerin kandan enfekte



Şekil 19.20 Ateş düşürücü ilacın yaygın soğuk algınlığına her hangi bir etkisi var mıdır? (a) Yalancı ilaç alan gönüllüler (birkaç kişinin "burun tıkanıklığı sayısı" 5'in üstündeydi) üç ateş düşürücü ilaçtan birini alan gönüllülere göre daha az burun tıkanıklığından çektiler (P= 0,02). (b) Yalancı ilaç alan gönüllüler soğuk algınlığını oluşturan rhino virüsüne karşı ateş düşürücü ilaç alan gönüllülere göre daha fazla antikor ürettiler. Yirmisekizinci günde yalancı ilaç alanlarla, ateş düşürücü ilaçları alan gruplar arasındaki fark önemliydi (P= 0,03). (c) Monositler enfekte dokulara ulaştıktan sonra kandan ayrılıp makrofajlara dönüşen hücrelerdir. Yalancı ilaç alan gönüllülerin kanında monosit konsantrasyonu zamanla azalırken (bu monositlerin kandan dokuya geçtiklerinin işaretidir), üç ilaçtan her hangi birini alan gönüllülerin monosit konsantrasyonunda artış oldu. Graham vd. (1990)'dan. Copyright © 1990, Journal of Infectious Diseases. The university of Chicago Press'in izni ile tekrar basılmıştır.

dokulara girmesini önlemesinden kaynaklandı (Şekil 19.20c). Bir kez monositler enfekte dokulara ulaştıktıklarında, farklılaşarak makrofaj hücrelerine dönüşürler ve bunlarda virüse karşı oluşturulan immün cevabın artmasına yardımcı olurlar (Graham vd. 1990).

Bu seferki basit yorum ise, ateş düşürücü ilaçlar soğuk algınlığına karşı oluşan immün cevabı olumsuz yönde etkilediğinden, ateş hastalığa karşı uyumsal bir savunmadır. Fakat, Kluger, bu çalışmadaki birkaç kişinin ateş oluşturduğunu vurgulamaktadır. Bundan başka, yalancı ilaç alıp ateş oluşturanların sayısı (%14), ateş düşürücü ilaç alıp ateş oluşturanların sayısından (%7) yeterince yüksek değildi. Kluger'e göre, rhinovirüs tip 2 ile enfekte edilmiş kişilerin birkaçında ateş oluştuğu için, bu çalışma ateşin uyumsal olduğu hipotezini test etmemiştir.

Buna rağmen, Graham ve meslektaşlarının bu çalışması, ateş düşürücü ilaçların virüse karşı oluşturulan immün cevabı olumsuz yönde etkilediğini göstermiştir. Bu da ateş düşürücü ilaçların çoklu fizyolojik etkilerinin olduğunu göstermektedir. Yukarıda da dikkati çektiğimiz gibi bu gerçek, ateşin memelilerdeki uyumsal önemi ile ilgili çalışmaların tasarlanmasını çok güçleştirmektedir. Geleneksel ateş düşürücü ilaçları kullanan çalışmalar, ateşi immün cevabın diğer yönlerinden ayıramazlar.

Ateş ve Septisemi

Gordon Bernard ve meslektaşları (1997), ciddi sistemik bakteri enfeksiyonlu veya septisemili hasta insanları çalıştı. Dörtyüzkırkbeş hastayı septisemi için gerekli standart tedaviler ile birlikte ibuprofen veya yalancı ilaç alacak şekilde rastgele ayırdı. İbuprofen gurubunun vücut sıcaklığı ve metabolizma hızı önemli derecede daha düşüktü. Fakat, her iki grupta da ölüm oranı (yaklaşık %40) aynıydı. Bu çalışmadaki bütün hastalar, çalışmaya katıldıkları zaman zaten ölümcül derecede hasta oldukları için ve neredeyse hepsine yoğun bir antibiyotik ve diğer ilaç tedavileri uygulandığı için, ateş hakkında ortaya attığımız evrimsel bu iki hipotezi bu sonuçlarla yorumlamak çok güçtür.

Ateş ve Tıbbi Uygulama

Eğer araştırmacılar, ateşin gerçekten de insanlarda patojenlere karşı oluşturulan uyumsal bir cevap olduğuna dair açık kanıtlar bulsalar bile, hiç bir sorumlu doktor (veya evrim çalışan biyolog), her zaman ateşi baskılamanın kötü bir fikir olduğunu söylemeyecektir. Bunun için birçok neden vardır:

- Ateş bazı patojenlere karşı uyumsal bir cevap olabilir, fakat diğerlerine değildir. Bazı bakteriler ve virüsler ateş varlığındaki vücut sıcaklıklarında, normal vücut sıcaklığına oranla, daha hızlı büyür ve çoğalabilirler. Diğer bir değişle, uyumsal cevap ve konağın patojen tarafından yönlendirildiği hipotezleri belli bir patojen için geçerli olabilir, ancak bu tüm patojenler için geçerli değildir.
- Ateş yararlı olsa bile, bedellerini de birlikte taşır (Nesse ve Wialliams 1994). Hafif hastalık ve düşük ateş durumlarında, ateş düşürücü ilaçlar hastaların semptomlarını hafifleterek insanların normal yaşantılarına devam etmelerini sağladığı yararlar nedeni ile, immün sistemin baskılanmasının bedelini karşılayabilir. Ciddi hastalık ve yüksek ateş durumunda ise, ateş besin stoklarının azalmasına ve hatta geçici veya kalıcı doku tahribatlarına neden olabilir.
- Ateşin, enfeksiyonlardaki rolü ile ilişkili olmayan, doğrudan hasara neden olabildiği durumlar vardır. Örneğin, hayvanlarla yapılan deneyler ve insanlar üzerin-

deki gözlemler, felci takiben oluşan ateşin nörolojik tahribata neden olduğunu ve kişinin yaşama olasılığını azalttığını göstermektedir (Azzimondi vd. 1995).

Ateşin insanlardaki uyumsal öneminin ve çeşitli ateş düşürücü ilaçların yarar ve zararları konusunda daha birçok araştırmanın yapılması gerekmektedir.

19.7 Uyum ve İnsan Davranışları: Ebeveynlik Yapma

İnsan davranışlarını anlamak için adaptasyonist yaklaşımları kullanan evrim çalışan psikologlar, beynin davranışları kontrol eden özelliklerinin doğal seçilim ile şekillendiği görüşünü benimserler. Davranışın bir düzenleyicisi olarak beyin, bazı sabit programları kullanarak köle gibi girdileri çıktılara dönüştüren bir bilgisayar değil, esnek bir makinadır. İnsan beyni çeşitli amaçlara ulaşmak için, birçok karmaşık bilinçli ve bilinçsiz algılama, duygu, deneyim ve hesaplamaları yerine getirir. Ancak evrim çalışan psikologlar açısından,

> Belirgin olarak bilinçli fizyoloji ve psikolojimizin nihayi amacı, uzun yaşamak veya zevk almak veya kendini ispatlamak veya sağlık veya zenginlik veya zihinsel huzura kavuşmak değildir. Nihai amacı uyum gücüdür. Uyum gücüne yapmış oldukları tarihsel katkılardan dolayı, arzularımız, hırslarımız ve zekamız ve duygularamız vardır. Kendimizi düşünme, uyum gücünün beklenen kazanç ve kayıplarının kuponları olarak evrimleşti. Burada 'beklenen', geçmişin toplu kanıtlarının ortalama katkılarının istatistiksel ifadesi anlamında kullanılmıştır' (Daly ve Wilson 1988a, sayfa 10).

Bu adaptasyonist yaklaşımın insan davranışlarına uygulanması dikkatli olmayı gerektirir. İnsan beyninin davranış düzenleme kapasitesi, evrimsel tarihin etkisinde olduğu kadar, kültürün de etkisindedir. Kültür kendi kurallarına göre evrimleşir (bkz. Kutu 19.2). Bundan başka kültür, açıkça bireylerin genetik uyum güçlerinin alehine davranışta bulunmalarını teşvik edebilir. Örneğin, Cennetin Kapısı Tarikatı'nın 39 üyesinin Mart 1997'deki kitlesel intiharı, adaptasyonist açıklamanın tersine bir durumdur.

Kültürün insan davranışını etkilemesi demek, tek bir toplulukta yapılan insan davranışı çalışmalarıyla kültürel etkilerin evrimsel geçmişin etkilerinden ayrılamayacağı anlamına gelmesi demektir. Evrim çalışan psikologların, davranışın psikolojik bir özelliğin veya motifin doğal seçilimin bir ürünü olduğunu iddia edebilmeleri için, bu davranış özelliği veya motifinin kültürler arası olduğunu göstermeleri gerekmektedir. Geçen yüzyılda kültürler arası çeşitlilik hızla azaldı. Tümüyle değilse de, uzak ve izole geleneksel çoğu toplumla ilişki kuruldu, ve batılı düşünceler ve ürünler neredeyse her yere yayıldı (bkz. Diamond 1992). Bazı evrim çalışan psikologlar, kültürler arası gerçek bir çalışma yapmanın artık mümkün olmadığına inanmaktadırlar. Bazıları ise, özellikle daha önceki antropolojik araştırma verileri ile yeni bulguların bir araya getirilmesi yoluyla kültürler arası çalışmalar yapmanın hala mümkün olduğunu düşünmektedir.

İnsan davranışı çalışılırken dikkat edilmesi gereken diğer bir noktayı daha önce tartıştık. Çoğu insanın yaşadığı bugünkü çevreler, evrimsel tarihimizin büyük bir bölümünü oluşturan, tüm insanların yaşadığı çevrelerden bariz bir şekilde farklıdır. *Homo* cinsinin yaklaşık 2 milyon yıl önce açığa çıkan en erken üyelerinden yaklaşık M.Ö. 8000'de tarımın keşfine kadar tüm insanlar, küçük gruplar halinde yaşadılar ve hayatlarını avlanarak ve toplayarak kazandılar. Son on bin yıldaki kültürel değ-

KUTU19.2 Kültürel evrim Darwinist midir?

Kültürel evrimin mekanizmalarını irdelemek bu bölümün konusu dışındadır. Gerçekte, kültürel evrimin mekanizmaları belki de evrimsel biyoloji alanın tamamen dışındadır.

Richard Dawkins, 1976'da yayınlanan *"Gen Bencildir"* adlı kitabında, tıpkı biyolojik evrim teorisi gibi çalışan, bir doğal seçilim yoluyla kültürel evrim teorisi geliştirebileceğimizi önermiştir. Bu önerinin merkezindeki fikir, doğal seçilimin genellenebilir bir süreç olmasıdır. Doğal seçilim organizmalarda çalışır, çünkü organizmalar dört temel özelliğe sahiptir: mutasyon, üreme, kalıtım ve farklı üreme başarısı. Prensip olarak, bu dört özelliğe sahip her tür varlık sınıflarında doğal seçilim işliyor olmalıdır.

Dawkins, kültür elementlerinin bu dört özelliğe sahip olduğunu ve böylece kültürün doğal seçilim ile evrimleşeceğine dikkat çekti. Yeni bir kelime, şarkı, fikir ve stil, mutasyonla oluşturulan yeni bir alelin analogudur. Örneğin, Shakerlerin (Amerika'da bir Protestan mezhebi üyeleri) çok sade ve güzel eşya tasarım stili kültürün bir elementidir. Bir marangozun Shaker sitili masayı beğenip, daha sonra atölyesine giderek bunu kopya etmesinde olduğu gibi, diğer insanlar bunu uyarladıklarında ve bir sonraki nesile ilettiklerinde kültürün yeni bir parçası üretilmiş olur. Kültürün bazı parçaları kendilerini insandan insana aktarma yönünden diğerlerinden daha başarılıdır. Örneğin, Shaker stili eşyalar, Shakerlerin ömür boyu bekar kalma yeminlerinden daha geniş bir uyumu başarmıştır. Kültür, fikir ve stillerin göreceli sıklıklarının değişmesi ile evrimleşir.

Dawkins, kültürel evrimin temel ünitesi için *mem* terimini kullandı. Memi evrimsel biyolojinin temel ünitesi olan genin analogu olarak tanımladı. Bölüm 4'den 7'ye kadar işlediğimiz populasyon genetiği teorisine benzer biçimde, populasyon memetiğinin detaylı teorisini ortaya attı. [Bu fikrin potansiyel açıklayıcı gücü üzerine bilgi için Dennet (1995)'e bakınız.]

Dawkins'in önerisindeki problem, kendisinin de daha sonra fark ettiği gibi (ayrıca bkz. kitabının 1988 baskısı), doğal seçilimim evrimsel mekanizmadaki etkinliğinin yalnızca kalıtımın niteliğine bağlı olmayıp, aynı zamanda kalıtımın nasıl çalıştığının detaylarına da bağlı olmasıdır. Bu gerçek ilk defa Darwin eleştirmenlerinden biri olan Fleeming Jenkin tarafından 1867'de fark edildi. Darwin zamanında, kalıtımın yaygın modeli, ebeveynlerden alınan sınırsız bölünebilen parçacıkların yavrularda harmanlanmasını içermekteydi. Jenkin, yeni varyasyonların oluşmasını şans belirleyeceği için, harmanlanan kalıtımın doğal seçilim ile evrimleşmeyi zayıflattığını işaret etti. Harmanlanan kalıtım gösteren eşeysel bir populasyonda, bir damla siyah boyanın bir kova suda çözünüp yok olması gibi, herhangi yeni bir varyasyon, hemen yok olabilir. Mendelci genetik Darwin'in teorisini kurtarır, çünkü Mendel kalıtımı ayrımlıdır. Genler harmanlanmaz. Bir çekinik karakter mutasyonu, bir populasyonda jenerasyonlarca saklı kalabilir. Sonunda, mutant allel yüksek frekansa ulaşabilir ve heterozigotlar çiftleşerek, birkaç homozigot çekinik döl üretebilir.

Öyle ise, doğru biçimi ile doğal seçilim yoluyla evrim teorisinin genelliği, mutasyon, üreme, ayrımlı kalıtım ve farklı üreme başarısı özelliklerine sahip herhangi bir varlık sınıfına uygulanabilir. Doğal seçilim yoluyla kültürel evrim teorisinin can alıcı sorusu, memlerin ayrımlı veya harmanlanan kalıtım ile aktarılıp aktarılmadığıdır. Allen Orr (1996)'un söylediği gibi "Sokak modası ve yüksek moda, iyi genler gibi ayrılır mı veya magazinlerde ve mağaza vitrinlerinde çoğalmadan önce karışırlar mı?" Kimse bilmiyor. Eğer memler harmanlanan kalıtım ile aktarılıyorsa, doğal seçilim, en iyi şartlarda, kültürel evrimin zayıf bir mekanizmasıdır. Kültürel evrimi açıklamak için diğer mekanizmalara belki de biyolojik evrimden sorumlu olan mekanizmalardan tamamen farklı olan mekanizmalara ihtiyacımız vardır.

Biyolojik ve kültürel evrim farklı mekanizmalarla işlemesine rağmen, bu birinin diğeri ile ilişkisiz olduğu anlamına gelmez. Kültürel evrim, biyolojik evrime zemin hazırlayabilir. Örneğin, çoğu insanlar laktaz enzimi üretimini çocuklukta durdurur. Fakat süt ürünleri üretimindeki kültürel uygulamalar, birçok insan populasyonlarında ömür boyu laktaz enzimi üretiminin evrimleşmesini sağlamıştır (Durham 1991). Aynı şekilde, biyolojik evrim de kültürel evrim üzerine etkili olabilir. Örneğin, ışık spektrumunun görünen bölümünün sözle tanımlanan renkler olarak ayırt edilmesi kültürler arası evrensel bir motiftir. Bu motifler, gözlerimizin ve beyinlerimizin görsel bilgi kodlama şekliyle belirlendiğinden; sinir sistemlerimizin yapısının, renk terminolojisideki kültürel varyasyonu sınırlamış olduğuna işaret etmektedir. Kültürel evrim ve biyolojik evrim ayrıdırlar ancak, ilişkilidirler.

şim hızı, genetiksel evrimin ayak uydurabilmesi için çok hızlıydı. Sonuç olarak, yalnızca modern yaşam tarzında rastlanabilecek olan, bir dağdan saatte 100 km hızla aşağıya doğru kayma arzusunun, doğal seçilimle nasıl meydana getirildiğini sormanın fazla bir yararı olmayacaktır. Avcı-toplayacıların yaşam tarzlarını yeterince anlamadığımızı aklımızda tuttuğumuz sürece, doğal seçilimin sosyal ödüller için neden bir arzu yarattığını ve doğru koşullar altında bu ödüllere ulaşmak için neden çarpıcı atletizm ve cesaret gösterilerinde bulunduğumuzu sorabiliriz. Bunu anlamaya çalışan bir bilim insanı, bu sosyal ödüllerin alıcısının, avcı-toplayıcı toplumlarda, bunu üreme başarısı şekline nasıl çevirebildiği konusunda hipotezleri kurmalı ve test etmelidir.

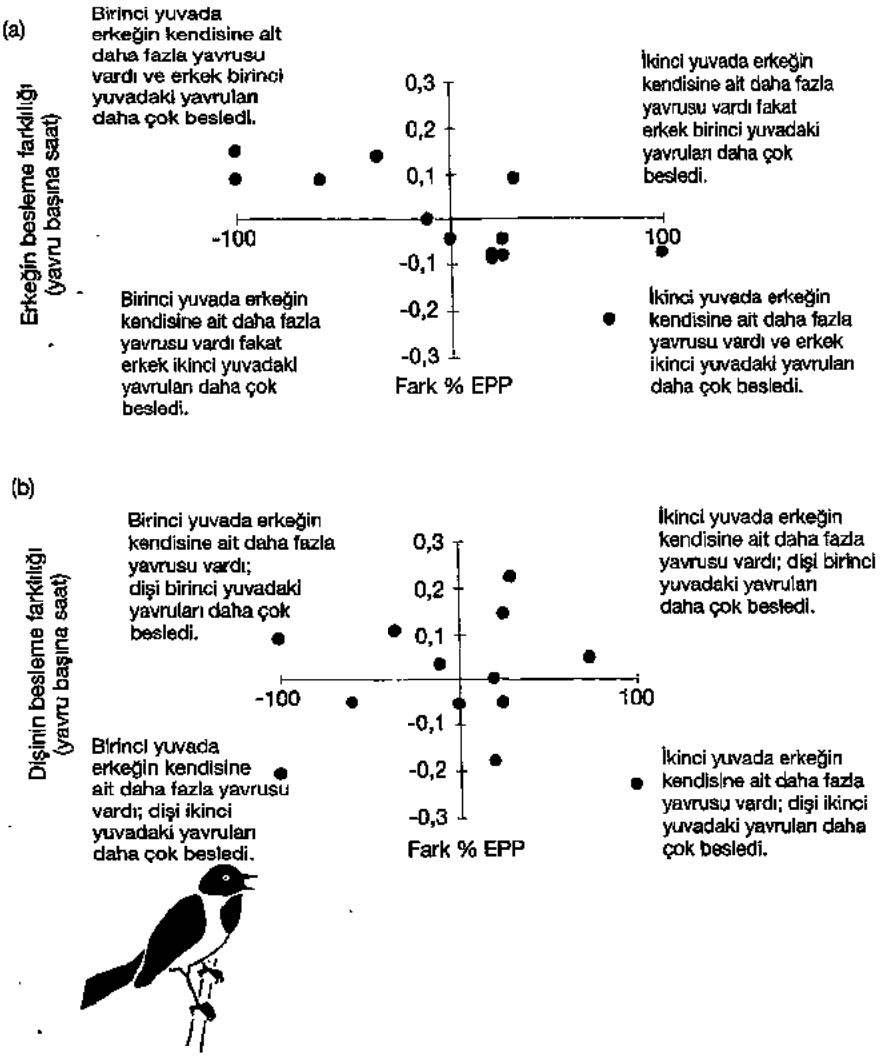
Evrim ve Ebeveynlik

Evrimsel bakış açısı, araştırmacıların insan davranışının motifleri hakkında hipotezler geliştirmelerine yardımcı olabilir.

Evrimsel psikolojiyi, ebeveynlik konularını ele alarak inceleyeceğiz. Bir öngörüyle başlıyoruz. Ebeveynlik psikolojisinin doğal seçilimle şekillendiğini varsayımından hareketle evrim çalışan psikologlar, yetişkin insanların kendi genetik yavrularına diğerlerinin genetik yavrularına göre, daha çok ilgi göstereceklerini öngörürler. Gerçekte, ebeveyn bakımı sağlayan herhangi bir canlı için de aynı öngörüde bulunabiliriz. Çocuk bakımı, bunu sağlayan ebeveynler için maliyeti bir iştir ve bu bakımı kendi yavrularına sağlayan ebeveynlerin nesilleri, bir yapmayanlara göre, daha yüksek ömür boyu üreme başarısından faydalanıyor olmalıdırlar. Bu varsayımın geneli kapsaması, bunun avcı-toplayıcılar için de geçerli olabileceğini söyleyebilme güveni vermektedir. Aşağıda bir hayvan örneğinin göstereceği gibi, bu varsayım gizli kurnazlıklar da içermektedir.

Kiraz kuşları (*Emberiza shoenicius*), ana ve babanın her ikisinin de yavrularının bakımında görev aldığı, yere yuva yapan küçük kuşlardır. Çoğu yuvanın çiftleri sosyal olarak monogomiktirler, yani çiftin her bir üyesi birlikte baktıkları yuva dışında diğer yuvalara bakmazlar. Andrew Dixon ve meslektaşları, yaptıkları genetik testlerde, kiraz kuşlarının çiftleşme sistemlerinin gözle görünenden daha karmaşık olduğunu buldular. Araştırmacılar, tüm yavruların %55'nin analarının sosyal eşi dışındaki erkekler tarafından döllendiğini ve tüm yuvaların %86'sında en azından böyle bir yavru olduğunu buldular. Dixon ve meslektaşları, eğer erkekler herhangi bir yuvadaki yavruların ne kadarının kendileri tarafından döllendiklerini bilebilirlerse, yavru bakımındaki katkılarını da buna göre ayarlayabilecekleri öngörüsünde bulundular. Dixon ve meslektaşları, tek bir sezonda iki defa kuluçkaya yatan bu kiraz kuşlarının 13 çiftinin yavru besleme davranışlarını gözlemleyerek öngörülerini sınadılar. Erkekler, kendileri tarafından döllenen yavruların daha fazla bulunduğu yuvalardaki yavruları daha fazla beslediler (Şekil 19.21a). Her iki yuvadaki tüm yavruların genetik anası olan dişiler ise, böyle bir motif göstermediler (Şekil 19.21b).

Kiraz kuşu örneğini burada sunduk, çünkü; insan davranışlarını anlamak için Darwinist yaklaşımı kullanan evrim çalışan biyologlar, çoğu zaman genetik determinizm ile suçlanmaktadır (örneğin, bkz. Lewotin 1980). Genetik determinizm, insan toplumlarının temel karakteristiklerinin değişmez bir şekilde genlerimize programlandığı fikridir. Ancak, bu açıdan erkek kiraz kuşlarında ebeveynlik davranışını hangi genlerin belirlediğine ve hangilerinin belirlemediğine dikkat ediniz. Bir erkeğin genotipi, erkeğin sağlayacağı ebeveynlik ilgi düzeyinin her ne olursa olsun her zaman aynı olmasını belirlemez. Bunun yerine, her bir erkeğin genotipi, erkeklerin ebeveynlik ilgisinin fenotipik esneklik sınırlarını belirler (bkz. Bölüm 8). Yani kuşun beyni, yuvada kendine ait döllerin olası miktarını belli eden işaretlere bağlı olarak, erkeğin yavru bakımına ne kadar zaman harcayacağını ayarlayan bir mekaniz-



Şekil 19.21 Erkek kiraz kuşları ebeveyn katkılarını kimleri beslediklerine göre ayarlarlar (a) Her bir nokta, bir sezonda iki döl yetiştiren tek bir erkek kuşa karşılık gelmektedir. Yatay eksen, ekstra-eş ebeveynliği yüzdesi olarak (%EPP) iki bakım arasındaki farklılığı veya başkaları tarafından beslenen kuş fraksiyonunu vermektedir. Dikey eksen, erkek tarafından birinci ve ikinci yuvadaki yavruların ne kadar sıklıkla beslendiğinin oranını vermektedir. Çoğu erkekler, kendi döllerinin yüksek oranda bulunduğu yuvaları daha sık besledi. Bu ilişki anlamlıydı ($P = 0{,}0064$). (b) Her bir nokta, bir sezonda iki yavru neslini yetiştiren tek bir dişi kuşa karşılık gelmektedir. Yatay eksen, birinci ve ikinci yuvada diğer erkekler tarafından döllenen yavruların oranı (%EPP) arasındaki farkı göstermektedir. Dikey eksen, dişinin birinci ve ikinci yuvadaki yavruları ne kadar sıklıkla beslediğinin farkını vermektedir. Dişiler, sağladıkları besleme miktarı ile diğer erkek tarafından döllenen yavruların göreceli sayısı arasında bir ilişki göstermedi. Dixon vd. (1994)'den tekrar çizilmiştir.

maya sahiptir. Eğer erkeğin sosyal ve biyolojik çevresi değişirse, erkekte Şekil 19.21'de gösterdiği gibi ebeveyn bakımını buna bağlı olarak değiştirir. Bir özelliğin fenotopik esneklik motifi, o özelliğin **reaksiyon normu** olarak adlandırılır. Kiraz kuşunun yavru bakımı reaksiyon normları, büyük bir ihtimalle erkekten erkeğe farklıdır (veya en azından atasal populasyonlarda farklıydı). İşte, ebeveynlik davranışının evrimi için ham madde reaksiyon normlarındaki bu genetik çeşitlilikçe sağlanır. Bugünkü kiraz kuşlarının ortalama reaksiyon normu uyumsal gözükmektedir ve "kiraz kuşunun doğası" olarak tanımlanabilir.

İnsan davranışı inceleyen evrim çalışan psikologlar da aynı biçimde fenotipik esneklik yani insan davranışlarının reaksiyon normu ile ilgilenmektedirler. İnsan reaksiyon normlarının, insan davranışının sosyal ve çevresel durumlara göre değişmesi için geniş bir serbestlik sağladığını ve bu reaksiyon normlarının kişiden kişiye farklılık gösterdiğini kabul ederler.

İnsanlar da ebeveyn bakımının ayarlanmasında, erkek kiraz kuşları kadar ayrımcı mıdır? Bu sorunun doğrudan çalışılması, çocuklar ve ebeveynler arasındaki ilişkilerin özel kaldığı, en azında modern batı toplumlarında zordur. Ancak, diğer kültürler çalışmaya daha açıktır.

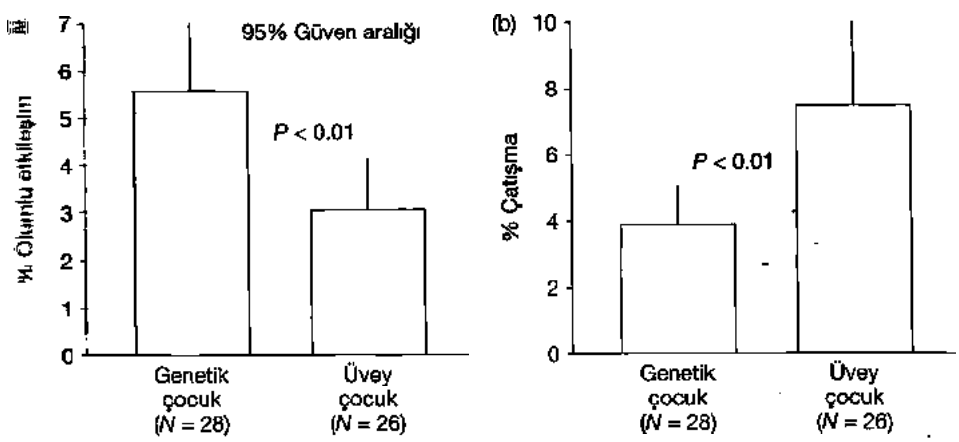
Mark Flinn (1998), Trinidad'ın küçük bir köyünde, aileler ve çocuklar arasındaki ilişkiyi araştıran kapsamlı ve ayrıntılı gözlemsel bir çalışma gerçekleştirdi. Flinn,

hangi insanların birbirleri ile genetik akraba olduklarını ve hangilerinin birlikte yaşadıklarını bulmak için köyde yaşayan tüm insanlarla görüştü. Daha sonra 6 ay boyunca, günde bir veya iki defa kendisine köyde bulunan her bir evi ve halka açık binayı 20 metre mesafeden gözleme olanağı veren standart bir yol izledi. Her zaman aynı yerden aynı zamanda geçmemek için, incelemesine her gün rastgele seçilmiş noktalardan başladı. Köyde yaşayan 342 kişinin her birini her gün gördü ve kişinin ne yaptığını, kiminle birlikte olduğunu ve bu kişilerin ilişkilerinin doğasının ne olduğunu kaydetti. Köydeki evlerin ve binaların tümü gayet açık olduğu için, Flinn, içeride ne olup bittiğini dışarıdaki kadar kolayca görebiliyordu.

Köydeki 112 evin 14 tanesinde yaşayan ana evde yaşayan tüm çocukların genetik anası ve babalarda bu çocukların bazılarının genetik babası diğerlerinin ise üvey babasıydı. Bu 14 ailede, 28 genetik ve 26 babadan üvey çocuk bulunmaktaydı. Genetik babalar ile üvey babalar arasında bilinmeyen farklılıklar olamaz, çünkü genetik babalar ile üvey babalar aynı kişilerdir.

Flinn, babaların çocukları için harcadıkları zamanları ve çocukları ile olan ilişkilerin ne kadarının tartışma için harcandığını hesapladı. Burada, tartışma "fiziksel veya sözlü mücadeleyi (örneğin, çocuğun kıçına şaplak atmayı veya sözlü tartışmayı) veya acıyı ifade eden davranışlar (acı ile bağırmak veya ağlamak)" için kullanılmıştır (Flinn 1988). Flinn'in gördüğü ilişkilerin, %6'sı tartışma, %94'ü ise sözlü alış veriş şeklinde olduğuna dikkat ediniz. Çalışma süresince aileler ve çocuklar arasında, çocukların fiziksel kötü muameleye uğradığını düşündürecek herhangi bir ilişkiye rastlamadı. ("Acı içinde bağırmak veya ağlamak" çocuğun kötü muamele gördüğünün belki de bir kanıtı olabilir, ancak 2 yaşında bir çocuğu olan herkes bunun böyle olmak zorunda olmadığını bilir). Diğer bir deyişle, Flinn'in ele aldığı aile-çocuk ilişkisi çoğumuzun normal saydıklarındandır.

Flinn, genetik ve üvey çocukları bulunan 14 babanın zamanlarının çoğunu genetik çocuklarına harcadıklarını buldu (Şekil 19.22a). Bundan başka, baba genetik ço-



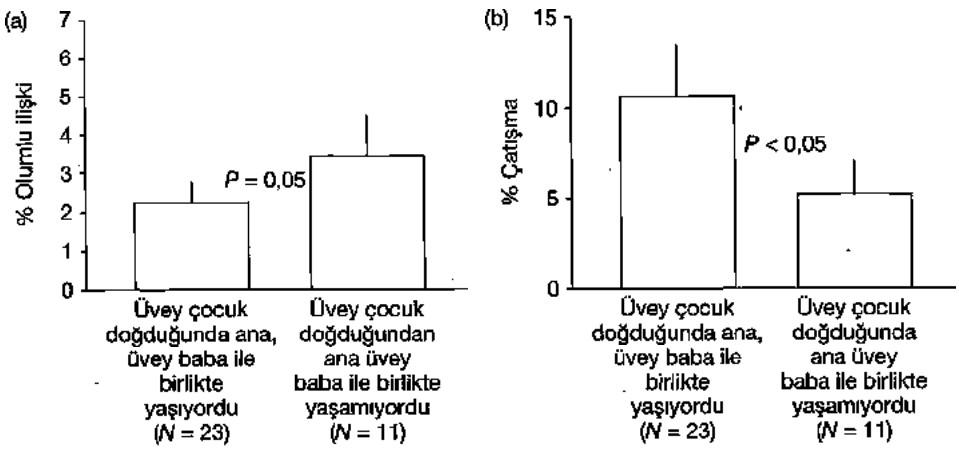
Şekil 19.22 Üvey ve biyolojik çocukları olan babalar, biyolojik çocukları ile daha fazla zaman harcar ve daha iyi geçinirler (a) Sütunlar, 14 babanın biyolojik çocuklarına karşılık üvey çocukları ile harcadıkları zamanın oranını (gözlenen tüm ilişkilerin %'si) göstermektedir. %95 güven aralığı, Flinn'in hesaplamalarının gerçeğe yakın olduğunu gösterir. Kısaca, gerçek sayının bu %95 güven aralığında olduğuna %95 emin olabiliriz. (b) Sütunlar, 14 baba ve üvey çocukları arasındaki tartışmalı ilişkilerin oranını göstermektedir (tanım için metine bkz.). N çocuk sayısını temsil etmektedir, Flinn (1988)'den.

cuk ilişkilerinin az bir kısmını tartışma oluşturuyordu (Şekil 19.22b). Bu sonuçlar, ailelerin çocukları arasındaki ayrımcılığı genetiksel ilişki temeline bağlı olarak yaptıkları öngörüsüyle uyuşmaktadır.

Ancak, bu gözlemsel bir çalışmadır ve kafaları karıştıran potansiyel değişkenler vardır. Flinn'in verilerindeki bu motif, üvey babanın üvey çocukların yaşantılarına daha sonra katılmalarının bir sonucu olarak açıklanabilir. Üvey baba aileye üvey çocuklarının belirli bir yaşa ulaşmasından sonra katıldığı için, üvey çocuklarına daha az sevgi ve ilgi gösterebilir, ama kendi çocukları doğduğu zaman baba zaten ailesi ile birliktedir.

Flinn'in verileri, ana ve üvey babaları birlikte yaşarken doğan 23 çocuğu ve ana ile üvey babanın birlikte yaşamaya başlamasından önce doğan 11 çocuğu kapsamaktadır. (Bu örnek yalnızca aynı evde genetik çocukları ile yaşayan üvey babaları değil, köydeki tüm üvey babaları kapsamaktadır). Eğer erkeğin çocuğa gösterdiği sevgi, erkeğin çocuğun yaşantısının belli bir süresinden itibaren var olmasının bir fonksiyonu ise, üvey çocuklarının doğumundan itibaren bu yaşantının içinde olan üvey babanın, üvey çocuğuna daha fazla sevgi göstermesi gerekir. Gerçekte, bunun tam tersi doğru gibi görünmektedir. Flinn'in çalışmasındaki üvey babalar, babanın aileye katılmasından önce doğan çocuklar ile daha fazla zaman harcadılar ve daha az tartışmalı ilişkide bulundular (Şekil 19.23).

Daha öncede belirttiğimiz gibi, tek bir toplum üzerinde yapılan çalışmalar, kültürel etkileşimleri ve evrimsel geçmişi ayırt etme konusunda fazla birşey sunmaz. Flinn'in araştırmalarında ortaya çıkan ayırt etme motifinin tamamen kültürün bir ürünü olduğunu ve bunun türümüzün uyumsal tarihi ile hiçbir ilgisi olmadığını ileri sürebiliriz. Ancak, artan sayıda kanıtlar, ebeveynlerin kendisinden olan genetik çocukları ile diğerlerinden olan çocuklar arasında yaptığı bu ayrımcılığın kültürler arası bir olgu olduğunu ortaya koymaktadır. Örneğin, Kim Jill ve Hillard Kaplan (1988) biyolojik çocukların, üvey çocuklara göre yaşama oranlarını Ache yerlilerinde araştırdı. Ache yerlileri, Paraguay'da yaşayan geleneksel toplayıcı bir topluluktur. Hill ve Kaplan, biyolojik aileler tarafından bakılan çocukların %81'i 15 yaşına kadar yaşadıkları halde, aile bireylerinden biri biyolojik diğeri üvey ebeveyn olan ai-



Şekil 19.23 Üvey babalar, aileye katılmadan önce doğan üvey çocuklarla daha fazla zaman geçirir ve daha iyi geçinirler (a) Üvey babaların üvey çocukları ile harcadıkları zamanın oranı (gözlenen tüm ilişkilerin %'si). Veriler, üvey babanın üvey çocuk doğduktan sonra aileye katılıp katılmamalarına göre ayrılmıştır. (b) Sütunlar, üvey baba ve üvey çocukları arasındaki tartışmalı ilişkilerin oranını göstermektedir (tanım için metine bkz.). Flinn (1988)'den.

lelerdeki çocukların yalnızca %57'sinin bu yaşa kadar yaşadığını buldu. Napoleon Chagnon (1992 ve ayrıca bkz. 1988), Venezüella ve Brezilya'da yaşayan, geleneksel avcı, toplayıcı ve tarımcı Yanomamö yerlilerini çalıştı. Yanomamö'ler poligamik olduklarından, kadınlar koca bulmakta fazla zorlanmamalarına rağmen, erkeklerin kadın bulması zordur. Chagnon, babaların, biyolojik erkek çocuklarına eş bulmak için, üvey erkek çocuklarına göre, daha fazla çaba harcadıklarını gözlemledi. Frank Marlowe (1999), Tanzanya'daki Hadza avcı-toplayıcılar ile çalışmalar yaptı. Biyolojik babaların, üvey babalara göre, çocukları ile daha fazla zaman harcadıklarını, onlarla oynadıklarını, onlarla konuştuklarını ve onların beslenmesiyle daha fazla ilgilendiklerini buldu. Kermyt Anderson ve meslektaşları (1999), Albuquerque'de (New Mexico) yaşayan modern Amerikan erkeklerini çalıştı. Erkeklerin, biyolojik çocuklarının eğitimlerine, üvey çocuklarına göre, daha fazla yatırım yaptıklarını buldu.

Ebeveyn Ayrımcılığı ve Çocukların Sağlığı

Ebeveynler tarafından üvey çocuklara karşı uygulanan ayrımcılığın çocukların fizyolojik durumlarına olan etkileri düşünüldüğü zaman, bu bir halk sağlığı konusu haline dönüşmektedir. Mark Flinn ve Barry England (1995; 1997), bu sefer, Dominik'in kırsal kesimindeki bir Karayib köyünün çocuklarına sakız vererek onların tükrük örneklerini topladı. Araştırmacılar bu tükrük örneklerinde bulunan kortizol seviyelerini ölçtüler. Kortizol, stres altındaki hayvanlar tarafından üretilen bir hormondur. Kısa dönemde yüksek kortizol seviyesi, bir hayvanın, kaynaklarını acil ihtiyaçlarına yönlendirmesine neden olur (metabolik hız ve tetikte olma artar ve büyüme ve üreme gibi faliyetler baskılanır). Uzun dönemde ise, kronik yüksek kortizol seviyesi, immün sistemin baskılanmasına, enerji depolarının azalmasına ve sosyal çevreden uzaklaşmaya neden olur.

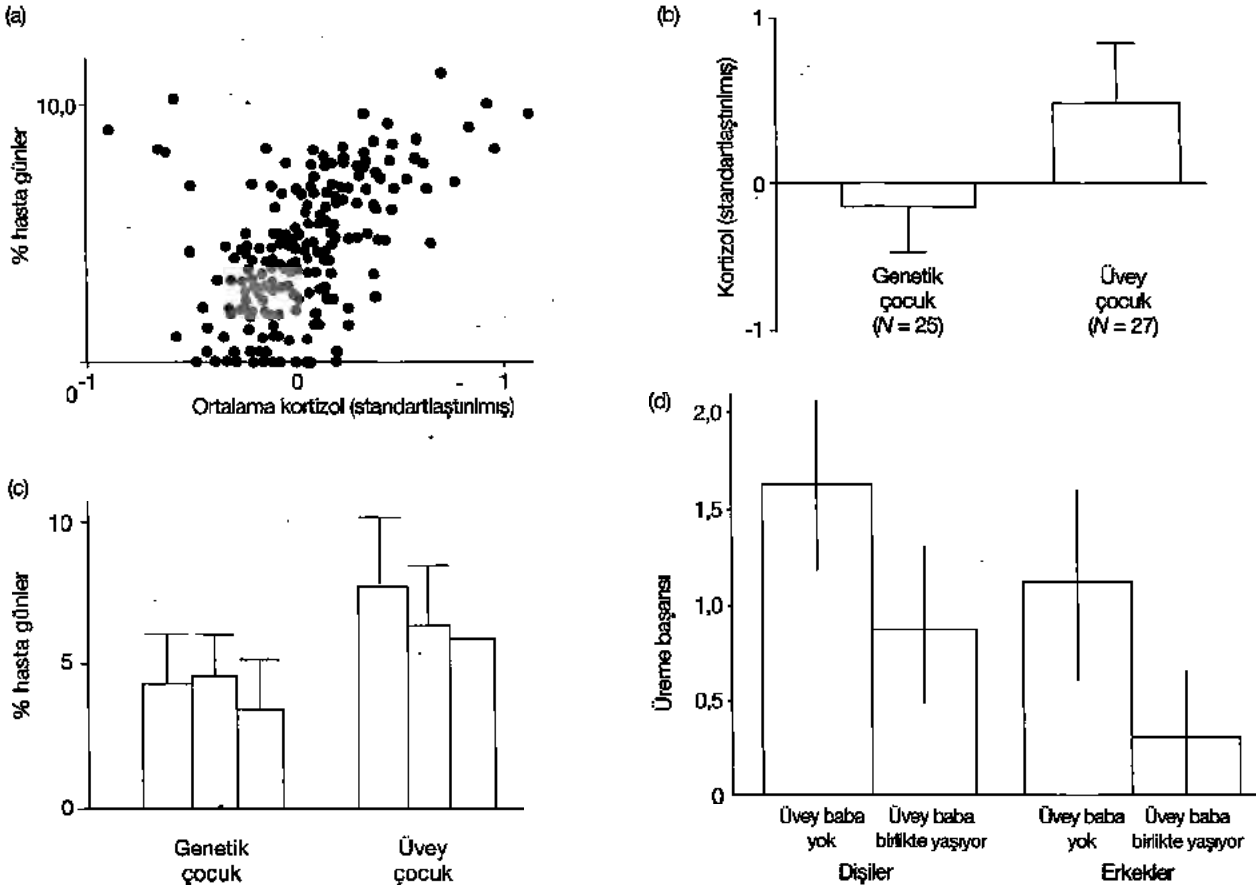
Flinn ve England, çalıştıkları köyde tükürüklerinde nispeten yüksek kortizol seviyesi bulunan bu çocukların daha sıklıkla hastalandıklarını buldular (Şekil 19.24a). Tahmin edilebileceği gibi, en yüksek kortizol seviyesine sahip (Şekil 19.24b) ve daha çok hasta olanlar (Şekil 19.24c) üvey çocuklardı. Sonuç olarak, üvey çocuklar erken ergenlik döneminde daha düşük üreme başarısına sahipti (Şekil 19.24d) ve kasabayı terk etmeleri daha olasıydı.

Darwinist öngörüleri inceleyen araştırmacılar, halk sağlığı üzerinde önemli etkileri olan insan davranış motiflerini ortaya koydular.

Martin Daly ve Margo Wilson, kendi çocuklarını öldüren ailelerin dava dosyalarını analiz ederek, ebeveyn ayrımcılığının halk sağlığı sonuçlarını araştırdı (Daly ve Wilson 1988a ve ayrıca bkz. Daly ve Wilson 1988b; 1994a; 1994b). Daly ve Wilson, çocukların, biyolojik ailelere göre, üvey aileler tarafından daha yüksek oranda öldürülebileceği öngörüsünde bulundular.

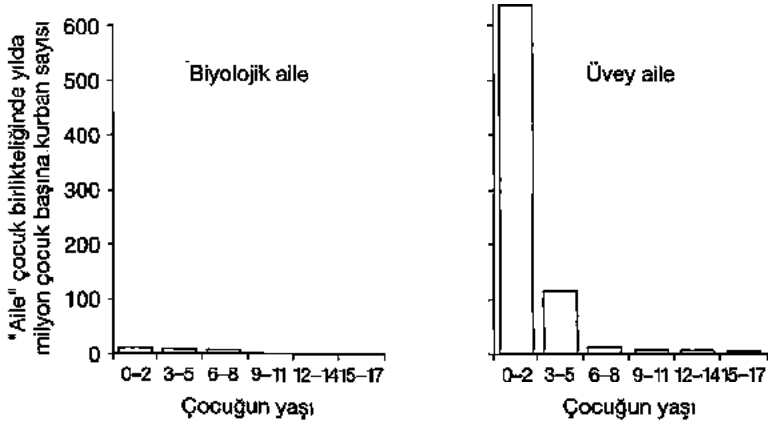
Kanada'daki çocuk katillerinin verileri, Daly ve Wilson'ın öngörüsünü çarpıcı bir şekilde doğrulamaktadır: Üvey ailelerin üvey çocuklarını öldürme oranı, biyolojik ailelerin biyolojik çocuklarını öldürme oranından çok daha fazladır (Şekil 19.25).

Bu sonucu biraz daha tartışmak yararlı olacaktır. Mutlak sayılara bakınca (yani basitçe öldürülenlerin toplam sayısına), biyolojik ailelerin üvey ailelerden daha fazla çocuk öldürdüğü görülmektedir (Bu sayı Daly ve Wilson'ın çalışmasında, 341'e karşı 67'dir). Fakat, bunun başlıca nedeni, sadece çok az sayıda çocuğun üvey ailede yaşamış olmasıydı. Bu özellikle, aileleri tarafından öldürülen kurbanların çoğunluğunu oluşturan, küçük çocuklar için doğrudur. Kanada'da 1984'de, bir ile dört yaş arasındaki çocukların yalnızca %0,4'ü ailede yaşamaktaydı. Çok az sayıda çocuğun üvey aile ile yaşadığı gerçeğini doğrulamak için, Daly ve Wilson verileri Tablo 19.25'de oransal olarak, yani biyolojik ve üvey aileleri ile yaşayan çocukların, milyon çocuktan bir yılda öldürülenlerin sayısı şeklinde rapor ettiler: Epidemiyologlar çoğu zaman böyle bir çalışma sonuçlarını göreli risk olarak rapor ederek özetlerler. Burada, üvey çocukların biyolojik çocuklara göre göreli öldürülme riski, üvey ço-



Şekil 19.24 Üvey çocukların genetik çocuklara göre stres, kortizol seviyeleri, hastalıkları ve üreme başarıları
(a) Kanlarında yüksek seviyede kortizol stres hormonu olan çocuklar daha sık hastalanırlar. Negatif sayılar, kortizol seviyesinin ortalama seviyeden daha düşük, pozitif sayılarda daha yüksek olduğunu gösterir. (b) Üvey çocukların kanları biyolojik çocuklara göre daha fazla kortizol içerir. (a,b) Flinn ve England (1995)'den. Copyright © 1995, Current Anthropology. The University of Chicago Press'in izni ile basılmıştır. (c) Biyolojik çocuklar ile üvey çocuklar arasındaki sağlık durumu farklılığı sosyoekonomik durumlarına bağlı farklılıktan daha fazladır (farklı renkler farklı sosyoekonomik durumları göstermektedir). Flinn ve England (1997)'den. Wiley-Liss, Inc.'in izni ile tekrar basılmıştır. (d) Biyolojik çocuklar erken yetişkinliklerinde (kadınlar için 18-28, erkekler için 20-30) üvey çocuklara göre daha yüksek üreme başarısına sahiptir. Flinn (1988)'den. Copyright © 1988, Elsevier Science. Elsevier Science'ın izni ile basılmıştır.

cukların üvey aileler tarafından öldürülme oranının, biyolojik çocukların biyolojik aileler tarafından öldürülme oranına bölünmesidir. Sıfır ile iki yaş grubu için, üvey çocukların aileleri tarafından göreli öldürülme riski, biyolojik çocuklarınkinin yaklaşık 70 katıdır. Bu olağan üstü yüksek bir risktir. Karşılaştırma olması için, örneğin, sigara içenlerin içmeyenlere göre akciğer kanseri olma göreli riski yaklaşık 11'dir.



Şekil 19.25 Çocukların biyolojik bir aileye karşı üvey bir aile tarafından öldürülme riski
Grafikler, biyolojik (soldaki) ve üvey ailelerin (sağdaki) çocuklarını öldürme oranını (yani, çocukları ile aynı evde yaşayan ailelerin yılda milyon çocuk başına öldürme sayısını) vermektedir. İki ya da daha küçük yaşlardaki çocukların üvey aileleri tarafından öldürülme oranı, biyolojik aileleri tarafından öldürülme oranından yaklaşık 70 kat daha fazladır. Bu veriler, 1974 ile 1983 yılları arasında Kanada'dan kayıt edilmiştir. Daly ve Wilson (1988a; 1988b). Copyright © 1988, Aldine de Gruyter. Aldine de Gruyter'in izni ile basılmıştır.

Daly ve Wilson, üvey çocukları öldürmenin, insanlar için ne şimdi ne de geçmişte uyumsal bir davranış olduğunu savunmamaktadır. Başka birinin çocuğunu öldüren herhangi bir kişi, geleneksel avcı-toplayıcı toplumlarda bile, sosyal cezalarla karşılaşacaktır ve bu cezalar üvey aile yatırımı için istenmeyen kişinin yok edilmesinin sağlayacağı potansiyel katkıdan daha fazlasına mal olacaktır. Bunun yerine, Daly ve Wilson, iki özelliğin bileşiminin uyumsal olabileceğini önermektedir: (1) genetik olarak kendisinden olan ile başkasından olanı ayırt etmede kişisel yararı algılayan akli ve psikolojik bir aygıt ve (2) bu algılama kabiliyetini duygusal motivasyonla iki çeşit çocuk arasında aktif ayrımcılığa dönüştürebilme. Bu gibi aygıta sahip olan kişiler ender olarak aşırıya kaçan hatalar yapacaktır. Aşırıya kaçan bu hatalar Daly ve Wilson'ın verilerini oluşturmuştur.

Daly ve Wilson'ın biyolojik ve üvey aileler arasındaki farklılıklara ilikin verileri, Flinn (1988)'in başarabildiği gibi değil de, kontrol edilemeyen gözlemsel bir çalışmanın verileridir. Buna rağmen, Darwinist çerçeve içinde gerçekleştirilen araştırmaların, halk sağlığı uzmanlarına ve sosyal hizmetleri sağlayan kişilere kullanışlı bilgiler sağlayabileceğini göstermektedir.

Özet

Evrimsel biyolojinin tıpta birçok uygulamaları vardır. Bu bölümde, evrimsel analizin insan sağlığı ile ilgili konularda anlayışımızı geliştiren iki genel yolunu ele alındı. İlk olarak, evrimin mekanizmaları ile ilgili bilgilerimizi, patojenleri ve tümörleri çalışmada kullandık. İkinci olarak, adaptasyonist programın metotlarını, insan fizyolojisi ve davranışı hakkındaki soruları cevaplamak için kullandık.

Patojenler ve konakları, sürekli bir evrimsel karşı atak içerisindedirler. İmmün sistemlerimiz ve dışarıdan aldığımız ilaçlar, dokularımızı enfekte eden virüsler ve bakterilere karşı güçlü bir seçilim baskısı uygular. Patojen populasyonları, kısa nesil zamanına, büyük populasyonlara ve genellikle yüksek mutasyon hızlarına sahip olduklarından, virüs ve bakteri populasyonları hızla evrimleşirler. Filogenetik analiz, patojen evriminin tarihini oluşturmamıza ve grip örneğinde olduğu gibi, epidemilere neden olan patojen suşları yaratan bazı mekanizmaları anlamamıza yardımcı olur. Seçilim düşüncesi, aynı zamanda, patojen populasyonların ne zaman ilaçlara dirençli hale geleceğini, eğer ilaç kullanımı kaldırılırsa, ilaç direncinin populasyonda devam edip etmeyeceğini ve nelerin bazı hastalıkları virülant ve diğerlerini ise iyi huylu yaptığını öngörmemize de yardımcı olur.

İnsanlarda, diğer organizmalar gibi, doğal seçilim yoluyla evrimin bir ürünüdür. Bundan dolayı, adaptasyonist programın araçları, kendimizi form ve fonksiyon yönünden anlamamıza yardımcı olabilir. Seçilim düşüncesi, ateş gibi hastalık semptomlarının immün cevabımızın uyumsal parçaları olabileceğini önermektedir. Çocuklara karşı olan davranışımızın kültürler arası değişmeyen motifler taşıması gibi halk sağlığı yönüyle önemli sonuçları olan davranış biçimlerimiz, psikolojik uyumlar olarak da yorumlanabilir. Aklımızda tutmamız gereken diğer önemli birşey de, yakın yüz yıllarda çevremizde meydana gelen değişimlerin uyumsal evrim hızının çok ötesinde olmasıdır. Modern çağın miyopluk ve göğüs kanseri hastalıkları, belki de olağan olmayan çevrelerde yaşamamızın bir sonucudur.

Evrimsel biyolojinin, bazı açılardan medikal bir bilim olarak tanınması geç kalmış bir durumdur. Gelecek yıllarda, evrim çalışan biyologlar ile medikal araştırmacılar arasındaki ilişkilerin daha da sıklaşacağını ve daha verimli hale geleceğini ümit ediyoruz.

Sorular

1. Bazı biyologlar vücutlarımızı, işgalci metastaz yapan kanserin evrimleşmesi için seçici baskı uygulayan küçük ekosistemler olarak görürler. Eğer bu doğruysa neden hepimiz kansere yakalanmıyoruz? (*İpucu*: evrimleşme hızına

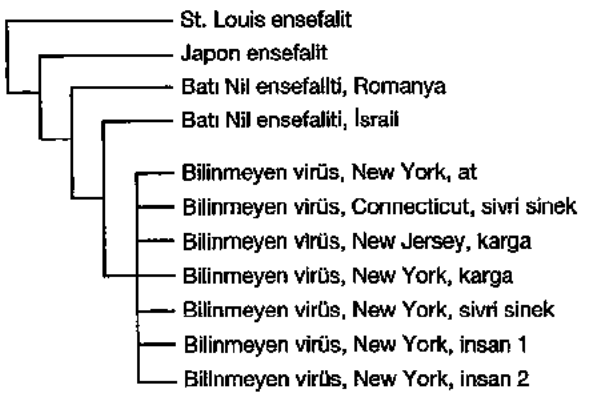
karşı insanların yaşam sürelerini göz önünde bulundurun) Ancak, aynı biyologlar, insanlardaki bazı genlerin özellikle kanseri önlemek için evrimleştiğine inanmaktadırlar. Hem kanserin ve hem de anti kanser genlerinin kuvvetle seçilime uğraması nasıl mümkün olabilir (*İpucu*: bir kişinin vücudundaki evrimleşme ile insanların bir populasyonda evrimleşmesini karşılaştırınız).

2. Bir tümördeki genetik çeşitliliğin, tümörün yaşının hesaplanmasında nasıl kullanıldığını gördük (bkz. Şekil 19.14). Bu analiz, mutasyon oranının her hücre bölünmesinde sabit olmasına dayanır. Eğer kanserli tümör, yüksek mutasyon hızı ile evrimleşti ise, bu sonuçları nasıl değiştirecektir? Tümörün yaşını hesaplamada kullandığımız belirteçler seçilim bakımından nötr olmak zorunda mıdır? Neden evet veya neden değil?
3. Patojenler, potansiyel konaklarının minumum populasyon büyüklüğüne ihtiyaç duyarlar. Eğer populasyon çok küçük ise, kısa bir süre içinde ya tüm populasyon patojen tarafından öldürülür ya da tüm populasyon enfeksiyonu atlatır ve immün hale gelir. Eğer bunlar gerçekleşirse, patojen her iki durumda da yok olur. Hangi evrimsel değişikler patojenlerin daha küçük populasyonlarda hayatta kalma yeteneklerini artırabilir? Örneğin, kızamık yaklaşık 500 000 bireylik bir insan populasyonuna ihtiyaç duyarken, difteri için yaklaşık 50 000 bireylik bir insan populasyonu yeterlidir. Difterinin nasıl 1/10 kadarlık bir konak populayonu ile hayatta kaldığına dair bir hipotez geliştiriniz. Örneğin, bu iki hastalık, aktarılma sıklığı, virülans, kuluçka süresi veya mutasyon hızı yönünden bir birlerinden nasıl farklılıklar gösterir?
4. Şekil 19.18'de gösterilen deneyde, çöl iguanalarının bir gurubuna tuz enjekte etmek neden önemliydi?
5. İki yaşındaki çocuğunuzun hasta ve 41 °C gibi tehlikeli bir yüksek ateşi olduğunu varsayın. Siz ve doktorunuz, çocuğunuza ateş düşürücü ilaç tedavisi uygulamaya karar vereceksiniz. Çocuğunuzun ateşinin tamamen normal seviyeye düşmesini mi yoksa orta derece ateşte (38.5 °C) tutmayı mı istersiniz? Eğer bu önemli kararı vermek için yeterli bilgiye sahip olmadığınızı düşünüyorsanız, daha başka ne tür bilgiler isterdiniz? (diğer bir değişle, daha ne tür çalışmalar yapılmalıdır)?
6. Bu bölümde ateş hakkında verilen çalışmaları tekrar gözden geçiriniz. Kluger'in, bu çalışmalarının çoğunun ateşin uyumsal olduğuna dair hipotezi test etmediği şeklindeki görüşüne katılıyor musunuz? Eğer katılıyoriseniz, bunu tam olarak test edebilecek bir deney tasarlayabilir misiniz? Deneyiniz etik midir?
7. Dixon ve meslektaşlarının çalışmalarındaki (Şekil 19.21) kiraz kuşları, genetik akrabalıklarının farkındalar ve üreme başarılarını artırmaya 'çabalıyorlar' gibi görünüyorlar. Kiraz kuşlarının (veya diğer hayvanların) hareketlerinin sonuçlarının farkında olmadan, bu hareketlerinin evrimsel sonuçlarının farkındaymışlar gibi davranmalarına evrim neden olabilir mi? Aynı durum, bazı insan davranışları içinde doğru olabilir mi?
8. Daly ve Wilson'ın küçük yaşta ölüm riski verileri, üvey babaların, biyolojik babalara göre, daha şiddetçi kişiliklere sahip olmaları ile açıklanabilir. Bu 'şiddetçi kişilik' Flinn'in Trinidad köyünden elde ettiği verilere uygulanabilir mi? Neden evet veya neden hayır? Daly ve Wilson'ın çalışması, çok sayıda ailenin genel verilerini kapsarken, Flinn'in çalışması az sayıda ailenin ayrıntılı verilerini kapsamaktadır. Her bir çalışmanın avantaj ve dezavantajları nelerdir?
9. Evrim çalışan bir biyolog bir zamanlar, eğer evrim insan sosyal davranışlarını etkilediyse, bir dayının yeğenlerine amcadan ve hatta çocukların babasından daha özel ilgi göstereceği hipotezini oluşturdular. Bu hipotezi neden oluşturdu? (Öyle görünüyor ki, birçok kültürde erkek, gerçekten de, ebeveyn bakımını kız kardeşinin çocuklarına yönlendirmektedir).
10. 1999 yılında Bileşik Devletlerin Kuzey-doğusunda, gizemli bir insan ensefalit salgını ortaya çıktı. Hastalık etkeni başlangıçta, St. Louis ensefalit virüsü olarak tanımlandı. Aynı zamanda, Kuzey doğu Atlantik sahilinde normalin üstünde kuş ölüleri dikkat çekti. Şekil 19.26, bilinen üç ensefalit virüsü (St. Louis, Japonya ve Batı Nil) ile kuşlardan, ölen iki hasta insandan, ölü bir at ve sivri sineklerden izole edilen virüsler arasındaki genetik ilişkileri göstermektedir. (Veriler, Anderson vd. 1999 ve Lanciotti vd. 1999'dan alınmıştır).

    Kuşlar, at ve insanlar aynı hastalıktan mı çekiyorlardı?

    Salgına, St. Louis ensefalit virüsü mü neden olmuştur?

    Bu kladogram hastalığın nasıl yayıldığını gösterebilir mi?



Şekil 19.26 Bileşik Devletlerin Kuzey-doğusunda, 1999 yılında, farklı konaklardan izole edilen ensefalit virüslerinin filogenisi Anderson vd. (1999) ve Lanciotti vd. (1999)'in verilerine ve analizlerine dayanmaktadır.

Kaynak Araştırması

11. Ateş düşürücü ilaç alımının insan hastalıkları üzerine etkilerine ilişkin diğer bir çalışma için bakınız:

    Sugimura, T., T. Fujimoto, H. Motoyama, T. Maruoka, and S. Korematu, et al. 1994. Risks of antipyretics in young children with fever due to infectious disease. *Acta Paediatrica Japonica* 36: 375–378.

    Bu makalede, ateşin bakteriyel solunum enfeksiyonuna karşı uyumsal bir cevap olduğunun kanıtı ne kadar güçlüdür? Asetaminofen, ateşten başka, immün cevabın diğer yönlerini de etkilediğini göz önünde bulundurunuz ("Ateş ve Yaygın Soğuk Algınlığı", Seksiyon19.6). Ayrıca, Sugimura ve meslektaşlarının deneysel bir çalışma değil, gözlemsel bir çalışma yaptıklarını da göz önünde bulundurunuz. Başka bir değişle, araştırmacılar asetaminofene karşı yalancı ilaç gruplarını rastgele ayırmadılar. Bunun yerine, ailelerden çocuklarına ne kadar asetaminofen verdiklerini not etmelerini istediler.

12. Birçok ülkede, et üreticileri, büyümeyi teşvik etmek için hayvanlarına düzenli olarak antibiyotik vermektedirler. Antibiyotiğin büyümeyi neden teşvik ettiği bilinmemektedir, ancak bu küresel antibiyotik üretiminin büyük bir kısmını oluşturmaktadır. Antibiyotikle beslenmenin, hayvanlarda antibiyotiğe dirençli bakterilerin seçilimine ve daha sonra bu bakterilerin insanları enfekte ettiğine dair güçlü kanıtlar için bakınız:

    Wegener, H. C., et al. 1999. Use of antimicrobial growth promoters in food animals and *Enterococcus faecium* resistance to therapeutic antimicrobial drugs in Europe. *Emerging Infectious Diseases* 5: 329–325. Available from URL http://www.cdc.gov/ncidod/EID/eid.htm

13. Menstrual döngünün uyumsal olup olmadığı ve modern kadının menstrüsyanı baskılamak için hormon tedavisi görüp görmemesi gerektiğine karar verebilmek önemli bir sorudur. Bu konu tartışmalıdır. Bakınız:

    Profet, M. 1993. Menstruation as a defense against pathogens transported by sperm. *Quarterly Review of Biology* 68: 335–381.

    Strassmann, B. I. 1996. The evolution of endometrial cycles and menstruation. *Quarterly Review of Biology* 71: 181–220.

Kaynaklar

Anderson, J. F., T. G. Andreadis, et al. 1999. Isolation of West Nile virus from mosquitoes, crows, and a Cooper's hawk in Connecticut. *Science* 286: 2331–2333.

Anderson, K., H. Kaplan, and J. Lancaster. 1999. Paternal care by genetic fathers and stepfathers I: Reports from Albuquerque men. *Evolution and Human Behavior* 405–431.

Austin, D. J., K. G. Kristinsson, and R. M. Anderson. 1999. The relationship between the volume of antimicrobial consumption in human communities and the frequency of resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*: 96: 1152–1156.

Azzimondi, G., L. Bassein, F. Nonino, L. Fiorani, L. Vignatelli, et al. 1995. Fever in acute stroke worsens prognosis: A prospective study. *Stroke* 26: 2040–2043.

Banet, M. 1979. Fever and survival in the rat. *Pflügers Archiv* 381: 35–38.

Banet, M. 1981a. Fever and survival in the rat. The effect of enhancing the cold defense response. *Experientia* 37: 985–986.

Banet, M. 1981b. Fever and survival in the rat. Metabolic rate versus temperature response. *Experientia* 37: 1302–1304.

Baquero, F., and J. Blázquez. 1997. Evolution of antibiotic resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 482–487.

Bean, W. J., Schell, M., et al. 1992. Evolution of the H3 influenza virus hemagglutinin from human and nonhuman hosts. *Journal of Virology* 66: 1129–1138.

Berkey, C. S., A. L. Frazier et al. 1999. Adolescence and breast carcinoma risk. *Cancer* 85: 2400–2409.

Bernard, G. R., A. P. Wheeler, et al. 1997. The effects of ibuprofen on the physiology and survival of patients with sepsis. *New England Journal of Medicine* 336: 912–918.

Bernheim, H. A., and M. J. Kluger. 1976. Fever: Effect of drug-induced antipyresis on survival. *Science* 193: 237–239.

Bishai, W. R., N. M. H. Graham, et al. 1996. Rifampin-resistant tuberculosis in a patient receiving rifabutin prophylaxis. *New England Journal of Medicine* 334: 1573–1576.

Blaese, R. M., K. W. Culver, A. D. Miller, C. S. Carter, T. Fleisher, et al. 1995. T. lymphocyte-directed gene therapy for ADA-SCID: Initial trial results after 4 years. *Science* 270: 475–480.

Bloch, A. B., G. M. Cauthen, et al. 1994. Nationwide survey of drug-resistant tuberculosis in the United States. *Journal of the American Medical Association* 271: 665–671.

Bordignon, C., L. D. Notarangelo, N. Nobili, G. Ferrari, and G. Casorati, et al. 1995. Gene therapy in peripheral blood lymphocytes and bone marrow for ADA-immunodeficient patients. *Science* 270: 470–575.

Bull, J. J. 1994. Virulence. *Evolution* 48: 1423–1437.

Bush, R. M., C. A. Bender, et al. 1999. Predicting the evolution of human influenza A. *Science* 286: 1921–1925.

Bush, R. M., W. M. Fitch, et al. 1999. Positive selection on the H3 hemagglutinin gene of human influenza virus A. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1457–1465.

Chagnon, N.A. 1988. Male manipulations of kinship classifications of female kin for reproductive advantage. In L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder, and P. Turke, eds. *Human Reproductive Behavior: A Darwinian Perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, 23–48.

Chagnon, N.A. 1992. *Yąnomamö*. Fort Worth: Harcourt Brace College Publishers.

Cordain, L., R. W. Gotshall, and S. B. Eaton. 1997. Evolutionary aspects of exercise. *World Review of Nutrition and Dietetics* 81: 49–60.

Daly, M., and M. Wilson. 1984. A sociobiological analysis of human infanticide. In G. Hausfater and S. B. Hrdy, eds. *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. New York: Aldine de Gruyter, 487–502.

Daly, M., and M. Wilson. 1988a. *Homicide*. New York: Aldine de Gruyter.

Daly, M., and M. Wilson. 1988b. Evolutionary social psychology and family homicide. *Science* 242: 519–524.

Daly, M., and M. Wilson. 1989. Evolution and family homicide, reply. *Science* 243: 463–464.

Daly, M., and M. I. Wilson. 1994a. Some differential attributes of lethal assaults on small children by stepfathers versus genetic fathers. *Ethology and Sociobiology* 15: 207–217.

Daly, M., and M. Wilson. 1994b. Stepparenthood and the evolved psychology of discriminative parental solicitude. In S. Parmigiani and F. S. vom Saal, eds. *Infanticide and Parental Care*. London: Harwood Academic Publishers, 121–133.

Dawkins, R. 1976, 1989. *The Selfish Gene*, 1st and 2nd ed. Oxford: Oxford University Press.

Dennett, D. C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea*. New York: Simon and Schuster.

Diamond, J. 1992. *The Third Chimpanzee*. New York: Harper Collins.

Dixon, A., D. Ross, S. L. C. O'Malley, and T. Burke. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698–700.

Doran, T. F., C. De Angelis, R. Baumgardner, and E. D. Mellits. 1989. Acetaminophen: More harm than good for chickenpox? *Journal of Pediatrics* 114: 1045–1048.

Durham, W. H. 1991. *Coevolution: Genes, culture, and human diversity*. Stanford University Press, Stanford.

Eaton, S. B., and L. Cordain. 1997. Evolutionary aspects of diet: Old genes, new fuels. *World Review of Nutrition and Dietetics* 81: 26–37.

Eaton, S. B., S. B. Eaton III, and M. J. Konner. 1997. Paleolithic nutrition revisited: A twelve-year retrospective on its nature and implications. *European Journal of Clinical Nutrition* 51: 207–216.

Ewald, P. W. 1991. Waterborne transmission and the evolution of virulence among gastrointestinal bacteria. *Epidemiology and Infection* 106: 83–119.

Ewald, P. W. 1993. The evolution of virulence. *Scientific American* (April): 86–93.

Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford: Oxford University Press.

Fitch, W. M., J. M. Leiter, et al. 1991. Positive Darwinian evolution in human influenza A viruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 88: 4270–4274.

Flinn, M. V. 1988. Step- and genetic-parent–offspring relationships in a Caribbean village. *Ethology and Sociobiology* 9: 335–369.

Flinn, M. V., and B. G. England. 1995. Childhood stress and family environment. *Current Anthropology* 36: 854–866

Flinn, M. V., and B. G. England. 1997. Social economics of childhood glucocorticoid stress response. *American Journal of Physical Anthropology* 102: 33–53.

Gorman, O. T., W. J. Bean, et al. 1991. Evolution of influenza A virus nucleoprotein genes: Implications for the origins of *H1N1* human and classical swine viruses. *Journal of Virology* 65: 3704–3714.

Graham, N. M. H., C. J. Burrell, R. M. Douglas, P. Debelle, and L. Davies. 1990. Adverse effects of aspirin, acetaminophen, and ibuprofen on immune function, viral shedding, and clinical status in rhinovirus-infected volunteers. *Journal of Infectious Diseases* 162: 1277–1282.

Green, M. H., and C. W. Vermeulen. 1994. Fever and the control of gram-negative bacteria. *Research in Microbiology* 145: 269–272.

Henderson, B. E., P. K. Ross, and M. C. Pike. 1993. Hormonal chemoprevention of cancer in women. *Science* 259: 633–638.

Hershfield, M. S., R. H. Buckley, M. L. Greenberg, A. L. Melton, L. Schiff, et al. 1987. Treatment of adenosine deaminase deficiency with polyethylene glycol-modified adenosine deaminas. *New England Journal of Medicine* 316: 589–596.

Hill, K., and H. Kaplan. 1988. Trade-offs in male and female reproductive strategies among the Ache, part 2. In L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder, and P. Turke, eds. *Human Reproductive Behavior: A Darwinian Perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, 291–305.

Hirschhorn, R., D. R. Yang, et al. 1996. Spontaneous in vivo reversion to normal of an inherited mutation in a patient with adenosine deaminase deficiency. *Nature Genetics* 13: 290–295.

Klug, W. S., and M. R. Cummings. 1997. *Concepts of Genetics*, 5th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Kluger, M. J., D. H. Ringler, and M. R. Anver. 1975. Fever and survival. *Science* 188: 166–168.

Kluger, M. J. 1992. Fever revisited. *Pediatrics* 90: 846–850.

Kolata, Gina. 1999. *Flu*. New York. Farrar, Straus, and Giroux.

Lanciotti, R. S., J. T. Roehrig, et al. 1999. Origin of West Nile virus responsible for an outbreak of encephalitis in the northeastern United States. *Science* 286:2333–2337.

Laver, W. G., N. Bischofberger, and R. G. Webster. 1999. Disarming flu viruses. *Scientific American* 280 (January): 78–87.

Layde P. M., L. A. Webster, et al. 1989. The independent associations of parity, age at first full term pregnancy, and duration of breastfeeding with the risk of breast cancer. *Journal of Clinical Epidemiology* 42: 963–73.

Levin, B. R. 1996. The evolution and maintenance of virulence in microparasites. *Emerging Infectious Diseases* 2: 93–102.

Levy, S. B. 1998. The challenge of antibiotic resistance. *Scientific American* 278 (March): 46–53.

Lewontin, R. C. 1980. Sociobiology: Another biological determinism. *International Journal of Health Services* 10: 347–363.

Marlowe, F. 1999. Showoffs or providers? The parenting effort of Hadza men. *Evolution and Human Behavior* 20: 391–404.

Messenger, S. L., I. J. Molineux, and J. J. Bull. 1999. Virulence evolution in a virus obeys a trade off. *Proceedings of the Royal Society, London*, Series B 266: 397–404.

Nesse, R. M., and G. C. Williams. 1994. *Why We Get Sick*. New York: Vintage Books.

Nesse, R. M., and G. C. Williams. 1998. Evolution and the origins of disease. *Scientific American* (November): 86–93.

Neutel, C. I., and H. Johansen. 1995. Measuring drug effectiveness by default: The case of Bendectin. *Canadian Journal of Public Health* 86: 66–70.

Norton, T. T., and C. Wildsoet. 1999. Toward controlling myopia progression? *Optometry and Vision Science* 76: 341–342.

Orr, H.A. 1996. Dennett's dangerous idea. *Evolution* 50: 467–472.

Rattan, A., A. Kalia, and N. Ahmad. 1998. Multidrug-resistant *Mycobacterium tuberculosis*: Molecular perspectives. *Emerging Infectious Diseases* 4: 195–209.

Schrag, S. J., V. Perrot, and B. R. Levin. 1997. Adaptation to the fitness costs of antibiotic resistance in *Escherichia coli*. *Proceedings of the Royal Society, London*, Series B 264: 1287–1291.

Shibata, D., W. Navidi, R. Salovaara, Z.-H. Li, and L. A. Aaltonen. 1996. Somatic microsattelite mutations as molecular tumor clocks. *Nature Medicine* 2: 676–681.

Sorsby, A., and F. A. Young. 1970. Transmission of refractive errors within Eskimo families. *American Journal of Optometry* 47: 244–249.

Spicer, D. V., D. Shoupe, and M. C. Pike. 1991. GnRH agonists as contraceptive agents: predicted significantly reduced risk of breast cancer. *Contraception* 44: 289–310.

Strassmann, B. I. 1999. Menstrual cycling and breast cancer: An evolutionary perspective. *Journal of Women's Health* 8: 193–202.

Teikari, J. M., J. O'Donnell, J. Kaprio, and M. Koskenvuo. 1991. Impact of heredity in myopia. *Human Heredity* 41: 151–156.

Tufte, E. R. 1997. *Visual Explanations*. Cheshire, CT: Graphics Press.

Vaughn, L. K., H. A. Bernheim, and M. Kluger. 1974. Fever in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Nature* 252: 473–474.

Webster, R. G., W. J. Bean, et al. 1992. Evolution and ecology of influenza A viruses. *Microbiological Reviews* 56: 152–179.

Williams, G.C., and R. M. Nesse. 1991. The dawn of Darwinian medicine. *The Quarterly Review of Biology* 66: 1–22.

Young, F. A., W. R. Baldwin, et al. 1969. The transmission of refractive errors with Eskimo families. *American Journal of Optometry* 46: 676–685.

Youssoufian, H. 1996. Natural gene therapy and the Darwinian legacy. *Nature Genetics* 13: 255–256.

SÖZLÜK

adaptasyon (adaptation): Kendisine sahip olan bireyin, sahip olmayanlara göre, hayatta kalma veya üreme yeteneğini arttıran bir özellik.
adaptif özellik: bkz. uyumsal özellik
akraba seçilimi (kin selection): Dolaylı uyum gücü kazanımlarına dayalı doğal seçilim.
akraba tanıma (kin recognition): Diğer bireylerin kendisine olan genetik akrabalık derecesini ayırt etme yeteneği.
akrabalı üreme katsayısı: bkz. soyiçi üreme katsayısı
akrabalık katsayısı (*r*) (coefficient of relatedness (*r*)): İki farklı bireyde, belli bir lokustaki alellerin ortak bir atadan kalıtılmış olmaları nedeniyle aynı olma olasılığı.
aleller (alleles): Bir genin değişik formları ya da belli bir lokusta yer alan değişik nukleotit dizileri.
allopatri (allopatry): Farklı coğrafik alanlarda yaşama.
allopatrik model (allopatric model): Populasyonlar coğrafik olarak izole olduklarında ve bu populasyonlar üzerinde seçilim ve sürüklenmenin bağımsız olarak işlemesi nedeniyle farklılaşuklarında, türleşmenin meydana geleceğini öngören hipotez.
allozim (allozyme): Aynı lokustaki farklı aleller tarafından kodlanan bir enzimin değişik formları.
anasal etki (maternal effect): Ana tarafından meydana getirilen ve genetik olmayan etki nedeniyle bireyler arası varyasyon; örneğin büyüklük kalıtsal olmasa da, anneleri tarafından daha fazla beslenen civcivler daha büyük vücuda sahip olabilirler. Bunlar da büyüdüklerinde kendi yavrularını daha fazla besleyebilirler.
antijenik bölge (antigenic site): Bir proteinin bağışıklık sistemi tarafından tanınan ve bir tepkiyi başlatan kısmı.
ara neden (proximate causation): Özelliklerin fizyolojik ve moleküler mekanizmalar açısından nasıl çalıştığı yönündeki açıklamalar.
ardışıklık yasası: bkz. süksesyon yasası
arkaplan yokoluşu (background extinction): Kitlesel yokoluş olaylarının aksine "normal" zamanlarda meydan gelen yokoluş.
atasal (ancestral): Bir evrimsel ağacın bir dalında yer alan, türlerin ortak atası tarafından sahip olunan bir özelliği tanımlar; türemiş bir özelliğe zıt anlamda kullanılır.
aynıbiçimdelik *veya* üniformitarianizm (uniformitarianism): Bu gün etkin durumdaki süreçlerle özdeş olan süreçlerin, geçmişte meydana gelen olaylardan sorumlu olduğu varsayımı (bazen bir "kanun" olarak da adlandırılır); ilk defa modern jeolojinin kurucusu olan James Hutton tarafından ortaya atılmıştır.
ayrı eşeyli: bkz. dioyik.

bağımsız (istatistikte) (independence (statistical)): Veri noktaları arasında ilişki olmaması; yani bir veri noktasının değeri, diğer veri noktasının değerini etkilemez.
bağlantı (linkage): Aynı kromozom üzerinde, farklı lokuslarda bulunan alellerin birlikte kalıtılma eğilimi. Aynı zamanda genetik bağlantı olarak da adlandırılır.
bağlantı dengesi(zliği) (linkage (dis)equilibrium): Bir populasyonda, bir lokustaki genotipler diğer lokusta bulunan genotiplere göre rastgele dağılım gösteriyorsa populasyon bu iki lokus için bağlantı dengesine sahiptir; aksi taktirde populasyon bağlantı dengesizliğine sahiptir.
bağlantı dengesizliği katsayısı (*D*) (coefficient of linkage disequilibrium (*D*)): Bir lokustaki genotiplerin diğer bir lokustaki genotipler ile rastgele olmayan ilişki derecesini belirten hesaplanmış değer.
başat genetik varyasyon: bkz. dominant genetik varyasyon.
kodon eğilimi (codon bias): Bir DNA'daki kodonların rastgele olmayan dağılışı (yani, aynı amino asiti kodlayan sinonim kodonların bazılarının daha sıklıkla kullanılma eğilimi).
bencillik (selfishness): Bir birey için uyum gücü kazancı, diğer birey için uyum gücü kaybı ile sonuçlanan, iki birey arasındaki karşılıklı etkileşim.
beraberinde götürme (hitchhiking): Yakın bağlantıya sahip olunan diğer bir lokus üzerine olan seçilim nedeniyle, bir alelin frekansındaki değişim. Ayrıca, seçici süpürülme olarak da bilinir.
birlikte-evrim (coevolution): Türler arası etkileşim zaman içerisinde karşılıklı adaptasyona yol açarsa ortaya çıkar.

çeşitlendirici seçilim: bkz. dallanan seçilim
çevresel varyasyon (environmental variation): Bir populasyondaki bireyler arasında, yaşadıkları ortamların farklılıklarına bağlı olarak ortaya çıkan farklılıklar.

dal (bir filogenetik ağaçta) (branch (of a phylogenetic tree)): Bir filogenetik ağaçta, öncelik ve sonralık anlamında, zamana göre spesifik bir populasyonu veya taksonomik grubu gösteren çizgiler.
dallanan seçilim (disruptive selection): Bir özelliğin ekstrem uçlarına sahip bireyler daha yüksek uyum gücüne sahip olduklarında ortaya çıkar; populasyonda fenotipik varyasyonun artışı ile sonuçlanabilir.
daralan evrim (convergent evolution): Ortak bir çevresel probleme karşı, benzer fakat evrimsel olarak bağımsız tepkiler nedeniyle türler arasında meydana gelen benzerlik.
darboğaz (bottleneck): Populasyon büyüklüğünde, tekrar bir artışın izlediği, kısa dönemli fakat büyük ölçekli düşüş.
Darwinist uyum gücü (Darwinian fitness): Genlerin daha sonraki nesillere aktarılmasında bireyin gösterdiği katkı derecesi; ya da bir bireyin gelecek nesillere yapması beklenen genetik katkıyı (hayat boyu üreme başarısı gibi) ne derece yaptığının ölçüsü.
değiştirici baz değişimleri (replacement substitution): Bir gen tarafından belirlenen amino asit ya da RNA dizisini değiştiren bir DNA baz değişimi. Aynı zamanda sinonim olmayan baz değişimi olarak da adlandırılır.
dengeleyici seçilim (stabilizing selection): Bir özelliğin ara değerine sahip bireyler daha yüksek uyum gücüne sahip olduklarında ortaya çıkan seçilim; bir populasyonda düşük fenotipik varyasyonla sonuçlanabilir ve özelliğin ortalama değerinde evrimleşmenin gerçekleşmesini engelleyebilir.
dışgrup (outgroup): Bir filogenetik analize dahil edilen diğer taksonlara göre, evrimsel olarak daha önce ayrılmış bir taksonomik grup.
diferansiyel başarı (differential success): Belli fenotiplere sahip bireyler ile diğer fenotiplere sahip bireyler arasındaki ortalama hayatta kalma, üretkenlik ya da başarılan çiftleşme sayısı bakımından farklılık.
dioyik (dioecious): Dişi ve erkek üreme işlevlerinin farklı bireylerde meydana geldiği bir türü ifade eder; genellikle bitkiler için kullanılır.
doğal seçilim (natural selection): Belli fenotiplere sahip bireyler ile diğer fenotiplere sahip bireyler arasında, hayatta kalma ve üretkenlik bakımından ortalama farklılık.
Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi (Theory of Evolution by Natural Selection): Modifikasyonlu döllerin oluşumunun, büyük oranda doğal seçilim ile olduğunu savunan hipotez.
doğrudan uyum gücü (direct fitness): Döl üretimine bağlı uyum gücü (bkz. dolaylı uyum gücü).
dolaylı uyum gücü (indirect fitness): İlgili bireyin aktiviteleri sayesinde, akrabaları tarafından ortaya konulan üreme artışını ifade eden uyum gücü (bkz. doğrudan uyum gücü).

dominant genetik varyasyonu (dominance genetic variation): Bir populasyondaki bireyler arasında, genlerin eklemeli olmayan etkisi nedeniyle (normal dominantlıkta olduğu gibi) ortaya çıkan genetik farklılıklar; tipik olarak genlerin eklemeli etkisi çıkartıldıktan sonra geriye kalan genetik varyasyonu ifade eder.
düğüm (node): Bir evrimsel ağaçta, bir dalın iki veya daha fazla alt dala ayrıldığı nokta.

ebeveyn yatırımı (parental investment): Bir yavrunun bakımı, korunması ve ihtiyaçlarının karşılanması yönünde harcanan zaman ve enerji; daha özel ifadesi ile, belli bir döllün uyum gücünü arttıran ebeveyn yatırımı olup, diğer döllere yapıldığında ebeveynin uyum gücü kazancını azaltır.
efektif populasyon büyüklüğü (N_e) (effective population size (N_e)): Gerçek bir populasyonda gözlenen genetik varyasyon oranı ile aynı oranda genetik varyasyonu sürüklenme ile kaybedecek, rastgele çiftleşmenin olduğu (yani hiç seçilim, mutasyon ya da göç yok) ideal populasyon büyüklüğü.
eklemeli etki (additive effect): Aynı ya da farklı lokuslardaki alellerin ifadelerinden bağımsız olarak, bir alelin fenotipe yaptığı katkı.
eklemeli genetik varyasyon (additive genetic variation): Bir populasyonun bireyleri arasında, genlerin eklemeli etkilerine bağlı olarak ortaya çıkan farklılık.
ekzon (exon): İntronlar arasında yer alan ve intronlar uzaklaştırıldıktan sonra geriye (mesajcı RNA'da) kalan nükleotit dizisi.
endosimbiyotik teori (endosymbiosis theory): Mitokondri ve kloroplast gibi ökaryotik organellerin, bakterilerin ilkin ökaryotik hücrelere girmesiyle oluştuklarını savunan hipotez.
epitop (epitope): Bir proteinin bağışıklık sistemi tarafından tanınan ve bir tepkiyi başlatan spesifik kısmı. Antijenik bölge ya da antijenik belirleyici ile eş anlamdadır.
eşeyiçi seçilim (intrasexual selection): Aynı eşeyin diğer üyeleri ile olan ilişkileri nedeniyle, bir eşeye ait bireyler arasındaki farklı çiftleşme başarısından kaynaklanan seçilim; örneğin dişileri elde etmek için erkekler arası rekabete bağlı çiftleşme başarısındaki farklılıklardan kaynaklanabilir.
eşeylerarası seçilim (intersexual selection): Diğer eşeyin üyeleri ile olan ilişkileri nedeniyle, bir eşeye ait bireyler arasındaki farklı çiftleşme başarısından kaynaklanan seçilim; örneğin dişi seçimi nedeniyle erkekler arasında çiftleşme başarısındaki varyasyondan kaynaklanabilir.
eşeysel dimorfizm (sexual dimorphism): Bir türde, dişi fenotipleri ile erkek fenotipleri arasındaki bir farklılık.
eşeysel seçilim (sexual selection): Aynı eşeyin üyeleri arasında, belli bir fenotipe sahip bireyler ile diğer fenotiplere sahip bireyler arasında ortalama çiftleşme başarısı bakımından bir farklılık.
eşit olmayan krossing-over (unequal cross-over): Yanlış eşleşmiş DNA iplikçikleri arasında yavru iplikçiklerin bazılarında duplikasyonla, diğerlerinde ise delesyonla sonuçlanan krossing-over.
etkileşim (interaction): Genetikte, bir alelin fenotip üzerine olan etkisi, aynı ya da farklı lokuslarda bulunan diğer alellere bağlı olduğunda ortaya çıkan durum; istatistikte, bir uygulamanın etkisi diğer uygulamaların değerine bağlı olduğunda ortaya çıkan durum.
etkili populasyon büyüklüğü: bkz. efektif populasyon büyüklüğü
evrim (evolution): Orijinal olarak modifikasyon yoluyla türeme olarak, zamanla populasyonların karakteristiklerinde meydana gelen değişme olarak tanımlanmıştır. Günümüzde alel frekanslarında zamanla meydana gelen değişme olarak tanımlanır.
evrimsel karşı atak (evolutionary arms race): Bir türdeki (örneğin bir parazit) bir adaptasyon, ikinci türün (örneğin bir konak) bireylerinin uyum gücünü azaltırsa, bundan dolayı ikinci türün karşı adaptasyonları lehine seçilim olduğunda ortaya çıkan durum. Daha sonra tekrar ilk türün yeni adaptasyonları lehine seçilim olur. Bu olay dönüşümlü şekilde devam eder.

fedakarlık (altruism): Sergileyen bireyin uyum gücünü azaltan, etkilenen bireyin uyum gücünü arttıran davranış.
fenetik (phenetics): Populasyonların, benzerlikleri esas alınarak gruplandırıldığı bir sınıflandırma şekli.
fenotipik esneklik (phenotypic plasticity): Bir genotip ile ilişkili bir fenotipte, çevrenin etkisiyle ortaya çıkan varyasyon.
fenotipik varyasyon (phenotypic variation): Bir populasyonda bulunan bireyler arasındaki toplam varyasyon.
fiksasyon (fixation): Bir poulasyondaki bir lokusta bulunan alellerden biri dışında hepsinin ayıklanması; geri kalan tek alelin frekansı 1,0 olup, bu alel fiksasyonu başarmış ya da fikse olmuş denir.
filetik transformasyon *veya* filetik dönüşüm (phyletic transformation): Bir türleşme ya da ayrılma meydana gelmeksizin, atasal türün aşamalı değişimi ile yeni bir morfolojik türün evrimi. Aynı zamanda anagenesis olarak da adlandırılır.
filogenetik ağaç (phylogenetic tree): Bir tür ya da populasyon grubu arasındaki atasallık ve türemişlik ilişkisini gösteren bir (tahmini) diyagram; paleontolojik çalışmalarda atalar fosillerden bilinebilir. Halen yaşamakta olan türler ile ilgili çalışmalarda atasal türler hipotetik olarak oluşturulmuş olabilir. Aynı zamanda, evrimsel ağaç olarak da adlandırılır.
filogeni (phylogeny): Bir grubun evrimsel tarihi.
fonksiyon kaybı mutasyonu (loss-of-function mutation): Bir geni, fonksiyonel ürün meydana getiremeyecek şekilde etkisiz hale getiren bir mutasyon; aynı zamanda ileri mutasyon, nakavt mutasyon ya da fonksiyonsuz mutasyon olarak da adlandırılır.
fosil (fossil): Geçmişte yaşamış bir organizmaya ait her hangi bir iz.
fosil kayıt (fossil record): Dünyanın değişik yerlerindeki enstitülerde bulunan fosil koleksiyonların tümü.
frekans (frequency): Bir fenotipin, bir genotipin, bir gametin ya da bir alelin bir populasyondaki temsil oranı; eğer on bireyden altı tanesi kahverengi göze sahip ise, kahverengi gözlülerin frekansı %60 ya da 0,6'dır.
frekans-bağımlı seçilim (freguency-dependent selection): Bireyin uyum gücü, bireyin fenotipinin populasyondaki frekansına bağlı olduğunda ortaya çıkan seçilim; tipik olarak bir fenotip populasyonda nadir olduğunda daha yüksek uyum gücüne ve yaygın olduğunda daha düşük uyum gücüne sahip ise ortaya çıkar.

gamet havuzu (gamete pool): Bir populasyonda, potansiyel olarak bir nesilin üyeleri tarafından bir sonraki nesilin üyelerine aktarılabilecek, tüm gamet genotiplerine ait kopyaların tümü.
geçiş formu (transitional form): Hem ata hem de türev grupların (özellikle türemiş gruplar keskin bir şekilde farklılaşmışlarsa) ortak özelliklerine sahip tür.
gen ailesi (gene family): Ortak soy nedeniyle, akraba olan ve aynı ya da benzer fonksiyonları yerine getiren bir lokus grubu.
gen akışı (gene flow): Alellerin bir populasyondan diğerine hareketi, bu olay tipik olarak ya bireylerin hareketi ya da rüzgar, su veya tozlaştırıcılar tarafından gametlerin taşınması ile sağlanır.
gen duplikasyonu (gene duplication): Bir lokusun fazladan bir kopyasının, genellikle eşit olmayan krossing-over aracılığı ile, oluşması.
gen havuzu (gene pool): Bir nesilin üyeleri tarafından, potansiyel olarak, bir sonraki nesilin üyelerine aktarılabilecek, populasyondaki tüm alel kopyeleri.
genetik rekombinasyon (genetic recombination): Önceki nesilde ait oldukları çok lokuslu genotiplerden farklı olacak şekilde, alel kopyalarının yeni çok lokuslu genotipler halinde (kromozomlar üzerinde ya da gametler içinde) yerleşimi.
genetik sürüklenme (genetic drift): Bir populasyonun alel frekanslarında, zigotları oluşturmak üzere gen havuzundan gametlerin alınması sırasında örnekleme hatası benzeri durumlardan ve bireylerin hayatta

kalma ve/veya üreme başarılarında şansa bağlı varyasyonlardan kaynaklanan değişim; adaptif olmayan evrimle sonuçlanır.

genetik uzaklık (genetic distance): Populasyonlar ya da türler arasında gözlenen genetik farklılıkların sayısını özetleyen istatistik.

genetik varyasyon (genetic variaton): Bir populasyonun bireyleri arasında genotip farklılıklarına bağlı varyasyonlar.

genetik yük (genetic load): Zararlı alellerin varlığına bağlı olarak, bir populasyonun ortalama uyum gücünde azalma.

genotip-çevre etkileşimi (genotype-by-environment interaction): Farklı genotiplerce ifade edilen fenotipler üzerine olan çevre etkisindeki farklılıklar; örneğin aynı bölgede yaşayan insanların bazılarında mevsimlere bağlı olarak deri rengi değişirken diğerlerinde değişmez.

geriye mutasyon (back mutation): Daha önce ortaya çıkmış mutasyonun etkisini, tekrar eski durumuna döndüren mutasyon; tipik olarak fonksiyon kaybına neden olmuş bir mutasyonun etkisini ortadan kaldıran bir mutasyon.

geriyedönüş (reversal): Türemiş bir özelliğin tekrar atasal formuna dönüşümü ile sonuçlanan olay.

göç (migration): Evrimde, alellerin bir populasyondan diğerine hareketi; bu olay tipik olarak ya bireylerin hareketi ya da rüzgar, su veya tozlaştırıcılar ile gametlerin taşınması sayesinde gerçekleşir.

göreli uyum gücü (relative fitness): Populasyondaki diğerleri ile karşılaştırıldığında, bir bireyin, bir fenotipin ya da bir genotipin uyum gücü; bu değer bir bireyin uyum gücünün ya (1) populasyondaki bireylerin ortalama uyum gücüne bölünerek ya da (2) populasyonda en yüksek uyum gücüne sahip bireyin uyum gücüne bölünerek hesaplanabilir; seçilim gradiyenti hesaplandığı zaman metot (1) kullanılmalıdır.

göreli yaş tayini (relative dating): Daha yeni ve daha eski kayaçlar arasında ilişkiler olduğuna dair varsayımlar temelinde, kayaç katmanların göreli yaşını belirleme teknikleri.

güven aralığı (confidence interval): Bir tahminin istatistiksel kesinliliğine işaret eder; bir tahmini destekleyen bir çalışma tekrar tekrar yürütülürse ve her seferinde tahmin için %95'lik güven aralığı hesaplanırsa, bu durumda güven aralığı %95'lik gerçek değerine sahip olur.

h^2: Dar anlamda kalıtılabilirlik için sembol (bkz. kalıtım derecesi).

habitatı izleme (habitat tracking): Kısa vadeli çevresel değişmelere tepki olarak ortaya çıkan, uzun vadede ortalama değerin etrafında varyasyonla sonuçlanan morfolojik evrim. Aynı zamanda dinamik durağanlık olarak da adlandırılır.

Hamilton kuralı (Hamilton's rule): Fedakarlık ile ilgili alellerin frekanslarında ne zaman artış olacağını tahmin eden bir eşitsizlik.

haplodiployidi (haplodiploidy): Erkeklerin haployit olduğu ve döllenmemiş yumurtalardan geliştiği, dişilerin ise diployit olduğu ve döllenmiş yumurtalardan geliştiği bir üreme sistemi.

haplotip (haplotype): Bir kromozom üzerinde bulunan, bağlantılı lokus takımı için bir genotip; tipik olarak mitokondriyal genotipler için kullanılır, çünkü mitokondri haployit olup tüm lokusları bağlantılıdır.

Hardy-Weinberg dengesi (Hardy-Weinberg equilibrium): İdeal bir populasyonda alel ve genotip frekanslarının bir nesilden bir sonraki nesile değişmeden kalma durumu; frekanslar değişmez çünkü populasyon hiç bir seçilime, hiç bir mutasyona, hiç bir göçe ve hiç bir genetik sürüklenmeye maruz kalmaz ve populasyonda rastgele çiftleşme olur.

hareketli elementler (transposable elements): Kendisini ya da bir kopyasını, genomundaki başka bir yere aktarma yeteneğini olan her hangi bir DNA dizisi.

harmanlanarak (veya harmanlanmış) kalıtım (blending inheritance): Bir fenotipi vermek üzere, kalıtım faktörlerin harmanlandığını ve karışım halinde döllere aktarıldığını öngören hipotez.

hermafrodit (hermaphroditic): Genel olarak erkek ve dişi üreme fonksiyonlarının aynı bireyde bulunduğu bir türü tanımlar; bitkiler için kullanıldığında mükemmel çiçeklere (hem erkek hem de dişi üreme fonksiyonuna sahip) sahip bir türü tanımlar.

heterozigotluk (heterozygosity): Bir populasyonda heterozigot olan bireylerin oranı.

heterozigot üstünlüğü (heterozygote superiority (overdominance)): Belli bir lokus için heterozigot olanların homozigot olanlara göre daha yüksek uyum gücüne sahip olma eğilimi gösterdikleri durumu tanımlar.

heterozigot zayıflığı (heterozygote inferiority (underdominance)): Belirli bir lokus için heterozigot olanların, homozigot olanlara oranla, daha düşük bir uyum gücüne sahip olma eğiliminin olduğu bir durumu tanımlar.

hibrit zon (hybrid zone): Farklılaşmış populasyonlar arasında çiftleşme ve üremenin gerçekleştiği coğrafik alanlar.

histogram (histogram): Bir örnekleme ilişkin bireyler arasındaki varyasyonu temsil eden çubuk grafik; her bir çubuk incelenen ölçüm için belli değerlere (ya da değerler aralığına) sahip bireylerin sayısını veya frekansını temsil eder.

homeotik lokuslar (homeotic loci): Çok hücreli bir embriyoda, ürünleri pozisyonla ilgili bilgi sağlayan genler.

homoloji (homology): Ortak bir atadan gelen özelliklerin kalıtımı sonucu türler arasında ortaya çıkan benzerlik.

homoplasi (homoplasy): Ortak atadan geldikleri için değil de daralan evrim, paralel evrim veya geriye dönüş olayları nedeniyle ortaya çıkan türler arası benzerlik.

ilkin form (primordial form): İlk organizma; (1) bulunduğu çevrenin yönlendirilmiş kimyasal dönüşümleri yoluyla benzerini yapabilen ve (2) doğal seçilim ile evrimleşebilen ilk varlık.

intron (araya giren dizi) (intron (intervening sequence)): Bir genin kodlama yapan bölgeleri arasında yer alan, kodlama yapmayan bir DNA parçasıdır. Fonksiyonel bir mesajcı RNA üretmek için bu bölgenin transkripsiyon sonrasında uzaklaştırılması gerekir.

istatistiksel olarak önemli (*veya* anlamlı) (statistically significant): Kendisini bir derece destekleyen kanıtı olan bir iddiayı tanımlar; genelde kabul edilen şey, eğer sıfır hipotezde gözlenen ihlalinin şansa bağlı etkiler sonucu meydana gelme olasılığı 0,05 veya daha az ise, bu sonuç istatistiksel olarak anlamlı kabul edilir.

iteropar (iteroparous): Hayatları boyunca birden fazla üreme olayı gerçekleştiren bireyleri olan bir populasyonu veya türü tanımlar; insanlar buna örnektir.

jeolojik sütun (geological column): Belirli bir alandaki jeolojik olayları tanımlayan, yaşlıdan-gence doğru olan bir kayaç oluşumları bileşkesi.

jeolojik zaman cetveli (geological time scale): Dünya tarihinin bir kronolojisini oluşturan üstzamanlar, zamanlar, devirler, devreler ve dönemler dizisi.

kalıtım derecesi *veya* kalıtılabilirlik (heritability): Geniş anlamda bir populasyondaki toplam fenotipik varyasyonun, bireyler arasındaki genetik farklılıklardan kaynaklanan kısmını; dar anlamda ise toplam varyasyonun genlerin eklemeli etkilerinden kaynaklanan kısmını ifade eder.

kalıtsallık deneyi *veya* aynı ortamda yetiştirme denemesi (common garden experiment): Farklı populasyonlardan veya farklı şartlara maruz bırakılmış bireylerin aynı koşullarda yetiştirilmesi.

kalitatif özellik (qualitative trait): Farklı fenotip kategorilerine ayrılan bir özellik (kistik fibrozise sahip olanlar ve olmayanlar gibi).

kantitatif *veya* nicel özellik (quantitative trait): Farklı fenotip kategorilerine ayrılmayıp, bunun yerine bireyler arasında kesintisiz varyasyon gösteren bir özellik; küçük etkilere sahip bir çok lokus ve çevrenin birlikte etkisi ile belirlenen bir özellik. Bkz. kalitatif özellik.

kararlı evrimsel strateji (KES) (evolutionarily stable strategy (ESS)): Evrimsel oyun teorisinde, yeni veya alternatif stratejiler tarafından yeri alınamayan bir strateji veya stratejiler topluluğu.

kardeş tür (sister species): Bir filogenetik ağaçta aynı atasal düğümden ayrılmış türler.
karşılaştırmalı metot (comparative method): Taksonların özellik ve çevrelerini karşılaştıran ve adaptasyon ile ilgili hipotezleri sınayacak korelasyonlar arayan bir araştırma programı.
karşılıklı fedakarlık (reciprocal alturism): İki birey arasında, farklı zamanlarda, uyum gücü yararının karşılıklı değişimi.
katastrofizm (catastrophism): Jeolojide karaların tümü veya çoğunun, İncil'de belirtilen Nuh Tufanı gibi bir tufanın ürünleri olduğunu savunan görüş (bkz. aynıbiçimdelik).
kazanılmış karakterlerin kalıtımı (inheritance of acquired characters): Ata nesle ait fenotipik değişmelerin, bozulmadan bir sonraki nesle aktarılabileceğini öngören hipotez.
kindar (spite): Hem sergileyenin hem de etkilenenin uyum gücünü düşüren davranış.
kitlesel yokoluş (mass extinction): Coğrafik ve taksonomik olarak yaygın, geniş çaplı ve ani yokoluş.
klad (clade): Belli bir ortak atadan türemiş tür grubu; monofiletik grup ile eş anlamlıdır.
kladistik (cladistics): Ayrılma olaylarının tarihsel sırası (filogeni) esasına dayandırılan bir sınıflandırma şekli; bu terim aynı zamanda paylaşılan türemiş karakterlerin (sinapomorfi) varlığına dayandırılan filogeni tahminlerinde kullanılan bir metodu tanımlamada da kullanılır.
kladogram (cladogram): Bir kladistik analizin sonuçlarını yansıtan evrimsel ağaç.
klin (cline): Bir coğrafik hat boyunca, bir genotip ya da fenotipin frekansında gözlenen düzenli değişim.
klon (clone): Ebeveynleri ile genetik olarak özdeş olan birey, ya da birbirleri ile genetik olarak özdeş olan bireyler topluluğu.
kodon (codon): Belli bir amino asiti taşıyan tRNA için kodlama yapan üçlü DNA baz dizisi.
kontrol grubu (control group): Karşılaştırma yapmak amacıyla kullanılan referans grup; bir deney yürütülürken, kontrol grubu, potansiyel etkisi araştırılan şart dışında, deneysel grup ile aynı şartlara maruz bırakılır.
kök (root): Bir filogenide, kladın ortak atasının bulunduğu yer.
körelmiş özellikler *veya* körelmiş yapılar (vestigal traits (or structure)): Yakın akraba türlerde, tamamen fonksiyonel olan özelliklere homolog olan özellikler.
kriptik tür *veya* kriptik türler (cryptic species): Morfolojik olarak ayırt edilemeyen fakat ötüş, ses, koku veya diğer özellikler bakımından farklılaşmış türler.
kromozom inversiyonu (chromosome inversion): Üzerinde bulundurduğu genlerin sırasını ters çevirecek şekilde, bir DNA bölgesinin koparak ters olarak yerleşmesi; bu olay krossing-over oranında azalma ve dolayısı ile inversiyona uğramış parçadaki lokuslar arasında sıkı bağlantı ile sonuçlanır.
kurucu etkisi (founder effect): Kaynak populasyondan kurucuların ayrılması sırasında örnekleme hatası biçiminde kendini gösteren ve genetik sürüklenmeye bağlı olarak (kurucu olayı sonrasında) alel frekanslarında meydana gelen değişim.
kurucu hipotezi (founder hypothesis): çoğu türleşme olaylarının, küçük populasyonların yeni coğrafik alanları işgal etmesi ile başladığını savunan hipotez.
kurucu olayı *veya* olgusu (founder event): Genellikle az sayıda birey tarafından yeni bir populasyounun oluşturulması olayı.

lateral gen transferi (lateral gene transfer): Tür bariyerlerini aşarak diğer tür(ler)e gen transferi.

makroevrim (macroevolution): Genellikle morfolojide büyük evrimsel değişim; tipik anlamda populasyonların farklı cinsler ya da daha yüksek taksonlar içerisine yerleştirilmesini sağlayan populasyonlar arası farklılıkların evrimini ifade eder.
maksimum olasılık (maximum likelihood): Filogenetik sonuç çıkarsamasında, olası bir çok ağaç arasından bir ağacın seçilmesi için kullanılan bir metod. Maksimum olasılık metodunu kullanarak, bir araştırıcı eldeki bir veri seti ve spesifik karakter değişimi modeli doğrultusunda, belli bir ağacın ne kadar olası olduğunu araştırır.
Mendel geni (Mendelian gene): Mendelin ayrılma ve bağımsız düzenlenme yasalarına uyan alellere sahip bir lokus.
mikroevrim (microevolution): Populasyonlar ya da türler içerisinde, gen frekansları ve özellik dağılımları yönüyle, oluşan değişimler.
mikrotektitler (microtektites): Bir meteor ya da asteroit çarpması sonucu meydana gelen, ısıyla erimiş minerallerden oluşan küçük cam parçacıklar.
Modern Sentez (Modern Synthesis): Mendel genetiği ve doğal seçilim yoluyla evrim teorisini birleştirmeye yönelik 1930'lu ve 1940'lı yıllarda tamamlanmış kapsamlı çaba; aynı zamanda Evrimsel Sentez olarak da adlandırılır.
moleküler saat (moleculer clock): Populasyonda baz değişimlerinin saat benzeri bir tarzda, yani zamanın bir fonksiyonu olarak biriktiğini öngören hipotez.
monofiletik grup (monophyletic group): Ortak bir atadan türemiş tür (ya da populasyon) grubu.
monoik (monoecious): Tipik olarak bitkilerde, ya (1) erkek ve dişi üreme fonksiyonu aynı bireyde bulunan tür ya da (2) aynı bireyde ayrı erkek ve dişi çiçekleri olan bir türü tanımlamak için kullanılır (aynı zamanda bkz. hermafrodit).
morfoloji (morphology): Yapısal biçim ya da fiziksel fenotip; aynı zamanda yapısal biçimlerin çalışılması.
morfolojik tür (morphospecies): Morfolojik farklılıklara dayalı olarak tanımlanan tür.
mutasyon-seçilim dengesi (mutation-selection balance): Bir alelin frekansında, eski kopyalarının doğal seçilim ile ayıklandıkları oran ile tamamen aynı oranda yeni kopyaların mutasyonla meydana getirilmesi sonucu oluşan dengeyi tanımlar.
mutualizm (mutualism): Tipik olarak, farklı türlere ait iki birey arasında oluşan ve iki bireyin de fayda sağladığı karşılıklı etkileşim.

negatif seçilim (negative selection): Zararlı mutasyonlara karşı olan seçilim. Aynı zamanda, saflaştırıcı seçilim olarak da adlandırılır.
nicel özellik: bkz. kantitatif özellik.
nihayi neden (ultimate causation): Uyum gücü kazançları bakımından, özelliklerin neden evrimleştiği ile ilgili açıklamalar.
nitel özellik: bkz. kalitatif özellik.
nokta mutasyon (point mutation): Bir DNA dizisindeki tek baz değişimi.
nötral (mutasyon) (neutral (mutation)): Kendisini taşıyan bireyin uyum gücü üzerine hiç bir etkiye sahip olmayan mutasyon.
nötral evrim (nötral teori) ((neutral evolution) (neutral theory)): Uyum gücü üzerinde hiç bir etkiye sahip olmayan alellerin fiksasyon oranını modellemeye çalışan teori; aynı zamanda bu teori gözlenen baz değişimlerinin büyük çoğunluğunun uyum gücü yönünden nötr olduklarını savunan görüş ile de ilişkilidir.

ortak atadan kalıtımla özdeş (identical by descent): Aynı ya da farklı bireylerde bulunan ve aynı atasal kopyadan kalıtılan alelleri tanımlar.
ortalama döl değeri (midoffspring value): Bir ailede ortalama döl fenotipi.
ortalama ebeveyn değeri (midparent value): Bir bireyin ebeveynlerinin ortalama fenotipi.

ögenikler (eugenics): İnsan populasyonlarının evrimi üzerinde yürütülen toplumsal kontrol çalışmaları ve uygulamaları; pozitif ögenikler is-

tenilen özelliklerin frekansını arttırmayı, negatif ögenikler ise istenmeyen özelliklerin frekanslarını azaltmayı hedeflerler.

önemli *veya* anlamlı (significant): Bilimsel tartışmalarda, istatistiksel olarak önemli ile eş anlamda kullanılır.

önuyum: bkz. preadaptasyon.

ösosyal (eusocial): Çakışan nesiller, birlikte kuluçka bakımı ve özelleşmiş verimli ve kısır kastların bulunuşuyla karakterize bir sosyal sistem.

***P* değeri** (*P* value): Verilerdeki bir model ile ilgili bir iddia için istatistiksel desteğin bir ölçüsü, küçük değerler güçlü desteğe işaret eder; sıfır hipotezin açık ihlalinin şansa bağlı olarak ortaya çıkma olasılığının bir ölçüsü.

paleontoloji (paleontology): Fosil organizmaları inceleyen bilim dalı.

parafiletik grup (paraphyletic group): Ortak bir atayı ve bu atanın türevlerinden hepsini değil de bazılarını içeren tür grubu.

parsimoni (parsimony): Toplam değişim miktarı ya da kompleksliğin minimumluğu esasına dayalı, alternatif model veya açıklamalar arasından seçim yapma kriteri.

partenogenez (parthenogenesis): Yavruların döllenmemiş yumurtalardan geliştiği bir üreme biçimi.

poliandri (polyandry): En azından bazı dişilerin, birden fazla erkek ile çiftleştikleri çiftleşme sistemi.

polifiletik grup (polyphyletic grup): Ortak atadan türedikleri için değil de, benzerlikleri temelinde gruplandırılmış tür grubu.

polijini (polygyny): En azından bazı erkeklerin birden fazla dişi ile çiftleştikleri çiftleşme sistemi.

polimorfizm (polymorphism): Bir populasyonda bir fenotipik özellik için birden fazla varyantın ya da alelin var olması durumu.

poliployit (polyploid): İkiden fazla haployit kromozom takımına sahip olma.

politomi (polytomy): Bir filogenide, ikiden fazla türemiş soy hattının (dalın) çıktığı düğüm ya da dallanma noktası.

populasyon (population): Eşeyli türler için kendi aralarında çiftleşebilen bireyler ile bunların döllerinden oluşan bir grubu; eşeysiz türler için ise aynı bölgede yaşayan bir birey grubunu ifade eder.

populasyon genetiği (population genetics): Populasyonlardaki alel ve genotip frekanslarının değişmesine neden olan süreçleri araştıran evrimsel biyoloji dalı.

postzigotik izolasyon (postzygotic isolation): Hibrit formlarındaki gelişim aksaklıkları veya kısırlığa bağlı olarak ortaya çıkan populasyonlar arası üreme izolasyonu.

pozitif seçilim (positive selection): Avantajlı mutasyonların lehine olan seçilim.

preadaptasyon (preadaptation): Doğal seçilimle değişen ve yeni bir fonksiyon kazanan bir özellik.

prezigotik izolasyon (prezygotic isolation): Hiç bir hibrit zigot oluşumuna izin vermeyecek şekilde, eş seçimi ya da üreme zamanlarındaki farklılaşmalardan kaynaklanan populasyonlar arası üreme izolasyonu.

radyometrik yaş tayini (radiometric dating): Ana ve yavru izotopların oranına dayalı olarak, kayaç örneklerinin mutlak yaşlarını belirleme tekniği.

reaksiyon normu (reaction norm): Bir genotipin gösterdiği fenotipik esneklik biçimi.

rekombinasyon oranı (*r*) (recombination rate (*r*)): Mayoz esnasında, bağlantılı iki lokus arasındaki krossing-over frekansı; değeri 0 ile 0,5 arasında değişir.

retrotranspozonlar (retrotransposons): Bir RNA aracılığı ile hareket eden ve revers transkriptaz için kodlama dizisi içeren hareketli elementler; retrovirüsler ile yakından akrabadırlar.

retrovirüs (retrovirus): Revers transkriptaz ile genomu DNA'ya transkribe edilebilen RNA virüsü.

ribozim (ribozyme): Bir kimyasal reaksiyonu katalizleme yeteneğine sahip bir RNA molekülü.

sabitlenme: bkz. fiksasyon

seç-bağla testi (bootstrapping): Filogenetik ağaç oluşturulurken, ağaçta mevcut belli bir düğümü destekleyen kanıtların güvenilirlik derecesini hesaplamada kullanılan bir teknik. Seç-bağla değeri %0 ile %100 arasında değişir ve bir düğüm için elde edilen yüksek değer, bu düğümün güçlü bir şekilde desteklendiğine işaret eder.

seçilim (selection): Doğal seçilim ile eş anlamlıdır.

seçilim ajanı (agent of selection): Belli fenotiplere sahip bireylerin diğer fenotiplere sahip bireylere göre, ortalama olarak, daha yüksek bir uyum gücüne sahip olmasına neden olan her hangi bir faktör.

seçilim diferansiyeli (*S*) (selection differential (*S*)): Kantitatif genetikte kullanılmakta olup, seçilim gücünün bir ölçüsüdür; seçilmiş bireylerin (örneğin üreme çağına kadar hayatta kalan bireyler) ortalama fenotipi ile tüm populasyonun ortalama fenotipi arasındaki farka eşittir.

seçilim gradiyenti (selection gradient): Kantitatif genetikte kullanılmakta olup, seçilim gücünün bir ölçüsüdür; tek bir özellik üzerine olan seçilim için seçilim gradiyenti, fenotipin bir fonksiyonu olarak uyum gücünü gösteren bir dağılış grafiğindeki tam-uyum eğrisinin eğimine eşittir.

seçilim katsayısı (selection coefficient): Populasyon genetiğinde, bir genotip ile diğeri arasındaki uyum gücü farkını göstermek için kullanılan bir değişken.

seçilime cevap (*R*) (response to selection (*R*)): Kantitatif genetikte, bir populasyonda seçilmiş bireylere ait döllerinin ortalama fenotipi ile tüm bireylere ait döllerin ortalama fenotipi arasındaki farkı ifade eder.

seleksiyonist teori *veya* seçilimci teori (selectionist theory): Moleküler seviyede gözlenen baz değişim olaylarının büyük bir yüzdesinden doğal seçilimin sorumlu olduğunu savunan görüş.

semelpar (semelparous): Tüm yaşamları boyunca sadece bir kere üreyen bireylerin oluşturduğu bir tür ya da populasyonu tanımlar; salmon balığı buna örnektir.

senata (cenancestor): Bu gün yaşayan tüm organizmaların en son ortak atası.

sıfır hipotez *veya* sınanan hipotez (null hypothesis): En basit varsayımlar altında bir deney ya da gözlemin öngörülen sonucu; populasyonların farklı olup olmadığı ile ilgili bir denemede, sınanan hipotez tipik olarak bu populasyonların farklı olmadığı ve görünen farklılığın şans eseri olduğu şeklindedir.

sıklık: bkz. frekans

sınanan model *veya* sıfır model (null model): Bir araştırmacının sınanan bir hipotezi ifade edebilmesine izin veren basit ve açık varsayımlar.

sınırlanma (constraint): Herhangi bir faktör nedeniyle uyumsal evrim oranında yavaşlama eğilimi ya da bir populasyonun bir özelliğini optimal değerinde evrimleştirmesinin engellenmesi.

simpatrik (sympatric): Aynı coğrafik alanda yaşama.

sinapomorfi (synapomorphy): Paylaşılan ve türemiş bir karakter; sinapomorfi bir filogenetik analizde kladları tanımlamak ve onları dış gruplardan ayırmak için kullanılır.

sistematik (systematics): Organizmaları sınıflandırma ile uğraşan bilim dalı.

soy hattı (lineage): Ortak bir atadan türemiş populasyon ya da tür grubu. Klad ile eş anlamlıdır.

soya yönelme (reinforcement): Allopatriyi takiben ikincil temas kurmuş, yakın zamanda farklılaşmış populasyonlarda tercihli çiftleşmeye yol açan doğal seçilim; aynı zamanda üreme ile ilgili karakter değişimi olarak da bilinir.

soydışı üreme (outbreeding): Akraba olmayan bireyler arasında üreme.

soyiçi üreme (inbreeding): Akrabalar arası üreme.

soyiçi üreme depresyonu (inbreeding depression): Akrabalar arası üreme sonucu bireyler ya da populasyonlarda uyum gücü azalması; bu durum genellikle akrabalar arası üreme sonucu heterozigotlukta azalma nedeniyle ortaya çıkar. Çünkü, normalde ya heterozigotlar üstündür ya da zararlı alelleri bulunduran homozigot bireyler daha da yaygın hale gelir.
soyiçi üreme katsayısı (*F*) (coefficient of inbreeding (*F*)): Aynı bireyde, belli bir lokusta bulunan alellerin ortak bir atadan kalıtılması nedeniyle özdeş olma olasılığı.
standart hata (standard error): Hesaplanmış bir değerde (örneğin bir populasyon için ortalama fenotip değeri) şansa bağlı etkiler sonucu ortaya çıkan olası hata büyüklüğü.
standart sapma (standard deviation): Bir listedeki sayılar arasında var olan varyasyonun bir ölçüsü; varyansın kare köküne eşittir (bkz. varyans).
suskun baz değişimi (silent substitution): Bir gen tarafından kodlanan amino asit ya da RNA dizisini değiştirmeyen bir DNA baz değişimi. Aynı zamanda, sinonim baz değişimi olarak da adlandırılır.
süksesyon yasası (law of succession): Aynı coğrafik alandaki fosil tiplerin, benzer fosil ya da yaşayan türler şeklinde ardışık olarak gözlenmesi.
sürüklenme (drift): bkz. genetik sürüklenme.

takson (taxon): Adlandırılmış her hangi bir organizma grubu.
tam-uyum eğrisi (best-fit line): Bir dağılım grafiğinde verilerin eğilimini en iyi şekilde temsil eden eğri; tam-uyum eğrisi tipik olarak en küçük-kareler doğrusal regresyonu ile hesaplanır.
tercihli çiftleşme (assortative mating): Bireyler kendileri ile aynı genotip ya da fenotipe sahip bireylerle çiftleşme eğilimi gösterdiklerinde ortaya çıkan durum.
toplam uyum gücü (inclusive fitness): Bir bireyin toplam uyum gücü; bir bireyin kendi aktiviteleri sayesinde akrabaları tarafından ortaya konulan üremeye bağlı dolaylı uyum gücü ile bu bireyin kendi üremesine bağlı doğrudan uyum değerlerinin toplamıdır.
transisyon (transition): DNA'da bir pürinin yerini başka bir pürinin ya da bir primidinin yerini başka bir primidinin almasını sağlayan bir mutasyon.
transpozonlar (transposons): Bir DNA aracılığı ile taşınan ve bir transpozas enzimi için gerekli dizi ile birlikte, muhtemelen kodlama yapan diğer dizileri de bulunduran, genoma dahil olmuş hareketli elementler.
transversiyon (transversion): DNA'da bir pürinin yerini bir primidinin ya da bir primidinin yerini bir pürinin almasını sağlayan bir mutasyon.
tür (species): Diğer populasyonlardan evrimsel olarak bağımsız ve kendi aralarında üreyebilen populasyonlar topluluğu.
türemiş (derived): Bir evrimsel ağaçtaki bir dalda yer alan ve türün ortak atası tarafından sahip olunmayan bir özelliği tanımlar; evrimsel olarak ortaya yeni çıkmış; atasal ile zıt anlamda kullanılır.

uç (bir filogenetik ağacın) (tip (of a phylogenetic tree)): Bir filogenetik ağaçta yer alan dalların uç kısımları olup, yokolmuş veya yaşayan taksonları temsil eder.
uyum gücü (fitness): Bir bireyin gelecek nesillere yaptığı gen katkısının derecesi ya da bir bireyin gelecek nesillere yapması beklenen genetik katkıyı (hayat boyu üreme başarısı gibi) ne derece yaptığının ölçüsü.
uyum: bkz. adaptasyon
uyumsal açılım (adaptive radiation): Bir kladın bir çok farklı ekolojik nişe adapte olmuş populasyonlara ayrılması.
uyumsal özellik (adaptive trait): Kendisini taşıyan bireyin uyum gücünü arttıran bir özellik.
uzlaşı (trade-off): Bir özellik ile diğeri arasında zorunlu uzlaşma.

üreme başarısı (ÜB) (reproductive success (RS)): Bir birey tarafından üretilen yaşayabilir ve verimli döl sayısı.
üretkenlik (fecundity): Bir birey tarafından üretilen gamet sayısı; genellikle bir dişi tarafından üretilen yumurta sayısını ifade etmek için kullanılır.

varyans (variance): Listelenen sayılar arasındaki varyasyonun bir ölçüsüdür; listelenen sayıların varyansını hesaplamak için önce her bir sayı ile listedeki sayıların ortalaması arasındaki farkların kareleri alınır, daha sonra bu karelerin farklarının toplamı alınarak listedeki sayı adedine bölünür. (Teknik nedenlerden dolayı, araştırmacılar bireylerden oluşan bir örnek için varyansı hesapladıkları zaman, genellikle kareleri alınmış farkların toplamını örnek büyüklüğünün bir eksiği olan sayıya bölerler).
verimlilik: bkz. üretkenlik
vikaryans (vicariance): Bir populasyona ait önceki yayılış alanının iki ya da daha fazla, izole alana ayrılması.
virulans (virulence): Bir patojenin kendi konağına verdiği zarar; patojen konağından enerji ve besin sağladığı ve toksik metabolik atıklar ürettiği için bu durum ortaya çıkar.

yabanıl tip (wild type): Doğada yaygın olan bir fenotip ya da alel.
yalancıgen (pseudogene): Fonksiyonel gen ile homolog olan, fakat transkribe edilmeyen DNA dizisi.
yarı ömür (half-life): Her hangi bir zamanda, mevcut olan radyoaktif materyale ait atomların yarısının kardeş bir izotopa bozunması için gereken süre.
yaşayan (extant): Günümüzde yaşayan organizma.
yaşam öyküsü (life history): Hayatı boyunca, bir bireyin gelişime, hücre ve doku hasarlarının onarımına ve üreme gibi değişik hayati aktivitelere zaman ve enerji tahsis etme şekli.
yaşlanma (senescence): Üreme performansı, fizyolojik fonksiyon ya da hayatta kalma olasılığının yaşa bağlı olarak azalması.
yer değiştirme: bkz. yerine geçme
yerine geçme (substitution): Yeni bir mutasyonun fiksasyonu. Bu durum yeni bir alelin mevcut bir alelin yerine geçmesine neden olur.
yönlendirilmiş seçilim (directional selection): Bireysel uyum gücü, fenotipik özelliğin değerine bağlı olarak azalma veya artma eğiliminde olduğunda ortaya çıkar; fenotipik özelliğin populasyondaki ortalama değerinde devamlı evrimsel değişim ile sonuçlanabilir.

SÖZLÜK İNDEKSİ
(İngilizce: Türkçe)

adaptation: **adaptasyon *veya* uyum**
adaptive radiation: **uyumsal açılım**
adaptive trait: **uyumsal özellik**
additive effect: **eklemeli etki**
additive genetic variation: **eklemeli genetik varyasyon**
agent of selection: **seçilim ajanı**
alleles: **aleller**
allopatric model: **allopatrik model**
allopatry: **allopatri**
allozyme: **allozim**
alturism: **fedakarlık**
ancestral :**atasal**
antigenic site: **antijenik bölge**
assortative mating: **tercihli çiftleşme**
back mutation: **geriye mutasyon**
background extinction: **arkaplan yokoluşu**
best-fit line: **tam-uyum eğrisi**
blending inheritance: **harmanlanarak** (veya **harmanlanmış kalıtım**)
bootstrapping: **seç-bağla testi**
bottleneck: **darboğaz**
branch (of a phylogenetic tree): **dal (bir filogenetik ağaçta)**
catastrophism: **katastrofizm**
cenancestor: **senata**
chromosome inversion: **kromozom inversiyonu**
clade: **klad**
cladistics: **kladistik**
cladogram: **kladogram**
cline: **klin**
clone: **klon**
codon bias: **kodon eğilimi**
codon: **kodon**
coefficient of inbreeding (*F*): **soyiçi üreme katsayısı (*F*)**
coefficient of linkage disequilibrium (*D*): **bağlantı dengesizliği katsayısı (*D*)**
coefficient of relatedness (*r*): **akrabalılık katsayısı (*r*)**
coevolution: **birlikte-evrim**
common garden experiment: **kalıtsallık deneyi *veya* aynı ortamda yetiştirme denemesi**
comparative method: **karşılaştırmalı metot**
confidence interval: **güven aralığı**
constraint: **sınırlanma**
control group: **kontrol grubu**
convergent evolution: **daralan evrim**
cryptic species: **kriptik tür *veya* kriptik türler**
dallanan seçilim: **çeşitlendirici seçilim**
Darwinian fitness: **Darwinist uyum gücü**
derived: **türemiş**
differential success: **diferansiyel başarı**
dioecious: **dioyik ayrı eşeyli**
direct fitness: **doğrudan uyum gücü**
directional selection: **yönlendirilmiş seçilim**
disruptive selection: **dallanan seçilim**
dominance genetic variation: **dominant genetik varyasyon**
dominant genetik varyasyon: **başat genetik varyasyon**
drift: **sürüklenme**
effective population size (*Ne*): **efektif populasyon büyüklüğü (*Ne*)**
endosymbiosis theory: **endosimbiyotik teori**
environmental variation: **çevresel varyasyon**
epitope: **epitop**
eugenics: **ögenikler**
eusocial: **ösosyal**
evolution: **evrim**
evolutionarily stable strategy (ESS): **kararlı evrimsel strateji (KES)**
evolutionary arms race: **evrimsel karşı atak**
exon: **ekzon**
extant: **yaşayan**
fecundity: **üretkenlik**
fitness: **uyum gücü**
fixation: **fiksasyon**
fossil record: **fosil kayıt**
fossil: **fosil**
founder effect: **kurucu etkisi**
founder event: **kurucu olayı *veya* olgusu**
founder hypothesis: **kurucu hipotezi**
freguency-dependent selection: **frekans-bağımlı seçilim**
frequency: **frekans, sıklık**
gamete pool: **gamet havuzu**
gene duplication: **gen duplikasyonu**
gene family: **gen ailesi**
gene flow: **gen akışı**
gene pool: **gen havuzu**
genetic distance: **genetik uzaklık**
genetic drift: **genetik sürüklenme**
genetic load: **genetik yük**
genetic recombination: **genetik rekombinasyon**
genetic variaton: **genetik varyasyon**
genotype-by-environment interaction: **genotip-çevre etkileşimi**
geological column: **jeolojik sütun**
geological time scale: **jeolojik zaman cetveli**
habitat tracking: **habitatı izleme**
half-life: **yarı ömür**
Hamilton's rule: **Hamilton kuralı**
haplodiploidy: **haplodiployidi**
haplotype: **haplotip**
Hardy-Weinberg equilibrium: **Hardy-Weinberg dengesi**
heritability: **kalıtılabilirlik *veya* kalıtım derecesi**
hermaphroditic: **hermafrodit**
heterozygosity: **heterozigotluk**
heterozygote inferiority (underdominance): **heterozigot zayıflığı**
heterozygote superiority (overdominance): **heterozigot üstünlüğü**
histogram: **histogram**
hitchhiking: **beraberinde götürme**
homeotic loci: **homeotik lokuslar**
homology: **homoloji**
homoplasy: **homoplasi**
hybrid zone: **hibrit zon**
identical by descent: **ortak atadan kalıtımla özdeş**
inbreeding depression: **soyiçi üreme depresyonu**
inbreeding: **soyiçi üreme**
inclusive fitness: **toplam uyum gücü**
independence (statistical): **bağımsız (istatistikte)**
indirect fitness: **dolaylı uyum gücü**
inheritance of acquired characters: **kazanılmış karakterlerin kalıtımı**

interaction: **etkileşim**
intersexual selection: **eşeylerarası seçilim**
intrasexual selection: **eşeyiçi seçilim**
intron (intervening sequence): **intron (araya giren dizi)**
iteroparous: **iteropar**
kin recognition: **akraba tanıma**
kin selection: **akraba seçilimi**
lateral gene transfer: **lateral gen transferi**
law of succession: **süksesyon yasası**
life history: **yaşam öyküsü**
lineage: **soy hattı**
linkage (dis)equilibrium: **bağlantı dengesi(zliği)**
linkage: **bağlantı**
loss-of-function mutation: **fonksiyon kaybı mutasyonu**
macroevolution: **makroevrim**
mass extinction: **kitlesel yokoluş**
maternal effect: **anasal etki**
maximum likelihood: **maksimum olasılık**
mendelian gene: **Mendel geni**
microevolution: **mikroevrim**
microtektites: **mikrotektitler**
midoffspring value: **ortalama döl değeri**
midparent value: **ortalama ebeveyn değeri**
migration: **göç**
Modern Synthesis: **Modern Sentez**
moleculer clock: **moleküler saat**
monoecious: **monoik**
monophyletic group: **monofiletik grup**
morphology: **morfoloji**
morphospecies: **morfolojik tür**
mutation-selection balance: **mutasyon-seçilim dengesi**
mutualism: **mutualizm**
natural selection: **doğal seçilim**
negative selection: **negatif seçilim**
neutral evolution: **nötral evrim**
neutral mutation: **nötral mutasyon**
neutral theory: **nötral teori**
node: **düğüm**
null hypothesis: **sıfır hipotez** *veya* **sınanan hipotez**
null model: **sınanan model** *veya* **sıfır model**
outbreeding: **soydışı üreme**
outgroup: **dışgrup**
P value: ***P* değeri**
paleontology: **paleontoloji**
paraphyletic group: **parafiletik grup**
parental investment: **ebeveyn yatırımı**
parsimony: **parsimoni**
parthenogenesis: **partenogenez**
phenetics: **fenetik**
phenotypic plasticity: **fenotipik esneklik**
phenotypic variation: **fenotipik varyasyon**
phyletic transformation: **filetik transformasyon** *veya* **filetik dönüşüm**
phylogenetic tree: **filogenetik ağaç**
phylogeny: **filogeni**
point mutation: **nokta mutasyon**
polyandry: **poliandri**
polygyny: **polijini**
polymorphism: **polimorfizm**
polyphyletic group: **polifiletik grup**
polyploid: **poliployit**
polytomy: **politomi**
population genetics: **populasyon genetiği**
population: **populasyon**
positive selection: **pozitif seçilim**
postzygotic isolation: **postzigotik izolasyon**
preadaptasyon: **preadaptasyon** *veya* **önuyum**
preadaptation: **preadaptasyon**
prezygotic isolation: **prezigotik izolasyon**
primordial form: **ilkin form**
proximate causation: **ara neden**
pseudogene: **yalancı gen**
qualitative trait: **kalitatif özellik**
quantitative trait: **kantitatif özellik**
radiometric dating: **radyometrik yaş tayini**
reaction norm: **reaksiyon normu**
reciprocal alturism: **karşılıklı fedakarlık**
recombination rate (*r*): **rekombinasyon oranı (*r*)**
reinforcement: **soya yönelme**
relative dating: **göreli yaş tayini**
relative fitness: **göreli uyum gücü**
replacement substitution: **değiştirici baz değişimleri**
reproductive success (RS): **üreme başarısı (ÜB)**
response to selection (*R*): **seçilime cevap (*R*)**
retrotransposons: **retrotranspozonlar**
retrovirus: **retrovirüs**
reversal: **geriyedönüş**
ribozyme: **ribozim**
root: **kök**
selection coefficient: **seçilim katsayısı**
selection differential (*S*): **seçilim diferansiyeli (*S*)**
selection gradient: **seçilim gradiyenti**
selection: **seçilim**
selectionist theory: **seleksiyonist teori** *veya* **seçilimci teori**
selfishness: **bencillik**
semelparous: **semelpar**
senescence: **yaşlanma**
sexual dimorphism: **eşeysel dimorfizm**
sexual selection: **eşeysel seçilim**
significant: **önemli** *veya* **anlamlı**
silent substitution: **suskun baz değişimi**
sister species: **kardeş tür**
species: **tür**
spite: **kindar**
stabilizing selection: **dengeleyici seçilim**
standard deviation: **standart sapma**
standard error: **standart hata**
statistically significant: **istatistiksel olarak önemli** (*veya* **anlamlı**)
substitution: **yerine geçme**
sympatric: **simpatrik**
synapomorphy: **sinapomorfi**
systematics: **sistematik**
taxon: **takson**
Theory of Evolution by Natural Selection: **Doğal Seçilim Yoluyla Evrim Teorisi**
tip (of a phylogenetic tree): **uç (bir filogenetik ağacın)**
trade-off: **uzlaşı**
transition: **transisyon**
transitional form: **geçiş formu**
transposable elements: **hareketli elementler**
transposons: **transpozonlar**
transversion: **transversiyon**
ultimate causation: **nihayi neden**
unequal cross-over: **eşit olmayan krossing-over**
uniformitarianism: **aynıbiçimdelik** *veya* **üniformitarianizm**
uyumsal özellik: **adaptif özellik**
variance: **varyans**
vestigal traits (or structure): **körelmiş özellikler** *veya* **körelmiş yapılar**
vicariance: **vikaryans**
virulence: **virülans**
wild type: **yabanıl tip**

İndeks

ABC genleri, 604
Abdominal-B (Abd-B) lokusları, 591
Abel, Laurent, 94
Abrahamson, Warren, 242-243
Acanthostega, 595
A. gunnari, 272-74, **272**
Ache kızılderilileri, **377**, 378
Achillea, kalıtsallık deneyinde kullanılan, 239-40
Achondroplasia, 82
Acre-295, 418, **418**
Açıktohumlular (Gymnosperm), 602
Açılımları)
  bitkilerde, 522, 601-2
  Hawaii *Drosophila*'larının, 351-53
  uyumsal, 521-22, **521**
Ada ekolojileri, 538
Adaptasyon(ları), 249-88. *Ayrıca bkz.* Akraba seçilimi; Fedakarlığın evrimi; Eşeysel seçilim; Yaşlanma
  Acanthostega gunnari, 272-74, **272**
  osiriller, 271-72, **272**
  sinodontlar, 275-76
  çalışanlar için uyarılar, 255
  fenotipik esneklik, 268-71, 672
    kınkanatlı yumurta büyüklüğünde, 384-86, **387**
    kuluçka büyüklüğünde, 379
    supireleri davranışında, 270-71, **270**
  gözlemsel çalışmalar, 259-65
    davranışsal thermoregulasyon, 261-65
    jartiyer yılanlarının gece davranışı, 262-65, **263**, **264**, 265
  hipotez oluşturma stratejileri, 283
  karşılaştırmalı analizleri, 265-69, 269-70
  memeli kulağı ve adaptasyon, 271-76
  medikal/sağlık, 659-77
    ateş, 664-69
    çevre (ortam), 659-61
    evebeyinlik, 669-77
    menstrual döngü, 662-63, **663**
    miyopluk, 661-62
  mutualizm, 331,457
  mükemmellik ve karmaşıklığı algılamak, 67-68
  seçilim ve, 249
  tanımı, 48, 251
  unsurlar ve sınırlanmalar, 276-83
    begonya çiçek büyüklüğünde, **272**, 276-78, **277**
    Fuchsia'nın çiçek rengi değişiminde, 278-80, **278**
    Ophraella'nın konak değişiminde, 280-83
  üzerine deneyler, 255-59
    tasarlama, 258-59, **259**
    tekrarlamalar, 259
  üzerindeki sınırlamalar, 278-80
  zürafaların boynu, 251-55, **252**, **253**
    beslenme rekabeti hipotezi 251, 253
    silah olarak, 253-55, **253**
Adaptasyonda sınırlanmalar, 278-80
Adaptasyonist program, 252, 659-61
Adenin, 76, **77**, 483
Adenoma, 659
Adenozin deaminaz bozukluğu, 655-58, **656**
Adenozin trifosfat (ATP), sentezi, 633
Adolph, S. C., 269
Aeromonas hydrophila, 664-65
Afid (yaprakbiti) türleri, eşeyli ve eşeysiz üremeleri, **214**
Afrika, Sahra altı bölgede AIDS, 4-5
Afrika büyük insansı maymunları, 550-52
Afrika'dan çıkış modeli, 564, **565**, 566-72, **573**
  arkeolojik ve paleontolojik kanıtlar, 566-67
  genetik öngörülerle ayırt etme, 569
  moleküler kanıtlar, 567-72
Agassiz, Louis, 24
Agrawal, Alka, 631
Agren, Jon, 276, 277, 285
Agrobacterium, 500
Ağ duruşu (örümceklerde), 311, 312-13
Ağaçkakan ispinozu *(Camarhynchus pallidus)*, 574
AIDS, (İnsan immün yetmezliği sendromu) 3, 7. *Bkz.* HIV (İnsan immün yetmezlik virüsü)
  Adactylidium, 360
  Asya'da HIV, 5
  CCR5-Δ32 aleli frekansı, 109-10, 128-**129**
  epidemisi konusunda filogenetik sorular, 458-59
  evrimsel biyoloji ve HIV'le mücadele, 17
  kombine tedaviler, 17
  Kuzey Amerika ve Avrupa'da HIV, 5
  Sahra altı Afrika'da HIV, 4-5
Aiello, L. C., 565
Aile soy hattı, soyiçi üreme baskısının değişken olduğu, 187
Akasya *(Acacia greggii)*, 384-86, **387**
Akciğer, evrimsel tarihi, 27-29, **30**
Akciğerli balıklar, 274
Akdeniz meyve sineği (*Ceratitis capiata*), 299
Akıllı Tasarım Teorisi, 66
Akilia Adası, Görland, 485, **485**
Akraba seçilimi, fedakarlığın evrimi, 332-37
  akraba tanıma, 337
  ebeveyn-yavru çatışması, 345-49
    kardeş öldürme, 347-49
  toplam uyum gücü, 332-34
Akraba tanıma, 337
Akrabalık katsayısı (r), 332
  bubilerde, 348
  çıplak köstebeklerde, 344
  fedakarlık davranışı, 334, 336
  hesaplanması, 333
  Hymenoptera'da, 339-40, **339**, 339
  kağıt arılarında, 343
  vampir yarasalarda kan paylaşımı, 352
Alarm çağrısı (Belding yer sincaplarında), 334-35, **334**, **335**
Alaycı kuş, homolojileri, 26
Albinizm (mutasyon oranı), 85
Albümin benzerliği (insan ve insansı maymunların serumları arasında), 551-52
Alel frekans(ları)
  CCR5-Δ32 aleline ilişkin öngörüler, 130
  değişimleri, 58. *Ayrıca bkz.* Doğal seçilim; Genetik sürüklenme; Göç; Mutasyon(lar) *CCR5-Δ32*, 109-10, 118-19, 128-29, **129**
  genel durumlarda, 115-17, **115**
  göç, 157-63
  hesaplanması, 97-99
  homojenizasyonu
    göç ile, 160-63
    seçilim ve değişim ile, 120-23, **120**, **121**
  kendileşme, 180-81, **180**, 181
  mutasyon ve seçilim dengesi altında, 145-49
  sıcaklık, **418**
  şans olayları, 164-66, **164**
Alelik çeşitlilik, 99-101, **100**
Alelik durumun korelasyonu, 206
Alelik zenginlik, 176
Aleller
  dirençlilik, 13, 17
  dominant ve resesif (baskın ve çekinik) mutasyon oranı, 148
    seçilim, 129-33, **133**
  nötr, 80
  rastgele sabitlenme (fiksasyon), 168-77
    alelin sürüklenmeye uğrama olasılığı, 171
    doğal populasyonlarda, 174-77
  tanımı, 78
  yeni, 76-85
    değiştirici baz değişimleri ile, 80-81
    oluşma oranı, 84-85
Allelerin rastgele fiksasyonu, 168-77
  bir alelin fiksasyona sürüklenme olasılığı, 171
  doğal populasyonlarda, 174-77

Not: **Koyu** rakamlarla gösterilen sayfalar şekillerin, *italik* rakamlarla gösterilen sayfalar tabloların bulunduğu sayfalardır.

Aletler, taş aletlerin orijini, 574-75
Alkol dehidrogenaz (ADH), 89-90, 99-100, 121-23, **123**, 619
Allopatrik türleşme, 409-10
Allopoliployitler, 413
Alpheus, 452
Alpin çiçeği (*Polemonium viscosum*) büyüklüğü, 235-37, **235**
Altheus türleri
A. malleator, 412-13, **412**
vikaryans yoluyla coğrafik izolasyon, 412-13, **412**
Altman, Sidney, 465
Alttür, 425-27
Alu dizileri, 573-74, **573**, 626-27
Alvarez, W., 530-31, 532
Alvarezsauridae, 453
Amblyrhynchus cristatus. *Bkz.* Deniz iguanası (*Amblyrhynchus cristatus*)
Amborella, 522, **522**
Ambulocetus natans, 35, **36**
Amerika Birleşik Devletleri
Anayasa Mahkemesi, 66
ormansızlaştırma, **540**
tehlike altındaki türler, 539, **541**
Amino asitler (meteorlarda), 479
Amish populasyonu, aralarında kurucu etkisi, 168
Ammonitler, 535
Anagenesis (filetik transformasyon), 524
Anasal atalık, doğrudan, 568
Anasal etkiler, zararlı soyiçi üreme etkilerinin maskelendiği, 187
Anasal uyum gücü
parazitoit arıların kuluçka büyüklüğü 380-81, **381**, *381*
yumurta büyüklükleri ve, 384, **385**
Anders, Edward, 481
Anderson, David, 348
Anderson, Kermyt, 675
Anderson, Virginia, 254
Andersson, Dan, 220
Angiospermler, 601, 602. *Ayrıca bkz.* çiçek(ler)
Kretase patlaması, 522, **522**
soyiçi üreme baskısı, 186-88, **187**
Anhidrit, 533
Anstey, Robert, 525-26
Antagonistik pleiotropi hipotezi, 369-72
Antennapedia kompleksi, 589-90, **589**, **590**, 591
Anthophyta, 602
Antibiyotik dirençliliği, 627, 628, 630, 647-51
antibiyotiklerin akılcı kullanımı, 650-51
bakterilere maliyeti, 649-50, **649**
seçilim ve dirençlilik, 647-49
Antibiyotikler, 640, 650-51
Antijen tanıma bölgesi (ARS), 618, 631, 632
Antijenik bölge, 642
Antirrhinum majus (aslan ağzı), 603
Anver, Miriam, 665
Anvil (örs), 271-72, **272**
orijini, 274-75
zaman içinde değişim, 275
Apatit kristalleri, **485**, 486
Apikal ektodermal sırt (AES), 596-97
Aptamerler, 474
Apterostigma, 457
A. collare, 457
Apteryx australis mantelli (kahverengi kivi), 360
Arabidopsis türleri, 606, 634
A. thaliana (yabani hardal), 209, 603, **604**, 605-6
Archaea, 491-92, 494, 497, 498, 500
Archaeocete balinalar, 441, 444
Archaeoglobus fulgidus, 496, **496**
Ardıl tekrarlı kısa gen polimorfizmi, 571-72, **573**
Ardışıklık yasası, 34, **35**
Ardipithecus, 558, **559**
A. ramidus, 558-59, **559**, 563
Arensburg, B., 578
Arkaplan seçilimi, 621-23
Arkaplan yokoluşları, 529-30
Arkeolojik kayıt. *Ayrıca bkz.* Fosil kayıt
Archaeopteryx, 35, **439**, 453
çok merkezli evrim modeli, 566-67
dil için kanıtlar, 578
Arnold, S.J., 231, 315
Arrhenius, Gustaf, 486
Arriola, Paul, 423
Artemesia tridentata
A. t. tridentata (havza pelinotu), 426, **427**, 427
A.t. vaseyana (dağ pelinotu), 426
alttürleri arasında hibrit zonu, 426, 427
Artemia franscicana (karides türü), 600, **600**
Artemia salina (peri yengeci), **528**
Artikular çene kemikleri, 274
Artiodactyla, 442-44, **442**
Artiodactyla hipotezi, **441**, 443, 444, 456
Asetaminofen, 666-67, **666**
Ashburner, M., 89
Ashkenazi populasyonu, Δ*32* alelinde, 99
Asılısinek (*Bittacus apicalis*), 310-11, **310**
Asit yağmuru, 533
Aslan ağzı (*Antirrhinum majus*), 603
Astragalus, 442-44, **442**
Astrobiyoloji, 478
Aşı
grip için, 644
HIV için, 14
Ateş
davranışsal, 664-65, **664**
medikal uygulamada, 668-69
sepsis ve ateş, 668
suçiçeğinde, 666-67, **666**
yaygın soğuk algınlığında, 667-68, **667**
Atkins, John F., 488
Atmık miktarı, 299
Atmosfer
eski bileşimi, 480-81
K-T sınırında çarpışma etkisinden sonra, 533-34
Atnalı yengeçleri, 526, **528**
Atta, 457
Attine karıncaları ve mantarlarla birlikte-evrimi, 456-58, **457**, **458**
Attini, 456
Aslanlar (*Panthera leo*), 353-54, **353**
öncü (lider), 301, 353-54, **353**
savunak savunması, 353-54, **353**
yavru öldürmeleri, 62, 301-2
Asya
AIDS epidemisi, 5
tropik orman tahribatı, 541
Austad, Steven, 363-64, 373-74, 376, 377
Austin, A.J., 648
Australya aborijinleri, 566
Australopithesineler
beyin hacimleri, 579, **579**
ince yapılı olanlar, 558-59, 575
A. aethiopicus, **560**, 563
A. afarensis, 558, 575
A. africanus, 558
A. anamensis, 558, **559**, 563
A. boisei, **560**, 563
A. robustus, 558-59, **560**, 563, 575-76
alet yapıcı olarak, 575-76
Avrupa, AIDS epidemisi, 5
Aves, 536
Avise, John, 526, 528
Ayakların evrimi, 598
Ayrılma (farklılaşma)
Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonlar arasında, 572, 574
mekanizması, 414-21, *419*
doğal seçilim, 415-18
eşeysel seçilim, 418-21, **420**, **421**
genetik sürüklenme, 414-15
mitokondri DNA'sında, 452
moleküler evrimde, 613-16, *615*
Axelrod, Robert, 350
Avcı-toplayıcılar, 659-60, **660**
Avcılık (predasyon)
Kambriyen patlaması ve, 521
üreme ve hayatta kalma arasında uzlaşı (avlanma ile), 373-75
Ayala, F.L., 173, 565
Ayılar, aralarında filogenetik olarak bağımsız farklılıklar, 269-70
Ayna görüntüsü (kiral hal), orijini, 483, 484
Ayrı Yaratılış Teorisi, 21-22, 31, 36, 41, 66, 523
AZT (azidotimidin), 7-9, 48
dirençliliğinin evrimi, 8

Bacillus subtilis, 479
Bağımsız, evrimsel, 404
Bağırsak bakterileri, virülansları, **654**
Bağlantı, genetik, 90
Bağlantı dengesi, **199**, 200-201
Bağlantı dengesizliği, 198, **199**, 200-213
elenmesi, 205-6, **205**, **207**
genetik sürüklenme ve, 204, **204**, 219, 221
genotip frekansları ve, 199-200, **199**
insan lökosit antijeni (HLA) lokuslarında, 209
katsayısı (*D*), 201
oluşumu, 201-5
Afrikalı ve Afrikalı olmayan populasyonlar arasındaki ayrılma zamanının saptanmasında, 572, 574
çok lokuslu genotipler üzerine seçilim ile, 201-4, **203**
genetik sürüklenmeyle, 204, **204**, 219, 221
populasyona dışardan karışma ile, 204, **205**
ölçülmesi (hesaplanması), 209-13
önemi, 206-9
rastgele çiftleşmeli eşeysel üreme ile düşürülmesi, 223
seçilim ve, 221
tanımı, 200-201
tek-lokus çalışmaları, 208
Bağlantı dengesizliği katsayısı (*D*), 201
Bakteriler, 491, 492, 497, 498, 500. *Ayrıca bkz.* Antibiyotik dirençliliği; *spesifik bakteriler*
bağırsakta virülansları, 654, **654**
genetik rekombinasyonu, 405
Mars'a ait, 478, **478**

mor bakteriler, 491, 500
neden oldukları hastalıklar, 639
stromatolit oluşturma, 527
tür kavramı, 405
Bakteriyofaj fl, 652
Bakteriyofaj T4, 84
Baker, Richard, 316
Balanus glandula (midye), 395-96
Balarısı kraliçeleri, 339-40
Balık(lar)
denizigneleri, 317-19, **318**
kuluçka ve yumurta büyüklükleri arasındaki korelasyon, 382
lop-yüzgeçli, Devoniyen'de, 595, 595, 597
pul yiyen, 138-40
Balina + suaygırı filogenetik hipotezi, 444-46, 447, 450, **451**
Balinalar
archaeocete, 441, 444
ataları, 35, **36**
filogenileri, 441-50, 441
çoklu moleküler karakterlerle parsimoni, 444-46
karekter çatışmasının çözümlenmesi, 449-50
"mükemmel filogenetik karakter", 450, **451**
parsimoniye alternatif metotlar, 447-49, **448**
tek bir morfolojik karakterle parsimoni, 442-44
üzerine yarışan fikirler, 441-42, **441**
veri için karakter seçimi, 442-46
Balmford, Andrew, 541
Banet, M., 665
Bantlı demir oluşumları, 485-86, **485**
Barns, Susan, 494
Bartel, D.P., 475, 476, 477
Basilosaurus isis, 35, **36**
Baskı fosiller, 508
Başparmak anatomisi, 575-76
Başparmak, 575-76
Bateman, A.J., 292, **293**
Bathyergidae, 343
Baurle, S., 300
Baz değişimi, 79-80
Bazlar (DNA'da), 76
Baz değişimi(leri)
antijenik bölgelerde, 642-44
değiştirici (sinonim olmayan), 80-81, 614
üzerine pozitif seçilim, 617-19, *620*
mutasyon ve baz değişimi., 177-78, **178**
oranı (hızı), 614-16, *616*
genetik sürüklenme altında, 179
suskun bölge (sinonim), 80, 81, 614, 618
üzerine seçilim, 619-23
tek-baz, DNA'da, 79
tiplerinin tür içi ve türler arasında karşılaştırılması, 618-19
Bean, W.J., 646-47
Beaudry, A.A., 471-73, 475
Begonia involucrata, **272**, 276-78, **277**
Begun, D.R., 558
Behe Michael, 67
Belding yer sincabı, alarm çağrısı, 334-35, **334, 335**
Bell, Graham, 104
Bell Curve (Murray ve Herrnstein) üzerine tartışma, 237-41
Bencillik, 331
Bender, Catherine, 644
Bengtson, Stefan, 520
Benton, M.J., 527, 529
Bereberinde götürme (seçici süpürme), 621-23
Bermingham, Eldredge, 452
Bernard, Gordon, 668
Bernheim, David, 382
Berry, Andrew, 622
Bertram, B.C.R., 301
Beslenme rekabeti hipotezi (zürafa boynunun), 251, 253
Beş Büyük Yokoluş, 529, **529**. *Ayrıca bkz.* Kretase-Tersiyer (K-T) kitlesel yokoluş
Beta-kazein geni, **445**
Beyaz alınlı arıkuşu (*Merops bullockoides*),335-36, **336**, 347
Beverly, Stephen, 452-53, 454
Beyin, konuşma merkezi, 577-78
Beyin hacmi (hominoidlerde), vücut büyüklüğü. 579
Beyin kasesi hacmi (*Homo* türlerinde), 559-61
Bilateria. 511. **514**. 520
hox lokusları. 591-92, **591**
Bileşik kromozomlar. 134-35. **135**
Birleşmiş Milletler Gıda ve Tarım Organizasyonu (FAO). 541
Bilimsel teoriler. bileşenleri, 22
Bilimsel yaratılışçılık. *Bkz.* Yaratılışçılık
Bipedal hareket. 558
Bireyler
arasında varyasyon, 51, 53, 84
üzerine doğal seçilim, 57-58, 62
Birlikte evrim, 456-58, **457, 458**
ve eşeysellik, 389-90, **390**
Bishai, William, 647-48
Bithorax kompleksi, 589-90, **589, 590**
Bitki zararlısı (eşkantlı), *339*
Bitkiler, 492. *Keza bkz.* özgül türler
çeşitlenmeleri, 601-2
uyumsal açılımlar, 522
eşeysel seçilim (bitkilerde), 319-22, **320**
konak sadakati, 416
Kretase-Tersiyer yokoluşu ve, 535
monoyik, 276. 320
poliployidi, 92-93, **93**
üreme ve hayatta kalma arasında uzlaşı, çok yıllık ve tek yıllık bitkilerde, 372, **373**
Bittacus apicalis (asılısinek),310-11, **310**
Bittles, A. H., 186
Biyolojik çeşitlilik. *Bkz.* Türleşme
Biyolojik polimerler, bir araya gelişleri, 484-85, **484**
Biyolojik tür kavramı, 404, 426
bla geni, 647
Bloch, Alan, 648
Boag, P.T., 52, 53, 54, 57
Boake, Christine, 420
Bodmer, W.F., 192, 242
Bodnar, A.G., 365
Boesch, C., 558
Bombus sp. (pizozlar), 235-37, **235**
Bonobo (cüce şempanze) (*Pan paniscus*), 550
insanla akrabalığı, 552-57
moleküler kanıtlar, 554-57
morfolojik kanıtlar, 552-54
Borgerhoff Mulder, Monique, 323
Boşalma, erken, 300
Bothriolepis, 29
Botryllus leachi, 393
Botryllus schlosseri, 391-93, **392**
Bourgeois, Joanne, 534
Bouzat, Juan, 190
Bowcock, A.M., 571
Boy
eşeysel dimorfizm ve, **290**
yavru, ebeveyn boyu, 225-26, **226**
Boyce, Mark, 378
Bozunma, radyoaktif, 39, **39**
Böcekler
Kretase-Tersiyer yokoluşu, 535
sosyallik, 338-40
yaşlanma, **363**
Bölünmeler, 511
Bradshaw, H.D., 429, 431
Brezilya amazonları, ormansızlaştırma, 542-43, **542**
Broca bölgesi, 577-78, 579
Brodie, E.D., III, 231, 233
Brown, D., 493
Briaster latifrons, 394
Bryan, William Jennings, 66
Bryozoonlar
BsrI enzimi, 656-57
durağanlık ve türleşme, 524-25, **525**
kelistom, 407, **407**, 524-25
Buck v. *Bell*, 110
Bull, James, 652
Burdick, Allan, 131, 134
Burgess şisti faunası, 514-16, **515, 516**, 520
Buri, Peter, 172, 173, 174
Bush, Robin, 643, 644
Butler Yasası (Tennessee), 66
Büyükana hipoteği (menapoz), 376-78
Büyük baştankara *(Parus major)*
kuluçka büyüklüğü, 376-78
soyiçi üreme depresyonu, 187, 88
Büyük çarpmanın Ay üzerindeki etkisi, **480**, 481
Büyük çayırtavuğu. *Bkz. Tympanuchus cupido pinnatus*
Büyük yer ispinozu *(Geospiza magnirostris)*, 167-68
Byers David, 70

Caenorhabditis, 494
C. elegans (yuvarlak solucan), 591
C-değeri paradoksu, 623, 24, *623*
Calvin-Benson döngüsü, 634
Camarhynchus pallidus (ağaçkakan ispinoz), 574
Camin, J.H., 159, 160
Canis
C. latrans, 408
C. rufus, 408-9, **408**
Carr, David, 616
Carroll, Sean, 593-94
Castle, William, 117
Catarrhini, 550-51
Catasetum, 319, **319**
Cavalli-Sforza, L.L., 242, 570
CC-CKR-5 geni, 96-97, **97**, 98
CCR5, 13, 109
CCR5+, 97
CCR5-Δ32 aleli, 13, 97, 99
evrimi, 198
frekansında değişim, 109-10, 118-19, 128-29, **129**
gelecek nesillerde frekansı, 130
kaynağı/evrimi, 209-13, **210**
yaşının tahmini, 212-13

CD4, 5, 97
ölümcül olmayan hastalıklardan etkilenmesi, 10
Cech, Thomas, 465
Censky, Ellen, 433
Ceratitis capitata (Akdeniz meyve sineği), 299
Cercidium floridum (Palo verde), 384-86, **387**
Cerrado, **542**
Cervus elaphus (kızılgeyik), **290, 363**
Cetacea, 441
CFTR, 101, 147
Chaetopterus variopedatus, 601
Chagnon, Napoleon, 323, 324, 675
Chao, Lin, 616
Chapela, Ignacio, 457
Charlesworth, Brian, 625, 628, 629
Charnov, Eric, 379-81
Cheetham, Alan, 407, 524-25
Chengjiang biyotası, Çin Yunnan Eyaleti, 515, **515**
Chiappe, Luis, 439, 453, 455
Chicxulub (Mexico) yakınındaki krater, 533, **533**
Chipley, R.M., 541
Chlamydomonas (yeşil alg), 633, 634
Chondrostei, 29
Chyba, Christopher F., 478, 481
Cıvık mantarlar, 492
Clausen, J., 239-240
Clostridium tetanae, 651
Clegg, Michael, 121, 123, 205, 207
Clift, William, 34
Cloudina, 520, **520**
Clutton-Brock, T.H., 363
Coğrafik yanlış yorumlama (fosil kayıtları), 509
Coğrafik izolasyon
dispersal (yayılma-dağılış) ve izolasyon yoluyla, 410-12
vikaryans yoluyla, 412-13
Coğrafik yayılış, Kretase-Tersiyer yokoluşu, 536
Coho som balığı (*Oncorhynchus kisutch*), 300-301
Coleoptera (kınkanatlılar). *Bkz.* kınkanatlılar
Comte de Buffon, 22
Corvus brachyrhynchos (karga), 331
Cox2 lokusu, 635
Coyne, Jerry, 422, 429
Crassostrea gigas (istiridye), 359
Crenarcaeota, 491-492
Crick, Francis, 78, 478, 479
Cro-Magnon I, 561, **561**
Crossopterygians, 273
Crotaphytus collaris (yakalı kertenkele), 175, **176**
Crow, J.F., 181
Crymes, Lili, 316
Crytomonas, 500
Cubitus interruptus dominant (dD) geni, 622
Curie, Marie, 39
Cuvier, Georges, 22
Cyanobacteria, 488, 491, 500
fosil, 497-98, **499**
Cypripedium acaule (hanım terliği orkidesi), 395
Cyrtodiopsis dalmanni (sap-gözlü sinekler), 314, 17, **314, 315, 316**
CFTR [Cystic fibrosis (kistik fibrozis) transmembrane conductance regulator], 101, **147**
Çakal (*Canis latrans*), 408
Çapraz-yetiştirme denemeleri, 52
Çarpma hipotezi (K-T kitlesel yokolış), 530-33
Çatışma
ebeveyn-yavru, 345-49
oyun teorisinin analizi, 350
Çatışmalı ebeveyn-çocuk ilişkisi, 673
Çekiç (malleus), 271-72, **272**
orijini, 274-75
zaman içinde değişimi, 275
Çene eklemleri, memeli, 275-76, **275**
Çene kemikleri, artikülar ve quadrat, 274
Çerçeve kayması mutasyonu, 82
Çeşitlenme
hayvan vücut planlarının, 511-14, **514**
eklembacaklıların, 522
Çeşitlilik
bireylerde, 51
genetik, 134, **176, 177**
kültürler arası, 669
populasyonda, 51, 63
üreme stratejileri, 360
Çevre (ortam)
eşey için değişen çevre teorileri, 221-24
fenotip (fenotipik esneklik), 268-71
genotip - çevre etkileşimi, 271
kalıtım derecesi hesaplamasında yarattığı karmaşıklık, 52
medikal/sağlık adaptasyonu ve çevre, 659-61
prebiyotik, 481-82
yaşamın kökeni ve çevre, 485-87
Çevresel değişim, evrime kanıt olarak, 35-36
Çevresel varyasyon (V_E), 225
Çıkarsama, filogeni. *Bkz.* Filogeniler
Çıplak köstebeklerde, ösosyallik, 343-45, **344,** *345*
Çiçek(ler) *Ayrıca bkz.* Angiospermler (açık tohumlular)
homeotik genler ve çiçek, 603-6, **604, 605**
kısımları, 602, **602**
moleküler paleontolojileri, 601-6
floral genler, 604-6
mutantlar, 603, **604**
Çiçek örtüsü, 302-21, **321**
Çiftdallı üyeler, 598-99, **599**
Çiftleşme (eşleşme). *Ayrıca bkz.* Eşeysel seçilim
alternatif erkek stratejileri, 300-301
asılısineklerde, 310-11, **310**
deniz iguanalarında, 296-99
eşey asimetrisi ve, 294
rastgele, 111-21, **112**
rastgele olmayan. *Bkz.* Soyiçi üreme
sukenelerinde, 311-13, **312**
tercihli, 314, **315**, 421-22
Çiftleşme çağrı sesi, gri ağaç kurbağası, 307-9, **308, 309,** *310*
Çiftleşme tercihi. *Bkz.* Eşeysel seçilim
Çiftkapaklılar
fosillerinin coğrafik yayılışları ve hayatta kalış zamanları, 530, **531**
Kretase-Tersiyer yokoluşu, 535, **535,** 536, **536**
zik-zak evrim (Pliyosen'de), 526, **528**
Çiftleşme, ekstra-eş, 304, 305, 306-7, **306**
Çocuk emzirme, 663
Çocuklar, öldürülme, 675-77, **676**
Çok merkezli evrim modeli, 565, **565,** 566-72
arkeolojik ve paleontolojik kanıtları, 566-67
ayırt edici genetik öngörüler, *569*
moleküler kanıtlar, 567-72
Çoklu lokuslarda evrim. *Bkz.* Bağlantı dengesizliği; Kantitatif genetik; Eşeyli üreme
Çöl iguanası (*Dipsosaurus dorsalis*), 261-62, **261,** 664-65, **664**

Dağılış (yayılış) ve kolonizasyon, 410-12, **411**
Dallar (filogenetik ağaçlarda), 26
Dallanan (çeşitlendirici) seçilim, 241-42, **242,** 243, 244, **244**
Dallanma olayları. *Bkz.* Türleşme
Darboğaz, 415
Daphne Major, 167-68
Geospiza fortis, 49-57, **50, 52**
Geospiza magnirostris, 231-33, **232**
Daphnia magna (supiresi), 270-71, **270**
Dar anlamda kalıtım derecesi, 226-28
Darrow, Clarence, 66
Darwin, Charles, 21, 22-24, 29, 32, 34, 35, 37, 47, 61, 65, 110, 290, **291,** 332, 337, 474, 482, 523, 640, **640.** *Ayrıca bkz.* Darwinizm.
eşeysel seçilim üzerine, **291**
fedakarlık üzerine, 332
İnsanın Türeyişi (Descent of Man), ve Eşeye Bağlı Seçilim (Selection in Relation to Sex), 302-3, 549
organların aşırı mükemmelliği, 66, 68
Türlerin Kökeni Üzerine (*On the Origin of Species*), 22, 26, 47, 48, 49, 65, **549,** 641
Darwin, Erasmus, 22
Darwinist uyum gücü, 48
Darwinizm, *Ayrıca bkz.* Evrim için kanıtlar; Doğal seçilim
ana paradoksu olarak fedakarlık, 332
evrimi, 62-65
Dünya'nın yaşı, 63-64
Modern Sentez, 64-65
mutasyon, 62
yaşam görüşü, 65
Davidson, Iain, 578
Davranış, eşey asimetrisi, 294-95
Davranışsal ateş, 664-65, **664**
Davranışsal mekanizma (soyiçi üremeden kaçınmanın), 188
Davranışsal termoregülasyon, 261-65
ateş davranışı, 665
jartiyer yılanlarında, 262-65, **263, 264,** 265
Dawkins, Richard, 67, 670
Dawson, Peter, 129, 130
Deccan Traps, 534
Deduve, Christian, 484
Deformed (Dfd) lokusu, 591
Değişken çevrede eşeyin seçilim teorisi, 221-222
Değişken çevre teorileri (eşey için), 221-24
Değişmemiş kalıntılar, 509, **509**
Değiştirici (sinonim olmayan) baz değişimleri, 80-81, 614
aktarım etkinliği için, 620-21
bilimsel yaratılışçılığa karşı, 65-70
tartışmaların tarihi, 66
tartışmaya motivasyon, 69-70
diğer itirazlar, 68-69
doğada mükemmellik ve karmaşıklık, 66-67

HIV'e dirençlilik ve, 9, 12-14, 109
suskun baz değişimleri ile karşılaştırılması, tür içi ve türler arasında, 618-19
üzerinde pozitif seçilim, 617-*19*, *620*
virülans ve aktarılma sıklığı hipotezi ve, 10-12, 17
Delph, Lynda, 278, 279, 280, 320, 321
De Meester, Luc, 270, 271
Demir sülfat (FeS_2), 478
Denetimsiz seçilim, 314-17
Denge/dengeler. *Ayrıca bkz.* Hardy-Weinberg denge prensibi; Bağlantı dengesizliği; Bağlantı dengesi
heterozigot uyum gücü, 136-37
sonlu, 524, 525-26, **525**
Dengeleyici (seçilimci) teori, 102
Dengeleyici seçilim, 241, 242-43, **242**, 276, **277**, 278
Denizatı, erkek tercihi yoluyla eşeysel seçilim, 317-19, **318**
Deniz iguanası (*Amblyrhynchus cristatus*), 295-99
erkek-erkek kavgası, 295-99, **297**
vücut büyüklüğü, 295-99
eşeysel seçilim diferansiyelleri, 296-99, **298**, *298*
üzerine doğal seçilim, 296, 298
Deniz iguanalarında erken boşalma, 300
Deniz kestanesi, 452
filogenileri, **393**, 394
larva formu, 393-94, **393**, **394**
Deniz lalesi, **514**
Deniz omurgasızları, Kretase-Tersiyer yokoluşları, 535, 536
Deniz organizmaları, yokoluş hızı (oranı), 530
Deoksiribonükleotitler, 76
Deoksiriboz, 76
Depremler, K-T sınırındaki çarpma, 534
Derin homoloji, 606
Derisidikenliler, 518
DeSalle, Rob, 412
Desmodus rotundus, **351-53**, **352**, **353**
Determinizm, genetik, **671**
Dev panda başparmağı, anatomisi, 59-60, **60**
Devirler, **38**
Devreler, **38**
Dhondt, Andre, **228**
D'Hondt, Steven, **535**
Dışgruplar, 16-17
Dışgrup analizi, **438-39**
Dicke, W., 541
Dickie, M.M., 104
Dicotyledonae, 414
Dictyostelium, *492*
Didelphis virginiana, 361-62, 373-75, **374**
Diferansiyel başarının ölçülmesi, 228-32
Dik-diks, 414
Dil (konuşma)
işaret, 577
orijini, 577-79
Dil solucanları (Pentastomida), **601**
Di Masso, R.J., 229
Dimorfizm eşeysel. *Bkz.* Eşeysel dimorfizm
Dinamik durağanlık (stasis), 526
Dinoflagellatlar, 67
Diploblastlar, 511
Dipsosaurus dorsalis (çöl iguanası) 261-62, **261**, 664-65, **664**
Dirençlilik
antibiyotik. *Bkz.* Antibiyotik dirençliliği
AZT'ye, 8
HIV'a, 9, 12-14, 109
sıtmaya, 81
Dirençlilik alelleri, 13, 17
Distal-less (Dll) geni, 600-601, **600**, **601**, 606
Dişi seçiciliği, 294, 302-17
dölün gen kalitesi, 308-9
eş dışı çiftleşmede, 304, *305*, 306-7, **306**
gri ağaç kurbağasında, 307-9, **308**, **309**, *310*
kaynaklara sahip olma, 309-11
kır kırlangıcında, 303-7, **305**
mevcut duyusal eğilimler, 311-13
sapgözlü sineklerde, 314-17, **314**, **315**, **316**
seksi-oğul hipotezi, 313-17
Dişlisazancık (*Fundulus heteroclitus*), 100-101
Dixon, Andrew, 671
Dizi(ler). Bkz. DNA dizileri; Moleküler Evrim
Dizi farklılaşması (mitokondri DNA'sında =mtDNA), 452
DNA, 467, 469
bazları, 76
elektroforezi, **96**, **97**
hücresel yaşam, 487
kloroplast, 633
mitokondriler (mtDNA)
dizi faklılılıkları, 452
insan evrimsel ağaçları 568-70, **569**
insan ve Afrika insansı maymunları filogenilerinin oluşturulduğu, 554-57, **554**
yapısı ve evrimi, 633, **634**
ortak atada, 493
sentezi, 77, **78**
tamir sistemleri, 85
tek-baz yerdeğişimi, 79
transkripsiyonu, 77, **79**
varyasyonları, 84
yanlış eşleşmeler, 369
yapısı, 76, **77**
DNA dizileri
filogenetik analizde kullanımları, 442
üzerine doğal seçilim, 617-23
değiştirici baz değişimleri, 617-19, *620*
suskun baz değişimleri, 619-23
Dobzhansky, Theodosius, 62, 421
Dogon kabilesi (Mali), 662-63, **663**
Doğada karmaşıklık, 66-68
Doğal seçilim, 22, 47-72
bireyler üzerinde işleyen, 57-58, 62
deniz iguanalarının vücut büyüklüğü üzerine, 296, *298*
DNA dizileri üzerine, 617-23
değiştirici baz değişimleri üzerine, 617-19, *620*
suskun baz değişimleri üzerine, 619-23
fenotipler üzerinde işleyen, 58
Fanerozoyik evriminde, 520
Galapagos ispinozları gaga şekli üzerine, 49-57, **50**, **52**
geriye-dönük doğası, 58-59
farklılaşma mekanizması olarak, 415-18
genetik sürüklenmeye karşı, 165
genetik varyasyon ve, 391
kültürel evrim ve, 670
mükemmel olmayan özellikler (seçilimle oluşturulan), 60-61
negatif veya saflaştırıcı (seçilim), 614
nötral teori ve, 613
önermeleri (doğal seçilimin), 48-49
döl fazlalığı, 54-55
varyasyonların kalıtsallığı, 51-53
bireysel varyasyon, 51
rastgele olmayan hayatta kalma ve üreme, 55-56
populasyon üzerinde işleyen, 57-58
rastgele ve sürekli olmayan (seçilim), **61**
uyum gücü ve, 61-62, 67, 229-31
yeni özelliklerin açığa çıkması (seçilim yoluyla), 59
Doğal tarih, 283
Doğayı koruma, 539, **541**
Doğal Seçilimin Temel Teoremi, 244
Doğrudan anasal ata, 568
Doğrudan akraba seçilimi, 337
Doğrudan bulaşan ve vektörle bulaşan hastalıkların virülansları, 653-54, **654**
Doğrudan uyum gücü, 333
Doğrusal (linear) regresyon
en küçük kareler, 226
tam-uyum eğrisi, **53**
eğimleri, 230, 234
Dokular, hastalıklara dirençlilik için evrimleri, 655-59
Dolaylı akraba tanıma, 337
Dolaylı uyum gücü, 333, 336
Dominant (baskın) genetik varyasyon (VD), 226, 227
Dominant (baskın) aleller üzerine seçilim, 129-31
cebirsel (matematiksel) hesaplamaları, 132-33, **133**
Doolittle, W.F., 493, **496**
Doran, Timothy, 666
Dose, Klaus, 479
Douglas, Susan, 500
Doushantuo Formasyonu, Çin, **497**
Dörtüyeliler (Tetrapodlar), 29, 272, **272**
üye homolojileri, 595-98, **595**, **596**, 606
etkileyen genetik ve gelişimsel değişimler, 596-98
lob-yüzgeçli balıklarda (Devon'da), 595, **595**, 597
Dötrostom, 511, 518
Döl
bir yılda üretilen sayı, 375-82
kuşlarda kuluçka büyüklüğü, 375-79, 379
parazitoit yabanarılarında kuluçka büyüklüğü, 379-82
büyüklüğü, 382-86
bir kınkanatlının yumurta büyüklüğünde fenotipik esneklik, 384-86, **387**
üzerinde seçilim, 384, 385
dişi tercihi ve döl kalitesi, 308-9
ebeveyn-yavru çatışması, 345-49
fazlalığı, doğal seçilim önermesi olarak, 54-55
Drake, John, 84
Drosophila, 89, 494
alkol dehidrogenaz *(Adh)* geni, 619
bereberinde götürme, 622-23
dişi ve erkek arasında zıt eşeysel seçilim, 389-90, **390**
Hawaii
çeşitlenmeleri, 351-53
dispersal yoluyla coğrafik izolasyon, 410-12, **411**
eşeysel seçilim, 418-21

farklı kavga stratejileri, 419-20, **420**
filogenileri, **411**
homeotik mutantlar, 589-90, **590**
Hox lokusları, 589-90, **589**
kromozom inversiyonları, **91**
postzigotik izolasyon, 422-23
prezigotik izolasyon, 422-23
soya yönelme, 422, **422**
zararlı mutasyonlar ve yaşlanma, 369
D. heteroneura, **419**-21, **421**
D. melanogaster, 621, 622-23
alel frekansının seçilimle değişimi, 121-23
allellerin rastgele fiksasyonu, 172-74, **173**
antagonistik pleiotropi, 369-71, **371**
eşey asimetrisi, 293-94
hareketli elementler, 629
heterozigot üstünlüğü, 131-34, **134**
ömür uzunluğu için yapay seçilim, 364, **364**
P elementler, 627-28
üye oluşumu üzerine genetik kontrol, 599-600
yaşlanma, **363**
D. silvestris, 419, **420**
D. simulans, 622-23
D. subobscura, 91, **91**
D. teissieri, 89
D. yakuba, 89
Dromaeosauraridae, 453
Dryopithecus, 553
Dudash, Michele, 187
Dunbrack, R.L., 216, 217
Duplikasyon, gen 76
HOM/Hox evrimi, 590-92
yeni genlerin oluşumu, 85-88, **86**
Durağanlık (stasis), 522-27
dinamiği, 526
göreli sıklığı, 525-26
gösterilmesi, **524**
nedeni, 526-27
yosunhayvancıklarında, 524-25, **525**
Duygusal eğilimler, mevcut, 311-13
Düğüm (filogenetik ağaçta), 15, 26
Dünya
büyük çarpmaların tarihi, **480**, 481
yaşı, 34-61
Darwinizmin evrimi, 63-64
Kelvin hesaplaması, 63-64
jeolojik zaman cetveli, 37, **38**
radyometrik yaş tayini, 39-41
yaratılış bilimcileri, 69
Düzlemsellik, zamansal ve uzaysal, 589

East, Edward M., 140
Ebeveyn-döl çatışması, 345-49
kardeş öldürme ve, 347-49
Ebeveynlik yapma, 669-77
çocuk sağlığı ve, 675-77
erkeğinkine karşı dişilerin yatırımı (ebeveynlik yapmada), 292, 296
evrim ve, 671-75
Echinodermata (derisi dikenliler), **514**
Ediacara faunası, 514-16
Edwards v. Aquillard, 66
Eğilim (sapma)
deneysel, **259**
fosil kayıtlarda, 509-10
kodon, 620-21, 621, **622**
önceden mevcut duyusal, 311-13
Eğreltiler, 601
ve poliploidi, 414
Eğrelti piki, 535
Eğri eğiminin hesaplanması, **234**
Ehrlich, P.R., 159, 160
Eisner, Thomas, 325
Ekland, E.H., 477
Ekin yumurta güvesi (*Adactylidium*), 360
Eklembacaklılar, **514**
çeşitlenmeleri, 522
filogenisi, 592-93, **593**
tek dallı ve çift dallı üyeler, 598-99, **599**
üye homolojileri, 598-601, 606
Eklembacaklı segmentasyonu, 592-94, **594**
Eklemeli genetik varyasyon (*V*), 226, 227
Ekolojik ölüm, 372, 373
Ekolojik fırsat, uyumsal açılım, 522
Ekotonlar, 425-26
Ektoderm, 511, **514**
Ektopik, rekombinasyon, 628-29, **629**
Ektotermler, 261-62
Ekzobiyoloji, 478
"Ekzon karışması" **631**
Eldredge, N., 523
Elektiriksel iletim (omurgalı sinir sisteminde), 588
Elektroforez
jel, 94-96, **95-96**, **97**
protein, **96**, 416
Elena, S.F., 145, **244**
Elgar, Mark, 382
Eller, evrimi, 589
Ellis-van Creveld sendromu, 168
Ellstrand, Norman, 423
Elma kurdu sineği (*Rhagoletis pomonella*), **415**
doğal seçilim yoluyla çeşitlenme, 415-18
türleşme, 69
El Nino olayı, 56
Emberiza shoenichus (kiraz kuşları), 671, **672**
Embriyolar
aralarındaki homolojiler, **23**, 24
fosil, 519
Kambriyen ve Prekambriyen, 519, **519**
Emlen, Steve, 336, 347
Emzirme durumunda oluş, 663
En küçük kareler doğrusal regresyonu, 226
Enantiornithes, 453
Endemizm, 410
Endoderm, 511, **514**
Endosimbiontlar, zorunlu, 220
Endosimbiyotik teori, 500
Endosperm, 388
Enerji
deniz iguanalarında vücut büyüklüğü, 296, **296**
memeli enerji gereksinimi, 363, **364**
zaman ve enerji arasında uzlaşı, 360-61
England, Barry, 675
Engrailed (*en*) lokusu, 600
Enine-kesme ilişkisi prensibi, 37
Entophysalis, **499**
Entropi, 69
Env proteini, 97
Eoentophysalis, **499**
Epitop, 14
Epperson v. Arkansas, 66
Erie Gölü suyılanları, göç ve seçilim, 159-60, **160**, 161-62
Erkek-erkek rekabeti, 294, 295-302
alternatif erkek çiftleşme stratejileri, 300-301
kavga, 295-99, 314
öldürme, 323
sap-gözlü sineklerde, 314
sperm rekabeti 299-301, **299**
yavru öldürme, 47, 62, 301-2
Erwin, Douglas, 525-26, 606
Escherichia coli, 25, 84, 491, *621*, **622**
faj fl patojeni, 652-53, **653**
Fisher'in Temel Teorem hipotezinin üzerinde sınanması, 244
frekans bağımlı seçilim, 245
genetik rekombinasyon, **405**
insersiyon dizi (IS) elementleri, 627, *627*
mutasyon-seçilim denge hipotezinin sınandığı, 244-45
mutasyon ve seçilim, 143-44
streptomisin dirençliliği, 650
Eschscholtzia californica (Kaliforniya gelinciği), 359
Eski Dünya primatları, 550, 552
Eş dışı çiftleşmeler, 304, *305*, 306-7, **306**
Eşey (seks)
asimetrisi, 292-95
davranışsal sonuçları, 294-95
meyve sineklerinde, 293-94
uyumsal önemi, 213-24
çevre tarafından zorlanan seçilim, 221-24
genetik rekombinasyon, 218
genetik sürüklenme ve, 218-21
üreme modelleri, 214-18
Eşey içi seçilim, 294, 295-302
kavga ile, 295-99, *298*
sperm rekabeti yoluyla, 299-301, **299**
yavru öldürme ile, 301-2
Eşeyin uyumsal önemi, 213-24
çevrenin zorladığı seçilim, 221-24
genetik rekombinasyon, 218
genetik sürüklenme 218-21
üreme modelleri, 214-18
Eşeyler arası seçilim, 294, 302-17
Eşey oranı
çıplak köstebeklerde, 344
evrimi, 340
Eşey rolleri, eşeysel seçilim ve çeşitliliği, 317-19
Eşeysel birlikte-evrim, 389-90, **390**
Eşeysel dimorfizm, 290
ayrı dişi ve erkek çiçeği olan bitkilerde, 319, **319**, 321-22, **321**
insanlarda, **290**
vücut büyüklüğünde, **290**, 322-24
kır kırlangıcında, 303-7, **303**, **305**
Eşeysel seçilim, 289-329
bitkilere, 319-22
çeşitlenme mekanizması olarak, 418-21, **420**, **421**
Darwin'in düşünceleri, 291
dişi seçiciliği, 294, 302-17
dölün gen kalitesi ve, 311-13
eş dışı çiftleşmede, 304, *305*, 306-7, **306**
gri ağaç kurbağasında, 307-9, **308**, **309**, *310*
kaynaklara sahip olma, 309-11
kır kırlangıcında, 303-7, **305**
mevcut duyusal eğilimler, 313-17
sapgözlü sineklerde, 314-17, **314**, **315**, **316**
erkek-erkek rekabeti yoluyla, 294, 295-302
alternatif erkek çiftleşme stratejileri, 300-301

kavga, 295-99, 314
öldürme, 323
sap-gözlü sineklerde, 314
sperm rekabeti 299-301, **299**
yavru öldürme, 47, 62, 301-2
eşey arası, 294
eşey asimetrisi, 292-95
davranışsal sonuçları, 294-95
meyve sineklerinde, 293-94
eşey içi, 294
eşey rollerinde çeşitlilik, 317-19
Hawaii *Drosophila*'larında, 418-21
kaç-kovala, 389-90, **390**
zıt (antagonistik), 389-90, **390**
Eşeysel üreme
evrimin paradoksu olarak, 215
iki katı üreme avantajı, 216
ile bağlantı dengesizliğinin azalılması, 205-6, **205**, **207**
rastgele çiftleşme ile, bağlantı dengesizliğinin azaltılması, 223
uyumsal önemi, 213-24
eşeyli ve eşeysiz üremenin karşılaştırılması, 214-18
Eşeysiz üreme
değişken çevreye karşı sabit çevre, 221
eşeyli üreme ile karşılaştırma, 214-18
mutasyon, 218-19, **219**
supiresinde, 270
Eşit olmayan kross over, 85-86, **86**
Etiketleme, genomik, 586-89
Etkin (efektif) populasyon (N), 174, 175
Etnisite, IQ, 237-41
Eua, kuş faunası yokoluşu, 537
Eucarya, 492, 498, 500
tek hücreli fosilleri, 497, **497**
Euglena, 67, 492
Eurosta solidaginis, 242-43, **243**
Euryarchaeota, 491, 492
Eusthenopteron, **595**
ergininin üyeleri, **599**
Evrensel gramer, 577
Evrensel filogeni, 489-92, 499-500, **500**
genetik dizi çıkarma yaklaşımı, 490-92, **491**, 494, **495**
köklendirme, 493, **493**, 496-98
morfolojik yaklaşım, **489-90**
tüm-genom dizilerinin çıkarılması, 494-96, **496**
Ev faresi (*Mus musculus domesticus*), 337
Evrim için kanıtlar, 21-45
Dünya'nın yaşı, 36-41
jeolojik zaman cetveli, 37, **38**
radyometrik yaş tayini, 39-41
veri setlerinin uyumu, 41-43
jeolojik değişim ve plaka hareketi, 41-42
keseli memeli tarihi, 42, **43**
yaşam formlarının akrabalığı, 22-30
filogenetik ağaçlar 26-30
homoloji, akrabalık, 24-26
türlerarası akrabalık, 24-26
zaman içinde değişim, 31-36
fosil kayıtlardan kanıtlar, 32-36
yaşayan türler için kanıtlar, 31-32
Evrim
Darwinizm'in evrimi. *Bkz.* Darwinizm
doğal seçilim yoluyla, 22
genetik sürüklenmeyle, 177-79. *Bkz.* İnsanın evrimi
güçleri. *Bkz.* Genetik Sürüklenme; Göç; Mutasyon(lar); Seçilim
hızı (oranı)
baskınlık ve alel frekansı, 131
kanıtları. *Bkz.* Evrim için kanıtlar
konvergent (daralan), 440
mekanizmaları. *Bkz.* Mendel genetiği
tanımı, 4
Evrimsel olarak bağımsız, 404
Evrimsel Sentez (Modern Sentez), 64-65
Evrimsel tarih, oluşturulması, 14-15
Evrimsel tür kavramı. *Bkz.* Filogenetik Tür kavramı
Ewald, Paul, 652

Δ*F508*, *149*
Falconer, D.S., 228, 234, 315
Fanerozoyik evriminde doğal seçilim, 520
Fanerozoyik ilişkileri, **466**, 467
Fanerozoyik üstzamanı, 507-8
döneminde yokuluşlar, **529**
genel bir bakış, 510, **512-13**
Fare
akraba tanıma, 337
geyik (faresi), 359
Farelerde ergin üye tomurcuğu, **599**
Farklılaşma, 427-32
kantitatif (nicel) özellik lokuslarının analizi, 429-31
klasik genetik çalışmalarından ortaya çıkan sonuçlar, 428-29
Fauna ardışıklığı prensibi, 37
Fedakarlık, 62, 331
akraba seçilimi ve evriminde, 332-37
akraba tanıma, 337
toplam uyum gücü, 332-36, 349
Darwinizmin ana paradoksu olarak, 332
ebeveyn-yavru çatışması, 345-49
karşılıklı fedakarlık, 349-54
kan-paylaşımı (vampir yarasalarda), 351-53, **352**, **353**
savunak savunması (aslanlarda), 353-54, **353**
şartları, 349, 351
kuşlarda, 335-36, 341-42
üreme, 337-45
Feder, J.L., 416
Felsenstein, Joseph, 146, 267, 417, 448
Fenetik yaklaşım, 455-56
Fenotipik esneklik, 672
çevre ve, 268-71
kuluçka büyüklüğünde, 379
supiresi davranışında, 270-71, **270**
yumurta büyüklüğünde (kınkanatlıda), 384-86, **387**
Fenotipik varyasyon (V_p), 225
Fenotipler
harmanlanan kalıtım ve, 63, **64**
ribozimlerin, 469
seçilim ve, 119
uyum gücü ve, **241**
üzerinde doğal seçilim, 58
Ferris, James, 484
Fibroblast büyüme faktörü 2 (FGF-2), 597
Ficedula albicollis. *Bkz.* Yakalı sinekçilkuşu (*Ficedula albicollis*)
Fiksasyon, rastgele, 168-77
doğal populasyonlarda, 174-77
allellerin sürüklenme olasılıkları, 171
Filetik transformasyon (anagenezis), 524
Filogenetik ağaç(lar), 15, 26-30, 439. *Bkz.* Kladogram
akciğer ve hava kesesi için, 30
değerlendirilmesi, 446-50
kladistik metodlar (filogenetik ağaç oluşturmak için), 438-39
köklendirilmiş ve köklendirilmemiş (ağaçlar), 27
kullanmak, 27-30
okumak, 26-27, **28**
populalasyon, **570**, 571, **571**
taranması, 446
Filogenetik olarak bağımsız farklılıklar, 268, 269-70
Filogenetik tür kavramı, 404-6, 455
Filogeni(ler), 14-15, 26, 437-64
balinaların, 441-50, **441**
çoklu moleküler karakterlerle parsimoni, 444-46
karakter zıtlıklarına çözüm, 449-50
"mükemmel" filogenetik karakter, 450, **451**
parsimoniye alternatif metotlar, 447-49, **448**
tek morfolojik karakterle parsimoni, 442-44
veriler için karakter seçimi, 442-46
yarışan hipotezler, 441-42, **441**
Catarhini'nin, 550-51, **551**
çalışılmakta olunan türler için, 267
deniz kestaneleri için, **393**, 394
eklembacaklılar için, 592-93, **593**
evrensel, 489-92, 499-500, **500**
genetik dizileme yaklaşımı, 490-92, **491**, 494, **495**
köklendirme, 493, **493**, 496-98
morfolojik yaklaşım, 489-90
toplam genom dizileme, 494-96, **496**
gorillerin, 552, **553**
grip virüslerinin, **643**, 644-45, **645**
H. sapiens'in, **543**
Hawaii *Drosophila*'larının, **411**
HIV'in, 15-17, **16**
Hox lokuslarının kullanımı (filogenide), 591-92, **591**
insanların, 552, **533**
Kambriyen patlamasının, 516-19, **517**
kullanarak soruların cevaplanması, 450-59
AIDS yayılması ile ilgili, 458-59
birlikte evrim ile ilgili, 456-58, **457**, **458**
biyolojik çeşitliliğin sınıflandırılması ile ilgili, 455-56
değişme oranı ile ilgili, 451-53
kladların yaşları ile ilgili, 453-54, **455**
mantar ve karınca simbiyontlarının, 456-58, **457**, **458**
Mesozoyik zamanı kuş gruplarının, **439**
moleküler dizilerin kullanımı, 490-91, **491**
morfolojik yaklaşım (filogenide), 489-90
parsimoni ve, 438-40
SIV virüslerinin, 15-17, **16**
sitokrom oksidazın II, **556**
su kenelerinin (*Neumania papillator*), 312-13, **313**
şempanzelerin, **533**, 552
tanımı, 437
timovirüslerin, **89**
zarkanatlıların, 340-42, **341**
Fischer, Kathleen, 363-64
Fisher, Ronald, 140, 141, 340
Fisher'in Temel Teorem Hipotezi, 243-45
Fitch, Walter, 641, 643
Fizyolojik ölüm, 372

Fizyolojik performans ve sıcaklık, 262
Flagellatlar, 492
Fleing, Alexander, 640
Flinn, Mark, 672-73, 675, 677
Florentin, J.-M.R., 534
Fonksiyon kaybı mutasyonları, 82-83, **82**, 101, **103**,125, **142**
Fonksiyonel sınırlanmalar (moleküler evrim), 614-16, 615
Fosfat grubu, 76
Fosfodiester bağları, 76, **77**
Fosfomannomutaz (PMM), 125-28
Fosil kayıtlar, 32-36, 508-10
  Fanerozoyik zamandaki olaylara genel bakış, 510
  fosil oluşum şekilleri, 508-9
  gücü ve zayıflıkları, 509-10
  hücresel yaşamın kökeni, 487-89, **489**
Fosiller, 407, 452
  hominid, 558-63
    yorumlama, 562-63
  iz fosiller, 514
  oluşum şekilleri, 508-9
  tanımı, 508
  tek-hücreli Eucarya fosilleri, 497, **497**
  yaşam ağacının kökü için tarih, 496-98, **497**, **498**
  yaşayan, 526, **527**, **528**
Foster, G.G, 134, 135
Fox, Charles, 384, 387
Fotoreseptör, 67
Fotosentez, 633
Fototaksik davranış, *Daphnia magna*'da, 270-71, **271**
Frayer, David, 565, 566
Freeman, Carl, 426
Frekans-bağımlı seçilim, 245
  pul yiyen balıklarda, 138-40
Fretwell, Stephen, 382-83, 386
Fuchsia excorticata, 278-80, **278**
Fundulus heteroclitus (dişli sazancık), 100-101
Futuyma, D.J., 281, 282

Gabriel, Wilfried, 189
Gaga büyüklüğünün (Galapagos ispinozları) evrimi, 49-57, **50**, **52**
Gage, Matthew, 299
Galapagos Adaları, 24, **51**
Galapagos ispinozları, gaga şeklinin evrimi, 49-57, **50**, **52**
Galapagos takımadaları, kuş faunası yokoluşu, 537
Galen, Candace, 235, 236
Gametler, poliployit, 92
Gao, Feng, 15, **16**
Garland, T., Jr., 269
Gastrulasyon (protostom ve dötrostomlarda), 511
Gatesy, John, 444, 445, 446, 449
Gen(ler). *Ayrıca bkz.* Homeotik genler; Spesifik genler
  inaktivasyonu, 82
  kromozom inversiyonları, 90-91
  moleküler bakış, 78
  mutasyon oranı varyasyonu, 83-84, **83**
  replikaz, 89, 470
  sıçrayan. *Bkz.* Hareketli elementler (sıçrayangenler)
  türleşme, 432
  varyasyonları, 85
  yalancıgenler, 32, 87, 614
  yeni, 85-90
    duplikasyonlarla, 85-88, **86**, *88*
    fazladan yazılımdan, 88-89
    mRNA'ların reverz transkripsiyonundan, 89-90
Gen ağaçları
  farklılaşma zamanları, **570**
  tür ağacı ile, 554-57, **555**
Gen akışı, bariyerler
  fiziksel izolasyon, 409-13
  kromozom değişmeleri, 413-14
Gen Bankası, 456
Gen Bencildir (Dawkins), 670
Gen davranışı, sıfır modeli, 110
Gen duplikasyonu, *76*
  ile yeni genler, 85-88, **86**
  yoluyla *HOM/Hox* evrimi, 590-92
Gen havuzu, 111, **113**
Gen ifadesi, kodon eğilimi, 620-21
Gen tarihi, bağlantı dengesizliği ölçümü, 209-13
Genetik bağlantı, 90. *Ayrıca bkz.* Bağlantı dengesizliği; Bağlantı dengesi
Genetik çeşitlilik
  heterozigot üstünlüğü, 134
  populasyon büyüklüğü, 176, **177**
Genetik determinizm, 671
Genetik devrim, 427
Genetik homolojiler, 24, **25**
Genetik kod, homolojiler, 24
Genetik polimorfizm, 175-76
Genetik rekombinasyon
  bakterilerde, 405
  eşeyin adaptif önemi ve, 218
  ektopik, 628-29, **629**
  ile bağlantı dengesizliği azalması, 205
  populasyonda eşey ve, 218
Genetik sürüklenme, 13, 163-79, 249, 368, 574
  alellerin sürüklenme olasılığı, 171
  altında baz değişimleri, 179
  büyük çayırtavuğu populasyonunda, 189
  doğal populasyonlarda, 174-77
  doğal seçilim ve, 165
  evrimleşme oranı, 177-79
  farklılaşma mekanizması olarak, 414, 15
  Hardy-Weinberg eşitliği varsayımları, 118
  Mendel genetiği populasyonlarında, 163-79
    alellerin rastgele sabitlenmesi, 168-77
    örnekleme hatası ve kurucu etkisi, 167-68
  modeli, 164-66
  moleküler evrim ve, 612-13, 623
  populasyon büyüklüğü ve, 166-67, **169**, 415
  tanımı, 165
  ve bağlantı dengesizliği, 204, **204**, 219, 221
  ve eşeyin adaptif önemi, 218-21
Genetik uzaklık, 422, 422, 447-49, **448**
Genetik varyasyon, 85, 225
  adaptasyonda sınırlamaların kaybı olarak, 280-83
  doğal populasyonlarda büyüklüğü, 99-101
    ölçülmesi, 94-102
  doğal seçilim ve, 391
  eklemeli ve baskın, 226, 227
  nedenleri, 101-2
  seçilim modelleri ve, 243-45
  tümörlerde, 658-59
  yaşam tarihi özelliklerinde, 391-93
Genetik yük, 189, 219
Geniş anlamda kalıtım derecesi, 225, 226
Genomik etiketleme, 389-89
Genomlar
  dinamik doğası, 632
  insan genomunda parazitik diziler, 623
  organel, 632-35
    evrimi, 633-35
    kloroplast DNA, 633
    mtDNA'nın yapı ve evrimi, 633, **634**
Genotip(ler)
  belirlenmeleri, 94-97
  RNA populasyonlarının evrimi ve, **473**
  uyum güçleri, 119, 122
Genotip frekansları
  bağlantı dengesizliği, 199, 200, **199**
  genel anlamda, 115-17, **115**
  göç ve, 157-59
  kendilenme ve değişimleri, 180-81, **180**, *181*
  rastgele çiftleşme ve, 111-12, **112**
  seçilim ve, 123-29, **124**
    üzerine amprik araştırmalar, 125-29
  şans olayları ve, 164-66, **164**
Genotip ile çevre etkileşimleri, 271
Geospiza fortis, 49-57, **50**, **52**
Geospiza magnirostris (büyük yer ispinozu), 167-68
Gerhardt, H. Carl, 307, 308
Geriye çapraz, 424
Geriye-mutasyon, 9, 142, 219
Gesteland, Raymond F., 488
Geyik faresi (*Peromyscus maniculatus*), 359
Giardia lamblia, 492, 498
Gibbonlar *(Hylobates)*, 550
Gibbs, Adrian, 88, 89
Giddings, Val, 412
Giles, Barbara, 162, 163
Gill, Douglas, 395
Gillespie, John, 178
Gillin, Frances, 84
Gingerich, Philip, 35
Ginko ağacı, 527
Giovannoni, S.J., 500
Gish, Duane, 68, 69
Glen, W., 530
Globin gen ailesi
  gen duplikasyon olayları, 86-88
  ifade edilme zamanı, **86**
  transkripsiyon üniteleri, **87**
Gloeodiniopsis, **499**
Gloeocapsa, **499**
Glyptodont, **35**
Goddard, Henry H., 140-41
Godfrey, Paul, 85
Goldstein, D.B., 571
Gona, Etiopya, Oldowan aletleri, 575
Goodman, Morris, 554
Goril *(Gorilla gorilla)*, 550
  insanla akrabalığı, 552-57
    moleküler kanıtlar, 554-57
    morfolojik kanıtlar, 552-54
Gorman, Owen, 644-45
Goudet, Jerome, 162, 163
Gould, Stephen Jay, 523, 579
Göç, 157-63, 249
  alel frekansları ve, 157-63
  genotip frekansları ve, 157-63
  Hardy-Weinberg denge analizine eklenmesi, 157-59
  Hardy-Weinberg dengesi koşulu olarak, 118

izolasyon mekanizması olarak, 409
Mendel genetiği (populasyonlarda), 157-63
evrimsel güç olarak, 158, **158**, 160-63, **160**
göç-seçilim dengesi, 160, 161-62, 425
populasyonda homojenizasyon ve, 160-63
tanımı, 157
tek-ada modeli, 157-59
Göreli uyum gücü, 231
Göz, karmaşıklıkta varyasyon, 67-68, **68**
Gözlemsel çalışmalar
adaptasyonun, 259-65
davranışsal termoregülasyon, 261-65
jartiyer yılanlarının gece davranışları, 262-65, **263**, **264**, ***265***
insan davranışları ile ilgili, 322
Gözler, 252
yumuşakçalar, 67, **68**
gp 120 geni, **14**, 458-59
Graham, John, 426, 427
Graham, Neil, 667
Gram pozitif bakteriler, 491
Gramer, evrensel, 577
Gran Dolina örnekleri, 567
Grant, B.R., 231
Grant, P.R., 50, 52, **54**, 57, 167, 231
Grant, Rosemary, 167, 415
Grant, Verne, 414
Gray, Elizabeth, 307
Greenberg, J. Mayo, 479
Greene, Erick, 255, 256, 258
Greenwood, Paul, 187
Gri ağaç kurbağası (*Hyla versicolor*), 307-9, **308**, **309**, *310*
Grip virüsü. *Bkz.* Influenza A virüsü
Grosberg, Richard, 391-93
Gross, M.R., 301
Grypania spiralis, *497*
Guanin, 76, **77**
Gustafsson, Lars, 363, 371-72, 379
Gürültücü karides (*Alpheus*), 412-13, **412**, 452
Gwynne, Darryl, 326

Habitat tahribi, 188, **517**
insan populasyonunun büyümesi, 538
Habitatı izleme, 526
Hadar, Etiopya, güvenilir tarihli en eski *Homo* fosilinin bulunduğu yer, *575*
Hadza kadınları, menapoz sonrası, 376-78
Haigh, J., 220
Haikouichthys ercaicumensis, **518**
Haldane kuralı, 428-29, *428*
Halep darısı (*Sorghum halepense*), 423-24, **423**
Haloarchaea, 491
Hamilton kuralı, 332
Hamilton, William, 181, 338, 340, 350
Hamrick, M.W., 576
Hamur mayası (*Saccharomyces cerevisiae*), 25,621, **622**, 626, 635
Han, Tsu-Ming, 497
Haplodiployidi, ösosyal Hymenoptera, 338-40
Haplotip, 198
Hardy, G.H., 114, 116
Hardy-Weinberg denge prensibi, 110-19
analizi
göçün eklenmesi, 157-59
iki-lokus versiyonu. *Bkz.* İki-lokus versiyonu Hardy-Weinberg analizi
mutasyonun eklenmesi, 142-43
seçilimin eklenmesi, 120-21, 123-25
soyiçi üremenin eklenmesi, 184
can alıcı koşulları, 117-18
elde edilen-beklenen değerleri kullanarak, 127-28
evrim hızı (oranı) ve, 131
genel olarak, 115-17, **115**
kullanımı, 117-18
mutant alellerde, resesif genetik hastalıklara neden oluşları, 126
sıfır hipotezi olarak, 118
temel sonuçları, 117
Hareketli elementler (sıçrayıcı genler), 623-32
C-değeri paradoksu ve, 623-24, *623*
evrimsel etkisi, 628-32
genomik parazitler olarak, 624-25, 628
pozitif etkisi, 630-32
Sınıf I (retrotranspozonlar), 625-27
Sınıf II, 627-28
yayılışının sınırlanması, 628-30
Harmanlanma kalıtımı, 63, **64**
Harris, H., 94
Hart, Michael, 394
Hartl, D.L., 174
Hastalık
bakteri kaynaklı, 639
Hardy-Weinberg dengesindeki mutant alellerin oluşturduğu, 126
Mikrop teorisi, 639-40
Hastalıkların mikrop teorisi, 639-40
Havza pelinotu (*Artemesia tridentata tridentata*), 426, **427**, 427
Hawaii *Drosophila* türleri. *Bkz. Drosophila*
Hawaii, kuş faunası yokoluşu, 537
Hawkes, Kristen, 376, 377
Hayatta kalış eğrisi, 530, **530**
Hayatta kalma başarısı, ölçülen farklılıkları, 228-32
Hayatta kalma, rastgele olmayan, 55-56
Hayes John M., 486
Hayvanlar, 492
vücut planlarının çeşitlenmesi, 511-14, **514**
Hedges, S. Blair, 568
Hedrick, P.W., 205
Heinsohn, Robert, 354
Helianthus annuus, 424
Helianthus petiolaris, 424
Heliconema, **499**
Heliocidaris erythrogramma, **393**
Heliocidaris tuberculata, **393**
Hemaglutinin, 642-44, **646**
Hemaglutinin-3, noraminidaz-2 (H3N2), 646-47
Hemoglobin, 78-79
gen duplikasyon olayları, 86-88
kodlama yapan lokuslar, 32
orak-hücrelerde, 80-81, **81**
Henning, Willi, 438
Herbivor kınkanatlı, konak değişimi, 280-83
Hermafroditler, kendi kendini dölleyen, 92
Hermit yengecei, 526, **528**
Heterocephalus glaber, 343-45, **344**, *345*
Heterogametik eşey, 428-29
Heterogametik eşeyin hayatta kalamaması, 429
Heterozigot üstünlüğü, 81, 131-38
Drosophila melanogaster'de, 131-34, **134**
genetik çeşitlilik, 134
kararlı denge durumu, 136-37
kistik fibroz ve, 147-49
Heterozigot zayıflığı (underdominance), 135
karasız denge durumu, 136-37
Heterozigotluk, **102**, 184
kayıbı, 171-77
doğal populasyonlarda, 174-77
populasyon büyüklüğü ve, 175-76
populasyonlarda, 184
rastgele fiksasyon ve kayıbı, 174-77
soyiçi üreme ve, *183*, 184
tanımı, 172
HIV. *Bkz.* İnsan immün yetmezlik virüsü (HIV)
Hibridizasyon, 421, 423-24
ikincil temas, 421, 423-24, ***425***
kızıl kurt tartışması, 408-9, **408**
türler arası, 424
yoluyla yeni türlerin oluşumu, 424
Hibridizasyon ve asimilasyon modeli, 565, **565**
Hibrit zonları, 425-27
Hidroliz problemi, 484
Hiesey, W.M., 239-240
Hill, Kim, 376-78, 674-75
Hillis, David, 450, 459
Hinkle, Gregory, 456-57
Hinp II enzimi, 656-57
Hipotez/hipotezler
oluşturma stratejileri, 283
sıfır, 260
sınama zorunluluğu, 252
Hirschhorn, Rochelle, 655
Histon proteinleri, 616
Hiyoid kemik, 578, **579**
Hiyomandibul, işitme için önuyum, 274
Hirundo rustica, 303-7
HMGCoA redüktaz geni, 496, **496**
Holland, B., 390
HOM lokusları, 588-94
anahtar özellikleri, 588-89
dörtüyelilerde üye gelişimi, 600
düzenleme fonksiyonu, 589-90
gen ifadesinde değişim, 592-94, **594**
gen sayısında değişim, 500-92
Homeobox, 590
Homeotik genler, 588-94
anahtar özellikleri, 588-89
çiçeklerde, 603-6, **604**, **605**
dörtüyelilerde üye gelişimi, 597-98, 600
Drosophila'da, 589-90, **590**
düzenleme fonksiyonu, 589-90
gen sayılarında değişim, 590-92
ifadesinde değişim, 592-94, **594**
Hominidae, 550
Hominınae, 550
Hominoidea (hominoidler), 550
filogenisi 551-52
paylaşılan türemiş özellikleri, 550
Homojenizasyon (alel frekanslarının)
Homoloji(ler)
derin, 606
evrime kanıt olarak, 22-24, 23, 25
gelişimsel, 24
genetik, 24, 25
model organizmalar ve, 25
özelliklerin, 438-39
türemiş bir özelliğin orijini ve, 274
üye, 595-601

eklembacaklılarda, 598-601, 606
dörtüyelilerde, 595-98, **595**, **596**, 606
yapısal, 22-24, **23**
Homoplasi, 439, 440, 450
moleküler karakterlerde, 442, 445
morfolojik karakterlerde, 442
Homoptera (eşkanatlılar), *339*
Homo türleri, 559-61, **561**. *Ayrıca bkz.* İnsanın Evrimi
beyin hacmi, 579, **579**
beyin kasesi hacmi, 559-61
H. antecessor, 564, 567
H. erectus, *561*, 566, 575-76, 577
alet yapan olarak, 575-76
H. sapiens'e geçiş hipotezi, 564-65, **565**
H. ergaster, 560, 562, 563, 564, **565**
H. habilis, 559-61, 563, 575, 577
dilleri, 579
fosilleri, 558-59, **560**
H. heidelbergensis, **561**, 564, **565**
H. neanderthalensis, **561**, 564, **565**, 567-68, 575
hiyoid kemiği, 578, 579
larinks, 578
H. rudolfensis, 563, 575
fosilleri, 558, **560**
H. sapines, 561, **561**, 564
Afrikadan çıkış ve çok merkezli evrim, 564, 566-72, **573**
dilleri, 578
filogenileri, **543**
günümüz coğrafik varyasyonları, yakın orijini, 572
orijini konusunda tartışmalar, 564-66
Homozigotlar
kendileşme ve frekansları, 180
soyiçi üremne ve, 180, 182-83, 184
uyum güçleri, 131-38, 176-77
üzerine seçilim, 131-38
Horai, Satoshi, 554, 570
Horgan, John, 502
Hori, Michio, 138, 139
Horizontalite (orijinal prensibi), 37
Hosken, David, 265, 266, 268
Hox loci, 588-94
dörtüyeli üye gelişimi, 597-98
düzenleme fonksinonu, 589-90
gen sayılarında değişim, 590-92
özellikleri, 588-89
hsp 70 genleri, 370-71, **371**
Hubby, J.L., 94
Huey, Ray, 284
Hughes, Austin, 618
Hughes, Diarmid, 220
Hunt, James, 340-41
Hunter, R.S.T., 526
Hurtado, Magdalena, 376-78
Huttley, Gavin, 208
Hutton, James, 37
Hücreler, 85
Hücre ömrü, organizma ömrü ile korelasyonu, 365, **366**
Hücresel yaşam, 466, 487-500
avantajları, 487
DNA, 487
evrensel filogenisi, 489-92, 499-500, **500**
bütün genom dizi analizi, 494-96, **496**
genetik dizi verileri yaklaşımları, 490-92, **491**, 494, **495**
köklendirme, 493, **493**, 496-98
morfolojik veri yaklaşımları, 489-90
fosil kayıtları, 487-89, **489**
incelenmesi, 492-94
Hydra, eşeyli ve eşeysiz üreme, 213,**214**
Hydrophyllum appendiculatum, 187
Hyla versicolor (gri ağaç kurbağası), 307-9, **308**, **309**, *310*
Hylobates (gibonlar), 550
Hymenoptera
aralarında akrabalık katsayısı, 339-40, **339**, *339*
filogenisi, 340-42, **341**
ösosyal, 338-40, *339*
Impatiens capensis (kap kına çiçeği), 187
Incus (örs kemiği), 271-72, **272**
orijini, 274-75
zaman içinde değişimi, 275
Influenza A virüsü, 641-47
filogenileri, **643**, 644-45, **645**, **646**
karşı aşılar, 644
ölüm, 641-42
pandemik suşları, 641-42, 644-47
IQ, kalıtım derecesi, 237-41
Isbell Lynne, 253
Isoptera (termitler), ösosyallik, *339*

İçerme prensibi, 37
İçgrup, 439
İki-lokus versiyonu (Hardy-Weinberg analizinin), 117, 197-224
bağlantı dengesizliği, **199**, 200-213
elenmeleri, 205-6, **205**, **207**
oluşumu, 201-5
ölçülmesi (hesaplanması), 209-13
önemi, 206-9
tanımı, 200-201
eşeyin uyumsal önemi, **213-14**
çevrenin-zorladığı seçilim, 221-24
genetik rekombinasyon, 218
genetik sürüklenme, 218-21
üreme biçimi ve, 214-18
kromozom frekansları, 202-3
sayısal örnekler 198-200
İkincil temas, 421-27
hibritleşme, 421, 423-24, *425*
soya yönelme, 421-23
İkiz (kriptik) türler, 406, 422
İklim (K-T çarpmasından sonra), 533-34
İleriyi-göremeyen evrim hipotezi (virülansın), 651
İlerletici evrim görüşü, 61
İmmün tepki, patojenlerin kaçınması, 641-47
İnce yapılı australopithesineler, 558-59, 575
İngiltere, ormansızlaştırma, **540**
İnsan genomunda parazitik diziler, 623
İnsan immün yetmezlik virüsü (HIV), 3-19
AIDS ve, 3, 4-5, 7
aşısı, 14
AZT (azidotimidin) ve geçici inhibasyonu, 7-9, 48
CCR5 genotip ve, 97
dirençlilik, 9, 12-14, 109
enfeksiyon oranı, 4-5, **5**
enfeksiyonun dağılımı, 4
evrimsel tarihi, 14-15
filogenisi, 15-17, **16**
HIV-1, 4-5, 12, 15-16, 17
HIV-2, 10, 12, 15
mutasyon oranı, 17
öldürücülüğü, 10-12
replikasyonu, 5
virionları, 5, 6, 8, 9
yaşam döngüsü, 5-6, **6**, 469
yayılmanın filogenetik analizi, 458-59
İnsan lökosit antijen (HLA) lokusları, bağlantı dengesizliği, 209
İnsan uçuk (herpes) virüsü 6, 10
İnsanın Türeyişi ve Eşeye Bağlı Seçilim, (Darwin), 302-3, 349
İnsanın evrimi, 549-84
Homo sapiens'in orijini, 564
Afrika'dan çıkış ve çok merkezli evrim modeli, 564, 566-72, **573**
günümüz coğrafik varyasyonları, 572
üzerine tartışmalar, 564-66
insana özgü özellikler, 572-79
dil, 577-79
taş aletler, 574-75
insan-insansı maymun akrabalığı, 550-57
moleküler kanıtları, 551-52
morfolojik kanıtları, 552-54
yakın atası, 557-64
fosil kanıtları, 558-63
fosil kanıtları yorumlama, 562-63
İnsanlar
günümüz insansı maymunlarıyla akrabalığı, 550-57
moleküler kanıtlar, 554-57
morfolojik kanıtlar, 552-54
eşeysel dimorfizm, **290**
vücut büyüklüğü, **290**, 322-24
neden oldukları yokoluşlar, 537
soyiçi üreme depresyonu, 186-87, **186**
İnsansı maymunlar
büyük, 550-52
beyin hacimleri, 579, **579**
insan ile akrabalıkları, 550-57
moleküler kanıtları, 554-54
morfolojik kanıtları, 552-54
İnsersiyon dizi (IS) elementleri (*Escherichia coli*'de) 627, *627*
İnsulin-benzeri büyüme faktörü II (IGF-II), 388
İntron, 468
İnversiyonlar, 76, 90-93, 629
İridyum anomalisi (K-T sınırında), 530, **532**
İrlanda geyiği, 33, **34**
İsli maymun, 15
İsotoplar (radyometrik yaş tayininde kullanılan), 39, *40*
İspinozlar, Galapagos, 49-57, **50**, **52**
İstiridye (*Lasaea subviridis*), 359
İşaret dili, 577
İşitme, preadaptasyon (önuyum) olarak hyomandibula, 274
İteropar biçim (form), 391-93
İz fosiller, 514
İzolasyon
genetiği, 427-32
kantitatif özellik lokuslarının analizi, 429-31
klasik genetik çalışmalarından ortaya çıkan sonuçlar, 428-29
mekanizmaları, 409-14
dispersal (yayılma) ve kolonizasyon (yerleşme), 410-12, **411**
göç, 409
fiziksel, 409-13
kromozom değişimleri, 413-14
postzigotik, 422, 428-29
prezigotik, 422-23, **422**
üreme, 404
vikaryans, **410**, 412-13
İzoniazid, 647, 648

Jablonski, David, 530, 531, 535, 536
Jacken sendromu (karbonhidrat-yetmezliği-glikoprotein sendromu), 125-28
Jackson, Jeremy, 407, 524-25
Janzen, F.J., 231
Jartiyer yılanı (*Thamnophis elegans*), 262-65, **263**, **264**, *265*
  antipredatör savunması, 233, **233**
Jeffs, P., 89
Jel elektroforezi, 94-96, **95**, **96**, **97**
Jenkin, Fleeming, 63
Jennings, H.S., 203
Jeolojik değişim, 41-42
Jeolojik sütun, 37
Jeolojik zaman cetveli, 37, 38, **510**, 524
Jingwei geni, 89-90
Johanson, D.C., 558
Johansson, K., 318
John Paul II, Pope, 70
Johnston, M., 187
Joyce, Gerald, 471-73, 475, 477, 483
Jukes, T.H., 616-17

Kaba yapılı avustralopithesineler, 558-59, **560**, 563, 575-76
Kabuk, orijini, 520
Kaç-kovala eşeysel seçilimi, 389-90, **390**
Kademeli evrim, oransal sıklığı, 525-26
Kadın, menapoz, 376-78, **377**
Kağıt arıları, **243**, 342-43
Kahler, Heidi, 316
Kahverengi kivi (*Apteryx australis mantelli*), 360
Kalıtım derecesi, 53, **53**, 225
  alpin çiçeği büyüklüğü, 235, **235**
  dar anlamda, 226-28
  Darwinizmin evrimi ve kalıtım derecesi, 63
  geniş anlamda, 225, 226
  hesaplanması, 52
  IQ ve, 237-41
  küçük populasyonlarda, 415
  seçilime evrimsel cevabın tahmini ve, 234
  varyasyon, 51-53
  yanlış yorumlanması, 237-41
  yaşam tarihi özellikleri, 391, **391**
Kalıtım derecesi, ikizlerin karşılaştırılmasının mantığı, 228
Kalıtılabilir varyasyonun ölçülmesi, 224-28
Kalıtım, harmanlanma, 63, **64**. *Ayrıca bkz.* Kalıtım derecesi
Kalıtsallık (aynı ortamda yetiştirme) deneyi, 52, 239-40
Kalıtsal, polip oluşturmayan kolon kanseri, 369
Kaliforniya gelinciği (*Eschscholtzia californica*), 359
Kalitatif (nitel) özellikler, 224
Kambriyen çeşitlenmesi, 519-20
Kambriyen patlaması, 507, 510, 511-21
  Ediacara ve Burgess şisti faunaları, 514-16, **515**, **516**, 520
  filogenileri, 516-19, **517**
  hayvan vücut planı çeşitlenmesi, 511-14, **514**
  nedeni 520-21
Kanser
  kolon, 369
  meme, 662
  ovaryum, 663
  tarihçesi, 658-59, **658**
  üreme-hücrelerinde DNA hatalı eşleşmelerini onaran genlerdeki mutasyonlar
    neden olan genler, 369
Kantitatif genetik, 198, 282
  çoklu özellikler üzerinde seçilim, 231-33, **232**
  diferansiyel başarının hesaplanması, 228-32
  kalıtılabilir varyasyonun hesaplanması, 224-28
  seçilim modelleri, 241-45, **242**
  seçilime olan evrimsel tepkinin öngörülmesi, 234-37, **236**
Kantitatif özellik lokuslarının (QTL) haritalanması, 429-32
Kantitatif özellikler üzerinde seçilim, 224-25
Kap kına çiçeği (*Impatiens capensis*), 187
Kaplan, Hillard, 674-75
Kara Ölüm (veba), 211
Kararlı evrimsel strateji (KES), 350
Karbonat (-CO3), 478
Karbonhidrat-noksanlığı olan-glikoprotein sendromu (Jaeken sendromu), 125-28
Kardeş-çiftleşmesi, 424
Kardeş öldürme, 347-49
Kargalar (*Corvus brachyrhynchos*), 331
Karıncalar, mantar ve attine karıncalarının birlikte-evrimi, 456-58, **457**, **458**
Karındanbacaklılar (gastropodlar)
  fosillerin coğrafik yayılışı ve yaşam süreleri, 530, **531**
  Kretase-Tersiyer yokoluşu, 535, 536
Karides (*Artemia franciscana*), 600, **600**
Karides, gürültücü, 452
Karpeller, 602
Karsinoma, 659
Karşılaştırmalı analiz (uyumun), 265-68, 269-70
Karşılıklı fedakarlık, 349-54
  aslanlarda savunak savunması, 353-54, **353**
  için koşullar, 349, 351
  vampir yarasalarda kan paylaşımı, 351-53, **352**, **353**
Karşılıklı transplantasyon deneyleri, 52
Kastlar, 508-9, **509**
Katalaz/peroksidaz, 647
Katalitik RNA. *Bkz.* Ribozimler (RNA enzimler)
Katastrofizm, 37
KatG geni, 647
Katyon-bağımlı olmayan mannoz-6-fosfat reseptörü (CI-MPR), 388
Kavga, erkekler arası
  eşeyiçi seçilimde, 295-99, *298*
  sap-gözlü sineklerde, 314
Kaynaklar, dişi seçimi ve kazanç, 309-11
Keck, D.D., 239, 240
Keliseratlar, 592, **593**, **594**
  üyeleri, 598-99, **599**
Kelistom bryozoonlar, 407, **407**, 524-25
Keller, L., 188
Kelvin, Lord, 63-64
Kendini dölleme (kendilenme), 180-81, **180**, *181*, 184
Kendini dölleyen hermafroditler, 92
Kerr, W.E., 172
KERV-1, 630
Kıkırdak
  Meckel kıkırdağı, 274-75
  yoğunlaşması, 599
Kınkanatlılar
  herbivorlarda konak değişimi, 280-83
  ösosyalite, 339
  unkurdu kınkanatlısı, 216, **217**
  yumurta büyüklüklerinde fenotipik esneklik, 384-86, **387**
Kılkurdu, karmaşık özelliklerinin ikincil olarak kaybı, 61
Kır kırlangıcı (dişi tercihi), 303-7, **303**, **305**
Kırmızı keseli karanfil (*Silene dioica*), 162-+63, **163**
Kısırlık (heterogametik eşeyde), 429
Kızıl geyik (*Cervus elaphus*), **290**, **363**
Kızıl kraliçe (Red Queen) hipotezi, 221-22
Kızıl kurt (*Canis rufus*), 408-9, **408**
Kiger, J.A., Jr., 173
Ki-kare için serbestlik derecesi, 127-28
Ki-kare (x^2) testi, 127-28
Kim, Heui-Soo, 554
Kimura, Motoo, 178, 612, 616-17
Kimyasal sinyaller, akraba tanımada kullanılan, 337
Kindar, 331
King, J.L., 616-17
King, Richard B., 159, 160, 161, 162
Kingsolver, J.G. 261
Kipsig kabilesi bireyleri arasında eşeysel seçilim, 323, **323**
Kiral hal (ayna görüntüsü), orijini, 483, 484
Kiraz kuşu (*Emberiza shoeniclus*), 671, **672**
Kistik fibrozis, 101, **103**, 110
  mutasyon oranı, 148
  mutasyon-seçilim dengesi, 147-49
Kivi, kahverengi, 360
Kladistik analiz, 438-39
  Afrika'dan çıkışa karşı çok-merkezli evrim modelinin, 566
  hominoid fosil kanıtlarının, 562-63
  insan/ Afrika insansı maymun akrabalığının, 552-54
Kladlar
  yaşları, 453-54, 455
Kladogram, 15, 26-30, 439. *Ayrıca bkz.* Filogenetik ağaç(lar)
  Homo sapiens ve yakın atalarının, 562-63
  retrovirüslerin, 15-17
Klein, Anke, 479
Kleowski, Edward, 85
Klin, 91
Kloroplast DNA'sı, 633
Kluger, M., 665, 666, 668
Knitliler, **514**
  HOM lokusları, 592
Knoll, Andrew, 497, 593-94
Knowlton, N., 412
Koch, Robert, 639
Kodlama dizileri, 613-14. *Ayrıca bkz.* Moleküler Evrim
Kodlama yapmayan diziler, 613-14
Kodon eğilimi, 602-21, *621*, **622**
Kodonlar, 24, 78
Koku duyusu, 337
Kolera, 639-**640**
Kollu şamdan modeli 564-65, **565**
Kolonizasyon (işgal etme ya da yerleşme), yayılma, 410-12, **411**
Kolon kanseri, polip oluşturmayan, 369
Kombine tedaviler (AIDS için), 17
Komplementer baz çiftleri, 76, **77**, 78
Konak bitki sadakati, 416
Konak değiştirme (otçul kınkanatlılarda), 280-83

Konak-parazit karşı atakları, 221-23, **222**
Kontrol grupları, deneysel, 258
Konuşma
  orijini, 577-79
Konuşma dili, 577
Konvergens (SINE veya LINE karakterlerinde), 450
Konvergent (daralan) evrim, 440
Korarchaeota, 494
Koreseptör, 5
Korolla, 602
Kortizol, 675, **676**
Koruma genetiği, 188-91
Korunma, ağızdan alınan ilaçla, 663
Kosta Rika, ormansızlaştırma, **540**
Köklü filogetik ağaçlar, 27
Köksüz filogenetik ağaçlar, 27
Körelmiş yapılar, 31-32, **31**
Kral yengeçleri, 526, **528**
Krater, Kretase sonu çarpmasında oluşan, 533
Kreitman, Martin, 429, 618
Kretase-Tersiyer (K-T) kitlesel yokoluşu, 453, 530-36
  çarpma hipotezi, 530-33
  genişliği ve seçiciliği, 535-36
  öldürme mekanizmaları, 533-34
Kriptik (ikiz) türler, 406, 422
Kromozom frekansları, eşeyin uyumsal önemi, 202-3
Kromozom inversiyonu, 76, 90-93, 629
Kromozomlar
  bileşik, 134-35, **135**
  değişimleri, gen akışına bariyer olarak, 413-14
  X, 429
Krontiris, T.G., 71
Krossing over, 205
  inversiyonlar, 76, 90-93, 629
Kross-over
  eşit olmayan, 85-86, 86
Krustaseler, 592, **593**, **594**
  üyeleri, 598-99, **599**, 601, **601**
K-T yokoluşu. *Bkz.* Kretase-Tersiyer (K-T) kitlesel yokoluşu
Kuadrat çene kemiği, 274
Kulak, memeli, 271-76
  Acanthostega gunnari, 272-74, **272**
  osiküller, 271-72, **272**
  sinodontlar, 275-76
Kulak zarı (timpanik zar), 271-72, **272**
Kuluçka büyüklüğü
  kuşlarda, **372**, 375-79, **379**
  parazitoit arılarda, 379-82
  yumurta büyüklüğü, 382-86, **387**
Kung, 660
Kurucu etkisi, 167-68, 572, 574
Kurucu hipotezi, 410-11
Kuş faunası yokoluşu, (Polinezya'nın), 536-37
Kuşlar. *Ayrıca bkz.* spesifik türler
  Kretase-Tersiyer yokoluşu, 535
  kuluçka büyüklüğü, **372**, 375-79, **379**
  Mezozoyik filogenileri, **439**
  Polinezya kuş faunası yokoluşu, 536-37
  yardımlaşma davranışı, 335-36, 341-42
  yaşlanmaları, 363
Kuvars tepe (Apex chert) fosilleri, 488-88, **489**
Kuvaterner devri, **512**, **513**
Kuyruklu yıldız, 481
Kuyruksokumu, 31
Kuzey Amerika'da AIDS epidemisi, 5
Küçük armadillo (*Zaedyus pichiy*), **35**
Kültürel evrim, 670
Kültürler arası çeşitlilik, 669
Kültürler arası insan davranışı çalışmaları, 322
Kümeleme analizi, genetik uzaklık için, **448**
Kütikül, bitki çeşitlenmesi, 601

Labial (lab) lokuslar, 591
Lack, David, 375
Laktat dehidrogenaz-B (Ldh-B), 100-101, **100**
Laktaz, 661
Lalani, Alshad, 211
Lamarck, Jean-Baptiste, 22, 63
Lambert, J. David, 220, **247**
Lande, R., 231, 415
Langley, Charles, 89, 625, 628
Langur maymunu, sütten kesme çatışması, **346**
Larinks, konuşma dili, 578
Larva, fosil, 519
Larval hemolenf proteini (LHP), 452-53
Lateral gen transferi, **496**
Lauder, G.V., 267
Law, Richard, 360
Lawrence, J.G., 405
Lawson, R., 160, 161, 162
LEAFY (LFY) geni, 604, 605, **605**
Leakey, Meave G., 559, 563
Lekler, 155, 419
Lenski, R.E., 244
Lessios, Harilaos, 452
Levin, B.R., 218
Levinton, Jeff, 516-17
Levy, Stuart, 650
Lewontin, R.cC., 94
Lieberman, Daniel, 566, 567
Liem, Karl, 29
Linden, Mats, 378-79
LINE'ler (serpiştirilmiş uzun elementler), 450, **451**, 625-26, 630-631
Limulus, 526
Lisaca subviridis (istiridye), 359
Lister, Joseph, 640
Liu, Rong, 13
Lively, Curtis, 222, 223, 278, 279, 280
Lobelia cardinalis, **187**
Lobopod, 592
Lob yüzgeçli balıklar, Devon'da, 595, **595**, 597
Logsdon, John, 496
Lokuslar. *Bkz.* Gen(ler)
Long, M., 89
Lougheed, Lynn, 348
Luckinbill, Leo, 364
Lyell, Charles, 37
Lynch, Michael, 189
Lyngbya, **499**

Madar, S., 442, 444
MADS box genleri, 603, 605
Magnetit (Fe_3O_4), 478
Mağara resimlerinde semboller, 578
Mağara semenderi *(Thphlotriton spelaeus)*, 31
Mahkum çıkmazı, 350
Major doku uygunluk kompleksi (MHC), 337, 618
Makro-evrimsel modeller, 521-27
  durağanlık, 522-27
  dinamiği, 526
  gösterilmesi, 524
  nedenleri, 526-27
  oransal sıklıkları, 525-26
  yosun hayvancıklarda, 524-25, **525**
  uyumsal açılım, 521-22, **521**
Maksimum olasılık, 447-49, **448**
Malleus (çekiç), 271-72, **272**
  orijini, 274-75
  zaman içinde değişimi, 275
Mantarlar (funguslar), 492
  attine karıncaları ile birlikte evrim, 456, 58, **457**, **458**
Mangrov *(Rhizophora mangle)*, 85
Manning, Jo, 337
Manyetik alan, plaka tektoniği, 41-42
Marks, Jonathan, 554-55
Marlowe, Frank, 675
Martinson, Jeremy, 97, 128
Mars bakterileri, 478, **478**
Maskeli bubi, 348-49, **348**, 349
Masterson, Jane, **414**
Mather, K., 221
Matthijs, Gert, **125**, **127**
Mavi ayaklı bubi, 348-49, **348**, *349*
May, Robert, 539
Maymunçiçekleri *(Mimulus cardinalis* ve *M. lewisii)*, 429-31, **430**
Maymunların, konuşma merkezinde homolog yapılar, 577-78
Maynard Smith, John, 214, 215, 219, 350
Mayoz, krossing over ile, 218
Mayr, Ernst, 409
M. cardinalis, 429-31, **430**
Meckel kılkırdağı, 274-75
Medikal uygulama, 639-80
  adaptasyonlar, 659-77
    ateş, 664-69
    çevre ve, 659-61
    ebeveyinlik yapma, 669-77
    menstrual döngü, 662-63,**663**
    miyopluk, 661-62
  evrimleşen hücre populasyonu olarak dokular, 655-59
    hastanın kendiliğinden iyileşmesi, 655-58
    kanserin hikayesi, 658-59, **658**
  patojenler, 641-55
    antibiyotik dirençliliği, 647-51
    immün tepkiden kaçınma, 641-47
    virülans, 651-55
Medikal pratik, ve ateş, 668-69
Megachiroptera, 265-68
Melanin, biyokimyasal yolu, 63, **64**
Melospiza melodia (bir tür serçe), 188, **188**, 228, **228**
Mem, 670
Meme kanseri, menstrual döngü, 662
Memeliler
  çene eklemleri, 275-76, **275**
  keseli tarihi, 42, **43**
  yaşam boyu enerji kullanımında varyasyon, 363, **364**
  yaşlanmaları, **363**
Menapozun yanürün hipotezi, 376
Mendel genetiği, 109-95
  genetik sürüklenme, 163-79
    allellerin rastgele sabitlenmesi, 168-77
    örneklem hatası ve kurucu etkisi, 167-68
  göç, 157-63
    evrimsel bir güç olarak, 158, **158**,160-63, **160**

göç-seçilim dengesi, **160**, 161-62, 425
populasyonda homojenizasyon, 160-63
tanımı, 157
Hardy-Weinberg denge prensibi, 110-19
analizi, 120-21, 123-25, 142-43, 157-59, 184
can alıcı koşulları, 117-18
elde edilen ve beklenen değerleri kullanarak, 127-28
evrim hızı (oranı) ve, 131
genel olarak, 115-17, **115**
kullanımı, 117-18
mutant alellerde resesif genetik hastalıklara neden oluşları, 126
sıfır hipotezi olarak, 118
temel sonuçları, 117
mutasyon, 142-49
evrimsel güç olarak, 142, **143**, 144
mutasyon-seçilim dengesi, 145-49
seçilim, 143-45
rastgele olmayan çiftleşme (soyiçi üreme), 179-88
genel analizi, 184-86
homozigotlar ve, 180, 182-83, 184
kaçınma mekanizmaları, 188
katsayısı (*F*), 184-86
soyiçi üreme depresyonu, 186-88, üzerine amprik araştırmalar, 181-83
seçilim, 119-42
alel frekansında değişim ve, 120-23, **120,121**
frekans-bağımlı, pul yiyen balıklarda, 138-40
genel anlamda, 122
genotip frekansları ve, 123-29, **124**
Hardy-Weinberg analizine eklendi, 120-21, 123-25
tanımı, 119
Mendel, Gregor, 63, 110
Menapoz, 376-78, **377**
Merops bullockoides (beyaz alınlı arıkuşu), 335-36, **336**, 347
Mesonychidler, 441
Mesajcı RNA (mRNA), 78, **79**, 89-90
Messenger, Sharon, 652
Metabolizma
deniz iguanalarında vücut büyüklüğü ve, 296, **296**
yaşlanma hızı ve metabolizma hızı, 362
Metakarpeller, insan ve şempanze başparmağı, 575-76, **576**
Metazoan filumları, vücut planının çeşitlenmesi, 511-14
Meteor(lar)
amino asit içeriği, 479
karbon omurga, 481
Murchion, 479-80, **479**
Metil ($-CH_3$) grubu, yer değiştirme inhibitörü olarak, 629-30, **630**
Metrarabdotos, 525
Mevcut duygusal eğilimler, 311-13
Meyve sinekleri. *Bkz. Drosophila*
Meyve yiyen yarasalar, 265-68, **266**, **268**
Mezoderm, 511
Mezozoyik zaman, 510, **512**, **513**
Michod, R.E., 218
Mikrosatellit, 571
akrabalık katsayısı hesaplamasında belirteç olarak, 333
Mikrotektitler (K-T sınırı tabakası), 531, **532**, 533
Miller, Stanley, 481
Mills, D.R., 470
Mimikri, 256, 258
Mimulus
Miroyedicha formasyonu, Sibirya, **497**
Mitokondriler, 498-500
Mitokondri DNA'sı (mtDNA)
dizi farklılıkları, 452
insan evrimsel ağacı, 568-70, **569**
insanlar ve Afrika insansı maymunların filogenisinin temellendiği, 554-57, **554**
yapı ve evrimi, 633, **634**
Mitokondriyal Havva, 568
Mitoz, bakterilerde, 405
Miyashita, Naohiko, 209
Miyelin, 588
Miyopluk, 661-62
Model organizmalar, homoloji, 25
Modern Sentez, 64-65
Modifikasyon yoluyla türeme, 22
Mojzsis, Stephen, 486
Moleküler evrim, 611-38
dizi değişimi, 612-17
farklılaşma modelleri, 613-16, *615*
nötral teori ve, 612-13
yaklaşık nötral model, 616-17
doğal seçilim, 617-23
değiştirici baz değişimleri üzerine, 617-19, *620*
suskun baz değişimleri üzerine, 619-23
genetik sürüklenme ve, 612-13, 623
hareketli elementler (sıçrayıcı genler), 623-312
C-değeri paradoksu ve, 623-24, *623*
evrimsel etkisi, 628-32
genomik parazitler olarak, 624-25, 628
pozitif etkisi, 630-32
Sınıf I (retrotranspozonlar), 625-27
Sınıf II, 627-28
yayılışının sınırlanması, 628-30
nötral teorisi, 178, 425, 612-13, 643
organel genomları, 632-35
evrimi, 633-35
kloroplast DNA, 633
mtDNA'nın yapı ve evrimi, 633, **634**
Moleküler kanıtlar (çok merkezli köken için), 567-72
Moleküler karakter, çoklu karekterlerle parsimoni, 444-46
Moleküler paleontoloji, 588-609
derin homoloji, 606
çiçeklerin, 601-6
floral genler, 604-6
mutantlar, 603, **604**
homeotik genler, 588-94
anahtar özellikleri, 588-89
düzenleme fonksiyonu, 589-90
gen sayısında değişim, 590-92
ifadelerinde değişim, 592-94, **594**
üye homolojiler, 595-601
dörtüyelilerde, 595-98, **595**, **596**, **606**
eklembacaklılarda, 598-601, **606**
Moleküler dizileme (filogenide), 490-91, **491**
Moleküler karakterler, 442
Moleküler saat, 452, 453, 516, **616**
Molineux, Ian, 652
Moller, A.P., 303, 305, 378-79
Monocotyledonae, 414
Monoik bitkiler, 276, 320
Monofletik gruplar, 456, **456**
Monofili, 405, **406**
Montmorillonite, 484
Moore, A.J., 231
Moral etki ve bilimsel yaratılışçılık üzerine tartışmalar, 70
Moran, John, 630
Moran, Naney, 220, 247
Morfoloji
ve insan maymun akrabalığı, 552-54
ve tek karakterle parsimoni, 442-44
Morfolojik filogeni yaklaşımı, 489-90
Morfolojik değişim
modelleri, **523**
ve türleşme, 524-25
ve uyumsal açılımlar, 522
Morfolojik özellikler, 442
Morfolojik tür kavramı, 406-7, **407**
Morgan, Thomas Hunt, 62
Mortalite, 54
ekolojik, 372, 373
fizyolojik, 372
Mousseau, T.A., 391
mtDNA. *Bkz.* Mitokondriyal DNA (mtDNA)
Mukai, Terumi, 104, 131, **134**
Mukherjee, A., 290
Muller, H.J., 219
Muller mandalı, 219-21, **219**, 224
Murchion meteoriti, 479-80, **479**
Mus musculus domesticus (ev faresi), 337
Mutasyon(lar), 75-107, *76*, 142-49, 249
baz değişimi (mutasyona karşı), 177-78, **178**
çerçeve kayması, 82
Darwinizmin evrimi ve, 62
doğası, 78-79
eşeyli üremenin yararı (mutasyondan), 218-21
eşeysiz üreme ve, 218-19, **219**
evrimsel güç olarak, 142, **143**, 144
fonksiyon kaybı, 82-83, **0**, **101**, **103**, 125, 142
gen duplikasyonu, *76*
geriye mutasyon, 9, 142, 219
Hardy-Weinberg denge analizine eklenmesi, 142-43
Hardy-Weinberg denge varsayımı (mutasyon yokluğunda), 117-18
HIV genomunda, AZT'ye dirençliliğin evriminde ve, 8-9
hızı (mutasyonun), 82-85
albinizme, 85
en yüksek, 142, 143
HIV'in, 17
kistik fibrozis için, 148
moleküler saat ve, 452
resesif (çekinik) aleller için, 148
varyasyon, *83*, 84-85
HOM/Hox evrimi (mutasyon yoluyla), 590-92
homeotik genler. *Bkz.* Homeotik genler
izolasyon ve, 413-14
kromozom inversiyonu, 76, 90-93, 629
evrimsel yaşlanma teorisi ve, 366-69, **367**, 375
geç etkili, 372
Mendel genetiği (populasyonlarda) ve, 142-49

moleküler görüş ve, 78
mutasyon-seçilim dengesi, 145-49
"nakavt" (mutasyon), 82, **82**, 625
nokta (mutasyon), 76, 79-80, 84, 88
nötral evrimi ve, 614
Nötral teorisi, 178, 452, 612-13, **643**
pleiotropik, 369-73
poliployidi, 76, 92-93
tipleri, 413
rastgele (mutasyon), 163
seçilim ve, 143-45
seleksiyonist teori, 178
soyiçi üreme depresyonu ve, 186-88
uyum gücü etkileri, 80-81
yalancı genlerde, 61
yeni genlerin oluşumu, 85-88, **86**
"Mutasyonal erime", 189
Mutasyon-seçilim dengesi, 145-49, 244-45
kistik fibroziste, 147-49
Mutasyonun seleksiyonist teorisi, 178
Mutualizm, 331, 457
Mycobacterium jannaschii, 494
Mycobacterium tuberculosis, 491, 647
Myrmicocrypta, 457
Mysidopsis bahia, 600, **600**

"Nakavt" mutasyonlar, 82, **82**, 625
Neel, J.V., 186
Negatif doğal seçilim 614
Nei, Masatoshi, 618
Nelson, Craig, 322
Nerodia sipedon, 159-60, **160**, 161-62
Nerophis ophidion, 317
Nesil zamanı, populasyon büyüklüğü, 616, **617**
Nesse, Randolph, 641
"net uyum gücü", 389-90, **390**
Netamania papillator (sukenesi), 311-13, **312**, **313**
Nikaido, Masato, 450, 451
Noble, William, 578
Nokta mutasyonlar, 76, 79-80, 84, 88
nötral evrim ve, 614
Nonacs, Peter, 342
Normal dağılış (özelliklerin), 224, **225**
Nossal, Nancy, 84
Nostoc, 491
Novacek, Michael, 460
Nowak, Ronald, 408
Nöraminidaz, 646-47
Nötral aleller, 80
Nötral evrim ve yalancıgenler, 614
Nötral teori, 102
moleküler evrimin, 178, 452, 612-13, 643
ve MCH lokuslarının ATB'de dizi değişimleri , 618-19
Nötral teori modeli (moleküler evrimde), 616-17
Nuttall, George H.F., 551
Nükleik asitlerin abiyotik sentezi, 477
Nükleomorf, 500
Nükleoprotein, 644-46, **645**
Nükleotitler
ve antijenik bölgede değişimler, 642-44
ve yaşamın kökeni, 483-84, **484**
Nükleozomlar, 616

Oakeshott, J.G., 99
Ochman, H., 405
Ohta, Tomoko, 616
Okyanus kimyası, K-T sınırındaki çarpma sonrasında, 533-34
Olasılıkların birleştirilmesi, 113
Oldowan endüstrisi kompleksi, 574-77, **574**
Oligonükleotit, 471
Omurgalı immün sistemi, antijen tanıma bölgeleri, 631, 632
Omurgalılar, Kretase-Tersiyer yokoluşları, 535
Omurgasızlar, deniz, 535, 536
Oncorhynchus kisutch (coho salmonu), 300-301
O'Neill, Rachel Waugh, 629-30
On the Origin of Species by Means of Natural Selection (Darwin), *22, 26, 5-47, 48, 49, 65, 549, 641*
Opabinia regalis, 516, **516**
Oparin-Haldane modeli, 481-83, **482**, 486
Ophraella (yaprak kınkanatlıları), 280-83, **281**
Opossum. *Bkz.* Virjinia keseli sıçanı *(Didelphis virginiana)*
Optik çukurlar, 67, 68, **68**
Orak-hücre anemisi, 78-79, 80-81
Oral doğum kontrol hapları, 663
Orangutan (*Pongo pygmaeus*), 292, 550
Oransal yaş tayini, 37
Organel genomları, 632-35
evrimi, 633-35
kloroplast DNA, 633
mtDNA, yapısı ve evrimi, 633, **634**
Organeller, 498-500
Organik moleküllerin prebiyotik sentezi, 481
Orgel, Leslie, 478, 479, 483, 502
Origin of Species (Darwin), 26
Orijinal horizontalite prensibi, 37
Orkideler, 319, **319**
çiçekler arasında homolojiler, 23, 24
kadın terliği orkidesi (*Cyripedium acaule*), 395
Ormansızlaştırma, **540**, 542-43, **542**. *Ayrıca bkz.* Habitat tahribatı
Oro, Juan, 483
Orr, Allen, 422, 670
Orta boy yer ispinozu (*Geospiza fortis*), 49-57, **50**, **52**
Orta kulak, memelilerde, 271-72, **272**
Ortalama uyum gücü, 122
Ossiküller, 271-72, **272**
Otopod, **595**
Otopoliployitler, 413
Otozomal genler, insan/büyük insansı maymun filogenilerinin temellendiği, 554, **554**
Ou, C.-Y., 461
Oval pencere (kulakta), 272, **272**
Ovaryum kanseri, 663
Overdominance (heterozigot üstünlüğü), 131-38
Overprinting (fazladan yazılım), 88-89
Owen, Richard, 22
Oyun teorisi, işbirliği ve çatışma analizinde kullanımı, 350
Ozark Dağları, 174-75

Ögenik kısırlaştırma, 110, 129, 140-42
Ökaryotlar
aralarında genetik değişim, 405
Euplectes progne (uzun-kuyruklu dulkuşu), 291
Sınıf II hareketli elementler, 627-28
Öldürme
aynı eşeylerde, 323
ebeveyn-çocuk, 675-77, **676**
göç, 160-63
seçilim ve değişimi, 120-23, **120**, **121**
üzerine ampirik araştırmalar, 121-23
Ömür uzunluğu. *Bkz.* Yaşlanma
Önem (anlam), istatistikte, 261
Önüyeler, omurgalı, **23**
Önyargı, deneysel, **259**
Örneklem hatası, kurucu etkisi ve, 167-68. *Ayrıca bkz.* Genetik sürüklenme
Örümcekler (sıçrayıcı), 255-59, **256**, **258**
Ösosyalite (ösosyallik), 337-45
analizi için filogeniler, 340-42, **341**
çıplak köstebeklerde, 343-45, **344**, 345
haplodiployidi ve, 338-40, *339*
kağıt arılarında, 342-43
karakteristikleri, 337
Ötücü serçe (*Melospiza melodia*), 188, **188**, 228, **228**
Özellik(ler)
çoklu özellikler üzerine seçilim, 231-33, **232**
doğal seçilimin üzerinde işlemesi, 58-59
homoloji, 438-39
insana özgü olanların evrimi, 572-79
konuşma (dil), 577-79
taş aletler, 574-75
kalıtım derecesi *Bkz.* Kalıtım derecesi
kantitatif, 224
kantitatif, üzerine seçilim, 224-45
moleküler, 442
morfolojik, 442
normal varyasyon dağılımları, 224, **225**
türler arası korelasyonları, 266-68, **267**, **268**
uyumsal. *Bkz.* Adaptasyon(lar)
yenilerinin evrimi, 393-94
Özengi. *Bkz.* Stapes

Packer, Craig, 354
Paleolyngbya, **499**
Paleontoloji, moleküler. *Bkz.* moleküler Paleontoloji
Paleozoyik zaman, 510, **512**
Paley, William, 66
Palo verde (*Cercidium floridum*), 384-86, **387**
Panama kara köprüsü, 452
Panama Kıstağı (köprüsü), neden olduğu coğrafik izolasyon, 412
Panderichtyidae, 595
Panganiban, Grace, 600-601
Pan paniscus.Bkz. Bonobolar (*Pan paniscus*)
Panspermia hipotezi, 477, 478,-79
Panthera leo. Bkz. Aslanlar (*Panthera leo*)
Pan troglodytes. Bkz. Şempanzeler *(Pan troglodytes)*
Parafiletik grup, **456**
Paramecium, 492
Parapatrik türleşme, 417, **417**, 425
Parapodia, 601
Parazitler
konak-parazit evrimsel karşı atakları, 221-23, **222**
sıtma (*Plasmodium falciparum*), 181-83, **182**
Parazitik yaban arılarında kuluçka büyüklüğü, 379-82
Parsimoni, 29, 394
alternatif metotları, 447-49, **448**
çoklu moleküler karakterler için, 444-46
filogeni ve, 438-40

tek morfolojik karakter için, 442-44
Partenogenezis, 92, 205, 205, 225
Part, Tomas, 363, 371-72
Parus major (büyük baştankara)
kuluçka büyüklüğü, 378-79
soyiçi üreme depresyonu, 187-88
Pasteur, Louis, 639
Patagopteryx, **439**
Patojenler, 641-55
antibiyotik direnci, 627, 628, 630, 647-51
bakterilere bedeli (direncin), 649-50, **649**
önlemek için akılcı antibiyotik kullanımı, 650-51
seçilim ve, 647-49
immün cevaptan kaçınma (direnç yoluyla), 641-47
virülans, 10-12, 651-55
aktarılma sıklığı hipotezi, 10-12, 17
evrimi, 651-53
insan patojenlerinde, 653-55, **654**
Paul, R.E.L., 182, 183
Pauling, Linus, 452, 612
Pawlowski, B., 323
P değeri, 261
Pearson, Karl, 127
Pedigri
akrabalılık katsayısının hesaplanması ve, 333
soyiçi üreme katsayısının (F) hesaplanması (pedigriden), 185-86, **185**
yol analizi (pedigri ile), 333
P elementleri, *Drosophila melanogaster*'de, 627-28
Pelinotu (*Artemesia tridentata*), 426, **427**, 427
Pelinotu (*Artemesia tridentata vaseyana*), 426
Pelinotu hibritleri, uyum güçleri, 426, **427**, 427
Penisilin direnci, *Pneumococcus* bakterisinde, 648-49, **648**
Pentastomida (dil solucanları), 601
Peri yengeci (*Artemia salina*), **528**
Peripatopsis capensis, 601
Perissodactyla, **441**, 442
Perissodus microlepis, 138-40
Perisylvian korteks, 577
Permineralize fosiller, 508, **509**
Peromyscus maniculatus (geyik faresi), 359
Perrins, C.M., 378
Petaller, 602
PGM enzimi, **95**
Phillips, P.C., 231
Pier, Gerald, 101, 147, 149
Pigment çukuru, 67, 68, **68**
Pikaia gracilens, 518
Pizoz arıları (*Bombus* spp.), 235-37, **235**
Plaka tektoniği, 41-42
Plakodermiler, 29
Plankton, Kretase-Tersiyer yokoluşu, 534, 535
Plasmodium falciparum (sıtma paraziti), 181-83, **182**
Platyhelminthes (yassısolucanlar), **514**
Plazmidler, 405, 627
Pleiotropik mutasyon, 369-73
Pluteus larvası, deniz kestanelerinde, 393-94, **393**, **394**
PMM2 geni, 125
Pneumococcus, penisillin direnci, 648-49, **648**
Poecilia reticulata (guppiler), **290**
Polemonium viscosum, 235-37, **235**
Polen
alma yoluyla üreme başarısı, **320**
bitki çeşitlenmesi ve, 602
Polen tüpü, büyümesi, 279-80, **280**
Poliadenilat primerleri, 484
Polifletik grup, **456**
Polimerler, biyolojik, 484-85, **484**
Polimorfizm, 100, 619
genetik, 175-76
ardıl tekrarlı kısa dizilerde, 571-72, **573**
seçici süpürülme ve üremede, 623
Polinezya kuş faunasının yokoluşu, 536-37
Poliovirüslar, 651
Poliploydi, 76, 92-93
tipleri, 413
türleşme ve, 413-14
Polisiklik aromatik hidrokarbonlar, 478
Polistes sp., 342-43
Politomi (tek düğümden çok çatallı), 447
"Polymerase chain reaction" (PCR), 97
Pongo pygmaeus (orangutan), 292, 550
Populasyon(lar)
çeşitlilik, 51, 63
doğal seçilim ve sonuçları (populasyonda), 57-58
efektif, 174, 175
heterozigotluk, 184
rastgele fiksasyon ve alel kaybı, 174-77
karışımlarından bağlantı dengesizliği, 204, **205**
Populasyon ağaçları, 571, **571**
ayrılma zamanları, **570**
Populasyon büyüklüğü
genetik çeşitlilik ve, 176, **177**
genetik sürüklenme ve, 166-67, **169**, 415
heterozigotluk ve, 175-76
Muller mandalı ve, 175-76
nesil süresi ve, 616, **617**
nötral teori ve, 613
Populasyon genetiği, 110. *Keza bkz.* Mendel genetiği
çeşitlenme modelleri, seçilim, 221
eşeyin etkisi, 218
Populasyon hikayesi, bağlantı dengesizliğinin hesaplanması, 209-13
Postzigotik izolasyon, 422, 428-29
Potamopyrgus antipodarum, 222-23, **223**
Potasyum-argon, yaş saptama, 39, 40
Pough, F.H., 460, 551
Powers, Dennis, 100
Pozitif (olumlu) geribildirim bağlantısı, 316
Pratt, David, 254
Preadaptasyon (önuyum), 60, 274
Prebiyotik sentez, organik moleküllerin, 481
Presgraves, Daven, 316
Prezigotik izolasyon, 422-23, **422**
allopatrik ve simpatrik tür çiftlerinde, 422, **422**
Price, Trevor, 54
Prilophyta, 601
Primatlar, Eski Dünya, 550, 552
Primidinler, 76
prebiyotik sentezleri, 483
Problematica, 515-16, **516**
Proboscipedea (pb) lokusları, 591
Proctor, Heather, 311, 312, 313
Prokaryotlar, 490, 491
Proteaz inhibitörleri, 9
Protein elektroforezi, **96**, 416
Proteinler, **96**, 370, 467
Proteobacteria, 500
Proterozoyik Doushantuo formasyonu, Çin, 519
Protista, 492
Protostomlar, 511, 518
Prunus serotina (siyah kiraz), 359
Pseudomonas, 500
P.aeruginosa, 101, 110, 147
ψ-α (Psi-alpha) lokusu, 32
Psikoloji, evrimsel, 671
Pteropus poliocephalus (uçan tilki), 265-68, **266**
Pul yiyen balıklar (*Perissodus microlepis*), 138-40
Punnett, R. C., 114, 140
Pürinler, 76
prebiyotik sentezleri, 483
Pyrenestes o. ostrinus (siyah karınlı tohum kıran), 243, **244**

QB RNA, 470, **470**
Quiring, Rebecca, 24

R141H, 126-28
Radyasyon basıncı, 479
Radyoaktif bozunma, 39, **39**
Radyometrik yaş tayini, 39-41, 69
RAG1 ve RAG2 proteinleri, **631**
Ramsey, Justin, 92
Ramsey, Mike, 319, 321
Rekabet
alternatif erkek çiftleşme stratejileri, 300-301
erkekler arasında, 294, 295-302
eşeysize karşı eşeyli üreme, 216-18
kavga, 295-99, 314
sperm rekabeti, 265-68, 299-301, **299**
yavru öldürme, 47, 62, 301-2
RAPD, rastgele artırılmış polimorfik DNA belirteçleri, 424, 431
Raphanus raphanistrum (yabani turp), 320
Rastgeleleştirme, deneysel, 258
Rastgele çiftleşme, 111-21, **112**
Hardy-Weinberg denge prensibi olarak, 118
ile oluşan genotip frekansları, 111-12, **112**
ile bağlantı dengesizliğinin düşürülmesi, 205-6, **205**, 223
Rastgele olmayan çiftleşme, 179-88. *Bkz.* Soyiçi üreme
Rastgele olmayan seçilim, 55-56, 61, 163-64
Rastlantısal evrim hipotezi (virülansın), 651
Raup, David, 527, 529
Reaksiyon normu, 672
Reeve, Hudson, 342, 343, 345
Referans dağılış, 260
Regrasyon analizi, **53**
eğimi, 230, 234
en küçük kareler doğrusal regrasyonu, 226
tam-uyum eğrisi, **53**
Reichert, C.B., 274
Reillo, Paul, 314, 316
Rekombinasyon. Bkz. Genetik rekombinasyon
Replikaz geni, 89, 470
Resesif (çekinik) aleller,
için mutasyon hızı, 148
üzerine doğal seçilim, 129-31
matematiksel gösterimi, 132-33, **133**
Retrodiziler, 626-27

Retrotranspozonlar, 625-27
Retrovirüslar, 6, 626. *Ayrıca bkz.* İnsan immun yetmezlik virüsü (HIV)
Reverz transkriptaz, 5, 6, 89, 471
  AZT ve, 7-9, 48
  bilgisayarla oluşturulmuş görüntüleri, **8**
  enzimince yapılan transkrisiyon hataları, 7, 9
Rhagoletis pomonella (elma kurdu sineği), **415**
  doğal seçilim ile farklılaşma, 415-18
  türleşme, 69
Rhizophora mangle (mangrove ispinozu), 85
Rhyniophyta, 601
Ribonukleozit trifosfatlar, 469
Ribonukleotitler, 467
Riboz şekerleri, prebiyotik sentezi, 483
Ribozom, 469
Ribozomal RNA, 490
  evrensel filogenileri, 490-92, **491**, 494, **495**
Ribozomal RNA (rRNA) genleri, 220
Ribozimler (RNA enzimler), 465-66, 467
  Laboratuvar populasyonlarında katalitik aktivitelerinin evrimi, **477**
  RNA'nın deneysel evrimi ve, 471-74, **472**, **473**
    fenotipleri, 469
    RNA sentezleme yetenekleri, 475, **476**
    Tetrahymena, 467, **468**, 471, **473**
Ribuloz bifosfat karboksilaz (RuBPCase), 634
Rice, William, 389-90, 417
Ricklefs, Robert, 348
Rieseberg, Loren, 424
Rifampin, 648
Ringler, Daniel, 665
RNA, **79**
  deneysel evrimi, 469-74
    QB RNA, 470, **470**
    ribozimler ve, 471-74, **472**, **472**
  eskiliği, 469
  in vitro seçilimi ve çoğalması, 471, **472**
  mesajcı (mRNA), 78, **79**, 89-90
  populasyonunda genotipik değişim, **473**
  taşıdığı genotip ve fenotipi, 467
  öncülleri, 477-87
  self-replikasyonu, 474-77, **476**
RNA adaptörleri (tRNAs), 469
RNA Dünyası, 467-77
  yapıtaşları oluşumunun aktivasyonunda, 483-84
  bir örnek, 469
RNA enzimler. *Bkz.* Ribozimler
RNA polimeraz, 80, 471
  DNA-bağımlı, 493
RNA virüs, Muller mandalının testinde kullanılan, 220-21
Roff, D.A., 391
Rogers, A.R., 290
Röhme, Dan, 365
Romero, Gustavo, 322
Rosa, J.T., 591-92
Rosenqvist, G., 318
rRNA. *Bkz.* ribozomal RNA
Rudistler, 535, **535**
Runnegar, Bruce, 497, 516
Ruvolo, Maryellen, 555-57, 570
Ryan, M.J., 325
Ryder, Oliver, 414

Saat, moleküler, 452, 453, 516, 616
Sabatia angularis (sabatiya bitkisi) 187
Sabatya (*Sabatia angularis*), 187
Sabunağacı kınkanatlısı, 32, **33**
Saccharomyces, 494
S. cerevisiae (hamur mayası), 25, *621*, **622**, 626, 635
Saflaştırıcı doğal seçilim, **614**
Sağlık. *Bkz.* Medikal uygulamalar
Sahra altı Afrika, AIDS, 4-5
Salmonella enteritidis, 84, 665
Salmonella typhi, 147-49
Salmonella typhimurium, 220
Salticidae, 255
Samson, Michel, 13, 97
Sap gözlü sinekler (*Cyrtodiopsis dalmanni*), 314-17, **314**, **315**, **316**
Sarich, V.M., 552
Savunak davranışı (aslanlarda), 353-54, **353**
Schaeffer, B., 442
Schaffer, H.E., 104
Scharloo, W., 188
Scheepers, Lue, 252
Schemske, Douglas, 92, 276, 277, 285, 431
Schidlowski, Manfred, 486
Schistosoma mansoni (yassısolucan), 94
Schlager, G., 104
Schluter, Dolph, 379
Schmoo larvası (deniz kestanesinde), 393-94, **393**, **394**
Schopf, J. William, 488, 498
Schrag, Stephanie, 649
Schwann hücresi, 588
Scopes, John T., 66, 549-50
Scopes Maymun Davası 1925, 66, 549-50
Secker, Jeff, 479
Seç-bağla testi (bootstrap), 447
Seçilim
  adaptasyon, 249
  ajanı olarak antibiyotikler, 647-49. *Ayrıca bkz.* Antibiyotik dirençliliği
  alel frekansında değişim ve, 120-23, **120**, **121**
  antijenik bölgeler için, 642
  arkaplan, 621-23
  bağlantı dengesizliği ve, 201-4, **203**, 221
  çevre tarafından zorlanan, 221-24
  çoklu lokuslarda, 90-91
  çoklu özellikler üzerine, 231-33, **232**
  dallanan (çeşitlendirici), 241-42, **242**, 243, 244, **244**
  değişen çevrenin zorladığı, eşeysel üreme ve, 221-24
  denetimsiz, 314-17
  dengeleyici, 241, 242-43, **242**, 276, **277**, 278
  doğal. *Bkz.* Doğal seçilim
  eşey içi, 294, 295-302
  eşeyler arası, 292, 302-17
  eşeysel. *Bkz.* Eşeysel seçilim
  evrimsel cevap, 56, 58-59, *58*
    öngörmek, 234-27, **236**
  evrimsel cevabı öngörmek, 234
  fenotipler ve, 119
  frekans bağımlı, 138-40, 245
  frekans-bağımlı, pul yiyen balıklarda, 138-40
  genel anlamda, 122
  genotip frekansları ve, 123-29, **124**
  göç-seleksiyon dengesi, **160**, 161-62, 425
  gücü
    hibrit zonlar ve, 425-26
    ölçülmesi (hesaplanması), 228-32, **229**
    Hardy-Weinberg dengesi koşulu olarak olmaması, 117
  heterozigot ve homozigotlar üzerine, 131-38
    kavga ile, 295-99, *298*
    sperm rekabeti ile, 299-301, **299**
    yavru öldürme ile, 301-2
  kantitatif özellikler üzerine, 224-45
    matematiksel hesaplamaları 132-33, **133**
  kertenkelelerde, 384, **385**
  Mendel genetiğinde, 119-42
    Hardy-Weinberg analizine eklenmesi, 120-21; 123-25
  modelleri, 241-45, **242**
  mutasyon ve, 143-45
    mutasyon-seçilim dengesi, 145-47
  rastgele olmayan, 55-56, 61, 163-64
  resesif ve dominant aleller üzerine, 129-31
  tanımı, 119
  yavru büyüklüğü üzerine, 384, **385**
  yönlendirilmiş, 241, **242**, 243, 276-78, **277**
Seçilim diferansiyeli (S), 229, 230, 231
  pizozarılar tarafından tozlaştırılan bir alpin çiçekte, 235-37
  seçilime evrimsel cevabı öngörmek, 234, **234**
"Seçilim düşüncesi", 10
Seçilim gradiyenti, 229-31, 235
Seçilim katsayısı, 145, 147
Seçilim modelleri, genetik varyasyon, 243-45
Seçilim-mutasyon denge hipotezi, 244-45
Seçici süpürme (bereberinde götürme), 621-23
Segmentasyon (eklembacaklılarda), 592-94, **594**
Seielstad, M.T., 192
Seksi oğul hipotezi, 313-17
Seleksiyonist (Seçilimci) (denge), teori, 102
Semaw, Sileshi, 575
Semelpar form, 391-93
Seminal sıvı, toksik, 389
Sen, G., 534
Senata, 466-67, 487
Senesens. *Bkz.* Yaşlanma
Senözoyik zaman, 510, **512**, **513**
Sepaller, 602
Sepkoski, J.J., 529
Sepsis, ateş ve, 668
Serpiştirilmiş kısa elementler (SINE'ler), 450, **451**, 626-27
Serpiştirilmiş uzun elementler (LINE'ler), 450, **451**625-26, 630-31
Serum albumin, insan ve insansı maymun arasında benzerlikler, 551-52
Service, Phillip, 364
Setikleme, 552-53
Shabalina, S.A., 369
Shakerler, 670
Shapiro, Leo, 516-17
Sharp, Paul, 618
Sherman, Paul, 334-35
Shibata, Darryl, 659
Shu, D.-G., 518
Shultz, Peter, 535
Sıcaklık
  alel frekansı ve, **418**
  fizyolojik performans ve, 262
Sıcaklık düzenleme, davranışsal, 261-65

davranışsal ateş, 665
jartiyer yılanında, 262-65, **263**, **264**, *265*
Sıcaklık-şoku proteinleri, 370
Sıçrama zonu (K-T sınırı patlamasında), 535
Sıçrayan genler. *Bkz.* Hareketli elementler
Sıçrayıcı örümcekler, 255-59, **256**, **258**
Sıfır hipotez, 260
bir genin davranışı için, 110
Hardy-Weinberg denge prensibi olarak, 118
Sınamak (test etmek), istatistikte, 260-61
SINE'ler (serpiştirilmiş kısa elementler), 450, **451**, 626-27
SIRADIŞI FLORAL ORGANLAR (UFO) geni, 604
Sırtlılıler, 518
Sıtma, dirençlilik, 81
Sıtma paraziti (*Plasmodium falciparum*), 181-83, **182**
Sialik asit, 642
Silene dioica (kırmızı keseli karanfil), 162-63, **163**
Silliler, 492
Simian immün yetmezlik virüsü (SIVs), 15, **16**, 17
Simmons, L.W., 326
Simmons, Robert, 252
Simpatrik türleşme, 417
Sinapomorfiler, 438-39, **439**, **440**
insan ve Afrika büyük insansı maymunların, 550-51
Sinapsidler, 438
Sinervo, Barry, 384
Sinir sistemi, elektriksel iletim, omurgalılarda, 588
Sinodontlar, 275-76
Sinonim (suskun-bölge) baz değişimleri, 80, 81, 614, 618
tiplerinin tür içi ve türler arasında karşılaştırılması, 618-19
üzerine seçilim, 619-23
beraberinde götürme ve arkaplan seçilimi, 621-23
kodon eğilimi ve, 620-21, *621*, 622
Sinonim olmayan (değiştirici) baz değişimleri, 80-81, 614
türiçi ve türler arasında suskun baz değişimleri ile karşılaştırma, 618-19
üzerine pozitif seçilim, 617-19, *620*
Sitokrom oksidaz, II, **556**
Sitozin, 76, 77
Siva-Jothy, M.T., 301
Siyah ayı (*Ursus americanus*), 359
Siyah erik (*Prunus serotina*), 359
Siyah karınlı tohumkırıcı *(Pyrenestes o. ostrinus)*,243, **244**
Skeppsvik takımadaları, İsveç, 162
Skinner, Samuel, 379-81
Skole, David, 542-43
Skole, Samuel, 379-81
Sleep, N.H., 480, 486
Smedley, Scott, 325
Smith, Andrew, 519-20
Smith, Christopher, 382-83, 386
Smith, F.D.M., 538
Smith, James, 228
Smith, R.L., 299
Smith, Thomas Bates, 243, 244
Sniegowski, Paul, 629
Snow, John, 639
Soğuk algınlığı, ateş, 667-68, **667**
Solidago altissima, 242-43
Solungaç yayı, 274
Somatik (vücut) hücreler, 85
Sonlu denge (Punctuated equilibrium), 524, 525-26, **525**
Sordino, Paolo, 597, 598
Sorghum bicolor, 423-24, **423**
Sorghum halepense (Halep darısı), 423-24, **423**
Sosyal davranış, 331-58
akraba tanıma ve fedakarlığın evrimi, 332-37
akraba tanıma, 337
ebeveyn-yavru çatışması ve, 345-49
toplam uyum gücü, 332-34
ebeveyn-yavru çatışması, 345-49
kardeş öldürme, 347-49
karşılıklı fedakarlık, 349-54
aslanlarda savunak savunması, 353-54, **353**
koşulları, 349, 351
vampir yarasalarda kan paylaşımı, 351-53, **352**, **353**
ösosyallik, 337-45
analiz için filogeniler, 34-42, **341**
çıplak köstebeklerde, 345-45, **344**, *345*
haplodiployidi ve, 338-0, *339*
kağıt arılarında, 342-43
karakteristikleri, 337
uyum gücü bakımından, 331, *332*
Soya yönelme, 421-23
Soy hattı, 15
Soyiçi üreme, 179-88
genel analizi, 184-86
homozigotlar ve, 180, 182-83, 184
kaçınma mekanizmaları, 188
katsayısı (F), 184-86
ösosyal çıplak köstebeklerde, 344
üzerine amprik araştırmalar, 181-83
Soyiçi üreme depresyonu, 186-88, **187**
genetik sürüklenme olarak, 189
Soyiçi üreme katsayısı (F), 184-86
Sölomlular, 511, **514**
Sölomsuzlar, 511
Sperm, 292
Spermatoforlar, 311
Sperm rekabeti, 299-301, **299**
yarasalarda testis büyüklüğü, 265-68
Spermophilus beldingi, 334-35, **334**, **335**
Spinal kas atrofisi, 145-47, 148
Spiracle (solunum deliği), 273
Spirulina, **499**
Sporlar, Dünya dışı, 479
Stadler, L.J., 83
Stamenler, 602
Standart hata, 54
Stanley, Steve, 526, 528
Stanton, Maureen, 320
Stapes (özengi)
Acanthostega'da, 273-74
çeşitli memelilerde yeri, **273**
memelilerde, 271-72, **272**
Stator limbatus (tohum kınkanadısı), 384-86, **387**
Steadman, David, 536-37
Stein, B.A., 541
Stephens, J. Claiborne, 209, 210, 212
Stilopod, **595**
Strait, David 558, 562, 563
Strassmann, Beverly, 662-63
Strathmann, Richard, 395
Streptococus mitis, 479
Streptomisin, 650
Stromatolit oluşturan bakteriler, **527**
Sturtevant, A.H., 221
Stylopoma, 525, **525**
Suaygırları, 441-42
Su ayıcıkları (Tardigrada), 601
Suboptimal yaşam öyküleri, 394-96
Suçiçeği, ateş, 666-67, **666**
Sukenesi (*Neumania papillator*), 311-13, **312**, **313**
Sukenesi erkekleri ayak titreştirmesi, 311-13
Sundström, Liselotte, 338
Supiresi (*Daphnia magna*), 270-71, **270**
Suskun-bölge (sinonim) baz değişimleri, 80, 81, 614, 618
türiçi ve türler arası karşılaştırılması ile, 618-19
üzerine seçilim, 619-23
beraberinde götürme ve arkaplan seçilimi, 621-23
kodon eğilimi ve, 620-21, *621*, 622
Susman, Randall L., 575
Su tavukları yokoluşu, 537
Su yılanları, göç ve seçilim, 159-60, **160**, 161-62
Sülfür dioksit, 533
Süngerler, *HOM* lokusu, 592
Süper pozisyon, prensibi, 37
Süper yabani otlar, 424
Sürüklenme. *Bkz.* Genetik sürüklenme
Sütten kesme çatışması, 345-47, **346**
Syngnathus typhle, *317-19*
Szostak, J.W., 475, 476, 477

Şans olayları
alel frekansı, 164-66, **164**
genotip frekansları, 164-66, **164**
Şaperonlar, 370
Şempanze (*Pan troglodytes*), 550
Şeritli kertenkele *(Uta stansburiana)*, 384, **385**

Şistosomiazis, 94
Şoklanmış kuvarz, 531
Şoklu kuvarz partikülleri, 531

T4 bakteriyofaj, 84
T hücreleri, 14
Taciz (beyaz alınlı arıkuşlarında), 347
Takenaka, Osamu, 554
Takson/taksonlar, 27
Taksonomik yanlış yorumlama (fosil kayıtlarda), 509-10
Tam-uyum eğrisi, 53
eğimi, 230, 234
Taper, Mark, 316
Tardigrada (su ayıcıkları), 601
Tasarım Argümanı, 66-67
Taş aletler, orijini, 574-75
Taşınma (yer değiştirme) oranı hipotezi, 10-12, **11**, 17
Tatar, M., 371
Tattersall, I., 559, 565
Tavuklar, körelmiş özellikleri, 31-32, **31**
alet yapma, 574
insanla akrabalıkları, 552-57
moleküler kanıtlar, 554-57
morfolojik kanıtlar, 552-54
insan ve şempanze baparmağı, 575-76, **576**

Tefiritid sinek (*Zonosemata vittigera*), 255-59, **256257, 258**
Tehlike Altındaki Türleri Koruma Yasası, A.B.D., 404
Teikari, J.M., 661
Tek ada modeli (göç için), 157-59
Teleostei, 29
Telomer, 365
Telomeraz, 365
Telomerik yaşamsal motor nöron geni *(telSMN)*, 145-47
Temel bileşenler analizi, **426**
Temizlik kuralları, **640**
Templeton, Alan, 174, 176, 193
Tendon, çapraz-bağlanma, 374
Tercihli çiftleşme, 314, **315**, 421-22
Termitler, ösosyallikleri, *339*
Termodinamiğin İkinci Yasası, 69
Tersiyer devri, **512, 513**
Test istatistik, 260
  ki-kare, 127-28
Testis büyüklüğü (yarasalarda), 265-68, **266, 268**
Tetanoz, 651
Tetrahymena ribozimi, 467, **468**, 471
Thamnophis elegans (jartiyer yılanı), 262-65, **263, 264**, *265*
  antipredator savunma, 233, **233**
Thermal performans eğrisi, 262
Thewissen, Johannes, 35, 442, 444
Thomas, J., 156
Thornhill, Randy, 310
Tifo ateşi, 147-49
Timin, 76, **77**
Timovirüsler, 88-89
Timpanik zar (kulak zarı), 271-72, **272**
Tishkoff, Sarah, 568, 571-72, 573
Tn3 plazmidi, 647
  eşeyli ve eşeysiz üremesi, 216, **217**
Tobias, Phillip, 579
Tohum kınkanatısı *(Stator limbatus)*, 384-86, **387**
Tohumlar, bitki çeşitlenmesi ve, 602
Tomasello, M., 558
Toplam uyum gücü, 332-36, 349
  filogenileri, **89**
Toynaklılar, 441, 442
Trachymyrmex, 457
Transisyon, 79-80, **80**
Translasyon etkinliği, doğal seçilimle, 620-21
Transpozaz, 627
Transpozonlar, 627
Transversiyon, 79-80, **80**
Trematodlar, 222-23, **223**
Tribolium castaneum (unkurdu), 129-31
Tribulus cistoides, 55
Trichogramma embryophagum, kuluçka büyüklüğü, 380-81
Trikotomi (üç dallı), insan/Afrika büyük insansı maymun filogenisi, **553**, 554-57
Trillmich, Krisztina, 296, 297, **298**
Trilobitler, 592, **593, 594**
  üyeleri, 598-99, **599**
Triploblastlar, **511**
Tripsler, ösosyallik, *339*
Trivers, Robert, 292, 334, 340, **345-46**, 349, 350, 351
Tropik yağmur ormanları, tür yokoluşları, 539-43
Tsunami, K-T sınırındaki patlamada, 534
Tucker, Compton, 542-43
TufA geni, 634
Tüberküloz, 640, **640**
Tüketme taraması, 446
Tüm genom dizileri, 494-96, **496**
Tümörler, genetik varyasyonları, 658-59
Tür
  aralarındaki ilişkiler, 24-26
  aralarındaki varyasyon, 84-85
  kriptik, 406, 422
  mutasyon oranı varyasyonu, 83-84, **83**
  poliploydi ve, 92
Tür ağaçları
  ayrılma zamanları, **570**
  gen ağaçları ve tür ağaçları., 554-57, **555**
Tür kavramları, 404-9
  bakterilerde, 405
  biyolojik, 404, 426
  filogenetik, 404-6
  morfolojik tür kavramı, 406-7, **407**
  uygulanması, 408-9
Türler arası hibridizasyon, 424
Türler arası seçilim, 24-26
Türleşme, 403-35
  allopatrik, 409-10
  elma sinek kurdunda, 69
  farklılaşma (ayrılma), 414-21, *419*
    doğal seçilim, 415-18
    eşeysel seçilim, 418-21, **420, 421**
    genetik sürüklenme, 414-15
  farklılaşma ve izolasyonun genetiği, 427-32
    kantitatif (nicel) özellik lokuslarının analizi, 429-31
    klasik genetik çalışmalarından ortaya çıkan sonuçlar, 428-29
  ikincil temas, 421-27
    hibritleşme, 421, 423-24, *425*
    soya yönelme, 421-23
  izolasyon mekanizmaları, 409-14
    dispersal ve kolonizasyon (işgal etme), 410-12, **411**
    göç, 409
    fiziksel, 409-13
    kromozom değişimleri, 413-14
    vikaryans, **410**, 412-13
  morfolojik değişim ve, 524-25
  parapatrik, 417, **417**, 425
  simpatrik, 417
  tür kavramları ve, 404-9
  yosun hayvancıklarında, 524-25, **525**
Türleşme genleri, 432
Tympanuchus cupido pinnatus (Illinois büyük çayırtavuğu), 155-57, **156, 157**
  genetik sürüklenmeleri, 189
  koruma genetiği, 188-91
  yumurtadan çıkış başarısında düşüş, 189-90, **189**
Typhlotriton spelaeus (grotto salamander), 31

Uçan tilki *(Pteropus poliocephalus)*, 265-68, **266**
Uç(lar), filogenetik ağacın, 26
Underdominance (heterozigot zayıflığı), 135
  durağan olmayan denge, 136-37
Uniramialar, 592, **593, 594**
  üyeleri 598-99, **599**
Unkurdu *(Tribolium castaneum)*, 129-31
  eşeyli ve eşeysiz üremenin karşılaştırılması, 216, **217**
Unokais, 323, 324
Uranyum-kurşun yaş tayini, 39
Ursus americanus (siyah ayı), **359**
Ussher, James, 21
Uta stansburiana (şeritli kertenkele), 384, **385**
Uyum gücü. *Ayrıca bkz.* Üreme başarısı
  anasal
    parazitoit arıların kuluçka büyüklüğü, 380-81, **381**, *381*
    yumurta büyüklükleri, 384, **385**
  antagonistik eşeysel seçilim, 389-90, **390**
  çoklu özelliklerde, 233
  Darwinist, 48
  doğada ölçülebilir olarak, 61-62
  doğal seçilim ve uyum gücü, 61-62, 67, 229-31
  doğrudan, 333
  dolaylı, 333, 336
  ebeveyn-yavru çıkar çatışması, 345
  eşeysiz ve eşeyli üremede, 216-18
  fenotip, 241
  genotipin, 119, 122
  hareketli elementler ve, 625
  heterozigotların, 131-38
  hibrit populasyonların, 424
  hibrit zonunda, 425-26
  homozigotların, 131-38, 176-77
  kısırdöngü değildir, 61-62
  mutasyon, 80-81
  "net," 389-90, **390**
  oransal, 231
  ortalama, 122
  pelin otu hibritlerinin, 426, **427**, *427*
  RNA moleküllerinin, 471
  seçilim modelleri ve, 242
  sosyal davranış bakımından, 331, *332*
  toplam, 332-36, 349
    beyaz alınlı arıkuşlarında, 335-36, **336**
  yardıma bağlı, 337
Uyumsal açılım, 521-22, **521**
Uzaysal düzlemsellik, 589
Uzlaşılar
  adaptasyonda, 276-83
    begonya çiçek büyüklüğü, **272**, 276-78, **277**
    Fuchsia renk değişiminde, 278-80, **278**
    Ophraella'da konak değiştirme, 280-83
  bitkilerde üreme ve hayatta kalma arasında, 372, **373**
  enerji ve zaman arasında, 360-61
  erken ve geç yaşta üreme arasında, 369-72
  mevcut üreme çabası ile gelecek üreme performansı arasında, 378-79
  optimal yavru sayısı ve, 375-82
  yaşlanma teorisinin evriminde, 366, **367**, 368, 369-72, 375
  yavru büyüklüğü ve sayısı arasında, 382-83, **382, 383**
  yayılma (bulaşma) sıklığı hipotezinde, 10-11
Uzun-kuyruklu dulkuşu *(Euplectes progne)*, 291
Uzun terminal tekrarlar (UTT), 626

Üniformitarianizm, 37, 69
Üreme. *Ayrıca bkz.* Eşeyli üreme; Eşeysel seçilim,
  eşeysiz, 218-19, **219**, 221

iki üreme modelini gösteren organizmalar, 213-18, **214**
modellerinin karşılaştırılması, 214-18
rastgele olmayan, 55-56
yaşamın erken ve geç döneminde üreme arasında uzlaşı, 369-72
Üreme başarısı
bitkilerde, 319-22, 320
farklılıklarının hesaplanması, 228-32
kuluçka büyüklüğü ve döller, 379
sınırlayıcı faktör olarak eşey asimetrisi, 293-94
varyasyonu, 55-56
zürafa boyun uzunluğu ve, 254-55
Üreme fedakarlığı, 337-45
Üreme fedakarlığında ekolojik faktörler, 341-42
Üreme hücreleri, 85
Üreme izolasyonu, 404
Üreme potansiyeli, 55, *55*
Üreme stratejilerinde çeşitlilik, 360
Üvey evlat, ayrımcı evebeyinlik, 674-77
Üye homolojileri, 595-601
dörtüyelilerde, 595-98, **595**, **596**, 606
eklembacaklılarda, 598-601, 606
Devon lob yüzgeçli balıkları, 595, **595**, 597
etkileyen gelişimsel ve genetik değişiklikler, 596-98

Valentine, James, 591
Vampir yarasalarda, kan paylaşımı, 351-53, **352**, **353**
Van Noordwijk, A.J., 188
Van Valen, Leigh, 529-30
Varyasyon. *Ayrıca bkz* Genetik varyasyon
bireyler arasında, 51, 53, 84
kalıtım derecesi, 51-53
mutasyon oranları, *83* 84-85
üreme başarısında, 55-56
türler arasında, 84-85
Varyeteler, 426
Vasküler dokular ve bitki çeşitlenmesi, 601-2
Vaughton, Glenda, 319, 321
Veba, 211
Vektör kaynaklı ve doğrudan bulaşan hastalıklar, virülansları, 653-54, **654**
Veri setleri arasında uyum, 41-43
jeolojik değişim ve plaka hareketi, 41-42
keseli memeliler tarihi, 42, **43**
Vibrio cholerae, 639, 654
Vigilant, Linda, 568, 570
Virjinya keseli sıçanı (*Didelphis virginiana*), 361-62, 373-75, **374**
Vikaryans, **410**, 412-13
Viking uzaygemisi, 478
Virionlar, HIV, 5, 6, 8, 9
Virülans, 10-12, 651-55
bulaşma sıklığı hipotezi, 10-12, 17
evrimi, 651-5
insan patojenlerinde, 653-55, **654**
Virülansın uzlaşı hipotezi, 651-54, **653**
Virüsler, 5-7. *Ayrıca bkz.* Influenza A virüsü; İnsan immün yetmezlik virüsü (HIV)
Voelker, R.A., 104
Volkanizma, K-T sınırı patlaması, 534
Volvox, 213, **214**
Vücut büyüklüğü
deniz iguanalarında, 295-99
insanlarda
beyin hacmi ve büyüklük, 579, **579**
eşeysel dimorfizm, **290**, 322-24
kağıt arısı dişilerinde, 342-43

Waage, J.K., 299
Waddle, Diane, 566
Wallace, Alfred Rusel, 48
Watson, James, 78
Weber, Peter, 479
Weinberg, Wilhelm, 116
Weis, Arthur, 242, 243
Welch, Allison, 308
Wernicke bölgesi, 577, 579
Westemeier, Ronald, 156, 157, **188**, **189**, 191
WHIPPO-1 veri seti, 444, **445**
White, Tim D., 559, 563
Wikelski, M., 296, 298, 300
Wilkinson, Gerald, 314, 316, 351-52
Williams, George C., 641
Wilson, Allan, 452-53, 454
Wilson, D.E., 552
Wilson, E.O., 539
Wilson, Margo, 323
Wiwaxia corrugata, 516
Woese, C.R., 491-92
Wolfe, Lorne, 187
Wolpoff, Milford, 568
Wood, Bernard, 563, 575
Wrangham, R.W., 558
Wray, G.A., 393, 516-17
Wrege, Peter, 336, 347
Wright, Sewall, 170, 171, 172
Wurmbea dioica, 319, 321

Xiao, S.Y., 519
X kromozomunun taşıdığı, postzigotik izolasyondan sorumlu genler, 429
Xu, Xing, 454

Y1 Nomamö Kızılderilileri, 323, **324**, 675
Yabanarıları, parazitoit, 379-82
Yabanıl tip, 94
Yabani hardal (*Arabidopsis thaliana*), 206, 603, **604**, 605-6
Yabani turp (*Raphanus raphanistrum*), 320
Yagua avcı-toplayıcıları, **660**
Yakalı kertenkele (*Crotaphytus collaris*), 175, **176**
Yakalı sinekçilkuşu *(Ficedula albicollis)*
antagonistik pleiotropi, 371, **372**
kuluçka büyüklüğü, etkisi, 378-79
yaşlanma, **363**
Yakını görememe (miyopluk), 661-62
Yalancıgenler, 32, 87
nötral evrim ve, 614
Yalancı sölomlular, 511
Yang, D.Y., 500
Yang, Xiangning, 526, 528
Yanlış-eşleşme hataları, DNA, *369*
Yapısal homolojiler, 22-24, **23**
Yaprak kınkanatlısı (*Ophraella*), 280-83, **281**
Yarasalar
meyve, 265-68, **266**, **268**
testis büyüklükleri, 265-68, **266**, **268**
vampir, 351-53, **352**, **353**
Yaratılışçılık, 21-22, 65-70
diğer itirazlar , 68-69
doğada mükemellik ve karmaşıklık, 66-67
tartışmanın tarihi, 66
tartışma için motivasyon, 69-70
Yardım davranışı. *Bkz.* Fedakarlık
Yassısolucanlar, 94, **514**
Yaşam ağacı, **466**, 496-98
Yaşam döngüsü, 110-11, 111
HIV'in, 5-6, **6**, 469
Yaşam formlarının akrabalıkları, 22-30. *Ayrıca bkz.* Akrabalık katsayısı (*r*)
filogenetik ağaçlar ve, 26-30
akciğer ve hava kesesi için, 30
kullanımı, 27-30
okuması, 26-27, **28**
homoloji, 22-24, **23**, 25
türler arası akrabalıklar, 24-26
Yaşam hızı yaşlanma teorisi, 362-65
Yaşamın kökeni, 465-505
biyolojik polimerler, 484-85, **484**
çevre ve, 485-87
hücresel yaşam, 466, 487-500
avantajları, 487
DNA ve, 487
evrensel filogeni, 489-92, 499-500, **500**
fosil kayıtları, 487-89, **489**
incelenmesi, 492-94
nükleotit ve, 483-84, **484**
Oparin-Haldane modeli, 481-83, **482**, 486
organelleri, 498-500
panspermia hipotezi, 477, 478-79
RNA enzimleri (ribozimler) ve, 465-66, 467
RNA Dünyası hipotezi, 467-77
durumu, 469
yapı taşları, 479-81
yapı taşlarının kaynağı, 479-81
yaşam ağacı, **466**, 496-98
Yaşam öyküleri, 359-99
çıkar çatışmaları, 386-90
eşeysel birlikte-evrim, 389-90, **390**
genomik etiketleme, 386-89
geniş evrimsel kapsamda, 390-96
genetik varyasyonun korunması, 391-93
yeni özelliklerin oluşumu ve, 393-94
menopoz, 376-78, 377
suboptimal, 394-96
temel konular, 361-62
yaşlanma, 362-75
evrimi üzerine doğal deneyler, 372-75
evrimsel teori, 365-75
kuşlarda, **363**
uzlaşı ve, 366, **367**, 368, 369-72, 375
yaşam hızı teorisi, 362-65
zararlı mutasyonlar ve, 366-69, **367**, 375
yavru büyüklüğü, 382-86
fenotipik esneklik (kınkanatlı yumurta büyüklüğünde), 384-86, **387**
üzerine seçilim, 384, **385**
yılda üretilen yavru sayısı, 375-82
kuşlarda kuluçka büyüklüğü, 372, 375-79, **379**
parazitoit arılarda kuluçka büyüklüğü, 379-82
Yaşam, tanımı, 467-69
Yaşayan fosiller, 526, **527**, **528**
Yaşlanma, 362-75
böceklerde, **363**
doğal deneyleri 372-75
evrimsel teorisi, 365-75
kuşlarda, **363**

memelilerde, **363**
uzlaşıları 366, **367**, 368, 369-72,375
yaşam hızı teorisi, 362-65
zararlı mutasyonlar 366-69, **367**, 375
Yaşlanmanın evrimsel teorisi, 365-75
uzlaşı, 366, **367**, 368, 369-72, 375
üzerine doğal deneyler, 372-75
zararlı mutasyonlar, 366-69, **367**, 375
Yaş tayini
oransal, 37
radiometrik, 39-41, 69
Yavru öldürme, 47, 62, 301-2
Yaygın soğuk algınlığı, ateş, 667-68, **667**
Y-bağlantılı genler, insan ve Afrika büyük insansı maymunlarının filogenisinin temellendiği, 554, **555**
Yeni özelliklerin evrimi, 393-94
Yeni Zelanda, kuş faunasında yokoluş, 537
Yer ispinozları (Daphne Major'de), 231-33, **232**
Yersinia pestis, 211
Yeşil algler *(Chlamydomonas)*, 633, 634
Yetişme ortamı-bireyin doğası çelişkisi (kalıtımda), 224-25
Yılanlarda göç ve seçilim, 159-60, **160**, 161-62
Yokolma girdabı hipotezi, 189-91
Yokoluş(lar), 527-43
ada, 538
arkaplan, 529-30
beklenen
en fazla etkilenen bölgeler, 539-43, **540, 541, 542**
türlerin ortadan kalkma oranı, 538-39
evrime kanıt olarak, 33-34
Fanerozoyik boyunca, **529**
günümüz, 536-43
kitlesel yokoluş yolda mı, 537-43
Polinezya kuş faunası, 536-37
kitlesel, 453, 527-43, **529**
Kretase-Tersiyer (K-T), 453, 530-36
çarpma hipotezi, 530-33
genişlik ve seçiciliği, 535-36
öldürme mekanizmaları, 533-34
oranı (hızı), 527, 530
Yosunlarda poliployidi, 414
Young, Andrew, 175, 177
Young, Truman, 253, 372, 373
Yön belirleyici zon (YBZ), 596-97
Yönlendirilmiş panspermia, 479
Yönlendirilmiş seçilim, 241, 242, 243, 276-78, **277**
Yule, G. Udny, 124
Yumurta büyüklüğü, kuluçka büyüklüğü, 382-86, **387**
Yumurtalar, dişi yatırımı, 292
Yumuşakçalar, gözlerde varyasyon, 67, **68**
Yuvalar (kağıt arılarında), 342-43, **342**
Yuvarlak solucan *(Caenorhabditis elegans)*, 591
Yüzme kesesi, evrimsel tarihi, 27-29, **30**
Zaedyus pichiy (cüce armadillo), **35**
Zaman, **38**
Zaman cetveli (ölçeği), 524
Zamansal düzlemsellik, 589
Zamansal yanlış yorumlama, fosil kayıtlarda, 509
Zar, J.H., 127
Zararlı mutasyonlar
etkisini geç gösteren, 372
evrimsel yaşlanma teorisi, 366-69, **367**, 375
Zebra balığı, erginde üyeler, **599**
Zeka özürlülük, eleme için zorunlu kısırlaştırma, 140-42
Zhao, Yue, 520
Zhu, Tuofo, 17
Zik-zak evrim, 526, **528**
Zonosemata vittigera (tefiritid sinek), 255-59, **256, 257, 258**
Zorla kısırlaştırma, 110, 129, 140-42
Zorunlu endosimbiyontlar, 220
Zorunlu kısırlaştırma, 110, 129, 140-42
Zögopod, **595**, 598
Zuckerkandl, E, 452, 612
Zürafa boynu, 251-55, **252, 253**
beslenme rekabeti hipotezi, 251, 253
silah olarak, 253-55, **253**