ERNST MAYR



EVRİM NEDİR?

SAY

EVRİM NEDİR?



İngilizceden çeviren:
Nurdan Soysal

ERNST MAYR

Tüfek, Mikrop ve Çelik adlı kitabın yazarı Jared M. Diamond'un önsözüyle...

SAY

Ernst Mayr (1904-2005)

1904'te Almanya'nın Kempten kentinde doğdu. Genetik ve evrim kuramının çağdaş sentezinin mimarlarından biri olan Mayr'ın kariyeri, kuşbilim, sistematik, zoo-coğrafya, evrim kuramı ile bilim tarihi ve felsefesini kapsamaktadır. On altı kitap yazmış, yedi yüzden fazla bilimsel makale yayımlamıştır. 1953'te, ölünceye değin Onursal Profesör olarak kaldığı Harvard Üniversitesi'ndeki Karşılaştırmalı Zooloji Müzesi'nde çalışmaya başlamıştır.

Nurdan Soysal

İstanbul'da doğdu. Kadıköy Maarif Koleji ve İTÜ Elektrik Fakültesi'nden mezun oldu. TEK'te çalıştıktan sonra özel bir şirkette ihracat müdürü olarak görev yaptı. Emekli olduğundan beri çeviri yapmaktadır. Erich Fromm'un *İtaatsizlik Üzerine* ve Roger Lewin'in *Modern İnsanın Kökeni* adlı eserleri diğer çevirileri arasındadır. Bir çocuk annesi olan Soysal İstanbul'da yaşamaktadır.

EVRİM NEDİR?

ERNST MAYR

İngilizceden çeviren:
Nurdan Soysal

SAY

Say Yayınları
Popüler Bilim Dizisi

Evrim Nedir? / Ernst Mayr
Özgün adı: *What Evolution Is*

© Ersnt Mayr, 2001

Türkçe yayın hakları Kesim Ajans aracılığıyla © Say Yayınları
Bu eserin tüm hakları saklıdır. Yayınevinden yazılı izin alınmaksızın kısmen veya tamamen alıntı yapılamaz, hiçbir şekilde kopyalanamaz, çoğaltılamaz ve yayımlanamaz.

ISBN 978 605-02-0488-9
Sertifika no: 10962

İngilizceden çeviren: Nurdan Soysal
Yayın koordinatörü: Levent Çeviker
Editör: Sinan Köseoğlu
Sayfa düzeni: Tülay Malkoç

Baskı: Lord Matbaacılık ve Kâğıtçılık
Topkapı–İstanbul
Tel.: (0212) 674 93 54
Matbaa sertifika no: 22858

1. baskı: Say Yayınları, 2016

Say Yayınları
Ankara Cad. 22 / 12 • TR-34110 Sirkeci-İstanbul
Telefon: (0212) 512 21 58 • Faks: (0212) 512 50 80
www.sayyayincilik.com • e-posta: say@sayyayincilik.com
www.facebook.com/sayyayinlari • www.twitter.com/sayyayinlari

Genel Dağıtım: Say Dağıtım Ltd. Şti.
Ankara Cad. 22 / 4 • TR-34110 Sirkeci-İstanbul
Telefon: (0212) 528 17 54 • Faks: (0212) 512 50 80
internet satış: www.saykitap.com • e-posta: dagitim@saykitap.com

İÇİNDEKİLER

Öndeyiş 7
Önsöz 15
Teşekkür 19

KISIM I
EVRİM NEDİR?
Bölüm 1. Ne Tür bir Dünyada Yaşıyoruz? 23
Bölüm 2. Yeryüzündeki Evrimin Kanıtı Nedir? 35
Bölüm 3. Yaşayan Dünyanın Doğuşu 67

KISIM II
EVRİMSEL DEĞİŞİM VE UYARLANMIŞLIK NASIL AÇIKLANIR?
Bölüm 4. Evrim Neden ve Nasıl Gerçekleşti? 103
Bölüm 5. Değişimsel Evrim 115
Bölüm 6. Doğal Seçilim 151
Bölüm 7. Uyarlanmışlık ve Doğal Seçilim: Anagenez 189

KISIM III
ÇEŞİTLİLİĞİN BAŞLANGICI VE EVRİMİ: KLADOGENEZ
Bölüm 8. Çeşitliliğin Birimleri: Türler 205
Bölüm 9. Türleşme 221
Bölüm 10. Makro Evrim 237

KISIM IV
İNSANIN EVRİMİ

Bölüm 11. İnsanlık Nasıl Evrildi? 289
Bölüm 12. Evrimsel Biyolojinin Sınırları 327

Ek A: Evrim Teorisine Ne Gibi Eleştiriler Yapılmıştır? 331
Ek B: Evrim Hakkında Sık Sık Sorulan Sorulara Kısa Cevaplar 337

Terimler Sözlüğü 347
Kaynakça 357
Dizin 367

ÖNDEYİŞ

Evrim, son iki yüzyıl içinde ortaya atılmış en büyük ve en etkili fikirdir. Uzun ve inanılmaz üretken bir yaşam sürdürmüş olan Charles Darwin'in *Türlerin Kökeni* adlı kitabının 1859'da yayımlamasıyla, ilk defa ayrıntılı biçimde gün ışığına çıkmıştır. Darwin'in kariyeri 22 yaşında İngiliz Kraliyet Donanması'na bağlı *Beagle* adlı gemiye binip biyolojik örnek toplama amaçlı bir dünya gezisine çıkmasıyla başlamış olsa da o zaten kendini doğa tarihine adamış bir delikanlıydı.

Darwin'in zamanından beri evrimin mekanizmaları hakkında yeni birçok şey öğrenildi. Kolay anlaşılır, etkileyici üsluba sahip bir yazar olduğu gibi, neslinin en büyük biyoloğu olan Darwin, bir de günümüzdeki evrim düşüncesinin durumu üzerine yeni bir kitap yazabilseydi bizim için harika olmaz mıydı? Bu elbette imkânsız çünkü Darwin 1882'de öldü. Bu kitap ise, ondan sonra yazılmış en iyi kitap. Yine uzun ve inanılmaz derecede üretken bir yaşam sürdüren ve yine kolay anlaşılır, etkileyici üsluba sahip bir yazar olan günümüzün en büyük biyologlarından biri tarafından yazıldı.

Ernst Mayr'ı daha iyi anlatabilmek için, size bir deneyimimi aktaracağım. 1990'da, tropik Yeni Gine adasının kuzey kıyısında yer alan dik yamaçlı, yüksek, izole Cyclops Sıradağları'ndaki ikinci kuş araştırmasını yürütüyordum. Araştırma, dik ve kaygan patikalardan düşme, kesif ormanda kaybolma, ıslak ve soğuk havaya maruz kalma ve benim bel bağlamış

olduğum ama aslında kendi planlarına göre hareket eden yerlilerle oluşabilecek muhtemel uyuşmazlıklar gibi gündelik riskler yüzünden zor ve tehlikeli olduğunu ortaya koymuştu. Neyse ki o zamanlar Yeni Gine, uzun süredir "yatışmış" durumdaydı. Yerli kabileler artık birbirleriyle savaşmıyorlardı, Avrupalı ziyaretçiler ise alışıldık bir görüntü haline gelmişler ve artık öldürülme tehlikeleri kalmamıştı. 1928'de ilk Cyclops Sıradağları araştırması yürütülürken bu avantajların hiçbiri yoktu. 1990'da gerçekleştirmiş olduğum ikinci araştırmanın o zaman bile ne denli zor şartlarda yürütüldüğünü düşündüğümde, 1928'deki ilk araştırmada insanın hayatta kalmayı nasıl başarabildiğini hayal etmem zordu.

1928 araştırması, tıpta klinik öncesi eğitimini tamamlarken aynı anda da zoolojide doktora tezini bitirmek gibi olağanüstü bir başarı kazanmış olan 23 yaşındaki Ernst Mayr tarafından yürütülmüştü. Darwin gibi Ernst de, kendini doğa tarihine tutkuyla adamış bir gençti ve böylece, Berlin Zooloji Müzesi'nin ünlü kuşbilimcisi Erwin Stresemann'ın dikkatini çekmişti. 1928'de, Stresemann ile birlikte New York'taki Amerikan Doğa Tarihi Müzesi'nden ve Londra yakınlarındaki Lord Rotschield Müzesi'nden kuşbilimciler, Yeni Gine'nin önemli kuşbilim gizemlerinin kalan kısmını, o zamana kadar sadece yerlilerin topladığı numunelerden bilinip de Avrupalılar tarafından henüz yaşam alanlarına kadar izlenmemiş olan cennetin şaşırtıcı kuşlarının izini sürerek "çözmek" için cesur bir plan öne sürdüler. O tarihe kadar Avrupa dışına hiç çıkmamış olan Ernst, bu göz korkutucu araştırma programı için seçilen kişiydi.

Ernst'in "çözümü", günümüzde güçlükleri kavranması zor olan bir görevden, Yeni Gine'nin kuzey kıyısındaki beş önemli dağda yapılacak etraflıca bir kuş araştırmasından oluşuyordu. En azından bu günlerde araştırmacılar ve saha asistanları, yerliler tarafından tuzağa düşürülmek gibi vahim bir riskle karşı karşıya değiller. Ernst, yerli kabilelerle dost

olmayı başarmış fakat onlar tarafından öldürüldüğü yanlışlıkla resmi olarak rapor edilmiş, ciddi sıtma nöbetleri geçirmiş, kızıl, dizanteri ve diğer tropik hastalıkları atlatmış, ayrıca şelaleden düşmüş, alabora olmuş bir kanoda neredeyse boğulmanın eşiğine gelmiş ama beş dağın hepsinin de zirvesine ulaşmayı başarıp birçok yeni türü ve alt türü içeren geniş çaplı bir kuş koleksiyonunu bir araya getirmişti. Koleksiyon, eksiksiz olmasına rağmen, gizemli "kayıp" cennet kuşlarını içermiyordu. Bu şaşırtıcı olumsuz keşif, Stresemann'a gizemin çözümüne ilişkin kati ipucunu sağladı: Tüm bu kayıp kuşlar, cennet kuşlarının bilinen türlerinin melezleridir, nadir bulunma nedenleri de budur.

Ernst, Yeni Gine'den, Whitney Güney Denizi Keşif Gezisi'nin bir üyesi olarak kuş araştırmalarına katıldığı Güneybatı Pasifik'teki kötü şöhretli (o günlerde Yeni Gine'den bile daha tehlikeli olan) Malaita adasının da dahil olduğu Solomon Adalarına devam etti. 1930'da bir telgrafla, düzinelerce Pasifik adasından Whitney Keşif Gezisi'nde toplanan on binlerce kuş numunesini tanımlaması için New York'taki Amerikan Doğa Tarihi Müzesi'ne davet edildi. Darwin'in evde oturarak yaptığı deniz kıskaçlıları koleksiyonuyla ilgili "keşiflerinin", kavrayışını oluşturmakta Galapagos Adalarına yaptığı ziyaret kadar önemli olması gibi, Ernst Mayr'ın müzelerdeki kuş örnekleriyle ilgili "keşifleri" de, coğrafi değişiklik ve evrimi kavramasında Yeni Gine ve Solomon Adaları'ndaki saha çalışmaları kadar önemliydi. Ernst 1953 yılında New York'tan, günümüzde 97 yaşındayken halen çalışmakta ve bir iki yılda bir yeni kitap yazmakta olduğu Harvard Üniversitesi Karşılaştırmalı Zooloji Müzesi'ne geçti. Ernst'in yüzlerce teknik makalesi ve düzinelerce teknik kitabı, evrim ile biyolojinin tarihi ve felsefesi konusunda araştırmalar yürüten bilim insanları için uzun süredir standart referans oluşturmuştur.

Ernst, Pasifik'teki kendi saha çalışmaları ve müzelerdeki kuş örnekleri üzerindeki çalışmalarından edindiği bilginin

yanı sıra, sineklerden çiçekli bitkilere, salyangozlardan insanlara kadar diğer türleri de kavramak için birçok bilim insanıyla işbirliği yapmıştır. Tıpkı Erwin Stresemann ile karşılaşmasının Ernst'in hayatını değiştirmesi gibi, bu işbirliklerinden biri de benim hayatımı değiştirdi. Genç bir öğrenci olduğum yıllarda insanın kan grupları üzerine çalışmalar yapan bir doktor olan babam, insanın kan gruplarının doğal seçilime tabi olarak evrimleştiğini kanıtlayan ilk çalışmada Ernst ile işbirliği yapmıştı. Ernst ile o suretle, evimizdeki akşam yemeğinde tanıştım, sonra onun tarafından Pasifik Adaları kuşlarının tanımlanması için görevlendirildim. Yeni Gine ve Solomon Adaları'na yaptığım 19 kuş keşif gezisinin ilkine 1964'te başladım ve 1971'de, 30 yıllık bir çalışmadan sonra, ancak bu yıl bitirdiğimiz Solomon ve Bismarck kuşları hakkındaki büyük kitap için Ernst ile birlikte çalışmaya başladım. Günümüzdeki birçok diğer bilim insanına olduğu gibi benim kariyerim de, Ernst Mayr'ın fikirleriyle, yazılarıyla, işbirliğiyle, örnek oluşuyla, yaşam boyu süren sıcak dostluğuyla ve teşvikleriyle yirminci yüzyıl bilim insanlarının yaşamlarını nasıl şekillendirdiğine örnek teşkil eder.

Yine de evrimin, sadece bilim insanları tarafından değil, halk tarafından da anlaşılması gereklidir. Evrim hakkında biraz olsun bilgi sahibi olmadan, etrafımızdaki canlıları, insanın eşsizliğini, genetik hastalıklar ile bunların muhtemel tedavilerini, genetiğiyle oynanmış ürünlerle bunların olası tehlikelerini anlama şansı yoktur. Canlılar dünyasının hiçbir yönü, evrim kadar büyüleyici ve gizem dolu olamaz. Her türün kendi seçtiği nişe çarpıcı biçimde uyarlanmış olması nasıl açıklanabilir? Ya da cennet kuşlarının, kelebeklerin ve çiçeklerin güzellikleri? Üç buçuk milyar yıl önce en basit bakteriden başlayıp, dinozorlara, balinalara, orkidelere ve dev sekoyalara giden kademeli ilerleme nasıl açıklanabilir? Doğa ilahiyatçıları [vahiyci ilahiyatçılardan farklı olarak Tanrı'nın varlığını, akla ve doğanın deneyimlenmesine da-

yandıran ilahiyatçılar] yüzlerce yıldır bu tür sorular sormuşlar fakat bilge ve kudretli bir yaratıcının varlığından başka bir cevap bulamamışlardır. Sonunda Darwin, yaşamın büyülü dünyasının, en basit bakteri benzeri organizmalardan doğal süreçler yoluyla evrildiğini öne sürmüş ve bu iddiasını, üzerinde çok kafa yorarak oluşturduğu evrim kuramını sunarak desteklemiştir. En önemlisi, aynı zamanda nedensellik kuramını ve doğal seçilim kuramını da ortaya koymuş olmasıdır.

Biyolojik çeşitlilikten evrimin sorumlu olduğu görüşü, 1859'dan hemen sonra geniş ölçüde kabul görmüş olsa da evrime ilişkin daha özellikli konular, sonraki 80 yıl boyunca tartışmalı kalmıştır. Bu süre içinde evrimsel değişimin nedenleri, türlerin nasıl başladığı ve evrimin kademeli mi yoksa kesintili bir süreç mi olduğu konusunda sürekli anlaşmazlıklar mevcuttu. 1937-1947 Evrimsel Sentezi, büyük ölçüde fikir birliği sağladı, sonraki yıllarda meydana gelen moleküler biyoloji devrimi de Darwin'in kuramlar dizisini ve bunun biyologlar arasındaki desteğini kuvvetlendirdi. Bu yıllarda, karşı teoriler öne sürmek için çeşitli girişimler yapılmış olsa da hiçbiri başarılı olamadı. Hepsi de tamamen çürütüldü.

Darwin'in kuramlar dizisinin yalnızca biyolojik evrimi değil, daha geniş kapsamlı olarak tüm dünyamızı ve insan denen olağanüstü varlığı da açıklamak için önemli olduğu giderek idrak edildi. Bu, evrimin tüm yönleriyle ilgili dikkat çekici bir yayın patlamasına yol açtı. Şimdiye kadar, yaratılışçıların iddialarını evrim gerçeğinin güçlü kanıtlarını sunarak inandırıcı şekilde çürüten yaklaşık bir düzine yayın çıktı. Uzmanlar şimdi, evrimsel biyolojiyle ilgili, Futuyma, Ridley ve Strickberger tarafından yazılmış ve son derece ayrıntılı biçimde evrimin tüm yönlerine ilişkin bilgileri içeren, toplamı 600 sayfayı geçen üç mükemmel kitaba başvurabilirler. Bu kitaplar, evrimsel biyolojinin gerçekleri ve kuramları üzerine mükemmel bir eğitim sağlamaktadır.

Mevcut literatür, bu haliyle mükemmel olsa da, bir eksiği bulunmaktadır: Sadece bilim insanlarına değil, eğitimli kesime hitap eden, özellikle evrimsel fenomenler ve süreçlerin açıklamaları üzerinde duran evrimin orta düzeydeki bir anlatımının eksikliği. İşte bu, Ernst Mayr'in *Evrim Nedir* adlı kitabının üstün olduğu alandır. Şanslıyız ki, bir ömür boyu bilim insanları için yazdıktan sonra Ernst, eşsiz deneyimlerinin özünü halk için süzerek sunmuştur. Her büyük evrimsel olgu, açıklama gerektiren bir problem olarak ele alınır. Ernst, önceki başarısız açıklamaların tarihçesini, nihai doğru çözümü ortaya çıkarmak için sıklıkla kullanır. Ayrıca, Ernst'in konuyu üç bölüm halinde ele alışı da çok yardımcı olmaktadır: (A) evrimin kanıtı, (B) evrimsel değişimin ve uyarlanmanın açıklaması, (C) biyo-çeşitliliğin başlangıcı ve anlamı. İnsanlığın tarihçesiyle ilgili ayrı bir bölüm, insanlarla kuyruksuz maymunların "sadece başka bir grubu" olarak ortaya çıkan öncülerinin (hominidlerin) evrimini çok başarılı bir şekilde ortaya koymaktadır. Bu bölüm, *Australopithecus*'tan *Homo*'ya giden evrimleşme esnasında beyin boyutundaki ani, çarpıcı büyümenin nedeni ve fedakâr davranışın kaynağı gibi öne sürülen yeni fikirleri içerir.

Ernst'in *Evrim Nedir* adlı bu eseri özellikle hangi hedef kitle için uygundur? Bu soru, şöyle cevaplanabilir: Evrimle ilgilenen herkes (özellikle, evrimsel değişimin temelindeki nedenleri gerçekten anlamak isteyenler) için uygundur. Moleküler biyolojinin son keşifleri gibi teknik detaylar kitaba dahil edilmemiştir çünkü bunlar evrimle ilgili detaylı metinlerde olduğu gibi herhangi bir modern biyoloji ders kitabında da bulunabilir. *Evrim Nedir*, biyolog olmayanların evrim üzerine alacağı bir ders için ideal bir kitap olacaktır. Bu kitap, kavramlar ve açıklamalara verdiği önem nedeniyle paleontologlarla antropologların hoşuna gidecektir. Ernst'in duru dili evrim konusunu meslekten olmayan eğitimli herhangi biri için anlaşılabilir hale getirmektedir.

Darwinizm, son yıllarda o kadar büyüleyici bir hale gelmiştir ki her sene isminde "Darwin" sözcüğü geçen en az bir kitap yayımlanmaktadır. *Evrim Nedir*, yararlı bir rehber olacaktır.

Mayr'ın *Evrim Nedir* adlı eseri hakkındaki görüşlerimi, evrime pek az ilgiyi duyanların bile alıp okumaları gereken bir kitap olduğunu söyleyerek özetleyebilirim. Karşılığını bol bol alacaksınız. Evrim üzerine daha iyi bir kitap yok. Bunun gibi bir kitap da asla olamayacak.

Jared M. Diamond

ÖNSÖZ

Evrim, biyolojideki en önemli kavramdır. Biyolojide, evrimi göz önüne almadan layıkıyla cevaplanabilecek tek bir "Neden?" sorusu yoktur. Fakat bu kavramın önemi, biyolojinin çok ötesine gider. Çağdaş insanın düşüncesi, farkında olsak da olmasak da, evrimsel düşünceden ciddi bir biçimde etkilenmiştir; hatta evrimsel düşünce tarafından belirlenmiştir diyebiliriz. Bu yüzden, bu önemli konuyla ilgili bir kitap yazmak için bir mazeret gerekmez.

Yine de bazıları, "Piyasa evrim hakkındaki kitaplara zaten doymadı mı?" diyebilirler. Yayımlanan kitapların sadece sayısı düşünüldüğünde cevap pekâlâ "Evet" olabilir. Özellikle, evrim çalışmalarında uzmanlaşan biyologlara hitap eden mükemmel birkaç ders kitabı mevcuttur. Ayrıca, yaratılışçıların saldırılarına karşı evrimciliğin mükemmel savunmalarını içeren kitaplar olduğu kadar, davranışsal evrim, evrimsel ekoloji, birlikte evrim, eşeysel seçilim ve uyarlanma gibi evrimin özel konularında da olağanüstü kitaplar vardır. Fakat hiçbiri, aklıma takılan boşluğu tam olarak dolduramaz.

Bu kitap, üç tür okuyucuya yönelik olarak hazırlanmıştır: İlki ve en önemlisi, ister biyolog olsun ister olmasın, evrim hakkında biraz daha bilgi edinmek isteyen herhangi biridir. Bu tür bir okuyucu, bu sürecin ne kadar önemli olduğunu bilmekle birlikte nasıl işlediğini ve Darwinci açıklamaları he-

def alan bazı saldırılara nasıl cevap verilebileceğini bilemez. İkinci okuyucu grubu, evrimi kabul edip de doğru olan açıklamanın Darwinci yorum olduğundan kuşku duyanlardır. Bu tür okuyucunun sorma eğiliminde olduğu tüm soruları cevaplamayı umuyorum. Sonuncusu, ona karşı daha iyi savunma yapabilmekten başka hiçbir gerekçesi olmasa bile, evrim bilimiyle ilgili güncel değerler dizisi hakkında daha fazla bilgilenmek isteyen yaratılışçılardır. Bu tür okuyucunun fikirlerini değiştirmeyi beklemiyorum ama onlara, evrim biyologlarının, Yaratılış'taki (Tevrat'ın ilk bölümündeki) açıklamaya ters düşmelerine neden olan kanıtın ne kadar güçlü olduğunu göstermek istiyorum.

Bu ihtiyaçları karşılama niyetiyle yazılan mevcut kitapların bazı eksikleri var: Hepsi de kötü düzenlenmişler, kolay okunabilecek, kısa ve özlü bir anlatım sunmakta başarısızlar. Çoğu, olmaları gerektiği kadar öğretici değiller çünkü evrim gibi zor bir konu, bir dizi sorunun cevaplanması şeklinde verilmelidir. Hemen hemen hepsi, değişkenliğin genetik temeli ve eşeysel oranların rolü gibi evrimin uzmanlık konularına çok yer vermekte. Neredeyse hepsi, çok teknik ve çok fazla mesleki dil kullanılarak yazılmış. Son zamanlardaki önemli evrim kitaplarının içeriklerinin yaklaşık dörtte biri, genetiğe ayrılmış durumda. Genetiğin prensiplerinin etraflıca açıklanması gerektiğine katılıyorum ama bu kadar çok Mendel aritmetiğine de gerek yok. Genin, seçilimin hedefi olduğu gibi modası geçmiş iddiaları savunmak ya da bunlara karşı çıkmak için veya aşırı rekapitülasyonizmi (yinelemeli oluşçuluk teorisini, yani bireyoluşun [ontojeni] soyoluşu [filojeni] tekrarladığı görüşünü) çürütmek için bu kadar yer harcanmamalı. Öte yandan, bu kitapların bazıları, doğal seçilimin farklı tiplerine, özellikle üreme başarısı seçilimine yeteri kadar yer vermemektedir.

Evrimi konu alan mevcut kitapların çoğunun iki zayıf noktası daha var. Birincisi, neredeyse tüm evrimsel fenomen-

lerin, iki önemli evrimsel süreçten birine bağlanabileceğine dikkat çekememeleridir: Uyarlanmışlığın edinilmesi ve korunması ile organik çeşitliliğin rolü ve başlangıcı. Her ikisi de aynı anda meydana gelmiş olmasına rağmen, evrimdeki ilgili rollerinin tam olarak anlaşılabilmesi için ayrı ayrı incelenmeleri gerekir.

İkincisi, evrim konusunun çoğu ele alınış biçimi, tüm evrimsel fenomenlerin gen seviyesine indirgendiği, indirgemeci bir tutum izlemektedir. Sonra, evrimin üst seviye süreçlerini açıklamak için "yukarı doğru" mantık yürütme girişimleri yapılmaktadır. Bu yaklaşım, her zaman başarısız olur. Evrim, bireylerin fenotipleriyle, popülasyonlarla, türlerle ilgilenir; "gen sıklıklarındaki bir değişim" değildir. Evrimin en önemli iki birimi şunlardır: birey (yani seçilimin esas hedefi) ve popülasyon (yani çeşitlendirici evrim aşaması). Benim incelememin esas konuları bunlar olacaktır.

Belli bir evrimsel problemi çözmeye çalışan bir kişinin, uzun tarihçesi boyunca evrimsel biyolojinin her alanında olduğu gibi, aynı başarısız girişimler dizisini bu denli sık takip ediyor olması dikkat çekicidir. Şu anki evrim anlayışımızın 250 yıllık yoğun bir bilimsel çalışmanın sonucu olduğunu unutmayalım. Belli bir evrimsel problemin çözümünü anlamaya çalışan birinin, sonunda geçerli cevaba ulaştıran (birçoğu başarısızlıkla sonuçlanmış) aşamaları göz önüne alması çok yararlı olabilir. Zor bir problemin çözümü yolunda kaydedilmiş ilerlemelerin tarihçesini sık sık fazla ayrıntıya girerek vermemin nedeni, yaptığım şeyin öğretici olmasını sağlamaktır. Son olarak, insanın evrimine özel dikkat sarf ediyorum ve gelişmiş evrim anlayışımızın, modern insanın bakış açılarını ve değerlerini ne dereceye kadar etkilediğini irdeliyorum.

Burada amaçladığım, prensipleri vurgulayıp detaylar içinde kaybolmayan bir başlangıç kitabıdır. Yanlış anlamaları ortadan kaldırmaya çalıştım ama kesintili denge ya da

nötr evrim kuramı gibi gelip geçici uyuşmazlıklara aşırı yer ayırmadım. Ayrıca artık, evrim için ayrıntılı bir kanıt listesi vermeye de gerek yok. Meydana gelen evrim o kadar iyi anlaşılmış bir durumda ki, artık detaylı kanıtlar gösterilmesi gerekmiyor. Yine de, bu kitap razı edilmek istemeyeni ikna etmeyecektir.

Ernst Mayr
Harvard Üniversitesi

TEŞEKKÜR

1950'lerin öncesinden beri evrimle ilgilenen biri olarak, öğrendiklerimin çoğunu, evrimsel düşüncenin artık şahsen teşekkür edemeyeceğim ustalarına borçluyum. Hatırladıklarım Theodosius Dobzhansky, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, David Lack, Michael Lemer, B. Rensch, G. Ledyard Stebbins ve Erwin Stresemann'dır. Aslında liste çok daha uzun olmalı ama bu isimler, şu anda aklıma gelenler. Onlar, modern Darwinizmi oluşturan, kesinlikle çok etkili bir grup düşünürdür.

Bu kitabın hazırlanmasında gerek sağladıkları bilgiyle, gerek eleştirel yorumlarıyla bana yardımcı olan çok sayıda evrimciye şahsen teşekkür etmek benim için zevktir: Francisco Ayala, Walter Bock, Frederick Burkhardt, T. Cavalier-Smith, Ned Colbert, F. DeWaal, Jared Diamond, Doug Futuyma, M. T. Ghiselin, G. Giribet, Verne Grant, Steve Gould, Dan Hard, F. Jacob, T. Junker, Lynn Margulis, R. May, Axel Meyer, John A. Moore, E. Nevo, David Pilbeam, William Schopf, Bruce Wallace, E. O. Wilson, R. W. Wrangham ve Elwood Zimmermann.

Karşılaştırmalı Zooloji Müzesi'ndeki Ernst Mayr Kütüphanesi personeli, literatürün izlenmesinde ve buradaki kaynakçayla ilgili diğer konularda çok yardımcı oldular. Deborah Whitehead, Joohee Lee ve Chenowoth Moffatt, taslağı hazırladılar ve kitabın tamamlanması için birçok yönden kat-

kıda bulundular. Doug Rand, elektronik çizim programını, yaklaşan faciadan kurtardı. Son olarak, en çok Basic Books ile editör kadrosuna, özellikle Jo-Ann Miller, Christine Marra ve John C. Thomas'a kitabın yayına hazırlanma sürecinde bana yol gösterdikleri için müteşekkirim.

KISIM I

EVRİM NEDİR?

BÖLÜM 1

NE TÜR BİR DÜNYADA YAŞIYORUZ?

İnsanoğlunun bilinmeyeni, anlaşılmaz olanı anlama ve açıklama dürtüsü daima vardır. En ilkel kabilelerin folkloru bile, dünyanın başlangıcı ve tarihi üzerinde düşündüklerini gösterir. Şu tür sorular üzerinde düşünmüşlerdir: Dünyayı kim ya da ne meydana getirdi? Gelecek neler getirecek? Biz insanlar nasıl meydana geldik? Kabile mitlerinde bu sorulara çok sayıda cevap verilmiştir. Çoğunlukla dünyanın mevcudiyeti, sorgulanmadan, her zaman şimdi olduğu şekliyle var olduğuna inanılarak, olduğu gibi kabul edilirdi ama insanın yaratılışı ya da başlangıcı hakkında sayısız hikâyeler vardı.

Sonradan, dinlerin kurucuları gibi, düşünürler de bu sorulara cevap bulmaya çalıştılar. Bu cevaplar incelenirken üç sınıfa ayrılabilirler: (1) ezeli ve ebedi bir dünya, (2) kısa süreli değişmeyen bir dünya, (3) evrilen bir dünya.

(1) Ezeli ve ebedi bir dünya

Yunan düşünürü Aristoteles, dünyanın daima var olduğuna inanıyordu. Bazı düşünürler, bu ezeli ve ebedi dünyanın hiç değişmediği, hep sabit kaldığı kanısındaydılar; diğerleri ise, dünyanın farklı aşamalardan ("döngülerden") geçtiğine ama nihayetinde daima önceki aşamaya geri döndüğüne inanıyorlardı. Bununla birlikte, ezeli ve ebedi bir dünya inancı hiçbir

zaman pek de popüler olmamıştı. Öyle görünüyor ki bir başlangıç açıklamasını arama dürtüsü mevcuttur.

(2) Kısa ömürlü değişmeyen bir dünya

Bu, elbette, İncil'de verilen Hıristiyan bakış açısıdır. Ortaçağda ve on dokuzuncu yüzyılın ortalarına kadar Batı dünyasında hâkim olan görüş buydu. Üstün bir varlığa, İncil'deki iki yaratılış hikâyesinde anlatıldığı gibi insan türlerini olduğu kadar tüm dünyayı da yaratan mutlak güce sahip bir Tanrı inancına dayanıyordu.

Dünyanın her şeye gücü yeten bir Tanrı tarafından yaratıldığı inancına yaratılışçılık denir. Bu inanışa sahip olanların çoğu, Tanrı'nın, eserini tüm hayvanlarla bitkilerin birbirlerine ve çevrelerine mükemmel bir şekilde uyarlanacakları şekilde tasarladığına da inanırlar. Günümüzde dünyamızda mevcut olan her şey hâlâ, ilk yaratıldıkları günkü gibidir. Bu, İncil'in yazıldığı zamanlarda bilinen olguların ışığında tamamen mantıklı bir vargıydı. Bazı ilahiyatçılar, İncil'deki soyağacına dayanarak dünyanın çok yeni, MÖ 4004 yılında, yani yaklaşık 6000 sene önce yaratıldığını hesaplamışlardı.

Yaratılışçılığın inanışları, bilimin bulgularıyla çelişmektedir ve bu, yaratılışçılar ile evrimciler arasında uyuşmazlıkla sonuçlanmıştır. Bu kitap, onların tartışmalarını bir çözüme ulaştırmanın yeri değildir, bu konudaki geniş çaplı literatür, Çerçeve 1.1'de ve kaynakçada listelenmektedir. İncil'deki yaratılış hikâyelerinin kaynağı için Moore'a (2001) bakabilirsiniz.

Dünyanın her yerindeki halkların kültürlerinde aşağı yukarı benzer yaratılış hikâyeleri bulunur. Bunlar, insanoğlunun, insan kültürünün oluşmasından beri bu dünya hakkında sordukları temel soruları cevaplama arzusundaki bir boşluğu doldurmuşlardır. Bu hikâyelere hâlâ kültürümüzün bir parçası olarak değer veririz fakat dünya tarihi hakkındaki asıl doğruları öğrenmek istediğimizde de bilime başvururuz.

Çerçeve 1.1. Yaratılışçılık-karşıtı Kitaplar

Berra, Tim M. 1990. *Evolution and the Myth of Creationism.* Stanford: Stanford University Press.

Eldredge, Niles. 2000. *The Triumph of Evolution and the Failure of Creationism.* New York: W. H. Freeman.

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

Kitcher, Philip. 1982. *Abusing Science: The Case Against Creationism.* Cambridge, Mass: MIT Press.

Montagu, Ashley (ed.). 1983. *Science and Creationism.* New York: Oxford University Press.

Newell, Norman D. 1982. *Creation and Evolution: Myth or Reality?* New York: Columbia University Press.

Peacocke, A. R. 1979. *Creation and the World of Science.* Oxford: Clarendon Press.

Ruse, Michael. 1982. *Darwinism Defended.* Reading, Mass: Addison- Wesley.

Young, Willard. 1985. *Fallacies of Creationism.* Calgary, Alberta, Canada: Detrelig Enterprises

EVRİMCİLİĞİN DOĞUŞU

On yedinci yüzyılda patlak veren Bilimsel Devrim ile birlikte, giderek daha fazla bilimsel gözlem İncil'deki hikâyeyle çelişmeye başladı. Güvenilirliği, bir dizi keşif sayesinde yavaş yavaş sarsılıyordu. Kopernik Devrimi İncil'deki her ifadenin kelimesi kelimesine yorumlanamayacağını gösteren ilk gelişmeydi. Yeni gelişen bilim öncelikle astronomiyle, yani güneşle, yıldızlarla, gezegenlerle ve diğer fiziki doğal olaylarla ilgiliydi. Bilimin ilk uygulayıcılarının, kendilerini, zamanı gelince dünyadaki diğer birçok doğal olayın açıklamasını bulmaya zorunlu hissetmeleri kaçınılmazdı.

Diğer bilim dallarındaki keşifler de kafa karıştırıcı yeni sorular doğurmuştu. On yedinci ve on sekizinci yüzyıllarda, yok olmuş fosil faunaların keşfi, Yaratılış'ın değişmezliğine ve sü-

rekliliğine olan inancı sarsmışken jeologların araştırmaları da Dünya'nın muazzam yaşını ortaya çıkarmıştı. Giderek daha çok kanıt, dünyanın değişmezliği ve kısa süreli oluşu varsayımıyla çelişmiş olsa da, bilim insanlarıyla düşünürlerden İncil'deki hikâyenin geçerliliğini sorgulayan daha çok ses duyulsa da ve 1809'da doğabilimci Jean-Baptiste de Lamarck, yeterli bir evrim teorisi öne sürmüş olsa da İncil'deki dünya görüşü, sadece meslekten olmayan kişiler arasında değil doğabilimcilerle düşünürler arasında da 1859'a kadar yaygındı. Dünya hakkındaki tüm sorulara basit bir cevap veriyordu: Dünyayı Tanrı yaratmış ve bu eserini öylesine akıllıca tasarlamıştı ki, her organizma doğada ait olduğu yere mükemmel biçimde uyarlanmıştı.

Çelişen kanıtların geçiş süreci esnasında, bu aykırılıkların üstesinden gelmek için her tür uzlaşma girişiminde bulunulmuştu. Bu tür bir girişim, *scala naturae* denen ve dünyadaki tüm varlıkları, kayalar ve mineraller gibi cansız varlıklardan başlayıp likenler, yosunlar, bitkiler, mercanlar ve diğer basit hayvanlardan, gelişmiş hayvanlara, memelilerden primatlara ve insana kadar yükselen bir merdiven şeklinde sıralayan Büyük Varoluş Zinciri idi. *Scala naturae*'nin hiç değişmediği (sabit kaldığı) ve her şeyin mükemmeliyete doğru sıralanmasını buyuran yaratıcının zihniyetini yansıttığı kabul edilirdi (Lovejoy 1936).

Sonunda, dünyanın sabit kalmayıp, sürekli değiştiğine dair kanıtlar o kadar üstün geldi ki, artık bu vargı inkâr edilemez bir hal aldı. Sonuçta, üçüncü bir dünya görüşü öne sürüldü ve nihayetinde de benimsendi.

(3) Evrilen bir dünya

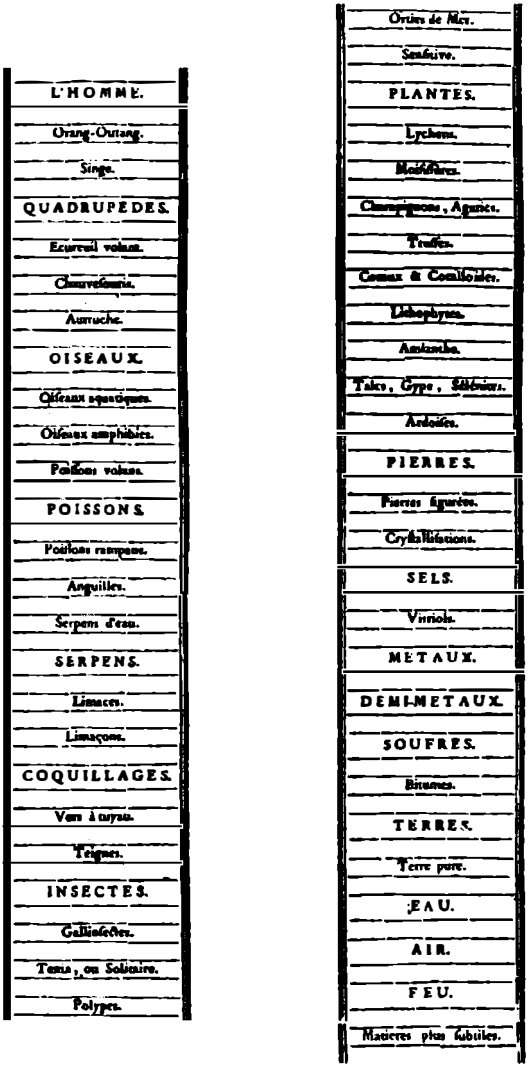
Bu üçüncü görüşe göre, dünya uzun ömürlüdür ve daima değişmekte, evrilmektedir. Bu, biz modern insanlara bile garip görünebilir; evrim kavramı Batılı düşünceye ilk önceleri yabancı gelmiştir. Hıristiyan köktendinci dogmanın etkisi o ka-

dar güçlüydü ki, evrim fikri tam olarak kabul edilebilir hale gelmeden önce, on yedinci ve on sekizinci yüzyıllarda uzun bir gelişmeler dizisi gerekmişti. Bilim söz konusu olduğunda evrimin kabullenilmesi, artık dünyanın sadece fizik kanunlarının faaliyet alanı olarak görülemeyeceği, tarihi ve daha da önemlisi, zaman içerisinde canlılar dünyasında gözlemlenen değişimleri de bünyesinde barındırması gerektiği anlamına gelir. "Evrim" terimi, yavaş yavaş bu değişiklikleri simgeler hale gelmiştir.

Ne Tür Değişiklikler?

Yeryüzündeki her şey sürekli değişim halinde gözükmektedir. Gayet düzenli değişimler mevcuttur. Dünya'nın dönüşü nedeniyle oluşan gece-gündüz döngüsü bu tür düzenli bir değişimdir. Ay'ın Dünya etrafında dönüşünün neden olduğu gelgitler esnasında deniz seviyesinde oluşan değişiklikler de bu türden değişikliklerdir. Daha büyük olanı ise, Dünya'nın Güneş etrafında bir yıl süren dönüşünün sebep olduğu mevsimsel değişikliklerdir. Tektonik levhaların hareketleri, yıldan yıla değişen kışın şiddeti ya da düzensiz iklim değişikliklerinin (El Nino, buzul çağı) yanı sıra belli bir ulusun ekonomisindeki refah dönemleri gibi diğer değişiklikler düzensizdir. Düzensiz değişiklikler, çeşitli süreçlere rasgele tabi olduklarından kestirilemezler.

Bununla birlikte, aralıksız sürdüğü ve bir yön bileşenine sahip olduğu görünen özel bir tür değişim mevcuttur. Bu değişime *evrim* denir. Dünyanın, Yaratılış hikâyesindeki gibi durağan olmadığına, evrildiğine dair yaygın düşüncenin ilk oluşumu on sekizinci yüzyılda görülebilir. Sonunda, durağan *scala naturae*'nin, en alttaki organizmadan daha yüksektekilere ve nihayetinde insana götüren bir tür biyolojik yürüyen merdivene dönüştürülebileceği idrak edilmiştir. Tıpkı bir organizmanın döllenmiş bir yumurtadan tam yetişkin bireye giden gelişimindeki aşamalı değişim gibi, orga-



Şekil 1.1. Büyük Varoluş Zinciri: Yeryüzünde bulunan maddeden hayvana ve insana kadar her değişken, tek bir sürekli, doğrusal "Büyük Zincir" veya *scala naturae* olarak düşünülmüştü. Burada, bu zincir kavramının Bonnet tarafından yapılan çizimi (1745) verilmektedir.

nik dünyanın da bir bütün halinde, en basit organizmadan daha karmaşık organizmalara giderek insanda zirveye ulaştığı düşünülüyordu. Bu fikri ilk kaleme alan, Fransız doğabilimci Lamarck'tı. İlk olarak Charles Bonnet tarafından yumurtanın gelişimi için kullanılan evrim kelimesini alıp, canlılar dünyasına uygulamıştır. Evrimin, basitten karmaşığa, alttakinden üsttekine giden bir değişimden ibaret olduğunu söylemiştir. Aslında evrim, değişimdi ama yönelimli bir değişim, mükemmeliyete doğru giden bir değişimdi, o zamanlarda söylendiği şekilde mevsimler gibi döngüsel olmayan ya da buzul çağı veya hava koşulları gibi düzensiz olmayan bir değişimdi.

Peki, organik dünyanın bu sürekli değişimi aslında neyle ilgilidir? Bu soru, Darwin cevabını zaten bildiği halde, ilk başta gayet tartışmalıydı. Nihayetinde, evrimsel sentez esnasında (aşağıda açıklanmaktadır) bir fikir birliğine varıldı: "Evrim, organizma popülasyonlarının özelliklerinde zaman içinde meydana gelen değişimdir." Diğer bir deyişle, popülasyon *evrimin birimidir*. Genlerin, bireylerin ve türlerin de rolü olmakla birlikte organik evrimi niteleyen, popülasyonlardaki değişimdir.

Bazen, evrimin düzen yaratarak, fizikteki entropi kuralıyla çeliştiği iddia edilir. Bu kurala göre evrimsel değişim, düzensizlikte artış yaratmalıdır. Aslında bir çelişki yoktur çünkü entropi kuralı sadece kapalı sistemler için geçerli iken organizma türlerinin evrimi, organizmaların çevre pahasına entropiyi düşürdükleri ve güneşin sürekli bir enerji girişi sağladığı açık bir sistemde gerçekleşir.

Evrimsel düşünce, on sekizinci yüzyılın ikinci yarısıyla on dokuzuncu yüzyılın ilk yarısında sadece biyoloji alanında değil, dilbilim, felsefe, sosyoloji, ekonomi ve diğer düşünce dallarında da yaygınlaştı. Buna rağmen her şeyi düşünürsek, bilimde uzun bir süre azınlık görüşü olarak kaldı. Durağan dünya görüşü inancından evrimciliğe gerçek geçişe neden

olan etkileyici olay, Charles Darwin'in *Türlerin Kökeni* adlı kitabının 24 Kasım 1859'da yayımlanmasıydı.

DARWIN VE DARWİNİZM

Bu olay belki de, insanoğlunun gördüğü en büyük düşünsel devrimdi. Sadece dünyanın değişmezliği ve yeniliğine olan inanca değil, organizmaların dikkate değer uyarlanma sebeplerine ve en şaşırtıcısı da, insanın canlılar dünyasındaki benzersizliğine meydan okuyordu. Darwin, evrimi varsaymakla ve meydana gelişiyle ilgili ezici kanıtlar sunmakla kalmamış, evrim için herhangi bir doğaüstü güce bağlı olmayan bir açıklama da getirmişti. Evrimi doğal olarak, yani herkesin doğada günlük olarak gözlemleyebileceği doğal olaylar ve süreçleri kullanarak açıklamıştı. Aslında Darwin, evrim kuramına ek olarak, evrimin niçin ve nasıl olduğuna dair dört teoriyi daha bu itibarla öne sürmüştü. *Türlerin Kökeni*, tabii ki karmaşaya sebep olmuştu. Neredeyse kendi başına, bilimin laikleşmesinde etkili olmuştu.

Charles Darwin, 12 Şubat 1809'da, İngiltere'nin küçük bir kentinde, bir doktorun ikinci oğlu olarak dünyaya gelmişti (Şekil 1.2). Çocukluğundan beri ateşli bir doğacıydı, özellikle kınkanatlı böcekler konusunda tutkuluydu. Babasının arzusu üzerine bir süre Edinburgh'da tıp okumuş fakat özellikle de ameliyatlardan fazlasıyla dehşete düşüp kısa süre sonra bırakmıştı. Bunun üzerine aile, onun papazlık okuması gerektiğine karar vermişti, bu genç bir doğacı için kusursuz bir doğal eğitim olarak görünüyordu çünkü o zamanın neredeyse tüm önde gelen doğabilimciler papazlardı. Darwin, antikçağ klasikleri ve ilahiyatla ilgili gerekli okumaları özenle yapmış olmasına rağmen azimle kendini adayarak takip ettiği konu aslında doğa tarihiydi. Cambridge Üniversitesi'nden (Christ College) mezun olduktan sonra, Cambridge'deki hocalarının biri vasıtasıyla Donanma'nın araştırma gemilerinden biri olan *Beagle*'ın Güney

Amerika kıyılarında, özellikle limanlarında yapacağı araştırma gezisine katılması için davet almıştı. *Beagle*, 1831 Aralık sonunda İngiltere'den ayrılmıştı. *Beagle*'ın beş yıl süren seferi boyunca Darwin, Kaptan Robert Fitzroy ile aynı kamarayı paylaşmıştı. Gemi, doğuda Patagonya kıyılarını, Macellan Boğazı'nı, batı kıyılarının bazı kısımları ile komşu adaları araştırırken Darwin'in de adaların anakaralarını ve biyotalarını (bölgede yaşayan bitki ve hayvan türlerini) keşfetmek için bol bol fırsatı olmuştu. Gezi boyunca, sadece doğa tarihine ait türlerden önemli bir koleksiyon oluşturmakla kalmamış, daha önemlisi, bu toprakların tarihi, flora ve faunası hakkında sayısız sorular sormuştu. Bu, onun evrim fikirlerini üstüne inşa ettiği temeldi.



Şekil 1.2. Genç Darwin, 29 yaşlarında, zihinsel yaratıcılığının zirvelerindeyken. *Kaynak:* Negatif no: 326694. Amerikan Doğa Tarihi Müzesi Kütüphanesi izniyle.

Ekim 1836'da İngiltere'ye döndükten sonra, zamanını koleksiyonu üzerindeki bilimsel çalışmalarına ve öncelikle bazı jeolojik gözlemlerine ait bilimsel raporlarının yayımlanmasına adamıştı. Birkaç yıl sonra, ünlü seramikçi Wedgewood'un kızı olan kuzeni Emma ile evlenmiş, Londra yakınında bir ev (Down House) almış ve 19 Nisan 1882'de 72 yaşında ölene kadar orada yaşamıştır. Önemli makaleleriyle kitaplarının hepsini Down House'da yazmıştır.

Darwin'i böylesine büyük bir bilim insanı ve entelektüel yenilikçi yapan neydi? Doymak bilmez bir meraka sahip, fevkalade bir gözlemciydi. Hiçbir şeyi olduğu gibi kabullenmez, daima neden ve nasıl diye sorardı. Neden adaların faunası, en yakınındaki anakarasınkinden o kadar farklı? Türler nasıl doğar? Patagonya'nın fosilleri neden Patagonya'nın yaşayan biyotasına temelde çok benzer? Bir takımadadaki her bir ada kendi endemik türlerine sahipken yine de bu türler, neden daha uzak bölgelerdeki ilgili türler yerine birbirlerine çok daha fazla benzerler? İşte bu, ilginç olguları gözlemleyip, doğru soruları sorma yetisi, onun bu kadar çok bilimsel keşif yapıp çok özgün kavramlar geliştirmesini sağlamıştır.

Darwin ayrıca, evrimin iki ayrı yönünü açıkça görmüştü. Biri, soyoluşun "yukarı doğru" hareketidir, atasal durumdan edinilmiş duruma doğru kademeli değişimdir. Buna *anagenez* denir. Diğeri, soyların ayrılarak evrilmesini, daha kapsamlı açıklarsak, soyoluş ağacında yeni dalların (kladların) oluşmasını kapsar. Biyo-çeşitliliğin bu başlama sürecine ***kladogenez*** denir. Daima bir türleşme olayıyla başlar fakat yeni klad, zaman içinde, atasal tipten gitgide ıraksayarak soyoluş ağacının önemli bir dalı haline gelebilir. Kladogenez çalışması, makro evrim araştırmalarının önemli ilgi alanlarından biridir. Anagenez ve kladogenez, birbirinden çok bağımsız süreçlerdir (Mayr, 1991).

1860'larda bilgili biyologlar ve jeologlar, evrimin bir gerçek olduğunu kabul etmişlerdi fakat Darwin'in evrimin ne-

den ve nasıl olduğuna ilişkin açıklamaları, ileriki bölümlerde göstereceğimiz gibi, büyük ve uzun süren bir muhalefetle karşılaştı. Fakat önce, evrimin gerçek anlamda vuku buluşuna ilişkin 1859'dan beri toplanan kanıtların bazılarını gözden geçirelim.

BÖLÜM 2

YERYÜZÜNDEKİ EVRİMİN KANITI NEDİR?

Darwin'den önce ortaya atılmış evrim teorileri pek etkili olmamıştı. Bazı evrim fikirleri jeologlar, biyologlar, edebiyatçılar ve düşünürler arasında yaygın olsa da, İncil'deki Yaratılış hikâyesi, Tevrat'ın ilk kitabı olan Yaratılış'ın 1. ve 2. bölümlerinde anlatıldığı şekliyle, sadece meslekten olmayan kişilerce değil, bilim insanları ve düşünürler tarafından da ittifakla kabul ediliyordu. Bu durum, 1859'da Charles Darwin'in *Türlerin Kökeni* adlı kitabını yayımlaması üzerine kısa sürede değişti. 80 yıl boyunca aralıksız süren güçlü bir dirençle karşılaşmış olsalar da Darwin'in açıklayıcı evrim teorilerinin dünyanın evrildiğine dair vardığı sonuç 1859'dan sonra birkaç yıl içinde geniş ölçüde kabul görmüştü.

Yine de, on dokuzuncu yüzyıl boyunca insanlar ne zaman evrim hakkında konuşsalar, bundan bir teori olarak söz ediyorlardı. Şüphesiz ilk başta Dünya'da yaşamın evrilmiş olabileceği düşüncesi bir spekülasyondan öteye gitmiyordu. Gerçi, ancak evrim kavramıyla uyumlu olabilen olgulara ait keşifler, 1859'da Darwin'le başlayıp giderek artıyordu. Nihayet, bu kadar çok miktarda kanıtla desteklenen evrime artık teori denemeyeceği kanısına varılmıştı. Aslında, tıpkı Güneş-merkezlilik düşüncesi gibi, gerçeklerin desteğini aldığı için evrim de bir gerçek olarak düşünülmeliydi. Bu bölüm, "evrim, gerçek bir olgudur" inancının bilim insanlarınca benimsenmesi-

ne yol açan kanıtların sunumuna ayrılacaktır. Ayrıca, evrimin gerçekleştiğine hâlâ ikna olmayanlara meydan okuyacaktır.

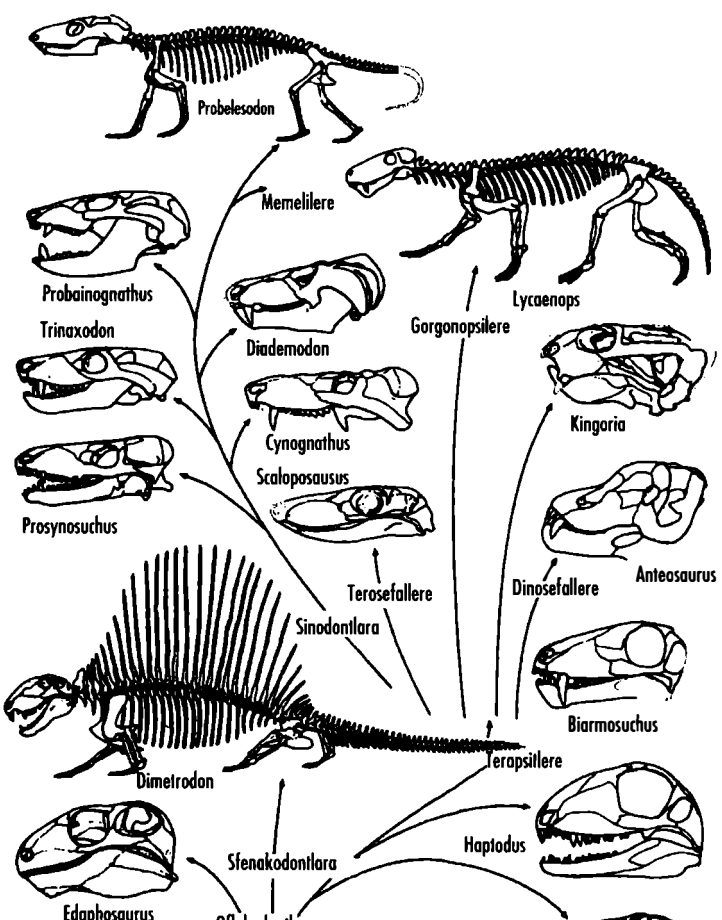
Evrim, fiziksel veya işlevsel doğal olayların belgelendiği yöntemler ve delillerle ispat edilemeyen, tarihsel bir süreçtir. Bir bütün olarak evrim ve belirli evrimsel olayların açıklamaları, gözlemlerden çıkarsanmalıdır. Varılan bu tür sonuçlar, hemen akabinde, yeni gözlemler karşısında tekrar tekrar test edilmelidir, ilk çıkarsama ya değiştirilir ya da tüm bu testler tarafından doğrulanmışsa kayda değer şekilde güçlendirilir. Bununla birlikte, evrimcilerin vardığı sonuçların çoğu şimdiye dek başarılı bir biçimde o denli çok sınanmıştır ki kesin oldukları kabul edilmiştir.

EVRİMCİLERİN ELİNDE HANGİ KANITLAR MEVCUT?

Evrimin kanıtı artık gayet kuvvetlidir. Bu kanıt, Futuyma (1983, 1998), Ridley (1996), Strickberger (1996) tarafından, ayrıca, Bölüm 1'de listelenmiş olan yaratılışçılık-karşıtı kitaplarda ayrıntılarıyla sunulmuştur. Benim konuyu ele alış biçimim, evrimi belgelemeye uygun kanıt sınıflarına odaklanır; biyolojinin en farklı alanlara yönelmiş dallarından elde edilen ve tümü de evrimi destekleyen sonuçların birbirleriyle ne kadar uyumlu olduğunu gösterir. Doğrusu, başka hiçbir açıklama bu bulgulara bir anlam veremez.

Fosil Kaydı

Evrimin gerçekleştiğine dair en inandırıcı kanıt, eski jeolojik tabakalarda soyu tükenmiş organizmaların keşfedilmiş olmasıdır. Geçmişte belli bir jeolojik dönemde yaşamış olan biyotanın bazı kalıntıları, o dönemde mevcut tabakaların içine fosil olarak gömülmüştür. Bir önceki tabaka, bir sonraki tabakada fosilleşmiş olan biyotanın atasını barındırır. En yeni tabakada bulunan fosiller, genellikle hâlâ yaşamakta olan türlere benzerler, hatta bazı durumlarda ayırt bile edilemezler.



Şekil 2.1. Sinapsit sürüngenlerin evrimi; ilk memelilere geçiş aşamasını oluşturan sinodontlar ile birlikte. *Kaynak*: Ridley, M. (1993). Evolution. Blackwell Scientific: Boston, s. 535. Blackwell Science Inc. izniyle yeniden basılmıştır.

Bir fosilin bulunduğu tabaka ne kadar eskiyse o fosil, yaşayan örneklerden o kadar farklı olacaktır. Darwin, önceki tabakaların fauna ve florası sonraki daha yeni tabakalarda bulunan torunlarına doğru kademeli olarak evrilmişse, bu durumun beklenen bir şey olduğu sonucunu çıkarmıştı.

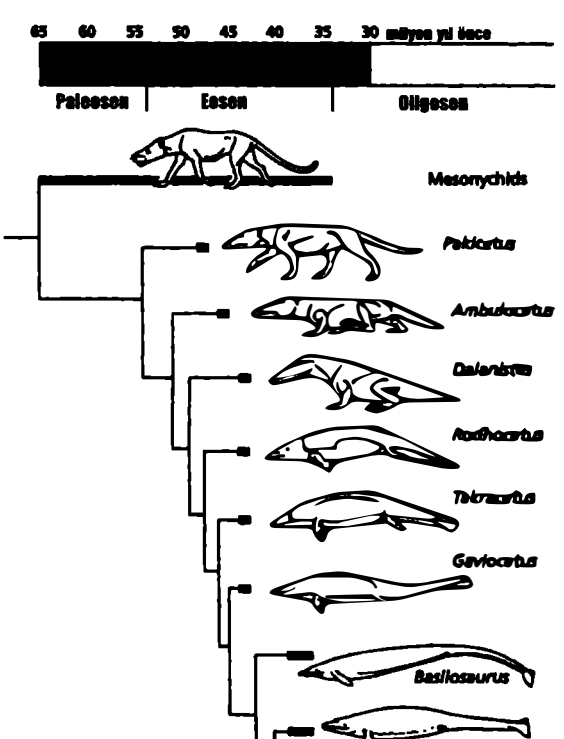
Evrim olgusu düşünüldüğünde fosillerin, atasal formlardan toruna doğru kademeli ve istikrarlı bir değişimi belgelemesi beklenebilirdi. Fakat paleontologlar bunun bu şekilde olmadığını ortaya çıkarmış, hemen her soyoluş dizisinde boşluklar bulgulamışlardır. Yeni tipler çoğunlukla birdenbire ortaya çıkarlar ve hemen önceki ataları önceki tabakalarda bulunmazlar. Torun türlere doğru kademeli olarak değişen kesintisiz tür dizilerine ait keşifler çok nadirdir. Aslında fosil kaydı, bir organizma tipinden farklı bir organizma tipine sıçrama olduğunu gösteren kesintili bir sürece işaret eder. Bu durum, kafa karıştırıcı bir soruyu doğurur: Fosil kaydı, evrimden umulan aşamalı değişimi neden gösteremez?

Darwin, hayatı boyunca, bunun sadece fosil kaydının nedendir bilinmez ama eksik olmasından ileri geldiği konusunda ısrar etmişti. Bir zamanlar yaşamış olan organizmaların sadece inanılmaz derecede küçük bir bölümü, fosil olarak korunmuştur. Çoğunlukla fosil taşıyan tabakalar, levha tektoniği süreçleri esnasında diğer bir levhanın altına girip yok olan kıtasal levhaların üzerlerinde bulunuyorlardı. Diğerleri, iyice kıvrılıp, sıkışarak başkalaşmış ve fosilleri bozmuşlardır. Fosil taşıyan tabakaların sadece küçük bir bölümü, Dünya yüzeyine çıkmıştır. Fakat hiç fosilleşmemiş herhangi bir organizma da olabilir çünkü çoğu ölü hayvan ya da bitki, leşçiller tarafından yenmiş ya da bozunmuş olabilir. Fosilleşmeleri için, ölümün hemen akabinde tortulun veya volkanik küllerin altına gömülmüş olmaları gerekir. Neyse ki, ara sıra atalarıyla modern torunları arasındaki boşluğu dolduracak nadir bir fosil bulunur. Örneğin, Üst Jura dönemine (145 milyon yıl öncesi) ait ilkel bir kuş olan *Archaeopteryx* [Arkeopteriks] fosilinin

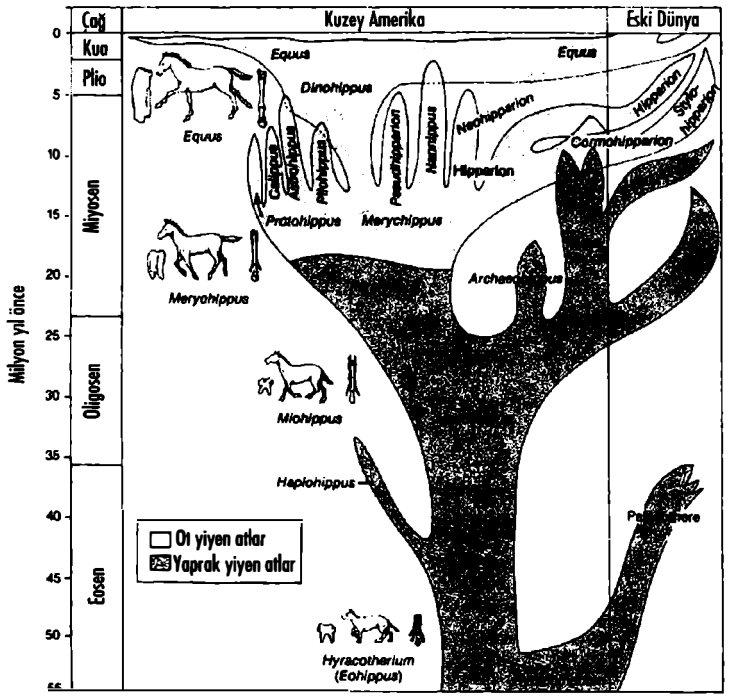
üzerinde hâlâ dişleri, uzun kuyruğu ve sürüngen atalarının diğer karakteristikleri görülebilmektedir. Bununla birlikte diğer yönlerden, örneğin, beyni, iri gözleri, tüyleri ve kanatları açısından yaşayan kuşlara benzemektedir. Büyük bir boşluğu dolduran fosillere *kayıp halka* denir. *Archaeopteryx*'in 1861'deki keşfi, özellikle memnun ediciydi çünkü anatomi uzmanları, kuşların sürüngen ataların torunları olması gerektiği sonucuna varmışlardı. *Archaeopteryx*, onların bu tahminini teyit etmiştir.

Birkaç fosil soyun neredeyse tüm üyeleriyle birlikte bulgulanmış olması epey dikkat çekicidir. Bu, örneğin, terapsit (memeli benzeri) sürüngenlerden memelilere giden soy için geçerlidir (Şekil 2.1). Bu fosillerden bazıları, sürüngenlerle memelilerin o kadar ortasında bir yerde görünmektedir ki, onlara sürüngen mi, memeli mi demek gerektiği neredeyse keyfe kederdir. Yine dikkate değer şekilde tamam olan bir başka geçiş grubu, balinaların karada yaşayan atalarıyla suda yaşayan torunları arasında mevcuttur. Bu fosiller, balinaların toynaklılardan (mesonychid condylarthra) türeyip giderek suda yaşamaya uyarlandıklarını gösterir (Şekil 2.2*). Keza insanın *Australopithecus* ataları da şempanze benzeri antropoid evresinden modern insan durumuna etkileyici bir geçiş oluşturur. Erken bir ilkel tiple modern torunu arasında en eksiksiz geçiş, *Eohippus* yani atların atası ile *Equus* yani modern at arasında bulunur (Şekil 2.3).

Soyoluş incelemesi aslında *homolog* (kökendeş) karakterlerin incelenmesidir. Bir taksonun (organizmalar grubunun) tüm üyelerinin en yakın atanın torunlarından oluşması gerektiği için, bu ortak köken, ancak onların homolog karakterleri incelenerek anlaşılabilir. Peki, iki türün veya üst taksonların karakterlerinin homolog olup olmadığını nasıl belirleriz? Eğer homolog tarifine uyuyorlarsa homolog olduklarını söyleyebiliriz: *İki veya daha fazla taksonda görülen bir özellik, en yakın ortak atalarının aynı (ya da karşılık gelen) özelliğinden edinilmiş ise homologdur.*



Şekil 2.2. Balinaların kökeninin, Eosen mesonychid toynaklılarından geldiği, geçiş fosilleri sayesinde artık belgelenmiştir. Bu geçici canlandırımın, ilave fosil materyallerle doğrulanması gerekir. *Kaynak:* The Free Press, a Division of Simon & Schuster, Inc., izniyle Carl Zimmer'in *At the Water's Edge:Macroevolutioit and the Transformation of Life*, Copyright © 1998 by Carl Zimmer' den alınarak tekrar basılmıştır.
*Balinaların karada yaşayan atalarının, mesonychid toynaklıdan ziyade artiodoctyl (çift toynaklı) olduğu artık ispatlanmıştır.



Şekil 2.3. Atlar ailesinin Eosen *Hyracotherium'dan* (*Eohippus*) modern atlara (*Equus*) evrimi. Miyosen'de bazı at tipleri olağandışı biçimde ortaya çıkmış, evrilmiş ve yok olmuştur. *Kaynak:* Strickberger, Monroe, W., *Evolution,* 1990, Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, MA, www.jbpun.com. İzin alınarak tekrar basılmıştır.

Bu tanım, organizmaların yapısal, fizyolojik, moleküler ve davranışsal karakteristikleri için aynı derecede geçerlidir. Peki, belirli bir durumda, homolojinin doğruluğunu nasıl belirlemeliyiz? Neyse ki bu konuda birçok kriter mevcut (bkz. Mayr ve Ashlock 1991). Bu, yapıların komşu yapılara veya organlara ilişkin durumlarını kapsar. Bu durumlar, iki benzemeyen özelliğin atalardaki orta evrelerle ilişkilendirilmesiyle, bireyoluştaki benzerliklerle ve başlangıçla sonun ortasında kalan fosillerle belirlenir. Homolojinin en iyi kanıtını son

yıllarda moleküler biyoloji sağlamıştır. Bu tür bir araştırma, hayvanların neredeyse tüm üst taksonlarının ilişkileri üzerine güvenilir kanıtlar getirmiştir, artık bitkilerin üst taksonlarının ilişkisinin canlandırımında hızlı bir ilerleme sağlanmaktadır. Darwinci sınıflandırma yöntemlerinin sınırladığı, dolayısıyla sadece en yakın ortak atanın torunlarından oluşan bir taksona *monofiletik* (tek soylu) denir.

Hayvan fosili dizileri hakkında özellikle inandırıcı olan, her fosil tipinin beklendiği zaman düzeyinde bulunmuş olmasıdır. Örneğin, modern memeliler, Paleosen'in başlangıcındaki (60 milyon yıl önce) Alvarez soy tükenmesi olayından sonra evrilmeye başlamışlardır. Dolayısıyla, 100 ya da 200 milyon yıllık tabakalarda hiçbir modern memeliye rastlanmamalıdır, nitekim de rastlanmamıştır. Veya başka bir örneği ele alırsak, zürafalar yaklaşık 30 milyon yıl önce, orta Tersiyer'de ortaya çıkmışlardır. Eğer birdenbire 60 milyon yıl önceki Paleosen'e ait bir tabakada bir zürafa fosili bulunsaydı tüm inançlarımız ve hesaplarımız altüst olurdu. Ama tabii ki, hiçbir zaman böyle bir fosil bulunmadı.

Önceleri fosillerin yaşları ancak tahmin edilebiliyordu. Tek bilinen alttaki tabakaların üsttekilerden daha eski olduğuydu. Bununla birlikte radyoaktif bozunmanın değişmezliği sayesinde işleyen saat, artık belli bir tabakanın, özellikle fosil yatakları arasında bulunan lav tabakaları ile diğer volkanik çökeltilerin yaşının gayet kesin bir biçimde belirlenmesine izin vermektedir (bkz. Çerçeve 2.1). Karbon tarihlendirmesi, en yakın geçmiş için kullanılabilir. Herhangi bir fosilin yaşı, hangi jeolojik tabakada bulunduğu biliniyorsa kayda değer bir kesinlikle belirlenebilir (Şekil 2.4). Yirmi birinci yüzyılın başında hassas bir şekilde tarihlendirilmiş fosil dizisi, evrimi en inandırıcı biçimde belgelemiştir (bkz. s. 64).

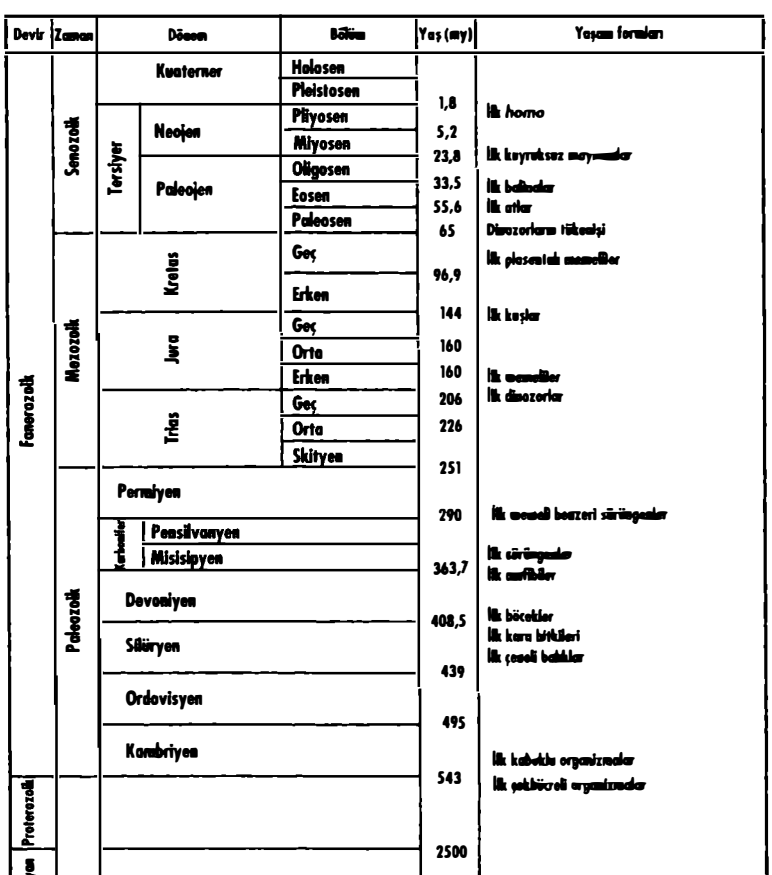
Çerçeve 2.1. Radyoaktif Saat

Çoğunlukla volkanik kökenli olan (yani, lav akışının oluşturduğu) bazı kayalar, potasyum, uranyum ve toryum gibi radyoaktif mineraller içerirler. Bu minerallerin her biri, belli hızda bozunur ve fizikçiler bunların yarı ömürlerini belirlemişlerdir. Örneğin, uranyum 238'in yarı ömrü 4,5 milyar yıldır, süreç esnasında kurşun 206'yı oluşturur. Dolayısıyla, belli bir kayanın yaşı, uranyum ile kurşunun oranından hesaplanabilir. Radyoaktif mineral içermeyen tortul kayaçların yaşları ise, tarihlendirilebilen tabakalarla bağlantılı olarak bulundukları yer kanalıyla belirlenir.

DALLANAN EVRİM VE ORTAK KÖKEN

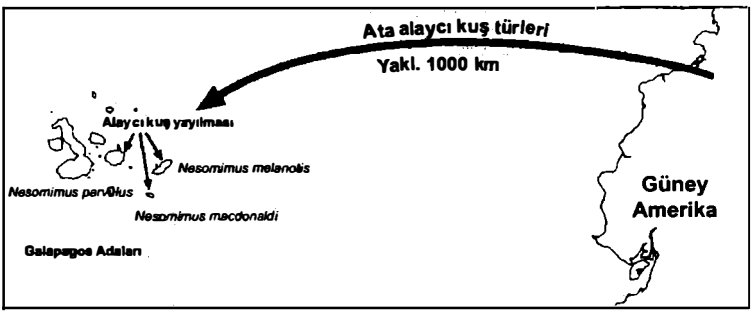
Scala Naturae, aşağıdan yukarı doğru giden doğrusal bir ilerlemeydi ve Lamarck'ın evrim sunumunda, *infusoria* (tekhücreli, çoğu suda yaşayan mikroskopla görülebilen hayvanlar) ile başladığına inanılan her bir soy kendiliğinden oluşuyordu. Evrimin seyri esnasında torunlar giderek daha karmaşık ve daha kusursuz bir hale geliyorlardı. Aslında Darwin öncesi tüm evrim şemaları, esasen düz soyoluş çizgileri olduğunu varsayıyordu (bkz. Bölüm 4). Darwin'in önemli katkılarından biri, ilk tutarlı teori olan *dallanan evrim*'i öne sürmek olmuştu.

Onun dallanma teorisini öne sürmesine yol açan, Galapagos Adaları'ndaki kuşlar üzerinde yaptığı bir gözlemdi. Galapagos Adaları aslında Güney Amerika ya da başka bir kıtayla hiçbir bağlantısı olmayan deniz dibi volkanlarının zirveleriydi. Tüm Galapagos faunası ve florası, oraya deniz üstünden taşınarak gelmişti. Darwin, Güney Amerika'da yalnızca bir tür alaycı kuş olduğunu biliyordu, fakat üç Galapagos adasıun her birinde, birbirinden farklı olan birer alaycı kuş türü bulmuştu (bkz. Şekil 2.5). Gayet doğru bir şekilde, Güney Amerika alaycı kuşunun Galapagos'un üç ayrı adasında üç farklı türe dönüştüğü sonucuna varmıştı. Sonrasında, dünyadaki tüm alaycı kuşların, ortak bir atanın soyundan gelmiş olmasının muhtemel olduğu mantığını yürütmüştü çünkü te-



Şekil 2.4. Jeolojik zaman tablosu. Prekambriyen, yaşamın başladığı andan (yakl. 3,8 milyar yıl öncesinden) Kambriyen'in başlangıcına (yakl. 543 milyon yıl öncesine) kadar sürer. Yeni fosil buluntuları sıklıkla, daha üst bir taksonun ilk çıkış tarihinde düzeltme yapılmasını gerektirir. *Kaynak: Evolutionary Analyses*, 2. Ed., Freeman/Herron, Copyright © 1997. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, NJ izniyle tekrar basılmıştır.

melde birbirlerine çok benziyorlardı. Alaycı kuşlar ve akrabaları olan Toxostoma ile Amerikan alaycı kuşları da, tahminen ortak bir ataya sahiptiler.



Şekil 2.5. Galapagos Adaları'na Güney Amerika alaycı kuşunun gelişi ve ardından üç yerel türe evrilişi.

Bu çıkarımlar zinciri, Darwin'i dünyadaki tüm organizmaların ortak bir atadan geldiği ve tüm hayatın muhtemelen tek bir kökene dayandığı nihai sonucuna götürmüştü. Darwin, şöyle yazmıştı, "Hayatın bu görünümünde çeşitli güçleriyle birlikte başta bir ya da birkaç biçim olarak başlayan ve çok basit bir başlangıçtan en güzel ve en harika biçimlere evrilmiş ve evrilmekte olan bir ihtişam var" (1859:490). Şimdi göstereceğimiz gibi, farklı türde kanıtları kullanan çok sayıda araştırma, Darwin'in varsayımını inandırıcı biçimde doğrulamıştır. Şimdi bu, *ortak köken* teorisi olarak adlandırılmaktadır.

Paleontologlar, genetikçiler ve düşünürler, ortak köken fenomenine yol açan dallanmanın nerede ve nasıl gerçekleştiğini uzun süre çözmeye çalışmışlardı. Bu problem, bunun türleşme olduğunu, özellikle de sık sık dallanmaya yol açan coğrafi türleşme olduğunu gösteren taksonomi uzmanları tarafından çözüldü (bkz. Bölüm 9).

Ortak köken teorisi, uzun süre yanıtsız kalmış bir doğa tarihi bilmecesini çözmüştü. Yaşamın geniş çeşitliliği ile belli organizma gruplarının genellikle aynı karakterleri paylaştığına dair gözlem arasında temel bir çelişki olduğu görünmekteydi. Nitekim kurbağalar, yılanlar, kuşlar ve memelilerin temel anatomisi çok farklı görünmesine rağmen omurgalı sınıfları çok benzerler ama bir sinekten tamamen farklıdırlar. Ortak köken teorisi, bu şaşırtıcı gözleme cevap sağlamıştır. Belli organizmalar, birçok bakımdan birbirlerinden farklı olmalarına rağmen bir dizi ortak karakteristiği paylaşıyorlarsa, bunun sebebi aynı ortak atadan gelmeleridir. Benzerliklerinin sebebi bu ortak atadan aldıkları kalıtımsal özelliklerdir; bu farkları atalarının yolları ayrıldığından beri edinmişlerdir.

Ortak Köken Ne Kadar İyi Belgelenir?

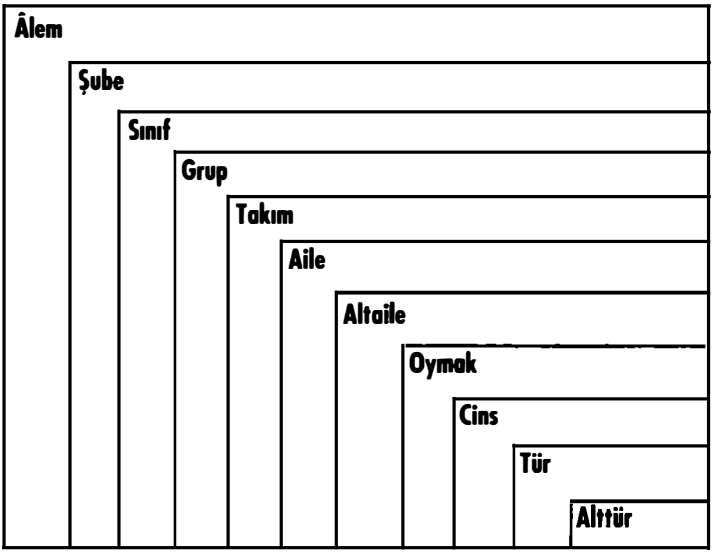
Fosil kayıt, ortak köken için çok fazla kanıt sağlar. Örneğin, orta Tersiyer tabakalarında köpeklerle ayıların ortak atası olan fosiller bulabiliriz. Biraz daha önceki tabakalarda, kedilerle köpeklerin ortak atasını buluruz. Aslında paleontologlar, tüm etoburların aynı ortak atasal tipten geldiğini göstermeyi başarmışlardır. Ortak ata kökeni, tüm kemirgenler, tüm toynaklılar ve tüm diğer memeli takımları için doğrudur. Aslında bu ortak köken prensibi, kuşlar, sürüngenler, balıklar, sinekler ve tüm diğer organizma grupları için de geçerlidir.

1859 öncesinde bile zoologlar, hayvan taksonlarına dair nispeten ayrıntılı bir taksonomik hiyerarşi oluşturabilmişlerdi. Hâlâ anlaşılmayan, neden böyle bir hiyerarşi olduğuydu. Bunun, ortak köken prensibiyle açıklanabileceğini gösteren kişi Darwin'di. Bir cinsin tüm türlerinin ortak bir atası vardır ve bu durum bir ailenin tüm türleri veya hiyerarşideki herhangi daha üst bir kategorinin tüm türleri için de geçerlidir. Bir taksonun üyelerinin birbirlerine bu denli benzemesinin nedeni bu ortak atadır.

Morfolojik Benzerlik. Ortak kökene dair çok fikir verici bir kanıt da karşılaştırmalı anatomi çalışmasıyla sağlanmıştır. On sekizinci yüzyılda bile, çok benzer olduklarında belli organizmalara "alakalı" demek alışılagelmiş bir şeydi. O zaman Fransız doğabilimci Comte Buffon, bu nitelemeyi atlar, eşekler ve zebralar için yapmıştı. İki tip organizma ne kadar az benzerse, daha az "alakalı" olarak kabul edilirlerdi. Sistematik ve sınıflandırma öğrencileri, taksonomik kategorilerin hiyerarşisini oluşturmak için benzerlik derecesini kullanırlardı. En benzeyen organizmalar, aynı türe yerleştirilirdi. Benzer türler, aynı cinse, benzer cinsler aynı aileye yerleştirilir, bu böyle yukarı doğru, en üst kategorinin taksonlarına kadar giderdi.

Organizmaların benzerlik ve ilişki derecelerine göre düzenlenmesine, iki isimli sınıflandırma sistemini geliştiren İsveçli botanikçi Carolus Linnaeus'a atfen *Linne hiyerarşisi* denir (Şekil 2.6). Bu tür bir sınıflandırma, organizmaları, en nihayetinde tüm hayvanlarla tüm bitkileri kapsayacak şekilde giderek büyüyen taksonlar halinde gruplar. Belirli bir türden, örneğin kediden başlayarak bu hiyerarşi oluşturulabilirdi. Linnaeus'un da *Felts* (Kedigil) cinsine yerleştirdiği ev kedisine daha çok benzeyen başka kedi türleri olduğu biliniyordu. Bu kedi grubu, aslan, çita ve diğer kedi cinsleriyle birleştirilerek *Felidae* ailesi oluşturulabilirdi. Bu kedi benzeri memelilerin ailesi, *Carnivora* (etoburlar) takımını oluşturacak şekilde *Canidae* (Köpekler), *Ursidae* (Ayılar), *Mustelidae* (gelincikler), Viverridae (misk kedileri) gibi diğer yırtıcı memeliler ve öteki alakalı gruplarla bir araya getirilebilirdi.

Benzer şekilde, diğer memeliler de *Artiodactyla* (geyik ve akrabaları), *Perissodactyla* (at vb.), *Rodentia* (kemirgenler) gibi takımlar şeklinde bir araya getirilip, balinaların, yarasaların, primatların, keseli hayvanların takımlarıyla birlikte *Mammalia* (memeliler) sınıfı oluşturulur. Benzeri bir hiyerarşi, kuşlar, sinekler gibi diğer hayvanlar ve bitkiler için de mevcuttur. Yaratılışa yorulmadığı takdirde, bu gruplamanın yapısı ve nedeni,



Şekil 2.6. Linne hiyerarşisi. Cinsin içindeki tür gibi, her bir kategori bir üstteki kategorinin içine yerleşir.

Darwin bunun açıkça "ortak köken" nedeniyle olduğunu gösterene kadar tam bir muammaydı. Darwin, her taksonun, en yakın ortak atanın soyundan gelenlerden ibaret olduğunu ve böyle bir kökenin evrim gerektirdiğini kanıtlamıştı. Gözlemlenen olgular, Darwin'in evrim teorisine o kadar mükemmel bir şekilde uyuyordu ki, "değişim yoluyla ortak köken" teorisi de 1859'dan sonra neredeyse hemen kabul görmüştü. On dokuzuncu yüzyıl zoologları ve botanikçilerinden birçoğunun en yoğun uğraş konuları olan sınıflandırmanın artık bir açıklaması vardı. Sonuca hangi ilişki ve ortak atadan yola çıkarak varıldığı konusunda en çok kullanılan kanıt, morfolojik ve embriyolojik benzerlikti, bu tür benzerliklerin aranması, on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında karşılaştırmalı morfoloji ve embriyolojinin yükselişine neden olmuştu (Bowler 1996).

Biyolojinin özel bir dalı olan soyoluş bilimi, organizmaların kökeninin tarihçesi ve örüntüsüyle ilgilenir. Kökenin

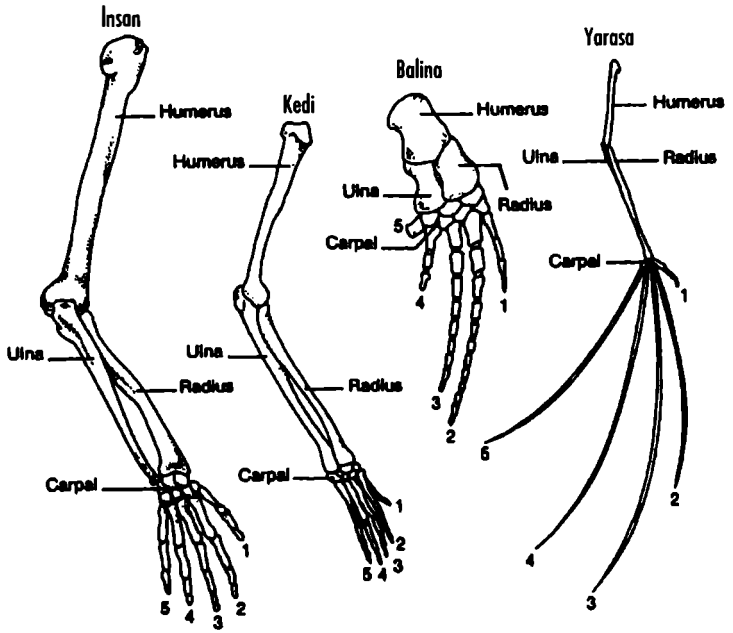
örüntüsü, çoğunlukla bir *dendogram* (soyoluş ağacı) olarak ya da taksonomi uzmanlarının belli bir ekolüne göre *kladogram* olarak verilir. Darwin'in çağdaşı Alman zoolog Ernst Haeckel'den esinlenen botanikçiler, organizmaların gerçek soyoluşunu aydınlatmak için çok zaman ayırmış ve gayret sarf etmişlerdi (bkz. Bölüm 3).

Morfolojik Tiplerin Açıklaması. Biyolojinin ikinci bir ilgili dalı da benzer şekilde açıklamasını ortak köken yoluyla bulmuştu. Georges Cuvier'nin başkanlığındaki karşılaştırmalı anatomi uzmanları, temel yapıları uyuşan, sınırlı sayıda organizma tipi (arketipi ya da ilk örneği) teşhis etmişlerdi. Cuvier (1812), tüm üyelerinin aynı *Bauplan'a* (vücut planına) sahip olduğunu düşündüğü dört büyük şube (dallanma) ayırt etmişti. Hiçbir ara oluşumla ya da geçiş oluşumlarıyla bağlantılı olmayan bu çok belirgin tiplerin varlığı, *scala naturae*'nin geçerliliğini kati surette çürütüyordu. Cuvier bu tipleri, Omurgalılar, Yumuşakçalar, Eklemliler ve Radyal Simetrililer olarak adlandırmıştı. Bu ilk adımdı, kısa süre sonra, sonuçta Omurgalılar, Kordalıların bir alt bölümü olarak sınıflandırılırken bu şubelerden diğer üçünün birleşik oldukları ortaya konmuştu. Günümüzde, hayvanlara ait kabul edilen 30 şube vardır ve çoğunda çeşitli ikincil tipler ayırt edilmiştir. Örneğin, omurgalıların içinde balıklar, amfibiler, sürüngenler, kuşlar ve memeliler bulunur. Yine bu morfolojik tiplerin varlığı, her bir tipin temel vücut planını paylaşan ortak bir atanın torunlarından oluştuğu kabullenildiği takdirde bir anlam ifade eder.

Cuvier gibi evrim öncesi morfologlar, düşünüş tarzı olarak tipologdular (özcüydüler). Platon'un takipçileriydiler. Her tip (şube), diğerlerinden tamamen ayrı kabul ediliyordu, özüne göre tanımlanıyordu ve sabitti. Bu sözde idealist morfolojinin felsefi temeli tamamen yanlış olduğu halde morfoloji bilim dalındaki önemi, soyoluşun canlandırımında ve daha geniş kapsamlı olarak, evrimin anlaşılmasında büyük değeri olan çok sayıda keşfe yol açmıştı.

Homoloji. Karşılaştırmalı morfolojinin, evrimsel dizilimdeki eksik basamakların canlandırımında ne kadar başarılı olabildiği gayet dikkat çekicidir. Örneğin, T. H. Huxley, kuşların uçamayan atalarını canlandırırken bunun nesli tükenmiş bir arkozor (archosaur) sürüngen olduğu sonucuna varmıştı. Arkozorlarla kuşlar arasında önemli bir köprü olan *Arkeopterix*, sadece birkaç yıl sonra, 1861'de keşfedilmişti. Evrimci böcekbilimciler, karıncaların eşek arısı benzeri bir atadan evrildiğini varsaymış ve ilk karıncaların ne gibi niteliklere sahip olmaları gerektiğini çıkarsamışlardı. Sonradan, orta Kretase dönemine ait bir kehribar tabakası içinde bir karınca fosili keşfedildiğinde, çıkarsanan canlandırım büyük ölçüde doğrulanmıştı. Bunlar birbirlerinden yalıtılmış vakalar değildir çünkü ne zaman eksik bir ata canlandırımı yapılsa, bu canlandırım fosili sonradan keşfedilen gerçek atayla kayda değer derecede uyum sağlamıştır.

Evrim esnasında bir organizmanın herhangi bir karakteri değişime uğramış olabilir. Evrim düşüncesinin ortaya atılmasından önceki zamanlarda bile bazı karşılaştırmalı anatomi uzmanları, kuşların kanatları ile memelilerin ön uzuvları gibi eşdeğer yapılar olduğunu kavramışlardı. Tipolojik morfolog olan Richard Owen, bu tür yapıların "kökendeş" olduğunu söylemiş ve bunları, "farklı hayvanlarda her tür şekil ve işlev değişikliği ile görülebilen aynı organlar" olarak betimlemişti. Bu görüş, tabii ki, iki organın "aynı organ" olduğuna nasıl karar verileceği sorusunu yanıtsız bırakmıştı. Bu sorun, "iki türün belli karakteristikleri en yakın ortak atada bulunan eşdeğer bir karakteristikten evrim yoluyla edinilmişse kökendeştir," diyen Darwin tarafından çözülmüştü. Bir memelinin, mesela bir köpeğin ön uzuvları, evrim yoluyla kazma (köstebek), tırmanma (maymun), yüzme (balina) ve uçma (yarasa) gibi farklı işlevler için uygun şekilde değişmiştir (Şekil 2.7). Ayrıca, bu memeli yapısı, bazı balıkların göğüs yüzgeçleri ile de kökendeştir.



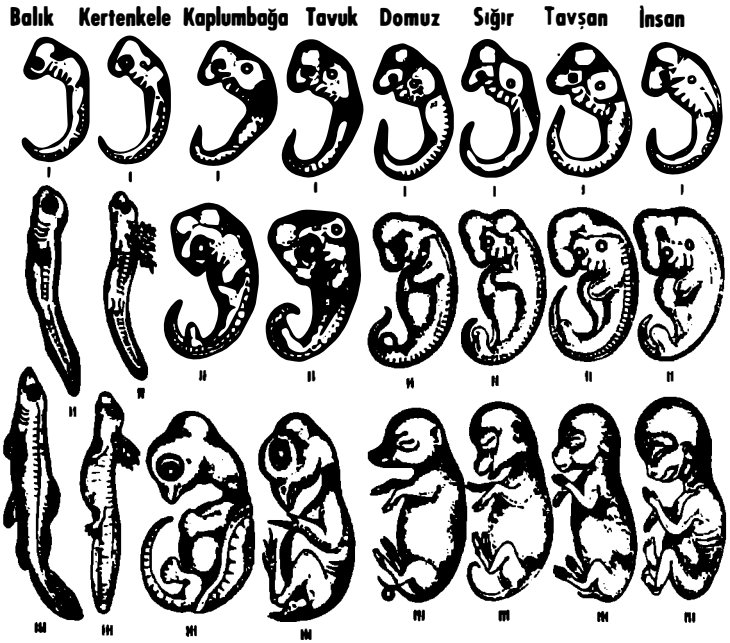
Şekil 2.7. Memelilerin ön uzuvlarının uyarlanmalı değişimi. İnsanın, kedinin, balinanın ve yarasanın kökendeş kemik bölümleri, türlerine özgü işlevlere hizmet edecek şekilde seçilimle değişmiştir. *Kaynak:* Strickberger, Monroe, W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, MA. www.jbpub.com. İzinle tekrar basılmıştır.

Daha uzaktan bağlantılı taksonlardaki belirli karakteristiklerin kökendeş olması iddiası, önceleri ancak bir tahmindi. Böyle bir çıkarımın geçerliliği; komşu organlarla ilişki durumu, ilgili taksonlardaki ara evrenin mevcudiyeti, bireyoluşun benzerliği, fosil atalarda ara durumların varlığı ve diğer kökendeşliklerle uyuştuğuna dair kanıtlar gibi bir dizi kritere göre test edilmelidir (Mayr ve Ashlock, 1991). Kökendeşlik ispatlanamaz, daima çıkarsanır.

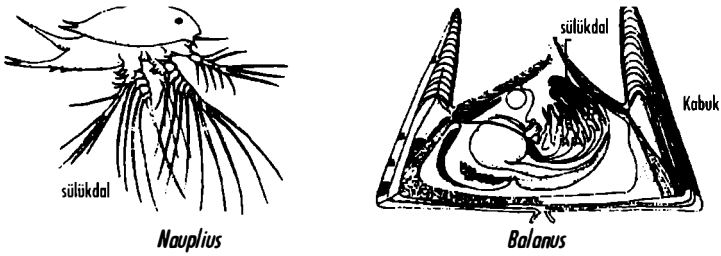
Kökendeşlik, ortak atadan gelen aynı genotipin kısmen miras alınmasından doğar. Kökendeşliğin sadece yapısal karakterlerde olmayıp, davranış gibi herhangi bir kalıtsal özel-

likte de bulunmasının nedeni budur. Bütün bunlara rağmen, paralel soyoluşun bağımsız olarak meydana getirdiği karakterler kökendeştir çünkü ortak atanın genotipi tarafından oluşturulmuşlardır. Kökendeş yapılar, gelişmelerinde önemli ölçüde farklılıklar gösterebilirler. Kökendeşlik teriminin farklı kullanım biçimlerini incelemek için Butler ve Saidel'e (2000) bakınız.

Embriyoloji. Sezgileri kuvvetli anatomi uzmanları, on sekizinci yüzyılda, akraba tipte hayvanların embriyolarının çoğunlukla yetişkin formlarına nazaran birbirlerine çok daha fazla benzediklerini gözlemlemişlerdir. Örneğin, erken safhadaki bir insan embriyosu, sadece diğer memelilerin (köpek, inek, fare) embriyolarına değil, daha erken safhalarındayken sürüngenlerin, amfibilerin ve balıkların embriyolarına bile çok benzemektedir (Şekil 2.8). Embriyo büyüdükçe, daha çok, ait olduğu daha üst taksona özel karakterleri gösterir. Yetişkinler iyice özelleştiklerinde bile (örneğin kabuklu hayvanlar arasında olan yapışan kıskaçlılar) onların serbestçe yüzen larvaları hâlâ diğer kabukluların larvalarına çok benzerler (Şekil 2.9). Bazı Darwin karşıtları, bu larva benzerliklerinin bir şeyi kanıtlamadığını ileri sürmüşlerdir. Gereksinim nedeniyle oluşan bütün gelişme, basitten karmaşığa gider ve dolayısıyla erken gelişim safhaları, basit oldukları için, sonraki daha karmaşık olanlara göre birbirleriyle daha çok benzeşirler. Bu, bir bakıma doğrudur fakat embriyo ve larvalar, daima ait oldukları soya özgü bazı karakteristikleri taşırlar ve böylece ilişkiyi ortaya koyarlar. Ayrıca, embriyo evrelerinin incelenmesi çoğunlukla, ortak bir atasal evrenin atasal ağaçta nasıl yavaşça farklı dallara ayrıldığını gösterir. Bu, evrimin nasıl bir yol izlediğinin çok daha iyi kavranmasını sağlar.



Şekil 2.8. Bu çizim Haeckel tarafından (1874) insan embriyosuyla diğer omurgalıların embriyolarının gelişim safhalarının olağanüstü benzerliğini belgelemek için kullanılmıştır. Haeckel, insan embriyosunun bazı resimlerini biraz rötuşlamış, bu yüzden sahtecilikle suçlanmıştı. Aslında rötuşlanmamış insan embriyosu figürleri bile diğer memelilerinkiyle sıradışı bir benzerliğe sahiptir.



Şekil 2.9. Kıskaçlıların (cirripedia) serbestçe yüzen larvaları, diğer kabuklularınkine benzer fakat yapışan yetişkin evrelerinden o kadar farklıdır ki, önceki zoologlar onların yumuşakça olduklarını düşünmüşlerdir. *Kaynak:* Kelly, Mahlon G. and McGrath, John C. (1975) *Biology and Adaptation to the Environment.* Houghton Mifflin.

Yinelemeli Oluşum (Rekapütilasyon). Yinelemeli oluşum terimi, bireyoluş esnasında ilgili taksonlardaki ölü yetişkinlerde bulunan yapıların ortaya çıkıp hemen yok olması durumunu ifade eder. Dolayısıyla, bir soyun içinde, sonraki embriyonik evrelerde yok olan atasal bir karakterin aynı ortak atadan gelen diğer soyların yaşayan türlerinde muhafaza edildiği durumdur. Örneğin, çubuklu balinaların embriyoları, belli embriyonik evrelerde diş gelişimi gösterirler fakat bunlar sonra tekrar emilir ve kaybolurlar. Sonraki embriyonik evrelerde bu atasal karakterin ortaya çıkıp sonra kaybolması, o kadar çarpıcı bir olaydır ki *yinelemeli oluşum* denen özel bir teoriye yol açmıştır. Embriyologlar, bu gözlemlerin çok farklı iki değerlendirmesini yapmışlardır.

Karl Ernst von Baer'in teorisine göre, farklı organizmaların embriyoları ilk evrelerindeyken birbirlerine o kadar benzerler ki, kökenleri bilinmediği takdirde doğru bir şekilde tanımlanamazlar. Fakat gelişim esnasında gitgide yetişkinlik evrelerine daha benzer hale gelirler, böylece diğer organizmaların gelişimsel soy çizgilerinden giderek ıraksarlar. Von Baer, bu görüşü iyi bilinen şu ifadesiyle özetlemişti: "Homojen ve genel bir şeyden, heterojen ve özel bir şeye yavaş yavaş bir dönüşüm meydana gelir." Bu açıklaması, geniş ölçüde kabul görmüştü. Bununla birlikte bu iddia, bireyoluşun belirli olgularıyla açıkça çelişkiliydi. Örneğin, neden kuşlarla memelilerin embriyoları, balık embriyoları gibi solungaç yarığı geliştirmek zorunda olsunlar ki? Solungaç yarıkları, karada yaşayan bir omurgalının boyun bölgesi için çok genel bir durum değildir (bkz. Şekil 2.8). Bu embriyolardaki solungaç yarıkları, 1790'da, yani *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanmasından 70 yıl önce keşfedilmişti. O zamanlarda mevcut yegâne açıklama, bütün organizmaların en alttakinden balıklara, sürüngenlere ve nihayetinde insana varacak şekilde giderek artan bir "mükemmeliyet" dizisine göre düzenlendiği Büyük Varoluş Zinciri, *scala naturae* idi. Ev-

rim fikri kabul edildiği zaman, 1866'da Haeckel tarafından önerilen "Bireyoluş, soyoluşun yinelemeli oluşumudur," tanımı, açıkça çok ileri gitmişti çünkü bir memeli embriyosu, gelişiminin hiçbir evresinde yetişkin bir balığa benzemezdi. Yine de, solungaç keseleri gibi belirli özelliklerde memeli embriyosu gerçekten de atasal durumu tekrarlar. Ve bu tür yinelemeli oluşum durumları çok da ender değildir. Kıskaçlıların larvaları, diğer kabuklularınkilere çok benzer (Şek. 2.9), binlerce durumda atalarının belirtilerini gösteren embriyonik yapılar bulunsa da bu aynı yapılar, yetişkin yaşam formlarında bulunmazlar.

Embriyologlar, bireyoluşun bu vakalarda, mağaralarda yaşayan birçok türün renk ve görme özelliklerini ortadan kaldırmaları gibi, artık gereksinim duyulmayan embriyonik yapıları ortadan kaldırmak yerine neden yetişkin evreye erişmek için böyle dolambaçlı yoldan gittiği sorusundan kaçamadılar. Sonunda bunun nedeni deneysel embriyologlar tarafından anlaşıldı: Atasal yapılar, gelişimin sonraki basamaklarında embriyonik "düzenleyiciler" olarak hizmet ediyordu. Örneğin, bir amfibi embriyosunun birincil böbrek kanalı kesilse ikincil böbrek gelişimi olamaz. Benzer şekilde, ilk bağırsak çatısının orta hat çizgisi olmazsa sırt ipliğinin ve sinir sisteminin gelişimi engellenir. Bu nedenle "faydasız" birincil böbrek kanalı ve orta hat çizgisi yinelenir çünkü sonradan gelişen yapıların embriyonik düzenleyicileri olarak hayati işlevleri vardır. Bu, tüm karada yaşayan omurgalıların (tetrapodların yani dört üyelilerin), bireyoluşlarının belli bir evresinde solungaç yayı geliştirme nedenleriyle aynıdır. Bu solungaç benzeri yapılar, asla soluma amaçlı kullanılmazlar fakat sonraki bireyoluş süreci esnasında esaslı bir biçimde yeniden yapılanarak sürüngenlerin, kuşların ve memelilerin boyun bölgelerinde birçok yapının oluşmasını sağlarlar. Bunun bariz açıklaması, genetik gelişim programının, gelişimin atasal evrelerini yok etmesinin bir yolu olmadığı ve bunla-

rı, organizmanın yeni yaşam formuna uygun hale getirmek için gelişimin ileriki evreleri esnasında değiştirmek zorunda olduğudur. Atasal organın taslağı (organ oluşmadan önceki hücre topluluğu), yeniden yapılanan organın ileriki gelişimi için bedensel bir program görevi görür (Mayr, 1994). Yinelenenler daima, belirli yapılardır, ama hiçbir zaman atanın tüm yetişkin biçimi yinelenmez.

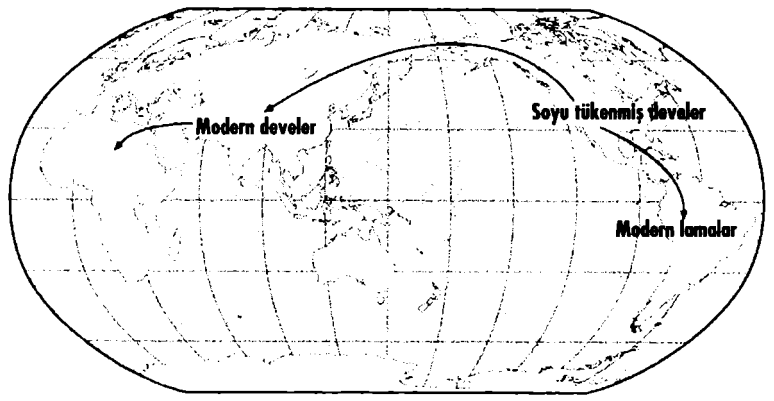
İşlevini Kaybetmiş Yapılar. Birçok organizmada tam olarak işlevsel olmayan ya da hiç işlevi olmamış yapılar vardır. İnsanların kör bağırsağının ucundaki apandis, buna bir örnektir, keza çubuklu balina embriyolarındaki dişler ve birçok mağara hayvanındaki gözler de bu tür örneklerdir. Böyle işlevini kaybetmiş yapılar, atalarda tamamen işlevsel olan fakat artık niş kullanımında meydana gelen bir değişiklik yüzünden büyük ölçüde gerileyen yapıların kalıntılarıdır. Bu yapılar yaşam tarzındaki bir dönüşüm yüzünden işlevlerini kaybettiklerinde artık, doğal seçilim tarafından korunmazlar ve yavaşça yapıları bozulur. Evrimin önceki sürecini göstermeleri açısından bilgilendirici olurlar.

Bu üç fenomen (embriyonik benzerlikler, yinelemeli oluş ve işlevini kaybetmiş yapılar) yaratılışçı bir açıklama için aşılamaz güçlükler anlamına gelirken, ortak kökene, değişkenliğe ve seçilime dayanan evrimsel bir açıklamayla tamamen uyumludur.

Biyo-coğrafya. Evrim ayrıca, biyolojinin bir diğer bulmacasını çözmeye, yani hayvanlarla bitkilerin coğrafi dağılımının nedenlerini açıklamaya da yardımcı olmuştur. Neden Kuzey Atlantik'in iki tarafında bulunan Avrupa ve Kuzey Amerika'nın faunaları görece o kadar benzerken, Güney Atlantik'in iki tarafındaki Afrika ve Güney Amerika'nınkiler o kadar farklı? Niçin Avustralya'nın faunası diğer bütün kıtalarınkinden dikkat çekici biçimde farklı? Neden Okyanus

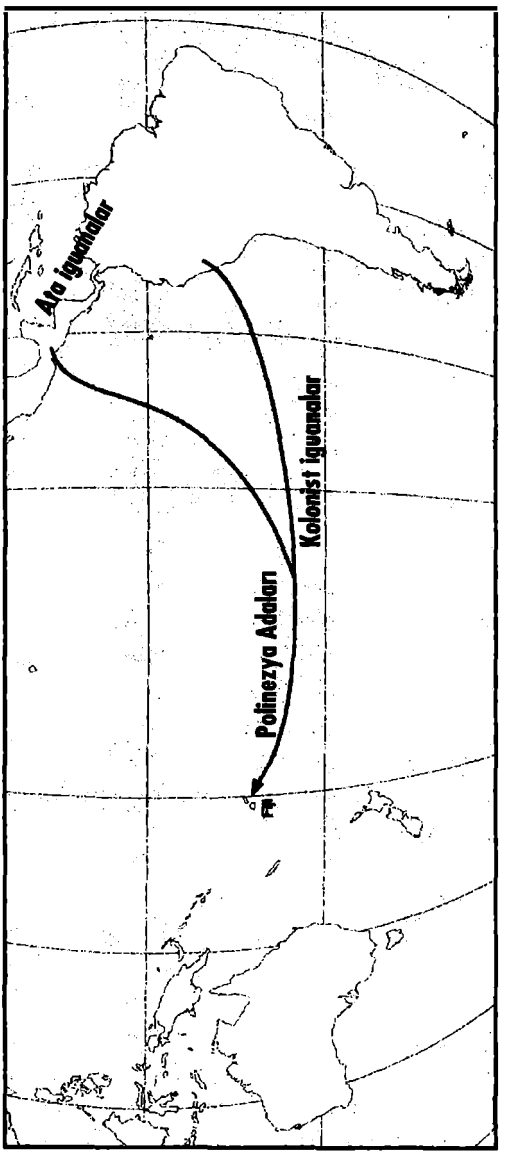
adalarında normalde hiç memeli bulunmaz? Görünürde dağılımın bu değişken örüntüleri, yaratılışın bir sonucu olarak açıklanabilir mi? Bu, kolay değil. Bununla birlikte Darwin, hayvanlarla bitkilerin halihazırdaki dağılımının, ilk ortaya çıktıkları noktalardan yayılmalarına ilişkin tarihçeleriyle bağlantılı olduğunu göstermiştir. İki kıta birbirinden ne kadar uzun süre önce ayrıldıysa, biyotaları birbirlerinden o kadar farklı hale gelmiştir.

Çoğu organizmada kesintili dağılımlar mevcuttur. Örneğin, develer ve akrabaları iki farklı kıtada bulunurlar: gerçek develer, Asya ve Afrika'da, yakın akrabaları lamalar ise Güney Amerika'da. Eğer, sürekli evrime inanıyorsak, artık birbirinden izole olan bu alanlar arasında bir zamanlar bir bağlantı olmuş olmalıdır; diğer bir deyişle, develer vaktiyle Kuzey Amerika'da bulunmuş olmalıdırlar, oysa şimdi orada yokturlar. Bu durum, develerin aslında bir zamanlar Kuzey Amerika'da bulunup, Asya ve Güney Amerika develeri arasında bağlantıyı sağladığı fakat sonradan neslinin tükendiği sonucunun çıkarılmasına neden olmuştur. Zaman içinde, bu varsayım gerçekten de, Kuzey Amerika'da Tersiyer develerine ait geniş çapta bir fosil faunanın keşfiyle doğrulanmıştır (Şekil 2.10). Aynı şekilde, Avrupa ile Kuzey Amerika'nın faunalarının benzer olma nedeni de, şimdi ayrı olan bu iki kıta arasında erken Tersiyer'de (40 milyon yıl önce), Kuzey Atlantik boyunca geniş bir kara bağlantısı olduğu keşfedilene kadar tam olarak anlaşılamamıştı. Bu bağlantı, etkin bir fauna mübadelesine imkân tanımıştı. Aksine, Afrika ve Güney Amerika, 80 milyon yıl önce kıta sürüklenmesi sonucu ayrıldıklarından bu uzun izole dönemde biyotaları büyük oranda ıraksamıştır. Şaşırtıcı dağılım örüntüleri, tekrar tekrar, ortak köken ve bazen ardı sıra gerçekleşen soy tükenmesiyle açıklanabilir. Böylece evrim, önceleri şaşırtıcı gelen birçok gözleme cevap sağlamayı sürdürür.



Şekil 2.10. Deve ailesinin mevcut üyelerinin yayılım alanı (Asya'dan Güney Amerika'ya) çok ayrıktır. Kuzey Ameri ka'nın Tersiyer'e ait zengin deve fosil faunasının keşfi, bir zamanlar tam bir fauna sürekliliği olduğunu göstermiştir.

Yayılım. Farklı türlerin çok çeşitli yayılım kabiliyetleri olabilir. Yeni Gine kuşlarının 100'den fazla türü, denizi aşmaya o kadar isteksizdir ki, anakara kıyısına 1 milden daha uzak olan hiçbir adada bulunmazlar. Öte yandan bazı türlerin gerçekten mucizevi bir yayılım becerileri vardır. Fiji ve Tonga'da bulunan ve iki türü olan bir cinsi haricinde, kertenkele ailesi *Iguanidae*, Amerika kıtasına hapsolmuştur (Şekil 2.11). Bunlar, endemik türler olduklarından oralara insanlar tarafından getirilmiş olamazlar. Yegâne olası açıklama, uzun zaman önce okyanus akıntılarıyla yüzen kütüklerin ve gemi enkazlarının üzerinde oraya taşınmaları olabilir. Bu kolonicilerin, birkaç bin millik bir yolculukta hayatta kalabilmiş olmaları gerçekten inanılmazdır. İlk başta ancak, yerlileri tarafından yok edildikleri Polinezya'ya ulaşmış olsalar bile, bu yine de olağanüstü bir başarıydı. Bununla birlikte, ne başka bir açıklama, ne de kimi türlerin uzun sal yolculuklarından sağ çıkmayı başardığını belgeleyen başka bir vaka bulunmamaktadır.

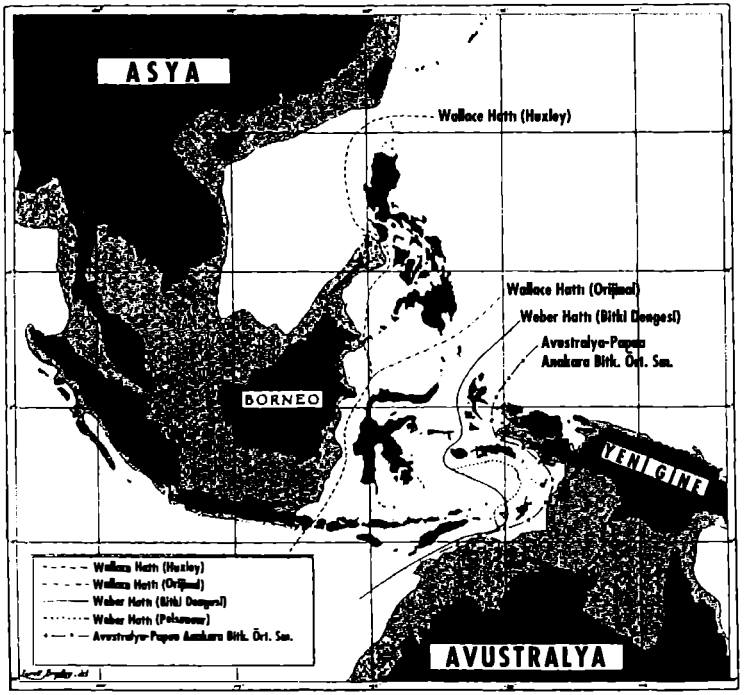


Şekil 2.11. Yayılımda büyük başarı. Sürüngen ailesi *Iguanidae*, sadece Kuzey ve Güney Amerika'da bulunur, yalnızca endemik cinsi *Brachypolus*'a ait iki türü, binlerce kilometre uzakta Batı Polinezya'da (Fiji ve Tonga'da) bulunmuştur. Amerika kıtasından Polinezya'ya ancak sal yolculuğuyla varmış olabilirler.

Yayılım kabiliyetindeki farklılıklar, dağılımın aşikâr sorunlarının çoğunu açıklamaktadır. Memeliler (yarasalar hariç), bilindiği gibi, denizi aşmakta başarısızdırlar o yüzden genelde okyanus adalarında bulunmazlar. Bu aynı zamanda Wallace Hattı'nın, Malay Takımadaları'nda, batıda Büyük Sunda Adaları ile doğuda Küçük Sunda Adaları ve Sulawesi arasında bulunmasının nedenidir. Bu hat, memeliler için önemli bir biyolojik-coğrafi sınırken, kuşlar ve bitkiler için çok daha önemsiz bir sınırdır (Şekil 2.12). Aslında bu hat, Sunda kıta sahanlığının kenarını derin denizden doğuya doğru ayırır. Memeliler, Sunda sahanlığında kısıtlanmışken birçok kuş ve bitki tohumu denizi rahatlıkla geçebilir.

Dağılım Boşlukları. Bazı taksonların yayılım alanları, bu taksonları içermeyen boşluklar yüzünden kesintiye uğrar. Bu tür boşluklar iki farklı şekilde ortaya çıkabilir. Deve ailelerinin yayılım alanındaki Kuzey Amerika boşluğuna, yukarıda gördüğümüz gibi, soylarının orada tükenmesi sebep olmuştur. İlk başlarda, Asya'dan sürekli Kuzey Amerika'ya yayılmışlardı. Bu, vikaryans (organizma ya da toplulukların birbirlerinden coğrafi engellerle ayrılması) hipotezi olarak anılır. Kıtalardaki süreksizliklerin çoğu, önceden sürekli olan yayılımın kalıntıları olarak görülmektedir. Örneğin Kuzey Kutbu'na ait birçok tür, Pleistosen buzullaşması tepe noktasındayken Alpleri ve Rocky Dağları'nı kolonize edebilmiş fakat buzların çekilmesinden sonra dağ yadigârları olarak kalıp, Kutup'taki popülasyonlarından çok ayrı düşmüşlerdir.

Esas önemlisi, ikinci tipteki yayılım süreksizliğidir. Bu, bir türün üyeleri, elverişsiz bir bölgenin (su, dağ veya elverişsiz bitki örtüsü) öbür tarafına geçip, yayıldıktan sonra türün mevcut sınırlarının ötesinde kurucu bir popülasyon oluşturdukları zaman başlar. Bu tür yayılım süreksizlikleri, özellikle ada bölgelerindeki dağılımlarda görülür. Galapagos Adaları'ndaki taksonların menşe bölgeleri olan Güney Amerika'dan buraya dek kesintisiz devam eden bir yayılım



Şekil 2.12. Indo-Malay ve Australo-Papua faunaları arasındaki temas bölgesi. Batıdaki gölgeli alan, Asya (Sunda) kıta sahanlığıdır, doğuda Avustralya (Sahul) kıta sahanlığı bulunur. Hiçbir zaman bir kara köprüsüyle bağlanmamış olan bu iki sahanlık arasındaki alana Wallacea denir. Asya ve Avustralya faunaları arasındaki gerçek sınır, Weber Hattı'dır. *Kaynak:* Mayr, Ernst. (1944). *Quarterly Review of Biology* 19 (1): 1- 14.

alanları hiçbir zaman olmamıştır. Bu izole biyotanın tüm türleri, iki bölge arasındaki 600 millik denizi geçerek Galapagos Adaları'na ulaşmışlardır. Dağılım düzensizlikleri için yaratılışçıların mantıklı bir açıklaması yoktur oysa bunlar, tarihsel bir evrim açıklamasıyla tamamen uyumludur.

Moleküler Kanıt. Moleküllerin de aynı bedensel yapılar gibi evrilmesi, moleküler biyolojinin beklenmedik mutlu ke-

şiflerinden biriydi. Genellikle, iki organizma ne kadar yakından ilişkiliyse, onların ilgili molekülleri de o kadar benzerdir. Morfolojik kanıtın belirsiz olması nedeniyle iki organizma arasındaki ilişkiye dair ciddi kuşku bulunan birçok vakada moleküllerinin incelenmesi, gerçek ilişkiyi ortaya çıkarmıştır. Sonuçta moleküler biyoloji, soyoluşsal ilişkiler için en önemli bilgi kaynağı haline gelmiştir.

Genler ya da daha doğrusu onları oluşturan moleküllerin yapısı, tıpkı makroskobik (gözle görülebilen) yapılar gibi evrimsel bir değişimden geçer. Kökendeş genleri ve farklı organizmaların diğer kökendeş moleküllerini karşılaştırmak suretiyle benzerlik dereceleri belirlenebilir. Ancak, farklı türde moleküllerin değişim hızları da farklıdır. Fibrinopeptitler gibi bazıları çok hızlı değişirken histonlar gibi bazıları da çok yavaş değişirler. İnsanla şempanze soyları en az 6 milyon yıl önce ayrılmış olmalarına rağmen, bu iki türün oldukça karmaşık olan hemoglobin molekülleri, neredeyse hâlâ aynıdır. Memnuniyet verici olan şudur ki, yapısal ya da davranışsal özelliklere dayalı bir soyoluş meydana geldiği zaman, genellikle, moleküler özelliklere dayalı bir soyoluş da temelde onunla aynı olur.

Morfolojinin incelenmesinin belirsiz sonuçlar verdiği tüm vakalarda, her iki kanıt kaynağının kıyaslanması en yararlı olanıdır. Bu tür vakalar, artık bu taksonların moleküler soyoluşlarına göre test edilebilirler. Böyle bir analiz için birçok farklı gen mevcuttur. Bazı durumlarda, soyoluşu morfolojiden ziyade moleküler kanıt daha doğru yansıtır. Son literatürden iki örnek verelim: Moleküler analiz, Güney Afrika altın köstebeği ile Madagaskar tenreklerinin, morfolojik analizlere dayanılarak dâhil edilmiş oldukları *Insectivora* (böcekçiller) ailesi hiçbir ilgilerinin bulunmadığını göstermiştir. Benzer şekilde, daima bağımsız şubeler olarak düşünülmüş olan *Pogonophora* (sakallı solucan) ve *Echiura*'nın (kaşığımsı solucan), halkalı deniz solucanlarının belirli aileleriyle diğer halkalı deniz solucanlarından daha yakın ilişkili oldukları artık ortaya çıkmıştır.

İnsanın şempanze ve diğer kuyruksuz maymunlarla olan ileri derecedeki yakın ilişkisi, yapısal olduğu kadar moleküler karakterler ile de inandırıcı bir biçimde belgelenmiştir.

Moleküler Analizin Önemi. Evrimin anlaşılmasında moleküler biyolojinin yaptığı en önemli katkılardan biri, bütün organizmaların temel moleküler yapısının çok eski olduğunu ortaya çıkarmasıdır. Hayvan, mantar ve bitki şubelerinin işgal ettikleri uyarlanma bölgesi veya nişin içinde hayatta kalmalarına ve gelişmelerine olanak sağlayan edinilmiş yapılar genellikle oldukça yenidir. Dolayısıyla bu uyarlanmış yapıları, hayvanları, mantarları ve bitkileri sınıflandırmak için kullanabiliriz fakat bunlar bize mantarların hayvanlar ve bitkilerle ne kadar ilgili olduğu hakkında çok az bilgi verirler. Örneğin, mantarların daima bitkilerle ilgili olduğu düşünülmüş ve onlarla ilgili çalışmalar botanik bölümlerinin işi olmuştur. Mantarların hücre çeperlerinin, bitkilerin hiçbir yerinde bulunmayıp, böceklerin sert kısımlarını meydana getiren bir madde olan kitinden oluştuğunu öğrenmek kuşkusuz şaşırtıcıydı. Bu, biyolojide çok yaygın olan tipik örneklerden biri olarak düşünüldü. Oysa moleküler analizler, sonunda mantarların temel kimyasının çoğu kısmının, *Animalia* (Hayvanlar Âlemi) ile epeyce yakın ilişkide olduğunu ortaya koydu.

Geleneksel morfolojik karakter incelemesi açıklık getirmekte başarısız olduktan sonra zarlar ve diğer ince yapılar üzerinde gerçekleştirilen incelemeler sonucunda 50-80 adet "protist" şubesinin yarattığı kaosun, kademeli olarak açıklığa kavuşturulması da, moleküler biyolojinin önemli bir başarısıdır. Kapalı tohumlu bitkilerin alakalı takım ve aile gruplarına göre başarıyla düzenlenmesi de, aynı şekilde moleküler yöntemlerin uygulanması sayesinde gerçekleşmiştir. Moleküler yaklaşımın belki de en büyük faydası, incelenecek çok fazla karakter potansiyeli olmasıdır. Belli bir gen, belirsiz sonuçlar verdiğinde, şüpheli bağlantıyı test etmek için, prensip olarak, diğer binlerce genden birine geçilebilir.

Moleküler Saat. Yeterli fosil kaydı olmadığından, uzun süre boyunca birçok evrimsel soyun jeolojik yaşını belirlemek, esasen imkânsızdı. Ama Zuckerkandl ve Pauling (1962), birçok molekülün belki de çoğunun zamanla değişim hızlarının görece sabit olduğunu kanıtladılar. Bu tür moleküller, *moleküler saat* görevi görebilirler. Modern torunlarıyla birlikte doğru tarihlenmiş fosiller, belli bir moleküler saati ayarlamak için bize bir ölçüt sağlarlar. Şempanze ile insanın yollarının önceden genel olarak kabul edildiği gibi 14-16 milyon yıl önce değil, 5-8 milyon yıl gibi daha yakın bir tarihte ayrıldığını kanıtlayan, moleküler saat yöntemi olmuştur.

Yine de moleküler saat yöntemi dikkatle uygulanmalıdır çünkü moleküler saatler, genelde sanıldığı kadar sabit değillerdir. Sadece farklı moleküllerin değişim hızları değişik olmakla kalmayıp, belli bir molekül, hızını zaman içinde değiştirebilir. Bunlar, *mozaik evrim* durumlarını simgelerler. Çelişkili durumlarda daima, farklı bir molekülün değişim hızının da belirlenmesi ve başka bir uygun fosil bulmaya çalışılması tavsiye edilir.

Genotipin Bir Bütün Olarak Evrimi. Büyük ölçüde geliştirilmiş yöntemlerin yardımıyla bütün bir organizmanın tüm genomunun özünde tam olan DNA dizilimini belirlemek artık mümkündür. Bu ilk önce koli basili (*Escherichia coli*) dahil öbakteri ve arkeabakteri gibi çeşitli bakteriler için yapılmış, sonradan tomurcuklu maya (*Saccharomyces*) için, bir bitki (su teresi, *Arabidopsis*) ile yuvarlak solucan (*Caenorhabditis*) ve meyve sineği (*Drosophila*) gibi hayvanlar için de uygulanmıştı (Tablo 2.1). İnsan genomunun esas diziliminin tamamlanışı Haziran 2000'de kutlandı. Genomun moleküler yapısını inceleyen bilim dalına *genombilim* adı verilir.

Bu dizilimler şimdi en etkileyici karşılaştırmalı çalışmaların materyalleri halindedir. Gen (baz çifti dizilimi) evrildiği halde, genin işlevi, değişim miktarına ciddi boyutta bir sınırlama getirir. Diğer bir deyişle, bir genin temel yapısı

Tablo 2.1. Genom Boyutu ve DNA İçeriği

Organizma	*Genom boyutu Baz çifti x 10^9*	*Kodlayan DNA*
Bakteri (*E-coli*)	0,004	100
Maya (*Saccharomyces*)	0,009	70
Yuvarlak solucan (*Caenorhabditis*)	0,09	25
Meyve sineği (*Drosophila*)	0,18	33
Semender (*Triturus*)	19,0	1,5-4,5
İnsan (*Homo sapiens*)	3,5	9-27
Akciğerli balık (*Protopterus*)	140,0	0,4-1,2
Çiçek açan bitki (*Arabidopsis*)	0,2	31
Çiçek açan bitki (*Fritillaria*)	130,0	0,02

KAYNAK: Maynard Smith ve Szathmary (1995), s. 5.

genellikle, birkaç milyon yıl boyunca korunur, bu da her genin soyoluşunun incelenmesine imkân verir. Bu çalışmaların en şaşırtıcı sonucu, yüksek organizmaların bazı temel genlerinin, geriye doğru bakterideki kökendeş gene kadar izlenebilmesidir. Mayadaki (*Saccharomyces*), solucandaki (*Caenorhabditis*) ve meyve sineğindeki (*Drosophila*) birçok gen, aynı atasal gene kadar izlenebilir. Böyle bir gen, içinde bulunduğu her organizmada tamamen aynı işleve sahip olmayabilir fakat benzer veya eşdeğer bir fonksiyonu olacaktır.

Yeni Genlerin Ortaya Çıkışı. Bakteriler ve hatta en eski ökaryotlar (protistler), nispeten küçük bir genoma sahiptirler (bkz. Çerçeve 3.1). Bu, şu soruyu doğurur: Yeni bir gen hangi süreçle oluşturulur? Bu, genellikle, mevcut bir genin ikilenmesi, yani bir kez kopyalanması ve kopyanın kromozomun içine girerek ebeveyn geninin yanına yerleşmesiyle gerçekleşir. Bu süre içinde yeni gen, yeni bir fonksiyonu benimseyebi-

lir, her zamanki fonksiyonunu yerine getirmeye devam eden atasal gene *ortolog gen* denir. Genlerin soyoluşu ortolog genler boyunca izlenebilir. Atasal genle aynı anda var olan türemiş gen *paralog gen* olarak anılır. Evrimsel çeşitlenme, büyük ölçüde, paralog genlerin oluşumundan etkilenir. Bazen ikilenme sadece tek bir geni değil, bütün bir kromozom setini, hatta genomun tamamını etkileyebilir.

SONUÇLAR

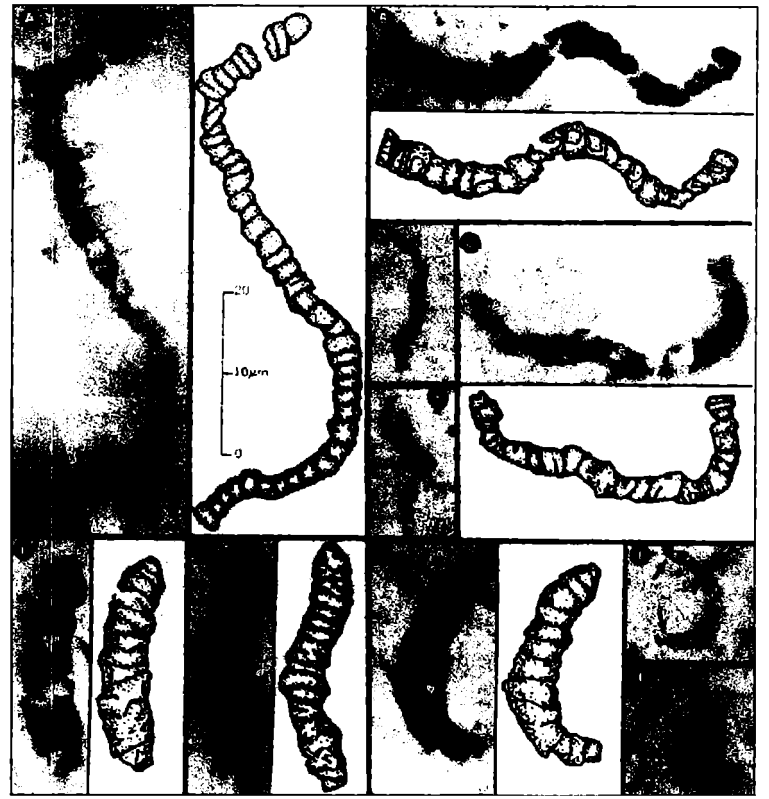
Gördüğümüz gibi, biyolojininher alanı, evrimi destekleyen, su götürmez kanıtlar sağlar. Ünlü genetikçi T. Dobzhansky'nin çok haklı olarak söylediği gibi, "Evrim göz önünde tutulmadıkça, biyolojide hiçbir şey, bir anlam ifade etmez." Hakikaten de, bu bölümde sunulan gerçekler için evrimden başka bir doğal açıklama olamaz.

Belki de canlı organizmaların şaşırtıcı derecedeki çeşitliliğinin düzenlemesine evrimsel yaklaşımın getirdiği açıklık ve anlayıştan daha fazlası, başka hiçbir şeyde yoktur. Sonuçta artık, en basit yaşam formlarından en yüksek organizmalara (bitkiler ve hayvanlara) kadar kademeli yükselişi ayrıntılarıyla betimleyebiliyoruz. Sonraki bölüm, yaşamın bu yükselişinin sunumuna ayrılmıştır.

BÖLÜM 3

YAŞAYAN DÜNYANIN DOĞUŞU

Astronomik ve jeofiziksel kanıtlar, Dünya'nın yaklaşık 4,6 milyar yıl önce oluştuğunu göstermektedir. İlk başta genç Dünya, yüksek ısıya ve radyasyona maruz kaldığı için yaşama uygun bir ortam değildi. Astronomlar, yaklaşık 3,8 milyar yıl önce yaşanabilir bir hale geldiğini ve yaşamın bu sıralarda başladığını tahmin etmektedirler fakat bu ilk yaşamın nasıl bir şey olduğunu bilemiyoruz. Şüphesiz, etraftaki cansız moleküllerden ve güneşin enerjisinden gerekli maddeleri ve enerjiyi elde edebilen makro molekül kümelerinden oluşuyordu. Bu erken evrede yaşam defalarca başlamış olabilir fakat bu konuda hiçbir bilgimiz yok. Eğer, çeşitli yaşam başlangıçları olmuşsa da, diğer formlar yok olmuştur. En basit bakteri dahil, Dünya'da şu an mevcut olan yaşamın tek bir kökenden türediği aşikârdır. Bunu, en basiti dahil tüm organizmaların aynı genetik şifreye sahip olmasından ve mikrobik olanlar dahil tüm canlı hücrelerinin birçok yönden benzer özellikler taşımasından anlıyoruz. İlk yaşam fosili, 3,5 milyar yıllık bir tabakanın içinde bulunmuştur. Bu ilk fosiller, bakteri benzeridirler, aslında mavi-yeşil bakteriye ve hâlâ mevcut olan diğer bakterilere benzemektedirler (Şekil 3.1).



Şekil 3.1. Fosil bakteriler. 3,5 milyar yıllık olan en eski bakterilerin, modern zamanlara kadar pek değişmediği görülüyor. *Kaynak:* J. Williams Schopf'un izniyle "Microfossils of the early Archean Apex chert: New evidence of the antiquity of life," *Science* 260: 620-646, 1993'ten alınarak basılmıştır. © 1993, the American Association for the Advancement of Science.

YAŞAMIN BAŞLANGICI

İlk yaşam başlangıçları için başka ne söyleyebiliriz ki? 1859'dan sonra Darwin'i eleştiren bazı kişiler, "Bu Darwin, Dünya'daki organizmaların evrimini gayet iyi açıklamış olabilir ama hayatın nasıl başladığını henüz açıklayabilmiş değil.

Cansız maddeler nasıl bir anda canlandılar?" Bu, Darwinciler için sonraki 60 yıl boyunca cevaplanması neredeyse olanaksız bir soru olarak kalmıştı. Darwin bile bu konuda kafa yormuştu: "İlk canlı organizmanın ortaya çıkması için gerekli koşullar ... tüm amonyak ve fosforlu tuzların, ışığın, ısının, elektriğin, vb. mevcut olduğu ılık bir gölette [oluşabilir]" (Darwin 1859). Ama bunun, Darwin'in sandığı kadar kolay olmadığı ortaya çıkmıştı.

Biyosfer

Yaşamın başladığı andan itibaren, organizmalarla etraflarındaki cansız çevre, özellikle de atmosfer arasında dinamik bir etkileşim olmuştur. Genç Dünya'nın atmosferi, büyük oranda metan, moleküler hidrojen, amonyak ve su buharından oluşan indirgeyici (oksijensiz) bir atmosferdi. Mavi-yeşil bakterilerin (siyanobakteriler) faaliyetleriyle eninde sonunda oksijen-içeren bir atmosfer haline dönüştürülmüştür. Kireç taşları ve diğer kaya oluşumları, organizmaların çevre üzerindeki etkisinin (örn. mercan kayalıkları) ilave kanıtlarıdır.

Çoğunlukla organizmaların faaliyetleriyle, cansız çevrenin verdiği tepkiler arasındaki etkileşim dengesi, kararlı durumdadır. Gelişen hayvan popülasyonunun üretimi nedeniyle artan CO_2 bitkiler tarafından gitgide daha çok tutulur. Oksijeni zengin atmosfer prokaryotların karmaşık torunları olan ökaryotların ortaya çıkışına ve başarısına kesinlikle yardımcı olmuştur. Bu etkileşim bazen öylesine dengeli bir kararlı durumla sonuçlanır ki, bazı yazarlar, Dünya'nın canlı ve cansız varlıklarının birlikte dengeli ve programlanmış bir sistem oluşturduğuna dair bir *Gaia hipotezi* öne sürmüşlerdir. Bununla birlikte, böyle bir "program"ın var olduğuna dair doğrulanmış bir kanıt yoktur ve çoğu evrimci, Gaia hipotezini reddetmektedir. Görünen dengeyi, canlılar âleminin, cansız âlemde gerçekleşen değişikliklere olan fırsatçı tepkisine ve tersine bağlamaktadırlar.

Yaşamın başlangıcına ilişkin ilk ciddi teoriler, 1920'lerde ortaya atılmıştır (Oparin, Haldane). Son 75 yılda, bu sorunla ilgili kapsamlı bir literatür oluşmuş ve yaşamın başlangıcına ilişkin altı veya yedi teori öne sürülmüştür. Henüz tam olarak tatminkâr bir teori ortaya çıkmamış olsa da problem, yirminci yüzyıl başındaki kadar zor gözükmemektedir. Artık, cansız maddeden yaşamın nasıl kaynaklandığına dair mantıklı birkaç senaryo olduğu haklı olarak iddia edilebilir. Bu teorileri anlamak için ileri seviyede biyokimya bilgisine sahip olmak gerekir. Bu kitabı bu tür ayrıntılarla doldurmak yerine okuyucuya yaşamın başlangıcıyla ilgili özel literatüre göz atmasını öneriyorum (Schopf 1999; Brack 1999; Oparin 1938; Zubbay 2000).

Yeryüzündeki yaşamın ilk öncüleri, iki büyük (birkaç da küçük) problemi çözmek zorundaydılar: (1) enerji elde etmek ve (2) çoğalmak. O zamanlar Dünya'nın atmosferi oksijenden yoksundu. Fakat güneşten gelen ve okyanuslardaki sülfürden kaynaklanan enerji boldu. Dolayısıyla büyüme ve enerji edinimi önemli problemler değildi. Kayalık yüzeylerin, büyüyebilen ama çoğalamayan canlı ince bir tabakayla kaplı olduğu bile öne sürülmüştü. Çoğalmanın icadı daha zordu. Artık DNA'nın (bazı virüsler dışında), üremede vazgeçilmez molekül olduğu biliniyor. Peki, DNA, bu işlev için nasıl olup da sistemin bir parçası haline getirilmiştir? Bunu açıklayacak iyi bir teori yoktur. Bununla birlikte RNA'nın enzim kapasitesi vardır, dolayısıyla üremede ikinci planda olan rolüyle, bu özellik için seçilmiş olabilirdi. Artık, DNA dünyasından önce bir RNA dünyasının var olduğuna inanılıyor. Bu RNA dünyasında protein sentezinin olduğu zaten bellidir fakat DNA'nın protein sentezi verimliliği RNA'da bulunmaz.

Yaşamın başlangıcı problemini çözmeye yönelik olarak gerçekleştirilen tüm teorik ilerlemelere rağmen hiç kimsenin laboratuvarda bir yaşam yaratma başarısını gösteremediği de

somut bir gerçektir. Bu, yalnızca oksijensiz bir atmosfer değil, muhtemelen kimsenin şimdiye kadar aynısını yapamadığı, bir parça alışılmadık diğer koşulların varlığını da (ısı, ortamın kimyası) gerektirecektir. Muhtemelen okyanus tabanındaki volkanik bacaların sıcak sularına benzer sıvı (sulu) bir ortam olmalıydı. Bir laboratuvarın gerçekten yaşam oluşturmayı başarması için muhtemelen daha yıllarca deney yapılması gerekecektir. Yine de yaşam oluşturmak çok zor olamaz çünkü yaklaşık 3,8 milyar yıl önce Dünya'da şartlar yaşamaya uygun hale gelir gelmez yaşam başlamıştır. Maalesef, 3,8 milyar ile 3,5 milyar yıl öncesi arasındaki 300 milyon yıllık döneme ait fosil mevcut değildir. İlk fosilli kayaçlar, 3,5 milyar yaşındadır ve zaten önemli ölçüde zengin bir bakteri biyotası içermektedir. Önceki 300 milyon yıllık dönemdeki atalarının neye benzediği hakkında hiçbir fikrimiz yoktur ve o zamana ait fosiller olmadığı için büyük ihtimalle hiçbir zaman da bir fikrimiz olamayacaktır.

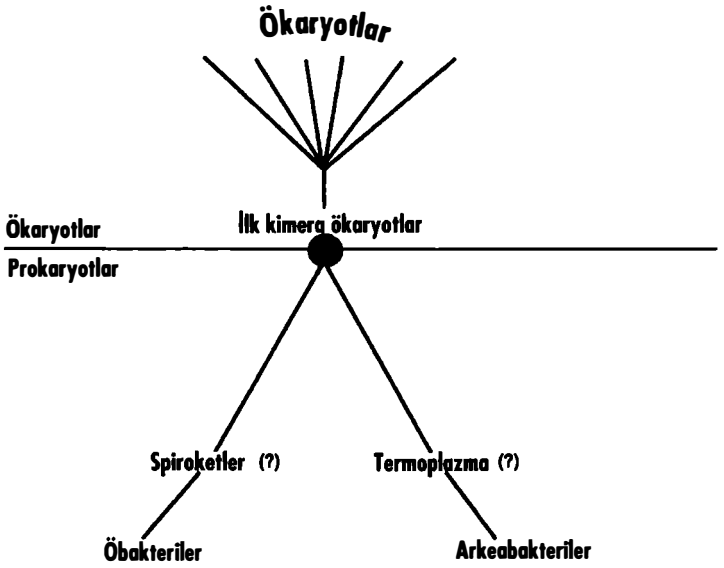
ORGANİK ÇEŞİTLİLİĞİN DOĞUŞU

Prokaryotlar

Dünya'da yaşam kabaca 3,8 milyar yıl önce başlamıştı. İlk organizmalar 3,5 milyar yıllık bir tabakada fosil olarak karşılaşılan prokaryotlardı (bakterilerdi). Sonraki 1 milyar yıl boyunca Dünya'daki yaşam prokaryotlardan ibaretti. Prokaryotlar daha yüksek organizmalar olan ökaryotlardan (hücre çekirdeği olan organizmalar) birçok nitelik bakımından farklıdırlar; bunlardan en önemlisi, prokaryotlarda, ökaryotlardaki tanısal karakterlerin bulunmamasıdır (bkz. Çerçeve 3.1). Bakteriler, fazlasıyla çeşitlidirler ve siyanobakteri, gram-negatif ve gram-pozitif bakteri, mor bakteri ve arkeabakteri adlarını alırlar. Birbirleriyle ilişkileri ve nasıl sınıflandırılmaları gerektiği hâlâ tartışmalı bir konudur.

Anlaşmaya varılamamasının iki önemli nedeni vardır. Birincisi; bakterilerin ne biyolojik türleri vardır ne de eşeysel üremeleri. Bunun yerine, *yatay gen transferi* adı verilen bir süreç yoluyla gen ve bazen de gen blokları değiş tokuşu yaparlar. Örneğin, bir bakteri, bakterilerin belli bir alt bölümüne, mesela gram-negatif bakteriler grubuna ait olabilir fakat tamamen farklı bir alt bölümün belli gen takımına sahip olabilir. Bu yüzden, ökaryotların hiyerarşik ağaçlarını doğru bir şekilde oluşturmak zor, hatta bazı durumlarda tamamen imkânsızdır. Anlaşmazlığın ikinci nedeni, anlaşamayan uzmanların iki çok farklı taksonomik felsefeye bağlı kalmalarıdır. Alışılmış prokaryot sınıflandırması, tüm taksonları farklılıkları baz alarak düzenleyen geleneksel prensibe göre yapılır. Diğerleri ise taksonları, filogenetik ağaçtaki dallanmalarının dizilimine göre düzenleyen Hennig sınıflandırma sistemini izlemişlerdir.

Bu tartışma, özellikle arkeabakterilerin sıralamasını etkilemektedir. Woese tarafından keşfedilen bir grup bakteri olan arkeabakteriler, diğer bakterilerden bazı nitelikleriyle, özellikle de hücre çeperleri ve ribozomlarının yapısıyla büyük ölçüde farklılık gösterirler. Bununla birlikte, diğer karakterler açısından tipik prokaryotlardır. Aslında, önde gelen uzmanlardan biri olan Cavalier-Smith (1998), arkeabakterileri, bakterilerin dört alt bölümünden biri olarak sınıflamıştır. Arkeabakteriler, protistlerin çoğu alt bölümünün birbirlerine olan farkları düşünüldüğünde diğer üç tip bakteriden o kadar da farklı değiller demiştir. Şüphesiz, ribozom yapıları ve diğer birkaç karakter ökaryotlarla ortaktır. Yine de, ilk ökaryot, bir arkeabakteri ile bir öbakterinin ortakyaşar haline gelmesi sonrası iki ortakyaşarın bir kimera (genetik olarak farklı olan hücrelerin aynı vücutta bulunma durumu) oluşturmasından doğmuştur (Şekil 3.2). Bu, yeni ökaryot taksonunun hem arkeabakteri hem de öbakteri karakteristiklerini kendinde toplamış olmasının nedenidir (bkz. Çerçeve 3.1)



Şekil 3.2. İlk ökaryotun, bir öbakteri ve bir arkeabakteri gibi iki prokaryot arasında bir kimera oluşumuyla ortaya çıkış modeli.

Bu süreçte hangi bakterilerin yer aldığını belirlemek zordur. Sillerin (kirpiksi-tüysü yapılar) varlığı, spiroketlerin de (ince, spiral, gram-negatif bakteriler) işe karışmış olması gerektiğini gösterir. Lynn Margulis, basit bir protistte, tanımlanabilen beş farklı bakteri genomu olduğuna inanmaktadır. Kuşkusuz ilk kimera, ilave genomları tek yönlü gen transferiyle almıştır. Öbakteriler ve arkeabakteriler gibi çok uzak prokaryotlar düşünüldüğünde bu transferin sıklığı, prokaryotların soyoluşunu yapılandırmayı çok zorlaştıracaktır.

Ökaryotların başlangıcı muhtemelen, Dünya'daki yaşamın tarihindeki en önemli olaydı. O sayede, bitkiler, mantarlar ve hayvanlar gibi daha karmaşık organizmaların ortaya çıkması mümkün oldu. Daha gelişmiş çokhücreli organizmaların

Çerçeve 3.1. Prokaryotlar ile Ökaryotlar Arasındaki Farklar

Prokaryotlar ile ökaryotlar arasında bilinen fark sayısı artık, yaklaşık 30 adettir. Arkeabakterilerle diğer bakteriler arasındaki az sayıda fark bunun yanında sönük kalır.

Özellik	*Prokaryot*	*Ökaryot*
Hücre boyutu	Küçük, yakl. 1-10 μm	Büyük, normalde 10-100 μm
Çekirdek	Yok, çekirdek şeklinde	Var, zarla kaplı
Endoplazmik zar sistemi	Yok	Endoplazmik retikulum (ağcık) Golgi cisimciği
DNA	Proteinlerle karmaşık hale gelmemiş	%50'den fazla histon ve/veya diğer proteinlerle kromozomlar halinde düzenlenmiş
Organeller	Zarla çevrili olmayan organeller	Normalde organel içerir (mitokondri, kloroplast, vs.)
Metabolizma	Çeşitli	Havada yaşar (amitokondritler hariç)
Hücre çeperi	Öbakteride peptidoglikan (protein)	Selüloz veya kitin; hayvanlarda bulunmaz
Üreme	İkiye bölünme, tomurcuklanma	Eşeyli, mayoz bölünmeyle (bitki ve hayvanlarda döllenme döngüleri)
Hücre bölünmesi	İkiye bölünme	Mitoz bölünmeyle
Genetik rekombinasyon	Tek yönlü gen transferiyle	Mayoz bölünme esnasındaki rekombinasyonla
Kamçı	Kamçı proteinlerinden oluşur, döner	Büyük ölçüde tubulinden oluşan dalgalanan kirpiksiler
Solunum	Zarlarda	Mitokondri
Çevre toleransı	Öriyonik	Stenotik
Propagul (bitkilerin üremesini sağlayan yapı)	Sporlar (endo ve ekzo) kurutmaya dirençli; ısıya dirençli endosporlar	Şubeler arası büyük çeşitlilik: keseler, tohumlar, vs.; ısı ve kurumaya bakterilerden daha az dirençlidir
Splisozom (uç birleştirme), peroksizom (mikro cisimcik), hidrojenozom	Yok	Var

çekirdekli hücreleri, eşeysel üremeleri, mayoz bölünme ve tüm diğer özgün özellikleri, ilk ökaryotların torunlarının başarılarıdır. Prokaryotlar, ökaryotların ortaya çıkışından sonra varlıklarını devam ettirmişler, hatta yaşamlarını (hayvan ve bitkilerin bozunması ile oluşan) organik enkaz üzerinde parazit olarak sürdürdüklerinden iyice çoğalmışlardır. Bazı hesaplamalara göre, yeryüzündeki prokaryotların toplam biyo-kütlesi, tüm ökaryotlarınki kadardır.

Bakterilerin, "daha yüksek" organizmalar olan ökaryotlardan farklı birçok ortak özellikleri vardır (Çerçeve 3.1): çekirdek yoktur; DNA gonoforların içindedir; protein kaplı kromozom ve eşeysel üreme yoktur; hücre bölünmesi basit bölünme ya da tomurcuklanma yoluyla olur, mayoz, mitoz bölünme olmaz; kamçı, kamçı proteininden oluşur ve döner; hücreler genelde küçüktür (1-10 μm), bazıları koloniler halindedir; hücresel organeller (mitokondri, vb.) yoktur.

Uzmanlar, zengin prokaryot âleminin nasıl alt bölümlere ayrılması gerektiği konusunda farklı görüşlere sahiplerdir. Alt bölümlerden biri olan arkeabakterilerin, sıcak su kaynakları, sülfür kaynakları ve tuzlu su gibi aşırı çevre koşullarına uyarlanmış cinsleri mevcutken diğerleri okyanus suyu dahil her yerde bulunabilirler.

İlk fosil prokaryotlar (3,5 milyar yıl önce), siyanobakterilerdi (bkz. Şekil 3.1). Siyanobakterilerde dikkat çekici olan, evrimsel açıdan morfolojik durağanlıklarıdır. Prokaryotların erken fosil türlerinin yaklaşık üçte biri, halen yaşayan türlerinden morfolojik olarak ayrılamazlar ve neredeyse hepsi de modern cinslere yerleştirilebilirler. Bu durağanlık için birkaç olası sebep vardır: eşeysel olarak üretmemeleri, çok büyük popülasyonları olması, çok değişken ve çoğunlukla aşırı olan çevresel koşullarda yaşayabilmeleri. Bütün bunlar, kararlılığı destekleyebilir.

Ökaryotlar

Yeryüzünde sadece bakterilerin yaşadığı 1 milyar yıldan sonra, yaşam tarihinde belki de en önemli ve çarpıcı olay gerçekleşti: ökaryotlar ortaya çıktı. Ökaryotlar, zarla çevrili bir çekirdeğe ve ayrı kromozomlara sahip olmalarından ötürü prokaryotlardan çok farklıdırlar. İlk ökaryotun doğuşu, önemli bir evrimsel adımdı. Bir arkeabakteri ile bir öbakteri arasındaki ortakyaşam yoluyla meydana gelen kimera, ilk ökaryotu oluşturmuştu (bkz. Şekil 3.2). Bu başlangıç şekli, ökaryot genomunun kısmen arkeabakteriyel, kısmen de öbakteriyel bileşiminden anlaşılmıştır (Margulis ve meslektaşları 2000). Yeni ökaryot hücresi bunun ardından, mitokondri ve (bitkilerde) kloroplastlar gibi çeşitli ortakyaşarları hücresel organel olarak edinmiştir.

Bu organeller muhtemelen sırayla edinilmiştir çünkü bazı ilkel canlı ökaryotlarda mitokondri veya diğer hücre içi organeller yoktur. Kromozomların bir zar içerisinde yerleşmiş oldukları çekirdeğin, nasıl ortaya çıktığı henüz anlaşılamamıştır. Ortakyaşamın, çekirdeğin oluşumuyla bir ilgisi olmadığı açıktır.

Mitokondriler, mor bakterinin (proteobakteriler) alfa alt bölümünden ve bitkilerin kloroplastları da siyanobakterilerden edinilmiştir. İlk ökaryotların oluşumunu ve çekirdeği edinmelerini sağlayan süreçlerin sırası hâlâ tartışmalıdır. Çekirdeğin oluşumuna ilişkin dikkat çekici yeni bir teori (Martin ve Miller 1998), olası bir açıklama olarak kabul görmeden önce ilave testler gerektirmektedir.

Protistler. Erken ökaryotların fosil kaydı çok yetersizdir. Bununla birlikte, ökaryot metabolizmasının yan ürünü olan lipitler (steranlar), 2,7 milyar yıllık kayalarda yeni keşfedilmiştir. Dolayısıyla ökaryotların ortaya çıkışı, önceleri düşünüldüğünden çok daha erken gerçekleşmiştir. Yine de, bu moleküllerin daha yeni tabakalardan o eski tortul tabakalara sızmış olma ihtimali küçük de olsa vardır fakat jeologların

çoğu bu ihtimali reddetmektedir. Kabaca, o zamanlarda, serbest oksijen miktarı da artmıştır, bu da ökaryotların doğuşunu büyük oranda harekete geçirmiş görünmektedir. Moleküler saat çalışmaları da, ökaryotlar için erken bir başlangıç tarihini desteklemektedir. Erken ökaryotlar, hücresel organelleri olan ya da olmayan tek çekirdekli hücreden oluşuyorlardı. Tekhücreli ökaryotlar bile çok heterojen bir gruptur; bunların hepsine protist denir. Yine de birkaç farklı âlem altında sınıflandırılmışlardır (*protozoa* [hayvan benzeri protista alt âlemi], *chromista* [Algler, bitki benzeri protista alt âlemi], vb.) ve tüm üst taksonların en basit örnekleri de (bitkiler, mantarlar ve hayvanlar) tekhücrelidir. Artık hücre içi organelleri olmayan bazı protistler, bunları kaybetmiş görünmektedirler.

Yaklaşık 2,7 milyar yıl önceki ortaya çıkışlarından sonra ökaryotlar, önemli ölçüde çeşitlenmişlerdir. Protistlerin çeşitliliğinin göstergesi, Margulis ve Schwartz'ın (1998) protistlere ait en az 36 şube fark etmiş olmaları gerçeğidir. Bu çeşitliliğe dâhil olanlar amipler, mikrosporlar, cıvık mantarlar, ateş rengi algler, terliksi hayvan, sporlar, kriptomonadlar, kamçılılar, sarı-yeşil algler, diatomlar (sert kabuklu alg türü), kahverengi algler (bazıları çokhücrelidir), yumurta mantarları (su mantarları), miksosporlar (sporozoa), kırmızı algler, yeşil algler, ışınlılar ve daha az bilinen yaklaşık 20 şubedir. Ancak, tekhücreli ökaryotlar arasındaki ilişkilere dair bilgimizin yetersiz olduğu, protistleri 80 şubeye ayıran bir diğer modern sınıflandırma tarafından kanıtlanmış oldu. Protistlerin büyük ölçüde heterojen (ayrışık) olmaları nedeniyle resmi takson olan Protista artık kabul edilmemektedir. Moleküler yöntemlerin çok daha yoğun bir şekilde uygulanmasını gerektiren protistlere ait sabit bir sınıflandırma yapmaktan hâlâ çok uzak olduğumuz açıktır.

Tekhücreli ökaryotların (protistler ile algler) ilk fosilleri yaklaşık 1,7 milyar yıl öncesine tarihlenir fakat çeşitli yöntemler, aslında 1 milyar yıl daha önce ortaya çıktıklarını an-

lamamızı sağlar. Erken ökaryotların çeşitliliği, 1,7-0,9 milyar yıl önceki dönemde nispeten düşük kalmış fakat sonra Kambriyen döneminde hızla yükselerek protist mikro-fosillerinde tam bir patlama yapmıştır.

Çokhücrelilik. Çokhücrelilik, evrim esnasında tekrar tekrar ortaya çıkmıştır. Çokhücreliliğin, bakteriler arasında birçok habercisi bulunur. Çokhücreliliğe atılan ilk adımın, bir düzineden fazla protist grubunda, alglerde, mantarlarda olduğu gibi, boyutun büyümesi olduğu görülmektedir. Bu genelde, bu tür kümelenmelerin hücreleri arasında iş gücünün bölünmesine, nihayetinde de gerçek çokhücreliliğe geçişe yol açar.

İlk ökaryotlar, tek bir hücreden ibarettiler. Aslında, uzun bir süre boyunca protistler, tekhücreli ökaryotlar olarak tanımlanmışlardır. Bununla birlikte, tekhücreli bitkiler (yeşil algler), tekhücreli hayvanlar (protozoalar) ve tekhücreli mantarlar vardır. Bundan başka, kahverengi algler (*Phaeophyta*) ve kırmızı algler (*Rhodophyta*) gibi büyük oranda tekhücreli türlerden oluşan taksonlar da bazı çokhücreli türleri içerirler. 100 m uzunluğa varan dev esmer su yosunu (*Macrocystis*) bir protist ailesindendir. Bazı çokhücreli formlar, esasen tekhücreli olan taksonlarda yaygındır. Bakteriler bile bazen büyük hücre kütleleri halinde toplaşırlar. Çokhücrelilik, üç büyük âlemde, Bitkiler (*metaphyta*), Mantarlar (*fungi*) ve Hayvanlar (metazoa) âleminde zirveye ulaşmıştır. Eski sınıflandırmalar, tekhücreli bitkilerin (algler), mantarların ve hayvanların (protozoalar) taksonlarını kabul etmişti fakat artık, bu tekhücreli organizmaların hepsi protistler olarak belirlenmiştir.

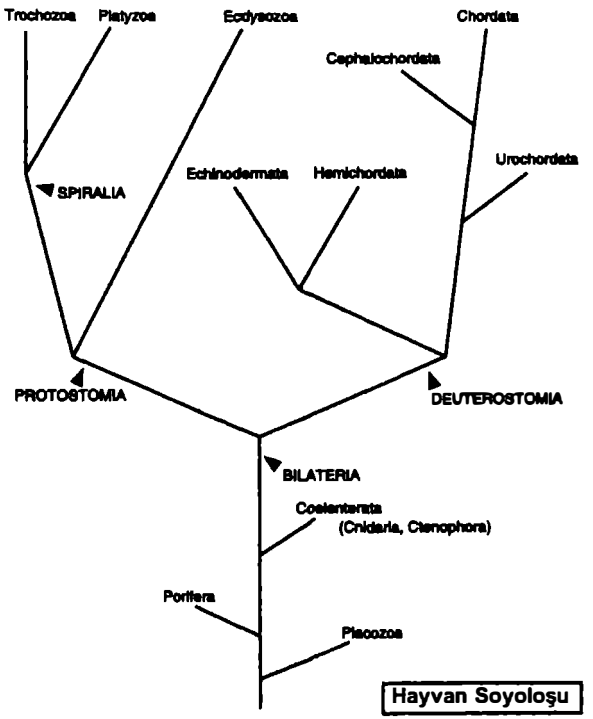
HAYVANLAR ÂLEMİNİN SOYOLUŞU

Hayvan soyoluşunun yeniden yapılanması, uzun süredir tartışmalı durumdadır. On sekizinci yüzyılın doğrusal *scala naturae*'si evrim fikrinin doğuşundan önceki günlerde Cuvi-

er tarafından dört şubeye ayrılmıştı: omurgalılar, yumuşakçalar, eklemliler ve radyal simetrililer (Bölüm 2). Kısa süre sonra, Cuvier'in selenterelerden ve ekinodermlerden (derisidikenliler) ibaret olan radyal simetrililerinin, yapay bir küme olduğu anlaşıldı ve sonunda ayırdığı diğer şubeler, adım adım yeniden tasnif edildi. Sonunda çokhücreli hayvanlar, 30-35 farklı "şubeye" ayrıldılar. Bu şubeler: süngerler, selentereler, ekinodermler, eklem bacaklılar, yumuşakçalar, yassı solucanlar ve omurgalılar gibi büyük gruplarla birçok küçük şubeyi içeriyordu. Her biri diğerlerinden az ya da çok belirgin bir farkla ayrılıyordu. 1859'dan sonra, bu şubelerin birbirleriyle bağlantılarını ve tek bir soyoluşsal ağaçta nasıl düzenlenebileceklerini belirlemek evrimcilerin görevi haline geldi. İlk çokhücreli hayvanlar neye benziyordu ve hangi üst taksonlar daha yüksek taksonların ortaya çıkmasını sağlamışlardı? Soyoluş bilimi öğrencileri 1860'lardan beri bu araştırmada fiilen yer almışlardır. Hayvanların evrimi artık önemli ana hatlarıyla anlaşılmış olsa da birçok ayrıntı hâlâ tartışmalıdır. Görünürde en yararlı düzenlemeler, Darwin sınıflandırmasının geleneksel prensiplerine dayalıdır. Taksonların sınırları, dallanma noktalarından ziyade benzerlik temeline göre belirlenmiştir.

Yaklaşık 565-530 milyon yıl öncesinde geç Prekambriyen ve erken Kambriyen devirlerinde bu şubelerin neredeyse hepsi, görünürde tam olarak ortaya çıkmışlardı. Aralarında orta düzeyde kalan hiçbir fosil bulunmamıştır ve yaşayan orta düzey canlılar da mevcut değildir. Sonuçta bu şubeler, bağlantı kurulamaz farklarla birbirlerinden ayrılmış görünmektedir. Bu boşluklar nasıl açıklanabilir ve aralarında nasıl bağlantı kurulabilir? Aşağıda deneme amaçlı bir açıklama sunulmaktadır. İlk hayvanlar fosil kayıt bırakmadığı için soyoluşlarının canlandırımı yaşayan torunları üzerinde çalışılarak yapılmalıdır. Omurgasızların morfolojilerinin ve embriyolojilerinin özenli bir karşılaştırması, 100 yıl sonra hayvanların

makul sağlamlıkta bir soyoluş ağacının çıkarılmasına imkân tanımıştır. Yine de birkaç küçük şubenin ilişkileri belirsiz kalmıştır ve bazı temel konular üzerinde henüz tam bir fikir birliği sağlanamamıştır. Yakınsama, paralel evrim, aşırı uzmanlaşma, mozaik evrim, önemli karakterlerin kaybı ve diğer evrimsel olgular daha bir süre ilerlemeyi engelleyecek gibi görünmektedir. Bu içinden çıkılamaz gibi görünen durum, moleküler karakterler morfolojik kanıtlara eklendiğinde çözülmüştür. Genleri oluşturan moleküllerin evrim geçirdiği ve soyoluşlarının tıpkı morfolojik karakterler gibi gerçekleştiği keşfedildiğinde organizmaların soyoluş ağacının kesin olarak ve çabucak oluşturulabileceği umut edildi; morfolojik veriler belirsiz olduğunda moleküler kanıt bir karar verilmesine olanak sağlayacaktı. Ne yazık ki, bu tarz düşünce mozaik evrimi göz ardı ettiği için işler o kadar basit hallolmadı. Genotipin her bir bileşeni, diğerlerinden bir miktar bağımsız olarak evrilebilir. Soyoluş ağaçlarını, belirli bir molekül bazında oluşturma çabaları, sık sık, büyük miktarda morfolojik ve diğer kanıtlarla açıkça çelişen sonuçlar doğurmuştur. Teknik nedenlerle bu tür analizler için kullanılan ilk moleküller, ribozomal RNA ve mitokondriyal DNA idi. Maalesef bu moleküller çoğunlukla kendi evrimsel yollarından gitmişlerdir. 18S RNA'ya dayalı soyoluş ağaçlarının özellikle yanlış yönlendirici olduğu ortaya çıkmıştır. Daha yeni olarak yapılan moleküler analizlerin hepsinde sonuçlar, çekirdekli genleri de kapsayan çeşitli moleküller üzerindeki çalışmalara dayandırılmaktadır. Rastlantısal başarısızlıklar, moleküler kanıtın yaptığı olağanüstü katkıyı azaltmaz. Morfoloji ve embriyolojinin somut başarıları üzerine yapılandırılan bu yeni kanıt, artık hayvanlar âleminin iyice denenmiş bir soyoluşunu oluşturmamıza olanak sağlamaktadır (Şekil 3.3). Hayvanların soyoluşu üzerine gerçek bir fikir birliğinin gelecek on beş yıl içinde sağlanacağı güvenle söylenebilir. Şimdi bile, durumu tamamen belirsiz olan çok az şube kalmıştır.



Şekil 3.3. Büyük hayvan gruplarının önerilen soyoluşu. Protosomia'nın şubelerinin gruplanması için metne bakınız. Deneme amaçlı gruplamaların bazıları hâlâ tartışmalıdır.

İlk Hayvandan Bilateral Simetrililere

Yaşayan en ilkel çokhücreli hayvan, *Trichoplax* (*Placozoa*) bir ön bir de arka hücre tabakası barındırır. "Sürüleriyle" ürerler. Bir üstü, protist ataları koanomonadlar olan süngerlerdir (*Porifera*). Moleküler analizler, hayvan evriminde bir sonraki adım olan selenterelerin süngerlerden türediğini ortaya koymaktadır. Bununla birlikte, selenterelerin bir protist grubundan bağımsız olarak ortaya çıkmış olması da mümkündür. Selenterelerin iki şubesi (*Cnidaria* ve *Ctenophora*) radyal simetrili yapıya sahiptir. Embriyolarında iki hücre tabakası, bir

ektoderm (dış deri) ve bir endoderm (iç deri) bulunur; yani *diploblastik*'tirler. Tüm diğer çokhücreli hayvanlar (*Bilateria*) iki taraflı olarak simetriktirler ve üçüncü bir hücre tabakasına yani mezoderme (orta deriye) sahiptirler; bunlar *triploblastik*'tirler.

Bilateria'nın Evrimi

Bilateria'nın şubeleri arasındaki ilişki 100 yıldan fazla bir süredir tartışmalıdır. Moleküler analizlerin başlamasından önce seçilen sınıflandırma, tamamen morfolojik karakterlere verilen ağırlığa bağlıydı. Sölomun varlığı ya da yokluğu, uzun süre boyunca (hatalı olarak) en önemli karakter olarak düşünülüyordu. Sonradan sölomu olmayan yassı solucanlar (*Platthelmintler*) çeşitli türemiş grupları doğuran Bilateria'nın temel grubu olarak düşünüldüler. Bu hâlâ geniş ölçüde benimsenen bir düzenlemedir fakat yassı solucanların, sölomu da anüsü de sonradan kaybeden, türemiş bir grup olduğuna dair alternatif bir görüş de artık çok desteklenmektedir.

Sölom. İlk Bilateria, tamamen yumuşak vücutluydu. Okyanusun ya da diğer su ortamlarının tabanında sürünürlerdi. Onlardan türeyen diğer Bilateria taksonları, sadece korunmak için değil, bu nişteki zengin besin kaynaklarını kullanmak amacıyla da alt katmanlara doğru tünel açabilirler. Güçlü orta deri kas tabakasının sağınımlı kasılmaları, yumuşak alt katmanı itmelerini sağlar. Bu ileriye itme şekli, sıvı dolu vücut boşluklarında vücut çeperi kaslarının sıkıştırma basıncıyla mümkün olur. Bazı şubelerde, vücut dokuları arasındaki kan, gereken sıvı görevini görür. Diğer çoğunda, *sölom* denen sıvı dolu belirli boşluklar bulunur. Vücut çeperi kaslarıyla sölomdan oluşan bu hidrostatik sistem, sağınımlı devinim için gereken katılığı sağlar.

Protostomia (İlkin Ağızlılar) ve *Deuterostomia (İkincil Ağızlılar).* Hayvanların doğuşundaki ikinci adım, Bilateria'nın İlkin Ağızlılar ve İkincil Ağızlılar şeklinde iki soya ayrılmasıydı.

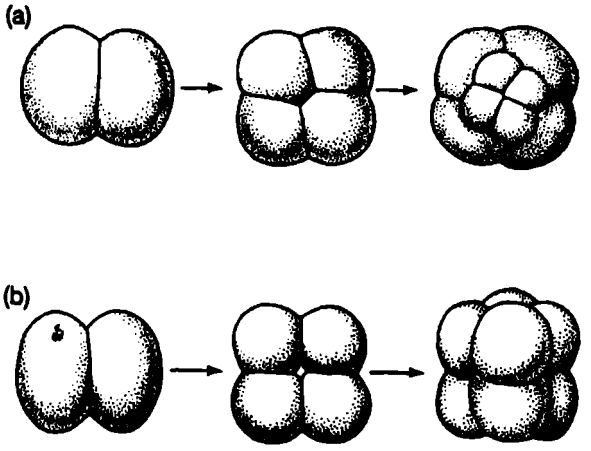
Bir ilkin ağızlının gelişmekte olan embriyosunun gastrula (embriyonun bir gelişim evresi) evresinde, blastopor (ilk ağız), yetişkinin ağız açıklığı haline dönüşür ve anüs, gastrula kesesinin bitiminde yeniden oluşurken bir ikincil ağızlıda daimi bulunan ağız yeni oluşan bir açıklıktır ve blastopor (ilk ağız) anüs haline gelir (bkz. Çerçeve 3.2). Ayrıca hayvanların bu iki dalı, sölom oluşumunda da farklılık gösterirler. İlkin ağızlılarla ikincil ağızlılar arasındaki bu ayrım, hayvanlardaki çok temel bir ayrımdır.

Çerçeve 3.2. Protostomia (İlkin Ağızlılar) ve Deuterostomia (İkincil Ağızlılar) arasındaki farklar

Özellik	*İlkin Ağızlılar*	*İkincil Ağızlılar*
Blastopor (İlk ağız)	Yetişkinde ağız haline gelir	Yeni oluşum
Anüs	Yeni oluşur	Blastopordan oluşur
Sölom	Eğer mevcutsa, erken embriyo evresinde oluşur	Anterosel tarafından oluşturulur
Klevaj (Döllenmiş yumurtanın bölünmesi)	Çoğunlukla spiral	Daima radyal
Gelişim	Belirli	Belirli değil
Larva	Mevcutsa, aşağı doğru kirpiksi şeritleri vardır	Yukarı doğru kirpiksi şeritleri olan larvalardır

Halkalı solucanlar, yumuşakçalar, eklem bacaklılar ve birkaç küçük şube, ilkin ağızlıları oluştururken ekinodermler (derisidikenliler) ve kordalılar (omurgalılar dahil), üç küçük şubeyle birlikte ikincil ağızlıları meydana getirirler. Bu iki büyük grup, birkaç temel karakteristikle birbirlerinden ayrılır.

Çoğu, ilkin ağızlıda döllenmiş yumurtanın gelişimi, hücre ayrımı tabakasının embriyonun dik eksenine çapraz geldiği noktada spiral bir klevaj (hücre bölünmesi) ile başlar. İkincil ağızlının yumurtası radyal klevaj ile gelişir (Şekil 3.4). Bununla birlikte bazı ilkin ağızlılar (örn. Ecdysozoa), radyal klevajla da gelişirler. Çoğu ilkin ağızlı yumurtasının bölünmesi *belirlidir*, yani zigotun her bölümünün nihai işlevi (rolü) daha baştan belirlenmiştir. Çoğu ikincil ağızlıda ise aksine, Klevaj *belirsizdir*, yani önceki bölünmelerin oluşturduğu hücre, tam bir embriyo haline ulaşma kapasitesini muhafaza eder.



Şekil 3.4. Döllenmiş yumurtanın ilk klevaj bölünmesine ilişkin spiral (a) ve radyal (b) örüntüleri. *Kaynak: Evolution Analysis*, 2. ed., Freeman Herron, © 1997. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, NJ izniyle tekrar basılmıştır.

Morfolojik karakterlere bağlı kalmak zorunda olunduğu müddetçe şubelerden hangisini ilkin ağızlılara, hangisini ikincil ağızlılara ayırmak gerektiği tartışmalı kalır. Hatta ilkin ağızlıların birçok alt şubeye nasıl bölüneceği daha da belirsiz

bir konudur. Moleküler analizler, bu problemlere hatırı sayılır bir açıklık getirmiştir. Miadı dolmuş moleküler bilginin soyoluşlar arasındaki dallanma noktalarına uyarlanmasını sağlayan çok sayıda matematiksel yöntem geliştirilmiştir. Soyoluşun dallanma örüntüsünü keşfetmeye yönelik metodolojiye *kladistik* (veya soybilimsel) *analiz* denir. Dallanma noktaları için faydalı bilgiyi ancak edinilmiş karakterler sağlar.

İlkin ağızlılar için genelde yaklaşık 24 şube kabul edilir. Pogonophora, Echiura ve Micrognathozoa gibi şube ya da alt şube düzeyine uyan bazı daha küçük taksonlarda belirsizlik mevcuttur. Çoğu şubenin yerleşimi, makul ölçülerde kabul görmüştür fakat Chaetognatha gibi bazı şubeler hâlâ belirsizdir. İlkin ağızlılara ilişkin aşağıdaki şube listesi, geniş ölçüde kabul görmekle birlikte nihai değildir:

- Ecdysozoa
  - Panarthropoda
    - Onychophora
    - Tardigrada
    - Arthropoda
  - Introverta
    - Kinorhyncha
    - Priapulida
    - Loricifera
    - Nematoda
    - Nematomorpha
- Spiralia
  - Platyzoa
    - Gastrotricha
    - Plathelminthes (veya Platyhelminthes)
    - Gnathostostomulida
    - Micrognathozoa
    - Rotifera-Acanthocephala
    - Cycliophora
    - Chaetognatha

Trochozoa (=Lophotrochozoa)
- Brachiopoda
- Bryozoa
- Phoronida
- Entoprocta
- Sipuncula
- Mollusca
- Annelida (Pogonophora dahil)
- Echiura
- Nemertea

İlkin ağızlılar, geçici olarak, Ecdysozoa ve Spiralia şeklinde iki büyük şubeye ayrılabilir. Ecdysozoa'nın tüm üyeleri deri değiştirirler. Bu, tüm eklem bacaklıları ve yuvarlak solucanlarla onların akrabalarını, dolayısıyla hayvanların en tür-zengini şubelerini kapsar. Spiralia'nın iki büyük grubu fark edilmiştir. Lofofor (ağız çevresinde tentaküllerden oluşan at nalı şeklinde organ) besleme organı olanlar, yani yosun hayvanı (*bryozoan*) ile kolsu ayaklı (*brachiopod*) ve trokofor larvasıyla gelişenler, yani halkalı solucanlar (*annelid*), yumuşakçalar (*mollusc*) ve diğerleri. Tekerlekli hayvanlar (*rotifier*) ile akrabaları, hortumlu solucanlar (*nemertines*) ve yassı solucanlar (*Platyhelminthes*) geçici olarak buraya yerleştirilmiştir.

Yeni şubelerin çoğu, tomurcuklanma yoluyla başlar, yani büyük şubelerden birinin bir yan dalı olarak ortaya çıkar ve genellikle görece kısa sürede o kadar farklılaşır ki ilişkileri, ancak moleküler analizlerle keşfedilebilir. Bazı şubelerin türeyişi belirsizliğini hâlâ korumaktadır.

Moleküler yöntemlerin uygulanması, önemli bir keşfe sebep olmuştur: bölünerek çoğalma, sölom, spiral klevaj ve trokofor larva gibi karmaşık karakterler, hep varsayıldığı gibi, ilişkinin o kadar da belirleyici kanıtları değildir çünkü evrim sürecinde tekrar kaybolabilirler. Örneğin, birçok kanıt,

yumuşakçalarla sakallı solucanların (*Pogonophora*) atalarının segmentli (bölünerek çoğalan), yassı solucanların ise sölomlu olduğunu göstermiştir. Sakallı solucanlarda artık kaybolduğu anlaşılan belli karakterlerin bulunması, diğer karakterler tarafından desteklenmemekle birlikte deniz halkalı solucanlarıyla (*Polychaetes*) ilişkileri olduğunu düşündürtmüştür. Neyse ki, moleküler karakterler, kaybolduğu bariz olan karakterlerin çoğu için belirsizliğe yer vermeyen cevaplar sunmaktadır.

Bu şubelerin her birinin karakter analizleri, hepsinin ortak bir atadan geldiğini devamlı ortaya koymuştur. Örneğin, eklembacaklılar ve halkalı solucanlar, bir ilkin ağızlı atadan gelmişlerdir. İlkin ağızlılarla ikincil ağızlılar, bilateral simetrili bir atadan türemişlerdir. Hayvanlar, bitkiler ve mantarlar, tekhücreli ökaryot bir atadan; ökaryotlar bakteri bir atadan ve tüm bunlar tek bir yaşam kökeninden türemişlerdir.

Bu taksonomik ayrıntı kulağa ilginç gelmeyebilir. Fakat evrimciler için şimdi var olan organik çeşitliliğin hangi aşamalardan geçerek evrildiğine ışık tutmaktadır. Geçmişteki belirli dallanma olayları, birbirlerinden ilkin ağızlılarla ikincil ağızlılar kadar ayrık gruplar oluşmasına yol açmış ve diğer durumlarda aynı karakter (vücudun segmentasyonu yani bölünerek çoğalması), zaman içerisinde defalarca edinilip, kaybolurken bu iki takson arasındaki tanısal fark korunmuştur. Daha üst taksonların mevcut çeşitliliği üzerindeki bir araştırma ve bu çeşitliliği sınırlı sayıda atalarına doğru geri izlemedeki başarı, evrimin izlediği yolun etkileyici bir tablosunu ortaya koymaktadır.

Hayvan Evriminin Kronolojisi. Az bir süre önce bulunan, bilinen en eski fosil hayvanlar, yaklaşık 550 milyon yıl öncesine yani Kambriyen-öncesinin sonlarına aitti. O zaman, hayvanların geniş ölçüde yayılmasının inanılmayacak kadar

kısa bir süre önce, ancak 10-20 milyon yıl önce gerçekleştiği düşünülmüştü. Bu, inanılmaz görünüyordu ve aslında artık, yanlış olduğu da ispatlanmıştır.

Yeryüzündeki canlılar, ilk başta suda yaşıyorlardı. İlk kara bitkileri, yaklaşık 450 milyon yıl öncesine ve ilk çiçekli bitki (anjiyosperm [kapalı tohumlular]) 200 milyon yıldan daha önceye, Trias dönemine aittir. Artık o hali kalmayan yüksek organizmaların en tür-zengini grubu olan böcekler, en az 380 milyon yıl önce ortaya çıkmışlardır. Kordalıların yaklaşık 600 milyon yıl önce ortaya çıkmış olmasına rağmen kara omurgalıları (*amfibiler*), ilk olarak 460 milyon yıllık tabakada bulunmuşlardır. Kısa süre içinde sürüngenleri ortaya çıkarmışlar, onlar da 200 milyon yıldan daha önce kuşların ve memelilerin doğmasına sebep olmuşlardır.

ŞUBELERİN GELİŞ GİDİŞİ

Jeologlar, Dünya'nın tarihinde belirli dönemler (zamanlar) tespit etmişlerdir. Bu zamanların her biri, belirli organizma gruplarının yükseliş ya da yokoluşlarıyla nitelendirilir. 543 milyon yıl önce başlayan Kambriyen, çokhücreli ökaryotların yükselişe geçtikleri çağdır. Yerkürenin önceki tüm tarihi, Prekambriyen olarak adlandırılır (4,6 milyar - 543 milyon yıl öncesi). Yaşamın başladığı anlaşılan tarihten (3,8 milyar yıl öncesi) sonra en az 1 milyar yıl boyunca sadece prokaryotlar vardı. Bununla birlikte, Proterozoik Devir'de (2,7-1,7 milyar yıl önce) bir zamanda ökaryotlar ortaya çıkmış, kısa süre sonra da ilk çokhücreli ökaryotlar doğmuştu. Fosil kaydı bırakmadıkları halde erken başlangıç tarihleri, Kambriyen'deki torunlarının ileri evriminden ve evrimsel saat hesaplamalarından çıkartılabilir. Prekambriyen sonuna (650-543 milyon yıl öncesine) ait Ediakara faunası (Proterozoik Devir sonlarında yaşayıp, soyu tükenen çokhücreli ökaryotların tümü) ilk fosil hayvan faunasıdır.

Kambriyen'den günümüze uzanan fosil-zengini zaman sürecine Fanerozoik Devir adı verilir. Paleontologlar bu devri, Paleozoik, Mezozoik ve Senozoik Zamanlar şeklinde ayırmışlardır. Bu üç zamanın her biri, tekrar daha kısa dönemlere bölünmüştür. Paleozoik ile Mezozoik arasındaki ayrım, Permiyen döneminin sonundaki kitlesel yokoluşla, Mezozoikle Senozoik arasındaki ayrım da, Kretase döneminin sonundaki kitlesel yokoluşla belirlenir.

Çokhücreli Hayvanların Başlangıcı; Kambriyen Patlaması

Uzun süre, çokhücreli hayvanların, 543 milyon yıl önce başlayan Kambriyen'de ortaya çıktığı sanılmıştı. Kısa bir süre içinde, iskeletli hayvan şubelerinin büyük bir kısmı, erken Kambriyen tabakalarında fosil olarak bulundular. Kolsu ayaklılar, yumuşakçalar, eklembacaklılar (*trilobitler* [eklem bacaklıların fosil sınıfı]) ve derisidikenliler, o zamanda ortaya çıkan tipler arasındalardı. Bu kadar çok hayvan şubesinin aniden aynı anda ortaya çıkışı, belki de o zamanda gelişen bir diğer evrimsel gelişmenin eseriydi. Yeni fosillerin çoğu keşfedildi çünkü yumuşak vücutlu atalarının sahip olmadığı iskeletleri vardı. Fakat sonra, Kambriyen ile ilişkili olduğu açıkça belli olan tipler gibi birçok garip tip de içeren daha da erken bir fosil fauna (Ediakara), dünyanın çeşitli bölgelerindeki geç Prekambriyen'e (Vendiyen=Ediakara) ait tabakalarda keşfedildi. Bu daha erken Vendiyen faunanın bazı hayvanları, zamanımızda bulunan hayvan şubelerinden hiçbirine bağlanamamıştır, Kambriyen'den önce bunların soyları tükenmiştir. Bu faunanın ilk triploblastik (endoderm, ektoderm ve mezoderm şeklinde üç tabakadan oluşan embriyo) fosilleri, 555 milyon yaşındadır.

Eğer, olası göründüğü üzere, erken Kambriyen'de gerçekleşen bariz yeni şube patlaması kısmen o zaman var olan yumuşak vücutlu türlerin çok fazla çeşidinin iskeletlenmesi yüzündense, birbiriyle alakasız bu kadar çok şubenin aniden

iskeletlenmesine neyin sebep olduğu sorulmalıydı. Genellikle verilen iki cevap vardır. Dünya'nın atmosferinde oksijen seviyesinin artışı gibi bir değişiklik ve deniz suyunun kimyasında bir farklılık olmuş olabilir ya da mevcut yırtıcılar, diğerlerinin bir dış kabuk tarafından korunmasını gerektirecek bir evrim geçirmiş olabilirler veya her iki durum da oluşmuş olabilir.

Bu yeni yapısal tiplerin (şubelerin) bolca türediği dönem kısa sürede sona ermiştir. Topluca 70 ya da 80 farklı yapısal tip (vücut planı), geç Prekambriyen ve erken Kambriyen'de ortaya çıkmıştır fakat sonraki hiçbir dönemde yenileri çıkmamıştır. Sonraki dönemlerde elbette, bazı küçük, yumuşak vücutlu taksonların ilk önce fosilleri bulunmuştur fakat Kambriyen'den itibaren görünmemeleri belli ki, korunamamış olmalarındandır. Şu an yaşayan küçük omurgasız tiplere ait altı şubenin fosilleri asla bulunamamıştır.

Uzun bir süre boyunca, halen yaşayan tüm hayvan şubelerinin (yaklaşık 35 şubenin) erken Kambriyen'in yaklaşık 10 milyon yıllık bir kesiti içerisinde ortaya çıktığı sanılmıştı. O dönemde bu denli kısa süre içinde gerçekleşen bir yapısal yenilenme nasıl açıklanabilirdi? Son araştırmalar, bu sorunun, en azından kısmen, fosil kaydının eseri olduğunu göstermektedir. Hayvan şubelerinin ortaya çıkış tarihinin moleküler saat yöntemi yardımıyla yeniden oluşturulması, fosil kaydının gösterdiğinden çok daha erken bir başlangıç olduğunu ortaya çıkarmaktadır. Moleküler saatin rastlantısal olarak önemli derecede hızlanabileceği bilinmesine rağmen moleküler kanıt, hayvan şubelerinin başlangıcı için Vendiyen (Prekambriyen) döneminden çok daha erken bir tarihi kabul etmemizi gerektirir. Ayala ve meslektaşları (1998), 18 protein-kodlayan genlerin lokusları arasındaki farklara dayanarak, ilkin ağızlıların ikincil ağızlılardan yaklaşık 670 milyon yıl önce, kordalıların derisidikenlilerden yaklaşık 600 milyon yıl önce ıraksadıklarını tahmin etmektedirler. Selenterelerle

süngerler daha da önce, tahminen en azından 800 milyon yıl önce ortaya çıkmışlardır.

Prekambriyen boyunca protistlerin bu zengin çeşitliliği çokhücreli torunlar vermiş ve bu torunların bazıları sonradan bitkilerin, mantarların ve hayvanların ortaya çıkmasına sebep olmuştur. Günümüzde Dünya'daki yaşamı karakterize eden baskın gruplar, pek çok türün soyunun tükendiği o zaman dilimi içerisinde evrilmişlerdir. Yaşlarının büyük olduğunu, yüzlerce milyon yıldan fazla evrim süresi gerektiren bazı Kambriyen fosillerinin karmaşıklığı da gösterir. Prekambriyen tabakada atasal tiplerin bulunmayışı, ilk çokhücreli hayvanların mikroskobik ölçülerde ve yumuşak vücutlu olduğu varsayılarak açıklanabilir. Fosilleşemeyecek oldukları gibi, boyutlarının ufaklığı nedeniyle alt tabakaların içinde ya da üstünde iz de bırakamayacaklardı.

Yine de bu faktöre ilaveten, çokhücrelilerin evriminin ilk aşamaları alışılmadık ölçüde hızlı cereyan etmemiş olabilir. İlk çokhücrelilerin genotipi, sonraki torunlarında olduğu gibi, düzenleyici genler tarafından katı bir şekilde sınırlanmamış olabilir. Bu, ilk çokhücreliler arasında karşılaşılan istisnai vücut planı patlamasıyla ortaya konur. Erken Kambriyen'den sonra genotipin daha sıkı bir şekilde bütünleşmesi, yapısal yenilenme kapasitesine giderek artan ciddi kısıtlamalar getirmişti. Bununla birlikte, belli bir vücut planı içindeki bütünleşme, derisidikenlilerin, eklem bacaklıların, kordalıların ve bitkilerde de kapalı tohumluların yayılmasının göstermiş olduğu gibi, büyük oranda farklılığa izin verecek şekilde hâlâ yeterince gevşekti.

Bu kanıtın belki de en önemli sonucu, hayvanlar âleminin başlıca alt gruplarının 500 milyon yıldan daha önce, Kambriyen'de var olduklarıydı: *diploblastlar* (embriyosunda 2 hücre tabakası olanlar) yani süngerler ve selentereler; *triploblastlar* (embriyosunda 3 hücre tabakası olanlar) yani ilkin ağızlılar ve ikincil ağızlılar; ilkin ağızlıların başlıca alt bö-

lümleri olan *Ecdysozoa* ve *Spiralia* (Tablo 3.1). Artık ilişkileri hiç bilinmeyen, anlaşılmaz şubeler yoktur. Paleozoik fosiller kadar dikkat çeken, şaşırtıcı konodontların (yılan balığı benzeri soyu tükenmiş kordalılar) bile kordalılar gibi sırları çözülmüştür. Sınıflar düzeyinde, özellikle soyoluşları iyi anlaşılamamış olan protistler arasında, hâlâ önemli belirsizlikler mevcuttur. Bununla birlikte, metazoaların, yani hayvanların sınıflandırılması ve evriminin genel tablosu, makul ölçüde iyi anlaşılmıştır.

Tablo 3.1. Omurgalıların Başlıca Sınıflarına ait Tahmini Başlangıç Tarihleri

Omurgalı sınıfı	*Dönem*	*Başlangıç Zamanı*
Çeneli Balıklar	Ordovisyen	450 milyon yıl önce
Et Yüzgeçli Balıklar	Silüryen	410 milyon yıl önce
Amfibiler	Üst Devoniyen	370 milyon yıl önce
Sürüngenler	Üst Pensilvanyen	310 milyon yıl önce
Kuşlar	Üst Trias	225 milyon yıl önce
Memeliler	Üst Trias	225 milyon yıl önce

Karakterlerin Doğru Değerlendirilmesi

Bir sınıflandırmanın geçerliliği, çoğunlukla, dayandırıldığı karakterlerin doğru değerlendirilmesine bağlıdır. Cuvier, radyal simetrileri nedeniyle selenterelerle derisidikenlileri, üst takson Radiata'nın (Radyal simetrililer) altında bir araya getirmişti. Bununla birlikte kısa sürede, hemen hemen diğer tüm karakterleri açısından iki radyal taksonun ne kadar farklı oldukları görülmüş ve derisidikenlilerin radyal simetrisinin, aslında bilateral (iki taraflı) vücut planına sahip bir tipin yakınsayan evriminden kaynaklandığı anlaşılmıştı. Metamerizm (benzer segmentli yapı), çeşitli hayvan şubeleri için, özellikle halkalı solucanlar, eklem bacaklılar ve omurgalılar

için karakteristiktir. Buna rağmen birçok kanıt, bu karakterin, sözü edilen bu üç grupta bağımsız olarak çıktığını gösterir. Bu tür benzerliklerle nispeten farklı gruplarda karşılaşıldığında, benzerliklerinin yakınsamadan kaynaklanıp kaynaklanmadığını belirlemek için daima kökendeşlik testleri yapılmalıdır. Fakat yakınsayan benzerlik, iki alakasız takson aynı karakteristiği birbirlerinden bağımsız olarak kaybettiklerinde de gelişebilir. Örneğin, yumuşakçalar, *Echiura* (kaşığımsı solucan), *Pogonophora* (sakallı solucan) gibi segmentsiz grupların, segmentli ataların soyundan gelmiş olması da çok muhtemeldir.

Paralel Soyoluş

Aynı karakterlerin alakasız gruplar tarafından bağımsız bir evrimle edinimi, balinaları da kapsayan Linnaeus'un "balıkları" gibi çoklusoyoluşsal (polifiletik) grupların kabulüne yol açabilir. Bu tür bir çoklusoyoluşsal gruplanma, ortak bir atadan türeyen çeşitli grupların aynı karakteri bağımsız olarak edindikleri *paralel soyoluş*'tan ayırt edilmelidir (bkz. Bölüm 10). İkinci durumda, torunların ortak atasal genotipi, aynı fenotipi bağımsız olarak oluşturmuştur. Doğu Afrika'da Tanganika Gölü'ndeki endemik çiklet balığının altı soyunda meydana gelen aynı tropik uzmanlaşmaların paralel evrimi buna çarpıcı bir örnek teşkil eder. Kretase döneminin iki ayaklı bazı dinozorlarının leğen kemikleriyle bacaklarının, yine iki ayaklı bazı kuşların yapılarına bu kadar benzer olmalarının açıklaması paralel soyoluş olabilir. Bu açıklama, kuşların Trias döneminde dinozorların da atası olan tekodont (gömük dişli) arkozorlardan türemeleri ve dolayısıyla tahminen aynı yapısal eğilimdeki nispeten benzer genotipe sahip olmaları için de gayet uygundur (ilerdeki "Kuşların Kökeni" bölümüne bakınız).

Soyoluş Serileri

Darwinizme göre, art arda gelen tabakalardaki fosil dizilerinde düzgün bir süreklilik olmalıdır. Ne yazık ki, fosil kaydı,

Darwin'in de üzüldüğü gibi bize süreksizliklerden başka bir şey sunmamaktadır: "Bunun [bu boşlukların] nedeninin, jeolojik kayıttaki aşırı eksiklikler olduğunu düşünüyorum." Neyse ki, fosil kaydı 1859'dan beri büyük ölçüde geliştirilmiştir, artık bir türün kademeli olarak türemiş başka bir türe değişimini, hatta bir cinsin kademeli olarak türemiş başka bir cinse dönüşümünü adım adım belgeleyebilen çok sayıda vakaya sahibiz. Özellikle etkileyici bir örnek, *terapsit* (memeli benzeri) sürüngenlerin *sinodontlara* (küçük, etçil sürüngenler grubu) ve sonra da memelilere doğru aşamalı değişimidir. Bu soydaki *sinodontların* birkaç cinsi, memelilerin belli özelliklerine zaten sahiplerdi ve memeli olarak belirlenebilirlerdi (bkz. Şekil 2.1).

Daha eksiksiz bir aşamalı değişim, modern atların evriminde görülür (bkz. Şekil 2.3). Basit bir geçiş cinsi olan *Merychippus* (Kuzey Amerika'ya özgü, soyu tükenmiş ilk at), içlerinden biri *Dinohippus* olan en az dokuz yeni cinsin ortaya çıkmasına sebep olmuş, bu cinsten de modern atlar, yani *Equus* ortaya çıkmıştır. *Mesonychid* (balinaların ilk atalarından olan etçil toynaklı) toynaklılarla torunları balinalar arasında da ara evreleri içeren güzel bir seri mevcuttur (bkz. Şekil 2.2). Çoğu durumda yeni türler, çevresel açıdan izole bir popülasyonda tomurcuklanarak ortaya çıkmış görünmektedir fakat böyle yerel bir popülasyonun fosil kaydında korunmuş olması pek olası değildir. Bir anda sahnede belirir ve soyu tükenene kadar esaslı bir değişim geçirmeden devam eder. Bu tarz soyoluşsal evrim, özellikle yosun hayvancıkları cinsi olan *Metaraptodos*'ta detaylarıyla görülür (Cheetham 1987). Futuyma, neredeyse tam olan birçok soyoluş serisi vakası tarif eder ve örnekler.

BİTKİLERİN EVRİMİ

İlk bitkilerin fosil kaydı çok zayıftır. Genelde, yaşayan kara bitkilerinin en ilkeli olarak kabul edilen yosunların bulunan fosilleri, Devoniyen dönemine aittir fakat bu bitkiler önceden

de mevcutlardır ama fosilleşmemişlerdir. Charophycea alglerinden (yeşil alglerden) evrimleştikleri aşikârdır. Ortakyaşar mantarlar, yaşanması zor toprakların ele geçirilmesinde önemli rol oynamış olabilirler. Damarlı ilk bitkiler Silüryen dönemi tabakalarında bulunmuştur. Paleozoik zamanın (özellikle Karbonifer döneminin) hâkim bitkileri; kurtayağı, eğrelti otu ve tohumlu eğreltidir. Mezozoikte yaygın olanlar, özellikle çikas (yalancı sago-palmiye benzeri tropik bitki) ve kozalaklı ağaçlar gibi açık tohumlulardı; şimdi yaygın olan kapalı tohumlular, Trias'ta ortaya çıkmış olmalarına rağmen yaklaşık 125 milyon yıl önceki Kretase dönemine kadar gelişmemişlerdir (Taylor ve Taylor, 1993). Şimdiye kadar çiçekli bitkilerin yaklaşık 83 takıma ve 380 aileye yerleştirilmiş olan 270.000 türü tanımlanmıştır. Moleküler ve morfolojik yöntemlerin bir kombinasyonunun uygulanmasıyla artık kapalı tohumluların takımları arasındaki ilişkiler (soyoluş) iyi anlaşılabilmiştir. Çiçekli bitkilerin muazzam yayılımı, Kretase ortasından beri böceklerin benzer yayılımı ile birlikte evrilmiştir.

OMURGALILARIN KÖKENİ

Büyük bir doğa tarihi müzesini ziyaret ettiğimiz zaman balıkların, amfibilerin, kaplumbağaların, dinozorların, kuşların ve memelilerin çeşitliliğini sergileyen büyük salonlar görürüz. Zoologlar, tüm bu yaratıkları Omurgalılar (*Vertebrata*) alt şubesinde toplarlar. Dolayısıyla bunlar, Kordalılar (*Chordata*) şubesinin alt bölümünü oluştururlar. Bilindiği üzere, hayvanların diğer 30-35 şubesi, Omurgasızlar (*Invertebrata*) altında toplanmışlardır, bu isim farklı türde hayvanların büyük çeşitliliğini gizlemektedir. Bunlar nelerdir ve nasıl evrilmişlerdir?

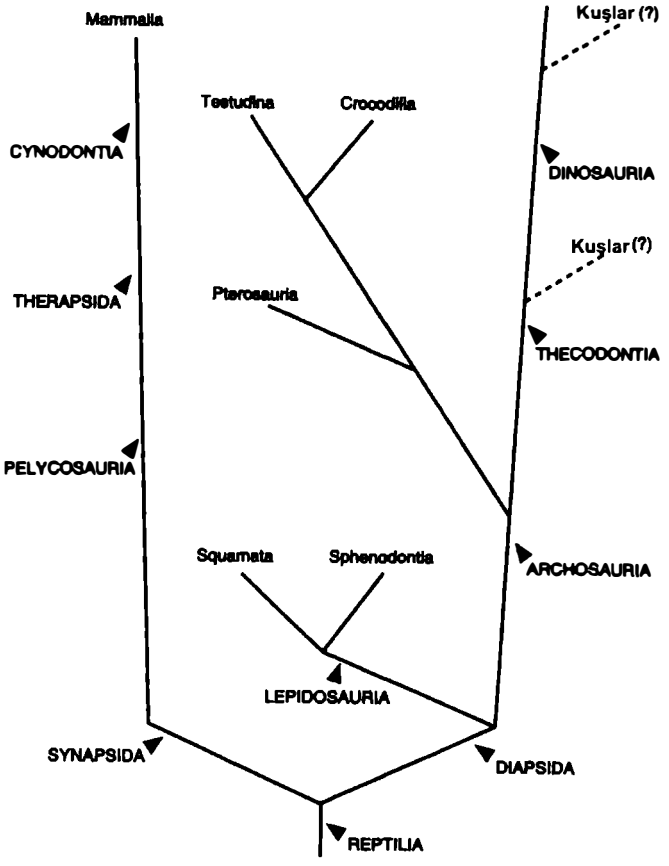
Protistlerin bir grubu koanoflagellatlar, en basit hayvan olan süngerlerin (*Porifera*) ortaya çıkmasına yol açmıştır. Bunlardan diploblastik selentereler (*Knidliler*, Taraklılar) çıkmış, sonra bunlar triploblastik Bilateria'ya yol açmış, bu

da kısa süre sonra İlkin Ağızlılar ve İkincil Ağızlılar olarak ayrılmıştır (önceki bölümlere bakınız). İkincil Ağızlılar dört şubeden oluşur: Derisidikenliler (*Ekinodermata*), Yarım Kordalılar (*Hemichordata*), Gömlekliler (*Urochordata*) ve Kordalılar (*Chordata*). İlk kordalılardan biri, *Batrak (Amphioxus)*, hâlâ yaşamaktadır ve ilk atamızın aşağı yukarı neye benzediğini göstermektedir. Solungaç yarıkları ve sırt ipliği olduğu için *Batrak*, Kordalılar şubesinde omurgalılarla birleştirilir. *Batrak*, süzerek beslenirdi fakat ilk omurgalıların yırtıcı oldukları anlaşılmaktadır. Kordalıların yakın ilişkili olduğu bir sınıf, fosil kayıtta bol miktarda korunmuş olarak bulunan gösterişli sert dişlere sahip, soyu tükenmiş konodontlardır.

İlk omurgalıların fosil kaydı nispeten zayıftır. Yunnan'da (Çin) yeni bulunan 530 milyon yıllık fosil, balık olarak betimlenmiştir. Yaklaşık 520 milyon yıl öncesine kadar izlenebilen çenesiz omurgalı balıklar (asalak balık ve bofa balığı), hâlâ yaşıyorken ilk dişli omurgalıların (zırhlı balıklar) soyları tükenmiştir. Omurgalıların sonradan ortaya çıkan sınıflarının başlangıç tarihleri, Tablo 3.1'de verilmektedir.

Kuşların Kökeni

Yeni bir üst taksonun tartışmasız atasıyla sonraki temsilcileri arasında büyük bir fark olduğunda farklı yazarlar, farklı dallanma noktalarını öne sürebilirler. Bu, kuşların kökeni konusunda gayet iyi örneklenmektedir. Bulunan ilk tartışmasız kuş fosili, üst Jura'ya (145 milyon yıl öncesine) ait olan ***Arkeopteriks***'tir. Kuşların soyoluşuyla ilgili başlıca iki öneri vardır. Tekodont (gömük dişli) teorisine göre kuşlar, belki de 200 milyon yıldan daha önce, geç Trias'ta arkozor sürüngenlerden kaynaklanmışlardır. Dinozor teorisine göreyse kuşlar, geç Kretase'de (yakl. 80-110 milyon yıl önce) teropot dinozorlardan kaynaklanmışlardır (Şekil 3.5). Dinozor teorisinin esas desteği, kuş iskeletinin özellikle leğen kemiği ve arka uzuvlarının yapısının bazı iki ayaklı dinozorlarınkine çok benzemesidir (Şekil 3.6).



Şekil 3.5. Memelilerle kuşların dallandığı sürüngen gruplarını gösteren sürüngen soyoluşunun şematik gösterimi. Bu şekilde, jeolojik zaman çizelgesi ve benzerlik dereceleri dikkate alınmamıştır.



Şekil 3.6. Kuşlarla dinozorlar arasındaki benzerlikler. A, *Arkeopteriks*; B, modern kuş (güvercin); C, teropot dinozor *Compsognathus*. *Kaynak:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology* 3. ed. Sinauer: Sunderland, MA.

Bu iki tahminden hangisinin doğru olduğuna nasıl karar verebiliriz? Dinozor teorisini çürüten en belirleyici unsur, diyelim ki 220 milyon yıllık bir Trias tabakasında fosil bir kuş ya da atasının bulunması olurdu. Ne yazık ki, 150 milyon yıldan eski bilinen kuş fosili hiç yoktur. Aslında böyle bir fosil (*Protoavis* [ilk kuş]) tanımlanmış (Chatterjee 1997), fakat önde gelen hiçbir kuş anatomisi uzmanınca incelenmemiştir. Evrensel olarak kabul edilen bir fosil olmadığından tekodont ve dinozor kökenlerinin savunucuları, muhaliflerinin önerilerinin neden geçerli olamayacağına dair sebepler öne

sürmüşlerdir. Çerçeve 3.3'te, tekodont kökeni savunanların, dinozor kökeninin neden doğru olamayacağına dair iddialarını listeledim. Peki, kuşlarla dinozorların yürüme düzeneklerinin olağanüstü benzerliği nasıl açıklanabilir? Bir olasılık bunu, benzer bipedal (iki ayaküstünde) devinim şekillerine ve paralel evrilmelerine yormaktır. Her iki takson da farklı zamanlarda olmakla birlikte, aynı arkozor soyoluşundan türemiştir. Kuşların tekodont ataları, dinozorların atalarının yakın akrabalarıydı, dinozorlarınki gibi nispeten benzer genotipleri olduğu varsayılabilir. Bipedal devinime geçiş, bipedal kuşlarınkine benzer morfolojik bir yapıyla karşılanmak üzere benzer genetik donanımı tetiklemiş olabilir. Tartışmayı ancak ilave fosiller kesin olarak çözebilir.

Çerçeve 3.3. Kuşların Dinozor Kökenini Çürütecek İddialar

1. Yaş: Yapısal olarak kuşlara en çok benzeyen dinozorlar çok yeniyken (80-110 milyon yıl önce), *Arkeopteriks* çok daha eskidir (145 milyon yıl önce) ve alt Jura'da ya da Trias'ta, kuşların atası olarak nitelenebilecek bilinen kuş benzeri bir dinozor yoktur.
2. Dinozorun ellerinin üç parmağına 1, 2, 3 numaraları verilirse kuşlarınkine 2, 3, 4 numaralarının verilmesi gerekir. Dinozorların parmaklarından kuşlara ait parmakların türemesi imkânsızdır.
3. Dişler: Teropotların dişleri *Arkeopteriks* ile diğer erken kuşların basit çivi gibi, ortası girintili, tırtıksız dişlerinden çok farklı olarak geriye kıvrık, yassı ve tırtıklıdır.
4. Geç teropot dinozorların göğüs kuşakları ve ön uzuvları, uçmaya yeni başlayacak bir kuşu havalandıracak güçte kanatlara temel teşkil edemeyecek kadar küçük ve zayıftır. Ön uzuvların bu ani ve etkili büyümesine neden olan bir faktör bilinmemektedir.
5. Kuş uçuşunu inceleyen başlıca aerodinamik uzmanları, uçuşun yerden kaynaklanmasının neredeyse imkânsız olduğunu iddia etmektedirler.

SONUÇ

Darwin'in ortak köken teorisi, her organizma grubunun atasal bir gruptan türediğini varsayar. Dolayısıyla, atasal bir grubun çeşitli torun grupları olabilir. Teoride, her fosil ya da hâlâ yaşayan organizma grubunun atasını belirlemek mümkün olmalıdır.

Darwin 1859'da *Türlerin Kökeni* adlı kitabını yayımladığında, evrimciler bu hedefe ulaşmanın çok uzağındaydılar. Şubelerin en yakın akrabalarının hiçbiri bilinmiyordu. Buna rağmen, T. H. Huxley, kuşgiller (Aves) sınıfının sürüngen ataları olduğunu kanıtlayabiliyordu. Takip eden 140 yılın soyoluş araştırmaları, kökenin ana hatlarının görünürde doğruluğu kanıtlanmış bir canlandırımını oluşturmakla sonuçlanmıştı. Örneğin, sürüngenler bir grup amfibiden, amfibiler de Rhibidistian balıklarından türemiştir. Atalar bizi Prekambriyen'e kadar götürdüğünde İkincil Ağızlılar ve Bilateria gibi grupların tanınması, kökenlerinin ayrıntıları henüz çözülmemiş olmasına rağmen ilgili şubeleri bir araya getirir.

En memnuniyet verici şey, tüm buluntuların Darwin'in ortak köken teorisiyle uyumlu olmasıdır. Aradaki birçok boşluğa rağmen fosil kaydı, moleküler dizilerle birlikte, evrimin varlığına ilişkin en çürütülemeyecek kanıttır. Yine de sürekli fosil dizileri hâlâ enderdir; fosil kaydı, ne yazık ki yetersizdir. Örneğin, 14-4,5 milyon yıl öncesindeki dönem için insanın atalarına ilişkin hiçbir fosil kanıt yoktur. En yeni latimeria fosili, 60 milyon yıla tarihlenmişti ve son 50 yıl içinde yaşayan iki türü keşfedilene kadar tabii ki herkes bu grubun soyunun tükendiği sonucuna varmıştı. Bununla birlikte, bu kadar beklenmedik bir keşif yapılmış olsa bile bunlar, daima Darwin'in sistemine mükemmel uyum sağlıyorlardı.

KISIM II

EVRİMSEL DEĞİŞİM VE UYARLANMIŞLIK NASIL AÇIKLANIR?

BÖLÜM 4

EVRİM NEDEN VE NASIL GERÇEKLEŞTİ?

Araştıran insan aklı, sadece gerçekleri keşfetmekle tatmin olmaz. Olayların neden ve nasıl meydana geldiğini de bilmek isteriz. Evrimciler, bu soruları cevaplamak için Darwin'le başlayarak muazzam beceri gösterdiler ve süreç içerisinde bol bol cevap ürettiler. Üzerinde çalıştıkları organizmanın cinsine (bitki veya hayvan, yaşayan ya da fosil) ve felsefi geçmişlerine bağlı olan ve çoğu birbiriyle ve Darwin'in orijinal teorisiyle çelişen teoriler bolluğu yarattılar. Yıllar boyu süren uyuşmazlıktan sonra, 1940'larda, ulaşılması güç bir fikir birliğine veya evrimsel senteze ulaşıldı.

BÜYÜK ÖLÇÜDE KABUL GÖRMÜŞ FELSEFİ BAKIŞ AÇILARININ GECİKTİRİCİ ETKİSİ

Darwin'in teorilerinin evrensel olarak kabullenilmesi için 80 yıl geçmesi gerektiği halde aslında 1859'dan hemen sonra yeterince olgunun mevcut olduğu geç anlaşıldı. Bu uzun süren direncin nedeni ne olabilirdi? Bu, tarihçilerin uzun zaman, kendi kendilerine sorup, tatminkâr bir cevabı ancak son zamanlarda buldukları soruydu. Bu direnç, Darwin karşıtlarının dünya görüşünde neredeyse evrensel olarak savunulan belli felsefi fikirlerin egemen olması yüzündendi. İncil'de ya-

zılı olanların kelimesi kelimesine doğru olduğuna katı biçimde inanç beslenmesi bunlardan biriydi. Yine de, Darwin'in ortak köken teorisinin hızla kabulünün (Yaratılışçılar hariç) gösterdiği gibi, bu inanışın gücü sınırlıydı. Öte yandan, Darwin'in teorileriyle çelişen özcülük ve gayecilik gibi başka ideolojiler de vardı.

Bu yalan yanlış fikirleri çürütmek için Darwin, dört yeni kavram öne sürdü: popülasyon düşüncesi, doğal seçilim, şans, tarih (zaman); bunların hiçbiri de on dokuzuncu yüzyılın bilim felsefesinde yoktu. Böylece Darwin, karşıt görüşleri çürütmekle kalmayıp, nihayetinde, 1950'den sonra geliştiğinde biyolojinin felsefesinin temeli haline gelen yeni kavramları da öne sürmüş oldu. Darwinizm karşıtı ideolojilerin özünü anlamadan Darwin sonrası uyuşmazlıkları anlamak imkânsızdır. Dolayısıyla, bunların temel öğretilerini sunmak gerekir.

Tipolojik Düşünce (Özcülük)

Özcülük, eskiçağdan Darwin'in zamanına kadar neredeyse evrensel olarak kabul gören dünya görüşüydü. Pisagor ve Platon tarafından temeli atılan özcülük, doğanın görünürde değişken olan tüm olağanüstü olaylarının sınıflandırılabileceğini öğretir. Her sınıf, tanımıyla (özüyle) nitelendirilir. Bu öz, sabittir (değişmez) ve tüm bu tür diğer özlerden kesin sınırlarla ayrılır. Örneğin Pisagorcular, bir üçgenin, şekli ne olursa olsun daima bir üçgen olduğunu, dörtgenlerle ya da herhangi bir geometrik şekille ara şekiller vasıtasıyla bir bağlantısı kurulamayacağını savunmuşlardır. Ağaçların sınıfı, bir gövde ve yapraklı bir taç olarak tanımlanır. Bir at, büyük dişleri ve tek tırnaklı ayakları ile tanımlanır. Hıristiyanlık inancına göre, her cinsin, her tipin, her türün ayrı ayrı yaratıldığına ve halen yaşayan bir türün üyelerinin, Tanrı tarafından yaratılan ilk çiftin torunları olduğuna inanılır. Bir sınıfın (tipin) tanımı veya özü tamamen sabittir; Yaratılış gününde nasılsa günü-

müzde de aynıdır. Özcülüğe, sadece Hıristiyanlar değil, en agnostik (bilinemezci) düşünürler de sadık kalmışlardı. Bir sınıfın görünen tüm değişkenliklerinin "kaza eseri" ve alakasız olduğu kabul ediliyordu. Özcüler, bir türün böyle bir sınıf olduğunu düşünüyor, düşünürler ise, bu türü *doğal cins* olarak adlandırıyorlardı.

Lamarck dahil Darwin öncesi ilk evrimciler tipin zamanla kademeli olarak değiştiğini (dönüştüğünü) kabul ederek katı özcülüğün hafifletilmiş bir versiyonunu benimsemişlerdi. Yine de hâlâ tipin, az çok değişmez olduğu düşünülüyordu.

Popülasyon Düşüncesi

Darwin, tamamen yeni bir düşünce tarzı başlatarak, özcülüğün tipolojik geleneğinde radikal bir çatlak yaratmıştı. Canlı organizmalar arasında gördüklerimiz, sabit sınıflar olmayıp, değişken popülasyonlardır demişti. Her tür, çok sayıda popülasyondan oluşur. Bir sınıfın tersine, bir popülasyon içindeki her bir birey, diğer bireylerden farklıdır. Bu durum, altı milyar bireyden oluşan insan türü için bile geçerlidir. Darwin'in popülasyonların incelenmesine dayanan yeni düşünce tarzına *popülasyon düşüncesi* denir. Bu yaklaşım, sistematik çalışmalarında hayvan ve bitki türlerinin insan türleri kadar (hatta bazen çok daha fazla) değişkenlik ve benzersizlik gösterdiğini keşfeden çoğu doğabilimciye uygun gelmişti. Popülasyon düşüncesinin yavaş yavaş özcülüğün yerini alması, evrimsel biyolojide uzun süren tartışmalara yol açmıştı. Evrimin tüm değişinimsel teorileri, özcülüğe dayalıyken, popülasyon düşüncesi kademeciliğin kabulünü destekler. Popülasyon düşüncesi, biyolojideki en önemli kavramlardan biridir: Modern evrim kuramının temeli ve biyolojinin felsefesinin temel bileşenlerinden biridir (aşağı bkz.).

Erekçilik (Finalizm)

On dokuzuncu yüzyıl ile yirminci yüzyıl başlarında Darwinci olmayan bir diğer ideoloji, canlılar âleminin "giderek daha çok mükemmeliyete" doğru ilerleme eğilimi olduğuna dair inanç olarak açıklanabilecek *erekçilik* idi. Erekçiliği benimseyenler, evrimin zorunlu olarak, alçaktan yükseğe, ilkelden gelişmişe, basitten karmaşığa, kusurludan kusursuza doğru ilerlediğini farz ederlerdi. Bir iç kuvvetin var olduğunu varsayıyorlardı. Çünkü diyorlardı, aksi takdirde en aşağıdaki bakterilerden orkidelere, dev ağaçlara, kelebeklere, kuyruksuz maymunlara ve insana kadar kademeli bir evrim nasıl izah edilebilir? Erekçilikteki bu inanç, bunu, en azından sebeplerden biri, aslında nihai sebep olarak gören Aristoteles'e kadar gider. Erekçilik, 1859'dan sonra yıllarca evrimcilerin büyük bir kısmı tarafından kabul görmüş (aşağıya bkz.) ama Darwin, bunu asla kabul etmemişti. Darwin, böyle belirsiz kuvvetleri kesinlikle reddediyordu. Bunun yerine, Newton'un dünyadaki her şeyin sadece mekanik kuvvetler (fiziksel ve kimyasal kuvvetler) tarafından kontrol edildiğine dair inancını tamamen kabullenmişti. Bununla birlikte Darwin, bilime, Newton'un açıklayıcı sisteminde bulunmayan tarihsel bir bakış açısını getirmişti. Evrimsel fenomenlerin açıklamasında, hemen her zaman, tarihsel öncüllere başvurulmalıdır.

Özcülük ve erekçilik gibi karşıt ideolojiler, Darwin'in evrimin neden ve nasıl olduğu hakkındaki açıklamalarının hemen kabul görmesini engellemişti. *Türlerin Kökeni* adlı kitabının yayımlanmasından sonraki ilk 80 yıl boyunca Darwin'in değişken evrim teorisi, evrimi açıklama girişiminde bulunan diğer üç önemli evrim teorisiyle çarpışmak zorunda kalmıştı. Bu teoriler, günümüzde bile hâlâ ara sıra destek buldukları için onların da iddialarını ve zayıf yönlerini anlamak önemlidir. Aslında Darwinizmle rekabet eden teorilerin kusurları-

nın incelenmesi, değişken evrim teorisinin gücünün daha iyi anlaşılmasına katkı sağlar.

NELER EVRİLİR?

Cansız evrende de hemen hemen her şey evrilir, yani farklı farklı yönler alan dizilimler içerisinde değişir. Peki, canlılar dünyasında evrilen nedir? Elbette türler ve Linne hiyerarşisindeki türlerin kombinasyonları, yani cinsler, aileler, takımlar ve canlı varlıkların tamamına ulaşan daha üst taksonların hepsi evrilir. Peki, alt seviyelerin durumu nedir? Bireyler evrilir mi? Kesinlikle genetik anlamda değil. Elbette fenotipimiz hayatımız boyunca değişir ama genotipimiz doğumdan ölüme temelde aynı kalır. O zaman canlı organizmanın evrilecek en alt düzeyi nedir? Popülasyondur. Ve popülasyon, evrimin en önemli alanı haline gelir. *Evrim en iyi şekilde, her popülasyona ait bireylerin nesilden nesile genetik dönüşümü ile anlaşılır.*

Eşeysel olarak üreyen türlerde evrimin kesin tarifini yapmak için, evrilen popülasyonu tanımlamak gerekir. Yerel bir popülasyon (*deme*), belli bir yörede olanaklar dahilinde üreyen bireyler topluluğundan oluşur (bkz. Bölüm 5). İlginç bir şekilde, burada betimlendiği haliyle popülasyon kavramı, 1859'dan önce bilinmiyordu; Darwin bile bunun kullanımı konusunda tutarsızdı. Diğer herkes, tipler olarak düşünme eğilimindeydi.

Darwin'in dönemindeki çeşitli karşıt ideolojilerin varlığını bir kere kabullendiğimizde, neden bu kadar çok evrim teorisinin çıktığını anlamak ve sonunda çöküşlerine yol açan zayıflıklarını görmek daha kolaydır.

Çerçeve 4.1. Özcülüğe Dayalı Evrim Teorileri ile Popülasyon Düşüncesinin Karşılaştırılması

A. Özcülüğe dayalı:
   1. Transmutasyonizm (Üretici Değişinimcilik): Evrim, bir mutasyon ya da ani hareket yüzünden yeni türlerin ya da tiplerin oluşmasıyla gerçekleşir.
   2. Transformasyonizm (Dönüşümcülük): Evrim,
      a. çevrenin doğrudan etkisi veya mevcut fenotipin kullanımı ya da kullanılmaması yoluyla, veya
      b. belli bir hedefe, özellikle daha mükemmelliğe doğru yönlenen içsel bir dürtüyle, ve
      c. edinilmiş karakterlerin kalıtımı yoluyla mevcut bir türün ya da tipin kademeli olarak yeni bir türe dönüşmesiyle gerçekleşir.

B. Popülasyon Düşüncesine dayalı:
   3. Değişken (Darwinci) Evrim: Bir popülasyon ya da tür, sürekli yeni genetik değişkenlik üretimiyle ve her neslin birçok üyesinin eliminasyonu yoluyla değişir çünkü bu üyeler, ya bireylerin rasgele olmayan tasfiye sürecinde ya da eşeysel seçilim sürecinde başarısız olmuşlardır (yani, üreme başarıları daha azdır).

ÖZCÜLÜĞE DAYALI ÜÇ EVRİM TEORİSİ

Transmutasyonizm (Üretici Değişinimcilik)

Eğer, dünyadaki tüm doğal olayların, özcülük felsefesinde belirtildiği gibi, temeldeki sabit tiplerin göstergesi olduğuna inanılırsa, değişim ancak yeni tiplerin ortaya çıkmasıyla olabilir. Bir tip (öz), kademeli olarak evrimleşemeyeceği için (tiplerin sabit olduğu düşünülür!) yeni bir tip ancak, mevcut bir tipin yeni bir sınıfı ya da tipi doğuracak şekilde ani "mutasyonu" veya (ani değişinimi) ile başlayabilir. Çoğunlukla saltasyonistler (değişinimciler) olarak adlandırılan bu görüşün destekçileri için dünya, kesintilerle doludur. Transmutasyoncu, bir mutasyonun yeni bir birey tipinin başlamasıyla

sonuçlandığını varsayar. Çocukları ve torunlarıyla birlikte bu birey, yeni bir türü temsil eder.

Transmutasyonizm'in temel bilgileri, antik Yunan düşünürlerine kadar gitmekle birlikte on sekizinci yüzyılda Fransız düşünür Maupertuis tarafından, 1859'dan sonra ise sadece Darwinizm karşıtlarınca değil, T. H. Huxley gibi Darwin'in bazı arkadaşlarınca bile benimsenmişti. *Saltasyonizm*, Weismann ve diğer Darwinciler tarafından güçlü bir şekilde eleştirilmesine rağmen neredeyse 100 yıl boyunca popülerliğini korumuştu. Mendelciler olarak bilinen 1900'lerin başlarındaki önde gelen genetikçiler de (De Vries, Bateson, Johannsen) saltasyonistlerdi. Bu teorinin göze çarpan son savunmaları ancak yirminci yüzyıl ortalarında yayımlanmıştı (Goldschmidt 1940; Schindewolf 1950).

Saltasyonizmin popülerliğini bu kadar uzun süre korumasının nedeni, sadece özcülük felsefesiyle uyumlu olması değil, doğabilimcilerin gözlemleriyle de uyumlu görünmesiydi. Yerel bir fauna ve flora içerisindeki bütün türler birbirlerinden kesin sınırlarla ayrılmış görünmekteydi ve fosil kaydında yeni türlerin ortaya çıkması (ve ortadan kaybolması), hep ani bir olay olarak görünüyordu. Doğada nereye bakılsa, Darwin'in varsaydığı gibi kademeli değişiklikler değil, süreksizlikler bulunuyordu. Aşamalı değişimler (ara formlar) bulmayı beklerken neden bu kadar çok süreksizlik ("boşluklar") olduğu açıklanmadıkça, Saltasyonizm düşüncesi çürütülemezdi. Bunun cevaplanması için önce taksonomide türler düzeyinde önemli ilerleme kaydedilmesine ihtiyaç vardı fakat yirminci yüzyıla kadar bu ilerleme gerçekleşmedi.

Birçok farklı gözlem ve iddia, transmutasyonizmin nihai olarak çürütülmesine yol açtı. Bunların ilki, bir türün yeni bir tipe dönüşecek bir tip olmadığı, aksine birçok popülasyondan oluştuğunun kavranmasıydı. Bir popülasyondaki tüm bireyler aynı anda aynı mutasyonu geçiremezler. Dolayısıyla yeni bir tür aniden ortaya çıkamaz. Transmutasyonun, yeni dönüşmüş tek bir bireyin ortaya çıkmasıyla gerçekleştiği-

ni varsayanlar, aşılması zor diğer güçlüklerle karşı karşıya kalmışlardı. Bir bireyin genotipi, milyonlarca yılda bir araya getirilmiş ve her nesilde doğal seçilim yoluyla ince ayarı yapılmış, uyumlu ve dengeli bir sistemdir. Potansiyel mutasyonların, çoğu gen lokusunda zararlı ya da ölümcül etkileri olduğu bilindiğine göre, bir genotipin tamamının önemli bir mutasyonla büyük ölçüde değişikliğe uğraması, nasıl yaşayabilen bir birey oluşturabilirdi? Bu tür makro mutasyon geçirmiş organizmaların büyük çoğunluğu başarısızlıkla sonuçlanırken çok ender bazı bireylerin (Goldschmidt "umutlu canavar" olarak adlandırmıştır) yaşama ve başarılı olma şansı olacaktı. Peki, bu tür makro mutasyon sürecinin sonucu olan milyonlarca başarısızlık örneği nerede? Asla bulunamadılar çünkü artık aşikâr olduğu gibi, bu tür bir makro mutasyon süreci hiç gerçekleşmedi.

Kademeli ve süreksiz terimlerinin farklı kullanımları vardır ve ayırt edilmezlerse yanlış anlamaya yol açabilirler. Darwin, kademelilik ve sürekliliği duyurduğunda, aklında taksonlar arasında görünen fark vardı. İki tür arasında bile fark olabilir ama bunun ille bir saltasyondan kaynaklanması gerekmez. Artık bildiğimiz üzere, "taksonlarda hiçbir zaman için bir süreksizlik" olmamıştır çünkü iki tür ortak atalarına bir dizi sürekli ara popülasyon ile bağlanmışlardır. Öte yandan, bir popülasyonun içindeki bireyler, görünebilen değişik karakterlerle birbirlerinden farklı olabilirler: mavi göz / kahverengi göz, iki azı dişi / üç azı dişi veya çok daha dikkat çekici farklılıklar bile olabilir. Bir popülasyondaki bu tür "fenotipik süreksizlikler", polimorfizmin tüm durumlarını niteler. Büyük bir fenotipik etkisi olan başarılı bir mutasyon, önceki fenotiple birlikte var olduğu bir polimorfizm döneminden geçebildiği takdirde, başlangıçtaki genin tamamen yerini alana kadar kademeli bir şekilde popülasyona dahil edilebilir. Kabul etmek gerekir ki, belli bir yeni fenotipin nasıl edinildiğini anlamak bazen zordur. Tarla sincabının ağız kesesi, buna bir örnektir.

Darwin, çoğu evrimsel değişimin çok küçük aşamalar halinde gerçekleştiğini vurgulamaktan hiç bıkmadı. Özellikle bitkiler (poliploidi [çok kromozomluluk]) ve belli hayvan gruplarında (partenogenetik [döllenmesiz üreyen] türlerin melezleri) tek bir aşamada yeni bir tür yaratabilen kromozom fenomenleri vardır (bkz. Bölüm 9). Fakat bunlar, yaygın olan kademeli popülasyon evriminin geçerliliğini bozmayan az sayıdaki uç vakalardır. Yine de, evrimsel değişime yol açan mutasyonların boyutunda dikkate değer bir çeşitlilik olduğu unutulmamalıdır.

Transformasyonizm (Dönüşümcülük)

On sekizinci yüzyılda, evrimin kanıtı o kadar yaygın ve etkili bir hale gelmişti ki artık, klasik tipolojiye uymuyordu. Dolayısıyla özcülük teorisi biraz zayıflamıştı: zaman içindeki herhangi bir anda esası hâlâ değişmeden kalmakla birlikte, tip, süreç içerisinde aşamalı olarak "dönüşebilirdi". Tip değişebilse bile, aynı cisim olarak kalırdı. Bir türün evriminin, bir zigotun döllenmiş yumurta halinden yetişkinliğe gelişmesine benzediği söylenirdi. Aslında evrim terimi ilk olarak, bireysel gelişimin preformasyon (önceden oluşum) teorisi için İsviçreli düşünür Bonnet tarafından kullanılmıştı. Almanya'da yirminci yüzyıla kadar, bireyoluş ve evrim aynı terimle, *Entwicklung* terimiyle anılmıştı. Kademeli evrimi anlatan bu kavrama *transformasyonizm* (dönüşümcülük) denir. Bu kavram bir nesnenin ya da özünün kademeli değişimine dayalı herhangi bir teori için kullanılır. Cansız varlıklar dünyasında gözlemlenen görünürdeki tüm evrimsel süreçler, bu kategoriye girer. Bir yıldızın bir tipten diğerine (beyaz, sarı, kırmızı, mavi) değişimi; sıradağların tektonik kuvvetlere bağlı olarak oluşumu ve arkasından gelen erozyonun tahribatına bağlı olarak yokoluşu, bu durumun örnekleridir. Transformasyonizmin karakteristiği olan iki nitelik vardır: belli bir nesnenin değişimi ve bu değişimin kademeli sürekliliği.

Darwin'in dostu ve akıl hocası, jeolog Charles Lyell, *üniformiteryenizm* (tekdüzecilik) adını verdiği bu tür kademeciliğin sadık bir destekçisiydi. Lyell'a göre, doğadaki tüm değişiklikler, özellikle Dünya tarihinde gerçekleşen değişimlerin hepsi kademeliydi. Süreksizlikler yoktu, ani sıçramalar ("saltasyonlar") ya da anlık mutasyonlar yoktu. Darwin'in popülasyon kademeciliği, Lyell'ın tekdüzeciliğinden tamamen farklı olmakla birlikte, kademeciliğin benimsemesindeki başlıca faktör, Lyell'ın etkisiydi.

Canlı varlıklar söz konusu olduğunda, çarpıcı şekilde farklı olan iki dönüşümsel evrim teorisi birbirinden ayırt edilebilir: çevresel etkilere dayalı olanlar ve mükemmeliyet çabasına dayalı olanlar.

Çevresel Etkiler Nedeniyle Dönüşüm. Bu teoriye (tam doğru olmadığı halde Lamarck teorisi olarak da anılır) göre evrime, organizmaların ya bir yapıyı veya diğer bir kalıtsal özelliği "kullanmaları veya kullanmamaları" durumu ya da çevrenin genetik materyal üzerindeki doğrudan etkisi yüzünden oluşan kademeli değişimleri neden olur. Bu teori, genetik materyalin "yumuşak" olup, çevresel etkiler tarafından şekillendirilebileceğini ve bu değişikliklerin, ileriki nesillere "edinilmiş karakterlerin kalıtımı" yoluyla iletilebileceğini varsayar. Bu teori, yumuşak kalıtım inanışına dayalıdır.

Edinilmiş karakterlerin kalıtımına ilişkin en çok örnek gösterilen durum, zürafanın uzun boynudur. Lamarck'a göre, her nesilde her zürafanın beslenme amacıyla ulaşılabilir en üst dala uzanmaya çalışmasıyla boyunları uzamış ve bir sonraki nesil, bu uzamayı kalıtım yoluyla almıştır. Benzer şekilde, eğer mağara hayvanlarının gözlerinde olduğu gibi, bir yapı kullanılmıyorsa aşamalı olarak kaybolur. Kalıtsal değişimlerin, sadece kullanılma veya kullanılmama yüzünden değil, çevrenin doğrudan etkisiyle de oluşabildiği iddia ediliyordu. Darwin'den önce, Zencilerin derilerinin, binlerce

nesildir tropik güneşin altında tenleri koyulaştığı için siyah olduğu inanışı yaygındı. Organizmaların birçok özelliği, çevrenin böyle doğrudan etkisine bağlanıyordu.

Transformasyonizm (dönüşümcülük), hiç şüphesiz, 18-59'dan 1940'larda evrim sentezi çıkana kadar en yaygın kabul gören evrimsel teoriydi. Darwin için doğal seçilim, evrimin temel faktörü olduğu halde, yumuşak kalıtım fikrini de bir değişim kaynağı ihtimali olarak kabul etmişti.

Lamarckizm, kademeciliği açıklamış ve transmutasyonizm karşıtları tarafından geniş ölçüde kabul görmüştü. Buna rağmen, geçerliliğini kanıtlamaya çalışan tüm deneyler başarısız olmuştu. Mendel genetiği, genlerin değişmezliğini kanıtlayarak, yumuşak kalıtımla tamamen çelişmişti. Sonunda, vücudun proteinlerinden, üreme hücrelerinin nükleik asidine hiçbir bilginin iletilemeyeceği, diğer bir deyişle, edinilmiş karakterlerin kalıtımının olmadığı moleküler biyoloji tarafından kanıtlanmıştır. Bu, moleküler biyolojinin "merkezi dogmasıdır".

Mükemmeliyet Çabası Nedeniyle Dönüşüm (Ortogenez). Bu teori (ya da teoriler dizisi), kozmik erekbilimdeki (erekçilik) bir inanışa dayalıdır. Bu inanışa göre, canlı varlıklar, daima daha çok mükemmeliyete doğru ilerleme eğilimindedir. Eimer, Berg, Bergson, Osborn ve daha birçok evrimci yazar tarafından kabul edilen bu tip teorilere ortogenetik ya da otogenetik teoriler denir. Onlar, tiplerin (özlerin) içsel bir dürtü ile devamlı ileri gittiğini varsayıyorlar ve evrimin yeni türlerin doğmasıyla değil, var olan tiplerin dönüşmesiyle gerçekleştiğine inanıyorlardı. Bu eğilimleri yönlendirecek hiçbir mekanizma bulunamadığında bu teorilerden vazgeçildi. Ayrıca, bu tür dürtüler (varsa), "doğrusal" (düz hatlı) evrimsel soylarla sonuçlanmalıydı oysa paleontologlar, tüm evrimsel eğilimlerin er ya da geç, yön değiştirdiklerini, hatta terslendiklerini göstermişlerdir. Nihayetinde, doğrusal eğilimler, doğal seçilimin sonucu

olarak açıklanabilir. Aslında kozmik erekbilimdeki herhangi bir inanışı destekleyecek hiçbir kanıt da yoktur.

Son sebeplerin çürütülmesi, felsefe için çok önemliydi çünkü bu Aristoteles'in varsaydığı sebeplerden biriydi ve birçok düşünürün öğretisinde önemli bir yer işgal ediyordu. Kant'ın erekbilimi kabul etmesi, on dokuzuncu yüzyılda Alman evrimcilerinin görüşlerini büyük ölçüde etkilemişti.

Bu dünyayı ve değişimlerini (evrimi) tipolojik düşünce (özcülük) temeline göre açıklamak için sarf edilen bu üç çabanın tümü de başarısızdı. Tamamen farklı bir yaklaşımı benimsemek gerekiyordu, bu da Charles Darwin ve Alfred Russel Wallace tarafından bulunmuştu.

BÖLÜM 5

DEĞİŞİMSEL EVRİM

Varyasyon (değişiklik, bir türün bireylerindeki karakterlerin farklı şekilleri, çeşitliliği), ne transmutasyonizmde ne de her iki tip tranformasyonizmde yer almamıştır. Üç teori de katı bir şekilde özcülüğü temel almıştır. "Evrim", transmutasyonizmde yeni bir özün doğmasıyla, tranformasyonizm teorilerinde ise, özün kademeli olarak değişimi yoluyla gerçekleşir.

VARYASYON VE POPÜLASYON DÜŞÜNCESİ

Darwin, özcülüğü kabullenen birinin evrimi kolayca anlayamayacağını göstermişti. Türler ve popülasyonlar tipler değildir; aksine genetik olarak eşsiz bireylerden oluşan biyolojik popülasyonlardır. Bu devrimsel içgörü, evrim teorisine aynı derecede devrimci bir açıklama getirmeyi gerektiriyordu: Bunlar, Darwin'in varyasyon ve seçilim teorileriydi. İki kanıt kaynağı Darwin'i bu yeni kavrama yönlendirmişti. Biri, değişken doğal popülasyonlar üzerinde (özellikle kıskaçlıları incelemesi esnasında) yaptığı ampirik çalışma diğeri ise bitki ve hayvan yetiştiricilerinin, sürülerindeki ve damızlık hayvanlarındaki hiçbir bireyin bir diğeriyle aynı olmadığını gözlemlemeleriydi. Bu bireyler, özcülük sınıflarının üyeleri

değillerdi ve artık bildiğimiz gibi, eşeysel üreyen popülasyonların tüm bireyleri genetik olarak benzersizdirler.

Çoğu kişinin bu benzersizliğin anlamını kavraması zordur. Onlara, 6 milyar insan arasında hiçbir bireyin bir diğeriyle, hatta tek yumurta ikizlerinin bile aynı olmadığını hatırlatalım. Özünde aynı olan nesneler sınıfı ile benzersiz bireylerin biyolojik popülasyonu arasındaki esas farkın anlaşılması, modern biyolojinin "popülasyon düşüncesi" denen en önemli kavramlarından birinin temelidir.

> Popülasyon düşüncesinin varsayımları, tipologların varsayımlarının tamamen zıddıdır. Popülasyoncular, her şeyin benzersizliğini organik dünyaya yüklerler. İnsan türü için doğru olan (yani hiçbir bireyin bir diğerine benzememesi) diğer tüm bitki ve hayvan türleri için de doğrudur. Aslında aynı birey, hayatı boyunca ve farklı çevrelere yerleştirildiğinde bile değişir. Tüm organizmalar ve organik fenomenler benzersiz özelliklerden oluşmuşlardır ve ancak istatistiki açıdan toplu olarak tarif edilebilirler. Bireyler ya da herhangi bir türden organik varlıklar, varyasyonun istatistik değerini ve aritmetik ortalamasını belirleyebileceğimiz popülasyonlar oluştururlar. Ortalamalar sadece istatistiki soyutlamalardır, popülasyonu oluşturan bireylerin gerçekliği vardır. Popülasyon düşüncesine inananlarla tipologların nihai vargıları, kesinlikle zıttır. Tipolog için tip (*eidos* yani biçim) gerçek, varyasyon ise bir yanılsama iken popülasyoncu için tip (*ortalama*) bir soyutlamadır, sadece varyasyon gerçektir. Doğa üzerine bu kadar farklı iki düşünce tarzı daha olamaz. (Mayr 1959.)

Darwin'in Değişimsel Evrimi

Bilime bu yeni düşünce tarzını getiren Darwin'di. Temel anlayışı, canlılar dünyasının sabit özlerden (Eflatun sınıfları) değil, çok değişken popülasyonlardan meydana geldiğiydi. Evrim olarak tanımlanan da, organizmaların popülasyonlarının değişimleridir. Dolayısıyla evrim, her popülasyonun bireylerinin nesilden nesle dönüşümüdür.

Darwin 1837'de, evrimci oluğunda (bkz. Bölüm 2), evrim sürecinin nasıl açıklanabileceğini, öne sürülmüş olan açıklamalardan birini benimseyip benimseyemeyeceğini kendine sormuştu. Sonunda, ne transmutasyonizmin, ne transformasyonizmin ne de özcülüğe dayalı bir diğer teorinin geçerli olabileceğini idrak etmişti. Ve haklıydı. Darwin sonrası uyuşmazlıklar esnasında organik evrim hakkında ikna edici bir şekilde ortaya çıkarılan tüm özcü teoriler çok kusurluydu.

Darwin, doğadaki çeşit bolluğunu anlatabileceği yepyeni bir açıklama geliştirmeliydi. Bu onu, popülasyon düşüncesini temel alan doğal seçilim teorisine yönlendirdi (bkz. Bölüm 6). Aynı teoriyi, Alfred Russel Wallace da bağımsız olarak geliştirmişti.

Darwin *Türlerin Kökeni* adlı kitabını 1859'da yayımlamış olduğu halde (aslında Wallace ve Darwin 1858'de ilk beyanı yayımlamışlardı), değişimsel evrime dair açıklayıcı teori, yaklaşık 80 yıl sonrasına kadar yaygın olarak kabul edilmemişti. Bu, popülasyonların değişkenliğine dayalı bir teoriydi. Bu değişkenliği uzun süredir onaylamış olan iki grup uygulayıcı vardı, taksonomi uzmanları ile bitki ve hayvan yetiştiricileri. Darwin'in her iki grupla da yakın teması vardı.

Beagle yolculuğundan topladığı koleksiyonlarını tasnif ederken Darwin, tekrar tekrar aynı soruyla karşılaşıyordu: Acaba birbirlerinden hafifçe farklı numuneler, sadece bir popülasyonun içindeki varyantlar mıdır yoksa farklı türler mi? Aslında 1840'larda kıskaçlıların sınıflandırılması üzerine monografisini yazdığında, tek bir popülasyondan toplanan bir koleksiyondaki hiçbir numunenin bir diğeriyle tamamen aynı olmadığı sonucuna varmıştı. Hepsi de insan bireyleri gibi birbirlerinden farklıydılar. Darwin'in Cambridge'deki öğrencilik günlerinden beri bağlantıda olduğu bitki ve hayvan yetiştiricileri de ona aynı şeyi söylemişlerdi. Sürülerindeki hangi

bireyleri gelecek nesil için damızlık olarak ayırmaları gerektiğini daima bilirlerdi. Bunu mümkün kılan, özgünlüktü.

Bu yeni teori için "transmutasyonizm" ve "transformasyonizm" terimleri uygun olmadığından Darwin'in doğal seçilim yoluyla evrim teorisini en iyi anlatacak isim *değişimsel evrim*'dir. Bu teoriye göre, her nesilde muazzam miktarda genetik varyasyon oluşur fakat çok büyük sayıda yavrudan ancak birkaçı, gelecek nesli oluşturacak şekilde hayatta kalacaktır. Teori, hayatta kalma ve başarıyla üreme olasılığı olan bu bireylerin, belirli özelliklerin bileşimlerine sahip olmaları nedeniyle en iyi uyarlananlar olduklarını varsayar. Bu özellikler, büyük ölçüde genler tarafından belirlendikleri için bu bireylerin genotipleri, seçilim süreci esnasında korunacaktır. Çevrenin değişimleriyle en iyi şekilde baş edebilen genotipe sahip bireylerin (fenotiplerin) sürekli olarak hayatta kalabilmesinin sonucu olarak, her popülasyonun genetik kompozisyonunda sürekli bir değişim olacaktır. Bireylerin hayatta kalabilmelerinin eşitsizliği, kısmen popülasyon içindeki yeni rekombinant genotiplerin rekabeti, kısmen de genlerin frekansını etkileyen şans süreçleri yüzündendir. Bir popülasyonun sonuçtaki değişimine evrim denir. Değişimler genetik olarak benzersiz bireylerin oluşturduğu popülasyonlarda meydana geldiği için evrimin kademeli ve kesintisiz bir süreç olması gereklidir.

Darwin'in Evrim Teorileri

Darwin'in evrim üzerine görüşlerine genellikle Darwin Teorisi denir. Aslında bunlar, en iyi şekilde, birbirlerinden net olarak ayırt edildikleri zaman anlaşılabilen birkaç farklı teoriden oluşurlar. Darwin'in evrim teorilerinin en önemlileri, Çerçeve 5.1'de incelenmektedir. Bunlar, Darwin'in çağdaşları arasından önde gelen "Darwincilerin", bazılarını kabul edip, diğerlerini reddettikleri olgusuyla belgelenen beş bağımsız teoridir (bkz. Çerçeve 5.2).

Çerçeve 5.1. Darwin'in Başlıca Beş Evrim Teorisi

1. Türlerin sabit olmayışı, değişken oluşu (evrimin temel teorisi)
2. Tüm organizmaların kökeninin ortak bir ata oluşu (dallanan evrim)
3. Evrimin kademeli oluşu (saltasyon yok, süreksizlik yok)
4. Türlerin katlanarak çoğalması
5. Doğal seçilim

Çerçeve 5.2. Erken Evrimcilerin Reddettiği Darwin Teorilerinin Bazıları

Aşağıdaki tablo, çeşitli evrimcilerin evrim teorilerinin bileşimini göstermektedir. Bu yazarların hepsi de beşinci bir teoriyi, yani evrimin değişmeyen, sabit bir dünyanın karşıtı olduğunu kabul etmişlerdi. Darwin'in diğer dört evrim teorisinin kabulünde ve reddinde farklılık göstermişlerdi.

	Ortak Köken	*Kademelilik*	*Popülasyonel türleşme*	*Doğal seçilim*
Lamarck	Hayır	Evet	Hayır	Hayır
Darwin	Evet	Evet	Evet	Evet
Haeckel	Evet	Evet	?	Kısmen
Yeni Lamarckçılar	Evet	Evet	Evet	Hayır
T. H. Huxley	Evet	Hayır	Hayır	Hayır
De Vries	Evet	Hayır	Hayır	Hayır
T. H. Morgan	Evet	Hayır	Hayır	Önemsiz

Bu beş teorinin ikisi, evrimin kendiliğinden oluşu ve ortak köken teorileri, *Türlerin Kökeni* yayımlandıktan birkaç yıl sonra biyologlarca büyük ölçüde kabul görmüştü. Bu, *birinci Darwin devrimi* idi. Özellikle, insanın hayvanlar âlemindeki bir primat olarak kabulü, devrimsel bir adımdı. Diğer üç teori, kademecilik, türleşme ve doğal seçilime çok direnç göste-

rilmiş, evrimsel senteze kadar bu teoriler genelde kabul edilmemişti. Bu, *ikinci Darwin devrimi* idi. Wallace ve Weismann tarafından öne sürülen ve edinilmiş karakterlerin kalıtımının reddedildiği Darwinizm, George John Romanes tarafından *Neo-Darwinizm* olarak adlandırılmıştı. Evrimsel sentezden beri kabul edilen Darwinizme sadece *Darwinizm* denir çünkü en can alıcı yönleri, 1859'daki orijinal Darwinizm ile uyumludur. Edinilmiş karakterlerin kalıtımına dair inancın artık modası geçmiştir.

Darwin'in kademecilik teorisi, dönüşümcülerin düşüncelerine çok uyuyordu fakat saltasyonistlerin (değişinimcilerin) direnci o kadar fazlaydı ki, kademeli evrim ancak evrimsel sentezle yaygın olarak kabul edilebilmişti. Bununla birlikte Darwin'in kademelilik kavramı, dönüşümcülerinkinden tamamen farklıydı. Onların kademelilik kavramı, esas tipin kademeli olarak değişimi nedeniyleyken Darwin'inki, popülasyonların kademeli olarak yeniden yapılanmasına bağlıydı. Bu, popülasyonun bir fenomeni olan Darwin evriminin neden daima kademeli olduğunu gayet iyi açıklamaktadır (bkz. Bölüm 4). Bir Darwinci, görünürdeki her saltasyon ya da süreksiz evrim durumunun, popülasyonların kademeli olarak yeniden yapılanmasından kaynaklandığını açıklayabilmelidir.

VARYASYON

Varyasyon, evrimin vazgeçilmez önkoşuludur, dolayısıyla varyasyonun yapısının incelenmesi, evrim araştırmasının en önemli kısımlarından biridir. Dediğimiz gibi, varyasyon, eşeysel üreyen her türün karakteristiğidir. Elbette, ister salyangoz, ister kelebek ya da balık olsun bir türün tüm bireyleri aynı görünür fakat bu bireylerin yakından incelenmesi, boyutta, orantılarda, renk örüntüsünde, ölçeklendirmede, kıllarda ve hangi karakteristikler incelenirse onlardaki her tür

farklılığı ortaya çıkaracaktır. İlave çalışmalar, değişkenliğin sadece görünen karakterleri değil, kalıtsal fizyolojik özelliklerini, davranış örüntülerini, ekolojik durumunu (örn. iklim koşullarına uyumu) ve moleküler örüntüleri de etkilediğini göstermiştir, bütün bunlar her bireyin öyle ya da böyle, benzersiz olduğu sonucunu pekiştirmektedir. Doğal seçilim sürecini mümkün kılan da daima var olan bu değişkenliktir.

Fenotipin değişkenliği, daha Darwin'in zamanındaki doğabilimciler tarafından kabul edilmiş olmasına rağmen, ilk genetikçiler genotipi değişmez (tek biçimli) olarak düşünmüşlerdir. 1920'lerden 1960'lara kadar popülasyon genetikçilerinin yaptıkları çalışmalar, popülasyonlardaki çok miktarda gizli varyasyonun varlığını ortaya çıkardığı zaman bu, bazı klasik yazarlar tarafından sorgulanmıştı. Hatta en ateşli Darwinciler bile sonunda moleküler genetik yöntemleriyle ortaya çıkarılan popülasyon içindeki genetik varyasyon miktarını tahmin etmemişlerdi. Sadece DNA'nın çoğunun kodlamayan ("çöp") DNA olduğu keşfedilmekle kalmamış, birçok alelin, belki de alellerin büyük çoğunluğunun "nötr" olduğu, yani mutasyonlarının fenotipin seçilim değerini etkilemediği de bulunmuştu (bu konu aşağıda açıklanmaktadır). Sonuçta, görünürde aynı olan fenotiplerin gen düzeyinde hatırı sayılır varyasyonlar gizleyebileceği artık idrak edilmiştir.

Polimorfizm

Bazen varyasyon belli sınıflara ayrılır; bu, *polimorfizm* (çokbiçimlilik) denen fenomendir. İnsanlarda göz rengi, saç rengi, saçın düz ya da kıvırcık oluşu, farklı kan grupları ve türümüzün daha birçok genetik varyantında polimorfizm görülür. Polimorfizmin incelenmesi, doğal seçilimin yönü ve gücü kadar, varyasyonun altında yatan rasgele etmenleri de anlamamıza katkıda bulunmuştur. Önemli iki çalışma; Cain ve Sheppard'ın, şeritli salyangozların (*Cepaea*) renk polimorfizmi üzerine ve Dobzhansky'nin, meyve sineğinin (*Drosophila*)

kromozom düzenleri üzerine yaptıkları araştırmalardır. Çoğu vakada, bir popülasyondaki polimorfizmin uzun süre muhafaza edilmesinden neyin sorumlu olduğu bilinmemektedir. Genelde seçilim baskılarının bir dengesi olduğu varsayılır fakat bunu, popülasyonda daha nadir olan genin alıkonmasını sağlayan heterozigot taşıyıcıların üstünlüğü de güçlendirmiş olabilir. Çeşitliliğin çok fazla olduğu bir çevrede, şeritli solucanlarda olduğu gibi, fenotipik çeşitlilik de seçilebilir.

DEĞİŞKENLİĞİN KAYNAĞI

Bu değişkenliğin kaynağı nedir? Nereden gelmektedir? Nesilden nesle nasıl muhafaza edilir? Darwin'i hayatı boyunca şaşırtan buydu, tüm çabalarına rağmen cevabı asla bulamamıştı. Bu değişkenliğin niteliğini anlamak, nihayet 1900'den sonra genetikte ve moleküler biyolojideki ilerlemeler sayesinde mümkün oldu. Varyasyonu açıklayan kalıtımın temel olguları anlaşılmadan evrim süreci asla tam olarak anlaşılamaz. Dolayısıyla genetik çalışmalar, evrim çalışmalarının ayrılmaz bir parçasıdır. Fakat evrimde sadece varyasyonun kalıtsal bölümünün rolü vardır.

Genotip ve Fenotip

Kavrayışı kuvvetli biyologlar daha 1880'lerde, genetik materyalin (irsiyet plazmasının), organizmanın bedeninden (soma) farklı bir şey olduğunu anlamışlardı ve bu ayrım, ilk Mendelciler *genotip* ve *fenotip* terimlerini ortaya attıklarında tamamlanmıştı. O zamanki hâkim görüş, genetik materyalin, vücudu meydana getirenler gibi proteinlerden oluştuğuydu. 1944'te Avery'nin genetik materyalin nükleik asitten oluştuğunu kanıtlaması gerçek bir şok yaratmıştı. Bir organizmayla genleri arasındaki terminolojik ayrım artık yeni bir anlam kazandı. Genetik materyalin kendisi, bir organizmanın vücudunun üretimini ve onun tüm niteliklerini, fenotipini kontrol eden ge-

nom (haploid yani tek set kromozomlu hücre) ya da genotiptir (diploid yani çift set kromozomlu hücre). Bu fenotip, gelişme esnasında genotipin çevreyle etkileşiminin sonucudur. Belli bir genotipin farklı çevresel koşullar altında oluşturduğu fenotipin varyasyonunun büyüklüğüne, *reaksiyon normu* adı verilir. Örneğin belli bir bitki, gübrelenme ve sulanma gibi elverişli koşullar altında, bu çevresel koşulların olmadığı duruma göre daha büyük ve gür olabilir. Suyun altında üretilen Altın tabak çiçeğinin (*Ranunculus flabellaris*) yaprakları, suyun üstündeki dallarda bulunan genişlemiş yapraklarından çok farklı ve tüylüdür (bkz. Şekil 6.3). Göreceğimiz gibi, doğal seçilime maruz kalan doğrudan özgün genler değil, fenotiptir.

Geçmişte, bir organizmanın belirli bir özelliğinin "doğasına" mı (genleri) yoksa "yetişme koşullarına" mı (çevresi) bağlı olduğu hararetle tartışılmıştı. Son 100 yıl içindeki tüm araştırmalar, bir organizmanın çoğu karakterinin her iki faktörden de etkilendiğini göstermiştir. Bu özellikle, çoklu genler tarafından kontrol edilen karakterler için doğrudur. Eşeysel üreyen popülasyonlarda, birbirinin üstüne gelen iki varyasyon kaynağı vardır: genotipin varyasyonu (çünkü eşeysel üreyen türlerde hiçbir birey bir diğeriyle genetik olarak aynı değildir) ile fenotipin varyasyonu (çünkü her genotipin kendi reaksiyon normu vardır). Farklı reaksiyon normları, aynı çevre koşullarına oldukça farklı şekilde tepki verebilirler.

VARYASYONUN GENETİĞİ

Varyasyonu anlayabilmemizi, biyolojinin kalıtımın yapısına yönelik dalı olan genetiğe borçluyuz. Bu bilim dalı, 1900'de kurulduğundan beri, en geniş disiplinlerden biri haline gelmiş olup, hem olgusal hem de teorik açıdan son derece zengindir. Sadece evrimsel genetikle sınırlı ders kitaplarının bile sayfa sayıları 300'den fazladır. Evrim üzerine olan bu çalışmamda, konuya yaklaşımımı, daha detaylı yaklaşımları bu

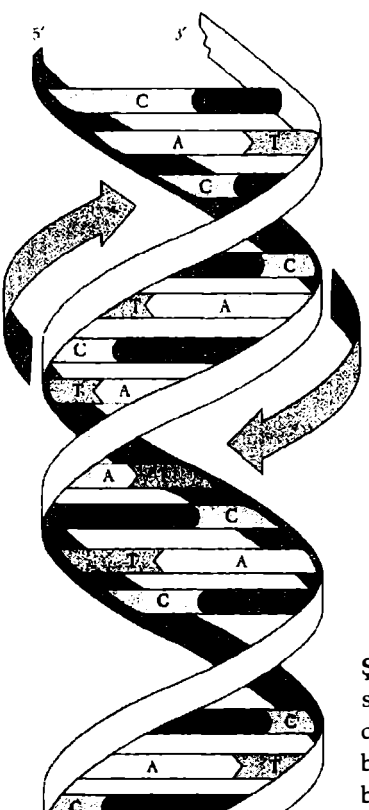
alana özel ders kitaplarına bırakarak, genetiğin temel prensiplerinin bir analizi ile sınırlamak zorunda kaldım. Daha eksiksiz ayrıntılar için, Maynard Smith (1989) ile Hartl ve Jones (1999) tavsiye edilir. Campbell'ınki (1999) gibi bir biyoloji kitabının genetik konusu ya da Futuyma (1998), Ridley (1996) ve Strickberger'in (1996) evrim kitaplarındaki daha geniş çaplı genetik bölümleri, yeni başlayanlar için yararlı olacaktır. Neyse ki, evrimi anlamak için gerekli olan genetiğin temel prensiplerine ait bilgiler, bu kitaplarda sunulan detayları gerektirmemektedir. Sınırlı sayıda temel prensibi anlamanın yeterli olduğunu düşünüyorum ama bunlar adamakıllı kavranmalıdır. Burada listelenen on yedi prensip, en önemlileridir.

Kalıtımın On Yedi Prensibi

1. Genetik materyal, sabittir ("sert"); çevreyle ya da fenotipin kullanılması veya kullanılmaması ile değişmez. Sabit genetik materyalin kalıtımına sert kalıtım adı verilir. Çevre, genlerin üzerinde değişiklik yapamaz. Fenotipin proteinlerinin edindiği özellikler, üreme hücrelerinin nükleik asitlerine aktarılamaz. Edinilmiş karakterlerin kalıtımı olmaz.
2. Avery'nin 1944'te keşfettiği gibi, genetik materyal, DNA (Deoksiribo Nükleik Asit) moleküllerinden oluşur (bazı virüslerinkinde RNA da vardır). DNA molekülü, Watson ve Crick'in 1953'te keşfettiği gibi, çift sarmal yapıdadır (Şekil 5.1).
3. DNA, her organizmanın fenotipini (lipitler ve diğer moleküllerle birlikte) meydana getiren proteinlerin oluşumunu sağlar. DNA, hücresel yapılar ve mekanizmaların yardımıyla proteinlere dönüştürülen amino asitler grubunu kontrol eder.
4. Ökaryotlarda DNA'nın çoğu, her bir hücrenin çekirdeğinde bulunur ve *kromozom* denen birkaç ince uzun cisim halinde düzenlenmiştir (Şekil 5.2). (Mitokondri ve

kloroplast gibi hücresel organellerde de küçük miktarlarda DNA ve RNA bulunur.)

5. Eşeysel üreyen organizmalar normalde *diploid*'dir, yani kalıtım yoluyla biri babadan, diğeri anneden alınan iki kökendeş kromozom setleri bulunur.
6. Erkek ve dişi gametlerin her birinin sadece birer tane kromozomu vardır, yani bunlar, *haploid*'dir. Yumurta döllendiği zaman diploidlik, yeni oluşan organizmaya

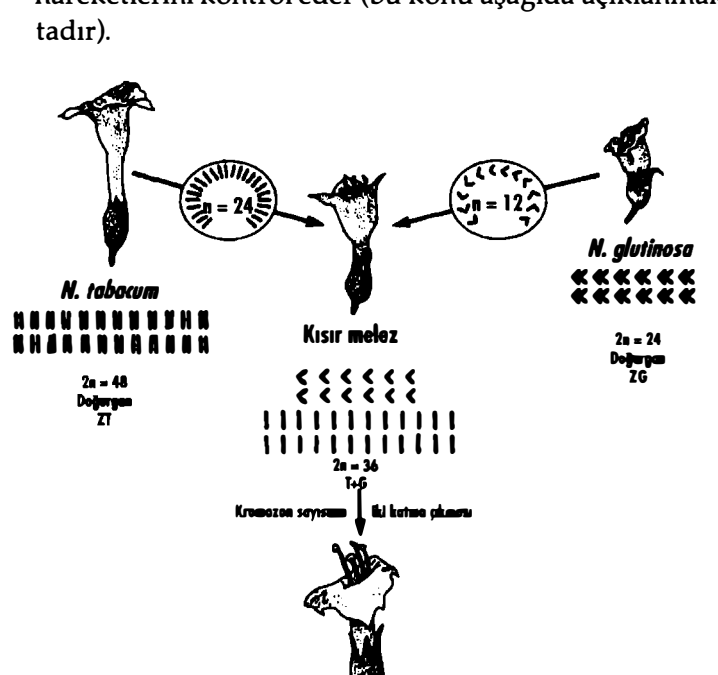


Şekil 5.1. DNA'nın iyi bilinen çift sarmalı. Daima bir pürin bir pirimidin olan baz çiftleri (azotlu organik bazlar) sarmal merdivenin "yatay" basamaklarıdır. *Kaynak:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology* 3. ed. Sinauer: Sunderland, MA.

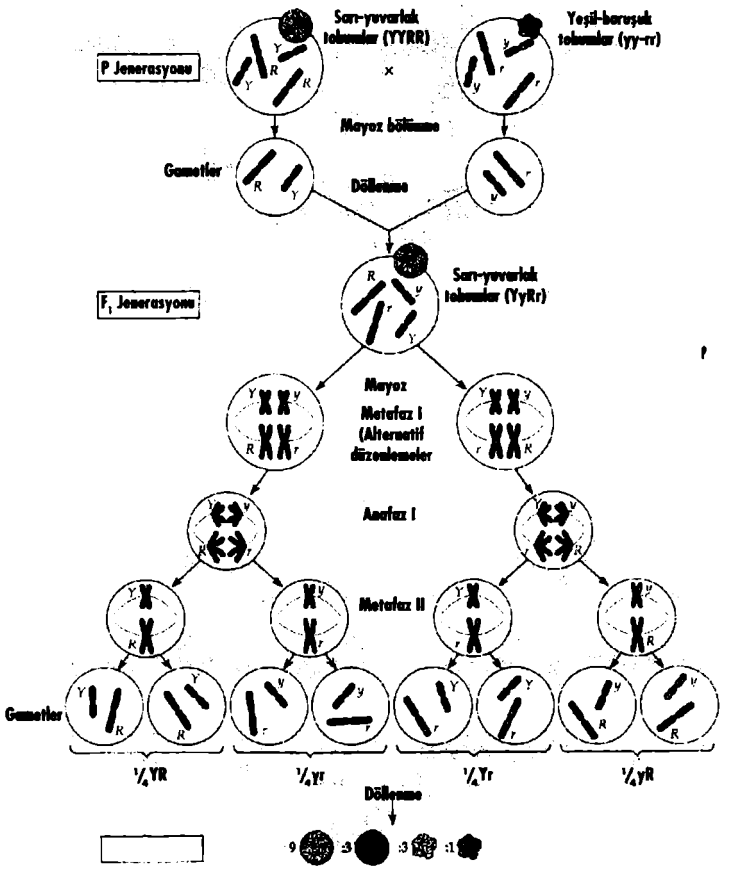
(zigot) iade edilir çünkü her iki ebeveynin kromozomları birleşmezler, ayrık kalırlar (yedinci prensibe bakınız). Bu, Mendel kalıtımına tanecikli denmesinin nedenidir.

7. Yumurtanın *döllenmesi* esnasında, spermatozoid (sperm hücresi), (baba genlerini içeren) erkek ebeveynin kromozomları, (anne genlerini içeren) dişi ebeveynin kromozomlarıyla birleşmez veya karışmazlar, bilakis döllenmiş yumurtanın (zigot) içinde birlikte var olurlar. Böylece genetik materyal, rastlantısal bir mutasyon olmadıkça, nesilden nesle değişmeden iletilir (on birinci prensibe bakınız).
8. Organizmaların karakterleri, kromozomlarda bulunan genler tarafından kontrol edilir.
9. Gen, belirli bir işlevi olan bir programı kodlayan nükleik asit baz çiftlerinin bir dizilimidir.
10. Genel olarak vücuttaki tüm hücrelerin çekirdekleri, aynı genleri içerirler.
11. Bir gen normalde nesilden nesle sabit kaldığı halde, rastlantısal olarak, mutasyon geçirip farklı bir biçime dönüşme kapasitesine sahiptir. Bu şekilde mutasyon geçiren yeni gen (mutant), yeni bir mutasyon gerçekleşmediği takdirde yine sabit kalacaktır.
12. Bir bireyin genlerinin toplamı, onun genotipini oluşturur.
13. Her gen, bir popülasyonun bireyleri arasındaki farklılıklardan çoğunun sorumlusu olan *aleller* dediğimiz birkaç farklı forma sahiptir (Şekil 5.3).
14. Diploid bir organizma, biri erkek ebeveynden, diğeri dişi ebeveynden olmak üzere bir çift gene sahiptir. Eğer bu iki gen aynı alele aitlerse bu organizmaya bu gen için *homozigot*; farklı alellere aitlerse bu organizmaya *heterozigot* denir.
15. Bir heterozigotun fenotipinde iki alelden sadece biri görünüyorsa, buna baskın (dominant) alel, diğerine ise çekinik (resesif) alel denir.

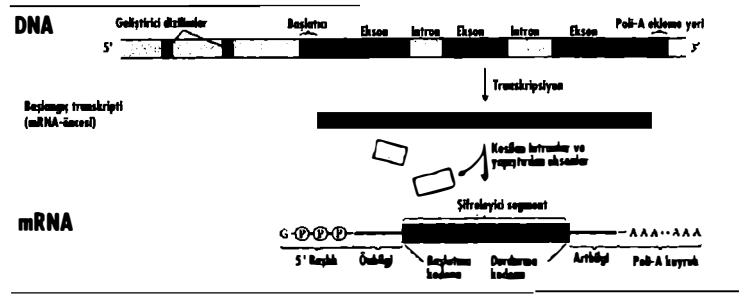
16. Genin, eksonlar (protein kodlayan bölgeler), intronlar (protein kodlamayan bölgeler) ve komşu dizilimlerden oluşan karmaşık bir yapısı vardır (Şekil 5.4).
17. Çeşitli gen tipleri vardır, bunların bazıları diğer genlerin hareketlerini kontrol eder (bu konu aşağıda açıklanmaktadır).



Şekil 5.2. Poliploidinin başlangıcı. Bitkilerin iki türü arasındaki bir melezleme genellikle kısır bir melez oluşturur. Kromozom sayısının iki katına çıkması, belli melezlerde, çift kromozom sayısına sahip, kısır bir allopoliploit yaratabilir. *Kaynak:* Strickberger, Monroe, W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett, Publishers, Sudbury, MA. www.jbpub.com. İzinle tekrar basılmıştır.



Şekil 5.3. Genin alel denen farklı versiyonları olabilir. Mendel, çaprazlamalarından birinde Y geninin iki aleli (Y [baskın; sarı tohumlar] ve y [çekinik; yeşil tohumlar]) ile R geninin iki alelini (R [baskın; yuvarlak tohumlar] ve r [çekinik; buruşuk tohumlar]) kullanmıştır. Bu iki takım alelle oluşturulan melezler, bu şekilde görünmektedir. *Kaynak:* Şekil 15.1, s. 262 *Biology*, 5. ed., Neil A. Campbell, Jane B. Reece ve Lawrence G. Mitchell. © 1999, Benjamin Cummings, Addison Wesley Longman Inc. basımı. Pearson Education Inc. izniyle tekrar basılmıştır.



Şekil 5.4. Eksonları, intronları ve komşu dizilimleriyle bir ökaryot genin yapısı. *Kaynak:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology* 3. ed. Sinauer: Sunderland, MA.

Genlerin Yaşı. Genom üzerindeki modern moleküler çalışmaların belki de en beklenmedik sonucu, birçok genin yaşının çok büyük olduğunun keşfiydi. Baz çiftlerinin dizilimi çoğunlukla o kadar muhafazakârdır ki belli bir memeli geninin, aynı zamanda meyve sineği *Drosophyla* ya da nematod (ipliksi solucan) *Caenorhabditis*'in genomunun bir parçası da olduğuna karar verilebilir. Aslında bazı genleri bitki veya hayvanlardan bakterilere kadar geriye doğru izlemek mümkün görünmektedir. Bu gerçek, özellikle hastalık genlerinin incelenmesinde çok önemlidir. Örneğin, insanlara özgü bir hastalığın aşılanmış olduğu bir fareye, tedavi kapasitelerini test etmek amacıyla, her çeşit ilaç kullanarak tedavi uygulanabilir. Ayrıca genetik mühendisliğinin uygulaması için de büyük bir potansiyeldir. Bu tür pratik uygulamaların mümkün olmadığı yerlerde bile, farklı cinsten organizmalardaki aynı genin karşılaştırılması, genellikle genlerin fonksiyonlarını anlamamıza önemli bir katkıda bulunur.

BİR POPÜLASYONDAKİ GENETİK DÖNÜŞÜM

Hardy-Weinberg denklemine göre, mevcut genlerin kaybına ya da yeni genlerin kazanımına sebep olabilecek birtakım süreçler olmadığı takdirde bir popülasyonun gen içerikleri aynı kalacaktır. Evrimin sorumlusu, bu süreçlerdir (bkz. Çerçeve 5.3).

Özellikle evrimsel önemi olan bu tür yedi süreç vardır: seçilim, mutasyon, gen akışı, genetik sürüklenme, eğilimli varyasyon, taşınabilir elemanlar ve rasgele olmayan eşleşme. Seçilim Bölüm 6'da ele alınacak, diğerleri ise burada irdelenecektir.

Çerçeve 5.3. Hardy-Weinberg Prensibi

Genetiğin ilk yıllarında, bir popülasyondaki alel frekansını (sıklığını) neyin belirlediği konusunda epey kafa karışıklığı mevcuttu. Bununla birlikte 1908'de, İngiltere'de G. H. Hardy ve Almanya'da W. R. Weinberg, mevcut genlerin kaybına ya da yeni genlerin kazanımına yol açacak belirli süreçler gerçekleşmediği takdirde, popülasyonlardaki alel frekansının nesilden nesle sabit kalacağını matematiksel olarak kanıtladılar. Bunu bir matematik formülü ile ifade ettiler; bu formül bir binom açılımıydı yani matematiksel bir kuralın tekrar uygulanmasıydı. Bu, kesinlikle matematiksel bir çözüm olduğundan bir biyoloji kuralı değildir.

Bunu bir örnekle gösterelim. Bir genin popülasyonda iki alel (A1 ve A2) ile temsil edildiğini varsayalım. A1'in frekansı p, A2'nin frekansı q ve p+q = 1 olsun. Üremede gametler aşağıda verilen frekansta bulunacaklar ve aşağıdaki genotip frekansını üreteceklerdir:

		Sperm	
		A1 (p)	A2 (q)
Yumurtalar	A1 (p)	A1A1 (p^2)	A1A2 (pq)
	A2 (q)	A1A2 (pq)	A2A2 (p^2)

Genlere bir ilave ya da kayıp söz konusu olmadıkça,
$(p+q)(p+q) = p^2 + 2pq + q^2$ binom açılımı, nesiller boyu korunacaktır.

Mutasyon

Biyolojide *mutasyon* teriminin kullanımının değişik olaylarla dolu bir tarihçesi vardır (Mayr 1963: 168-178). 1910'dan önce bir tipte meydana gelen herhangi etkili bir değişiklik için, özellikle böyle bir değişiklik aniden yeni bir tür yarattığı zaman kullanılırdı. 1910'da Morgan, mutasyonu, genotipin kendiliğinden olan bir değişimi, daha doğrusu, bir genin ani değişimi olarak sınırladı. Gen mutasyonları, hücre bölünmesi esnasında kopyalama hataları oluşmasından ileri gelir. Hücre bölünmesi ve gamet oluşumu esnasında DNA moleküllerinin kopyalanışı dikkat çekecek derecede doğru olsa bile rastlantısal hatalar oluşabilir. Bir baz çiftinin yerini farklı bir diğerinin alması durumuna gen mutasyonu denir. Bununla birlikte, poliploidi ya da kromozom evrilmesinde (ters çevrilmesinde) olduğu şekilde gen düzenindeki değişiklikler gibi genotipin daha büyük oranda değişimleri de vardır. Bunlara kromozom mutasyonları denir. Genin DNA'sından (mesajcı RNA, mRNA), fenotipin amino asitlerine ya da polipeptitlerine giden yolda olan herhangi bir değişiklik de mutasyon olarak sınıflanır. Kromozoma transpozonların (taşınabilir elemanların) sokulması da mutasyonlara neden olabilir. Doğal seçilim fenotipte değişimlere neden olan herhangi bir mutasyona ya yardımcı olur ya da ona ayrımcılık yapar.

Evrimsel önemlerine göre üç çeşit mutasyon vardır: yararlı, etkisiz ve zararlı mutasyonlar. Doğal seçilim yararlı bir mutasyon içeren genotipe sahip bireyleri destekler. Buna rağmen, kararlı bir çevredeki bir popülasyonun neredeyse tüm yararlı makul mutasyonları, yakın geçmişte zaten seçilmiş olduğundan yeni yararlı mutasyonların meydana gelmesi daha enderdir. Fenotipin seçilim değerini etkilemeyen, etkisiz mutasyon denen çeşidi ise daha sıktır. Bunların evrimsel rolü aşağıda incelenecektir. Son olarak, zararlı mutasyonlar seçilime uğrayacak ve bunlar zaman içerisinde elimine edileceklerdir. Eğer çekiniklerse, popülasyon içinde heterozigot

durumda dayanabilirler. Eğer hemen yok edilirlerse, bunlara ölümcül denir. Bir genin seçilim değeri, genotipin kalanıyla olan etkileşimine bağlı olarak değişebilir.

Bütün yeni genler mutasyonla oluştukları halde, seçilime uygun doğal popülasyonlardaki fenotipik varyasyon, rekombinasyonun sonucudur (bu konu aşağıda açıklanmaktadır). Seçilimin rolü tam olarak anlaşılmadan önce çoğu evrimci, bazı evrimsel değişimlerin "mutasyon baskısı" nedeniyle olduğuna inanıyorlardı, ama bu yanlış bir düşünceydi. Bir popülasyondaki gen frekansı, uzun vadede, mutasyon frekansıyla değil, doğal seçilim ve rasgele süreçler tarafından belirleniyordu.

Gen Akışı

En izole olanları haricinde, her yerel popülasyonun gen içeriği, türlerin diğer popülasyonları arasında içeri ve dışarı doğru olan göçlerden güçlü bir şekilde etkilenir. Komşu popülasyonlar arasındaki bu gen alışverişine *gen akışı* denir. Gen akışı, sadece kısmen izole olan popülasyonların ıraksamasını engelleyen korumacı bir faktör olup, yaygın türlerin istikrarını ve kalabalık türlerin nüfus artışının yavaşlamasını sağlayan başlıca sebeptir. Gen akışının miktarı, popülasyondan popülasyona ve türden türe farklılık gösterir. İyice yerleşik (*filopatrik*) türlerde gen akışı azken, yayılma eğilimi fazla olanlarda neredeyse rasgele eşleşme (*panmiks*) görülür.

Belli bir popülasyonun bireyleri arasındaki *yayılım* eğiliminin çok değişken göründüğünü kavramak önemlidir. Doğrusu, bu konuda bariz bir polimorfizm olabilir. Bir popülasyonun bazı bireyleri epey filopatrik olup, doğum yerlerinin çok yakınında üreyebilirler; diğerleri görece kısa mesafelere yayılabilirler; bazı bireyler de doğdukları yerden çok uzağa, bazen birkaç yüz kilometre öteye gidebilirler. Bu son grup bireylerin, tabii ki, evrimsel önemi çok büyüktür. Çoğu, yeni yerlerine en uygun biçimde uyarlanamayarak muhtemelen

başarısız olurlar ama bu uzun mesafe kolonicileri, *kurucu popülasyonlar* oluşturup, türün mevcut alanının çok ötesinde uygun yerler keşfederler.

Bazı türler yayılımda o kadar başarılıdırlar ki, kozmopolit bir dağılıma sahip olurlar. Bu, sporlu türler ile tardigradlar (suda veya yosunda bulunan mikroskobik canlılar) ve bazı kabuklu hayvanlar gibi yumurtaları rüzgârla dağılan hayvan türleri için doğrudur. Bununla birlikte, görece kısa mesafeli bir yayılım bile, yerel popülasyonların ilerleyen ıraksama eğilimini etkisizleştirebilir. Gen akışı, evrimde çok muhafazakâr bir faktördür.

Genetik Sürüklenme

Küçük bir popülasyonda aleller, örnekleme hataları (rasgele süreçler) vasıtasıyla kaybolabilir; bu, *genetik sürüklenme* olarak bilinir. Aslında alellerin bu şekildeki rastlantısal kayıpları, daha büyük popülasyonlarda da meydana gelebilir. Bu, genellikle yaygın türlerde bir sonuç doğurmaz çünkü yerel olarak bu şekilde kaybolan genlerin yerini, takip eden nesillerde çabucak gen akışı alır. Bununla birlikte, bir türün alan sınırının ötesindeki kurucu popülasyonlarda, ebeveyn popülasyonun gen havuzunun örneklenmesi dengesiz olabilir. Bu, bu tür popülasyonların genotipinin yeniden yapılanmasını kolaylaştırabilir (bu konu aşağıda açıklanmaktadır).

Eğilimli Varyasyon

Bazı genler (şimdiye kadar sadece birkaç türde görülmüştür), bir heterozigottaki mayoz bölünme esnasında alellerin ayrışmasını, bir ebeveyn kromozomunun, vakaların yarısında gametlere gitmesini sağlayacak şekilde etkilerler. Eğer bu alel uygun olmayan bir fenotipi kontrol ederse ona karşı seçilim olacaktır. Böyle bir eğilimli varyasyon nadiren seçilimin eliminasyon gücünü geçersiz kılacak kadar etkili olur.

Taşınabilir Elemanlar (Transpozonlar)

Taşınabilir Elemanlar (TE'ler), kromozom üzerinde sabit yerler işgal etmeyip, aynı ya da farklı kromozomlar üzerindeki yeni bir yere taşınabilen DNA dizilimleridir ("genler"). Çeşitli etkileri olan çeşitli TE'ler vardır. Kromozom üzerinde yeni bir yere sokuldukları zaman komşu bir gen üzerinde mutasyona neden olabilirler. Çoğu zaman, sıklıkla kopyalayan kısa DNA dizilimleri oluştururlar. Bu dizilimlerden biri olan Alu, birçok memeli türünün bir bireyinde 500.000'den fazla kopyalama ile çok miktarda tekrarlanır. İnsan genomunun yaklaşık yüzde 5'ini oluşturur. TE'lerin seçilimsel değeri olan katkıları yoktur, aksine çoğunlukla zararlı olabilirler fakat doğal seçilim bunları elimine edememektedir. TE'lerin çeşitli görünümlerine ilişkin detaylı yaklaşımlar için bir genetik ders kitabına başvurunuz.

Rasgele Olmayan Eşleşme

Eşeysel seçilimli tüm türlerde, eşeysel bir partner, eş olarak belirli bir fenotipi tercih edebilir. Bu, belli genotiplerin korunmasına yol açar.

Bazı *aynı yurtlu* (*simpatrik*) *türleşme* vakaları, en iyi şekilde, rasgele olmayan eşleşmenin sonuçları olarak izah edilebilir. Belirli balık gruplarında, bilhassa çiklet balığında dişiler tercihen, belirli bir alt nişi seçen erkeklerle eşleşirler. Örneğin, önce A türünün işgal edip, hem dipte hem de su yüzeyinde beslendiği bir gölde bir grup dişi tercihen dip erkekleriyle eşleşirse, bu dişiler aynı anda, dip nişten beslenmeyi tercih eden erkekleri niteleyen bazı görünen işaretleri seçeceklerdir. Artık beslenme ve eşleşme rasgele değildir; üyeleri dipten veya yüzeyden beslenmeyi ve eşleşmeyi tercih eden iki alt popülasyon kademeli olarak evrilir. İki alt popülasyon, zaman içinde, tamamen izole olarak evrilip iki ayrı simpatrik türe dönüşebilir. Çoğu balık grubunda bu tarz bir simpatrik türleşmenin olmadığı aşikârdır. Konakçı böceklerde her iki

eşin de tercihi olan bir bitki üzerinde çiftleştikleri takdirde aynı tip süreç, simpatrik türleşmeye yol açabilir.

TEK EBEVEYNLİ ÜREME VE EVRİM

Darwinci evrimin başarısı, büyük miktarda varyasyonun sürekli var olmasına bağlıdır. Bu fenotipik varyasyonun en büyük kısmı, ebeveyn kromozomlarının rekombinasyonu ile yani ökaryotlar tarafından icat edilen bir süreç olan eşeysel üreme yoluyla oluşturulma eğilimindedir. Buna rağmen, çok sayıda organizma türünde eşeysel üreme yoktur; bu organizmalar tek ebeveynli üreme yolunu izlerler. Peki, çevrelerindeki değişimlere ayak uydurmaları için gereken varyasyonu oluşturmayı nasıl becerirler?

Tek ebeveynli ("eşeysiz") üremenin çoğu biçiminde yavrular, genetik olarak ebeveynle aynı olurlar. Bu tür üremeyle oluşan soya *klon* denir. Bir klon, genetik varyasyonu nasıl edinir? Daha yüksek organizmalarda bu, normalde sadece mutasyon yoluyla yapılabilir. Herhangi yeni bir mutasyon, yeni bir mini klonun doğmasını sağlar. Eğer bu, başarılı bir mutasyonsa, yeni klon gelişecek ve ilave mutasyonlar edinerek ebeveyn klondan kademeli olarak ıraksayacaktır. Sonunda, Bdelloidea'da (tatlı su ve nemli toprakta bulunan bir hayvan sınıfı) olduğu gibi, en başarılı klonlar arasındaki farklar, eşeysel üreyen türler arasındaki farklar kadar büyür. Başarısız klonlar yok olur; bu, eşeysiz yüksek taksonlarda "türler" arasındaki farkların oluşum şeklidir.

Prokaryotlar, eşeysiz ürer. Genetik varyasyonları, mutasyon ve diğer klonlarla tek yönlü gen alışverişi yoluyla edinirler. Fakat cinsellik oluşur oluşmaz, deyim yerindeyse, "icat edilince", ökaryotlar arasında eşeysizlik görece ender hale gelmiştir. Cins düzeyinin üstünde, sadece tek ebeveynden klon üreten üç adet yüksek hayvan taksonu vardır. Katı eşeysizlik, bazı mantar gruplarında yaygın, bitkilerde ise nadirdir.

Tüm prokaryot bireyler, deyim yerindeyse, aynı cinsiyettendir. Onlar arasında eşeysel üreme bilinmez. Oysa eşeysel üreme artık, ökaryot üremesinin neredeyse evrensel şeklidir. Yüksek hayvan ve bitkilerde görülen tek ebeveynli üreme, genellikle bir cinsin tek bir türüyle ya da izole bir cinsle sınırlı, edinilmiş (sekonder) bir durumdur. Tüm hayvan ailelerinin sadece birkaçı döllenmesiz ürer (partogenetiktir). Hayvanlarda tek ebeveynden üremenin tekrar tekrar icat edildiği fakat görece kısa bir süre sonra eşeysiz klonların yok olduğu aşikârdır.

Eşeysiz Üremeye Karşı Eşeyli Üreme

Ökaryotlar arasında eşeysizliğin görece nadir oluşu neyi gösterir? Artık, daha üst organizmalarda da görülen tek ebeveynden üremenin ilkel olmayıp, edinilmiş bir durum olduğunu gösterir. Alakasız gruplarda bağımsız olarak tekrar tekrar evrimleşmiştir fakat kısa sürede yok olur. Eşeyli üremenin seçilim avantajı ne olursa olsun, bir avantajı olduğu, eşeysiz üremenin devamlı başarısızlığı sayesinde açıkça görülür.

Ama ilk bakışta, eşeysiz üreme, eşeyli üremeden daha üretken gözükür. Her ikisinin de her nesilde hayatta kalan iki yavruya inen 100 yavruya sahip iki tip dişisi olan bir popülasyonu ele alalım. A dişileri eşeyli üresinler ve yavrularından 50'si erkek, 50'si dişi olsun. B dişileri eşeysiz üresinler, bunların 100 yavrusu da dişi olur. Basit bir hesaplama, kısa süre içinde popülasyonun eşeysiz B dişilerinden oluşacağını gösterir. Eşeysiz üreyen ve verimli yumurtalar üreten bir dişi (partogenez), erkek üretmek için gamet "harcamaz", dolayısıyla her iki cinsiyetten gamet üreten eşeyli bir bireyin iki katı doğurganlığa sahiptir. O zaman doğal seçilim, partogenezi yani dişilerin bir erkek tarafından döllenmeye ihtiyacı olmayan yumurtalar üretebilme durumunu neden korumaz?

1880'lerden beri evrimciler, eşeyli üremenin seçilim avantajını tartışmışlardır. Şimdiye kadar bu uyuşmazlıktan kesin

bir galip çıkmamıştır. Bu tür uyuşmazlıklarda çoğunlukla olduğu gibi, doğru cevap tek olmayabilir. Diğer bir deyişle, eşeyli üremenin çeşitli avantajları bir araya gelince, eşeysiz üremenin görünen sayısal avantajlarından ağır basmaktadır. Eşeyliliğin, düşük doğurganlığına rağmen eşeysiz üremeden uzun vadede neden daha başarılı olduğunu anlamadan önce, eşeyli üremenin tüm sürecini kavramalıyız.

MAYOZ BÖLÜNME VE REKOMBİNASYON

Eşeyli üreme sürecini ve bu sürecin ne anlama geldiğini tam olarak kavramak için 100 yıldan fazla çalışmak gerekti. Darwin hayatı boyunca başarısızca genetik varyasyonun kaynağını aradı. Bu, gamet oluşumu süreci ve fenotip ile genotip arasındaki fark ile bunların doğal seçilimdeki rolü ve popülasyonel varyasyon hakkında bilgi edinmeyi gerektiriyordu.

August Weismann ile bir grup sitoloji uzmanı cevabı buldu. Eşeyli üremede, iki özel hücre bölünmesinin gamet oluşumundan önce geldiğini gösterdiler (bkz. Çerçeve 5.4). İlk bölünme esnasında kökendeş anne ve baba kromozomları, kendilerini birbirlerine sıkıca tutunurlar, sonra bir ya da birkaç yerden ayrılırlar. Ayrılan kromozomlar, anne ve baba kromozomu parçalarının bir karışımını içerecek şekilde birbirleriyle parça değişimi yaparlar. Bu sürece, *krosover* (çaprazlanma) denir. Her bir yeni kromozom, anne ve baba genlerinin tamamen yeni bir kombinasyonudur. Gametlerin oluşumundan önceki ikinci hücre bölünmesinde, kromozomlar *bölünmezler*, her kökendeş kromozom çiftinin biri, rasgele bir yavru hücreye, diğeri ise diğer bir yavru hücreye gider. Bu "indirgeme bölünmesinin" sonucu olarak, her gametteki "haploid" kromozom sayısı, döllenmiş yumurtanın ürettiği zigotun "diploid" kromozom sayısının yarısına iner. Gamet oluşumundan önce gelen bu iki hücre bölünmesi dizilimine *Mayoz Bölünme* denir.

Çerçeve 5.4. Mayoz Bölünme

Mayoz bölünme, haploid gametlerin oluşumundan önce gelen ardışık iki hücre bölünmesine verilen addır. İlk bölünmede, kökendeş (homolog) kromozomların kardeş kromatitleri birbirlerine kaynaşır. *Krosover* (çaprazlanma) denen bir süreçte üst üste binme noktalarından ayrılabilirler. Ayrılan bir kromatit, kardeş kromatidin ayrık ucuna tutunabilir. Ardından gelen ve indirgeme bölünmesi denen ikinci hücre bölünmesinde, kökendeş kromozomlar rasgele ters kutuplara giderler, böylece tamamen yeni bir kromozom seti oluşur. Dolayısıyla, iki ardışık aşamada, krosover ve kökendeş kromozomların rasgele ters kutuplara hareketi ile ebeveyn genotiplerinin tamamen yeni bir rekombinasyonu oluşur.

Mayoz bölünme esnasında oluşan gametler (sperm hücresi ve yumurta) haploiddir fakat diploidlik, döllenme ile yeniden geri gelir. Bu karmaşık sürecin ayrıntıları için bir biyoloji ders kitabına başvurunuz.

Mayoz bölünme esnasındaki iki süreç, ebeveyn genotiplerinin güçlü bir *rekombinasyonunu* elde ederler: (1) ilk bölünme sırasındaki krosover ve (2) indirgeme bölünmesi sırasında kökendeş (homolog) kromozomların farklı yavru hücrelere (gametlere) doğru rasgele hareketleri. Sonuç, ebeveyn genlerinin hepsi de benzersiz şekilde farklı olan tamamen yeni ebeveyn genleri kombinasyonunun oluşmasıdır. Bunlar, sırasıyla, doğal seçilim süreci için sınırsız materyal sağlayan benzersiz fenotipler üretirler.

Eşeysel üremenin seçilimsel avantajı ne olursa olsun hayvanlarda böyle bir avantajı olduğu, eşeysizliğe geri dönmek için yapılan tüm girişimlerin sürekli başarısızlığıyla açıkça gösterilmiştir. Daha üst bitkilerde zorunlu eşeysizlik bulunmaz fakat agamospermi, yani döllenmesiz tohum üretimi yaygındır (Grant 1981). Yine de, bazı protistlerde, mantarlarda ve damarsız bitkilerde tek ebeveynli üreme, eşeyli üremeden daha sıktır. Prokaryotlarda, tek yönlü gen transferi, genetik varyasyonun sağlandığı yegâne üreme şeklidir.

BU TÜR ÇOK DEĞİŞKEN GENOTİPLERİN ÜRETİMİ, SEÇİLİM TARAFINDAN NEDEN BU KADAR DESTEKLENİR?

Rastlantısal eşeysiz üreme, hayvanlar âleminde (kuşlar ve memeliler haricinde) çok yaygındır. Hemen hemen her durumda, eşeyli üreyen bir cinsin tek bir türüyle ya da eşeysiz üreyen bir cinsle sınırlıdır. Hayvanların sadece üst üç taksonu (cins düzeyinin üstünde kalan taksonlar), yalnızca tek ebeveynden klonlama yoluyla ürerler (*Bdelloidea*, bazı ostrakodlar [eklembacaklılar şubesinin kabuklular sınıfının bir takımı] ve maytlar [akarlar]). Türlerin çifte doğurganlığa "kanarak" eşeyli üremeden vazgeçmeyi deneyimledikleri aşikârdır fakat eşeysiz klonlar er geç yok olurlar.

Evrimciler, eşeyliliğin avantajı üzerine yüz yıldan uzun süredir tahmin yürütmelerine rağmen şimdiye kadar bir fikir birliğine varamamışlardır. Aniden aşırı olumsuz bir durumla karşılaşan bir popülasyon, genetik bakımdan ne kadar çeşitliyse, çevresel koşullarla tek tip klondan ya da birbirleriyle yakın akraba olan bir grup klondan daha iyi baş edebilecek genotipleri içerme şansı elbette o kadar fazla olacaktır.

Eşeyliliği (rekombinasyonu) koruyan seçilim mekanizmasını açıklayacak pek çok çözüm önerilmiştir. Hepsinde ortak olan nokta, eşeyli popülasyonlarda, eşeysizlere oranla, yararlı mutasyonların daha fazla yaşaması, zararlı mutasyonların ise daha hızlı eliminasyonudur. Örneğin, patojenlerle (yeni hastalıklarla), en iyi şekilde, dirençli yeni genotiplerin ortaya çıkışı ile baş edilir. Nükleik asit içeren genotip, doğal seçilime doğrudan maruz kalmaz, döllenmiş yumurtanın gelişimi sırasında proteinlere ve fenotipin diğer bileşenlerine dönüştürülür (bkz. Bölüm 6). Fenotip, çevrenin genotiple etkileşiminin sonucudur.

Eşeyli üreme süreci, mutasyonun ya da diğer süreçlerin yapacağından çok daha fazla doğal seçilime uygun fenotip üretir. Eşeyli türlerin popülasyonlarında görülen varyasyon-

ların başlıca kaynağıdır. Büyük miktarda varyasyon üretimi kapasitesi, eşeyli üremenin esas seçilimsel avantajıdır (bkz. "The Evolution of Sex", *Science* 281 [1988]: 1979-2008). Eşeysel üremeyi evrim bakımından çok önemli hale getiren şey bu rekombinasyon kapasitesidir.

Rekombinasyon

Eşeysel üreyen bir popülasyonun bir üyesi, kendi popülasyonunun başka bir üyesiyle eşleşir ve yavrularında ebeveyn genlerinin tamamen yeni bir rekombinasyonunu oluştururlar. Bir popülasyonda bulunan genleri anlatmak için kullanılan "gen havuzu" ifadesi biraz yanıltıcıdır. Genler bir "havuzda" bağımsız bir şekilde yüzmezler, kromozomların üzerinde doğrusal biçimde dizilirler. Eşeysel üreyen diploid türlerde, her birey, kromozomlarında baba genlerinden ve anne genlerinden birer haploid set taşır. Bu, ilk olarak yirminci yüzyılın başında öne sürülen ve sonra T. H. Morgan tarafından doğrulanan Sutton-Boveri teorisidir. Ebeveynlerin genetik materyalinin bu diploid kombinasyonuna genotip denir. Her birey, iki set ebeveyn geninin benzersiz bir kombinasyonudur ve normalde doğal seçilimin esas hedefi olan fenotip, genotipin (genlerin rekombine yani yeniden birleşmiş setinin) ürünüdür (aşağıda açıklanmaktadır). Etkili bir doğal seçilim için uygun fenotipik varyasyonun ana kaynağı, bir popülasyondaki rekombinasyondur.

Yatay Transfer

Prokaryotlarda eşeysel üreme olmadığından genetik varyasyon rekombinasyonla yenilenemez. Onun yerine, bakterilerde genetik varyasyon, bir bakterinin kendini bir diğerine yapıştırıp genlerinden bazılarını ona transfer ettiği tek yönlü yatay transfer denen bir süreçle yenilenir. Bu süreçle transfer edilen tipteki genlerde az bilgi bulunur. Muhtemelen bu belli tip genlerle sınırlıdır çünkü gram-negatif, gram-pozitif ve

siyanobakteri gibi esas bakteri tipleri bu süreçle birbirleriyle kaynaşmazlar. Hatta arkeabakteri, diğer bakteri aileleriyle gen alışverişi yapar.

Eşeyli üremenin başlamasından sonra yatay transfere ne oldu? 1940'lara kadar bu sürecin eşeyli üreyen organizmalar arasında ortadan kalktığı varsayılıyordu. Fakat sonra Barbara McClintock, transpozonların ya da genlerin kendi bulundukları pozisyonlardan bir kromozomdan diğerine doğru ilerlediklerini hayretle keşfetti. Bu o kadar yeni ve beklenmedik bir keşiftir ki, bu fenomenin yaygın olup olmadığı henüz açıklığa kavuşmamıştır. Ayrıca, kromozomlardan epeyce bağımsız olan nükleik asit oluşumları da (örn. plazmidler yani bakterilerde kendi kendini kopyalayabilen çembersel DNA yapıları) vardır. Bu genetik elemanlar eşeysiz üreyen prokaryotlar arasında özellikle önemlidir. Fenotipi etkiledikleri zaman doğal seçilime maruz kalırlar.

Gen Etkileşimi

Fenotipin, genlerin hareketiyle nasıl oluşturulduğu, fizyolojik veya gelişimsel genetiğin konusudur. Basitlik uğruna, genellikle, her genin diğerlerinin tümünden bağımsız hareket ettiği varsayılıyordu. Bu doğru değildir. Aslında genler arasında sayısız etkileşim vardır. Örneğin, fenotipin çeşitli yönlerini birçok gen eş zamanlı olarak etkileyebilir. Bu tür genlere, *pleyotropik* (çok yönlü etkili) gen denir. Pleyotropi, en bariz şekilde, birçok farklı organda kendini belli eden temel doku faaliyetlerini etkileyen orak hücre anemisi (bkz. Çerçeve 6.3), sistik fibrosis ve benzeri mutasyonlar gibi zararlı genlerle kendini gösterir. Öte yandan, fenotipin belirli bir yönü birkaç farklı gen tarafından etkilenebilir. Bu tür kalıtıma *polijenik* (çok genli) kalıtım denir. Pleyotropi ve polijeni, genotipin kohezyonuna katkı sağlar; genlerin çoklu etkileşimlerine *epistasis* (baskılama) adı verilir.

Genlerin bu etkileşimleri, genotipin en az anlaşılan özellikleridir. Bunlara ileriki bölümlerde, evrimsel durağanlık, evrimsel değişim patlaması ve mozaik evrim gibi fenomenlerle bağlantılı olarak tekrar değinilecektir. "Genotipin kohezyonu" denen olay, bu etkileşimlerin boyutlarından biridir (aşağıya bkz.). Genotipin yapısının incelenmesi, evrimsel biyolojinin gelecekteki görevlerinin en zorlusudur.

Genomun Boyutu

Yeni genlerin oluşumu, paralel evrimsel bir ilerleme olsaydı soyoluş ağacında en yüksekteki organizmaların en büyük genoma sahip olması beklenirdi. Bu, bir noktaya kadar gerçekten doğrudur. Genom boyutu, baz çiftleri cinsinden ölçülür, gerçi pratik nedenlerden ötürü birimler megabazdır (1.000 baz çifti, kısaca Mb). İnsan genomu yaklaşık 3.500 Mb'dır. Bakteride ancak 4 Mb olabilir. Semenderde ve akciğerli balıkta çok büyük değerler bulunmuştur. Bitkilerde de eşit derecede büyük varyasyon görülmüştür.

Neden bu kadar muazzam bir varyasyon, özellikle de çok yakın ilişkili organizmalarda böyle büyük farklar vardır? Cevap, DNA'nın gelişmede aktif olan (kodlayan genler) ve aktif olmayan (kodlamayan DNA) şeklinde iki türü olmasıdır. Mb değerlerindeki büyük farklar neredeyse tamamen, genelde "çöp" denen, kodlamayan genlerin az ya da çok sayıda olmasına bağlıdır (bkz. Çerçeve 5.5). Kodlamayan genler, birçok mekanizma vasıtasıyla, özellikle de retrotranspozonlar tarafından üretilip çoğalırlar. Çöp DNA'yı elimine eden mekanizmalar da vardır, farklı türlerin eliminasyon mekanizmalarının verimi de farklıdır. Genom boyutunu belirleyen faktörler üzerindeki araştırmanın, tam bir sonuca ulaşması için daha hâlâ çok yol kat etmesi gerekir. Aktif genomun boyutu, hem çok daha küçük hem de bu değerlerin düşündürdüğünden çok daha az değişkendir.

Çerçeve 5.5. Kodlamayan DNA

Kromozomlardaki DNA'nın büyük kısmının, RNA'lar ve proteinleri kodlamak gibi bariz bir işlev görmediği izlenimi oluşmuştur. Muhtemelen yanlış bir şekilde "çöp" olarak anılan bu tür DNA'ların, bazen insanlarda toplam DNA'nın yüzde 97'si olduğu tahmin edilmektedir. Genomumuzun bu bölümü, intronları, mikrosatelit DNA gibi tekrarlanan dizilimleri ve Alu dizilimleri gibi çeşitli "serpiştirilmiş elemanlar" içerir. Darwinciler arasında, böyle bariz şekilde gereksiz bir DNA'nın, henüz keşfedilmemiş bir fonksiyonu yoksa doğal seçilim tarafından çoktan yok edilmiş olacağına dair yaygın bir inanış vardır. Aslında intronların, genin aktivasyonundan (DNA mesajının proteinlere çevrilmesi) önce eksonları ayrı tutmak gibi bilinen bir fonksiyonu vardır. Çeviri süreci esnasında, genin proteinlere çevirisi öncesinde intronlar temizlenir. İntronlar ayrıca birçok düzenleyici eleman (transkripsiyon düzenleyici genler için bağlanma yerleri olarak görev yapan DNA motifleri) içerirler. İntronların, hem etkinleştirme-öncesinde hem de etkinleştirme-sonrasında işlev gören elemanlar aracılığıyla alternatif birleşmeler yaparak ökaryotik genetik karmaşıklığı artırdığı düşünülür.

YENİ GENLERİN KÖKENİ

Bir bakteride yaklaşık 1.000 gen vardır. Bir insanda tahminen 30.000 işlevsel gen bulunur. Bütün bu yeni genler nereden gelmiştir? İkilenmeyle. İkilenen gen, genomda kardeş genin yanına yerleşir. Bu tür bir yeni gene *paralog gen* denir. İlk önce kardeş geniyle aynı işleve sahiptir. Bununla birlikte, genellikle kendi mutasyonları ile evrilir ve zaman içinde kardeş geninkinden farklı işlevler kazanır. Orijinal gen de evrilecektir. Doğrudan onun soyundan gelen bu tür genlere *ortolog gen* denir. Kökendeşlik (homoloji) araştırmalarında sadece ortolog genler karşılaştırılabilir.

Genoma sadece tekil genlerin ikilenmesi ile değil, bazen gen gruplarının, bütün kromozomun veya tüm kromozom

setlerinin ikilenmesi ile de ilaveler gelebilir. Örneğin, bazı memeli takımlarında özel bir mekanizma, kinetokorları (her kromozomun içindeki özel proteinleri) katarak kromozom setlerinin ikilenmesine neden olabilir, bu da bu takımlarda kromozom sayılarının çok değişken olmasına yol açar. Yatay transfer, genoma ek yapmanın bir diğer yoludur.

Gen Tipleri

Moleküler biyoloji, birçok gen tipi olduğunu keşfetmiştir. Bazıları organik materyalin üretimini (enzimler kanalıyla) doğrudan denetler, diğerleri ise genleri oluşturan materyalin faaliyetlerini denetler. *Drosophila* (meyve sineği) genomunun 12.000 geninden 8.000'inde fenotipte bir mutasyonun etkisi olmadığı görülmüştür. Bu genlerdeki değişimlere nötr evrim denir (bu konu aşağıda açıklanmaktadır).

Protein kodlamayan genler, uzun zamandır "çöp" olarak düşünülmüştür. Bunlar, diğer genlerin düzenlenmesinde önemli fakat henüz anlaşılamamış bir rol üstlenmiş olabilirler. Kodlamayan DNA'nın rolünün açıklanması, genotipin yapısıyla ilgili yanıtsız kalmış soruların bazılarını cevaplayabilir. İntronlar, psödogenler ve çok tekrarlayan DNA dahil, çeşitli tipte kodlamayan genetik materyal mevcuttur (Li 1997). En azından bazı kodlamayan DNA'ların kesinlikle bir işlevi vardır. Özellikle anlaşılması güç olan, kodlamayan DNA'nın miktarının çok olmasıdır. Bazı tahminlere göre, insan DNA'sının yüzde 95'i "çöp"tür. Bir Darwincinin, eğer gerçekten tamamen yararsızlarsa doğal seçilimin bunlardan kurtulamamış olmasına inanması zordur. Sonuçta DNA'nın üretimi pahalı bir şeydir.

Homeobox Genler, Düzenleyici Genler

Yaşayan tüm hayvanlar, temel dizaynları bakımından birkaç gruba ayrılır: radyal simetrililer, iki yanlı simetrililer, seg-

mentliler (bölütlüler) ve bu temel örüntülerin alt bölümleri. Ünlü Alman morfoloğu, bu temel dizayna *Bauplan* adını vermişti. Bu terim İngilizceye (tam doğru olmamakla birlikte) "body plan" (vücut planı) olarak çevrilmişti. Almancada, *Bauplan* sözcüğü içindeki *plan* hecesi, "harita" veya "ayrıntılı plan" anlamındadır, birinin planladığı bir şeyi anlatmaz. Metafizik bir kavram değildir.

Birkaç sene öncesine kadar, bir gen takımının zigotun gelişimi esnasında embriyonun ön ya da arka ucuna, karın ya da sırt tarafına neler geleceğini ve segmentli bir organizmada hangi segmentte ne gibi uzantılar olacağını belirlediği tam bir bilmeceydi. Ama gelişimsel genetik artık birçok açıklama getirmiştir. Alt-katman üreten "yapısal" genlere ek olarak, ön ya da arka, karın ya da sırt ve benzeri durumları homeobox (kısaca hox) genleri veya göz gibi özel organların yapısını (*pax* genleri) belirleyebilecek proteinleri üreten düzenleyici genler mevcuttur. Süngerlerde sadece tek bir hox geni, eklembacaklılarda 8, memelilerde ise 38 genli 4 hox kümesi bulunur. Farelerle sinekler, İlkin Ağızlılar ile İkincil Ağızlıların ortak atasında zaten olması gereken 6 hox genini paylaşırlar (bkz. Çerçeve 5.6).

Her şey, temel düzenleyici sistemlerin çok eski olduğunu ve sonradan ek işlevler edinildikçe bunları da sistemin parçası haline getirdiğini gösterir (Erwin ve meslektaşları 1997). Bu tür uzmanlaşmış gelişimsel genler, diğer genlerin hareketlerinden son derece bağımsızdırlar ve gelişmekte olan embriyonun farklı parçalarıyla yapılarının bağımsız olarak gelişmesine izin verirler. Örneğin, bir yarasanın kanatlarının gelişimi, diğer gelişimsel yolları olumsuz olarak minimum seviyede etkileyecek şekilde gerçekleşebilir. Bu, mozaik evrimin neden bu kadar yaygın bir fenomen olduğunu açıklar.

Çerçeve 5.6. Hox Genleri

Gelişim ve evrim biyologları, karmaşıklığın evrimi ve morfolojik gariplikleri, organizmaların bireyoluşu sırasında hox genlerinin dışavurum örüntülerinin analizi kanalıyla daha iyi anlamayı amaçlamaktadırlar. Bu genlerin, vücut planlarında bölgesel kimlikleri belirlemede önemli rol oynadığından kuşkulanılmaktadır. Hox genleri, genom kümeleri halinde düzenlenmiştir, transkripsiyon faktörlerinin bir sınıfını kodlarlar (diğer genlerin dışavurumunu denetleyen genler) ve en önemlisi, dışavurumları mekânsal ve geçici olarak eş doğrusal biçimdedir. Hox geni kümelerindeki ön genler, gelişimin erken aşamalarında ve daha önce de embriyoda görünür. Arka genler, gelişimde sonradan vücudun uzak uçlarında devreye girer.

Evrim sırasında vücut planlarının artan karmaşıklığının hox geni komplekslerinin artan karmaşıklığıyla tesadüfen ilintili olabileceği öne sürülmüştür. Omurgasızlarda sadece bir tek hox geni kümesi bulunur, bütün kordalıların ortak atası da muhtemelen 13 hox geninden oluşan tek bir sete sahipti. Kordalıların, *Amphioux* (batrak) gibi daha basit ve segmentli başı kordalılardan 4 hox kompleksi olan fareler ve insanlar gibi daha karmaşık organizmalara evrimi sırasında tek atasal küme, muhtemelen iki kere ikilenerek 4 kümede 52 hox geninden tam bir set oluşturmuştur. Birden ikiye ve sonra dört kümeye çıkan bu ikilemeler (A-D), ya ardışık ikilemeler yerine bireysel kromozom ikilemeleri şeklinde (çünkü kümelerin her biri farklı kromozomların üstündedir) ya da genomların tamamının ikilenmesi şeklinde gerçekleşmiştir. Sonradan evrim sırasında bu kümelerdeki hox genleri, belirli evrimsel soy çizgilerinde kaybolmuşlardır, yine de fareler ve insanlarda dört hox kümesine dağılmış 39 hox geni bulunur. Bu kümelerin hiçbiri, baştaki 23 genli seti korumamıştır ve her biri benzersiz gen kombinasyonları içerir.

Hox genlerinin dışavurum örüntüleri ve gen içeriklerindeki farkların, en azından hayvan şubelerini farklılaştıran farklı vücut planlarının sorumlusu olduğu varsayılır. Birçok hox geninin işlevi, evrim esnasında çoğunlukla, çelişkili biçimde korunmuştur. Örneğin batrağın hox genlerinin faredeki homolog genlerin işlevini kurtardığını, fareden deneysel olarak alınan genlerle yapılan deneyler göstermiştir. Önemli derecede korunan hox geni kümelerinin genomik yapısının ve fazlasıyla korunan işlevlerinin ışığında, ya da bunlara rağmen, yeni vücut planlarının nasıl belirlendiği ve evrimleştiği açık bir soru olarak kalır.

VARYASYONUN İÇYÜZÜ

Darwin'in zamanında popülasyonlardaki varyasyonun içyüzü henüz anlaşılamamıştı. Bunun anlaşılması ancak, on dokuzuncu yüzyıl sonunda ve yirminci yüzyılda sağlanan gelişmelerin ardından mümkün oldu. Bir doğabilimci, taksonomi uzmanı ve doğal popülasyonlar konusunda öğrenci olan Darwin'in bildiği, doğal popülasyonlardaki varyasyonların neredeyse tükenmez olduğuydu. Varyasyon, tüm organizmalarda, en azından eşeyli üreyen bitki ve hayvan türlerinde doğal seçilim için bol malzeme sağlamaktadır. Bir organizmanın görünen özellikleri, yani fenotipi, gelişimi esnasında çevreyle etkileşimde bulunan genleri ve genotipi tarafından verilen komutlarla belirlenir.

Moleküler Devrimin Etkisi

Kalıtımın temel prensipleri, 1900-1930 arasında çözülmüş olmasına rağmen, kalıtımın gerçek içyüzü ancak moleküler devrim sayesinde anlaşılmıştır. Bu durum, 1944'te (Avery ve meslektaşları), genetik materyalin proteinlerden değil, nükleik asitten oluştuğu anlaşıldığında başlamıştır. 1953'te Watson ve Crick, DNA'nın yapısını keşfetmiş, bundan sonra önemli keşifler birbirini izlemiş, 1961'de Nirenberg'in genetik şifreyi keşfetmesiyle zirveye ulaşmıştı (Kay 2000). Sonunda, organizmanın gelişim sürecinde genetik bilgilerin çevirisindeki her adım, prensipte anlaşılmıştı. Darwin'in varyasyon ve seçilim üzerine temel kavramları, beklenmedik şekilde, hiç etkilenmemişti. Genetik bilginin taşıyıcılarının proteinler değil, nükleik asitler olması bile evrim teorisinde bir değişiklik olmasını gerektirmemişti. Aksine, genetik varyasyonun esasının anlaşılması, genetikçilerin edinilmiş karakterlerin kalıtımının imkânsız olduğuna dair bulgularını doğruladığı için, Darwinizmi güçlendirmişti.

Moleküler biyolojinin, evrimsel biyolojiye en büyük katkısı, gelişimsel genetik alanının yaratılması olmuştu. Evrim

sentezine uzun süre direnen gelişimsel biyoloji, artık Darwinci düşünceyi benimsemiş ve genotipin işlevsel rolünü incelemiştir. Bu, düzenleyici genlerin (hox, pax vs.) keşfine neden olmuş, böylece gelişimin evrimsel yönü hakkındaki kavrayışımızı ve bilgilerimizi çok artırmıştır.

Evrimsel Gelişimsel Biyoloji

Moleküler genetiğin en önemli keşiflerinden biri de, bazı genlerin çok eski olduğuydu. Bu, *Drosophila* ile memeliler gibi ancak çok uzaktan ilişkili olan organizmalarda aynı genin bulunması demektir. İkinci bir keşif ise, çoğunlukla düzenleyici olarak anılan belli genlerin ön, arka veya karın, sırt gibi temel gelişimsel süreçlerin belirlenmesinde etkin olduğuydu. Bu bulgular sadece, önceden tamamen anlaşılmaz olan gelişim süreçlerine ışık tutmakla kalmamış, soyoluştaki belli başlı olayların (dallanma noktaları) nedenselliğine de açıklık getirmişti.

Bilim insanları daima, nerede bulunursa bulunsun, aynı genin hep aynı fenotipik etkiyi yarattığını varsaymışlardı. Oysa artık, gelişimsel genetik, bunun ille de böyle olması gerekmediğini göstermiştir. Aynı genin, halkalı solucanlarla (halkalı deniz solucanları) eklem bacaklılarda (kabuklu hayvanlar) daha farklı dışavurumları olabilir. Seçilim, önceden başka işlevleri varmış gibi görünen genleri, gelişim süreçlerinde başka işlevlerde görevlendirebilir.

Morfolojik-filogenetik (soyoluş bilimsel) araştırma, fotoreseptör organların (gözlerin), hayvan çeşitlenmesi sırasında en az 40 kere birbirlerinden bağımsız olarak geliştiğini ortaya koymuştur. Bir gelişimsel genetikçi, gözleri olan her hayvanın aynı düzenleyici gene, gözün yapısını düzenleyen Pax 6 genine sahip olduğunu göstermiştir. Dolayısıyla başta, bütün gözlerin tek bir atasal gözden Pax 6 geniyle türediği ve bunların, gözleri olan atanın soyundan geldiği sonucuna varılmıştı. Oysa bu senaryo tamamen ihtimal dışı hale gelmiş ve Pax 6

geninin geniş dağılımı farklı bir açıklama gerektirmişti. Artık, Pax 6 geninin, gözlerin ortaya çıkmasından önce, gözü olmayan organizmalarda başka bir işlevi olduğuna, göz düzenleyici rolüne sonradan atandığına inanılmaktadır.

SONUÇLAR

Bu bölümde, Darwin'in, Eflâtun'un tipleri yerine biyo-popülasyonları, evrimsel kuramının esası haline getirerek evrimin açıklamasına tamamen yeni bir çözüm getirdiği gösterilmiştir. Seçilimle (eliminasyon) birlikte bir popülasyonun tükenmez genetik varyasyonlarının evrimsel değişimin anahtarı olduğunu farz etmişti. Bunun nasıl gerçekleştiğini anlamak için kalıtımı anlamak şarttır, dolayısıyla bu bölümün büyük bir kısmı, varyasyonun genetik temelinin izahına ayrılmıştır. Genetik materyal sabittir ve edinilmiş karakterlerin kalıtımına izin vermez. Çevreyle etkileşimde olan genotip, gelişim sırasında fenotipi oluşturur. Mutasyonlar, gen havuzunun çeşitliliğini yeniler. Bununla birlikte, seçilime materyal sağlayan fenotipin varyasyonları, kromozomları yeniden yapılandırıp, sınıflandırma süreci olan mayoz bölünme esnasında rekombinasyonla oluşurlar.

BÖLÜM 6

DOĞAL SEÇİLİM

Evrimciler, 1930'lara kadar, evrimin özcülüğe dayalı açıklamalarının hiçbirinin geçerli olmadığını tam olarak kabul etmemişlerdi (Bölüm 2, 3 ve 4'te anlatıldığı gibi). İlginç bir şekilde, doğru açıklama, 1858/1859'a kadar yayımlanmamış olmakla birlikte, Darwin tarafından 100 yıl önce, 1838'de zaten bulunmuştu. Bu, doğal seçilim kavramıydı. Darwin-Wallace teorisinin getirdiği çarpıcı yenilik, özcülük yerine popülasyon düşüncesine dayalı olmasıydı. Ne yazık ki, o dönemin hâkim düşünce tarzı, özcülüktü, dolayısıyla doğal seçilimin evrensel olarak benimsenmesi, birkaç nesil gerektirmişti. Buna rağmen popülasyon düşüncesinin, benimsendiği anda ikna eden bir mantığı vardı.

Darwin ve Wallace'ın öne sürdüğü *doğal seçilim*, yeni ve cesur bir teoriydi. Beş gözleme (olguya) ve üç çıkarıma dayanıyordu (bkz. Çerçeve 6.1). Doğal seçilimi incelerken popülasyonlardan söz edildiğinde normal olarak düşünülen, eşeysel üreyen popülasyonlardır fakat doğal seçilim, eşeysiz organizmaların klonlarında da gerçekleşir.

Darwin ve Wallace tarafından öne sürülen doğal seçilim teorisi, evrimin çağdaş yorumunun temel taşı haline gelmiştir. Daha önce hiçbir düşünür tarafından öne sürülmemiş, ancak Darwin'in iki çağdaşı (William Charles Wells ve P. Matthews) tarafından tesadüfen anılmış olan doğal seçilim,

Çerçeve 6.1. Darwin'in Doğal Seçilim İçin Açıklayıcı Modeli

Olgu 1. Her popülasyon, engellenmediği takdirde, boyutunun üstel olarak artmasını sağlayacak kadar doğurganlığa sahiptir. (Kaynak: Paley ve Malthus)

Olgu 2. Yıllık, geçici dalgalanmalar haricinde popülasyonların boyutları zaman içinde istikrarlıdır (gözlemlenen kararlı-durum istikrarı). (Kaynak: evrensel gözlem.)

Olgu 3. Her tür için uygun kaynaklar sınırlıdır. (Kaynak: Malthus tarafından pekiştirilen gözlem.)

Çıkarım 1. Bir türün üyeleri arasında yoğun rekabet bulunur. (Kaynak: Malthus.)

Olgu 4. Bir popülasyonun hiçbir bireyi bir diğeriyle aynı değildir (popülasyon düşüncesi). (Kaynak: hayvan yetiştiricileri ve taksonomi uzmanları.)

Çıkarım 2. Bir popülasyonun bireyleri birbirlerinden hayatta kalma olasılığı açısından farklıdırlar (yani, doğal seçilim). (Kaynak: Darwin.)

Olgu 5. Bir popülasyonun bireyleri arasındaki birçok fark, en azından bir kısmı, kalıtsaldır. (Kaynak: hayvan yetiştiricileri.)

Çıkarım 3. Nesiller boyu süren doğal seçilimin sonucu evrimdir. (Kaynak: Darwin.)

gerçekten devrim niteliğinde bir kavramdı. Günümüzde bile birçok kişi, bu prensibin nasıl işlediğini anlamakta güçlük çekmektedir. Fakat popülasyon düşüncesi benimsendiğinde bu işleyişin ne kadar basit olduğu görülür. Buna rağmen, bu kavram, evrime yön veren yegâne faktör olarak, uzun süredir yerleşik gelenekler ve ideolojilerden gelen güçlü bir dirençle karşılaşması yüzünden 1859'dan 1930'lara kadar bir azınlık görüşü olarak kalmıştır.

Doğal seçilimin anlaşılma güçlüğünü daha iyi değerlendirmek için sürece daha yakından bakılması gerekir. Darwinci sorular sormalıyız. Örneğin, zaman içinde belli bir popülasyona ne olur? Bir popülasyon nesilden nesle nasıl değişir? Bu değişimlerin sorumlusu nedir ve bunlar, bir türün popülasyonlarını nasıl etkilerler?

POPÜLASYON

Bir tür ortaya çıktığı yerde, yerel bir popülasyonla temsil edilir. Bireylerinin eşit olmayan hayatta kalma ve üreme başarıları nedeniyle şansın ve doğal seçilimin eseri olarak her popülasyonda süregelen genetik bir dönüşüm mevcuttur. Habitat sürekli ise komşu popülasyonlar birbirlerine karışırlar. Bununla birlikte uygun habitatlar, çoğunlukla, popülasyonların "parçalı" dağılmasını doğuracak şekilde süreksizdir. Coğrafi engellerin (dağlar, su, uygunsuz bitki örtüsü) yayılımı önlediği yerlerde, popülasyonların sürekliliğinde daha büyük kopukluklar bile olur. Bir türün alanının sınırları boyunca popülasyonlar çoğunlukla oldukça izoledir.

Popülasyonların içyüzünü anlamak, evrimin anlaşılması için çok büyük önem taşır çünkü evrimin tamamı, özellikle de doğal seçilim, biyo-popülasyonlarda gerçekleşir. Dolayısıyla popülasyonların tüm yönleri evrimcileri ilgilendirir. Yerel bir popülasyona bazen *deme* denir. Bu, belirli bir bölgedeki melezlenen bireyler topluluğu olarak tarif edilebilir.

Görmüş olduğumuz gibi, doğal seçilim kavramı, doğal âlemin gözlemlenmesine dayalıdır. Her tür, nesilden nesle, hayatta kalabilecek olan sayıdan çok daha fazla yavrular. Bir popülasyonun bütün bireyleri birbirlerinden genetik olarak farklıdır. Bu yavrular, çevrenin zorluklarıyla karşı karşıya kalır ve neredeyse hepsi ölür ya da üreyemezler. Sadece birazı, her ebeveyn çifti için ortalama iki yavru, yaşamını sürdürür ve ürer. Buna rağmen, hayatta kalan bu bireyler, popülasyonun rasgele örnekleri değildir; hayatta kalmalarını, yaşamayı kolaylaştıran belirli niteliklere sahip olmaları sağlar.

DOĞAL SEÇİLİM, GERÇEKTE BİR ELİMİNASYON SÜRECİDİR

Bu kayırılan bireylerin yaşamak için seçilmiş olması, "Seçimi kim yapıyor?" sorusuna bir cevap gerektirir. Yapay seçilim

durumunda, gelecek nesil için damızlık olarak üstün bireyleri seçen aslında hayvan ya da bitki yetiştiricisidir. Fakat açıkçası, doğal seçilimde böyle bir etken bulunmaz. Darwin'in doğal seçilim dediği aslında bir eliminasyon sürecidir. Gelecek neslin ataları, kendi ebeveynlerinin yavruları arasından şans, ya da özellikle geçerli çevre koşullarına iyi uyarlanmalarını sağlayan karakteristiklere sahip olmaları nedeniyle hayatta kalmış olanlardır. Bütün kardeşleri, doğal seçilim tarafından elenmişlerdir.

Herbert Spencer, doğal seçilimin, "en uygun olanın hayatta kalması" durumundan başka bir şey olmadığını söylerken son derece haklıydı. Doğal seçilim, bir eliminasyon sürecidir ve Darwin, Spencer'ın benzetmesini sonraki eserinde kullanmıştı. Ama muhalifleri, "en uygunu" hayatta kalanlar olarak tarif etmekle bunun bir laf kalabalığı, yuvarlak bir ifade olduğunu iddia etmişlerdi, fakat bu yanıltıcı bir iddiaydı. Aslında hayatta kalma, bir organizmanın özelliği değil, yaşamayı kolaylaştırıcı belli niteliklerin varlığının göstergesidir. Uygun olmak, hayatta kalma ihtimalini artıran belli özelliklere sahip olmak demektir. Bu yorumlama, doğal seçilimin "rasgele olmayan hayatta kalma" tarifine de aynı derecede uygundur. Tüm bireylerin yaşama ihtimali eşit değildir çünkü yaşamayı daha muhtemel hale getiren özelliklere sahip bireyler, popülasyonun sınırlı sayıdaki rasgele olmayan bir bileşenidir.

Seçilim ve eliminasyon, evrimsel sonuçlarında farklılık gösterirler mi? Evrim literatüründe bu soru hiç sorulmamıştır. Bir seçilim sürecinin somut bir hedefi vardır, "en iyi" ya da "en uygun" fenotipin belirlenmesi. Belirli bir nesilde sadece görece az sayıda birey kalifiye olacak ve seçilim sürecini yaşayacaktır. Bu küçük numune, ebeveyn popülasyonun tüm değişikliklerinin ancak küçük bir kısmını koruyabilecektir. Böyle bir hayatta kalma seçilimi son derece kısıtlı olacaktır.

Aksine, sadece daha az uygun olanların eliminasyonu, nispeten daha fazla sayıda bireyin yaşamasına izin verebilir çünkü seçilim değerinde bariz kusurları yoktur. Böyle genişletilmiş bir numune, örneğin eşeysel seçilim için gereken materyali sağlayacaktır. Bu, hayatta kalmanın mevsimden mevsime neden bu kadar düzensiz olduğunu da açıklar. Bir popülasyonda daha az uygun olan bireylerin oranı, her yılın çevre koşullarının zorluğuna bağlıdır.

Uygun olmayanların rasgele olmayan eliminasyonu sürecinden başarıyla geçen popülasyon örneklerinin sayısı ne kadar fazlaysa, hayatta kalanların başarısının şans faktörüne ya da üreme başarısı seçilimine bağlı olma ihtimali o kadar çok olacaktır.

Evrimciler seçilim baskısı benzetmesini, seçilimin zorluğunu göstermek için sıklıkla kullanırlar. Renkli bir ifade olsa da, fen bilimlerinden ödünç alınmış olan bu terim yanlış anlaşılabilir çünkü doğal seçilimde, fen bilimlerindeki anlamıyla örtüşen bir kuvvet ya da baskı yoktur.

SEÇİLİM İKİ AŞAMALI BİR SÜREÇTİR

Doğal seçilime karşı çıkanların hemen hemen hepsi, bunun iki aşamalı bir süreç olduğunu idrak edemediler. Bunu kavrayamayan bazı muhalifler, seçilime bir şans ve tesadüf süreci derken diğerleri buna belirleyici dediler. Gerçek, doğal seçilimin her ikisi de olduğudur. Seçilim sürecinin iki aşaması ayrı ayrı değerlendirildiğinde, bu bariz şekilde görünür.

Yeni bir zigotun oluşumuna yol açan (mayoz bölünme, gamet oluşumu ve döllenme dahil) tüm süreçleri içeren ilk aşamada yeni varyasyon oluşur. Bu aşamada, belli bir gen lokusundaki değişikliklerin niteliği sınırlanmadıkça şansın rolü büyüktür (bkz. Çerçeve 6.2).

Çerçeve 6.2. Doğal Seçilimin İki Aşaması

Birinci Aşama: Varyasyonun Oluşturulması
Başlangıcından (döllenme) ölümüne kadar zigotun mutasyonu; ilk bölünme esnasındaki krosover yoluyla rekombinasyon ve ikinci bölünme (indirgeme) esnasındaki homolog kromozomların rasgele hareketi ile olan mayoz bölünme; herhangi bir rasgele eş seçimi ve döllenme.
İkinci Aşama: Yaşama ve Üremenin Rasgele Olmayan Yönleri
Belli fenotiplerin yaşam döngüleri boyunca üstün başarıları (hayatta kalma seçilimi); belli fenotiplerin rasgele olmayan eş seçimi ve üreme başarılarını artıran tüm diğer faktörler (eşeysel seçilim). İkinci aşamada, çok fazla rasgele eliminasyon, eş zamanlı olarak meydana gelir.

Seçilimin ikinci aşamasında, yeni bireyin "iyilik" durumu, larva (veya embriyo) safhasından başlayarak yetişkinliğe ve üreme dönemine kadar sürekli test edilir. Çevrenin zorluklarının ve kendi popülasyonlarının diğer üyeleriyle olduğu kadar diğer türlerin popülasyonlarının üyeleriyle olan rekabetin üstesinden gelebilecek bireylerin üreme çağına kadar yaşama ve başarıyla üreme şansları olur. Birçok deney ve gözlem, belirli özelliklere sahip bireylerin eliminasyon süreci sırasında diğerlerine göre bariz üstünlükleri olduğunu ortaya çıkarmıştır. Bunlar, "yaşamaya en uygun" olanlardır. Bir çift ebeveynin çok sayıda yavrusundan ortalama olarak iki tanesi, yaşayacak ve gelecek neslin atası olacaktır. Bu ikinci aşama, belirleme ve şansın bir karışımıdır. Mevcut koşullara en iyi uyarlanmışlığı sağlayan niteliklere sahip bireylerin, yaşaması en muhtemel bireyler olduğu aşikârdır. Buna rağmen eliminasyonda birçok şans faktörü de mevcuttur, dolayısıyla bu aşamada bile salt belirleme faktörü söz konusu değildir. Sel, kasırga, volkanik patlama, yıldırım, kar fırtınası gibi doğal afetler, çok uygun bireyleri de öldürebilir. Ayrıca, küçük popülasyonlarda örnekleme hatası yüzünden üstün genler de kaybedilebilir.

Doğal seçilimin ilk ve ikinci aşamaları arasındaki esas fark artık bariz olmalıdır. Genetik varyasyonun oluşturulmasının ilk aşamasında her şey şans meselesidir. "En uygun olanın hayatta kalması" durumunun genetik özellikler tarafından belirlendiği ayrımlı hayatta kalış ve üreme safhası olan ikinci aşamada ise şansın rolü çok daha küçüktür. Doğal seçilimin tamamen rastlantısal bir süreç olduğunu iddia etmek, büyük bir yanlış anlamanın varlığına işaret eder.

SEÇİLİM BİR ŞANS MESELESİ MİDİR?

Doğal seçilim, beklenmedik bir şekilde, eski bir felsefi soruna çözüm getirmişti. Eski Yunan düşünürlerinin zamanından beri, dünyadaki olayların rastlantı mı zorunluluk mu olduğuna dair bir tartışma bütün şiddetiyle sürmekteydi. Darwin, evrimle birlikte bu çekişmeye son verdi. Kısacası, doğal seçilimin iki aşamalı yapısından ötürü evrim, hem rastlantının hem de zorunluluğun sonucudur. Gerçekten de evrimde, özellikle genetik varyasyonun oluşumunda çok fazla rastlantı ("şans") faktörü mevcuttur, oysa doğal seçilimin ikinci aşaması, ister seçilim ister eliminasyon olsun, şans içermeyen bir süreçtir. Mesela göz, Darwin karşıtlarının çoğunlukla iddia ettiği gibi şansın eseri değil, görme açısından en etkili yapıya sahip bireylerin nesiller boyu kayırılan hayatta kalışlarının sonucudur. (Geniş bir inceleme için Bölüm 10'a bakınız.)

Doğal seçilim hakkında bir diğer hatalı ve yaygın görüş de çürütülmelidir: Seçilim, teleolojik, yani amaca yönelik değildir. Bir eliminasyon süreci nasıl amaca yönelik olabilir ki? Seçilimin uzun vadeli amacı yoktur. Her nesilde yeniden tekrarlanan bir süreçtir. Evrimsel soyların yok olma sıklığı gibi, yönlerinin sık değişimi de, seçilimin teleolojik bir süreç olduğuna dair yanlış iddia ile uyuşmaz. Ayrıca, amaç güdümlü evrimsel süreçleri oluşturacak, bilinen bir genetik mekanizma da yoktur. Ortogenez ve diğer amaca yönelik

süreçlerin varlığına dair iddialar tamamen çürütülmüştür (bkz. Bölüm 4).

Diğer bir deyişle evrim, belirleyici değildir. Evrim süreci, birçok etkileşimden oluşur. Tek bir popülasyonun içindeki farklı genotipler, çevrenin aynı değişimine farklı tepkiler verebilirler. Bu değişimlerin, özellikle de yeni bir yırtıcının ya da rakibin bölgesine varıldığında meydana gelecek değişimlerin tahmin edilmesi mümkün değildir. Kitlesel yokoluşlar esnasında hayatta kalma durumunda rastlantının büyük bir etkisi olabilir.

DOĞAL SEÇİLİM İSPATLANABİLİR Mİ?

Doğal seçilimin bir popülasyon süreci olduğu iyice anlaşıldıktan sonra doğruluğuna hemen ikna olunacağı aşikârdır. Charles Darwin'e olan şey, aslında budur. Buna rağmen 1859'da *Türlerin Kökeni*'ni yayımladığında seçilimin varlığı konusunda elinde tek bir düzgün kanıt dahi yoktu. O zamandan beri durum tamamen değişti. 1859'dan beri neredeyse 1,5 asır boyunca büyük miktarda somut kanıt elde edildi (Endler 1986).

Seçilim baskısına genotipin tepkisi, bazen kimi mimikri (taklitçilik) durumlarında olduğu gibi, olağanüstü biçimde kesin, diğer durumlarda ise kesinlikten çok uzaktır. Cain ve Shepard'ın kanıtladığı gibi, *Cepaea memoralis* (şeritli salyangoz) şeritli bir kabuğa sahip olmakla belli yaşam alanlarında şeritsizlere göre avantajlıdır fakat beş şeritli kabuğu olanların üç şeritli kabuğu olanlara göre seçilimsel üstünlükleri olduğunu kanıtlamak da zor olacaktır.

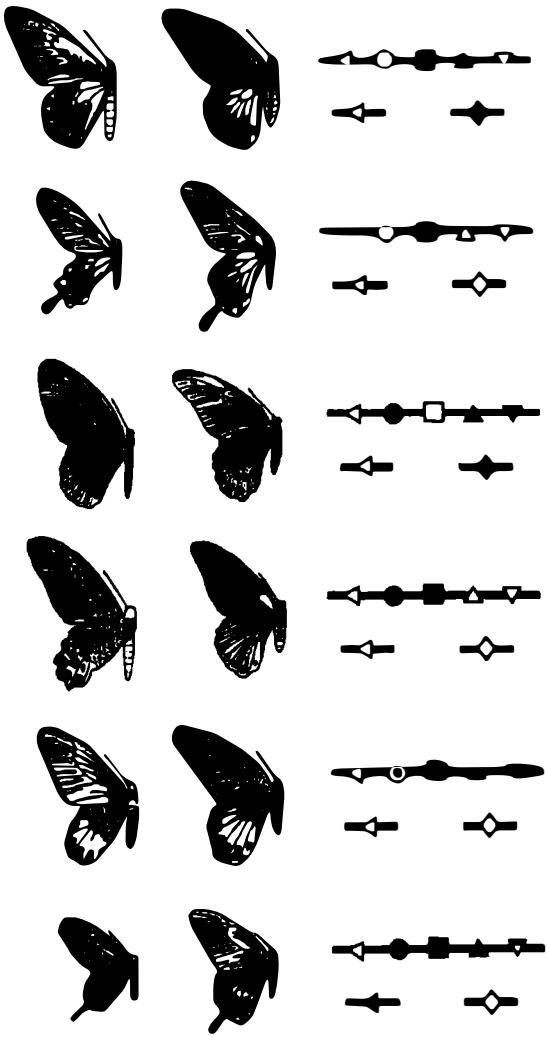
Seçilimin ilk kanıtı, mimikrinin keşfiydi. Tropik bölgelerin kâşifi Henry Walter Bates (1862), Amazonlarda, bazı yenilebilen kelebek türlerinin, simpatrik (aynı yurtlu), zehirli ya da en azından yenmeyen türlerle aynı örüntü ve renklere sahip olduğunu ve zehirli modellerin coğrafi olarak de-

ğişkenlik gösterdikleri yerlerde, taklitçi yenebilen türlerin aynı coğrafi varyasyonlara sahip olduğunu gözlemlemişti (Şekil 6.1). Bu *Bates mimikrisi* olarak bilinir. Bundan birkaç yıl sonra Fritz Muller (1864), zehirli türlerin birbirlerini taklit ettiğini, böcekle beslenen kuşlar, kaçınmaları gereken sadece bir türü hatırlamak zorunda oldukları için üç, dört hatta bir düzine türün korunduğunu keşfetmişti. Birbirini taklit eden zehirli türlerin av olmaları büyük oranda azalmıştı çünkü genç kuşların, Muller taklitçileri grubunun tümü için tek bir örüntü öğrenmeleri gerekiyordu (*Muller mimikrisi*).

Haşerelerin böcek ilacına karşı dirençleri gibi, patojenlerin ilaca karşı dirençleri de sonunda herkesi seçilimin önemini kabul etmeye zorladı. Son yıllarda, tıp ve halk sağlığı sektörlerinde çalışanlar, seçilimin sayısız örneğini keşfettiler. Afrika'daki orak hücre geniyle malarya (sıtma) direnci arasındaki ilişki, bunlara iyi bir örnektir (Şekil 6.2 ve Çerçeve 6.3). Pervanelerle diğer organizmaların, insan tarafından kirletilmiş habitatlara vücut renklerini değiştirerek uyarlanmaları, yani endüstriyel melanizm (renk koyuluğu), seçilimin deneysel olarak test edildiği bir fenomendir.

VAROLUŞ MÜCADELESİ

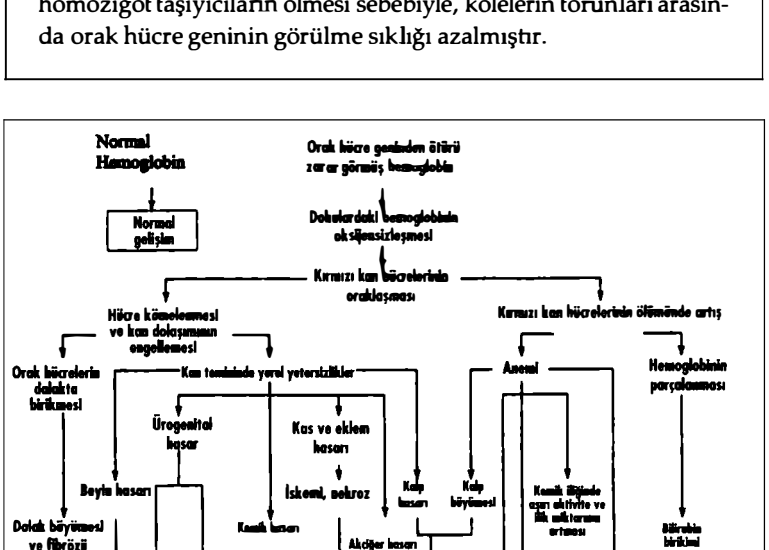
Darwin, *Türlerin Kökeni*'nin üçüncü bölümüne "varoluş mücadelesi" başlığını koymuştu. Hayvan, bitki ya da başka bir organizma türüne ait olan her birey, hayatının her dakikasında hayatta kalmak için mücadele eder. Eğer potansiyel bir avsa, yırtıcılarla mücadele eder; yırtıcı bir hayvansa, av için diğer yırtıcılarla savaşır. Bir birey, hayatta kalmak için yaşam koşullarının tüm gerekliliklerini başarıyla yerine getirmek zorundadır. Darwin'in dediği gibi: "Çölün kenarındaki bir bitkinin yaşamı için kuraklığa karşı savaştığı söylenir oysa tam anlamıyla, neme bağlı olduğu söylenmelidir" (1859,



Şekil 6.1. Bates mimikrisi kapsamına giren *Papilio memnon*'un (solda) coğrafi soyları, model aldıkları türlerin geçirdiği değişikliklere (sağda) paralel olarak değişir. *Kaynak: Biology of Butterflies*, R. I. Vane ve E. B. Ford, s. 266, © 1984, Academic Press, London izniyle tekrar basılmıştır.

Çerçeve 6.3. Orak Hücre Geni ve İnsan Hemoglobini

İnsan orak hücre geni, tek bir aminoasidin değişmesiyle ortaya çıksa bile, bir mutasyonun ne denli büyük etkiler doğurabileceğini gösterir. Orak hücre geni sıtma bölgelerinin çoğunda, özellikle de Afrika'da yaygındır, çünkü heterozigot taşıyıcıyı sıtmadan korur. Orak hücre mutasyonunda beta globin zincirindeki amino asidin (glutamik asidin) yerine valin geçer. Bu mutasyondan ileri gelen kan hastalığı önünde sonunda heterozigot taşıyıcının ölümüne yol açar, ama taşıyıcı sıtmadan korunmuş olur. Taşıyıcı ABD gibi sıtma görülmeyen bir bölgeye gittiğinde bu avantaj ortadan kalkar. Heterozigot olmanın telafi edici avantaj sağlamamasından ötürü homozigot taşıyıcıların ölmesi sebebiyle, kölelerin torunları arasında orak hücre geninin görülme sıklığı azalmıştır.



Şekil 6.2. Orak hücre mutasyonunun çok yönlü etkileri. *Kaynak:* Strickberger, Monroe M. (1985). *Genetics* 3. ed. Prentice Hall: Upper Saddle River, NJ.

s. 62). Kuraklığa direnci, popülasyonun diğer üyelerinden üstün olan bitki, en iyi şekilde yaşamını sürdürebilir. Rekabet genellikle aynı popülasyonun üyeleri arasında daha şiddetlidir; bu rekabet, sadece besin için değildir, barınak ve başarılı üremenin bölge ve eşler gibi tüm gereksinimlerini de içerir. Ve Darwin şöyle devam eder: "Bireyler yaşama ihtimali olanlardan fazlasını ürettiklerinden, her durumda varoluş için bir mücadele olmak zorundadır" (1859, s. 63).

Fakat bu tür mücadele sadece aynı popülasyonun üyeleri arasında değil, çoğunlukla farklı türlerin üyelerine karşı da verilir. Örneğin, Amerika'nın batısındaki tohum-toplayan karıncalar, tohumlar için kemirgenlerle rekabet ederler. Kızıl sincaplar, çam tohumları için kızıl ispinozlarla rekabet ederler. Otlaklarla tuzlalardan geçen sığırcık sürülerinin sarı göğüslü çayır kuşlarıyla rekabetini gördüm. Gelgit kuşağında kıskaçlılar, midyeler, kahverengi su yosunları ve diğer deniz canlıları arasında alan mücadelesi var. Bazı durumlarda, benzer gereksinimleri olan iki tür birlikte var olmayı başarabilir. Ama türlerden biri deneysel olarak yerinden alındığında diğer türün nüfusu çok artabilir. Diğer tür çiftlerinden birçoğu birlikte var olamazlar çünkü gereksinimleri fazla benzeşmektedir ve türlerden biri biraz daha üstündür. Bu durum, *rakibi dışlama prensibi* olarak anılır. Bazen görünürde oldukça benzer iki türün bir arada başarıyla var olmaları çok şaşırtıcıdır. Galapagos Adaları'nda Darwin'in ispinozunun aynı adada birlikte var olan ortalama gaga boyutu ve varyasyon aralığı farklı olan türleri vardır. Eğer bir tür, bir adaya diğer türlerin rekabeti olmadan tek başına yerleşirse gagasının varyasyon aralığı, çok daha fazla olabilir. Bu aralık, türün diğer yerlerde rekabet içinde olanlarının varyasyon aralığının bir kısmını da kapsar.

Bir tür, alanını yabancı bir türün başarıyla kolonileştirmesi sonucunda yok olursa, rekabetin önemi çoğunlukla grafik olarak gösterilir. Darwin, Yeni Zelanda'nın yerli bitki ve hayvan türlerinin, oraya getirilen Avrupalı türler başarıyla yerle-

şip, yerlilere karşı üstünlük sağladığı zaman yok olduklarına dikkat çekmiştir.

Varoluş mücadelesinin rekabet ve diğer yönleri, muazzam bir seçilim baskısı ortaya koyar. Türler arasındaki etkileşimleri anlamak, çoğunlukla tarım için büyük değer taşımıştır. Turunçgil bahçelerinde bulunan çeşitli zararlılar (yaprak biti ve kabuklu bit), uğur böcekleri veya diğer avcı böceklerle başarılı bir şekilde kontrol altına alınmıştır. Getirilen Opuntia (Frenk İnciri) kaktüsleri, Queensland'in koyun ve sığır otlaklarını, söndürmesi güç bir yangın gibi sardığında, bir Arjantin pervanesi olan *Cactoblastis*, kaktüsleri çarçabuk yok etmiş ve on binlerce kilometrekarelik otlakları yeniden verimli haline döndürmüştü. Bu durumlar ve ekolojik literatürde daha fazlası bulunan bu tür örnekler, kararlı-hal durumunda uyum içinde birlikte yaşayan türlerin, doğal seçilimle sürekli ayarlandığını gösterir.

SEÇİLİMİN HEDEFLERİ

Kim ya da ne seçilmektedir? Kulağa basit gelen bu soru, uzun zamandır süregelen bir uyuşmazlığın kaynağıdır. O zamandan beri neredeyse bütün doğabilimciler gibi Darwin için de bunun cevabı, yaşamını sürdüren ve üreyen bireysel organizmaydı. Bireyin bütününün genetiği, matematiksel olarak ele alınamazdı, çoğu matematiksel popülasyon genetikçisi, geni gerçek "seçilim birimi" olarak kabul etmişlerdi. Diğer yazarlar, seçilime birey grupları ya da türün tamamı gibi varsayımsal başka hedefler önermişlerdi.

Bazı hayvan davranışı öğrencileri ile bazı ekoloji uzmanları, seçilimin türleri "geliştirmek" üzere hareket ettiğini düşünmekteydiler. 1970'e kadar bazı genetikçiler, sadece genlerin değil, popülasyonların da seçilim birimleri olduklarını düşünüyorlardı. 1980'e kadar seçilimin ana hedefinin birey olduğu konusunda mantıklı bir fikir birliğine varılamamıştı.

Bu sorunun iki ayrı yönü göz önüne alınarak bu problemin yarattığı kafa karışıklığının birçoğundan kaçınmak mümkündür: "Neyin seçilimi" ve "Ne için seçilim". Bu kavramı, orak hücre geni ile örnekleyelim. Neyin seçilimi sorusunun cevabı, orak hücre genini taşıyan ya da taşımayan bireydir. Bir malarya bölgesinde ne için sorusunun cevabı, heterozigot taşıyıcıları koruması nedeniyle orak hücre genidir. İki soru arasında ayrım yapıldığında bir genin, asla seçilimin hedefi olamayacağı gayet açıktır. Bireyin bir bütün olarak (genotipe dayalı olan) fenotipi, seçilimin esas hedefiyken, gen sadece genotipin bir parçasıdır (Mayr 1997). Bu, genin evrim içindeki önemini azaltmaz çünkü belli bir fenotipin yüksek seçilim değerinin nedeni, belki de o bir tek gendir.

Genin, seçilimin hedefi olduğunu öne süren indirgemeci tez de başka bir sebep dolayısıyla geçerlidir. Her bir genin, fenotipin özelliklerine katkıda bulunurken diğer tüm genlerden bağımsız hareket ettiği varsayımına dayalıdır. Bu doğru olsaydı, fenotipin oluşumu için genlerin toplam katkısı her bir genin hareketinin toplamı olarak açıklanırdı. Bu varsayım, "aditif (toplanır) gen hareketi" olarak anılır. Aslında bazı genler, hatta belki de çoğu genin böyle doğrudan ve bağımsız hareket ettiği görülür. Eğer hemofiliyak genli bir erkekseniz kanamaya meyilli olursunuz ve kanama kolay durdurulamaz. Bununla birlikte, diğer birçok gen birbiriyle etkileşimdedir. B geni, A geninin etkilerini artırabilir ya da azaltabilir. Ya da B geni mevcut değilse A geni de bulunmaz. Genler arasındaki bu etkileşime *epistatik etkileşim* (genlerin fenotipik yansımayı değiştirecek şekilde etkileşimi) denir.

Epistatik gen etkileşimlerinin, aditif gen hareketleri kadar kolay belirlenemeyeceği aşikârdır dolayısıyla genetikçiler bunu araştırmaktan genelde kaçınmışlardır. Bu tür bir etkileşim, *indirgenmiş penetrasyon* olarak tanımlanmıştır. Böyle bir durumda, bir birey belirli bir gene sahip olabilir ancak bunun etkisini göstermezken, popülasyonun biraz farklı ge-

notipe sahip bir başka üyesinin fenotipi bu etkiyi tam olarak yansıtır. Örneğin, şizofreninin kalıtımında yaygın olarak benimsenmiş bir modelinde, bu hastalıkta payı olan esas genin penetransı (dışavurum olasılığı) sadece yüzde 25'tir, yani bu genin taşıyıcılarının sadece yüzde 25'inde ortaya çıkar. Etkileşimde bulunan gen kombinasyonlarının bazıları, o kadar ince ayarlanmıştır ki optimal dengeden en ufak bir sapmaya karşı seçilim olur. Pleyotropi (çok yönlü etkililik) ve polijeni (çok genlilik, birçok gene bağlı özellik), bu tür gen etkileşimlerinin iyi bilinen örnekleridir (bkz. Bölüm 5).

Genlerin bu etkileşiminin önemi, *hox* ve *pax* genleri gibi düzenleyici genlerin keşfine kadar tam olarak anlaşılamamıştı. Bu genlerle çok güçlü etkileşimleri gözlemleyebiliriz fakat genler arası küçük etkileşimler çok yaygındır. Tüm bu etkileşimlerin ne kattığı sorusu tartışmalıdır. Fakat genotipin "iç dengesi" ya da "kohezyonu" diye de adlandırılan durumun varlığına dair çok miktarda dolaylı kanıt mevcuttur. Bunun evrimde koruyucu eleman olduğu ve birçok evrimsel soyda durağanlığın sebebi olduğu varsayılmıştır. Ayrıca, kurucu popülasyonların bu kadar güçlü ve hızlı bir şekilde değişebilmelerinin de sebebi olduğu farz edilmiştir. Kurucu popülasyonların değişiklik miktarları çok indirgenmiştir ve oldukça dengesiz gen takımları olabilir. Bu tür gen havuzları yeni seçilim baskılarına ebeveyn türlerinkinden daha farklı tepki verebilir ve çok ıraksamış fenotipler oluşturabilirler.

Bir genin seçilim değerine yaptığı katkının ne kadar değişken olabileceğini açıkça anlamak, çeşitli evrimsel anlaşmazlıkların açıklığa kavuşması için önemlidir. Çoğu genin standart bir seçilim değeri yoktur. Bir gen, belli bir genotipe yerleştirildiğinde faydalı olabilirken, farklı genlerden oluşan bir genotipe yerleştirildiğinde zararlı olabilir. Dolayısıyla genlerin etkileşimi, bireyin seçilim değeri için hatırı sayılır bir önem taşır. Nötr evrim (aşağıda açıklanmaktadır) seçilimin hedefinin gen olmadığı düşünüldüğünde anlamsız bir kavramdır.

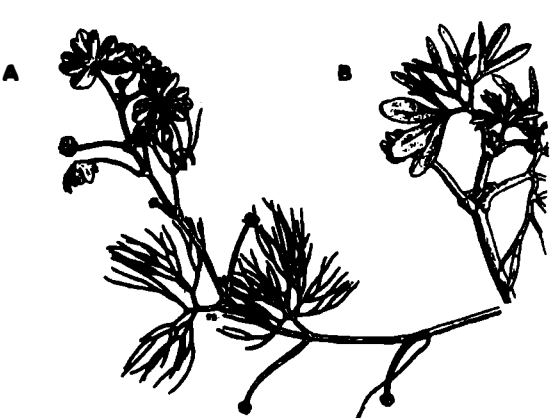
Bir genin, tek doz halinde mi (heterozigot), çift doz halinde mi (homozigot) oluşuna göre bireyin seçilim değeri üzerinde çok farklı etkileri olabilir. Tek doz orak hücre geni, bir malarya bölgesindeki heterozigot taşıyıcısının seçilim değerini çok artırırken çift dozlarda bu, er geç ölümcül olur. Bu özellikle grafik olarak, bir genin ille sabit bir seçilim değeri olması gerekmediğini, bu değerin genotip içinde bağlantılı olduğu diğer genlere de bağlı olabileceğini gösterir.

FENOTİP

Seçilimin hedefi bireydir dediğimizde ne kastediyoruz? Doğal seçilimin karşılaştığı ve onun bir bireyi kayırması ya da karşı olmasına neden olan şey nedir? Bu fenotiptir, genleri ya da genotipi değildir çünkü seçilim bunları göremez. Fenotip kelimesi, bir bireyin diğer bireylerden farklılık gösterebilen morfolojik, fizyolojik, biyokimyasal ve davranışsal özelliklerinin bütününü ifade eder. Fenotipin oluşumu, döllenmiş yumurtadan zigotun gelişimiyle başlar, genotipin çevreyle etkileşimi nedeniyle yetişkinliğe kadar sürer. Aynı genotip, farklı çevrelerde çok farklı fenotipler oluşturabilir. Kısmen suda yaşayan bir bitki, karada yaşarken sudakilerden tamamen farklı yapraklar geliştirebilir (Şekil 6.3).

Fenotip, organizmanın sadece yapısı ve fizyolojisini değil, davranış genlerinin tüm ürünlerini de içerir. Buna, bir kuşun yaptığı yuva, örümceğin ağı ve göçmen kuşların göç yolu da dahildir. Dawkins, organizmanın karakteristiklerinin bu yönüne genişletilmiş fenotip adını vermiştir (*Extended Phenotype*, 1982). Seçilimin hedefi, hem organizmanın yapısal özellikleri hem de (genellikle ondan daha çok) budur.

Belli bir genotipin oluşturabileceği fenotipik varyasyon aralığına *reaksiyon normu* (tepki standardı) adı verilir. Dolayısıyla fenotip, genotiple çevre arasındaki etkileşimin sonucudur. Bazı türlerin reaksiyon normu çok geniştir; fenotiplerini



Şekil 6.3. Kısmen suda yaşayan *Ranunculuc aquatis* bitkisinin yaprak biçimindeki fenotipik değişim. Suyun içindeki dallardaki filament benzeri yapraklarla (a) su üstündeki dallarda bulunan normal yapılı yaprakları (b) karşılaştırınız. *Kaynak:* Herbert Mason, *Flora of the Marshes of California.* ©1957 Regents of the University of California, © 1985 Herbert Mason.

çevrenin geniş ölçüdeki değişikliklerine uyarlayabilirler ve fenotipik esneklikleri yüksektir. Seçilimin hedefi, genotip değil, fenotip olduğu için gen havuzunda büyük ölçüde genetik varyasyonun varlığına izin verir. Bu tür varyasyon, oluşturulan fenotipler kabul edilebilir bir seçilim değerine sahip olduğu müddetçe seçilimle uyumludur.

Fenotip, genotipin ürünü olduğu için hem evrimsel kararlılığa hem de evrilebilirliğe sahiptir. İşaret verici yollar ve genetik düzenleyici devreler gibi hücre düzeyindeki çekirdek süreci, metazoalarda, diğerleri ökaryotlarda (örn. sitoskelet [hücre iskeleti]), metabolizma ve kopyalama gibi geri kalanlar ise tüm yaşam formlarında korunur. Dizilim koruması o kadar güçlüdür ki, mayanın kodlayan dizilimlerinin yarıdan fazlası fareler ve insanlarda görülür. Örneğin, mayanın ve insanların aktinleri (yapısal bir protein) yüzde 91 oranında aynıdır.

Yine de bu hücre süreçleri ileriki evrimleri engelleyecek kadar biçimlendirilmemelidir. Aslında fenotipin evrilebilirliği için devam eden bir seçilim vardır. Yeni uyarlanmalı bölgelerin işgalini ve yeni çevresel zorluklarla baş edebilmeyi ancak bu esneklik sağlayabilir. Korunmuş kısımların sınırlamalarının üstesinden gelmeye ve optimal düzeyde evrilebilirliğin korunmasına imkân veren genotipin özelliklerinin incelenmesi, güncel evrimsel biyolojinin keşif sahalarından biridir.

SEÇİLİMİN DİĞER POTANSİYEL HEDEFLERİ

Evrimcilerin, seçilimin hedefi olarak öne sürdükleri yegâne varlık, birey değildir. Gen için bu iddiayı çürüttük, şimdi gameti, grupları, türleri, daha üst taksonları ve kladları inceleyeceğiz.

Gamet Seçilimi

Bütün gametler, mayoz bölünmenin tamamlanması ile döllenme ya da ölüm arasında seçilime tabidirler. Eliminasyon son derece şiddetlidir çünkü gametlerin sadece küçük bir kesimi başarılı olur. Maalesef, eliminasyon faktörleri hakkında bilgimiz çok azdır. Deneyler, bazı deniz omurgasızlarında, yumurta duvarı proteinlerinin bazı sperm hücrelerinin girişini engellerken diğerlerini içeri kabul etme kapasitesine sahip olduğunu ortaya çıkarmıştır. Burada uygulanan seçilim değeri kriterlerinin ne olduğu hâlâ bilinmemektedir. Gamet seçilimine neden olan özellikler, gamet uyuşmazlığı denen yalıtım mekanizmalarıdır.

Bitkilerde gamet etkileşimleri, özellikle polen tüpleri ile stigma (dişicik başı) veya boyuncuk arasındaki uyum reaksiyonları çok daha yoğun olarak incelenmiştir. Birçok taksonda, özel mekanizmalar, kendi kendine döllenmeyi engeller. Kendi soyu dışından üreyen türlerdeki uyumsuzluklar ve

bunların nasıl kontrol edildiği hakkındaki bilgiler daha azdır. 1760'larda botanikçi J. G. Kolreuter, dişicik başına türdeş ve yabancı polenler aynı anda konduğunda, tohumu dölleyenin daima türdeş polen olduğunu göstermiştir. Eğer yabancı polen tek başına konmuş olsaydı, bazı tür çiftlerinde tohumu başarıyla döllerdi.

Grup Seçilimi

Bir birey grubunun seçilimin hedefi olup olamayacağı hararetle tartışılıyordu. Eğer "yumuşak" ve "sert" grup seçilimi arasında ayrım yapılırsa durum açıklığa kavuşur. Yumuşak grup seçilimi, ilgisiz grupların seçilimini; sert grup seçilimi ise birbirine bağlı grupların seçilimini, ifade eder. Yumuşak grup seçiliminde grubun seçilim değeri grup üyelerinin seçilim değerlerinin aritmetik ortalamasıdır. Bu ortalama değerin, grubu oluşturan bireylerin seçilim değeri üzerinde herhangi bir etkisi yoktur. Böyle bir grubun evrimsel başarısı ya da başarısızlığı ("grup seçilimi") grubu oluşturan bireylerin uygunluğunun kendiliğinden ortaya çıkan sonucudur. Bu bireylerin bir grup içinde birleşmiş olmaları olgusu, onların seçilim değerlerine bir katkı sağlamaz. Bu tür yumuşak grup seçiliminin, evrime bağımsız bir katkısı yoktur. Bu tür bir grup seçilimi ilgisiz gruplarda bulunur. Yumuşak grup seçilimi, gerçekte grup seçilimi olarak adlandırılmamalıdır çünkü gerçekte o grup seçilmemiştir. Bir popülasyon bütün olarak, bu tür bir "grup seçilimine" tabidir.

Bununla birlikte, belirli türlerde gerçekten de seçilimin hedefi olabilecek bir tür özel grup, sosyal bir grup oluşabilir. Üyeleri arasındaki sosyal işbirliği nedeniyle böyle bir grubun seçilim değeri, üyelerinin bireysel seçilim değerlerinin aritmetik ortalamasından daha yüksektir. Buna, sert grup seçilimi denebilir. Bu tür grupların üyeleri, düşmanlar konusunda birbirlerini uyararak, yeni keşfedilen besin kaynaklarını paylaşarak ve düşmanlara karşı savunmada birleşerek işbir-

liği yaparlar. Bu ortak davranış, bu tür bir grubun yaşamını sürdürebilme eğilimini arttırır. İnsan türü, en azından avcı-toplayıcılık evresinde, sosyal işbirliğinden yararlanmış, bu da belli grupların yaşama şansının artmasına neden olmuştur. Sonuç olarak, ortak davranışa yönelik herhangi bir genetik katkı, doğal seçilim tarafından desteklenir. Bu sosyal işbirliğinin, insan ahlakının gelişmesinde önem taşıyan bir faktör olduğuna inanılır (bkz. Bölüm 11). Sert grup seçilimi, bireysel doğal seçilimin yerini almaz, onun üstüne eklenir.

Akraba Seçilimi

Akraba seçilimi denen bir seçilim biçimi, özellikle özgeciliğin (fedakârlığı) evrimiyle bağlantılı olarak, birçok evrimci tarafından kabul görmüştür. Akraba seçilimi, bir bireyin aynı genotipin bir parçasını paylaştığı yakın akrabalarının hayatta kalmalarını destekleyen karakteristiklerin seçilimi olarak tanımlanır (toplam seçilim değeri özgeciliği olarak bilinir). Ebeveyn bakımı ve sosyal böcekler hariç akraba seçilimi muhtemelen evrimde, özellikle komşu gruplar arasında kayda değer birey değiş tokuşunun olduğu durumlarda, sanıldığı kadar önemli bir faktör değildir. Bir sosyal grubun üyelerinin, grubun (yavrular dışındaki) diğer ilgili üyelerine gösterdiği özgecilik, ebeveynlerin (özellikle annelerin) kendi yavrularına gösterdikleri fedakârlığın yarına yaklaşamaz. İki tür ilişkiyi tek bir akraba seçilimi terimi kapsamında birleştirmek, bizi yanlış yönlendirebilir. Buna rağmen, sosyal bir grubun üyeleri çoğunlukla birbirleriyle yakından alakalı oldukları için, çoğu sert grup seçilimi aynı zamanda akraba seçilimidir (bkz. Bölüm 11).

Tür Seçilimi

Evrim tarihi, türlerin sürekli yokoluşları ve yeni türlerin ortaya çıkışlarıyla doludur. Bu dönüşüm çoğunlukla, yeni bir türün mevcut bir türden üstün oluşundan ileri gelir.

Pliyosen'de Panama Kıstağı oluştuğunda Güney ve Kuzey Amerika'daki türlerde olduğu gibi, farklı biyotaların türleri rekabete girdiklerinde istilâcılarla yerliler arasındaki bu çekişme, kayda değer bir yokoluşla sonuçlanabilir. Bu fenomene tür seçilimi adı verilir. Daha önce belirtildiği gibi Darwin, Avrupalı türler geldikten sonra Yeni Zelanda'daki yerli bitki ve hayvan türlerinin sık sık yok olduklarına dikkat çekmiştir. Bazı yazarlar, bunu birey seçilimine bir alternatif olarak görmekle hata etmişlerdir. Gerçekte, tür seçilimi, birey seçiliminin üstüne eklenmiştir. Her iki türün de bireyleri, aynı nişe girdikten sonra birlikte var olmuşlar, soy tükenmesi ise, istilâcı türün bireyleri, yerli türünkilerden ortalama olarak daha üstün oldukları zaman meydana gelmiştir. Bu, açıkça, birey seçilimidir. Bu seçilim, "tür seçilimi" yerine "tür dönüşümü" olarak adlandırılırsa, yanlış anlamalardan kaçınmak mümkün olur (bkz. Bölüm 10). Birim olarak bir tür, asla seçilimin hedefi olamaz; sadece türün bireyleri seçilimin hedefi olabilir.

Daha üst bir taksonomik grup, yani taksonların soyoluş ağaçlarının bir dalını oluşturan holofiletik (atadan başlayarak tüm torunlarını da içeren grup) bir grup olan klad bile, bu konuya "sözde klad seçilimi" adı altında dahil edilmiştir. Kretase sonunda Alvarez yokoluş olayı nedeniyle dinozor kladının soyu tükenmiş fakat kuşlarla memeliler yok olmamıştır. Her kitlesel yokoluş esnasında belirli üst taksonlar diğerlerinden daha iyi olmuşlardır. Yine, seçilimin gerçek hedefleri bireylerdir fakat bazı kladların bireyleri, yokoluş olayı vasıtasıyla hayatta kalmayı destekleyen özellikleri paylaşırken kaybeden kladın bireylerinde bu özellikler bulunmaz. Kitlesel yokoluşlarda dikkat çekici olan, bir üst taksonun tamamının neredeyse aniden, ya da en azından görece çok kısa bir sürede yok olabilmesidir. Bazen meydana gelen klad yokoluşları, kitlesel yokoluşun sonucu değildir. Trilobitlerin yokoluşu buna bir örnek olabilir.

Daha Üst Taksonlar Arasındaki Rekabet

Kitlesel soy tükenmeleri, daha üst taksonlar arasındaki rekabete dikkat çekmişti. Memeliler, Kretase sonundaki kitlesel yokoluştan önce yaklaşık 100 milyon yıl boyunca var olmuşlardı fakat küçük, önemsiz ve büyük olasılıkla gececi türlerdi. Neden bunun ardından gelen erken Tersiyer'de böyle bir yayılma patlaması yaşama şansı yakalamışlardı? Bu sorunun en geniş ölçüde kabul gören cevabı, önceden egemen olan dinozorların yok olmasıyla boşalan tüm ekolojik nişlere girebilmiş olmalarıdır. Bu iki hayvan sınıfının daima çekiştiği fakat dinozorların üstün rakipler oldukları aşikârdır. Memelilerin, dinozorların yokoluşlarına sebep olmadıkları fakat dinozorlar biyolojik olmayan bir sebeple yok olduklarında onların yerlerine geçtikleri barizdir.

Memelilerin bu gelişme durumu, önceden boş olan nişlerdeki türleşme patlaması olgusunu da açıklar. Diğer örnekler, eski göllerdeki balık, yumuşakça ve kabuklu türlerine ait sürüler ile okyanus takımadalarına yerleşen kolonicilerin hızla yayılmasıdır. Hawai Adaları'nda 700'den fazla meyve sineği türü ile 200'den çok cırcır böceği türü mevcuttur. Hawai Adaları'ndaki elbise kuşugiller (*Drepanididae*, Hawai'ye özgü ötücü kuş ailesi) ve Galapagos Adaları'ndaki Geospiza (Galapagos'a özgü ötücü kuş cinsi) ispinozu, bu tür yayılmanın iyi bilinen diğer örnekleridir.

Tüm bu vakalarda, yayılmayı mümkün kılan, rekabetin ortadan kalkması ya da hiç olmamasıdır. Önceden mevcut olan taksonun, üstün bir rakibin gelmesi yüzünden rekabetçi bir kovulma ile yok edilmesi, yerinden edilme olarak adlandırılabilir. Böyle bir silsilede rasgele bağlantıyı kanıtlamak zordur. Örneğin, çok-yumrululular, geç Kretase ve Paleosen'de Kuzey Amerika'da gelişmekte olan plasentasız bir memeli grubuydu. Fakat Eosen'de ilk kemirgenler ortaya çıkıp (muhtemelen Asya'dan gelmişlerdir), son derece başarılı, kalabalık ve yaygın hale gelince çok-yumrululular

azalmış ve sonunda yok olmuşlardır. Trilobitlerin, çift kabuklu yumuşakçalar çok başarılı olduklarında yok olmaları da bir diğer olası durumdur, fakat trilobitlerin ölüm nedeni olarak çevresel bir felaket de öne sürülmüştür. Paleontoloji tarihi boyunca, görünüşte benzer ekolojik gereksinimleri olan yeni bir tür ortaya çıktığında önceden başarılı olan bir türün ani düşüş göstermesi ve nihayetinde yok olması ile sonuçlanan sayısız benzer durum mevcuttur. Bu durumların herhangi birinde, soy tükenmesine yeni bir türün gelişinin neden olduğu elbette kanıtlanamaz ama bu senaryo, bilinen gerçeklere herhangi diğer bir açıklamadan daha çok uymaktadır.

EVRİM NEDEN ÇOĞUNLUKLA BU KADAR YAVAŞTIR?

On dokuzuncu yüzyıl başlarında Mısır'daki firavun mezarları açıldığında sadece insan mumyaları değil, kedi ve ibis (eski Mısırlıların kutsal saydığı bir balıkçıl türü, Mısır turnası) gibi kutsal hayvanların da mumyaları bulunmuştu. Zoologlar, 4.000 yıllık oldukları tahmin edilen bu hayvan mumyalarının anatomilerini, bu türlerin yaşayan temsilcilerininkileriyle karşılaştırdıklarında göze görünür bir fark bulamamışlardı. Bu bulgu, hayvan yetiştiricilerinin evcil hayvanlarda çok daha kısa bir sürede oluşturdukları değişimlerin hızıyla çarpıcı bir çelişki içindeydi. Bu sebeple, bu mumyalarda herhangi göze görünür bir değişikliğin bulunmaması, Lamarck'ın evrim teorisine karşı-tez olarak kullanılmıştı. Oysa artık, birkaç özel durum hariç, evrilen türlerde göze görünür değişiklikler olması için milyonlarca olmasa bile en azından binlerce yıl geçmesi gerektiğini biliyoruz. Dolayısıyla, Mısır mumyalarındaki değişmeme durumu, evrime karşı bir kanıt olamaz.

Her nesilde etkili bir seçilim gerçekleşmesine rağmen evrimin normalde neden bu kadar yavaş olduğunu sor-

mak yerinde olur. Başlıca neden, önceki seçilimlere maruz kalan yüzlerce ya da binlerce nesilden dolayı, doğal bir popülasyonun, en iyi genotipe yakın olmasıdır. Bu tür bir popülasyonun maruz kalmış olduğu seçilime, *sabitleyici veya dengeleyici seçilim* denir. Bu seçilim, bir popülasyonun ideal fenotipten sapma gösteren tüm bireylerini eler. Böyle bir ayırım, her nesildeki değişiklik sayısını önemli ölçüde azaltır. Ve çevre koşullarında büyük bir değişiklik olmadığı takdirde ideal fenotip, en çok hemen öncesindeki nesillerinkine benzer. Bu genotipin geçirmesi mümkün olan ve bu standart fenotipin gelişmesine yol açacak tüm mutasyonlar, önceki nesillerde zaten kapsanmıştır. Diğer mutasyonlar, bozulmaya neden olma eğilimindedir ve dengeleyici seçilim tarafından eleneceklerdir. Ayrıca, kararlı halin korunmasını destekleyen (heterozigot üstünlüğü dâhil) *genetik homeostazi* (canlının vücudunda oluşan her değişikliğe karşı var olan dengenin korunması) gibi bazı özel genetik mekanizmalar da mevcuttur.

KURUCU POPÜLASYONLAR

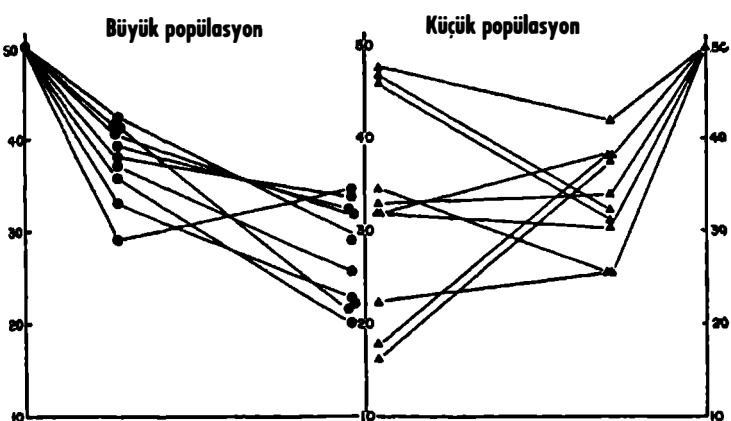
Genotip, oluşturucu genlerin epistatik etkileşimi sayesinde özenle dengelenmiş bir sistemdir. Dolayısıyla, yeni bir genin diğer bir genin yerini alması için olan seçilim, diğer gen lokuslarında bir uyarlama gerektirebilir. Popülasyon ne kadar genişse, yeni genlerin birleşmesi ve yayılımı o kadar yavaş olacaktır. Tam tersine, döllenmiş tek bir dişinin yavrusu ya da birkaç kurucunun oluşturduğu küçük bir *kurucu popülasyonun* yeni bir uyarlanmış fenotipe geçişi daha çabuk olabilir çünkü geniş bir gen havuzunun birleştirici kuvvetleri tarafından sınırlandırılmaz.

Türleşmenin tamamlandığı düzeye kadar olan evrimsel değişimlerin, çevresel popülasyonlarda, geniş alana yayılmış türlerden daha hızlı ilerlediğine dair epey gözlemsel

kanıt mevcuttur (Mayr ve Diamond 2001). Bunun açıklaması hâlâ tartışmalıdır. Dobzhansky ile Pavlovsky (1957), aslen aynı olan bir grup küçük popülasyonun, yine birbirinin aynı olan geniş popülasyonlara göre birbirlerinden daha hızlı ıraksadıklarını uzun zaman önce göstermişlerdir (Şekil 6.4). Kurucu popülasyonlar üzerindeki diğer laboratuvar araştırmaları, bu tür popülasyonlarda önemli bir değişiklik bulamamıştır. Bununla birlikte çoğu araştırma, çeşitli kardeş türlerinden de görüldüğü gibi özellikle kararlı bir fenotipe sahip bir tür olan *Drosophila melanogaster* ile yapılmıştı. *D. Melanogaster*'in bu değişmezliği, farklı kurucu popülasyonların, kendi soyutlanmalarına farklı tepkiler verebildikleri ihtimalini ortaya koyar. Bilindiği üzere, geniş popülasyonların daha fazla evrimsel ataletleri, daha fazla pleyotropi (tek bir genin birden fazla fenotipik özelliği etkilemesi durumu) ve polijeniye (çok genlilik) sahip olmalarına dayandırılmaktaydı. Bununla birlikte diğer bir neden de muhtemelen farklı düzenleyici genlerin dağılımıdır. Muhafazakâr gen akışı, izole popülasyonlara ulaşıp, onların artan ıraksamalarına müdahale etmez. Gelişimsel genetikte yapılacak yeni keşiflerin, geneldeki ve özel olarak türleşmedeki farklı evrimsel değişim hızlarının nedenlerini daha iyi anlamamıza katkı sağlayacağına inanmak için bütün nedenler mevcuttur.

DAVRANIŞIN EVRİMSEL ROLÜ NEDİR?

Lamarck'a göre, davranış, evrimsel değişimin önemli bir nedeniydi. Organizmalarda herhangi bir tür faaliyetin neden olduğu değişimler, edinilmiş karakterlerin kalıtımı yoluyla ileriki nesillere aktarılacaktı. Örneğin, zürafalar üst dallardaki yapraklara ulaşmak için boyunlarını uzattıklarında, sonuçtaki boyun uzaması kalıtımla sonraki nesle geçecektir. Artık bu kalıtım teorisi çürütülmüş olmasına rağmen, ev-



Şekil 6.4. Varyasyon, epistatik etkiler ve popülasyon boyutu. Karışık coğrafi kökenlerden (Texas'tan California'ya) yirmi deneysel eş popülasyonun PP kromozomlarının frekansı (yüzde, dikey eksen). Küçük popülasyon boyutunda bir darboğaza maruz kalan popülasyonlar 17 ay sonunda, daimi olarak büyük kalan popülasyonlardan çok daha fazla değişiklik gösterirler. *Kaynak:* Mayr, E. *Animal Species and Evolution.* Belknap (HU Press), 1966.

rimciler, çok farklı nedenlerle de olsa, davranışın evrim için önemli olduğuna hâlâ inanmaktadırlar. Davranıştaki bir değişim, örneğin yeni bir besin maddesinin benimsenmesi veya daha fazla yayılma, yeni seçilim baskıları başlatmak eğilimindedir ve dolayısıyla evrimsel değişimlere yol açabilir (Mayr 1974). Çoğu evrimsel yenilenmede davranışsal geçişlerin dahil olduğuna, dolayısıyla "davranış, evrimin öncüsüdür" deyişinin doğruluğuna inanmak için sebepler vardır. Evrimsel önemi olduğu ortaya çıkan herhangi bir davranış, muhtemelen bu davranışın genetik belirleyicilerinin seçilimi tarafından desteklenmektedir (bu, *Baldwin etkisi* olarak bilinir).

ÜREME BAŞARISI SEÇİLİMİ (EŞEYSEL SEÇİLİM)

Seçilimden söz ettiğimizde, daima bilinçsizce, varoluş çabasını düşünürüz. Kötü hava koşullarıyla baş edebilme, düşmandan kaçabilme, parazitler ve patojenlerin üstesinden gelebilme kapasitesi ile beslenme ve yerleşim için rekabette başarılı olabilme gibi hayatta kalabilmeyi destekleyen faktörleri, kısacası yaşamı sürdürebilme şansını artıran özellikleri düşünürüz. Bu "hayatta kalma seçilimi", doğal seçilimden söz edildiğinde çoğu insanın aklına gelen şeydir.

Bununla birlikte Darwin, yavrulama olasılığını artıran ikinci bir faktörler dizisi olduğunu gayet açık bir şekilde görmüştü: Bunlar, üreme başarısının artışına katkıda bulunan tüm faktörlerdir. Bu faktörlere, *eşeysel seçilim* adını vermişti. Darwin burada, geyiğin büyük boynuzları, erkek tavus kuşunun görkemli kuyruğu ve sinek kuşlarıyla cennet kuşlarının göz kamaştıran tüyleri gibi belirgin eşeysel dimorfizm durumlarının hepsini listelemişti. Dişilerin genelde eşlerini seçme fırsatları olduğundan, eş arayan dişilerin ilgisini çekmekte en başarılı olan erkekler, eşeysel seçilim tarafından desteklenecekleridir. Eşeysel seçilim, foklar, geyikler, koyunlar ve diğer memeli türlerinde olduğu gibi bazı türler içinde erkeklerin kavgada rakiplerini yenmelerine yardımcı olan ve bu erkeklerin daha geniş bir harem edinmelerini sağlayan diğer erkeksi karakterleri de destekler. Bu tür özelliklerden yararlanan erkekler, üreme başarılarını artırmışlardır. Bununla birlikte, üreme başarısının artışını, üstün bir bölge elde edebilme yeteneği, kardeş rekabeti, ebeveyn yatırımı ve bir ailede ya da popülasyonda bireyler arasındaki etkileşimin diğer yönleri gibi faktörler de etkileyebilir. Darwin, eşeysel seçilimi, "belli bireylerin yalnızca üreme başarısı açısından aynı tür ve cinsiyetten olan diğer bireylere göre avantajı" olarak tanımlamıştır. Aslında "üreme başarısı seçilimi" terimi, bu geniş tanıma "eşeysel seçilim" teriminden daha iyi uymaktadır.

Erkek foklar ve erkek geyikler arasında olduğu gibi, üreme başarısını getiren aynı cinsiyetin üyeleri arasındaki rekabet ve kavga "cinsiyet içi seçilim" (intraseksüel seçilim) olarak adlandırılmıştır. İki cinsiyet arasında seçilimin gerçekleştiği dişinin seçimi gibi diğer durumlara "cinsiyetler arası seçilim" (interseksüel seçilim) denir. Son yıllarda, dişilerin seçimlerini yaparken kullandıkları kriterlerle ilgili çok tartışma olmuştur. Zahavi (1997), dikkat çekiciliğin mahzuruna rağmen hayatta kalmaları, bu erkeklerin üstün özelliklerini gösterdiği için dişilerin özellikle dikkat çekici erkekleri seçebileceklerini öne sürmüştür (*handikap ilkesi*).

Eşzamanlı Eş ve Niş Seçilimi

Bir türün melezlenme vasıtasıyla seçilim değeri kaybını önlemek amaçlı yalıtım mekanizmalarının davranışsal bileşenlerinin tam bir istikrara kavuşması için özellikle güçlü bir dengeleyici seçilim olması beklenir. Bu aslında genelde doğrudur. Buna rağmen, bazı durumlarda eş seçiliminin niş seçilimi ile ilişkilendirildiği ve uygun nişlerin heterojenliğinin eş seçiliminde çeşitlenmeye yol açabildiği görülür. Bir popülasyondaki farklı erkek tiplerinin değişik alt nişlerde ve habitatlardaki üreme başarıları farklı olabilir. Tatlısu balıklarının bir türünde, örneğin çiklet balıklarında bazı erkekler su dibinde beslenmeyi tercih ederken diğerleri su yüzeyinde beslenmeyi tercih edebilirler. Böyle bir türde bazıları su dibi erkeklerini diğerleri ise su yüzeyi erkeklerini tercih eden farklı tip dişiler ortaya çıkabilir. Sonunda simpatrik (aynı yurtlu) türleşme yoluyla iki tür evrimleşebilir. Bu tür durumlarda eşeysel seçilim, türleşmeye neden olur.

Bitki yiyen böceklerde, Guy Bush'un yıllardır iddia ettiği gibi, aynı yurtlu türleşme, eş zamanlı eş ve konak seçilimi yoluyla gerçekleşebilir. Eğer A bitkisindeki konağa bağımlı böcekler, B bitkisini kolonize etmeyi başarırlarsa ve B'deki yeni kolonici, B türüne uyarlanmış diğer bireylerden bir eş

seçmeyi tercih ederse B bitkisinde konağa bağımlı yeni bir tür evrimleşir fakat B'den A'ya tersine kolonileştirme nadirdir.

Eşeysel Dimorfizm

Hayvanların çoğunda, erkeklerle dişilerin görünümleri birbirinden farklıdır ve eşeysel dimorfizm boyutunda olağandışı bir varyasyon aralığı bulunur. Belli derin deniz balıklarında, dişilere ilişmiş cüce erkekler vardır çünkü serbest yüzen erkekler, bu engin ve nispeten yaşamdan yoksun yerlerde dişi bulmakta güçlük çekerler. Diğer uçta ise, fokların bazı türlerinde, örneğin deniz fillerinde erkekler dişilerin birkaç katı büyüklüğünde olurlar çünkü daha iri erkekler bölge kavgalarında rakiplerini daha kolay yener ve dolayısıyla daha geniş bir hareme sahip olurlar. Cennet kuşlarının, sinek kuşunun ve diğer kuşların çokeşli erkeklerinin görkemli tüylerinden eşeysel seçilimde bahsedilmişti. Bu durumların hiçbiri, doğal seçilime gerçek bir engel teşkil etmez çünkü bu özel erkeksi nitelikler, üreme başarısı artışının seçilim avantajını sağlar. Erkeksi özelliklerin çok aşırı gelişmesine ilişkin denetimsiz bir evrime karşı daima bir karşı seçilim vardır. Hayatta kalışı indirgediklerinde karşı seçilime tabi olacaklardır.

DOĞAL SEÇİLİM NEDEN SIKLIKLA UYARLANMIŞLIĞA ERİŞMEKTE YA DA ONU MUHAFAZA ETMEKTE BAŞARISIZ OLUR?

Bazı hevesli kişiler, doğal seçilimin her şeyi yapabileceğini iddia etmişlerdi. Bu, doğru değildir. Her ne kadar Darwin (1859, s. 84), "Doğal seçilim, tüm dünyada en ufağına kadar her değişikliği her gün ve her saat mercek altına almaktadır," şeklinde ifade etmişse de seçilimin etkililiğinin belli sınırları olduğu aşikârdır. Hiçbir şey bunu tüm evrimsel hatların yüz-

de 99,99'unun veya tamamının yok olmasından daha inandırıcı şekilde gösteremez. O zaman, kendimize, doğal seçilimin mükemmeli oluşturmayı neden çoğu zaman başaramadığını sormalıyız. Son çalışmalar, bu sınırlama için birçok sebebi ortaya çıkarmıştır. Bu sınırlamaların irdelenmesi, evrimin anlaşılmasına büyük ölçüde katkıda bulunabilir. Bu tür sınırlamalardan yedi kategoriyi kabul ediyorum:

1. Genotipin sınırlı potansiyeli: Bir bitki veya hayvanın mevcut genetik düzeni, ileriki evrimine ciddi boyutta sınırlar koyar. Weismann'ın ifade ettiği gibi, ne bir kuş bir memeliye dönüşebilir ne de bir böcek kelebeğe. Amfibiler, tuzlu suda yaşayabilen bir soy geliştirememişlerdir. Memelilerin uçma (yarasalar) ve suda yaşamaya (balinalar ve foklar) uyarlanmalarına hayret ederiz oysa memelilerin işgal etmeyi beceremedikleri daha birçok ekolojik niş mevcuttur. Örneğin, boyut konusunda ciddi sınırlamalar vardır ve hiçbir seçilim, memelilerin pigme sivri fareden veya yabanarısı yarasasından daha küçük olmasına ya da uçan kuşların belli bir ağırlığın üzerine çıkmasına izin vermez.

2. Uygun genetik varyasyonun bulunmaması: Belli bir türün popülasyonu, sadece sınırlı miktarda varyasyonu kaldırabilir. İster iklimsel bozulma ister yeni bir yırtıcının ya da rakibin ortaya çıkması olsun çevre koşullarında meydana gelebilecek önemli bir değişiklik durumunda, bu yeni seçilim baskısına anında uygun şekilde cevap vermek için gereken tipte genler, popülasyonun gen havuzunda olmayabilir. Soy tükenmelerinin bu derece sık oluşu, bu faktörün önemini kanıtlar.

3. Rasgele süreçler: Bir popülasyonda fark gösteren hayatta kalma ve üreme oranları seçilimin sonucu olmaktan ziyade rastlantının eseridir. Rastlantı, ebeveyn kromozomlarının mayoz bölünme esnasında krosover (genetik değişim) safhasından başlayarak yeni oluşan zigotun yaşamını sürdürmesi-

ne kadar her düzeyde etkilidir. Ayrıca potansiyel olarak uygun gen kombinasyonları da, doğal seçilim belirli genotipleri kayırma fırsatını henüz bulamamışken, sıklıkla sel, deprem, volkanik patlama gibi fark gözetmeyen çevresel koşullar tarafından bertaraf edilir.

4. Soyoluşsal tarihçenin sınırlamaları: Herhangi bir çevresel zorluğa birkaç farklı karşılık imkânı mevcuttur ve hangi karşılığın verileceğini organizmanın mevcut yapısı tayin eder. Omurgalılarla eklem bacaklıların ataları arasında yer alan bir iskelet seçilim avantajı geliştirdiğinde, eklem bacaklıların ataları dış iskelet geliştirme ön koşuluna, omurgalılar ise iç iskelet edinme ön koşuluna sahiptiler. Bu iki geniş organizma grubunun tüm evrimi, o zamandan beri uzak atalarının bu seçiminden etkilenmiştir. Bu seçim, omurgalıların dinozor, fil, balina gibi muazzam yaratıklar geliştirmesine izin verirken eklem bacaklıların erişebildiği en büyük boyut büyük bir yengecinki kadar olabilmiştir. Dış iskeletin düzenli şekilde değiştirilme ihtiyacı, eklem bacaklılarda boyut artışına karşı aşılması zor bir seçilim baskısı oluşturmuştur.

Bir kere belli bir vücut yapısı edinince, onu tekrar değiştirmek mümkün olmayabilir. Örneğin, karada yaşayan omurgalılarda ağız boşluğundan nefes borusuna kadar olan solunum yolu, yine ağız boşluğundan başlayıp yemek borusuna giden sindirim yoluyla çakışır. Bu düzen, suda yaşayan atalarımız Rhipidistia takımından balıklar tarafından edinilmiştir. Daima besinlerin nefes borusuna kaçma tehlikesini taşıdığı halde, birkaç yüz milyon yıldır bu ikinci sınıf çözümü değiştirecek bir yeniden yapılanma gerçekleşmemiştir.

Çeşitli hayvan şubelerine ait yerleşik, derin sularda yaşayan ve aktif olarak yüzen ataların torunları, yağ zerreleri edinmek, yüzey alanının genişlemesi ve çeşitli mekanizmalar gibi çok farklı uyarlanmalar vasıtasıyla açık denizlerde su üstünde yüzmektedir. Her çözüm, bu yeni uyarlanmaya

yol açan bölgenin içerdiği kısıtlamalar veya fırsatlar ile türün önceden var olan fiziksel yapısı arasında farklı bir ödünleşmedir. Yeni bir çevresel fırsata verilen belirli bir karşılığın benimsenmesi, ileriki evrim imkânlarını önemli ölçüde kısıtlayabilir.

5. Genetik olmayan değişim kapasitesi: Fenotip ne kadar esnekse, yani reaksiyon normu (tepki standardı) ne kadar genişse (gelişimsel esnekliğe bağlı olarak) olumsuz seçilim baskısı o kadar azalır. Bitkiler ve özellikle mikro organizmalar, yüksek hayvanlardan çok daha fazla fenotipik değişiklik kapasitesine sahiptirler. Bu, bir insanın alçak bölgelerden yükseklere çıktığında günler ve haftalar sonra düşük atmosfer basıncına ve oksijen azalmasına iyi uyarlanmış hale gelebilmesini sağlayan fizyolojik değişiklerle örneklenebilir. Doğal seçilim, elbette bu fenomene dâhildir çünkü genetik olmayan değişim kapasitesi, sıkı bir genetik denetim altındadır. Ayrıca bir popülasyon, yeni bir özelleşmiş çevreye kaydığında sonraki nesiller boyunca güçlenen ve sonunda genetik olmayan uyarlanmanın yerini alan genler seçilecektir (Baldwin etkisi).

6. Üreme çağı sonrası tepkisizliği: Seçilim, yaşlılıktaki hastalıklara olan genetik eğilimi elimine edemez. Örneğin, insan türünde, Parkinson, Alzheimer ve kendini üreme çağı sonrasında gösteren diğer hastalıklardan sorumlu genotiplerin çoğu, seçilime karşı görece bağışıklardır. Bu, çoğunlukla aktif üreme çağının sonuna doğru ortaya çıkan prostat kanseri ve göğüs kanseri gibi orta yaş hastalıklarında bile bir dereceye kadar doğrudur.

7. Gelişimsel etkileşim: Etienne Geoffroy St. Hilaire zamanındaki morfoloji öğrencileri, bir bireyin organları ve yapıları arasında rekabet olduğunu fark etmişlerdi. Geoffroy, bunu 1822'de *La loi de Balancement* (Dengeleme Yasası) adlı eserinde ifade etmişti. Morfotipin (aynı türden farklı farklı bireyle-

rin her biri) farklı bileşenleri, birbirlerinden bağımsız değildir ve hiçbiri, morfotipin diğer bileşenleri ile etkileşimde bulunmadan seçilime karşılık veremez. Tüm gelişim mekanizması, kendi içinde etkileşimlere sahne olan tek bir sistemdir. Bir organizmanın yapıları ve işlevleri, rakip talepler arasındaki ödünlerdir. Belli bir yapının ya da organın seçilim kuvvetlerine nereye kadar karşılık vereceği, önemli ölçüde genotipin diğer bileşenleri ile yapılarının dirençlerine bağlıdır. Wilhelm Roux, 100 yıldan uzun bir süre önce, rakip gelişimsel etkileşimleri, organizmalardaki "parçaların mücadelesi" olarak adlandırmıştı.

Her organizmanın morfolojisi, ne dereceye kadar bir uzlaşmanın sonucu olduğunu gösterir. Yeni bir uyarlanma bölgesine her geçiş, artık ihtiyaç duyulmayan morfolojik özelliklerin sonradan ayak bağı haline gelen bir kalıntısını bırakır. İnsanlardaki dört ayaklı ve daha vejetaryen geçmişimizin kalıntıları olan birçok zayıflığı, örneğin yüzdeki sinüsleri, alt omurganın yapısını ve bağırsaktaki apandisi düşünebiliriz. Önceki uyarlanmaların kalıntılarına *dumura uğramış karakterler* denir (bkz. Bölüm 2).

8. Genotipin yapısı: Klasik genotip metaforu, genleri ipe dizili boncuklara benzetir. Bu görüşe göre, her gen az çok diğerlerinden bağımsızdır ve yapıları açısından tümü de aşağı yukarı benzerdir. 50 yıl önce genel olarak kabul edilen bu görüşten bugün geriye pek bir şey kalmamıştır. Kuşkusuz, tüm genler DNA'lardan oluşur ve içerdikleri bilgi, baz çiftlerinin doğrusal dizilimiyle kodlanır. Bununla birlikte, moleküler genetikteki modern araştırmalar, genlerin farklı işlevsel kategorileri olduğunu, bazılarının materyal üretmekle, diğerlerinin onu düzenlemekle yükümlü olduğunu ve bir miktar genin de işlevsiz olduğunu ortaya çıkarmıştır (bkz. Bölüm 5).

Ayrıca, gen gruplarının, birçok açıdan bütünler halinde hareket eden işlevsel takımlar olarak düzenlenmiş olabile-

ceklerine dair çok miktarda, nispeten dolaylı kanıt mevcuttur (bu düzenleme *modüler varyasyon* olarak bilinir). Bununla birlikte bu, moleküler biyolojinin nispeten tartışmalı bir alanıdır ve şimdilerde yapılabilecek en iyi şey belki de genotipin eski "ipteki boncuklar" imajının artık geçerli olmadığına ve genotipin hareketleriyle ilgili olarak hâlâ büyük belirsizlik olduğuna dikkat çekmektir. Transpozonlar, intronlar, az tekrarlanan DNA'lar, çok tekrarlanan DNA'lar ve kodlamayan DNA'ların var olduğu gerçeği farklı işlevlerin varlığına işaret eder fakat bu unsurların çoğunun ne oldukları ve birlikte nasıl çalıştıkları henüz belirlenmemiştir. Genotipin yapısı ve işlevinin anlaşılması, evrim sürecini öğrenmemizde başka her şeyden daha büyük rol oynayacaktır.

GELİŞMENİN EVRİMDEKİ ROLÜ

Döllenmiş yumurta, zigot, şekilsiz bir kütledir, gelişimin embriyo veya larva evreleri sırasında yetişkinlik evresinin fenotipine dönüştürülür. Gelişim esnasında meydana gelen değişimler, farklı evrimsel soyların ıraksamasından sorumludur. Dolayısıyla gelişimin, gelişen zigotun bireyoluşunun incelenmesi her evrimcinin önemli bir ilgi alanıdır. Bununla birlikte klasik embriyolojinin yöntemleri ve özel olarak, deneysel embriyolojinin (*Entwicklungsmechanik*) metotları, embriyoloji ile genetik arasında gereken sentezi oluşturmaya uygun değildir; bu, sonunda moleküler biyoloji sayesinde başarılmıştır. Gerekli olan, gen hareketinin incelenmesi, yani her bir genin embriyonun gelişimine yaptığı katkının belirlenmesiydi. Bu, genlerin büyük çeşitliliğinin ve özel olarak da düzenleyici genlerin keşfine yol açmıştır (bkz. Bölüm 5).

Gelişim, nadiren doğrudan olur. Hayvanların büyük bir kısmında yetişkinlik evresine, bazıları çok özellikli uyarlan-

malar gerektiren bir veya birkaç larva evresinden geçilerek erişilir. Tırtıl ve kelebeğin ya da kıskaçlıların planktonik larvası ile yumuşakça benzeri yetişkin halini düşünmek gerekir. Bu vakalarda yeni uyarlanmalar, bazı bireyoluş evreleriyle edinilirken diğer durumlarda, özellikle parazitler arasında, yetişkinlik evresinin belli fenotipik uyarlanmaları, bazı yengeçlerde görülen Sacculina parazitinde olduğu gibi, kaybolur.

GELİŞİM

Evrimciler, Darwin'den bu yana, "tipin" sadece birim olarak değil, aynı zamanda tüm kısımlarında da aynı hızla evrilmediğini fark ettiler; fenotipin bazı bileşenleri daha hızlı, bazıları ise daha yavaş evriliyordu. Bu, bir soyoluş çizgisi bir uyarlanma bölgesinden diğerine geçtiğinde gözlemlenebilir. İyi bilinen ilk fosil kuş, Arkeopteriks, çeşitli kuş karakteristiklerini (tüyler, kanatlar, uçma yeteneği, büyümüş gözler ve kuşlara özgü beyin) edinmiş fakat yapısındaki sürüngenlere özgü bazı kısımları da (dişler, kuyruk, omurga) muhafaza etmişti. Önceki bölümlerde, böylesine orantısız bir evrim, "mozaik evrim" sözcükleriyle anılmıştı. Böyle durumlarda, genotip sanki az çok bağımsız gen takımları tarafından oluşturulmuş gibi görünür. Bunun sonucu olarak, genotipin, her biri fenotipin bir mozaiğini denetleyen bir gen modülleri kümesinden oluştuğu varsayılmıştır. Bu düşünce, oldukça indirgemeci genetikçiler için gayet tatsız bir düşünceydi fakat genotipin biraz modüler bir yapıda olduğuna dair kanıtlar artmaktadır. Eğer bu doğruysa, tek bir düzenleyici gen, böyle bir genler modülünü denetleyebilir. Diğer bir deyişle, düzenleyici genin bir mutasyonu, fenotipin daha çok değişmesiyle (süreksizlikle) sonuçlanabilir. Diğer durumlarda böyle bir modül, özel bir uyarlanma için

seçilim tarafından geçici olarak bir araya getirilen genler kümesinden oluşur fakat seçilim koşulları değiştiğinde tekrar dağılabilir. Genotipte, salt indirgemeci bir yaklaşımla keşfedilemeyecek ve açıklanamayacak birçok yapı mevcuttur.

Seçilim Baskılarının Dengesi

Evvelce Darwin'in vurguladığı gibi, hiçbir birey mükemmel şekilde uyarlanmamıştır. Bunun esas sebebi belki de, her genotipin genetik çeşitlilik ve kararlılığın bir uzlaşması olmasıdır. Çoğu çevre sürekli değişmektedir ve bir popülasyon, bir kuraklık döneminin sonunda, yaklaşmakta olan yağışlı dönemden çok, kuraklık koşullarına daha iyi uyarlanmış olacaktır. Genotip, zamanla çelişen talepler arasında bir denge kurar. Aynı şey, bir organizmanın yırtıcılar ve rakiplere karşı davranışı için de geçerlidir. Matematiksel eğilimli evrimciler, bunu oyun teorisi ve üstün stratejiler üzerinden ifade ederler. Aslında tabii ki, hayvanların akıllarındaki çeşitli stratejileri test etmeleri zordur. Daha ziyade, değişken bir popülasyonda genotipleri, bazı bireyleri daha ürkek, diğerlerini ise daha cesur olacak şekilde önceden hazırlar. Bu iki eğilimi başarılı bir şekilde dengelemiş olan bireyler, belli bir durumda, hayatta kalma şansını en iyi elde edenlerdir. Gözde tipi ortaya çıkaracak bir seçilim yoktur, daha ziyade çeşitli, bazen de çelişen genetik eğilimlerin başarı dengesini popülasyonun ortalama değeri yansıtır.

Organizmanın çevresel koşullardaki değişime nasıl tepki vereceğini kestirmek çoğunlukla mümkün değildir. Kuzey Amerika'nın iklimi Pliyosen'de daha kurak hale geldiğinde bitki örtüsü tepki vermiş ve ortalığı otlar, oldukça sert ve tatsız otlar kaplamıştı. Dal ve yaprak yiyen at türünün soyu tükenmiş, yerini uzun dişleri olan (hipsodont) tür almıştı (bkz. Bölüm 10). Sonra yeni bir sulak dönem başladığında, birkaç at türü tekrar yaprakla beslenmeye dönmüş fakat uzun dişlerini muhafaza etmişlerdir. Diğer durumlarda

önceki çevre koşullarına geri dönüş, seçilimin tersine dönmesiyle cevaplanacaktır. Son yıllarda endüstriyel kirlenme önemli ölçüde düşürüldüğünde, biberli pervanenin (*Biston betularia* ya da *Avrupa pervanesi*) siyah türünün sıklığı da isin ve sülfürdioksidin azalışına paralel olarak büyük ölçüde düşmüştür.

BÖLÜM 7

UYARLANMIŞLIK VE DOĞAL SEÇİLİM: ANAGENEZ

Organizmaların içinde yaşadıkları çevreye neden bu kadar iyi uyarlandıklarını nasıl açıklarız? Kafamız diğer düşüncelerle meşgulken bu uyarlanmayı çok doğal kabul ederiz. Elbette bir kuş, uçmak için kanatlara ve havadaki varlığını sürdürmek için gerekli diğer özelliklere sahiptir. Tabii ki bir balık, yüzmek için aerodinamik bir şekle ve yüzgeçlere sahiptir; ihtiyaç duyduğu oksijeni almak için ise solungaçları vardır. Dolayısıyla, uyarlanmış organizmaların tüm özelliklerine sahiptir. Fakat bunu derinine düşündüğünüzde, bu hayranlık verici yaşamın böyle şaşırtıcı bir mükemmeliyete nasıl eriştiğini merak etmeye başlarsınız. Mükemmeliyetten kastım, her bünyenin görünen uyarlanmışlığı, faaliyeti ve her organizmanın kendi canlı ve cansız çevresine karşı davranışıdır. Görünüşteki bu kusursuzluğun örnekleri, omurgalıların ve böceklerin gözleri veya kuşların her yıl, kış için tropikal bölgelere göç edip sonra da olağanüstü bir kesinlikle önceki sonbaharda ayrıldıkları noktaya dönüş yapabilmeleri veya karıncalar ile arılar gibi sosyal böcek kolonilerinde üyelerin hayranlık uyandıran işbirliği gibi yapılardır.

Kayıtları yazdığımız eski zamanlarda herhangi bir düşünür ya da bir dinin kurucusu, bu neden ve nasıl sorularını

soracaktı. Bilimin yükselişinden önce, bunları sadece ortaya çıkmış dinler cevaplayabilirdi. Aslında on yedinci ve on sekizinci yüzyıllarda dindarlar, uyarlanmaları, yarattığı her organizmayı doğadaki belirli yerine uygun bünye ve davranışa sahip olacak şekilde tasarlayan hikmet sahibi yaratıcının varlığının bir ispatı olarak görüyorlardı (örn. William Paley). Doğal teoloji, yani yaratıcının eserlerinin etüdü, teolojinin bir dalı olarak görülüyordu. Canlılar âleminin tasarımının bu yorumu, yaratılışçılar tarafından bu bilim çağında hâlâ savunulmaktadır.

Yine de doğal teolojinin iddiaları büyük zorluklarla karşılaşmıştır. Evet, kurtlar koyunları öldürür, ama yaratıcının, koyunları kurtların açlıktan ölmemesi için özellikle yarattığı öne sürülmüştü. Bununla birlikte, canlı doğanın daha yakından incelenmesi, vahşet ve israfın endişe verici boyutlarda olduğunu ortaya çıkarmıştı. Bilim insanları, doğal âlemi daha çok anlamaya başladıkça şefkatli bir yaratıcının kusursuz tasarımlarının inandırıcılığı giderek azalmıştı. Tanrı'nın, yaratma görevini nasıl yürüttüğü düşüncesi daha da ciddi zorluklar doğurmuştu. Milyonlarca organizma türünün her birinin yapı, faaliyet, davranış ve yaşam döngüsü uyarlanmaları, genel kurallarla açıklanamayacak kadar özgündü. Öte yandan, en alttaki organizmaya kadar her bireyin kalıtsal özellikleri ile yaşam döngüsündeki her detayı, yaratıcının bizzat kendisinin düzenlediğine inanmak oldukça uygunsuz görünüyordu. Asalaklığın analizi ve canlılar âleminin oldukça zalim görünen diğer yönleri, itibar kaybını artırmıştı. On dokuzuncu yüzyıl doğabilimcileri, doğal teolojinin doğaüstü açıklamalarının yerine doğal açıklamaları koyabildikleri zaman bu büyük bir rahatlama getirmişti. Buna rağmen, üzerinde çalışılabilir doğal bir açıklama bulmanın, çok zor bir görev olduğu ortaya çıkmıştı.

Uyarlanma süreci, doğal teolojinin düşüncesine ve Aristoteles'in "nihai bir sebep" inancına gayet iyi uyum sağlıyor-

du. Uyarlanma, Darwinci olmayan ortogenetik evrim teorilerinde, kendiliğinden olan nihai sebeplere dayandırılıyordu. 1859'dan sonra bile, birçok seçilim karşıtı evrimci, hâlâ, uyarlanmanın az çok sonuca yönelik bir süreç olduğunu düşünüyorlardı. Aslında uyarlanma sürecinin Darwinci açıklamasında sonuca yönelik hiçbir faktörün izi yoktu.

Darwin'in, *uyarlanma* için getirdiği popülasyon düşüncesine dayalı açıklama, o zamandan beri ona yapılan saldırıların hepsini geri püskürtmeyi başarmıştı. Bu, doğal seçilim teorisinin uyarlanma sürecine uygulanmasıydı (bkz. Bölüm 6). Buna göre, bir organizmanın karakteri, değişken ata popülasyonları arasında elimine olmayarak kayırılan bir uyarlanmadır. Daha az iyi uyarlanmış organizmaların elenmesi süreci, daha iyi uyarlanmış bireylerin hayatta kalması şeklinde sonuçlanır. Bu, popülasyon içindeki her ebeveyn çiftin yavrusu için eşit ölçüde geçerli olduğundan, popülasyon bir bütün olarak, iyi uyarlanmış olarak kalır, hatta belki de uyarlanmışlık derecesini artırır.

UYARLANMANIN TANIMI

Literatürde uyarlanmanın hiç abartmasız yüzlerce tanımı vardır. Sonuç olarak, bir özellik seçilim değerini (nasıl tanımlanmış olursa olsun) artırıyorsa, yani bir bireyin ya da sosyal grubun yaşamını sürdürmesine ve/veya üreme başarısının artışına katkıda bulunuyorsa o özelliğin uyarlanmaya dönük olduğu konusunda çoğunluk hemfikirdir. Veya uyarlanma organizmanın sahip olduğu bir özelliktir; bireyin varoluş mücadelesini kolaylaştıran bir yapı, fizyolojik bir özellik, bir davranış ya da başka bir niteliktir. Bu tür özelliklerin çoğunun doğal seçilimle edinildiklerine veya şans eseri ortaya çıktılarsa, seçilim tarafından muhafaza edildiklerine inanırız.

Neyin bir uyarlanma olarak nitelendiğinin belirlenmesinde önemli olan şu andır. Bir özelliğin uyarlanma olarak sı-

nıflandırılmasında, bu özelliğin eklembacaklının dış iskeleti gibi en başından beri uyarlanımcı niteliği olmasının veya bir yunusun yüzgeçleri gibi bir işlev değişikliğiyle edinilmiş olmasının önemi yoktur. Uyarlanmanın teleolojik (amaca yönelik) bir süreç olmayıp, eliminasyonun (veya eşeysel seçilimin) sonucu olduğu hatırlanmalıdır. Dolayısıyla, sonuç olarak gelen bir süreç olan fenotipin bir parçasına ait önceki gelişimi, uyarlanma değeri ile çok az ilgilidir. Benzer bir çevrede yaşayan tercihen alakasız organizmalarda da meydana gelirse veya karakterin uyarlanımcı niteliği uygun deneylerle değiştirilebilirse bir uyarlanmanın kabul edilmesi kolaylaşır. Uyarlanmaları değerlendirmenin bir yolu, değişken doğal popülasyonlardaki uyarlanımcı varyasyonun incelenmesidir. Uyarlanmanın nasıl tanımlanması gerektiğine dair sorunun analizi için West-Eberhard (1992) ve Brandon'a (1998) bakınız.

UYARLANMA TERİMİNİN ANLAMI NEDİR?

Uyarlanma kelimesi maalesef, evrimsel literatürde tamamen farklı iki konu için kullanılır, bunlardan biri yerinde, diğeri ise uygunsuz bir kullanımdır. Bu durum, epey kafa karışıklığı yaratmıştır.

Bir organizmanın sahip olduğu farklı özellikler arasından seçilimin kayırdığı bir yapı, fizyolojik özellik, davranış veya başka bir özellik için uyarlanma teriminin kullanımı yerinde kullanımdır. Oysa bu terim, son derece yanlış bir biçimde, kayırılan özelliğin fiilen edinildiği ("uyarlanma") süreci için de kullanılmaktadır. Bu görüşün izleri, organizmaların sürekli "daha kusursuz" hale gelmek için içten gelen bir ilerleme kapasitesine sahip olduklarına dair kadim inanca kadar geriye doğru takip edilebilir. Edinilmiş bir karakterin kalıtım yoluyla alındığı da kabul edildiği takdirde, zürafaların boyunlarını uzatmaları gibi faaliyetler, boynu ileri bir yapıya "uyarlar".

Bu görüşe göre uyarlanma, amaca yönelik fiili bir süreçtir. Bazı yeni yazarların uyarlanmaya hâlâ bu tür bir süreç olarak baktıkları, dolayısıyla tüm uyarlanma kavramını reddettikleri görülmektedir. Oysa bu görüşü savunmak mümkün değildir.

Uyarlanma bir Darwinci için tamamen sonradan gelen bir fenomendir, yani olguların tümevarımsal değerlendirmesine dayanır. Her nesilde eliminasyon sürecinde hayatta kalmayı başaran bireyler ve onların hayatta kalmalarını sağlayan özellikler, fiilen "uyarlanmıştır". Eliminasyonun, uyarlanma oluşturmak gibi bir "amacı" ya da "teleolojik bir hedefi" yoktur; uyarlanma daha ziyade, eliminasyon sürecinin bir yan ürünüdür.

Uyarlanma kelimesinin anlam belirsizliğinden kaçınmak amacıyla, uyarlanmış olma hali için uyarlanmışlık terimini kullanmak daha uygundur. Yine de, uyarlanma terimini doğal seçilimle edinilen ya da muhafaza edilen bir özelliğe ilişkin kullanmak için bir neden yoktur çünkü diğer bireylerle rekabette üstün hayatta kalma şansları sağlar. Balıklarda akciğerden dönüşen yüzme kesesi ve sürüngenlerdeki çene ekleminin memelilerde orta kulaktaki kemiklere dönüşmesi gibi birçok uyarlanma, işlev değişikliği nedeniyle yeni bir rol edinmiştir. Uyarlanma süreci kesinlikle edilgen bir süreçtir. Diğerleri kadar iyi uyarlanmaya sahip olamayan bireyler elenirler fakat hayatta kalanlar, teleolojik evrim teorilerinde öne sürüldüğü gibi, herhangi bir özel faaliyetle daha iyi hale gelme sürecine katkıda bulunmazlar. Önceden farklı bir rolü olan uyarlanmalarla halen yerine getirmekte oldukları görev sonucu ortaya çıkan uyarlanmalar arasında terminolojik bir ayrım yapmanın bir yararı yoktur. Bir organizma, özellikli uyarlanmalara sahip olmanın yanı sıra, bir bütün olarak çevresine uyarlanmıştır.

Bazı türlerin sahip olduğu ideal üreme başarısı biçimindeki uyarlanma şaşırtıcıdır. Güney Okyanusu sularında yaşayan büyük albatroslar, iki yılda bir, tek yavru yaparlar

ve bu yavrular, yedi ila dokuz yaşından önce üreme çağına girmezler. Doğal seçilim nasıl böyle bir doğurganlık indirgemesi yapmıştır? Bu aralıksız güçlü fırtına bölgesinde, ancak en yetenekli ve deneyimli kuşların yavrularını yetiştirmek için yeterli besini sağlayabildikleri bulunmuştur. Öte yandan, albatroslar yırtıcıların olmadığı adalarda ciddi bir rekabetle karşılaşmadan üreme kolonileri kurabilme avantajına sahiplerdir. Dolayısıyla, üreme yaşındaki gecikme ve yavru sayısındaki azalma, seçilim avantajlarıdır. İmparator Pengueni'nin üreme döngüsü, diğer bir örnektir. Bu kuşlar, kar fırtınalarının sık olduğu Antarktika kışının başı ya da ortasındaki en olumsuz koşullar altında flört eder ve tek yumurtalarını yumurtlarlar. Bu zamanlamanın avantajı, yavrunun yaşaması ve büyümesi için şartların en ideal olduğu ilkbaharda yumurtadan çıkıp, yaz ayları boyunca büyütülmesidir. Albatroslarda ve penguenlerde doğurganlığın böylesine azalmış olması, yetişkinlerin artmış ömür süreleri ve adalardaki ya da Antarktika buzullarındaki üreme kolonilerinin yırtıcılara maruz kalmaması sayesinde telafi edilir. Parazitler gibi belli bir alana aşırı derecede özelleşmiş türler bazen daha da şaşırtıcıdırlar.

Çerçeve 7.1. Büyük Albatroslarda (*Diomedea*) Düşük Doğurganlık

Karakteristik	*Albatros*	*Kuşların çoğu*
Yumurta sayısı	1	2-10'dan fazla
İlk üreme yaşı	7-9	1 veya daha genç
Üreme döngüsü	2 yıl veya daha fazla	1 yıl veya daha az
Ömür	60 yıl veya daha fazla olduğu tahmin ediliyor	Çoğunlukla 2 yıldan az

BİR ORGANİZMA NEYE UYARLANIR? NİŞ NEDİR?

Genellikle bir türün kendi çevresine uyarlandığını söyleriz. Oysa bu yeterince açık bir cevap değildir. Bir tür, kendi çevresini başka yüzlerce türle paylaşır. Ağaçların tepelerinde yuva yapan ve beslenen bir tropik orman sinek kuşu için orman tabanında bazı kayaların olup olmaması önemli değildir. Her tür, çevresel özelliklerin pek azından oluşan bir seçilime uyarlanır. Bu özellikler, belli genel koşullar (çoğunlukla iklimsel) olduğu gibi özellikli kaynaklar da (besin, barınma, vs.) olabilirler. Bu özellikli çevresel nitelikler, türe gerekli yaşam koşullarını sağlar ve *niş* adını alırlar. Bir nişi tarif etmenin iki yolu vardır. Klasik yolu, onlara uyarlanmış çeşitli türlerin işgal ettiği binlerce ve milyonlarca potansiyel nişin oluşturduğu doğanın göz önüne alınmasıdır. Bu yorumda niş, çevrenin bir özelliğidir. Buna karşın bazı ekolojistler, nişi, onu işgal eden türün bir özelliği olarak addederler. Onlar için, niş, bir türün ihtiyaçlarının dışa yansımasıdır.

Peki, nişe ilişkin bu iki kavramdan hangisinin daha geçerli olduğunu belirlemek için bir yol var mı? Şu örnek, karar vermemize yardımcı olabilir. Wallace Hattı'nın batısındaki büyük Sunda Adaları, Borneo ve Sumatra'nın her birinde yaklaşık 28 ağaçkakan türü yaşar. Aynı cinslerden birçok ağaç türünün yaygın olduğu Wallace Hattı'nın doğusundaki Yeni Gine tropik yağmur ormanları, Sunda Adaları'ndakilerle dikkate değer derecede benzer olduğu halde, Yeni Gine'de tek bir ağaçkakan bile bulunmaz. Bu, Yeni Gine'de ağaçkakan nişi bulunmadığı anlamına mı gelir? Kesinlikle hayır! Malay ağaçkakanlarının yerleştiği nişleri incelersek, birçoğunun Yeni Gine'deki çevresel faktörlerin benzer kümeleriyle örtüştüğünü görürüz. Dolayısıyla Yeni Gine'de hiç ağaçkakan nişi bulunmadığını söylemek, son derece yanıltıcı olur. Aslında onları davet eden açık nişler mevcuttur fakat ağaçkakanlar, herkesin bildiği gibi, denizleri aşma konusunda beceriksizdirler ve Sulawesi ile Yeni Gine arasındaki uzanan denizi geç-

mekte başarısız olmuşlardır. Ve Yeni Gine kuşlarının oraya özgü ailelerinin hiçbiri, bir "ağaçkakan" dalı başlatamamıştır. Başka birçok kanıt, organizmanın bir özelliği olduğunu belirten niş tanımındansa çevrenin bir özelliği olduğunu ifade eden klasik niş tanımının tercih edilebilir olduğunu göstermektedir. Biyo-coğrafyacılar, kolonileşme gerçekleştiren her türün, yeni işgal edilen alanda karşılaştığı olası nişlere uyarlanmak zorunda olduğunu bilirler. Çevre kelimesinin kendisi de sık sık iki farklı anlamda; biri, bir türü veya biyotayı kuşatan tüm etrafı anlamında, diğeri ise sadece nişe-özgü bileşenler anlamında kullanılır.

UYARLANMA DÜZEYLERİ

Farklı uyarlanma düzeyleri (geniş bölgelere ve türe özgü nişlere uyarlanma) arasında ayrım yapmak yararlıdır. Uyarlanmalar, farklı düzeylerde hiyerarşik olarak sıralanmıştır. Bu, çok özgün nişlere yönelik bir uzmanlaşmaya yol açar. Kuşlar arasından ağaçkakanları, orman tırmaşık kuşlarını, yırtıcı kuşları (gündüz ortaya çıkanları ve gece ortaya çıkanları), geniş bir büyüklük yelpazesi oluşturan yağmur kuşlarını, yüzücüleri, dalıcıları, karada koşanları (devekuşu ve koridor kuşu), balıkla beslenenleri, leşçilleri, tohumla beslenenleri ve bitki özüyle beslenenleri tanıyoruz. Hepsinin de gagaları, dilleri, bacakları, pençeleri, duyu organları, sindirim organları ve diğer yapı ve davranışlarında özel uyarlanmalar bulunur. Bu uyarlanmalar çoğunlukla beslenme ve devinim şekilleriyle bağlantılıdır. Bunların tümü de, farklı tipte kuşların işgal ettikleri özel nişlere yönelik uyarlanmalardır. Ve hepsi de, bu kuşların işgal ettiği uyarlanma bölgesinin, yani hava sahasının gereksinimleriyle uyumludur. Uçmaya özgü birçok uyarlanma sayesinde ataları olan sürüngenlerden farklılaşmışlardır. Tüyleri ve kanatları vardır, dişlerle kuyruk omurlarından kurtulmuşlar ve içi boş, ince duvarlı kemikleriyle de ağırlık-

larını azaltmışlardır. Endotermiktirler (ısı alırlar) ve uçmayla ilgili birçok fizyolojik uyarlanma geliştirmişlerdir.

Genel ve Özel Uyarlanmalar

Herhangi bir grup organizmanın yaşam tarzını incelediğimizde, bu yaşam tarzını mümkün kılan özgün uyarlanmaların varlığından hemen etkileniriz. Hayvanlar üzerine yazılmış bütün kitaplar, bu tür uyarlanmaları betimler. Örneğin, kuşların kanatları, tüyleri, içi boş kemikleri vardır, ağır dişlerden, kemikli kuyruklardan kurtulmuşlar ve uçmaya özgü fizyolojik uyarlanmalara sahip olmuşlardır. Buna rağmen, Darwin'in zaten vurgulamış olduğu gibi, tümünü de diğer omurgalılarla paylaştıkları ve atalarından kalıtımla aldıkları ikinci bir karakter dizileri daha bulunur. Bunlar, uçmaya özgü uyarlanmalar olmayıp, omurgalı vücut planlarının özellikleridir. Kuş fenotipinin bu kısmına ait genler, kuşların atalarından edindikleri temel gelişim mekanizmasının bileşenleridir ve bu mekanizma uyarlanma sonucu ayrı ayrı karakterler halinde değil bir bütün olarak edinilmiştir.

Embriyo gelişimi esnasında vücut planının temel özellikleri, nişlerine-özel uyarlanmalarından önce oluşur. Bu, balina embriyolarındaki diş gelişimi ve kara omurgalılarındaki solungaç yayı oluşumu gibi yinelemeler (rekapitülasyonlar) ile ilgili tüm vakaları açıklar ("bireyoluş soyoluşu yineler" şeklindeki asırlık mantrayı hatırlayın). Bir organizma bütün olarak iyi uyarlanmış olmak zorundadır ama her zaman atasal genomuyla da baş edebilmelidir. Bir organizmanın her parçası, mevcut yaşam tarzına mahsus uyarlanmalar değildir. Amaca özel uyarlanmalar, temel vücut planının üzerine eklenir. Bunu, başka hiçbir şey, okyanusta aynı genel alanda 15-20 şubenin bir arada mutlu mesut yaşaması gerçeğinden iyi açıklayamaz. Vücut planlarındaki muazzam farklar, çevrelerine kusursuz şekilde uyarlanmalarını engellemez.

UYARLANMACI PROGRAM: UYARLANMIŞLIK İSPATLANABİLİR Mİ?

Belirli bireylerin yanı sıra yapılarının ve davranışlarının iyi uyarlandığı nasıl ispatlanabilir? Bu, geçerli ve aslında çok önemli bir sorudur. Bu soru esasen organizmaların uyarlanımcı olduğu varsayılan niteliklerinin ciddi bir biçimde tekrar tekrar test edilmesiyle cevaplanabilir. Bu, ana hatları aşağıda verilen sözde uyarlanmacı programdır (Gould ve Lewontin 1979). Gould ve Lewontin'in uyarlanmacı program eleştirisinin aksinin ispatı için Mayr (1983), Brandon (1995) ve West-Eberhard'a (1992) bakınız.

Bir uyarlanma analizinde, fenotipin bir bileşenini çoğunlukla ideal uyarlanmışlığa erişmekten alıkoyan birçok sınırlamayı göz önünde bulundurmak özel önem taşır (Mayr 1983). Bireyin, bir bütün olarak, seçilimin hedefi olduğu ve fenotipin farklı yönleri üzerindeki seçilim baskıları arasında bir etkileşim olduğu daima hatırda tutulmalıdır. Bunu en iyi şekilde, en acil olarak gereken uçma uyarlanmalarını (tüyler, kanatlar, daha keskin gözler, büyümüş beyin) ilk olarak edindiği halde, daha önemsiz bazı sürüngen karakterlerinin (dişler ve kuyruk) kalmış olması nedeniyle tam olarak uçmaya uyarlanmamış olan *Arkeopteriks* örnekler.

Bir özelliğin uyarlanmışlığını kanıtlamanın teorik olarak iki yolu vardır. Birinci yol, özelliğin rastlantı eseri ortaya çıkmasının mümkün olmadığını göstermektir. Fakat bu girişimin başarılı olması çok zordur. İkinci yol, özelliğin çeşitli olası uyarlanma avantajlarını test etmektir. Bu avantajların başarısız olduğu ispatlanmazsa, uyarlanmışlık onaylanmış olur. Test edilmesi gereken şey, sorgulanan belli fenotipik özelliğin uyarlanmışlığıdır.

Bir organizmanın hemen hemen her özelliğinin seçilim bakımından önemli olduğu gösterilebilir ve gösterilmelidir. Deneysel olarak test edilmiş olan durumlar, endüstriyel melanizm (renk koyuluğu), salyangozlardaki şerit örüntüsü, mi-

mikri (canlı ortama uyum), eşeysel dimorfizm ve literatürde rapor edilen diğerlerinin değerlendirmeleridir (Endler 1986). Aksine, bir organizmanın herhangi bir özelliğinin seçilim bakımından önemli *olmadığını* kanıtlamak gerçekte imkânsızdır. Dolayısıyla, ikinci yöntemin uygulanması ve ancak bir özelliğin seçilimsel değerini ispatlama girişimleri başarısızlıkla sonuçlandığında şans açıklamasının benimsenmesi zorunludur.

Uyarlanmışlık Kademeli Olarak Edinilir

Yeni uyarlanmalar normalde gayet kademeli olarak edinilirler. 145 milyon yıllık fosil bir kuş olan *Arkeopteriks*, sürüngenlerle kuşlar arasında bir form olduğunu neredeyse kusursuz olarak ispat eder. Hâlâ, dişleri, kuyruğu, basit kaburgaları ve aynı sürüngenlerinki gibi ayrık iliyum ve iskiyum kemikleri (kalça kemiğinin bölümleri) vardı ama aynı zamanda bir kuşun tüylerine, kanatlarına, gözlerine ve beynine sahipti. Balinaların fosil ataları, iki farklı ortama uyarlanmalarında yine benzer bir ara formu belgelerler. Darwin, göz gibi harika bir organın doğal seçilim yoluyla evrilmiş olmasına hayret etmişti. Oysa karşılaştırmalı anatomi uzmanları, gözlerin hayvanlarda en az 40 kere bağımsız olarak evrimleştiğini göstermekle kalmamış, ayrıca mevcut ışığa duyarlı organlar arasında, dış derideki basit bir ışığa duyarlı noktadan, tüm donanımlarıyla birlikte mükemmel bir göz arasındaki her ara kademenin mevcut olduğunu da ortaya çıkarmışlardı. Aynı düzenleyici gen, *Pax 6*, gözleri olan tüm formlarda mevcut olduğu gibi, gözü olmayan taksonlarda da yaygındır. Gözler seçildiğinde, görüş için tayin edilen çok eski bir gen olduğu aşikârdır.

Yakınsama

Açık ekolojik nişler ya da bölgeler, bir kez buralara uyarlandıktan sonra yakınsama yoluyla aşırı benzer hale gelen, tamamen alakasız organizmalar tarafından tekrar tekrar ko-

lonize edilirler. En öne çıkan örnek, Avustralya'nın keseli memeli faunasıdır. Bunlar, plasentalı memelilerin yokluğunda, uçan sincap, köstebek, fare, kurt, porsuk, karıncayiyen gibi Kuzey Yarıküre plasentalılarına karşılık gelen (ve onlara önemli ölçüde benzeyen) tiplerin evrilmesiyle ortaya çıkmış keseli memelilerdir. Avustralya'da bal yiyenler, Afrika ve Hindistan'da güneş kuşu, Hawai'de bal tırmaşığı ve Amerika kıtalarında sinek kuşu gibi bitki özüyle beslenen, çok benzer fakat alakasız kuşlar da evrilmiştir (bkz. Şekil 10.4); Güney Amerika, Afrika, Madagaskar, Avustralya, Yeni Zelanda'da gelişmemiş kanatlı, uçamayan kuşlar; Avustralya, Filipinler, Afrika, Holarktik (dünyanın kuzeyindeki tüm karaları kapsayan ekozon) ve Güney Amerika'da orman tırmaşık kuşları evrilmiştir. Alakasız Amerika ve Afrika kirpileri o kadar benzerler ki, son zamanlara kadar yakından alakalı oldukları sanılıyordu. Yakınsamanın benzer durumlarına neredeyse tüm hayvan ve hatta bitki gruplarında rastlanır (örn. Amerikan kaktüsleri ile Afrika sütleyenleri, *bkz.* Şekil 10.5). Köpekbalıkları (balıklar), ihtiyozor (sürüngenler) ve domuzbalığı (memeliler) gibi sadece uzaktan alakalı hayvanlar bile yüzeysel olarak birbirlerine çok benzer hale gelmişlerdir.

Uyarlanmışlığın aynı anda her yerde bulunma durumu, bitkiler, mantarlar, protistler ve bakteriler ile de belgelenir. Yaşam formlarının şaşırtıcı bir değişme, doğal seçilime karşılık verme ve ekolojik fırsatlardan yararlanma kapasiteleri bulunur.

SONUÇLAR

Eşeyli üreyen organizmaların evrimi, biyolojik bir türün en küçük yerel toplumundan melezlenen popülasyonlar kümesine kadar, nesilden nesle popülasyonlardaki genetik değişimlerden oluşur. Seçilimin ihtiyaç duyduğu fenotipik varyasyonu sağlayan bu genetik değişimlere, sayısız süreç, özellikle de

mutasyon katkıda bulunur. En önemli faktör, her nesilde neredeyse sınırsız sayıda yeni genotip sağlanmasından büyük ölçüde sorumlu olan gen oluşumudur (rekombinasyon). Seçilim, iki ebeveyn çiftinin yavrularından ortalama iki tanesi haricinde tümünün eliminasyonundan sorumludur. Biyotik ve abiyotik çevreye en iyi uyarlanan bireyler hayatta kalanların arasına katılma şanslarını azami ölçüde artırırlar. Bu süreç, yeni uyarlanmaların gelişim sürecini ve evrimsel yeniliklerin edinimini destekler, böylece evrimsel biyoloji dilinde ifade edildiği şekilde, evrimsel ilerlemeye yol açar. Genel olarak bir popülasyon dönüşümü olan evrim, yeni bir türün-bireyin tek bir adımda oluşmasına yol açan belli kromozom süreçleri dışında, normalde kademeli bir süreçtir.

Genetik materyal (nükleik asit) sabittir ve çevreden gelebilecek etkilere karşı dayanıklıdır. Proteinlerden nükleik asitlere hiçbir bilgi aktarımı olamaz, dolayısıyla edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılması imkânsızdır. Bu, tüm Lamarckçı evrim teorilerinin kesin bir şekilde aksini ispat etmektedir. Rasgele değişikliklere ve doğal seçilime dayanan Darwinci evrim modeli, türler düzeyindeki ve özellikle tüm uyarlanmalardaki evrimsel değişimin bütün olgularına tatmin edici bir açıklama getirir.

KISIM III

ÇEŞİTLİLİĞİN BAŞLANGICI VE EVRİMİ: KLADOGENEZ

BÖLÜM 8

ÇEŞİTLİLİĞİN BİRİMLERİ: TÜRLER

Avrupalı ilk doğabilimcilerin, dünyadaki organik çeşitliliğin muazzam zenginliği hakkında hiçbir fikirleri yoktu. Bütün bildikleri, kendi yakın çevrelerindeki dikkat çekici bitki ve hayvanlardan ibaretti. Fakat bu durum, ortaçağdan sonra hızla değişti. On altıncı yüzyılla on dokuzuncu yüzyıl arasında gerçekleştirilen keşif gezileri, her kıtanın kendine özgü bir biyotası olduğunu, ayrıca yaşamın enlemden enleme büyük farklılıklar gösterdiğini, örneğin tropik bölgelerdeki yaşamın, ılıman ve arktik bölgelerdekinden çok çok farklı olduğunu ortaya koydu. Okyanus araştırmaları, yüzeyden en derinlere kadar zengin bir deniz yaşamı olduğunu ve mikroskopla incelemeler ise, plankton ve toprak ökaryotlarının, küçük eklembacaklıların, yosunların, mantarların ve bakterilerin devasa dünyasını ortaya çıkardı. Oysa bu, keşiflerin sonu değildi. Paleontoloji, keşiflere tamamen yeni bir boyut getirerek geçmiş jeolojik dönemlerdeki yaşamı ekledi.

Burası, yaklaşık dört milyon organizma türünü (bir yerlerde hâlâ tanımlanmamış beş ila yirmi milyon tür mevcuttur) betimleyip, sınıflandıran taksonominin muazzam başarısını incelemenin yeri değil. Onun yerine ben burada, bu şaşırtıcı çeşitliliğin evrimsel yönüne odaklanacağım.

YAŞAYAN ORGANİZMALARIN KAÇ TÜRÜ VARDIR?

Uzman olmayanların pek azı bu soruyu cevaplamanın ne kadar zor olduğunu bilir. Öncelikle, cinsiyetsiz organizmaların eşeysiz üreyen türleri (agamospecies), özellikle prokaryotlar, eşeyli üreyen taksonların biyolojik türlerinden tamamen farklıdır. Daha önemlisi, taksonların çoğunluğu hakkında hâlâ çok az bilgi mevcuttur. Böcek veya örümceklerin tropik bir cinsinin yeniden gözden geçirilmesiyle, bilinen türlerin yüzde sekseninin bilim için yeni olduğu görülmüştü ki, ekseriya bu tür durumlar olmaktadır. Aynı şey, nematodlar (yuvarlak solucan), maytlar ve az tanınan sayısız grup için de geçerlidir. Linnaeus, 1758'de, yaklaşık 9.000 bitki ve hayvan türünü biliyordu. Şimdiye dek (eşeysiz üreyenler hariç) 1,8 milyon hayvan türü tanımlanmıştır, tüm türlerin genel toplamının en az 5-10 milyon civarında olduğu tahmin edilmektedir. Bunların çoğu, tropik yağmur ormanlarının ağaç tepelerinde yaşarlar, oysa her yıl bu ormanların yüzde 1-2'lik kısmı tahrip edildiğinden bu rakam yakında gözle görülür derecede azalacaktır.

Tablo 8.1'de Robert May'in verdiği rakamlar, epey tutucu rakamlardır ve biyolojik tür kavramına dayalıdır. Eğer bunun yerine tipolojik (filogenetik dahil) tür kavramı kullanılırsa (aşağıda) bu rakamlar iki katından fazlaya çıkar. May'in rakamları, kardeş türleri içermediği için de düşüktür. Yaşayan hayvan türleri için 5,57 milyon sayısı elbette çok düşüktür fakat 30 milyonu bulan diğer tahminler de kesinlikle çok yüksektir. Bu rakamların en yüksek değeri, karşılaştırma amaçlıdır. Örneğin, sıcakkanlı kara hayvanı türleri (4.800 tür) sıcakkanlı uçan kuş türlerinin (9.800 tür) yarısından azdır. (Tablo 8.2).

Kuşlarla memeliler, en iyi bilinen türlerdir, yine de kuşlarda bile her yıl üç yeni tür keşfedilmektedir, memelilerde ise son zamanlarda Vietnam'da yarasalar ve kemirgenlere ek olarak, görkemli ve büyük yeni memeliler keşfedilmiştir. Kuşlar

Tablo 8.1. Tanımlanmış Canlı Türlerinin Sayıları (*bin*)

Âlemler		*Seçilmiş şubeler veya sınıflar*	
Protozoa	100	Omurgalılar	50
Algler	300	Yuvarlak solucanlar	500
Bitkiler	320	Yumuşakçalar	120
Mantarlar	500	Eklem Bacaklılar	4.650
Hayvanlar	5.570	(kabuklular	150)
	6.790	(örümceğimsiler	500)
		(böcekler	4.000)

Kaynak: May (1990)

Tablo 8.2. Omurgalıların Başlıca Sınıflarındaki Tür Sayıları

Teleost balıklar	27.000
Amfibiler	4.000
Sürüngenler	7.150
Kuşlar	9.800
Memeliler	4.800

için verilen 9.800 sayısı politipik türlerin genel bir yorumuna dayanmaktadır, burada izole çevrelerdeki popülasyonlar, alt türler olarak listelenmiştir (örnek için Şekil 8.1'e bakınız). Bunların çoğu, farklı yurtlu türler olarak sıralanırsa, kuş türlerinin sayısı 12.000'e çıkar. Hayvanların uzak ara en büyük grubu, böceklerdir. Bugün dünyada, birçok hayvan ailesi hatta bazı takım ve sınıfları üzerinde çalışan tek bir uzman bile yoktur. Şimdiye dek bilinmeyen organizma türlerinin tanımlanmasının gelecekte geçmiştekinden daha yavaş ilerleyeceğinden korkulmaktadır. Bu sorunun araştırması için May'e (1990) bakınız.

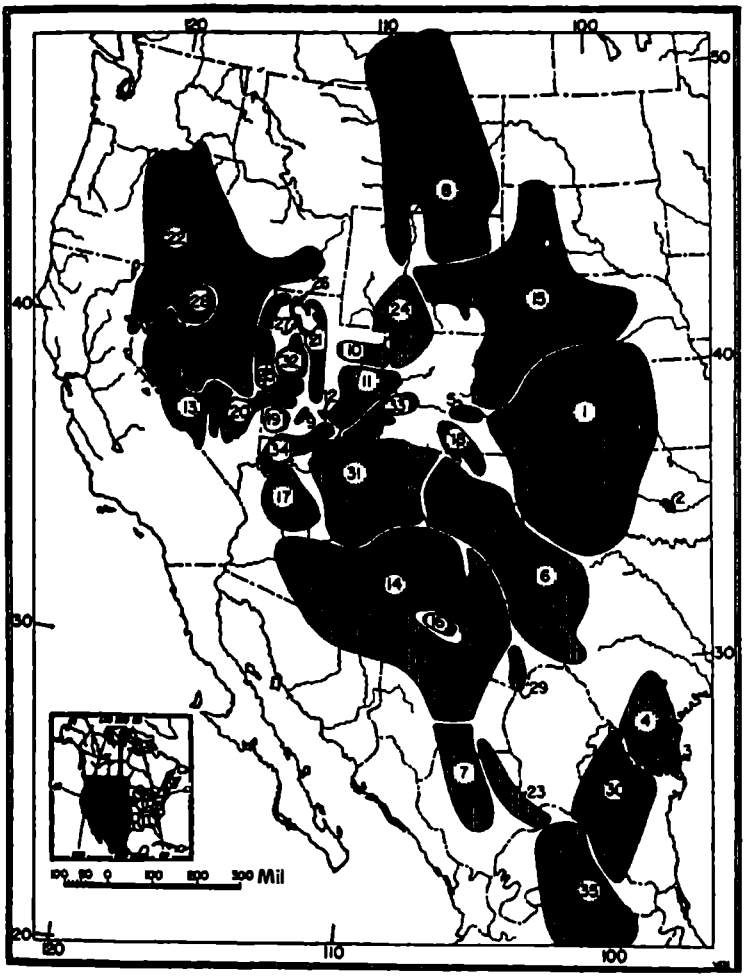
Doğabilimciler, uzun süredir, kafa karıştırıcı bir çelişkiyle karşı karşıyalar. Bir tarafta, bir türün popülasyonlarında zaman ve mekâna göre yaygın bir kademeli değişim sürekliliği mevcutken diğer tarafta, tüm türler ve tüm üst takson-

lar arasında boşluklar vardır. Paleontologları, fosil kaydın süreksizliğinden daha fazla etkileyen hiçbir şey olmamıştır. Çoğunun değişinimsel evrim (saltasyon) teorilerinin güçlü destekçileri olmalarının nedeni budur. Buna karşın, değişinimlerin gerçekleşmediğini artık bildiğimize göre, şu soruyu sormalıyız: Türler arasındaki boşluklar nasıl ortaya çıkar?

TÜR KAVRAMLARI VE TÜRLERİN TAKSONLARI

Türlerin ne oldukları anlaşılmadan türler arasındaki boşlukların kaynağının anlaşılamayacağı aşikârdır. Fakat doğabilimciler, bu noktada bir görüş birliğine varmakta çok sıkıntı çekmişlerdir. Yazılarında bunu, "tür problemi" olarak anmışlardır. Günümüzde bile henüz türün tanımında bir fikir birliği oluşmamıştır. Bu anlaşmazlıkların çeşitli nedenleri olmakla birlikte içlerinden ikisi, en önemlileridir. Bunlardan ilki, tür teriminin çok farklı iki şey için, hem kavram olarak tür için hem de takson olarak tür için kullanılmasıdır. Tür kavramı, doğadaki türlere ve onların doğa içindeki rollerine işaret eder. Bir tür taksonu, zoolojik bir varlığın tür kavramı tanımını karşılayan popülasyonlar topluluğunu ifade eder. *Homo sapiens* taksonu, bir bütün olarak belirli bir tür kavramını niteleyen, coğrafi olarak dağılmış popülasyonlar topluluğudur (bu konu aşağıda açıklanmaktadır). "Tür probleminin" ikinci nedeni, son 100 yıl içinde çoğu doğabilimcinin bağlı oldukları tipolojik tür kavramını bırakarak biyolojik tür kavramını kabul etmiş olmalarıdır.

Eğer bir türün coğrafi dağılım aralığı boyunca popülasyonlar arasındaki farklar azsa ve taksonomik tanımlamayı doğrulamıyorsa, bu türe monotipik denir. Bununla birlikte, sıklıkla, bir türün belli coğrafi ırkları, alt tür olarak tanımlanabilecek kadar farklı olurlar. Birkaç alt türden oluşan bir tür taksonuna politipik tür denir (Şekil 8.1).



Şekil 8.1. Politipik türler. Kanguru faresi *Dipodomys ordii* Woodhouse'ın 35 alt türünün dağılımı. Sayılar, çeşitli alt türlerin alanlarını belirtir. *Kaynak:* Mayr 1969.

Tür Kavramları

Bilindiği üzere, doğadaki canlı ya da cansız herhangi bir sınıftan bir varlığın, benzer herhangi başka bir sınıftan yete-

rince farklı olduğu düşünülmüşse, ona tür denmiştir. Böyle bir türün, onu diğer türlerden ayıran bazı türe özgü karakteristikleri vardır. Düşünürler bu tip türleri "doğal türler" olarak adlandırırlar. Türü sınırları net şekilde çizilmiş bir takson olarak tarif eden bu tür kavramına *tipolojik tür kavramı* adı verilir. Bu kavrama göre, bir tür, diğer türlerden bağlantı kurulamayacak bir farkla ayrılmış sabit bir tiptir. Eşeyli üreyen türlerde, belli bir zamanda, belli bir yerde bulunan organizmaları farklı bir tür olarak sınıflandırmak zor değildir. Belirtilen durumlar, "boyutsuz durum" olarak adlandırılır. Böyle türler, aynı yer ve zamanda birlikte var olurlar ve çoğunlukla birbirlerinden iyi tanımlanmış bir kesinti sayesinde ayrılırlar.

On dokuzuncu yüzyılın sonuna ve yirminci yüzyılın başına doğru, giderek daha fazla doğabilimci, organizma türlerinin tipler ya da sınıflar olmayıp, popülasyonlar ya da popülasyon grupları olduklarını kavramışlardı (bkz. Bölüm 5). Ayrıca, tipolojik tür kavramının temel çalışma prensibinin ("türün statüsünü fenotipik farklar belirler") pratikte güçlüklerle karşılaştığı görülmüştü. Örneğin, bariz taksonomik farklar göstermedikleri halde melezlenmeyen aynı yurtlu (*simpatrik*) doğal popülasyonlar her zamankinden daha sık bulunmuştu. Bu, tipolojik tür tanımına hiç uymuyordu. Böyle türler artık, *kriptik tür* veya *kardeş tür* olarak adlandırılmaktadır. Bu türler, geleneksel türlerden, fenotipik olarak farklı türlerdeki aynı genetik, davranışsal ve ekolojik farklarla ayrılırlar fakat geleneksel taksonomik farklara sahip değillerdir. Kardeş türler, bitkilerle protistlerde de bulunur (Grant 1981).

KARDEŞ TÜRLER

Fark edilebilir taksonomik karakterlerle ayırt edilemeyen bir arada var olan türler, dikkat çekici derecede yaygındır.

Avrupa'da sıtmanın dağılım örüntüsü, sıtma sineği *Anopheles maculipennis*'in, aslında bazıları sıtma parazitinin taşıyıcıları olmayan altı farklı kardeş türden oluşan bir topluluk olduğu keşfedilene kadar çok anlaşılmaz bir haldeydi. Ünlü protozoolog T. M. Sonneborn, kirpikliler (küçük kirpiksi kıllarla devinen tekhücreli hayvan) *Paramecium aurelia* ve çeşitleri üzerinde, 14 kardeş türden oluştuklarını kavrayana kadar 40 yıldan uzun bir süre boyunca çalışmıştı. Cırcır böceğinin Kuzey Amerika türleri, birbirlerine o kadar benzerler ki, türlerin hemen hemen yüzde 50'si, ancak farklı şarkıları dolayısıyla keşfedilmiştir. Şimdiye kadar, çoğu hayvan şubesi ve sınıfındaki kardeş türlerin sıklığı hakkında çok az bilgi edinilmiştir (bkz. Çerçeve 8.1).

Çerçeve 8.1. Kardeş Türler

Kardeş türler, melezlenmeden aynı yurtlu (simpatrik) olarak bir arada yaşayıp, üreme açısından birbirlerinden izole olan doğal popülasyonlardır. Geleneksel taksonomik karakterleriyle birbirlerinden ayırt edilebilmeleri henüz neredeyse hiç mümkün değildir. Birçok üst taksonda dikkate değer derecede yaygındırlar.

Tersi olarak düşünülebilecek durumun keşfi de, tipolojik taksonomist için aynı derecede rahatsız edicidir. Birçok türde, kendi popülasyonunun diğer üyelerinden çok farklı olduğu halde onlarla başarıyla üreyen bireyler bulunmuştur. Mavi Kaz ve Kar Kazı kompleksi buna bir örnektir; diğerlerinin değerlendirmeleri, Mayr (1963, s. 150-158) tarafından örnek olarak verilmiştir. Bu iki durum da, tipolojik tür tanımına uymaz.

Taksonomistler, sonunda fark derecesine değil, başka kriterlere dayalı yeni bir tür kavramı geliştirmek zorunda oldukları sonucuna varmışlardı. Yeni kavramları iki gözleme dayanıyordu: (1) türler, popülasyonlardan oluşurlar ve (2)

popülasyonlar birbirleriyle melezleniyorlarsa türdeştirler. Bu düşünce tarzı, *biyolojik tür kavramı* (BTK) ile sonuçlanmıştı: *Türler, üreme açısından bu tip gruplardan yalıtılmış, kendi aralarında melezlenen doğal popülasyon gruplarıdır.* Diğer bir deyişle, bir tür, bir üreme topluluğudur. Üremesinin yalıtılması, *yalıtım mekanizmaları* denen, bireyin diğer türlerin bireyleriyle melezlenmesini engelleyen (ya da başarısız kılan) özelliklerden etkilenir.

BAŞKA TÜR KAVRAMLARI VE TANIMLARI VAR MIDIR?

Son 50 yılda, altı yedi sözde tür kavramı daha öne sürüldü (Wheeler ve Meier 2000). Bu yeni tür kavramları yerinde kavramlar mı? Bana göre değiller. Bu kavramların yazarlarının hiçbiri, tür *kavramı* ile tür *taksonu* arasındaki farkı anlamış değillerdir. Yeni kavramlar yerine, sadece tür taksonlarına nasıl sınır konulacağına dair kriterler öne sürmüşlerdir (bkz. Çerçeve 8.2).

Tür kavramı, türün canlılar âlemindeki rolünü tarif eder. Şimdiye kadar sadece iki tane niteleyici kavram öne sürülmüştür: Bir tür ya bir çeşittir, farklı bir şeydir ve türün tanımı türün hangi kriterlere göre sınırlandığını belirtir (tipolojik kavram) ya da bir tür, bir üreme topluluğu olarak değerlendirilir (biyolojik kavram). Belli bir tür kavramı kapsamında türün sınırlandırılabileceği kriterlerin seçiminde biraz esneklik vardır. Willi Hennig'in tür tanımında, uygun *kladların* sınırlandırılmasına imkân tanımak için biyolojik tür kavramı, kladistik sınıflandırma ihtiyaçlarına göre uyarlanmıştır. Hugh Paterson'ın tanımlama kavramı ise, biyolojik tür kavramının farklı kelimelerle ifade edilişinden başka bir şey değildir. G. G. Simpson'ın sözde evrimsel tür kavramı, tanımlanamayan

Çerçeve 8.2. Türün Üç Anlamı

Maalesef, "tür" kelimesinin farklı kişiler için farklı anlamları vardır. Bu farklar açıkça anlaşılmadığında büyük karışıklık yaratır. En önemlisi, tür kelimesinin üç farklı kullanımının ayırt edilmesidir (Bock 1995).

Tür kavramı: Tüm klasik taksonomi uzmanları arasında en çok tutulan kavram olan tipolojik tür kavramının on dokuzuncu yüzyıl sonu, yirminci yüzyıl başına doğru, biyolojik tür kavramı (BTK) tarafından nasıl tamamlandığını (büyük ölçüde yerinin alındığını) anlatmıştım. Düşünürler, tipolojik türleri doğal çeşitler olarak anarlar. Bu tipolojik kavram, türlerin popülasyon eğilimli doğalarıyla ve evrimsel potansiyelleriyle çelişir. Belli bir popülasyonu tür olarak tanımlamaktan kuşku duyulduğunda biyolojik tür kavramının ölçütü (üreme uyumu) kullanılmalıdır. Aynı yurtlu türlerle ilgiliyse, karar çoğunlukla açık biçimde tanımlanmıştır. Ama farklı yurtlu türler söz konusu ise, aynı yurtlu türlerde bulunan uyuşmazlık derecesinin bulunup bulunmadığı çıkarsanmalıdır. Böyle bir çıkarım, kaçınılmaz olarak, biraz keyfi olacaktır. Sadece iki tane tür kavramı genel kullanımdadır: tipolojik ve biyolojik.

Tür taksonu: Türler, coğrafi dağılımlarına göre incelendiklerinde, çoğunun birbirlerinden az ya da çok farklı çok sayıda popülasyondan oluştuğu bulunur. Coğrafi olarak dağılmış böyle bir popülasyonlar öbeği, biyolojik tür kavramının tarif ettiği gibi, bir tür taksonudur. Bir tür taksonu, daima çok boyutlu iken, tür kavramı, boyutsuz duruma dayalıdır. İyi tanımlanmış alt bölümleri olan tür taksonlarına politipik türler denir.

Tür kategorisi: Bu, Linne hiyerarşisinde, bir tür olarak düşünülen bir taksona verilen kademedir. Aseksüel organizmaları inceleyen öğrenciler tarafından eşeysiz üreyen tür olarak tanınan türler, biyolojik türdeki popülasyonlar anlamında popülasyon oluşturmasalar bile, Linne hiyerarşisinde de tür kademesindedirler.

kriterler içerir ve pratikte yararsızdır. Çeşitli sözde soyoluşsal tür kavramları sadece tür taksonlarının nasıl sınırlandırılacağına dair tipolojik reçetelerdir. Yeni varsayımsal tür kavramlarının hiçbiri, aslında yeni bir kavram değildir.

Bunlar ya iki standart kavramın yeni kelimelerle ifadeleri ya da tür taksonlarının nasıl sınırlandırılacağına ilişkin yönergelerdir.

Biyolojik tür kavramı, sadece eşeysel üreyen organizmalar için geçerlidir. Aseksüel organizmalar, eşeysiz üreyen türler olarak belirlenmiştir (aşağıya bakınız). Son yıllarda, çeşitli başka tür kavramları da öne sürülmüş, ama hiçbiri biyolojik tür kavramının yerini tutamamıştır.

Paleontolog G. G. Simpson, paleontolojide, ayrı bir tür kavramı gerektiğini düşünerek evrimsel tür kavramını ortaya atmıştır. Bununla birlikte, tanımı, tanımlanamayacak çeşitli kriterler içermektedir. Ayrıca, onun tür tanımı, türlerin filetik bir soy içinde sınırlanmasına yardımcı olamaz. Filogenetik tür kavramı, kavram bile değildir, filogenetik ağaçtaki tür taksonlarının nasıl sınırlandırılacağını belirten tipolojik bir yönergedir. Benzer şekilde, tanımlanan türler kavramı da, biyolojik tür kavramının farklı bir formülasyonundan başka bir şey değildir.

TÜRÜN ANLAMI

Bir Darwinci, canlı organizmaların her bir özelliğinin evrimleşme sebebini daima bilmek ister. Dolayısıyla şu soruları sorar: "Neden türler vardır?" "Neden eşeysel üreyen canlılar, türler altında toplanmışlardır?" "Canlılar âlemi, niçin bir şekilde karşısına çıkan benzer bir bireyle çiftleşen bağımsız bireylerden oluşmaz?" Sebep bellidir, türler arasındaki melezler üzerinde yapılan çalışmalar, bu soruyu cevaplar. Melezler (özellikle genetik melezlemelerdekiler), neredeyse hep düşük kalitededir ve çoğunlukla yaşayamaz veya az çok kısırdır. Bu, özellikle hayvanların melezleri için geçerlidir. Bu, dengeli ve uyumlu sistemler olan genotiplerin, başarılı bir melezleme için çok benzer olmaları gerektiğini gösterir. Aksi takdirde, türlerin çaprazlanmasının ürünleri

olan melez zigotlar, çoğunlukla olduğu gibi, ebeveyn genlerinin dengesiz ve uyumsuz bir bileşimi olma eğilimindedirler, bunun sonucunda ya yaşayamazlar ya da kısır bireyler olurlar.

Türün anlamı artık gayet barizdir. Türlerin yalıtım mekanizmaları, dengeli ve uyumlu genotipin bütünlüğünü koruyan düzenlerdir. Bireylerin ve popülasyonların türler halinde organize olmaları, dengeli ve başarılı genotiplerin yabancı, uyumsuz genotiplerle çaprazlandıklarında oluşacak dağılmayı önler, dolayısıyla düşük kaliteli veya kısır melezlerin doğmasına engel olur. Demek ki, türlerin bütünlüğünü, doğal seçilim muhafaza eder.

Yalıtım Mekanizmaları

Peki, nedir bu yalıtım mekanizmaları? Bunlar, şöyle tanımlanırlar: *Yalıtım mekanizmaları, ayrı ayrı organizmaların, aynı yurtlu farklı türlerin popülasyonlarıyla melezlenmelerini önleyen biyolojik özellikleridir.*

Bu tanımlama, coğrafi engellerin veya başka türlü harici soyutlanmaların, yalıtım mekanizması olamayacaklarını gayet açık bir şekilde gösterir. Örneğin, aynı yurtlu olsalardı melezlenebilecek olan iki popülasyonu ayıran bir dağ silsilesi, yalıtım mekanizması değildir. Ayrıca özellikle bitkilerdeki yalıtım mekanizmaları, çoğunlukla "sızdıran tiptedir" yani, bir melezin oluşumuyla sonuçlanan rastlantısal bir "hatayı" önlemezler. Yine de böyle rastlantısal bir melezlik, genel bir melezlenmeye ve iki türün kaynaşmasına yol açacak kadar başarılı değildir.

Yalıtım mekanizmalarını sınıflandırmak için çeşitli yollar önerilmiştir. Benim benimsediğim yolda, potansiyel eşlerde bu engellerin üstesinden gelindiği bir dizilim mevcuttur (Tablo 8.3).

Tablo 8.3. Yalıtım Mekanizmalarının Sınıflandırılması

1) Eşleşme öncesi ve zigot öncesi mekanizmalar: Türler arası eşleşmeleri önleyen mekanizmalar.
   a) Potansiyel çiftlerin buluşması engellenir (mevsimsel ve yerleşim yeriyle ilgili yalıtım).
   b) Davranışsal uyumsuzluklar eşleşmeyi engeller (etolojik yalıtım [doğal ortamda hayvan davranışları]).
   c) Çiftleşme girişiminde bulunulur fakat sperm aktarımı gerçekleşmez (mekanik yalıtım).
2) Eşleşme sonrası veya zigot sonrası mekanizmalar: Türler arası melezlenmenin tam başarısını düşüren mekanizmalar.
   a) Sperm aktarını olur fakat yumurta döllenmez (gamet uyumsuzluğu).
   b) Yumurta döllenir fakat zigot ölür (zigot ölümü).
   c) Zigot, düşük yaşama yeteneği olan F1 melezi haline gelir (melezin yaşama yeteneği olmaması).
   d) F1 melezi yaşayabilir fakat kısmen ya da tamamen kısırdır veya yetersiz F2 doğurur (melez kısırlığı).

Farklı organizma gruplarının farklı yalıtım mekanizmaları olabilir. Örneğin, memeli ve kuş türleri, genellikle esasen davranış uyumsuzlukları tarafından ayrı tutulurlar. Henüz eşleşmeyi başaramayan birçok ördek türü gibi bu tip türler, tamamen kısır olabilirler. Kısırlığın, yaygın yalıtım mekanizması olduğunu varsaymak doğru olmaz. Kısırlığın bitkilerde hayvanlara nazaran daha önemli olduğu aşikârdır çünkü bitkilerdeki kısırlık "edilgendir" yani, rüzgâr, böcekler, kuşlar veya diğer dış etmenlerden etkilenir. Bu nedenle, melezler, bitkilerde hayvanlara oranla daha sık görülür. Yine de, rastlantısal melezlerin oluşumu, iki ebeveyn türün tam olarak kaynaşmasına nadiren yol açar. Bununla birlikte bitkilerde melezlenme, allopoliploite (organizmanın, genetik olarak farklı kromozom takımlarının bir araya gelmesiyle oluşması) vasıtasıyla yeni türlerin oluşumuna neden olabilir (bkz. Bölüm 9). Çeşitli yalıtım mekanizmalarının genetik temelinin incelenmesi, hâlâ emekleme dönemindedir. Üreme yalıtımını

oluşturan genlerin sayısı, iki kelebek türündeki feromon (bir türün bireyleri arasındaki sosyal ilişkileri düzenleyen kimyasal) oranında olduğu gibi, birden on dörde ya da daha fazlasına kadar değişim gösterebilir, bu da ***Drosophila***'nın yakından alakalı iki türünün melezi olan erkeklerdeki kısırlığı açıklar.

Melezleme

Bilindiği üzere melezleme, yerleşik türlerin arasındaki çaprazlama olarak tarif edilir. Melez, böyle bir çaprazlamanın ürünüdür. Aynı türün farklı popülasyonları arasında gen değiş tokuşu sık görülür (gen akışı olarak anılır) ama buna melezleme adı verilmemelidir. Melezleme daha ziyade, yalıtım mekanizmaları etkisiz ("sızdıran tipte") ise gerçekleşir. Başarılı bir melezleme, bir türün genlerinin diğer bir türün genomuna aktarılmasına (introgresyon) yol açar. Bazı popülasyonlarda, özellikle kendi içinde melezlenenlerde bu, seçilim değerinin artması sonucunu doğurur.

Melezlenmenin sıklığı çok değişkendir. Çoğu üst hayvanlarda nadir olmakla birlikte, rastlantısal bir cinste sık olur. Örneğin, Galapagos Adaları'ndaki yer ispinozunun (*Geospiza*) altı türü arasında, bariz bir seçilim değeri kaybı olmaksızın, büyük ölçüde melezlenme mevcuttur. Melezlenme, bazı bitki ailelerinde de sıktır. Bu ailelerde introgresyonun sıklığına karşın melezlenmenin, ancak nadiren iki türün kaynaşmasına ve hatta daha da nadiren yeni bir türün ortaya çıkmasına yol açtığı görülür. Bitkilerde, kısır bir türün melezinin kromozom sayısının ikilenmesi, kısıra-yakın allotetraploit (her biri farklı türden gelen iki kromozom takımı taşıyan tetraploit organizma) türün ortaya çıkmasına neden olabilir (bkz. Şekil 5.2). Omurgalıların belli gruplarında (sürüngenler, amfibiler ve balıklarda), türün melezleri, döllenmesiz üremeye (partenogeneze) geçebilir ve ayrı bir tür olarak işlev görebilir. Bazı türlerin çaprazlanmasında F1 melez nesli, artmış bir yaşama yeteneği ("melez azmanlığı" yani heterozigot bireyin homo-

zigot bireylerden daha üstün fenotipik özellikte olması) gösterebilir fakat bu, F2'de, sonraki nesillerde ve geri melezlemelerde tersine döner. Genelde, melez bölgeleri, henüz tam olarak etkin bir yalıtım mekanizması edinmemiş olan iki popülasyon ("tür"), ikincil bir temasa girdiklerinde oluşur.

Tür Özgünlüğü

Bir popülasyondaki her bir birey benzersiz şekilde ayrık olsa da ve her yerel popülasyon diğerlerinden biraz farklı olsa da, bir türün içindeki bu değişkenlik, bir türün üyelerinin "türe özgü" karakterler paylaşmadığı anlamına gelmez. Buna rağmen bu karakterler, bir öz gibi sabit değil, daima biraz değişkendir, daha önemlisi, takip eden nesillerde evrimleşme kapasitesine sahiplerdir. Açık ara en önemli türe özgü karakterler, yalıtım mekanizmalarıdır; diğerleri, niş tercihi gibi ekolojik özellikler olabilir.

Çok sayıda çeşitlendirici yerel faktöre rağmen, birtakım tümleyici süreçler her türün sürekli korunmasını sağlar. Bunların arasında en önemlisi, gen akışıdır (bkz. Bölüm 5). Genotipin temelde muhafazakâr yapısı da en az bunun kadar önemlidir. Yerel bir popülasyonun ortalama genotipi, önceki yüzlerce ya da binlerce neslin doğal seçilime uğramasının bir sonucudur. Bu idealden herhangi bir sapma, dengeleme seçilimi tarafından karşı seçilime uğratılacaktır.

Bununla birlikte, seçilim faktörleri, belli bir türün alanı içinde her yerde aynı değildir. Örneğin, sıcaklığın enlemlere göre değişimi söz konusudur ve birçok türün yerel popülasyonları, yerel sıcaklığa en iyi uyarlanmak üzere seçilirler. Bu, böyle bir türde, iklimsel değişim derecelerine paralel olan karakteristik değişimler yaratır. Böyle bir karakter değişimine, "eğim" (*cline*) denir (bu terim, birbiriyle akraba organizmaların coğrafi ya da çevresel koşullar nedeniyle fizyolojik veya morfolojik değişime uğramasını anlatır). Bir eğim, daima belli bir karakteri işaret eder. Bir türün coğra-

fi varyasyonu, coğrafi olarak değişen karakterlerinin sayısı kadar eğim içerir.

Cinsiyetsiz Organizma Türleri

Eşeyli üreyen organizmaların biyolojik türlerinin eşdeğeri, cinsiyetsiz organizmalarda mevcut değildir. Biyo-popülasyonlar gibi üreme toplulukları, prokaryotlarda bulunmaz. Dolayısıyla tanımlanacak kaç "tür" bakteri olduğuna dair dikkate değer bir belirsizlik mevcuttur. Ayrıca, öbakteri ve arkeabakteri gibi bazen iki farklı âlemde sınıflandırılan bakterilerin, yatay gen transferi ile sık sık gen değiş tokuşu yaptıkları bilinir. Bu durumlarda, tipolojik tür tanımına başvurmak ve eşeysiz denen bu türleri, fark derecelerine göre tanımlamak zorunda kalınır.

Bununla birlikte, eşeysiz üreme ökaryotlarda yaygındır. Eşeysiz üreyen her bir birey, genetik açıdan aynı olan bir bireyin klonudur. Yeni bir mutasyon oluştuğunda, bu, yeni klonun ortaya çıkışına işaret eder. Her klon, seçilimin bir hedefidir. Doğal seçilim nedeniyle, birçok klon elenerek başarılı klon yığınları arasında boşluklar oluşturur. Eğer bu yığınlar birbirlerinden yeterince büyük boşluklarla ayrılırlarsa, bunlar farklı türler olarak değerlendirilirler. Prokaryotlarda, mutasyonun ve ara klonların yokoluşunun uyardığı türleşme, biyolojik türlerde olan türleşmeden tamamen farklıdır. Böyle soyların diğer gruplarından, biyolojik türlerin taksonlarınınki kadar farklı olduğu düşünülen eşeysiz türler, Linne hiyerarşisinde tür olarak sıralanmışlardır.

Bir sonraki bölümde, mevcut türlerin kohezyonunu muhafaza eden çeşitli yalıtım mekanizmalarına rağmen yeni türlerin nasıl oluşturulabildiğini göstereceğim.

BÖLÜM 9

TÜRLEŞME

Bölüm 5, 6 ve 7'de belli bir popülasyonda meydana gelen evrimsel süreçleri ele almıştım. Eğer bunlar gerçekleşen yegâne evrimsel süreçler olsalardı, her tür evrilebilse bile dünyadaki toplam tür sayısı hep aynı kalırdı. Ve soy tükenişi mevcutsa, şu sorunun cevaplanması gerekirdi: Eskilerin yerlerini alan türler nereden geliyor? Lamarck, bunu kavramış ve yeni türlerin sürekli kendiliğinden ortaya çıktığını varsayarak problemi çözmüştü. Bunlar tanıdığı en basit organizmalardı fakat kademeli olarak üst bitki ve hayvanlara evrileceklerdi. Yerküre atmosferinin hâlihazırdaki bileşimi nedeniyle 3,8 milyar yıl önce mümkün olan yeni hayatların kendiliğinden başlaması gibi bir olgunun, artık gerçekleşemeyeceğini şimdi kavrıyoruz. Başka bir cevap aramalıyız.

TÜRLEŞME

Yeni türlerin sürekli ortaya çıktığını biliyoruz dolayısıyla türlerin bu şekilde çoğalmasını sağlayan mekanizmayı aramalıyız. Var olan milyonlarca organizma türünün nasıl ortaya çıktığını keşfetmek istiyoruz. Türlerin bu çoğalma süreci, bir fosil soyundaki türün filetik evriminden tamamen farklı bir şeydir. Ama daha çok da, bakteriler, mantarlar, dev sekoya-

lar, sinek kuşları, balinalar ve kuyruksuz maymunlar gibi çok farklı tiplerin neden ve nasıl evrimleştiğini bilmeyi de isteriz. Aslında, Dünya'daki şaşırtıcı organik çeşitlilik hakkında her şeyi bilmek isteriz. Bu soruların cevapları çok yavaş oluşmuştur, Darwin, türleşme problemini çözememiştir. 1900'de Mendel'in çalışmasının yeniden keşfi bile, başta, biyo-çeşitlilik araştırmasında bir başarısızlık olmuştu çünkü genetik, cevabı gen düzeyinde aramıştı. Sonuçta, T. H. Morgan, H. J. Muller, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane ve Sewall Wright gibi önde gelen genetikçiler, türleşmeyi anlamamıza önemli bir katkıda bulunamamışlardı. Onların tek bir gen havuzunda meydana gelen süreçlere odaklanan yöntemleri, biyo-çeşitlilik meselesiyle ilgilenmelerine uygun değildi.

Türleşme konusunda ilerleme kaydetmek için tamamen farklı bir yöntem benimsemek (bir türün farklı popülasyonlarını karşılaştırmak, yani coğrafi varyasyonu incelemek) gerekiyordu. Aslında izlenen bu yol, özellikle İngiltere, Almanya ve Rusya'daki taksonomi uzmanlarınca benimsenmişti. Önde gelen kuş, memeli, kelebek ve diğer birkaç hayvan grubu üzerinde uzmanlaşmış araştırmacıların, bu türleşme problemini çözmek için seçilecek yolun coğrafi yaklaşım olduğu konusunda fikir birliğine varmaları, 1859'dan sonra 60 yıldan uzun bir süre almıştı. Bir popülasyon, kendi ebeveyn popülasyonundan izoleyken yalıtım mekanizmaları edindiğinde yeni bir türün evrilebileceğini öne süren *coğrafi* veya *farklı yurtlu türleşme* teorisini benimsemişlerdir. Maalesef matematiksel popülasyon genetikçileri, bu öncülerin çalışmalarını bilememişlerdi. Genetikçiler ile taksonomi uzmanı doğabilimciler, ancak 1940'larda, evrimsel sentez sırasında, birbirlerinin çalışmalarına aşina olmuşlar ve kendi bulgularının bir sentezini oluşturmuşlardı (Mayr ve Provine 1980).

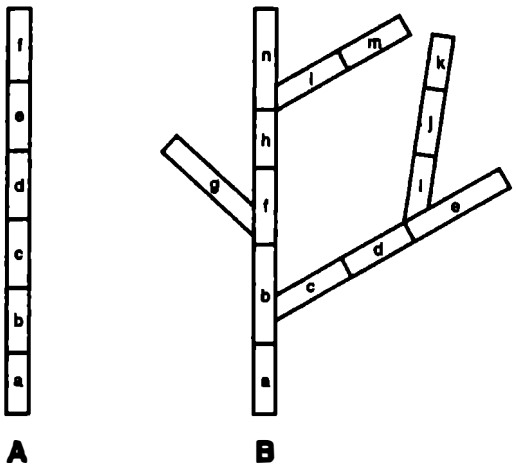
Sonradan, biyo-çeşitliliğin doğuşunu anlamak için tek bir popülasyonu farklı zamanlarda incelemenin, deyim yerindeyse, dikey olarak çalışmanın yeterli olmadığı; bir türün

farklı çağdaş popülasyonlarının birbirleriyle kıyaslanması gerektiği kavranmıştır. Belli bir yörede her biri potansiyel olarak melezlenen bireylerden oluşan yerel popülasyonların (deme) karşılaştırılmasıyla işe başlanır. Sonra, türün ayırt edilebilir, coğrafi olarak yayılmış ırkları incelenir. Bunlar ya aynı türün diğer coğrafi olarak yayılmış ırklarıyla yavaş yavaş birbirlerine karışırlar ya da coğrafi bir engelle ayrılmışlarsa belirgin bir taksonomik karakter farkı gösterirler. Aslında bazı coğrafi olarak yalıtılan popülasyonlar o kadar farklı olabilirler ki onları, coğrafi olarak yayılmış alt tür olarak mı yoksa yeni bir tür olarak mı sıralamak gerektiğine karar vermek, neredeyse isteğe bağlıdır. Sonunda bu türler, özellikle de en yakından alakalı oldukları düşünülen aynı yurtlu (simpatrik) türler arasındaki farklar incelenir. Bu farklı tipteki popülasyonları doğru dizilimde yerleştirmek suretiyle, türleşmenin rotası canlandırılabilir.

Kuşlar ve memeliler arasında özel bir biçim olan coğrafi türleşme, en adamakıllı araştırılan türleşme biçimidir (Mayr 1963; Mayr ve Diamond 2001). Fakat türleşmeyi daha eksiksiz olarak ele almak için, problem, önce tarihsel açıdan gözden geçirilmelidir.

Bir türün çeşitli torun türleri nasıl doğurduğunu anlamak için türün ne olduğunu anlamak gerekir. Bölüm 8'de anlatıldığı gibi, bir tür taksonu, "bu tip diğer gruplardan üreme açısından soyutlanmış, kendi içinde melezlenen popülasyonlar" grubudur. Bu tip bir üreme popülasyonları topluluğu, aynı zamanda atalarından da, torunlarından da farklıdır ve bu özellik kafa karışıklığı yaratır. Paleontologlar, bir soyoluş çizgisine üye, farklı geçici popülasyonları karşılaştırırken onları çoğunlukla değişik türler olarak adlandırmışlar ve bu değişiklik için türleşme kelimesini kullanmışlardır çünkü birbirlerinden farklı olduklarını görmüşlerdir. Buna rağmen, zaman boyutunda böyle bir değişiklik, tür sayısında bir artışa neden olmaz ve en iyi deyişle *filetik evrim* olarak anılır (Şekil 9.1).

Modern evrimci, türleşmeden bahsettiğinde, türlerin *çoğalmasını* yani, tek bir ebeveyn türden birkaç yeni tür oluşmasını kasteder. Bu, Darwin'in, Güney Amerika'da kolonileşen bir alaycı kuş türünün, Galapagos'un farklı adalarında üç yeni alaycı kuş türü oluşturduğu sonucuna vardığı *Beagle* yolculuğundaki gözlemiydi. Bu süreç, artık bizim, coğrafi ya da farklı yurtlu türleşme adını verdiğimiz süreçtir.



Şekil 9.1. Filetik evrim ile türleşmenin karşılaştırılması. A'da (filetik evrim), binlerce veya milyonlarca yıl sonra, *a* türü, *f* türüne evrimleşir fakat hâlâ tek bir türdür. B'de (türleşme), *a* türü, türlerin çoğalması süreciyle beş torun tür (*g, m, n, k, e*) ortaya çıkarır.

FARKLI YURTLU TÜRLEŞME SÜRECİ

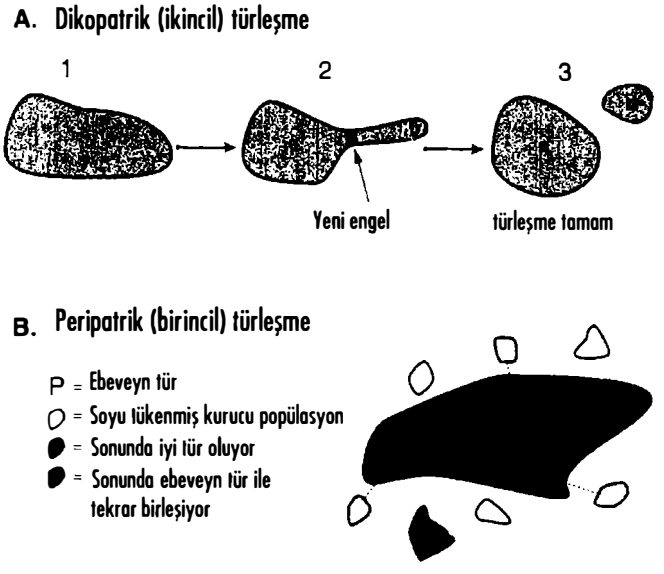
Farklı yurtlu türleşme sürecinin ortaya çıkardığı temel soru şudur: Üreme yalıtımı nasıl ortaya çıkar? Türü tek bir popülasyon olarak görmekle bu soruya cevap bulamayız; görüş açımızı türü çok boyutlu bir tür taksonu olarak algılayacağımız şekilde genişletmemiz gerekir.

Bir tür taksonu içinde yer alan tüm popülasyonlar, birbirleriyle fiili gen alışverişinde bulundukları yakın bir temas içinde değildirler. Gerçekte bazı popülasyonlar, suyun, dağların, çöllerin veya türe uygun olmayan herhangi bir arazinin oluşturduğu coğrafi engellerle birbirlerinden yalıtılmışlardır. Bu engeller, eşeyli üreyen türlerde gen akışını düşürür ya da engeller ve her popülasyonun, ebeveyn türün diğer popülasyonlarından bağımsız olarak evrilmesine olanak sağlar. Böyle yalıtılmış olarak evrilen bir popülasyona *ayrışan tür* denir.

İzole bir popülasyonda ne olur? Böyle bir popülasyonda, ebeveyn türdeki benzer süreçlerden farklı olabilecek çok sayıda genetik süreç gerçekleşir. Yeni mutasyonlar olabilir, bazı genler, örnekleme kazaları yüzünden kaybolabilir, rekombinasyon ebeveyn türünkinden farklı yeni bir fenotip çeşitliliği yaratabilir ve değişik genler bir popülasyondan diğerine göç edebilir. Daha önemlisi, izole popülasyon, ebeveyn türden biraz farklı bir biyotik ve fiziksel ortamda yaşar, dolayısıyla biraz değişik seçilim baskılarına maruz kalır. Dengeleme seçiliminin devam eden faaliyetine rağmen, izole popülasyon, genetik açıdan kademeli olarak yeniden yapılanır ve ebeveyn türden giderek ıraksar. Bu süreç yeterince uzun olursa, nihayetinde izole popülasyon, farklı bir tür olarak nitelenebilecek kadar genetik farklılık gösterir. Bu süreç esnasında, engellerin yapısında yeni evrilen türün ebeveyn türün alanını istila etmesine olanak sağlayan bir değişiklik olduğunda izole popülasyon, ebeveyn popülasyonla melezlenmesini engelleyecek yeni bir yalıtım mekanizması edinebilir. Bu gerçekleştiğinde, ayrışan tür, yeni bir tür olarak tanınır. Burada tarif edilen süreç, coğrafi veya farklı yurtlu türleşmeyi gösterir. Daima oluşturulan çok sayıda ayrışan türün kaderi nedir? Çoğu, tür düzeyine gelmeden önce, ebeveyn türle yeniden birleşir, aksi takdirde yok olur. Böyle ayrışan bir türün sadece ufak bir bölümü, türleşme sürecini tamamlar. Aslında, farklı yurtlu türleşmenin iki şekli vardır.

İki Yurtlu (Dikopatrik) Türleşme

İki yurtlu (dikopatrik) türleşmede, bir türün önceden komşu olan popülasyonlarının arasında coğrafi bir engelin ortaya çıkması yalıtıma neden olur (Şekil 9.2). Örneğin, Pleistosen sonunda Bering Boğazı'nın sularla dolması, Sibirya ve Alaska arasında bir deniz engeli oluşturmuş ve önceden devamlı Holarktik bir tür olan popülasyonlarda bir ıraksama başlatmış ve onları ikiye ayırmıştır. Böyle tali bir yalıtımla oluşan iki yurtlu türleşmeler, kıtasal alanlarda çok sık görülür. Her buzullaşmanın başında buzulların ilerlemesi, gerileyen türleri, birbirlerinden az ya da çok derecede ıraksadıkları çok sayıda izole buzul sığınağına itmiştir. Benzer bir olgu, Pleistosen'in kurak dönemlerinde tropik yağmur ormanları birkaç yağmur ormanı sığınağına dönüştüğünde tropik bölgelerde de gerçekleşmiş görünmektedir. Bu sığınaklardaki popülasyonların çoğu, yeni türler haline gelmiştir.



Şekil 9.2. Farklı yurtlu türleşmenin iki şekli.

Çevre Yurtlu (Peripatrik) Türleşme

Çevre yurtlu (peripatrik) türleşmede yalıtıma, mevcut türün alanının sınır çizgisinin dışında, kurucu bir popülasyonun oluşması neden olur (Şekil 9.2). Bu kurucu popülasyon, ana popülasyondan, elverişsiz arazi nedeniyle yalıtılmıştır ve bağımsız olarak evrimleşebilir. Çevre yurtlu türleşmenin önemi, döllenmiş tek bir dişi ya da sadece birkaç birey tarafından kurulduğunda, kurucu popülasyonun küçük ve genetik açıdan zayıf olduğu olgusunda yatar. Yeni popülasyonun gen havuzu, istatistiksel açıdan ebeveyn popülasyonun gen havuzundan farklı olacaktır ve genotipte bir yeniden yapılanmayı, özellikle yeni, epistatik veya genler arası etkileşimleri destekleyebilecektir. Kurucu popülasyon ayrıca, biyotik olan ve olmayan yeni çevrenin artan seçilim baskısına da maruz kalır. Dolayısıyla kurucu popülasyonlar, evrimsel açıdan, yeni nişlere ve uyarlanmalı bölgelere gitmeyi üstlenmek için potansiyel olarak, ideal bir konumdalardır (Mayr 1954). Aynı zamanda da, soy tükenmesi ve muhafazakâr gen akışı faktörü karşısında son derece savunmasızdırlar. Yalıtım, öncelikli olarak, yeni bir türün gelişmesine olanak tanıyacak şekilde tam olmalıdır (bkz. Bölüm 10).

DİĞER TÜRLEŞME TİPLERİ

Darwin, 1850'lerde, ekolojik ıraksamaya dayalı bir türleşme şeması çıkarmıştı. Bir popülasyondaki bireylerin değişik niş tercihleri edinmeleri durumunda birkaç nesil sonra farklı bir tür haline geleceklerini varsaymıştı. Böyle bir türleşme, coğrafi yalıtım olmaksızın gerçekleşir; bu, aynı yurtlu (simpatrik) türleşmedir. Sonraki 80 yıl boyunca bu, en yaygın olarak kabullenilmiş türleşme teorisiydi (Mayr 1992). Fakat bu teori, memeliler, kuşlar, kelebekler ve böceklerdeki türleşme vakaları üzerinde özenle yapılan hiçbir çalışmada teyit edilememişti. 1942'de yayımlanan *Systematics and Origin of Species*

(Türlerin Kökeni ve Sistematiği) adlı kitabımda, coğrafi yalıtımın bu gruplarda özel bir türleşme mekanizması olduğunu ve tek bir aynı yurtlu türleşme vakasının dahi kanıtlanmadığını göstermiştim.

Aynı Yurtlu Türleşme

Memeliler ve kuşlarda farklı yurtlu türleşmenin özel bir durum olması, diğer organizma gruplarında aynı yurtlu türleşme ihtimalini ortadan kaldırmaz. Belirli konak bitkiler üzerinde uzmanlaşmış böcekleri araştıran (Bush 1994) ve aşağıdaki senaryonun kanıtlarını sunan böcekbilimciler sürekli bunu iddia etmişlerdir. Bitki türü A'nın üzerinde yaşamak üzere uzmanlaşmış böcek türünün bazı bireyleri, bitki türü B'yi kolonileştirebilirler. Kolonicilerin eşleşmesi, üzerinde bir bireyin yaşadığı bitki türüyle sınırlıysa B'deki kolonici, sadece B'nin diğer sakinleriyle eşleşebilir ve yavaş yavaş, uygun yalıtım mekanizmalarını edinebilir. Bu türleşme, A bitkisinden gelen böceklerin B bitkisini işgal etmeye devam etmeleri ve B bitkisindeki böceklerin A bitkisine doğru tersine kolonileştirme hareketleri yüzünden engellenir. Bununla birlikte, bazı durumlarda B bitkisi üzerindeki işgalcilerin, sadece B'de yaşayan diğer bireylerle eşleşme tercihi edinebildiklerine dair kanıt mevcuttur. Bu eş tercihi, sonradan, A üzerindeki ebeveyn popülasyon ve B'deki koloniciler arasında bir engel oluşturacaktır. Zaman içerisinde bu, B bitkisi üzerindeki kolonicilerde aynı yurtlu türleşmeye neden olacaktır.

Ayrıca, oldukça izole bir su ortamında birbiriyle yakından alakalı iki ya da daha fazla tatlı su balığının bir arada bulunduğu birçok durum da, en iyi şekilde, aynı yurtlu türleşmeyle açıklanabilir. Örneğin, Kamerun'daki bazı küçük krater göllerinde çiklet balıklarının çok benzer iki ya da ikiden fazla türü bir arada bulunmaktadır. Bunlar, birbirlerine, gölden dışarı doğru akan nehirde yaşayan atasal türden daha çok benzemektedirler. Balıklarda görülen bu ve benzeri diğer

vakalarda aynı yurtlu türleşmeyi gerçekleştiren mekanizma, dişilerin belli bir habitat tercihiyle aynı habitatı tercih eden erkeklerin özelliklerini eş zamanlı olarak yeğlemeleridir. Bu tip eşzamanlı bir tercih, Amerikan çiklet balıklarında görülmez. Eş tercihiyle (eşeysel seçilim) niş tercihinin eşzamanlı olarak edinimi yoluyla gerçekleşen aynı yurtlu türleşme, birkaç tatlı su balığı ailesinde kanıtlanmıştır. İki ayrışan türün melezleri, ebeveyn türden daha düşük seçilim değerine sahip olabilirler. Bu kanıt, aynı yurtlu türleşmenin, konağa bağımlı, bitkiyle beslenen böceklerde de, yine eşzamanlı eş ve niş tercihi yoluyla mümkün olabileceğini gösterir. Buna rağmen, bu durum, kurucu popülasyonlarda farklı yurtlu türleşme yoluyla, konağa bağımlı yeni türler oluşması imkânını ortadan kaldırmaz.

Ani Türleşme

Kromozomların yaptığı bazı işlemler kanalıyla, ebeveyn türün bireylerinden üreme açısından hemen soyutlanmış bir birey ortaya çıkabilir. Örneğin, bitkilerde sıklıkla, kısır tür AB (A türünden bir kromozom seti ile B türünden diğer kromozom seti), mayoz bölünmeyi ve gamet (AABB) üretimini düzelterek kromozom ikilenmesi yaşar. Yeni poliploit, yaşayabilen bir tür olur (bkz. Şekil 5.2). İlave melezleme ve kromozom ikilenmeleriyle bir poliploit dizisi üretilebilir. Bazı hayvanlarda (henüz memelilerde ve kuşlarda görülmemiştir) bunun yerine gerçekleşen, bir kısır türün melezinin döllenmesiz üremeye ve eşeysiz üremeye kaymasıdır. Böyle vakalar, balıklarda, amfibilerde ve sürüngenlerde görülmüştür. Yine çok kromozomluluk durumunda olduğu gibi, coğrafi olmayan türleşme vakaları, daha nadirmiş ve evrimsel çıkmazlarmış gibi görünürler. Alt seviye hayvanlarda üreme ve türleşmeleri konusundaki bilgimiz, coğrafi olmayan türleşmenin ne kadar yaygın olduğunu söyleyebilmek için çok yetersizdir.

Komşu Yurtlu (Parapatrik) Türleşme

Bazı evrimcilere göre, sürekli bir popülasyon dizisi, ekolojik bir yar boyunca iki ayrı türe bölünebilir. Çoğu evrimci tarafından reddedilen bu teori, melez kuşakları denen yerlerin gözlemlenmesine dayanır. Buralar, oldukça ayrık iki popülasyonun ("türün") buluşup melezlendiği alanlardır. Bu melez kuşaklarının yaygın olarak kabul gören yorumu şöyledir: Bu kuşaklar, önceki yalıtım esnasında birçok fark edinmelerine rağmen, tam olarak etkili bir yalıtım mekanizması edinmemiş olan önceleri izole iki ayrışmış türün geçmişte buluştuğu alanlardır.

Darwin, bu tip durumları zaten biliyordu. O ve Alfred Russel Wallace, doğal seçilimin bir melez kuşağını, iki tam türe çevirip çeviremeyeceği konusunda çözülmemiş bir tartışma içine girmişlerdi. Wallace bunu mümkün görüyor ve Dobzhansky ile diğer modern evrimciler onu destekliyordu; ama Darwin bunu mümkün görmüyor ve H. J. Müller ve ben onu destekliyorduk. Wallace'ın teorisini desteklediği görünen birkaç vaka artık bilinmektedir. İki ebeveyn popülasyonundan gelen göçmenler düşük nitelikli ve kısmen kısır melezleri sürekli eleyip onların yerini alır. Bu göç, iki türün ya da bireyin dengeli ara formlarının seçilimini, gelişmiş yalıtım mekanizmaları kanalıyla engeller.

Melezlenme Yoluyla Türleşme

İki bitki türünün melezi çok nadiren, poliploit olmayan yeni bir türün doğmasına sebep olur. Böyle bir oluşumun enderliği, şimdiye kadar titizlikle belgelenen çok az sayıdaki (sekiz) vakadan da anlaşılabilir (Rieseberg 1997). Çoğunlukla küçük veya sınır popülasyonlarında görülür. Şimdiye kadar, hayvanlarda eşdeğer bir vakaya rastlanmamakla birlikte, aynı yurtlu türler arasında bazı gen alışverişleri (introgresif melezlenme), balıklar ve amfibiler gibi belli gruplarda, özellikle insan eliyle büyük ölçüde değiştirilen habitatlarda sık görülür. Fosil bitkiler, iki tür arasında introgresif melezlenmenin, ilgili türlerin farklılığını etkilemeden milyonlarca yıl sürebileceğini kanıtlar.

Mesafe Yüzünden Türleşme (Dairesel Çakışmalar)

Uzun bir popülasyon zincirinin dairesel biçimde dönerek, zincirin iki ucunun üst üste binmesiyle sonuçlanan çok az sayıda vaka mevcuttur. Beklendiği gibi, zincirin iki ucu genetik olarak birbirlerinden o kadar farklılaşmışlardır ki melezlenmezler. Diğer bir deyişle, birbirlerine karşı, farklı türlermiş gibi bir davranış sergilerler. Bu durumlar, Darwinizmin herhangi bir ilkesiyle çelişkili değildir. Buna rağmen, taksonomide bir problem yarattıkları açıktır. Uçlar aynı yurtlu olduğu halde, böyle bir zincir, tek bir tür olarak mı kabul edilmelidir yoksa iki (ya da daha fazla) türe mi ayrılmalıdır? Çoğu yeni bilgi, ikinci seçeneği desteklemektedir. Bu bilgi, zincirin tamamına ilişkin incelikli analizinden elde edilmiştir. Her durumda, zincirin sadece sürekliymiş gibi gözüktüğünü ama aslında ilk yalıtımda birtakım kopmalar ve kalıntılar olduğunu gösterir. Bunlar, türün sınırları olarak kabul edildiklerinde, "halka" birkaç türden oluşur ve artık aynı türün iki popülasyonu arasında bir aynı yurtlu olma durumu söz konusu değildir. Martı (*Larus argentatus*) (Mayr 1963) ve semender (*Ensatina*) (Wake 1997) iyi incelenmiş iki vakadır (Şekil 9.3).

İKİ AYRIŞIK TÜR ARASINDA GENETİK YALITIM NASIL EDİNİLİR?

İki ayrışık türün, buluşup minimum bir melezlenmeyle yan yana yaşamalarından önce, yalıtım mekanizmalarının gayet etkili bir hale gelmesi gerektiği çok barizdir. Peki, bu iki popülasyon birbirlerinden coğrafi olarak yalıtılmışken doğal seçilim, bu mekanizmaları nasıl seçebilir? Genelde üç olası yoldan söz edilir fakat bu alanda henüz tam bir fikir birliği sağlanamamıştır. Muhtemelen, farklı vakalarda farklı yollar kullanılmıştır.



Şekil 9.3. Semender (*Ensatina eschscholtzii*) "halka türü" (dairesel çakışma). Tür, kuzeyden (1) Central Valley'in (V) etrafında güneye yönelmiş iki popülasyon halinde yayılmıştır. Bir popülasyon, alt türler 3, 4 ve 5 olarak Sierra'yı takip etmiş; diğeri, 1 ve 2 alt türleri olarak kıyı tepelikleri boyunca ilerlemiştir. Türün iki parçası, Güney California'da, alan 5'te buluşmuşlardır, şimdi orada melezlenmeden birlikte yaşamaktadırlar.

1. İzole popülasyonda, diğer, özellikle ekolojik farkların yan ürünleri olarak evrilen yalıtım mekanizmaları.
2. İzole popülasyonlar arasındaki kromozom farkları tarafından desteklenen bir fenomen olarak rasgele ortaya çıkan farklar. Konağa bağımlı bitkiyle beslenen böceklerle parazitlerde şans eseri yeni bir konak edinilebilir, böylece yeni tür için yalıtım mekanizması sağlanmış olur.
3. Eşeysel seçilimle edinilen karakterlerin işlev değişikliği (bkz. Bölüm 10). Bazı balık cinslerinin erkeklerinde eşeysel seçilimle bağlantılı olarak edinilen belli renk özelliklerinin, iki farklı popülasyon ikincil bir temasa geçtiğinde davranışsal yalıtım mekanizması haline geldiği görülür.

Bir zamanlar, özellikle mutasyonların yeni türler oluşturacağına inanıldığı zamanlarda, türleşme genetiği konusunda birçok tartışma ve türleşme genleri üzerine araştırma vardı. Bunun türleşmeyi anlamak için en iyi yol olmadığı artık barizdir. Biyolojik tür tanımı, "türleşmenin" etkili yalıtım mekanizmaları edinmek anlamına geldiğini açıklığa kavuşturmuştur. Dolayısıyla bu, türleşme genetiğinin, yalıtım mekanizmalarının genetiği olduğu anlamına gelir ve önemli ölçüde de çeşitlenmiştir çünkü çeşitli yalıtım mekanizmalarının genetik temeli, son derece çeşitlidir. Türleşmenin herhangi belirli bir örneğine ait genlerin detaylı analizini bilmiyorum ama davranışsal yalıtımın, çiklet balıklarının belli türlerinde olduğu gibi, sadece birkaç genle kontrol edilebileceğine dair göstergeler var. Aksine, tüm kromozomlar üreme yalıtımını kontrol ettikleri takdirde, çok sayıda gen bu sürece dâhil olabilirdi. Ayrıca, çok fazla yalıtım mekanizması olduğu için çok farklı tipte genlerle kromozomların türleşmede rol alması gerekir. Eğer düzenleyici genler türleşmede rol alıyorlarsa da sürece ne ölçüde dahil oldukları bilinmemektedir.

TÜRLEŞME HIZINI NE BELİRLER?

Uzun süre boyunca, türleşme hızının "mutasyon baskısı" tarafından kontrol edildiğine inanılıyordu. Buna rağmen, bu iddiayı destekleyen kanıtlar çok azdı. Aksine, türleşme hızını esasen ekolojik faktörlerin belirlediği aşikârdı. Bir türün alanı, coğrafi ve ekolojik engellerle parçalanınca ve bu türdeki gen akışı kısıtlanınca, türleşme hızlı ve sık olacaktır. Ada bölgelerinde ve tecrit edilmiş kıtasal bölgelerde, çok aktif bir türleşme görülecektir. Geniş ve yekpare kıtasal alanlarda türleşme az olur. İşte size daha fazla çalışma gerektiren bir konu. Kuşlar ve memelilerin belli grupları için yeterli incelemelerimiz olmakla birlikte, geniş bitki ve hayvan gruplarının çeşitli çevre koşullarındaki türleşme hızları konusunda çok az bilgimiz var. Yapılabilecek en bariz genelleme, diğer her şey eşit olduğu takdirde, şöyledir: popülasyonlar arasındaki gen akışı ne kadar azsa türleşme o kadar hızlı olur.

Bununla birlikte çevre, çeşitli faktörlerden sadece biridir. Şimdiye kadar nedeni ile ilgili hiçbir ekolojik açıklamanın bulunmadığı, nadiren ya da çok yavaş türleşen organizma grupları mevcuttur. Bunlara *yaşayan fosiller* denir. Kuzey Amerika'nın doğusunda, Doğu Asya'nın belli bölgelerinde popülasyonları bulunan birtakım bitki türleri vardır (kokulu lahana bunlardan biridir). İki farklı kıtaya ayrılmış bulunan bu popülasyonlar, 6-8 milyon yıldır birbirlerinden izole durumda olmalarına rağmen sadece morfolojik açıdan birbirlerinden ayırt edilemez durumda olmakla kalmayıp, birbirleriyle çok verimli biçimde üreyebilirler. Amerikalı botanikçi Asa Gray, Darwin'in dikkatini bu olguya çekmiştir (Gray 1963 [1876]). Bunun tersi bir aşırılık, çiklet balıklarında görülür. Örneğin, Doğu Afrika'daki Victoria Gölü havzası, 12.000 sene öncesine kadar kupkuruyken, içinde son zamanlara kadar 400'den fazla endemik çiklet balığı türü yaşamaktaydı. Bu gölün içindeki tüm çiklet balığı türleri birbirlerine, gölden dışarı akan nehirde yaşayan türlerden çok daha fazla

benzedikleri için, son 12.000 yıl içinde ortaya çıkmış olmaları gerektiği düşünülmelidir. Ne yazık ki, bu olağanüstü çiklet balığı faunası, büyük bir yırtıcı tür olan Nil Levreği tarafından yok edilmiştir. Fosil kaydı temeline göre hesaplanan ortalama türleşme hızları, önyargılı tahminlere yol açma eğilimindedir çünkü çok yaygın kalabalık türler, bu kayıtta fazla gösterilmiştir, ayrıca genelde yaşam süreleri uzun ve türleşme hızları çok düşüktür. Fosil kaydında, hızlı türleşen bölgesel türlerle karşılaşma şansı azdır. Türleşme hızlarının muazzam aralığı düşünüldüğünde, "ortalama" bir türleşme hızının yararlılık açısından bir anlamı olup olmadığı tartışmalıdır.

BÖLÜM 10

MAKRO EVRİM

Evrimsel fenomenleri gözden geçirdiğimiz zaman, kolaylıkla iki sınıfa ayrılabileceklerini görürüz. Bunlardan biri, popülasyonların değişkenliği, popülasyonlardaki uyarlanmalı değişimler, coğrafi varyasyonlar ve türleşme gibi tür düzeyinde veya tür düzeyinin altındaki tüm olaylar ve süreçlerden oluşur. Bu düzeyde, neredeyse sadece popülasyonlardaki fenomenler ele alınır. Fenomenlerin bu sınıfına *mikro evrim* denir. Bu konu, Bölüm 5-9'da incelenmiştir. Diğer sınıf, özellikle yeni üst taksonların ortaya çıkışı, yeni uyarlanma bölgelerinin istilası ve çoğunlukla bununla ilgili olarak, kuşların kanatları, dört üyelilerin yere uyarlanması veya kuşlarla memelilerin sıcakkanlılığı gibi evrimsel yeniliklerin edinimi şeklinde tür düzeyinin üstündeki süreçleri içerir. Evrimsel fenomenlere ilişkin bu ikinci sınıf, *makro evrim* olarak adlandırılır.

Makro evrim, evrimsel çalışmaların özerk bir alanıdır. Bu alan hakkındaki fikirlerimizde ilk ilerlemeleri, paleontologlarla sistematik uzmanları sağlamıştır. Fakat son yıllarda makro evrimsel değişim anlayışına en önemli katkıları, moleküler biyoloji yapmış ve şaşırtıcı ilerlemeler kaydetmeye de devam etmektedir.

Darwin'in zamanından günümüze dek, makro evrimin, Darwin ve takipçilerinin iddia ettiği gibi, mikro evrimin kesintiye uğramamış bir devamından başka bir şey olmadığı mı,

yoksa Darwin karşıtlarının ileri sürdüğü gibi, farklı teoriler grubuyla açıklanması gereken ve mikro evrimle bağlantısız bir şey mi olduğu konusunda süregelen hararetli bir tartışma vardır. Bu görüşe göre, tür düzeyiyle üst taksonlar arasında belirgin bir süreksizlik mevcuttur.

Bu uyuşmazlığın hâlâ tam olarak çözülememesinin nedeni, teoriyle gözlem arasında şaşırtıcı derecede çelişki olmasıdır. Darwin teorisine göre evrim, popülasyonla ilgili bir fenomendir, dolayısıyla kademeli ve sürekli olmalıdır. Bu durum, sadece mikro evrim için değil, makro evrim ve ikisi arasındaki geçiş için de geçerlidir. Ne yazık ki bu, gözlemle çelişkili görünmektedir. Hangi biyotaya baksak, ister üst taksonlar düzeyinde ister tür düzeyinde olsun, süreksizliklerin çok çok sık olduğunu görürüz. Yaşayan taksonlar arasında, ne balinalarla kara memelileri arasında, ne de sürüngenlerle kuşlar ya da memeliler arasında ara formlar yoktur. Hayvanların 30 şubesinin tümü de birbirlerinden birer boşlukla ayrılmışlardır. Çiçekli bitkilerle kapalı tohumlu bitkiler ve en yakın akrabaları arasında büyük bir boşluk vardır. Fosil kaydındaki süreksizlikler daha da çarpıcıdır. Fosil kaydında yeni türler çoğunlukla, atalarıyla bağlantılı bir dizi ara form olmaksızın aniden ortaya çıkar. Aslında, kademeli olarak evrilip, süreklilik gösteren oldukça az sayıda vaka da vardır.

Görünürdeki bu çelişki nasıl açıklanabilir? İlk bakışta, makro evrimsel fenomenleri, mikro evrim teorileriyle açıklamak için uygun bir yöntem yokmuş gibi görünür. Peki, buna rağmen, mikro evrimsel süreçleri, makro evrimsel süreçleri açıklayacak şekilde genişletmek mümkün müdür? Ayrıca, makro evrim teorileriyle yasalarının, mikro evrimsel bulgularla uyumlu olduğu ispatlanabilir mi?

Böyle bir açıklamanın mümkün olduğu, evrimsel sentez sırasında, birkaç yazar, özellikle de Rensch ve Simpson tarafından ispatlanmıştı. Darwin'in makro evrim hakkındaki genellemelerini, gen sıklıklarındaki ilgili değişiklikleri ince-

lemek zorunda kalmadan başarıyla geliştirmişlerdi. Bu yaklaşım, evrimin, uyarlanmışlık ve çeşitlilik şeklindeki çağdaş tanımıyla, indirgemecilerin öne sürdüğü gen sıklıklarındaki değişim tanımına nazaran daha uyumluydu. Uzun lafın kısası, makro ve mikro evrim arasında kesintisiz bir süreklilik olduğunu kanıtlamak için Darwincilerin, görünürde çok farklı olan "tiplerin" aslında, evrimleşen popülasyonların sürekli dizilerindeki bitiş noktalarından başka bir şey olmadığını göstermeleri gerekir.

EVRİMİN KADEMELİLİĞİ

Tüm makro evrimsel süreçlerin, popülasyonlarda ve bireylerin genotiplerinde gerçekleştiğini, dolayısıyla bunların aynı zamanda mikro evrimsel süreçler olduklarını vurgulamak önemlidir. Yaşayan popülasyonlarda evrimsel değişimleri incelediğimizde, böyle bir kademelilik gözlemleriz. Bakterilerin ilaca direncini ele alalım. Penisilin, ilk piyasaya çıktığı 1940'larda, birçok bakteri tipinde şaşırtıcı derecede etkiliydi. Streptokoklar ya da spiroketlerin yarattığı bir enfeksiyon neredeyse anında iyileşiyordu. Bununla birlikte, bakteriler genetik olarak değişkendir, en duyarlı olanları en hızlı şekilde ölür. Mutasyon genleriyle daha dirençli hale gelen birkaçı, daha uzun yaşarken bazıları da, tedavi bittikten sonra da yaşamaya devam ederler. Bu durumda, insan popülasyonlarında, biraz dirençli türlerin sıklığı yavaş yavaş artmıştır. Aynı zamanda, daha da fazla direnç sağlayan yeni mutasyonlar ve gen transferleri meydana gelir. Daha fazla direnç için bu kasıtsız seçilim süreci, giderek daha güçlü penisilin dozları uygulandığı ve tedavi süresi uzatıldığı halde devam eder. Sonunda tamamen dirençli türler gelişir. Böylece, kademeli evrim yoluyla, neredeyse tam olarak duyarlı olan bakteri türleri, tamamen dirençli türlere dönüşür. Tıbbi ve tarımsal (haşere direnci) literatürde, abartmasız yüzlerce benzer vaka rapor edilmiştir.

Bu tür kademeli evrim, herhangi bir yerde de gözlemlenebilir. Evcil hayvanlarımızın ve yetiştirdiğimiz bitkilerin tarihçesi, bir kademeli evrim hikâyesi olsa da, bu durumda, yapay seçilim tarafından etkilenmiştir. Ayrıca, fosil zengini jeolojik ekspozürlerde, zaman içindeki kademeli değişimi gösteren kesintisiz fosil dizileri izlenebilir.

Çok belirgin türlerin, popülasyon ile ilgili süreçlerle birbirlerinden kademeli olarak nasıl ıraksadığını izleyebileceğimiz coğrafi türleşme araştırmaları daha da inandırıcıdır (Bölüm 9). Çok sayıda kanıt, cinslerdeki kademeli evrimi bile gösterir. Bunların hepsi de, Darwin'in teorisiyle tamamen uyuşmaktadır. Fakat bu durum, kaçınılmaz olarak, şu soruyu doğurur: Fosil kaydı bu kademeliliği neden tam olarak yansıtmaz?

Darwin'in buna bir cevabı zaten vardı ve görünen o ki doğruydu da. Fosil kaydında görünen boşlukların, fosillerin muhafaza ve çıkarılışının gelişigüzel olmasının eseri olduğunu söylemişti. Mevcut fosil kaydının, önceki gerçek biyotanın inanılmaz derecede eksik bir şekilde örneklenmiş hali olduğunu ve aslında sürekli olan gelişmedeki boşluklardan bu eksikliğin sorumlu olduğunu varsaymıştı. Tüm son araştırmalar, Darwin'in bu vargısını teyit etmiştir. Ayrıca, her ikisi de yanlış olan iki sessiz varsayım, zorlukları artırmıştı.

BÖLÜNMEYE KARŞI TOMURCUKLANMA

İlk varsayım, evrimin, soyların bölünmesinden ve ardından ayrılan her iki parçanın birbirlerinden benzer hızlarda uzaklaşmasından oluştuğuydu. Gözlemlerin yanı sıra, türleşmeli evrim teorisi (aşağıya bkz.) bu varsayımın doğru olması gerekmediğini göstermişti. Kabul edilmelidir ki, soyların bu şekilde iki yurtlu türleşme yoluyla bölünmesi gerçekten meydana gelir. Bununla birlikte, çok daha sık gerçekleşen yeni bir soyun, çevre yurtlu türleşmeyle ebeveyn soydan tomurcuklanması ve ebeveyn soy, eski ortamında kalıp, eski yavaş

hızında değişimini sürdürdüğü esnada yeni soyun, hızla geliştiği yeni bir uyarlanma bölgesine girmesidir.

Kuşların ortaya çıkmasına neden olan hattın, çeşitli arkozor soylarından birinin tomurcuklanmasıyla oluştuğunu varsayalım. Bu yeni kuş soyu, uçma ile ilgili güçlü seçilim baskılarına maruz kalmış ve ebeveyn arkozorlar soyu muhtemelen hiç değişmezken bu yeni soy hattı çok hızlı değişmişti. Evrimin bu ortak örüntüsü, hemen hemen bütün büyük taksonların fosil kayıtlarında görünür ama teori tartışmalarında gözden kaçar. Ebeveyn soyun değişiminin yavaşlığının yanında türeyen soyun hızlı değişimi, atasal koşullardan yeni uyarlanmalı bölgenin gerekliliklerine hızlı geçiş dönemi nedeniyle kuşkusuz, fosil kayda bir boşluk olarak yansıyacaktır. Birkaç paleontolog, çoğu evrimsel yeni soyun, bölünmeden ziyade tomurcuklanmayla ortaya çıktığı olgusu üzerinde yeterince durmuşlardı. Tomurcuklanma çoğunlukla, çevre yurtlu türleşmeyle oluşur. Keza, aynı yurtlu türleşme de çoğunlukla bir tomurcuklanma sürecidir.

Çoğu makro evrim öğrencisinin inandığı kavramsal yanlış, evrimi zaman boyutunda sadece doğrusal bir süreç olarak düşünmekti. Doğrusal bir fosil diziliminde bir boşluk bulduklarında ya bir saltasyon (sıçrama) olduğunu ya da evrim hızının kısa bir süre içinde inanılmaz ivme kazandığını varsayıyorlardı. İki varsayım da, evrim sentezine uymadıkları gibi, güvenilir kanıtlarla da desteklenmiyorlardı. O zaman bu çeşitli çelişkiler nasıl açıklanabilir? Bu tür süreksizliklerin açıklaması ne olabilir?

Süreksizlik

Evrimin daha açık bir şekilde anlaşılmasını, süreksizlik teriminin iki anlamının yarattığı kafa karışıklığı geciktirmişti. *Fenetik süreksizlik* ile *taksonomik süreksizlik* birbirlerinden ayırt edilmelidir. Yerel bir toplumun üyeleri arasındaki belirgin farklar fenetik süreksizliktir. Eğer yerel bir memeli toplumu-

nun üyelerinin iki ya da üç azı dişi varsa veya yerel bir kuş toplumunun üyeleri 12 ya da 14 kuyruk tüyüne sahiplerse, bu fenetik süreksizliktir. Bununla birlikte aynı fark, iki tür taksonunu birbirinden ayırıyorsa bu, taksonomik süreksizliktir.

Ne yazık ki bazı tipolojik düşüncedeki evrimciler, fenetik süreksizliğin tek bir adımda taksonomik süreksizliğe yol açacağına dair hatalı bir vargıya kapılmışlardı. Gerçekte, yeni bir fenetik süreksizlik, polimorfizm yaratarak yerel bir toplumun çeşitliliğini zenginleştirir, fenetik bir süreksizliği iki takson arasındaki süreksizliğe dönüştürmek ise uzun bir seçilim süreci gerektirir. Peki, bir yerel toplumun ya da yerel toplumlar grubunun böyle özgün bir çeşidi, nerede ve ne zaman taksonomik bakımdan farklı hale gelir?

TÜRLEŞMELİ EVRİM

Bu problem, canlıların türleşmesi üzerinde çalışan öğrenciler tarafından çözüldü. Belli bir zaman seviyesindeki tür taksonlarının, hem doğrusal zaman boyutuna hem de coğrafi enlem ve boylam boyutlarına sahip olduklarını gösterdiler. Dolayısıyla tür taksonları, zaman ve mekân açısından son derece sınırlanmışlardır. Her bir tür, deyim yerindeyse, her tarafından boşlukla kuşatılmıştır. Yine de, soyundan geldiği ebeveyn tür ve doğurduğu yavru tür ile tam bir süreklilik içindedir. Ayrıca, çoğu hayvan türü, az çok yaygın tek bir komşu popülasyondan oluşmaz, daha ziyade, birçoğunun türün alanının sınırları boyunca birbirlerinden az çok izole halde bulunduğu çok sayıda yerel popülasyondan oluşan politipik türlerdir. Bu, türün komşu alanının ötesinde kurulmuş izole kurucu popülasyonların köklü sayılabilecek bir genetik yeniden yapılanmaya gidebileceğini öne süren *türleşmeli evrim* teorisinin (Mayr 1954) doğmasına neden olmuştur. Bu ve yeni popülasyonun soy içi çiftleşmeyle üremesi bazı alışılmadık yeni genotiplerin ve yeni epistatik dengelerin oluşmasına yol açabi-

lir. Büyük popülasyonlar daha durağandır, küçük ve genetik olarak zayıflamış popülasyonlara kıyasla çoklu epistatik etkileşimlerin etkisini gidermekte daha az yeteneklidirler. Küçük popülasyonlar, daha az kısıtlanmışlardır ve atasal standarttan daha fazla ayrılabilirler. Bu durum, küçük ve geniş *Drosophila* popülasyonlarıyla deneysel olarak test edilmiştir (bkz. Şekil 6.4). Yeni kurucu popülasyon aynı zamanda, yeni çevresinin değişikliği nedeniyle, yeni ve artmış bir seçilim baskısına maruz kalır. Sonuçta, böyle bir popülasyon, hızla farklı bir tür haline gelebilir (Bölüm 9). Çeşitli botanikçiler de (Grant 1963) bağımsız olarak bu teoriye ulaşmışlardır. Böylesine sınırlı ve izole bir popülasyonu ve böyle çevre yurtlu türleşmenin oluşturduğu türleri fosil kaydında bulma şansı elbette aşırı derecede azdır. Bu türleşmeli evrim süreci esnasında popülasyonların sürekliliği tam olsa bile, bu, yetersiz fosil kaydında, sıçrama gibi görünecek ve o şekilde tarif edilecektir. Bu, kesinlikle bir yanlış yorumlamadır çünkü türleşmeli evrim, her adımı kademeli olan bir popülasyon sürecidir.

Eldridge ve Gould (1972), bu sürece "*kesintili denge* yoluyla evrim" adını vermişlerdir. Eğer yeni bir tür, başarılı olur ve yeni bir niş ya da uyarlanma bölgesine etkin bir şekilde uyarlanmış hale gelirse, onun milyonlarca değilse de yüz binlerce yıl boyunca değişmeden kalabileceğine dikkat çekmişlerdir. Yaygın ve kalabalık bir türün içinde bulunduğu böylesi bir *durağanlık* hali fosil kaydında çok fazla gözlemlenir.

TÜRLEŞMELİ EVRİM NE KADAR ÖNEMLİ?

Türleşmeli evrim teorisi, sadece teorik düşüncelerin değil, gerçek gözlemlerin de sonucudur. Bir kuş türünün çevresel olarak yalıtılmış popülasyonlarını incelerken, en sınırdaki, peş peşe gelen bir dizi kolonileştirmenin yarattığı popülasyonun genelde en farklısı olduğunu fark etmiştim. Bu gözlem, *Drosophila*'nın Hawai'deki türünü inceleyen H. L. Carson, K.

V. Kaneshiro ve A. R. Templeton'ın çalışmalarıyla teyit edilmiş ve güçlendirilmiş oldu. Başka bir adanın ya da aynı adadaki farklı bir dağ silsilesinin kolonileştirilmesinin, *Drosophila* gibi kararlı bir morfotipi olan cinste bile, morfolojik olarak gayet farklı bir türün doğmasıyla sonuçlanabileceğini göstermişlerdir.

Sınırdaki izole popülasyonların büyük bir kısmı, ebeveyn popülasyondan farklılık gösterirlerse bu, çok az bir farktır. Ya daha kısa bir ömür süreleri olacak ya da er geç yok olacaklar veya ebeveyn popülasyonla birleşeceklerdir. Buna rağmen, bir türde biraz istisnai bir popülasyon bulursak bu, neredeyse her zaman, uzak mesafedeki bir izole sınır popülasyonu olacaktır. Bu türleşmeli evrim sürecine, "darboğaz evrimi" de denir. Bu, geçici olarak çok izole olmuş ve soyu tükenmekte olan popülasyonlarda da meydana gelebilir.

Yeni türlerin gerçekten başarılı olması için, daha geniş ve daha çeşitlenmiş türlerle rekabet edebilmeleri gerekir. Dağılımların üzerindeki çalışmalar, Malezya ve Polinezya'daki çok izole ada türlerinin, batıdaki daha yaygın türlerin alanlarını istila edemediklerini göstermiştir. Ebeveyn ve kardeş türlerle rekabette başarılı olabilmek için bu tip kurucu popülasyonlar boyutlarını genişletmeli ve daha çeşitli bir hale gelmelidirler. Bu tip bir gelişme, Pleistosen sığınmacıları için mümkün olmuştur çünkü şartların değişmesinden sonra alanlarını yeniden genişletebilmiş ve yaygın hale gelebilmişlerdir.

EVRİMSEL DEĞİŞİMİN HIZLARI

Kimyasal reaksiyonlar ve radyoaktif bozunma gibi fiziksel süreçlerin hızları, sabit olma eğilimindedir. Evrimdeki değişimlerin hızlarını incelediğimizde durumun hiç de böyle olmadığını görürüz. Evrimci G. G. Simpson ve B. Rensch, evrim hızlarındaki büyük değişkenliklere ısrarla dikkat çekmişlerdir.

Bölüm 9'da, türleşme hızlarının yüksek orandaki değişkenliği anlatılmıştı. Filetik soylardaki basit evrimsel değişimlerin hızı da aynı derecede değişkendir. Bir uçta, yaşayan fosiller (100 milyon yıldan uzun süredir gözle görünür bir değişim geçirmemiş olan bitki ve hayvan türleri) bulunur. Yaşayan fosiller, at nalı yengeci (*Limuhis*; Trias dönemi), tatlı su karidesi (*Ihops*) ve dallı bacaklıyı (*Lingula*; Silüryen dönemi) içerir. Bitkiler arasında da aynı şekilde uzun yaşayan cinsler bulunmuştur: *Ginkgo* (mabet ağacı, Jura dönemi), *Araucaria* (orman çamı, muhtemelen Trias dönemi), *Equisetum* (atkuyruğu, orta Permiyen dönemi), *Cycas* (sikas, geç Permiyen dönemi).

Evrimsel bir soyun tam duraklama ya da durağanlık döneminin yüzlerce değilse bile milyonlarca yıl sürmesi şaşırtıcıdır. Bu nasıl açıklanabilir? Yaşayan fosiller söz konusu olduğunda, 100-200 milyon yıl önce bağlantılı olduğu türlerin hepsi de, ya o zamandan beri önemli ölçüde değişmiş ya da soyları tükenmiştir. Neden bu tek tür, fenotipinde bir değişiklik olmadan devam etmektedir? Bazı genetikçiler bunu, ideal genotipten sapmaları ayıklayan dengeleme seçilimine yorarak cevabı bulduklarını sanmışlardı. Yaşayan fosiller ve diğer yavaş evrimleşen soyların temeldeki esas genotiplerinin, neden bu kadar başarılı olduğunu açıklayabilmek için, gelişmenin şu ana kadar bilinenden daha fazla anlaşılması gerekir.

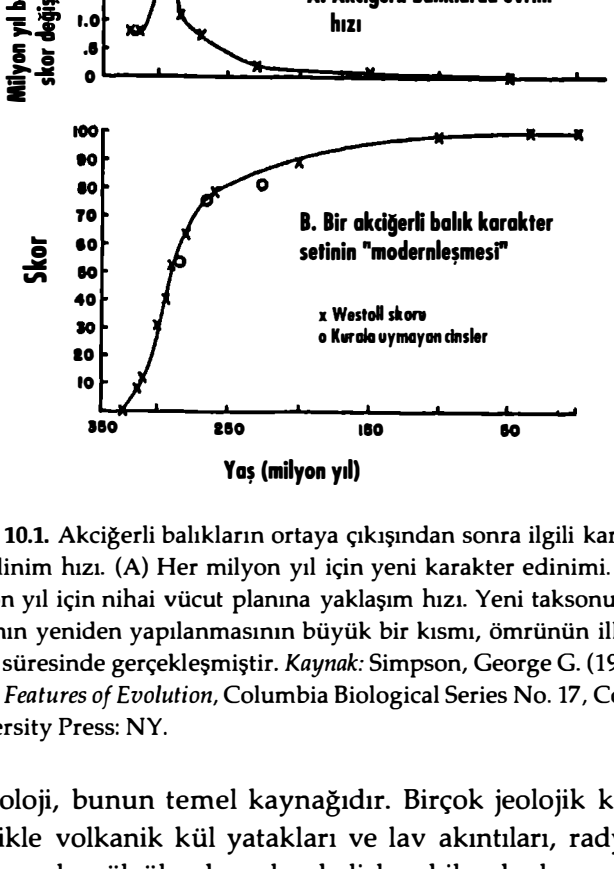
Sadece türlerle cinslerin değil, daha üst taksonların da evrimsel değişim hızları birbirinden farklıdır. Paleontologlar, mesela memelilerin, zaman içinde çift kabuklu yumuşakçalardan çok daha hızlı değişim geçirdiklerini göstermişlerdi. Bu fark, kısmen taksonomik yöntemin eseri olabilir. Bir çift kabuklunun, memeli iskeletinden çok daha az taksonomik karakteri vardır ve bu, çift kabuklular taksonunun daha ayrıntılı alt bölümlere ayrılmasını engeller. Yine de, hayvanların en hızlı evrilen soylarında bile, milyon yılda bir olan evrimsel değişim hızı şaşırtıcı derecede düşüktür.

Biz elbette, aksine, olağanüstü hızlı evrimsel değişimlere aşinayız. Buna, insan patojenlerinde antibiyotiklere karşı ve tarımdaki haşerelerde, haşere ilaçlarına karşı kazanılan bağışıklık dahildir. *Plasmodyum falsiparum* sıtmasının yaygın olduğu bölgelerde yaşayan insan popülasyonları, orak hücre geni ve *Plasmodyum*'a kısmen dirençli diğer kan genlerini muhtemelen 100 nesilden az sürede edinmişlerdir.

Filetik bir soy, yavaş ya da hızlı değişim dönemleri geçirebilir. Bu olgunun iyi bilinen bir örneği, akciğerli balıkların evrimidir (Westoll 1949). Bu balık sınıfının esas anatomik yapılanması, yaklaşık 75 milyon yıl sürmüşken sonraki 250 milyon yıl boyunca neredeyse hiçbir ilave değişiklik olmamıştır (Şekil 10.1). Hem genç hem de olgun üst taksonlardaki evrimsel değişimin hızları arasında böyle önemli farklar olması aslında bir kuraldır. Yarasalar, böcek benzeri bir atadan birkaç milyon yılda ortaya çıkmışlar fakat takip eden 40 milyon yılda temel vücut planları çok az değişmiştir. Balinaların ortaya çıkışı, yeni yapısal tipin sonraki durağanlığına kıyasla, jeolojik zaman bakımından çok hızlı olmuştur. Bu durumların hepsinde soy, yeni bir uyarlanma bölgesine kaymış ve yeni çevreye en iyi şekilde uyarlanmak için bir süreliğine güçlü bir seçilim baskısına maruz kalmıştır. Uygun uyarlanmışlık düzeyi kazanılır kazanılmaz, değişim hızı önemli ölçüde azalır. Evrim hızlarının aşırı değişkenliği, bazı yazarlarca ihmal edilmiş, bu da onların yorumlama hataları yapmalarına yol açmıştır.

Evrim Hızları Nasıl Ölçülür?

Yeryüzünde yaşamın ne kadar zamandır var olduğu ve ökaryotların, omurgalıların veya böceklerin ne zaman ortaya çıktığı uzun süredir tam bir merak konusuydu. Fakat artık, birçok somut veri elde edilmiştir. En eski fosiller (bakteriler), yaklaşık 3,5 milyar yıllıktır. Kambriyen dönemi 544 milyon yıl önce başlamıştır ve en eski *Australopithecus* fosilleri 4,4 milyon yaşındadır. Peki, bu rakamlar nasıl elde edildi?



Şekil 10.1. Akciğerli balıkların ortaya çıkışından sonra ilgili karakterlerin edinim hızı. (A) Her milyon yıl için yeni karakter edinimi. (B) Her milyon yıl için nihai vücut planına yaklaşım hızı. Yeni taksonun vücut planının yeniden yapılanmasının büyük bir kısmı, ömrünün ilk yüzde 20'lik süresinde gerçekleşmiştir. *Kaynak:* Simpson, George G. (1953). *The Major Features of Evolution,* Columbia Biological Series No. 17, Columbia University Press: NY.

Jeoloji, bunun temel kaynağıdır. Birçok jeolojik katman, özellikle volkanik kül yatakları ve lav akıntıları, radyoaktif bozunmaları ölçülerek yaşları belirlenebilecek olan radyoaktif mineraller içerirler (bkz. Çerçeve 2.1). Artık bunu yapmak için çeşitli metotlar mevcuttur ve en modern metotların doğruluk oranı hayli yüksektir.

Yaşayan iki türün ortak atasının ne zaman yaşadığını belirlemek için tamamen farklı bir yöntem mevcuttur: Buna, moleküler *Koalesans yöntemi* denir (bkz. Çerçeve 10.1). Bu yöntem, tüm genlerin (moleküllerin) zaman içinde eşit hız-

larda değiştiği ve ortak bir atadan türeyen iki soyun, zamanla birbirlerinden giderek daha farklılaştıkları gözlemine dayanır. Eğer, ortak ata, yaşı jeolojik yöntemlerle belirlenmiş bir fosilse, moleküler değişimin ortalama hızı, kesin olarak tespit edilebilir (moleküler saat yöntemi kullanılır). Ne yazık ki, moleküler saat hızlarında her çeşit düzensizlik mevcuttur ve akla yakın, güvenilir sonuçlar elde etmek için farklı materyallerin test edilmesi gerekir. Seçilime bağlı değişimlere tabi genlere nazaran, çoğunlukla kodlamayan genler tercih edilir. Bu zorluklar, memelilerle kuşların üst taksonlarının (aileler ve takımlar) yaşlarının çıkarılmasında gayet iyi örneklenmiştir. En eski fosiller genelde, 50-70 milyon yıl önceki zaman aralığına aittir, önemli döneme ait mükemmel fosil yatakları olmasına rağmen bu tarihten öncesine ait bulgu yoktur. Moleküler kanıta göre, bu taksonlar, 100 milyon yıldan önce, erken Kretase döneminde ortaya çıkmışlardır. Bu çelişkinin sebebi hâlâ tartışmalıdır. Moleküler saat hızını mı değiştirmiştir?

Nötr Evrim

Moleküler genetik, yeni alelin fenotipin seçilim değerinde bir değişim oluşturmadığı mutasyonların sık meydana geldiğini bulmuştur. Kimura (1983), bu tip mutasyonların olduğu vakaları, nötr evrim olarak adlandırmış, diğer yazarlar ise buna, Darwinci olmayan evrim ismini vermişlerdir. Her iki terim de yanıltıcıdır. Evrim, genlerin değil, bireylerin ve popülasyonların seçilim değerini kapsar. Seçilimin kayırdığı bir genotip, otostopçular gibi, birkaç yeni oluşmuş ve tam anlamıyla nötr aleli taşıdığı zaman evrim üzerinde hiç etkili olmaz. Buna belki evrimsel "gürültü" denebilir ama evrim değildir. Bununla birlikte Kimura, genotipin çoğu çeşidinin nötr mutasyonlar yüzünden oluştuğuna dikkat çekmekte haklıydı. Bu mutasyonlar fenotip üzerinde etkileri olmadığından, seçilime karşı bağışıktırlar.

Çerçeve 10.1. Yaş Tespitinde Koalesans Yöntemi

Moleküler saat hipotezi, tüm evrimsel soylar için evrimsel değişimin zamana göre, görece sabit bir hızı olduğunu ifade eder. Daha belirgin şekliyle, bütün moleküller ve evrimsel soylar için "global" bir evrensel hızdan ziyade, her bir molekül, DNA ve proteinin belirli evrim hızları vardır. Eğer çoğu mutasyon, seçilimsel etkilerinde nötr ya da hemen hemen nötr ise ve mutasyonun bu hızı, zamanla değişmediyse, belirli bir molekülün evrim hızı, evrimsel soyların yaşını tahmin etmemizi sağlayacak şekilde sabite yakın olur. Bununla birlikte, bazı soyların, diğer soylardan daha yüksek evrim hızları olduğu belgelenmiştir (örn. primatlara göre kemirgenler). Buna rağmen, bu durumu ve diğer uyarıları bir kenara bırakırsak, moleküller sabit bir hızda evrimleşirlerse "soya özgü" ıraksama tarihlerini hesaplamak ve iki türün en yakın ortak atasının yaşını tahmin etmek için "kronometre" gibi kullanılabilirler.

Moleküler saatin bu şekilde kullanımı, "tik taklarının hızının" ayarlanmasını gerektirir. Bu, fosil kaydı (bir fosilin ilk oluşumunun, bu soyun yaşı için minimum tahmin olduğu göz önünde bulundurulur) gibi birçok yolla ve levha tektoniği gibi büyük vikaryans olayları vasıtasıyla yapılabilir. Kökendeş gen A, örneğin, iki tür için dizildiğinde ve bu gen için evrim hızı ön kalibrasyon vasıtasıyla bilindiğinde (örn. her milyon yıl için %2 olsun), bu iki türün A geninin DNA dizilimleri arasındaki yüzde cinsinden fark, son ortak atalarının yaşını hesaplama imkânını verir. Bu örnekte, eğer tür 1 ve 2'nin A geninin DNA dizilimi birbirlerinden %10 farklıysa, bu iki türün ortak atasının 2,5 milyon yıl önce yaşamış olması beklenir. Bu iki soyun A genleri arasında %10 fark oluşması, her ikisinin de her 1 milyon yılda %2 hızında ıraksamalarıyla bu kadar zaman alır.

TÜR DÖNÜŞÜMÜ VE SOY TÜKENMESİ

Paleontologlar tarafından yapılan çarpıcı bir gözlem, bir jeolojik dönemden diğerine geçildiğinde biyotanın düzenli olarak değişmesiydi. Biyotaya yeni türler eklenir, bu arada eskiler, soyları tükendiği için yok olurlar. Böyle bir yokoluş,

görece az sayıda türün, ömür süresi içinde herhangi bir zamanda soyunun tükenmesine karşın, her zaman aynı hızda ilerlemez. Bu *arka plan yokoluşu* yaşamın başlangıcından beri sürmektedir (Nitecki 1984). Bunun nedeni, her genotipin değişim kapasitesinin sınırları olması ve bu sınırlamanın, belli çevresel değişimlerde, özellikle de ani olanlarında ölümcül sonuçlar doğurmasıdır. Örneğin, iklimsel bir değişiklik olduğu ya da yeni bir rakip, yırtıcı veya patojen ani olarak geldiğinde gerekli mutasyon ortaya çıkmayabilir. Bir popülasyon artık, doğal nedenlerle oluşan kayıpları telafi edecek kadar yavru doğuramadığında soyu tükenir. Hiçbir organizma mükemmel değildir; aslında, Darwin'in vurgulamış olduğu gibi, bir organizma sadece mevcut rakipleriyle başa çıkabilecek kadar iyi olmak zorundadır. Acil bir durum oluştuğunda, yeterli düzeydeki genetik yapıyı mükemmelleştirmek için yeterli vakit olmayabilir, bunun sonucu ise soy tükenmesi olur. Özgün türlerin istikrarlı bir şekilde yok olmaları neredeyse tamamen biyolojik nedenlere dayanır. Ayrıca, bir türün popülasyon boyutu ne kadar küçükse, yokoluş karşısında o kadar savunmasız olduğu da genelde gözlemlenen durumdur. Buna rağmen, bazen küçük bir popülasyon da soy tükenmesine karşı dirençli olabilir.

Gerçek soy tükenmesi, görünürde soy tükenmesiyle karıştırılmamalıdır. Bazen paleontologlarca kullanılan bu terim, bir türün başka bir türe dönüşebildiği ve paleontologlar tarafından sonradan isimlendirildiği süreci ifade eder. Böylece atasal isim, fauna listesinden silinir. Buna rağmen, isim değişikliğinde söz konusu olan biyolojik varlık, yok olmamıştır, görünürdeki yokoluşu sadece isim değişikliğinden kaynaklanmıştır.

Dünya'nın çevresel koşullarında bariz bir değişiklik olmadığı halde, büyük bir grubun gerileyip, yok olduğu bazı durumlar olabilir. Trilobitlerin yokoluşu, böyle bir durum olabilir. Daha iyi bir cevap bulamayan paleontologlar, trilobitlerin

yeni evrimleşen "fizyolojik açıdan üstün" çift kabukluların rekabetine dayanamayıp öldüklerini öne sürmüşlerdir. Bu teori ne kadar makul görünse de, şimdiye kadar bulunan kanıtlar oldukça yetersiz gözükmektedir. Aslında artık bazı paleontologlar, trilobitlerin yokoluşunu iklimsel bir olaya da bağlamaktadırlar.

REKABET

Bir popülasyon ihtiyaç duyduğu kaynakların bir veya birkaçını ancak sınırlı miktarda temin ediyor olabilir. Böyle bir durumda, popülasyondaki bireyler, birbirleriyle rekabete girişebilirler (tür içi rekabet). Bu tip rekabet, varoluş mücadelesinin bir parçasıdır. Bu rekabet sadece sınırlı kaynağın ortadan kaldırılmasından veya rakiplerin birbirlerine fiilen müdahalesinden oluşabilir. Ayrıca, ekolojik literatür, farklı türlerin bireyleri arasındaki rekabetin birçok örneğini de betimlemektedir. Buna sadece benzer türler arasındaki rekabet değil, Birleşik Devletler'in güneybatısındaki çöllerde, karıncalarla kemirgenler arasında tohumlar için süren rekabet de dâhildir. Eğer iki tür birbirleriyle çok ciddi bir rekabet içindelerse, bunlardan biri elenecektir. Böyle bir vaka, iki ya da daha fazla rakip türün, tamamen aynı kaynağı kullanmaları durumunda, sonsuza kadar birlikte yaşayamayacaklarını belirten rakibi dışlama prensibine bir örnektir. Böyle farklar, oldukça üstü kapalı olabilir çünkü literatürde, birlikte yaşayan rakip türler arasında kaynak kullanımında bir fark bulmanın mümkün olmadığı vakalar bildirilmiştir. Fakat bu vakalar nadirdir. Normalde rekabet, popülasyon bireylerinin maruz kaldığı seçilim baskısının önemli bir bileşenidir. Türler arasında sınırlı bir kaynak için girilen rekabet, çoğunlukla, iki türden birinin yokoluş nedeni olarak görünmektedir.

KİTLESEL YOKOLUŞLAR

Münferit türlerin istikrarlı yokoluşlarından tamamen farklı olarak, jeolojik zaman çizelgesinde çok kısa bir süre içinde biyotanın büyük bir kısmının yok olduğu *kitlesel yokoluş* denen olaylar mevcuttur (Nitecki 1984). Kitlesel yokoluşlar, fiziksel nedenlere bağlıdır. Bunların arasında en ünlüsü, Kretase döneminin sonunda, dinozorlar ile birlikte, denizde ve karada yaşayan birçok organizmanın yokoluşudur. Uzun süre boyunca, bu yıkıcı yokoluşa neyin neden olmuş olabileceği bir muammaydı. Fakat bunun en iyi açıklaması, Walter Alvarez'in öne sürdüğü gibi, 65 milyon yıl önce bir asteroidin Dünya'ya çarpmış olmasıdır. Bu asteroidin çarpmasıyla oluşan krater, Orta Amerika'da Yucatan Yarımadası'nın ucunda bulunmuştur. Bu çarpma nedeniyle oluşan muazzam toz bulutunun karalardaki ısıyı düşürmesi ve başka olumsuz koşullar, o zaman mevcut olan biyotanın büyük bir kısmının yok olması sonucunu yaratmıştır. Sürüngenler arasından dinozorların soyu tükenmiş olmasına rağmen, kaplumbağa, timsah, kertenkele ve yılan gibi sürüngenler hayatta kalabilmişlerdir. Bazı küçük ve muhtemelen gece ortaya çıkan memeliler de hayatta kalmış ve Paleosen ile Eosen'de, şimdiki memelilerin tüm takımlarını ve birçok memeli ailesini oluşturan olağanüstü bir evrime uğramışlardır. Kretase dönemi kuşlarının hayatta kalabilen az sayıdaki türü, Tersiyer döneminin ilk 20 milyon yılında benzer şekilde bir evrim patlaması yaşamış görünmektedirler.

Yerkürede yaşam başladığından beri diğer birkaç kitlesel yokoluş daha meydana gelmiştir fakat hayvanların (metazoaların) ortaya çıkışından sonra gerçekleşenler, en iyi belgelenmiş olanlarıdır (Tablo 10.1). Bu diğer yokoluşların en çarpıcısı, Alvarez olayından da yıkıcı olanı, Permiyen'in sonunda gerçekleşmiş ve o zaman var olan türlerin yüzde 95'inin soylarının tükenmesiyle sonuçlanmıştır. Bunun bir asteroit çarpmasından değil, bir iklim değişikliği veya karasal atmosferin

kimyasal bileşeninin değişikliğe uğramasından kaynaklandığı barizdir. Yaşayan türlerin yüzde 76-85'inin yok olduğu üç büyük kitlesel soy tükenmesi (Trias, Devoniyen ve Ordovisyen dönemlerinde) daha meydana gelmiştir. Şimdi bir diğer kitlesel yokoluş çağı yaşıyoruz, bunun sebebi ise, habitatların insan eliyle yok edilmesi ve çevre kirliliğidir.

Tablo 10.1. Kitlesel Yokoluşlar

Soy tükenme olayı	*Yıl (x 10^6 yıl)*	*Aileler (%)*	*Cinsler (%)*	*Türler (%)*
Geç Eosen	35,4	–	15	35 +/– 8
Kretase sonu Erken-Geç Kretase	65,0	16	47	76 +/– 5
(Senomanyen)	90,4	–	26	53 +/– 7
Jura sonu	145,6	–	21	45 +/– 7,5
Erken Jura (Pliensbahiyen)	187,0	–	26	53 +/– 7
Trias sonu	208,0	22	53	80 +/– 4
Permiyen sonu	245,0	51	82	95 +/– 2
Geç Devoniyen	367,0	22	57	83 +/– 4
Ordovisyen sonu	439,0	26	60	85 +/– 3

Belli organizma gruplarının başına gelen küçük kitlesel soy tükenmeleri de olmuştur. Pliyosen'deki (yaklaşık 6 milyon yıl önce) bir kuraklık döneminde, Kuzey Amerika'daki yumuşak C3 otlarının yerini, üç katı silis içeren sert C4 otları almıştır. Dal, yaprak yiyen at türlerinden uzun dişli olanları hariç, diğer hepsinin soyu tükenmiştir.

Büyük kıtalarda (Avustralya dahil), yaklaşık 10.000 yıl önceki Pleistosen'de memeli megafaunasının çoğunluğunun yokoluşu, hem iklimsel bir baskı dönemiyle hem de ilk yetenekli avcı insanın ortaya çıktığı zamanla çakışır görünmektedir. Muhtemelen, yokoluşa bu iki faktör de katkıda bulunmuştur. Birçok ada (Hawai, Yeni Zelanda, Madagaskar ve diğerleri)

faunasının yokoluş sebebinin insanlar olduğu başarılı bir şekilde belgelenmiştir.

Doğal seçilim, elbette, kitlesel yokoluşlarda koruma sağlayamaz. Aslında, böyle bir yokoluş olayından başarıyla çıkışta, şans faktörünün rol oynaması kuvvetle muhtemeldir. Örneğin, Kretase döneminin başında, o zamanların en başarılı omurgalılar grubu olan, çok çeşitli ekolojik nişleri işgal eden dinozorların, 60 milyon yıl sonra, Alvarez olayıyla tamamen yok olacaklarını kim tahmin edebilirdi ki? Kretase dönemi sonunda yok olan diğer organizma grupları, her ikisi de önceleri son derece başarılı organizmalar olan notiloit (yumuşakçalar sınıfından bir hayvan) ve ammonit (fosil kafadan bacaklı) gibi deniz hayvanı taksonlarıydı. Ne boyutta olursa olsun doğal seçilim, onların yaşamalarını sağlayacak genotipleri oluşturmayı başaramamıştı.

Arka plan yokoluşu ile kitlesel yokoluş, birçok yönden birbirlerinden farklıdır. Arka plan yokoluşunda, biyolojik nedenlerle doğal seçilim baskınken, kitlesel yokoluşta fiziksel faktörlerle rastlantı baskındır. Arka plan yokoluşunda türler söz konusudur, kitlesel yokoluşta ise, üst taksonların tamamı. Bununla birlikte, bazı üst taksonlar, kitlesel yokoluşa diğerlerinden daha kolay hedef olurlar. Bu iki tip yokoluş, istatistiksel bir yokoluş analizinde asla bir araya getirilmemelidir.

ÖNEMLİ GEÇİŞLER

Makro evim kademeli olmasına rağmen, çoğu yazarın canlılar dünyasının ilerlemesinde belirleyici adımlar olarak düşündükleri birçok önemli buluşla nitelendirilir. Bu, yaşamın başlangıcını ve Prokaryotların gelişmesini içeren geçişlerin anlaşılmasıyla başlamıştır. Prokaryotlardan en çok çeşitlenmiş bitki ve hayvanlara kadar yaşamın evrimi, çok sayıda bu tip geçişin hikâyesidir. Örneğin, Ökaryotların doğuşu (zara bağlı çekirdek, kromozom, mitoz bölünme,

mayoz bölünme, cinsiyet), hücresel organellerin ortakyaşamı, çokhücrelilik, bağırsak oluşumu, bölünerek çoğalma, özelleşmiş organlar, merkezi sinir sisteminin detaylanması, ebeveyn bakımı ve kültürel gruplar. Bu adımların hemen hemen hepsi, bulundukları filetik soyların uyarlanmasına katkıda bulunmuşlardır (Maynard Smith ve Szathmary 1995).

Evrimsel Yeniliklerin Başlangıcı

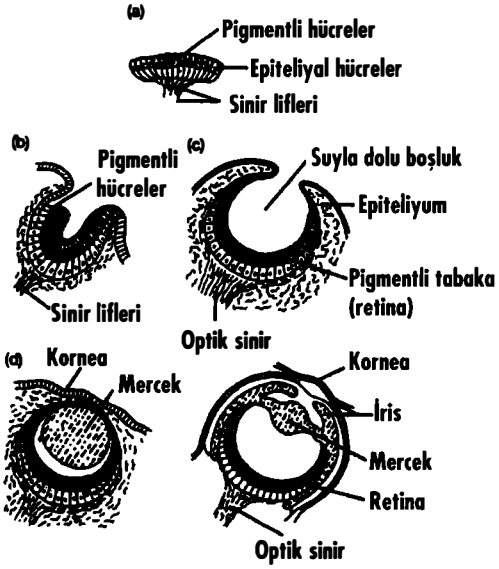
Darwin'i eleştirenlerden bazıları, var olan bir yapının kullanma ve kullanmama ya da doğal seçilimle geliştirilebileceğini hemen kabul etmişlerdi fakat bu tür süreçler, nasıl tamamen yeni bir yapı oluşturabilirdi? Örneğin şunu soracaklardı: "Kuşlarda kanatların ortaya çıkışı, doğal seçilimle nasıl açıklanabilir?" Uçmaya yaramayan küçük bir kanada sahip olmanın seçilimsel bir avantajı yoktur demişlerdi. Doğal seçilim, zaten işlev görmekte olan bir yapı var olana kadar etkisini gösteremez. Aslında bu iddia kısmen doğrudur çünkü mevcut bir yapı, davranışsal bir geçiş vasıtasıyla, sonunda ilk yapıyı evrimsel bir yeniliğe dönüştürecek olan ilave bir işlevi üstlenebilir. Evrimsel bir yenilik edindiren iki farklı yol vardır: İşlevin yoğunlaştırılması veya tamamen yeni bir işlevin benimsenmesi (Mayr 1960).

İşlevin Yoğunlaştırılması. Sıradan kademeli evrimde çoğu torun taksonlar, atalarından sadece sayıca farklıdırlar. Daha büyük olabilirler, daha hızlı devinebilirler, renkleri daha gizli olabilir veya diğer bazı farklar artış gösterebilir. Bununla birlikte, kademeli evrimsel değişimin son aşamaları, çoğunlukla ilk atalarından o kadar farklıdır ki, büyük bir sıçramayı yansıtıyor gibi görünürler. Örnek olarak, memelilerin ön uzuvlarını ele alalım. Bunlar, normalde, yürümeye uyarlanmışlardır fakat köstebek ve toprak altında yaşayan memelilerde toprağı küremeye; maymunlar ve kuyruksuz maymunlar gibi ağaçta yaşayan canlılarda kavramaya; suda

yaşayan memelilerde ise yüzgeç veya kepçe görevine uyarlanmıştır; son olarak da bunlar yarasalarda, kanatlara dönüşmüştür. Sonuncusu hariç bu durumların hepsinde sadece mevcut olanağın büyümesi söz konusudur. Bu durum, evrimcilerin, işlevin yoğunlaştırılması olarak adlandırdıkları şeydir.

İşlevin yoğunlaşmasına ilişkin belki de en görkemli örnek, gözün durumudur. Böyle kusursuz bir organın kademeli olarak evrilebilmiş olması, Darwin'i çok şaşırtmıştı. Organizma morfolojilerinin karşılaştırmalı olarak incelenmesi, cevabı ortaya çıkarmıştı. Gözün oluşumuna öncülük eden serinin en basit, en ilkel safhası, dış derideki ışığa duyarlı bir noktaydı. Bu nokta, başından beri, seçilimsel bir avantajdır ve bu ışığa duyarlı noktanın işlevini geliştiren herhangi bir ilave fenotip değişikliği, seçilim tarafından desteklenecektir. Bu değişiklikler, ışığa duyarlı noktanın etrafında pigment birikmesini, dış derinin bir mercek oluşumunu sağlayacak şekilde kalınlaşmasını, gözü hareket ettirecek kasları, diğer aksesuarları ve en önemlisi de, retina gibi ışığa duyarlı bir sinir dokusunun oluşumunu kapsar.

Göze benzer ışığa duyarlı organlar hayvan gruplarında en az 40 kere bağımsız olarak gelişmiştir ve ışığa duyarlı bir noktadan omurgalıların, kafadan bacaklıların ve böceklerin incelikle oluşturulmuş gözlerine varıncaya kadar geçirilen tüm safhalar, çeşitli taksonlara ait yaşayan türlerde hâlâ görülmektedir (Şekil 10.2). Bunlar, ara aşamaları kapsar ve karmaşık bir gözün kademeli olarak evrilmesinin düşünülemeyeceği iddiasını çürütmüş olurlar (Salvini-Plawen ve Mayr 1977). Omurgasızların çoğu ışığa duyarlı organında, omurgalıların, kafadan bacaklıların ve böceklerin gözlerinin kusursuzluğu bulunmaz ama yine de bunların ortaya çıkışı ve sonraki evrimi, doğal seçilim tarafından desteklenmiştir. Bir varyant (değişik biçim), üstün olduğu müddetçe birbirini güçlendiren çoklu hafif avantajlar onu kayırır.



Şekil 10.2. Yumuşakçalarda gözün evriminin aşamaları. (a) Bir pigment noktası; (b) basit pigment çanağı; (c) abalonda (bir deniz kabuklusu) görülen optik çanak; (d) deniz salyangozu ve ahtapotun mercekli, karmaşık gözleri. *Kaynak: Evolutionary Analyses* 2. ed. Freeman/Herron, ©1997. Pearson Education Inc. Upper Saddle River, NJ izniyle tekrar basılmıştır.

Her bireyin, popülasyondaki diğer üyelerden çok hafif de olsa belki yüzlerce farkı vardır. Bazı gözlemciler, bu farkların, doğal seçilim tarafından desteklenmeyecek kadar hafif olduğunu düşünürler. Bu görüş, birçok hafif avantajın birleşip, bir büyük avantajın etkisini yaratabilmesi ihtimalini yok sayar. Bu tür hafif avantajlar nesiller boyu birikerek, evrimde giderek artan bir rol oynarlar. Hafifçe biriken pigment ve ışığa duyarlı bir nokta, seçilimin özel bir hedefi olmayabilir ama bir fenotipteki aynı derecede hafif avantajlarla birlikte yaşamak suretiyle seçilim tarafından desteklenebilir.

Gözlerin, evrim ağacının 40 dalında ortaya çıkması, daima bağımsız bir yakınsak gelişme olarak düşünülmüştü. Artık moleküler biyoloji, bunun tamamen doğru olmadığını göstermiştir. Son zamanlarda, ağacın çok çeşitli dallarında gözlerin gelişimini kontrol eden düzenleyici bir gen (*Pax 6*) bulunmuştur (bkz. Bölüm 5). Bununla birlikte, bu gen, gözleri olmayan taksonlarda da bulunur. *Pax 6*, muhtemelen sinir sistemindeki diğer işlevlerle de ilgilenen, temel bir düzenleyici gendir. Moleküler biyoloji, bazı durumlarda varlığı, büyük hayvan şubelerinin dallanmasından önceki zamana kadar giden bu tür birçok başka düzenleyici temel genler de keşfetmiştir. Hayatta kalma yeteneği, yeni bir yapının veya özelliğin edinimiyle desteklendiğinde, seçilim, genotipte zaten bulunmakta olan uygun moleküllerin hepsini kullanır.

Göz gibi bir yapının, çok farklı organizma türlerinde defalarca bağımsız olarak ortaya çıkması, canlılar dünyasında benzersiz değildir. Hayvanlarda fotoreseptör hücreler (görme siniri) geliştikten sonra, biyoluminesans (canlı bir organizmanın kimyasal bir reaksiyon esnasında ışık yayması), çeşitli organizmalarda bağımsız olarak en az 30 kere ortaya çıkmıştır. Çoğu durumda, esasen benzeyen biyokimyasal mekanizmalar kullanılmıştır. Son yıllarda, birçok gerçekten benzeyen durum keşfedilmiştir, bunlar çoğunlukla, genotipin önceki atalardan kalıtımla alınan gizli olanaklarını kullanırlar.

İşlev Değişikliği. Yeni karmaşık organların edinilmesinin tek yolu yoğunlaştırma mıdır? Hayır! Gerçekten de böyle bir edinim için, Darwin, Anton Dohrn ve A. N. Sewertzhof'un özellikle vurguladığı ikinci bir süreç vardır: Mevcut bir yapının işlevinin değişmesiyle yeni organlar edinimi. Bu tür bir değişim, bu yapının, hem eski hem de yeni görevlerini eş zamanlı olarak yapabilmesini gerektirir. Örneğin, ilkel kuşların süzülerek uçuran kanatları, sonunda kanat çırparak uçmada da kullanılır hale gelmiştir. Bu durumla açıklanabilecek çok sayıda evrimsel yenilik mevcuttur. Su piresinin (*Daphnia*)

yüzgeçleri, başlangıçta onun antenleriydi (duyu organlarıydı), hâlâ bu işlevlerini sürdürmekle birlikte artık aynı zamanda devinim organları olarak da kullanılmaktadırlar. Balıklardaki akciğerler yüzme kesesine dönüşmüş, eklembacaklıların uzuvları ise bir grup yeni işlev kazanmıştır. Çoğu durum için, değişimler, yeni bir işlevden ziyade, yeni bir ekolojik rol olarak daha iyi açıklanabilir. Yeni bir işlev edinebilecek organa, bu değişim için *ön uyarlanmış* denir. Ön uyarlanma, sadece tanımlayıcı bir terim olup, herhangi bir teleolojik (amaca yönelik) etkiyi ifade etmez.

Organizmaların tarihinde daha dikkat çekici başlangıçları olan yeni yapılar veya alışkanlıkların hepsi de ekolojik rol değişimi yüzündendir. Bu tür değişimler, evrimin fırsatçılığını harika bir şekilde göstermiş olurlar. Jacob'ın *tamirci ilkesi*'nde (1977) ifade edildiği gibi, var olan herhangi bir yapı yeni bir amaç için kullanılabilir (Jacob, evrimi, ayrı ayrı proteinleri bir araya getirerek daha işlevsel ve karmaşık bir makine yapmaya çalışan bir tamirci olarak niteler).

Bir işlev değişimi, bazı türleşme vakalarında da rol oynayabilir. Bu durum, özellikle, eşeysel seçilimin desteklediği bir faktörün, davranışsal yalıtım mekanizması rolünü üstlendiği aynı yurtlu türleşmede mümkündür.

Bir işlev değişikliği olayı, bir sıçramayı başlatırsa da, aslında kademeli bir popülasyon değişikliğidir. Önce, popülasyon içinde sadece bir bireyi etkiler, ancak doğal seçilim tarafından desteklenir ve kademeli olarak önce popülasyonun diğer bireylerine, sonra da türün diğer popülasyonlarına yayılırsa evrimsel olarak belirgin hale gelir. Dolayısıyla, işlev değişikliği vasıtasıyla olan evrim de kademeli bir süreçtir.

UYARLANMA IŞINIMI

Bir tür, yeni bir yetenek edindiği zaman, deyim yerindeyse, doğada farklı bir nişin ya da uyarlanma bölgesinin anahta-

rını edinmiş olur. Sürüngenler, tüyleri türetip, ardından da uçma kapasitesini keşfettikleri zaman, muazzam bir uyarlanma bölgesini fethetmişlerdi. Sonuçta bugün toplam 4.800 memeli türüne ve 7.150 sürüngen türüne karşın, 9.800 kuş türü mevcuttur. Birkaç milyon tür ortaya çıkarmış olan "böcek" dediğimiz yapısal tip özellikle başarılıdır. Buna rağmen, kuşların suyu da fethetme girişimleri, orta derecede başarılı olabilmiştir. Ördek benzeri 150 kuş türü, 20 dalgıç kuşu türü, 21 auk (soğuk ülkelerde yaşayan bir deniz kuşu) türü ve 4 gerdanlı dalgıç kuşu türü mevcutken, tüm su kuşlarının suya en iyi uyarlanmışı olan penguenlerin sadece 15 türü mevcuttur; dolayısıyla, tüm kuş türlerinin ancak yüzde 2'si su kuşudur. Çok sayıda memeli türü, yaprak yiyen haline gelebilmiş, oysa en başarılısı tepeli tavuk olmak üzere kuşların sadece birkaç türü bu nişi fethedebilmiştir. Hiçbir amfibi, tuzlu suya uyarlanmayı başaramamıştır.

Yaşamın Tarihçesi: Bir Uyarlanma Işınımı Öyküsü

Filetik bir soyun kendini çok sayıda farklı nişlere ve uyarlanma bölgelerine yerleştirebilme başarısına ***uyarlanma ışınımı*** denir. Bu durum, üst taksonlardaki organizmalarda belirgindir. Sürüngenler, temel yapılarından ayrılmadan timsahlara, kaplumbağalara, kertenkelelere, yılanlara, ihtiyozorlara ve pterozorlara (uçan sürüngen) dönüşmüşler; memeliler fareleri, maymunları, yarasaları ve balinaları oluşturmuşlar; kuşlar ise atmaca, leylek, sinek kuşu, ötücü kuş, devekuşu ve penguen nişleri halinde evrimleşmişlerdir. Her bir grup, atasal yapı tipinde büyük bir değişiklik yapmadan doğada kendi niş takımını biçimlendirmiştir.

Aslında yaşamın tüm yükselişi, zaman boyutunda uyarlanmalı bir ışınım olarak ortaya konabilir. Kendini kopyalayan moleküllerin başlamasından, zara bağlı hücrelerin ve kromozomların oluşumuna, çekirdekli ökaryotların ortaya çıkışına, çokhücreli organizmaların oluşumuna, endoderminin

çıkışına, büyük ve çok karmaşık merkezi sinir sisteminin evrimine kadar bu adımların her biri, farklı bir çevresel kaynak dizisinin kullanımına, yani farklı bir uyarlanma bölgesinin işgaline olanak sağlamıştır.

Farklılık

Canlılar dünyasının çeşitliliği birçok biçim alır. Bu çeşitlilik kendini, karıncalar ve termitlerin geniş kolonilerindeki gibi veya böceklerden buğday biti gibi bir ailenin içindeki tür sayısı (ve böcekler takımının tamamı) olarak ve bir de tabii ki, muazzam prokaryot biyo-kitlesindeki gibi sadece sayısal olarak belli eder. Fakat çeşitlilik kendini, fark dereceleriyle ve değişik organizma tiplerinin çarpıcı sayısıyla da gösterebilir. İşte burada evrim, gerçek bir sürpriz yapmıştır. Metazoaların (hayvanların), fosil kaydında ortaya çıkmalarından hemen sonra, nispeten benzer takımlar grubundan oluşmaları ve zaman içinde giderek birbirlerine benzemez hale gelmeleri beklenir. Ama gerçekler, bu varsayımdan şaşırtıcı derecede farklıdır! Metazoalar yaklaşık 550 milyon yıl önce fosil olarak ortaya çıktıklarında (kuşkusuz yaklaşık 200 milyon yıldan beri var olmuş olmalıdırlar), dört ila yedi tuhaf vücut planları vardı ve kısa süre sonra yok olmuşlardı. Diğer tüm Kambriyen şubeleri hayatta kalmış, üstelik beklenmeyecek şekilde, temel vücut planlarında büyük değişiklikler olmamıştır. Şubelere tek tek bakarsak, aynı durumla karşılaşırız. Eklembacaklılardan yaşayan sınıfların vücut planlarının Kambriyen'de de aynı olduğu bulunmuştur. Fakat yine Kambriyen'de, bugün var olmayan bir avuç, garip eklembacaklı tipi mevcuttur. Bu kanıta bakarak, Kambriyen'deki vücut planı çeşitlerinin şimdikinden fazla olduğu sonucunu çıkaranlara katılıyorum. Ayrıca, Kambriyen'den beri geçen 500 milyon yılda, özünde yeni olan hiçbir vücut planı ortaya çıkmamıştır.

Bu kafa karıştırıcı problemin çözümünü, gelişimsel biyoloji bulmak zorunda kalacaktır. Yeni şubelerdeki gelişme, *hox*

genleri ve birçok düzenleyici gen tarafından sıkı sıkıya kanalize edilir. Bu düzenleyici sistemin Kambriyen'den beri ciddi biçimde sıkılaştığına dair göstergeler mevcuttur. Dolayısıyla metazoaların başladığı zamanda, düzenleyici sistemin kısıtlayıcı gücünün hâlâ tam gelişmemiş olduğu aşikârdır. Oldukça küçük görünen mutasyonlar, tamamen yeni yapılar oluşturmuş olabilirler. Bu "yapılandırma özgürlüğü", düzenleyici makine giderek kusursuzlaştıkça kaybolmuştur, artık, yüzlerce milyon yıl sonra, hâlâ çiklet balıklarının farklı beslenme tipleri ortaya çıkabilir ama sonuçta, hepsi de yine çiklet balıklarıdır. Yaşayan faunanın vücut planlarının, Kambriyen'deki farklılığın aynısını gösterdiğini söylemek, kesinlikle doğru değildir. Ve Kambriyen faunasının yenilikçiliği ile yaşayan faunadaki vücut planlarının tutuculuğu arasındaki zıtlık, artık, gelişimsel moleküler biyolojinin son bulguları gerektiği gibi ele alındığında, çözülemeyen bir bulmaca olmaktan çıkmıştır.

BİRLİKTE EVRİM

İki tip organizma, mesela bir yırtıcıyla avı veya bir konak ile paraziti ya da çiçekli bir bitkiyle tozlayıcısı birbirleriyle etkileşimde oldukları zaman, her biri diğerine bir seçilim baskısı uygulayacaktır. Sonuçta birlikte evrileceklerdir. Örneğin, av, daha iyi bir kaçış mekanizması geliştirecek, bu da yırtıcı hayvanı saldırı kapasitesini geliştirmeye zorlayacaktır. Evrim sürecinin çoğu, böyle *birlikte evrim* yoluyla gerçekleşir.

Çiçekli bitkilerin tozlayıcıları ister kelebek ister diğer böcek, kuş ya da yarasa olsun, kendi konak bitkilerine uyarlanmışlardır, bunun karşılığındaysa o çiçekler, tozlanmanın başarısını artıracak şekilde evrimleşirler. Darwin, orkidelerin tozlanma uyarlanmasıyla ilgili büyüleyici bir çalışma yürütmüştü. Doğada bulunan her çeşit ortakyaşam ve karşılıklılık, doğal seçilim nedeniyle böyle bir birlikte evrime tabidir.

Bitki türleri, otçul hayvanlara karşı, alkaloitler gibi birtakım zehirli kimyasallar üretip, kendilerini onlar için makbul olmayan bir hale getirerek korurlar. O zaman da otçullar zehrin etkisini giderici enzimler geliştirerek bu sorunun üstesinden gelirler. Bunun karşılığında bitkiler, korunmak için yeni kimyasallar üretirler. O zaman otçul hayvanlar, yeni zehirlerle savaşmak için tekrar zehir etkisini giderici uygun enzimleri geliştirmek zorunda kalırlar. Böyle bir dizi ileri geri etkileşime, "evrimsel silahlanma yarışı" adı verilir, organizmalar arasında neredeyse sonsuz sayıda silahlanma yarışı vardır. Örneğin deniz salyangozları, salyangoz yiyen yengeçlere karşı kendilerini korumak için daha güçlü ve kırılması zor yapısal ayrıntıları olan bir kabuk geliştirmişlerdir. Buna karşın yengeçler de, salyangozların kısa sürede daha da sert kabuklar geliştirmelerine neden olacak şekilde kıskaçlarını güçlendirmişlerdir.

Bir patojenin konağını yok etmesi tabii ki en iyi evrimsel strateji değildir. Aslında, daha tehlikesiz türlerin evriminin bir ödülü olmalıdır. Bazen gerçekleşmekte olan bu tür bir evrimi gözlemlemek mümkündür. Mesela çok yükselen tavşan nüfusunu kontrol altına almak için Avustralya'ya miksomatoz (bir tavşan hastalığı) virüsü getirildiğinde, bu virüsün en tehlikeli türü, konakları olan tavşanları o kadar çabuk öldürmüştü ki, virüsün başka bir tavşana bulaşmasına vakit kalmamıştı. Sonuçta en tehlikeli virüsler yok olmuşlardı. Daha tehlikesiz virüs türlerinin saldırısına uğrayan tavşanlar, daha uzun yaşamış ve diğer tavşanlara bulaşacak enfeksiyonun kaynağını oluşturmuşlardı. Nihayetinde, tavşanların belli bir yüzdesini öldüren daha da tehlikesiz virüs türü evrimleşmiş, tavşanların çoğu hayatta kalmıştı. Aynı zamanda, en kolay etkilenen tavşanlar ölmüş ve miksomatoz virüsünden daha az etkilenen tavşan popülasyonları evrimleşmişti.

Avrupa'daki enfeksiyon hastalıklarının çoğu, halen kararlı bir halde seyretmektedir. Binlerce yıl sonra Avrupa'daki nü-

fus, bu insan hastalıklarına dirençli hale gelmiş ve ölüm oranı biraz düşmüştür. Fakat 1492'den sonra Avrupalılarla ilk defa temas kuran yabancı popülasyonlar için durum farklıydı. Tüm dünyada, ama özellikle de Amerika Kıtası'nda Avrupa'daki enfeksiyon hastalıklarının neden olduğu salgınlar, özellikle çiçek hastalığı, Amerikan yerlilerini kırıp geçirmişti. Kolomb, Bahamalar'a ilk ayak bastığı sıralarda 60 milyon olduğu tahmin edilen Amerika Kıtası'nın yerli nüfusu, sadece 20 yıl sonra 5 milyona inmişti. Bu hastalıklar çok ölümcüldü çünkü Amerikan Yerlileri, bu hastalıklarla birlikte evrilmemişlerdi. Patojenler, popülasyonlarına yayıldığında savunmasız kalmışlardı.

Bağırsak kurdu (*sestod*), yassı solucan (*trematod*) ve iplik kurdu (*nematod*) gibi iç parazitler, yeni bir konağı kolonize ettiklerinde yavaş yavaş konağa bağımlı hale gelir ve bu noktadan itibaren de konaklarıyla birlikte evrilirler. Konak, iki türe ayrıldığında parazit de zaman içinde aynısını yapar. Sonuçta, konağınkine paralel olan parazitin soyoluş ağacını çıkarmak, bazen mümkün olur. Yine de bazı istisnalar olabilir çünkü parazit bir kereye mahsus olmak üzere, tamamen başka bir konak soyuna atlayabilir. İç parazitler için doğru olan şeyler, bitler, tüy bitleri (*Mallophaga*) ve pireler gibi dış parazitler için de doğrudur.

ORTAKYAŞAM

Evrim tartışmalarında, ortakyaşamın baskın rolüne yeterince dikkat sarf edilmemiştir. *Ortakyaşam*, farklı tipte iki organizmanın karşılıklı bir yardımlaşma sistemi kurmak için yaptıkları işbirliğidir. Bir mantarla bir algden oluşan bir sistem olan liken, ortakyaşamın hep anılan bir durumudur. Bakteriler arasında çok yaygın olduğu bilinen ortakyaşam, bakteri topluluklarının tümünün evrimleşmesiyle sonuçlanır. Örneğin toprak bakterilerinde, farklı bakteriler, diğer türlere yarayan farklı metabolitleri (ara ürünleri) üretirler.

Bitkiler ve bitki sularıyla beslenen tüm böceklerde, bitki materyalinin hazmedilmesini sağlayan enzimleri üreten hücre içi ortakyaşarlar (sembiyonlar) vardır. Kan emen böceklerde de çoğunlukla benzer şekilde kanın hazmını kolaylaştıran hücre içi ortakyaşarlar mevcuttur.

Yeryüzündeki yaşam tarihinde en önemli olay, bir öbakteriyle bir arkeabakterinin ortakyaşamının başlattığı ve sonunda bu iki tür bakteri arasında bir yaratık olan ilk ökaryotun ortaya çıkmasıdır. İlave olaylar, ortakyaşar mor bakterinin yeni ökaryotla birleşip, mitokondriyi oluşturmasına, bitkilerde ise ortakyaşar siyanobakterinin bitki hücreleriyle birleşip, kloroplast haline gelmesine yol açmıştır. Diğer hücresel organeller de ortakyaşardır (Margulis 1981; Margulis ve Fester 1991; Sapp 1994).

EVRİMSEL İLERLEME

Evrim, yönelimli değişim demektir. Yeryüzündeki yaşamın başlangıcından ve 3.500 milyon yıl önce ilk prokaryotların (bakteriler) ortaya çıkışından beri organizmalar çok daha çeşitli ve karmaşık hale gelmişlerdir. Bir balina, bir şempanze ve bir dev sekoya, kuşkusuz, bir bakteriden çok farklıdır. Bu değişim nasıl nitelenebilir?

En sık verilen cevap, şimdiki yaşamın daha karmaşık olduğudur. Aslında bu, genel olarak doğru olmakla birlikte evrensel olarak doğru değildir. Birçok filetik soy, basitleşme eğilimi göstermektedir ve bu, özellikle, mağara hayvanları ve parazitler gibi çeşitli uzman türler için geçerlidir. Fakat şüphesiz, evrimin ilerleme kaydettiği söylenecektir. Omurgalılar ve kapalı tohumlular (çiçek açan bitkiler), "alt düzey" hayvanlardan, bitkilerden ve bakterilerden daha çok evrimleşmiş, daha ilerlemiş bir halde değiller midir? Bu iddiayı incelemiş ve "alt düzey" "üst düzey" şeklindeki adlandırmaları kullanmanın ne kadar zor olduğunu göstermiştik. Gerçekte, prokaryotlar bir bütün olarak ökaryotlar kadar başarılı görü-

nürler. Yine de, nesilden nesle gerçekleşen ve sonunda kemirgenlerin, balinaların, otların ve sekoyaların ortaya çıkışına yol açan evrimdeki her adım, deyim yerindeyse, doğal seçilimin kontrolündedir. Bu, her filetik soyda, nesilden nesle zorunlu olarak sabit bir ilerlemeye neden olmaz mı? Cevap "Hayır," çünkü çoğu evrimsel değişimi, fiziksel ve biyotik ortamın o andaki geçici değişimiyle başa çıkma ihtiyacı zorlamıştır. Dolayısıyla, muazzam sıklıktaki soy tükenmeleri ve gerileyen evrim düşünüldüğünde, evrimde evrensel ilerleme kavramı reddedilmelidir. Yine de, tek tek soyların belli anlardaki evrimlerine bakıldığında farklı bir cevap verilebilir. En büyük gelişmeyi kaydettikleri esnada, rahatlıkla ilerleyici olarak adlandırılabilen hatırı sayılır miktarda filetik soy mevcuttur.

SEÇİLİM, İLERLEMEYE VE NİHAYETİNDE MÜKEMMELİYETE NEDEN OLUR MU?

On sekizinci yüzyılda, Tanrı'nın dünyayı mükemmel olarak tasarladığına ve henüz bu mükemmeliyete erişilmemiş yerlerde bile sonunda o noktaya götürecek yasaları tayin ettiğine büyük ölçüde inanılıyordu. Bu inanış, sadece doğal teolojinin düşüncesini değil, Aydınlanmanın iyimserliğini ve aynı zamanda o dönemde çok yaygın olan teleolojik düşünceyi (erekçiliği) de yansıtıyordu. Örneğin Lamarck'ın evrim teorisi, mükemmeliyete doğru kararlı bir yükseliş olduğunu varsayıyordu. Çağdaş evrimciler, evrimin, sonunda mükemmeliyeti oluşturabileceği fikrini reddederler. Yine de çoğu, yaşamın başlangıcından beri bir çeşit evrimsel ilerleme olduğuna inanmaktadırlar. Zamanla bakterilerden tekhücreli ökaryotlara ve sonunda çiçekli bitkilerle üst düzey hayvanlara kadar ilerleyen kademeli değişimler, çoğunlukla ilerleyen evrim olarak anılır. Bu terminoloji çoğunlukla, son aşaması insan olan ve sürüngenlerden, ilkel memelilere, plasentalılara ve sonunda maymunlara, kuyruksuz maymunlara ve hominidlere uzanan bir seri ilerlemeyle

ilişkili olarak kullanılır. Bir zamanlar neredeyse evrensel boyutta inanılan düşünce, insanın, Yaratılış'ın zirvesi olduğu ve insanın mükemmelleşmesi doğrultusunda vuku bulan her şeyin ilerleme demek olduğu şeklindeydi.

Bakteriden başlayıp, insana ulaşan seri aslında ilerlemeyi kanıtlamaz mı? Değilse, görünürde ilerleyen bu değişim nasıl açıklanabilir? Son yıllarda, evrimsel ilerlemenin varlığını ya da geçerliliğini tartışan birkaç kitap yayımlandı. Bu soru üzerinde büyük bir anlaşmazlık söz konusu çünkü "ilerleme" kelimesinin birçok anlamı var. Örneğin, teleolojik düşünceyi benimseyenler, ilerlemenin içten gelen bir dürtüye ya da mükemmeliyete ulaşma çabasına bağlı olduğunu öne süreceklerdir. Darwin ve çağdaş Darwinciler, bu nedenselliği reddederler ve hakikaten bu dürtüyü kontrol eden bir genetik mekanizma da, şimdiye kadar bulunamamıştır. Buna karşın, ilerleme, tamamen deneysel olarak, bir şekilde öncekinden daha iyi, daha verimli, daha başarılı bir şeyin elde edilmesi şeklinde tanımlanabilir. "Üst düzey" ve "alt düzey" terimleri de eleştirilmiştir. Çağdaş Darwinci için, bu bir değerlendirme derecesi değildir, "üst düzey" jeolojik zamanda daha yeni olan veya soyoluş ağacında daha yukarıda bulunan anlamındadır. Peki, soyoluş ağacında yukarıda bulunan herhangi bir organizma her zaman "daha iyi" midir? İlerleme göstergesinin, daha karmaşık olması, organlar arasındaki işbölümünün daha ileri seviyede olması, çevre kaynaklarının daha iyi kullanımı ve her alanda daha iyi uyarlanma olduğu iddia edilir. Bu, bir dereceye kadar doğru olabilir fakat bir memelinin veya kuşun kafatası, önceki ataları balıkların kafatası kadar karmaşık değildi.

İlerleme kavramıyla ilgili eleştiriler, bakterilerin bazı yönlerden en az omurgalılar veya böcekler kadar başarılı olduklarına işaret etmiştir, o zaman neden omurgalıların, prokaryotlardan daha ileri oldukları düşünülmektedir? Kimin haklı olduğuna dair verilecek karar, büyük ölçüde, neyin ilerleme olarak görüldüğüne bağlıdır.

Eğer evrimsel serilere bakılırsa, bazı yeni evrimleşen taksonların, özellikle hayatta kalma başarısına yönelik uyarlanmalara sahip oldukları inkâr edilemez. Örneğin sıcakkanlılar, iklim ve hava koşullarındaki dalgalanmalarla, soğukkanlılardan daha iyi baş edebilirler. Büyük bir beyin ve uzun bir ebeveyn bakımı süresi, kültürün gelişmesine ve nesilden nesile aktarılmasına imkân verir (aşağıda açıklanmaktadır). Bu ilerlemelerin hepsi, yaşamını sürdürene sağladığı avantajla birlikte doğal seçilimden kaynaklanır. Bu tanımlayıcı anlam açısından, bazı filogenetik soylarda evrim kesinlikle ilerleme yönündedir. Ford markası T modelinden günümüz modellerine dek ne kadar ilerleme kaydettiyse, evrim bu soylarda o kadar ilerleme kaydetmiştir. Araba üreticileri, her sene birtakım yenilikleri hayata geçirirler, sonra bunlar pazarın seçilim baskısına maruz bırakılır. Bazı yeniliklere sahip birçok model elenmiş, başarılı olanlar gelecek yenilik düzeyleri için temel teşkil etmiştir. Sonuçta arabalar, yıldan yıla daha güvenli, daha hızlı, daha dayanıklı ve daha ekonomik hale gelerek gelişmiştir. Modern araba, kuşkusuz ilerlemeyi yansıtır. Modern bir arabanın, Ford'un T modelinden buyana kaydedilen ilerlemeyi yansıttığını düşünürsek, insan türünü, alt düzey ökaryot ve prokaryotlara kıyasla ilerleme olarak adlandırmakta da aynı derecede haklı oluruz. Bu tamamen, "ilerleyen" kelimesini nasıl yorumladığımıza bağlıdır. Bununla birlikte Darwinci ilerleme, asla teleolojik değildir.

Evrimsel ilerlemenin birçok tanımı yapılmıştır. Benim özellikle hoşlandığım bir tanesi, uyarlanmacı yapısını vurgulayan tanımıdır: İlerleme, "soyların, uyarlanmalı bileşimlerde bir araya gelen özelliklerini artırarak kendi yaşam tarzlarına uyan uyarlanmalarının birikimini geliştirme eğilimidir" (Richard Dawkins, *Evolution* 51 (1997):1016). Diğer tanım ve tarifler için, Nitecki'ye (1988) bakınız.

Ortakyaşar prokaryotların birleşmesi, ilk protistler tarafından atılan ve çok başarılı ökaryot imparatorluğuyla sonuç-

lanan çok ilerici bir adımdı. Diğer ilerici adımlardan sıklıkla bahsedilmiştir: çokhücrelilik, çok uzmanlaşmış yapı ve organların gelişimi, endotermi, çok gelişmiş ebeveyn bakımı, büyük ve etkili bir merkezi sinir sistemi edinimi. Böyle ilerici adımların "kâşifleri" de çok başarılılardı ve bu, onların ekolojik hâkimiyetine katkıda bulunmuştu. Aslında her seçilim olayının özü, mevcut sorunlarına ilerici bir çözüm bulmayı başaran bireylerin desteklenmesiydi. Tüm bu adımların toplamı, evrimsel ilerlemedir.

Benzetmeme devam edersek, arabanın gelişimi, hiçbir şekilde, diğer nakliye şekillerinin yerini alamamıştı. Yürüme, at, bisiklet, demiryolu, hepsi de belli koşullarda kullanılarak araba ile birlikte var olmuştu. Uçağın icadı bile demiryolu ile arabanın modasını geçirmemişti. Organik evrimde de durum aynıdır. Oldukça ilkel prokaryotlar, yeryüzünde ilk ortaya çıkışlarından 3 milyar yıl sonra hâlâ hayattaydılar. Balıklar hâlâ okyanuslara hükmetmekteler, kemirgenler çoğu ortamda, insanlar haricindeki primatlardan daha başarılıdırlar. Ayrıca, mağaralarda yaşayan canlılar ile parazitlerden gördüğümüz kadarıyla evrim, çoğunlukla gerileyicidir. Bununla birlikte, prokaryotlardan ökaryotlara, omurgalılara, memelilere, primatlara ve insana varan aşamalar serisini ilerici olarak adlandırmak gayet yerindedir. Bu ilerlemedeki her adım, başarılı doğal seçilimin sonucudur. Bu seçilim sürecinin hayatta kalanlarının, elenenlerden üstün oldukları kanıtlanmıştır. Tüm sözde silahlanma yarışlarının nihai ürünü, ilerlemenin örnekleri olarak kabul edilebilir.

BİYOSFER VE EVRİMSEL İLERLEME

Yeryüzündeki yaşam tarihinin çoğu açıklaması, sanki çevre hep sabitmiş gibi yazılmıştır, oysa çevre sabit değildi. Özellikle, atmosferin bileşiminde büyük bir değişim olmuştu. Yaşam başladığı zaman (yaklaşık 3,8 milyar yıl önce), muhteme-

len metan (CH_4), amonyak (NH_3), moleküler hidrojen (H_2) ve su buharından (H_2O) oluşan atmosfer, indirgeyiciydi. Çok az serbest oksijen vardı ve siyanobakterilerin ürettiği miktar da, demirin oksitlendiği bataklılarda çabucak yok oluyordu. Bu, demir şeritleri oluşumu denen çökelti katmanlarına neden oluyordu. Okyanuslardaki oksitlenebilen demir stoku yaklaşık 2 milyon yıl önce tükenmişti. Siyanobakterilerin devam eden serbest oksijen üretimi, oksijensiz atmosferi çabucak oksijence zengin bir atmosfere dönüştürmüş, bu da zengin bir çokhücreli hayvan faunasının gelişmesine katkıda bulunmuştu. "Kambriyen patlaması" denen yeni hayvan tiplerinin ortaya çıkışına atmosferin oksijen açısından zenginleşmesinin yardımcı olduğuna inanılır.

Son 550 milyon yıl içinde biyotanın evrimsel değişimleri, atmosferin bileşimini önemli ölçüde etkilemiştir. En önemlileri, karaların bitkiler tarafından fethedilmesi (yaklaşık 450 milyon yıl önce başlamıştır), CO_2 tüketen kapalı tohumlu ormanların oluşması ve döküntü tüketen bakterilerin evrimidir.

Vernadsky (1926), oksijen üreten ve oksijen tüketen organizmaların birlikte evrilmesine, kademeli olduğu kadar kitlesel yokoluşlar gibi afet benzeri çevresel değişimlere karşılık olan biyota değişimlerine ilk dikkati çeken kişiydi. Organizmalar, çevresel değişimlere, ancak doğal seçilimin gerektirdiği uygun varyantları (biçim değişikliklerini) hızlıca oluşturabildikleri takdirde karşılık verebilirler. Bunu başaramazlarsa yok olurlar. Organizmalarla çok etkin bir değiş tokuş içinde olan yegâne element oksijen değildir. Diğer elementler, kalsiyum (tebeşir, kireçtaşı, mercanlar, deniz kabukları) ve karbondur (kömür, petrol). Dünya iklimindeki değişikliklerin, kuşkusuz, buzullaşma ve özellikle Antarktika etrafındaki okyanus akıntılarında yarattığı bağlantılı değişimler gibi büyük evrimsel etkileri bulunur.

EVRİMDEKİ EĞİLİMLERİ NASIL AÇIKLARIZ?

Paleontologlar çoğu zaman üst üste gelen tabakalardaki organizmaları karşılaştırdıkları zaman, "eğilimleri" keşfederler. Örneğin, torunlar, giderek atalarından daha büyük olmuşlardır. Boyut büyümesine ilişkin bu eğilim, hayvan soyları arasında çok yaygındır ve Cope Yasası olarak bilinir. Bir eğilim, bir filetik soyda veya birbirleriyle ilişkili bir filetik soylar grubunda bir özelliğin belli bir yönde değişimi olarak tarif edilebilir. Örneğin, Tersiyer'deki at evrimi etüdünde toynak sayısında azalma eğilimi olduğu keşfedilmiş, böylece modern atlarda ilk baştaki beş toynaktan tek bir toynak kalmıştır. Aynı zamanda, atların belli soylarında, azı dişlerinde uzama ve hayatı boyunca da uzamaya devam etme eğilimi olmuştur. Bu, hipsodonti olarak anılır. Bunlar gibi eğilimler, kafadan bacaklılarda, trilobitlerde ve omurgasızlarda keşfedilmiştir. Beynin büyümesi, sadece primatlarda değil, Tersiyer dönemi memelilerinin evriminde yaygındır. Özel olarak desteklenen bir karakterdeki bir eğilim (örn. atlardaki hipsodonti), çeşitli ilgili karakterlerde oluşan eğilimlere neden olabilir. Diğer bir deyişle, belli bir eğilim, vücut ölçüsü gibi farklı bir karakterdeki eğilimin yan ürününden başka bir şey olmayabilir.

Bazı paleontologlar, bu eğilimlerin bazılarının doğrusallığı karşısında şaşırmışlardı. Seçilimin, böyle bir doğrusallığı açıklamak için fazla gelişigüzel bir süreç olduğunu iddia etmişlerdi. Buna rağmen bu iddia, bir dizi organizmadaki evrimsel değişimin ciddi kısıtlamalara tabi olduğunu göz ardı eder. Bu, atların dişlerindeki büyümenin vücut ölçüsünün büyümesiyle ortaya koyulması şeklindeki kısıtlamalarda görülmüştür. Örneğin, uçan organizmalarda vücut ölçüsünün ciddi bir biçimde kısıtlanması, omurgalıların uçan taksonlarında (yarasalar, kuşlar, pterozorlar) vücut ölçülerinin, karada yaşayan en büyük akrabalarınınkine göre çok küçük olmasının nedenidir. Ayrıca, hemen hemen her eğilim, sürek-

li doğrusal değildir, er ya da geç yön değiştirir, bazen bunu tekrarlar ve hatta yönünü tam tersine bile çevirebilir.

Teleolojik düşüncenin yaygın olduğu zamanlarda eğilimler, içten gelen eğilimlerin veya dürtülerin kanıtı olarak yorumlanıyordu. Bu, teleolojik ortogeneze inanan oldukça popüler evrimcilerin ekolünde, başlıca kanıt olarak kullanılmıştı (bkz. Bölüm 4). Bu ekol, bu eğilimlerden bazılarında neredeyse kanun gibi olan ilerlemenin, Darwin'in doğal seçilimiyle uyumsuz olduğu yorumunu yapmıştı. Buna karşın, ardından yapılan araştırma, bir çelişki olmadığını ortaya koymuştu. İçten gelen evrimsel eğilimlere dair bir desteğin varlığı hiçbir zaman bulunamamıştı. Kısıtlamalar iyice düşünüldüğünde eğilimler, Darwin modeliyle gayet güvenilir şekilde açıklanabilir. Artık, gözlemlenen tüm evrimsel eğilimlerin, doğal seçilimin sonuçları olarak açıklanabileceği gayet açıktır.

İlişkili Evrim

Bir organizma, bir parçası diğerini etkilemeksizin değişmesi mümkün olmayan, özenle dengelenmiş, uyumlu bir sistemdir. Atların dişlerinin uzamasını ele alalım. Bu değişim, daha büyük bir çene ve dolayısıyla daha büyük bir kafatası gerektirir. Boynun, daha büyük kafatasını taşıması için, yeniden yapılanması gerekir. Daha büyük olan yeni kafatası, vücudun geri kalan kısmını, özellikle de devinim sistemini etkiler. Bu, daha büyük dişler edinmek için atın neredeyse tamamının bir dereceye kadar yeniden yapılanması gerektiği anlamına gelir. Bu durum, hipsodont atların anatomisi üzerinde yapılan titiz bir çalışmayla teyit edilmiştir. Ayrıca, atın tümünün yeniden yapılanması söz konusu olduğu için, değişim, ancak binlerce nesil boyunca kademeli bir şekilde gerçekleşir. Kısa azı dişli birçok at soyu, gereken genetik değişimi başaramamış ve yok olmuştur.

Kertenkele benzeri bir sürüngenin dört ayaklı devinim şeklinden iki ayaklılığa dönüşümü ve kuşların uçmaya geçi-

şi, vücut planlarında önemli ölçüde bir yeniden yapılanma başlatmıştır: Daha iyi bir ağırlık merkezine sahip olması için tüm vücudun sıkışması, daha verimli çalışan dört bölümlü kalp, solunum yolunun yeniden yapılanması (akciğerlerle hava keseleri), endotermi, gelişmiş görüş ve genişlemiş bir merkezi sinir sistemi. Tüm bu uyarlanmaların edinilmesi bir gereklilikti. Bununla birlikte, ayrıntıları, sınırlamalar ve genetik değişimin mevcudiyeti belirliyordu.

Bazen fenotipin bir tarafının değişimi, vücudun diğer kısımlarında beklenmedik bir sonuç yaratabilir. Bu durumu, sürüngenlerin evrimi, gayet iyi örneklemektedir. Sürüngenlerin (Reptilia), kabul edilen başlıca iki alt bölümü vardır: Tek şakak açıklığı olan Sinapsitler ve iki şakak açıklığı olan Diapsitler. Hiç şakak açıklığı olmayan kaplumbağaların, şakak açıklıklarının oluşmasından önce ortaya çıkan eski bir grup olduğuna inanılır. Buna karşın, moleküler analizler, kaplumbağaların, diapsit olduğunu ortaya koymuştur. Kaplumbağaların, kabuklarını edindiklerinde, dışarı doğru olan açıklıkların indirgenmesi sürecinin bir parçası olarak kafatası açıklıklarını kaybettikleri aşikârdır. Bu durum, taksonomik bir karakterin evrim esnasında, büyük ölçüde değişebileceğinin de göstergesidir.

Karmaşıklık

Çoğu evrimci, evrimin daha kompleks bir yapıya doğru kararlı bir biçimde ilerlediğine ikna olmuşlardı. Aslında, 1 milyar yıldan uzun süredir yeryüzündeki yaşamı temsil eden prokaryotlar, kendilerinden sonra ortaya çıkan ökaryotlardan çok daha az karmaşık bir yapıya sahiplerdi. Fakat uzun varoluş süreleri boyunca artan bir kompleks yapıya doğru ilerlemeye dair bir gösterge de yoktur. Ökaryotlarda da böyle bir eğilim bulunmaz. Kuşkusuz, çokhücreli organizmalar, protistlerden çok daha karmaşık bir yapıya sahiptirler fakat aynı zamanda çok sayıda evrimsel soy karmaşık yapıdan ba-

site doğru evrilmiştir. Örneğin, bir memelinin kafatası, zırhlı fosil balık atalarınınkinden çok daha basit yapıdadır. Nereye baksak, daha kompleks yapılar edinme eğilimleri gördüğümüz kadar, basitleşme eğilimleri de görürüz. Parazitler, fiziksel ve fizyolojik açılardan birçok basitleşme örnekleriyle nam salmışlardır. Böylece, bütün organizmalarda içten gelen bir karmaşıklaşma eğiliminin var olduğunu varsayan teorilerin hepsinin aksi ispatlanmış olur. Evrimsel ilerlemenin göstergesinin, daha karmaşık bir yapı olduğu düşüncesinin haklı bir gerekçesi yoktur.

MOZAİK EVRİM

Organizmalar hiçbir zaman tip halinde evrilmezler; bazı özelliklerinin üzerinde diğerlerine göre daha fazla seçilim baskısı vardır, dolayısıyla bu özellikleri, diğerlerinden daha hızlı evrilir. Örneğin insanın evriminde, altı milyon yıldan uzun bir süredir değişmeyen, dolayısıyla hâlâ şempanzeninkilerle, hatta primat atalarınınkilerle aynı olan enzimler ve proteinler mevcuttur. Hominidlerin diğer primat özellikleri, en çoğu da merkezi sinir sistemi olmak üzere, önemli ölçüde değişmiştir. Avustralya ornitorengi, bir yandan yavrusunu emzirip, kıllara ve ilkel memelilerin diğer özelliklerine sahipken, öte yandan sürüngenler gibi yumurtlar ve zehir mahmuzu ile ördekgagası gibi geleceği olmayan özellikler taşır. Bir organizmanın farklı özelliklerinin eşitsiz bir hızla evrilmesine *mozaik evrim* denir ve sınıflandırmada güçlük yaratabilir. Soyoluş ağacının yeni bir dalının ilk türü, tek bir edinilmiş kilit karakter kazanmış olacak ama diğer her şeyi kardeş türüyle uyuşabilecektir. Darwinci taksonomi uzmanları, böyle bir türü genelde, çoğu karakterinin uyum gösterdiği kardeş türüyle bir sınıflamaktadırlar. Oysa Hennigci kladistler onu yeni bir klada atayabilirler.

Bir organizmanın fenotipine ait farklı bileşenlerin evriminin, diğerlerinden bir dereceye kadar bağımsız olduğu ger-

çeği, evrilen organizmalara büyük esneklik sağlar. Bir organizma, yeni bir uyarlanma bölgesine başarıyla girmek için fenotipinin sadece sınırlı sayıda bileşenini değiştirmek zorunda olabilir. Bu durum, bir kuşun tüylerine, kanatlarına, gözlerine ve beynine sahip olmuşken birçok açıdan hâlâ sürüngen özelliklerini (örn. dişler ve kuyruk) taşıyan *Arkeopteriks*'te iyi bir şekilde örneklenmiştir. Mozaik evrim, farklı protein ve diğer moleküllerin çok farklı hızlarda evrilmesinde daha çarpıcı biçimde görülebilir.

Genetikçiler, mozaik evrimi nasıl açıklayacaklarını bilemediklerinden uzun süre görmezden gelmişlerdir. Şimdi, belli gen gruplarının ("modüller") ortak tutumu olarak varsayılan "gen modülleri" teorisi ortaya atılmıştır. Böyle modüller birbirlerinden bir dereceye kadar nispeten bağımsız evrilirler.

ÇOĞULCU ÇÖZÜMLER

Evrim, fırsatçı bir süreçtir. Ne zaman, bir rakibe karşı üstünlük sağlama ya da yeni bir nişe girme fırsatı çıksa, doğal seçilim bu girişimde başarılı olmak için fenotipin bir özelliğini kullanır. Çevrenin yarattığı herhangi bir güçlük karşısında, çoğunlukla birkaç farklı çözüm mevcuttur.

Omurgalılar uçmayı üç kez sıfırdan icat etmişlerdir ve her taksonun (kuşlar, pterozorlar ve yarasalar) kanatları da farklıdır. Hatta hepsi de tek bir uçucu atadan türedikleri halde çeşitli böceklerin, örneğin yusufçukların, kelebeklerin ve böceklerin daha farklı kanatları vardır.

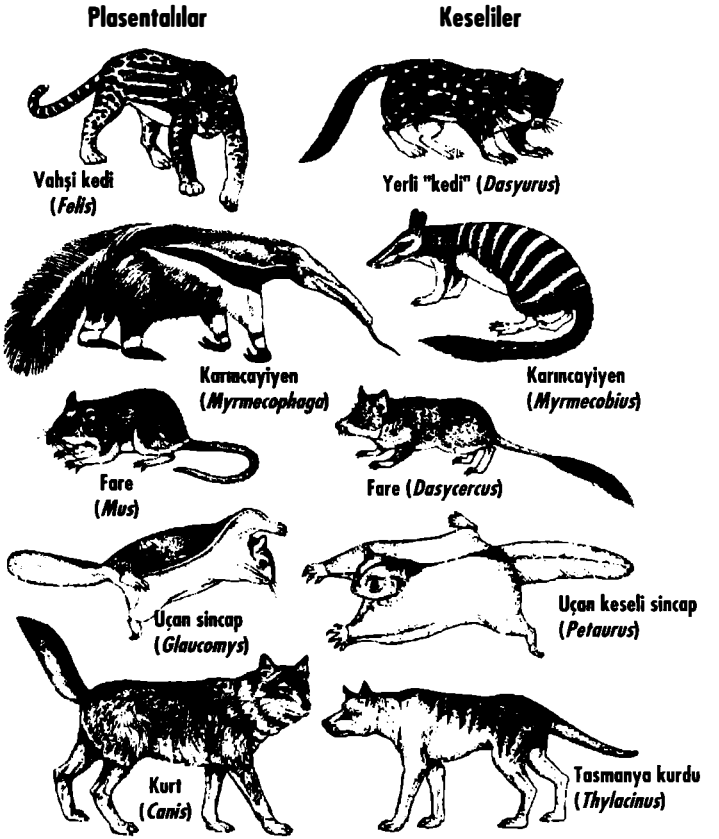
Çoğulculuk, evrimsel sürecin tüm yönlerinin bir karakteristiğidir. Genetik varyasyon, çoğu ökaryot türünde, eşeysel üremeyle (rekombinasyonla) yenilenirken, prokaryotlarda tek yönlü gen transferiyle gerçekleşir. Üreme yalıtımı, çoğu üst düzey hayvanda prezigot yalıtım mekanizması (örn. davranış) tarafından, diğerlerinde ise, kromozom uyumsuzlukları, kısırlık veya diğer prezigot faktörleri tarafından etkilenir.

Türleşme, karada yaşayan omurgalılarda, çoğunlukla coğrafi nedenlerden kaynaklanırken bazı balık gruplarında ve konak bitki bağımlısı böcek gruplarında aynı yurtludur. Bazı türlerde çok düşük miktarda bir gen akışı varken diğerleri öyle kolay dağılır ki, türün tamamı aslında gelişigüzel eşleşir. Ayrıca bazı ailelerde birçok etkin biçimde türleşen cins varken diğerlerinde sadece birkaç eski monotipik cins mevcuttur.

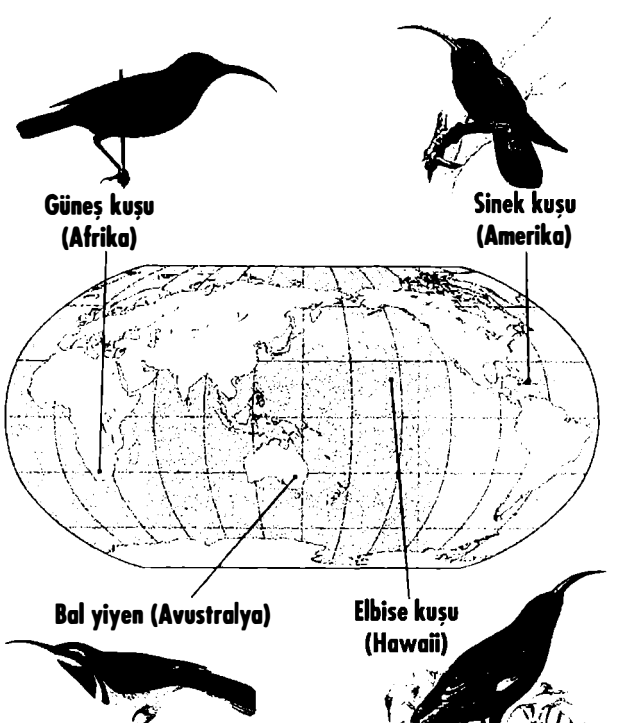
Bu yaygın çoğulculuk bakımından, bir organizma grubuna ait bulguları, hem mikro hem de makro evrim düzeyinde diğerini eleştirmeden uygularken büyük dikkat gösterilmesi tavsiye edilir. Bir organizma grubuna ait bulguların, diğer gruba ait farklı bulguları geçersiz kılması gerekmez.

YAKINSAYAN EVRİM

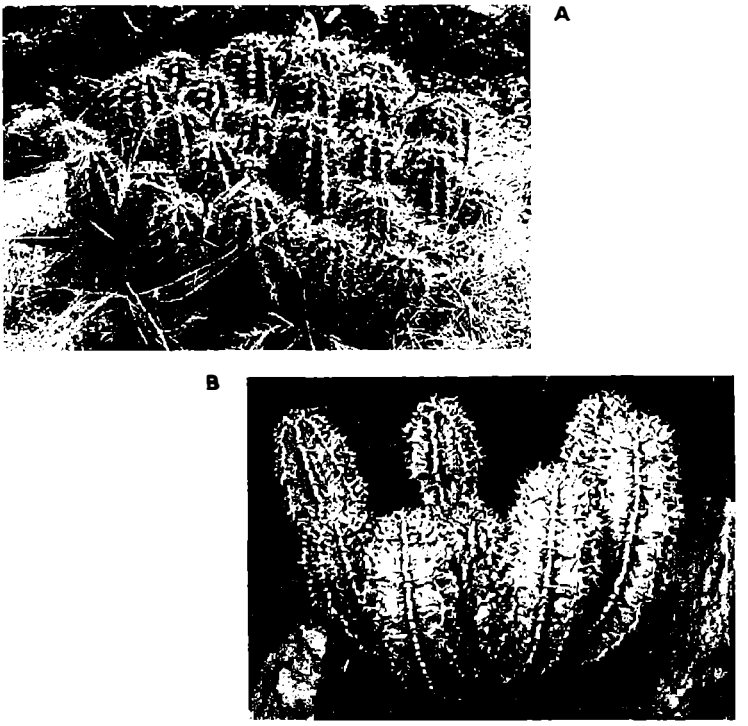
Yakınsayan evrim, doğal seçilimin gücünü inandırıcı bir biçimde gösteren bir fenomendir. Farklı kıtalardaki aynı ekolojik nişler ya da uyarlanma bölgeleri, çoğunlukla birbirlerine aşırı derecede benzeyen ama aslında birbirleriyle hiç ilgileri olmayan organizmalar tarafından doldurulur. Aynı uyarlanma bölgesinin sağladığı fırsatlar yüzünden benzer şekilde uyarlanmış fenotipler evrilir. Bu sürece, *yakınsama* adı verilir. En bilinen vaka, Avustralya'nın keseli hayvanlarıdır. Plasentalı memelilerin yokluğunda yöreye özgü bu hayvanlar, kuzey kıtalarının plasentalı memelileriyle görevdeş tipler üretirler. Kuzey kurdu Tasmanya kurduyla, plasentalı köstebek keseli köstebekle, uçan sincap uçan keseli sincapla örtüşür, ayrıca yakın benzerlikleri daha az olan diğer türler de vardır: bir fare, bir porsuk (vombat), bir karıncayiyen (Şekil 10.3). Toprakaltı yaşamına uyarlanmış (ve yakınsak olarak benzeyen) türler, memelilerin dört farklı takımında ve kemirgenlerin sekiz farklı ailesinde bağımsız olarak evrilmişlerdir (Nevo 1999). Yakınsayan evrimin bu tip vakaları istisnai değildir, aksine gayet yaygındır. Diğer birkaçı da: Amerika ve Afrika



Şekil 10.3. Avustralya keseli hayvanları (sağda) ile diğer kıtalardaki plasentalı memelilerin (solda) yakınsayan evrimi. Her çift, biçim ve yaşam tarzı açısından benzerdir. *Kaynak: A View of Life,* Salvador E. Luria ve meslektaşları. © 1981 Benjamin Cummings. Pearson Education Inc. izniyle yeniden basılmıştır.



Şekil 10.4. Bitki özüyle beslenen dört ötücü kuş ailesinin bağımsız evrimi: güneş kuşu (*Nectarinidae*), sinek kuşu (*Trochilidae*), bal yiyen (Meliphagidae) ve elbise kuşu (Hawai ispinozları) (*Drepanididae*). *Kaynaklar: Hawaiienses: The Birds of the Sandwich Islands;* Honeyeater (Australia), Serventy, D. L. ve Whittell H. M. (1962). *Birds of Western Australia* (3. ed.) Paterson Brokensha: Perth; Sunbird (Africa), Newman, K. (1966). *Newmans Birds of Southern Africa: The Green Edition.* University Press of Florida: Gainesville; FL. Struik Publishers of Cape Town, South Africa and Kenneth Newman; Hummingbird (Americas), James Bond (1974) *Field Guide to the Birds of the West Indies.* Harper Collins Publishers izinleriyle tekrar basılmıştır.



Şekil 10.5. Benzer kurak bölge bitkilerinden (a) Amerikan kaktüsleri ve (b) Afrika Sütleyenleri. (Starr ve meslektaşları, 1992) *Kaynak:* Photographs © 1992, Edward S. Ross. İzinle tekrar basılmıştır.

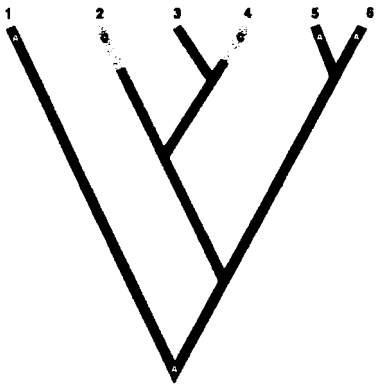
kirpileri, Yeni Dünya akbabaları (*Cathartidae*, leyleklerle alakalıdır) ve Eski Dünya akbabaları (*Accipitridae*, atmacalarla alakalıdır), bitki özüyle beslenen kuşlar, Amerika Kıtası'nda sinek kuşları (*Trochilidae*), Afrika ve Güney Asya'da güneş kuşları (*Nectariniidae*), Avustralya'da bal yiyenler (İ) ve Hawai'de elbisekuşu (*Drepanididae*) (Şekil 10.4). Bilgili herhangi bir zoolog, yakınsayan evrime ilişkin bu tür vakalardan birkaç sayfalık bir liste çıkarabilir.

Omurgalıların okyanustaki yakınsayan evrimi, köpekbalıklarını, domuz balıklarını (memeli) ve soyu tükenmiş ihtiyozorları (sürüngen) oluşturdu. Yakınsayan gelişimler, birçok hayvan taksonunda gerçekleştiği gibi bitkiler arasında da meydana gelmiştir. Amerika'daki birçok kaktüs çeşidi, Afrika Sütleyenlerinin (Euphorbiaceae) benzerleridir (Şekil 10.5). Yakınsama, seçilimin, organizmaların özünde var olan çeşitliliği, hemen hemen her çeşit çevresel nişe uyarlayacak şekilde düzenlediğini ne kadar da güzel örnekler.

ÇOKSOYLULUK (POLİFİLİ) UE PARALEL SOYOLUŞ

Darwin'den önce sınıflandırmada, yakınsayan gruplar çoğunlukla benzerlikleri nedeniyle tek bir taksonda toplanıyordu. Bu tür bir taksonomik atama, çoksoyluluk (*polifili*) olarak bilinir. Kabul edilen bu tür çoksoylu bir takson, Darwin'in, her taksonun teksoylu (monofiletik) olması gerektiği, yani sadece en yakın ortak atanın soyundan gelenlerden oluşması gerektiği görüşüyle çelişiyordu. Darwinci taksonomi uzmanları, bu çoksoylu taksonları ayırıp, parçaları en yakın akrabalarının taksonuna yerleştirdiler. Balinalarla balıklar, böyle çoksoylu bir taksonda birleşmişlerdi, bu sonradan reddedildi.

En yakın ortak atadan türeyen alakalı iki soyda aynı karakterin bağımsız olarak ortaya çıkmasını ifade eden *paralel soyoluş* ile yakınsama birbirlerinden ayırt edilmelidir (Şekil 10.6). Örneğin, saplı gözler, acalyptera sineklerinin çeşitli soylarında bağımsız ve düzensiz bir şekilde ortaya çıkmıştır çünkü bu soyların hepsi, bu gözlerin oluşumuna neden olan genotipik kapasiteyi ortak atalarından kalıtımla almışlardır. Fakat bu özellik, soyların sadece bazılarında görülmüştür. Çoğu, eğer *homoplazi* vakaları değillerse, bu tür paralel soyoluştan kaynaklanmışlardır. Soyoluşun canlandırımında sadece fenotip değil, atasal genotip ve onun fenotipik potansiyeli de göz önüne alınmalıdır.



Şekil 10.6. Paralel Soyoluş: Ortak atasal genotipteki (3) aynı özelliğin kalıtımı nedeniyle benzer fenotiplerin (2, 4) bağımsız evrimi.

Vaka İncelemesi: Kuşların Kökeni

Soyoluş biliminde mevcut en büyük anlaşmazlık olan kuşların kökeni, paralel soyoluşa başvurarak çözülebilir. Kuşların, diapsit sürüngenlerin arkozor soyundan türediği konusunda bir anlaşmazlık yoktur. Bunun ne zaman gerçekleştiği tartışma konusudur. 1860'larda, T. H. Huxley, kuş iskeletinin bazı sürüngenlerin iskeletiyle olan büyük benzerliğine dikkat çekmiş ve kuşların dinozorlardan türediği sonucuna varmıştı. Sonradan bazı yazarlar, daha erken bir tarih varsaymışlarsa da, son zamanlarda kladistler, dinozor kökenini şiddetle savunmuşlardır; günümüzde de bu iddia en yaygın biçimde kabul görenidir. Aslına bakılırsa kuşlar ile bazı bipedal (iki ayak üstünde yürüyen) dinozorların kalça kemikleri ve bacakları arasındaki benzerlik şaşırtıcı derecede büyüktür (Şekil 3.6).

Bununla birlikte karşıt görüştekilerin iddiaları da çok ikna edicidir. Fosil kronolojisi, dinozor teorisiyle çelişir görünmektedir. Kuşa en çok benzeyen belli bipedal dinozorlar 70-100

milyon yıl kadar önce geç Kretase döneminde yaşamışken, bilinen en eski fosil kuş *Arkeopteriks* 145 milyon yıl önce yaşamıştır. *Arkeopteriks*'in o kadar çok ileri kuş özellikleri vardır ki, kuşların ilk ortaya çıkışı, geç Jura döneminden çok önceye, belki de Trias dönemine denk düşebilir. Fakat bu dönemde yaşadığı bilinen kuş benzeri bir dinozor yoktur. Ayrıca, bir dinozor elindeki parmaklar 2, 3, 4 numara iken kuşlarda 1, 2, 3 numaradır. Kuş benzeri dinozorların ön uzuvları da kanat olarak uyarlanamayacak kadar çok küçülmüştür. Uçmaya nasıl geçiş yapabildikleri gayet akıl almaz bir durumdur. Bunlar, kuşların Kretase döneminde dinozor atalardan türedikleri teorisiyle çelişen birçok gerçekten sadece birkaçıdır. Daha fazla Trias dönemi fosili bulunmadan bu anlaşmazlık muhtemelen çözülemeyecektir.

EVRİMİN YASALARI VAR MIDIR?

Bu, fizikçilerle düşünürlerin sormaktan hoşlandıkları bir sorudur. Bunu cevaplamak için önce "yasa" kelimesinden ne kastedildiğine karar verilmelidir. Fen bilimlerinin matematiksel terimlerle ifade edilen ve kural dışı durumları olmayan yasalar şeklindeki niteliği ile işlevsel biyolojide de bazen karşılaşılır. Matematiksel genellemeler çoğunlukla, örneğin, popülasyonlarda alel dağılımıyla ilgili Hardy-Weinberg dengesi gibi biyolojik fenomenlere uygulanabilir. Aksine, sözde evrimsel yasaların tümü muhtemel genellemelerdir, dolayısıyla fizikteki yasalarla eşdeğer değillerdir. Evrimin geri çevrilemezliğine ilişkin Dollo Yasası veya vücut ölçülerinin evrimsel artışına dair Cope Yasası gibi evrimsel "yasalar" birçok istisnaları olan deneysel genellemelerdir ve evrensel fizik yasalarıyla temelden farklıdır. Deneysel genellemeler, sıralama gözlemleri ve muhtemel faktörlerin arayışı için yararlıdır. Rensch (1947), evrimsel "yasaların" zaman ve mekânda büyük ölçüde sınırlanmış olduğunu, dolayısıyla bilimsel yasa-

ların geleneksel tanımlarına uymayacağını işaret ederek bu konuya yararlı bir katkıda bulunmuştur.

RASTLANTI MI, ZORUNLULUK MU?

Yıllardır, evrimde hâkim olan faktörün rastlantı mı (olasılık) yoksa zorunluluk *mu* (uyarlanma) olduğu konusunda hararetli bir tartışma sürmektedir. Ateşli Darwinciler, yaşayan bir organizmanın her özelliğini uyarlanmaya bağlama eğilimindedirler. Her nesilde her bir popülasyonun yüzlerce, binlerce hatta milyonlarca yavrusundan bir ebeveyn çifti için sadece ortalama iki tanesini yedekleyen büyük çaplı bir ayırma işlemi olduğunu ileri sürmektedirler. Ancak en mükemmel şekilde uyarlanmış bireylerin, bu acımasız eleme sürecini geçebileceklerini iddia ederler. Evrimde egemen gücün uyarlanma olduğunu destekleyenlerin savı hakikaten de çok güçlüdür.

Maalesef, katı uyarlanmacıların bazıları, doğal seçilimin iki aşamalı bir süreç olduğunu unuttular. Kuşkusuz, uyarlanmışlığın seçilimi, ikinci aşamanın zirvesidir fakat bundan önce birinci aşama gelir. Bu aşamada, seçilim süreci için materyal sağlayan varyasyon oluşur ki burada hâkim durumda olan rastlantısal süreçlerdir (şans, olasılık). Ve canlılar dünyasının muazzam ve çoğunlukla tuhaf çeşitliliğinin sorumlusu, varyasyonun bu rastlantısallığıdır. İki vakayı ele alalım. Bunların ilki, tekhücreli ökaryotların ("protistler") muazzam çeşitliliğidir. Margulis ve Schwartz (1998), bu âlemde, çoğu tekhücreli ökaryot ve bunların birçoğu da parazit olmak üzere en az 36 şube ayırt etmişlerdir. Bunlar, amipler, ışınlılar, sporozoalar, foraminifera, *Plasmodyum*, zooflagellatlar, kirpikliler, ateş rengi algler, diatomlar, yeşil algler, kahverengi algler, *Öglena*, cıvık mantar ve kitridler gibi son derece çeşitlilik gösteren organizmalardan sadece daha çok bilinen birkaçıdır. Başka bir uzman 80 şube tanımlamıştır. Çoğu birbirlerinden çarpıcı farklılıklar gösterirken bazılarının mantarlarla,

bitkilerle ve hayvanlarla birlikte sınıflanıp sınıflanmaması gerektiği hâlâ tartışılmaktadır. Tekhücreli ökaryotların iyi uyarlanması için gerçekten de bu kadar çok sayıda farklı vücut planı gerekli midir?

Çokhücreli organizmaların çeşitliliği daha da şaşırtıcıdır. Kahverengi alg gibi çokhücreli protistler yanında mantarlar, bitkiler ve hayvanlar gibi çokhücreli üç zengin âlemin içlerinde ve aralarındaki farklar daha da baskındır. İyi uyarlanabilmek için tüm bu farklara ihtiyaçları var mıydı? Burgess şist faunasındaki tuhaf tipleri ele alalım. Birçoğunun mutasyon kazası sonucu oluşup, seçilim tarafından elenmemiş olduklarından şüphelenilebilir. Gerçekten de bazen, eleme sürecinin farz edilenden çok daha toleranslı olup olmadığını merak ederim. Ayrıca şansın, evrimin ikinci aşamasında hayatta kalmada ve üremede bile önemli bir rol oynadığı unutulmamalıdır. Uyarlanmışlığın her yönü de, her nesilde test edilmez.

Veya hayvanların 35 civarı şubesine bakalım. Bunlar erken Kambriyen'de var olmuş 60 ya da daha fazla vücut planı arasından hayatta kalabilenlerdir. Aralarındaki farklar incelendiğinde, bunların zorunluluk olduğu izlenimi edinilmez. Özgün karakteristiklerinin birkaçı veya çoğu, seçilimin göz yumduğu gelişim hatalarından kaynaklanmış olabileceği gibi, soyu tükenenlerin başarısızlığı da şans eseri olabilir (Alvarez asteroid çarpması olayındaki gibi). S. J. Gould (1989), *Wonderful Life* adlı eserinde bu tür umulmadık olayları ana konu olarak işlemişti, ben onun burada çok haklı olabileceği sonucuna varmıştım.

Bu gözlemlerden, evrimin ne bir dizi rastlantı ne de daha kusursuz bir uyarlanmaya doğru belirleyici bir ilerleme olmadığı sonucu çıkarılabilir. Kuşkusuz, evrim, bir bakıma uyarlanımcı bir süreçtir çünkü doğal seçilim, her nesilde iş görür. Darwinciler, uyarlanmacılık ilkesini geniş ölçüde benimsemişlerdi çünkü çok bulgusal bir yöntem bilimiydi. Bir organizmanın her özelliği için uyarlanım özelliklerini sorgu-

lamak, kaçınılmaz olarak daha derinden anlamayı sağlar. Bununla birlikte, her özellik nihayetinde varyasyonun ürünüdür, bu varyasyon da büyük ölçüde şansın ürünüdür. Çoğu yazarın, görünürde birbirine zıt iki nedenin, şans ile gerekliliğin, gerçekte eş zamanlı olan eylemlerini kavramakta sorun yaşadığı görünmektedir. Oysa bu, tam da Darwinci sürecin gücüdür.

Bu sonucu insana da uygulayabilir miyiz? Olumsallık (rastlantısallık) ilkesinin ateşli destekçileri, "İnsan, bir rastlantının sonucundan başka bir şey değildir," iddiasındalardı. Bu vargı, elbette, insanı Yaratılış'ın zirvesi, ya da mükemmeliyete giden uzun yolculuğun sonu olarak düşünen çoğu dinin öğretileriyle tamamen çelişki içindedir. İnsanlığın son 500 yıldaki başarısı (en azından nüfus artışı ve alan genişlemesi açısından) insanoğlunun ne kadar iyi uyarlandığını göstermektedir. Öte yandan, insanın oluşumu, belirleyici bir süreçse onu yaratmak neden 3,8 milyar yıl sürmüştür? *Homo sapiens* türü, ancak çeyrek milyon yaşındadır ve o zamanın öncesinde de atalarımız hayvanlar âlemi içinde hiç öne çıkan bir konumda olmamışlardır. Savunmasız ve yavaş hareket eden bir iki ayaklının, Yaratılış'ın zirvesi haline geleceğini kimse tahmin edemezdi. Oysa *Australopithecus* popülasyonlarından biri, her nasılsa edindiği beyin gücü sayesinde hayatta kalmak için kıvrak zekâsını kullanabilmişti. Bunun az çok rastlantı olduğunu düşünmemek zor ama bu, katıksız bir tesadüfün eseri de olamaz çünkü doğal seçilim *Australopithecus*'tan *Homo sapiens*'e dek vuku bulan değişimin tüm adımlarını desteklemişti.

KISIM IV
İNSANIN EVRİMİ

BÖLÜM 11

İNSANLIK NASIL EVRİLDİ?

İnsanoğlu daima Yaratılış'ın geri kalan kısmından tamamen farklı bir şey olarak görülmüştür. Bu durum, İncil'de belirtilmektedir ve Eflatun'dan Descartes'a, Kant'a kadar tüm düşünürler, bu vargıya tamamen katılmışlardır. Kuşkusuz, on sekizinci yüzyıl düşünürleri, insanı *scala naturae*'ye yerleştirmişlerdi ama bu durum ortalama insanın görüşlerini hiç etkilememişti. Çoğu kişi için insan, Yaratılış'ın taçlandırılmasıydı ve birçok yönüyle, özellikle de akıl sahibi ruhuyla hayvanlardan farklıydı. Dolayısıyla, Darwin ortak köken teorisinin ardından insan türünü, primat ataların soyundan gelen biri olarak hayvanlar âlemine bağladığında bu, Viktorya dönemi için büyük bir şok olmuştu. Darwin bile ilk başta kendini nasıl ifade edeceği konusunda tedbirli davranıyordu, Huxley (1863) ve Haeckel (1866) gibi takipçileri onu öyle iyi anladılar ki, kuyruksuz maymunların insanın atası olduğunu duyurdular. Darwin, sonunda, *İnsanın Türeyişi* adlı kitabında insanın evrimi konusundaki görüşlerinin tam açıklamasını vermişti (1871).

İnsan ile insansı maymun arasındaki görsel benzerlik, önceki doğabilimcilerin dikkatinden elbette kaçmamıştı. Aslında Linnaeus, şempanzeyi de ***Homo*** cinsine dâhil etmişti. Her şeye rağmen, sadece din bilimcilerle düşünürler değil, neredeyse başka herkes, bu bariz benzerliği göz ardı etmişti.

Lamarck'ın insanın evrimine ilişkin açıklaması da benzer şekilde kale alınmamıştı. Bununla birlikte, Darwin'in, tüm canlı organizmaların ortak atalardan türediğini iddia eden yeni "ortak köken teorisi" insanın primat kökeninin kabulünü kaçınılmaz hale getirmişti.

PRİMAT NEDİR?

Primatlar, memelilerin prosimiyenler (lemurlar ve lorisler), tarsiyerler, Yeni Dünya maymunları, Eski Dünya maymunları ve kuyruksuz maymunlardan oluşan bir takımıdır (Tablo 11.1). Diğer herhangi bir memeli takımıyla pek alakalı değildir, en yakın akrabaları, uçan lemurlar (*Gakopithecus*) ile ağaç sivri faresidir (*Scandentia*). İlk primat fosilleri, geç Kretase dönemine aittir.

Eski Dünya maymunları, 33-24 milyon yıl önce, kuyruksuz maymunların ortaya çıkmasına neden olmuşlardır. Fosil maymun *Aegyptopithecus* (geç Oligosen), bazı antropoid (kuyruksuz maymun benzeri) karakteristiklere sahipti. Doğu Afrikalı *Proconsul*, (23-15 milyon yıl önce) kesinlikle bir kuyruksuz maymundu ve insanla Afrika kuyruksuz maymunlarının atasıydı. Fakat ne yazık ki, 6-13,5 milyon yıl öncesine ait hiç Afrika antropoidi fosili yoktur (Şekil 11.1).

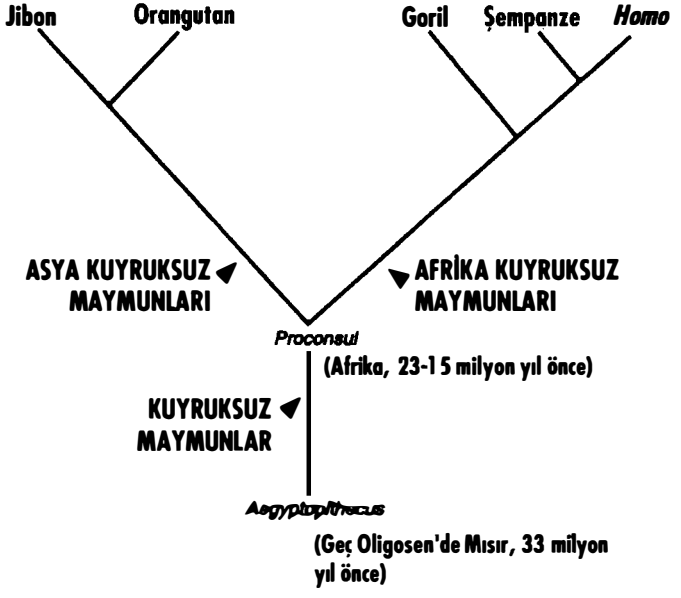
Yaşayan kuyruksuz maymunlar iki gruptan oluşur: Afrika kuyruksuz maymunları (goril, şempanze ve insan) ve Asya kuyruksuz maymunları (jibonlar ve orangutanlar). Bu iki grup arasında bariz bir ayrım vardır; dallanma, yaklaşık 12-15 milyon yıl önce gerçekleşmiştir.

Tablo 11.1. Primatların Sınıflandırılması

Takım: Primatlar
  Alt takım: Prosimii (Prosimiyenler)
    Ara takım: Lemuiformes (lemurlar)
    Ara takım: Lorisiformes (lorisler)

Alt takım: Tarsiiformes (tarsiyerler)
Alt takım: Anthropoidea
Ara takım: Platyrrhini (Yeni Dünya maymunları)
Ara takım: Catarrhini (Eski Dünya maymunları)
Üst aile: Hominoidea (kuyruksuz maymunlar)
Aile: Hylobatidae (jibonlar)
Aile: Hominidae (Hominidler)
Alt aile: Ponginae (Pongo, orangutan)
Alt aile: Homininae (Homininler, Afrika kuyruksuz maymunu, insan)

Bu primat grupları, ilk başta morfolojik farklılıkları bazında ayırt edilmişlerdi. Bu grupların geçerliliği ve aralarındaki ilişki, son yıllarda, moleküler karakteristikleri ile teyit edilmiştir.



Şekil 11.1. Kuyruksuz maymunların soyoluş ağacı.

İNSANIN PRİMAT KÖKENİNİ DESTEKLEYEN KANIT NEDİR?

Bilgili insanlar artık insanın kökeninin primatlar, daha belirgin olarak, kuyruksuz maymunlar olduğunu sorgulamaz. Bu sonuca ilişkin başlıca üç olgudan oluşan kanıtlar son derece kuvvetlidir.

Anatomik kanıtlar: İnsanların tüm anatomik yapıları en ufak detaya kadar Afrika kuyruksuz maymunlarıyla, özellikle şempanzeyle uyuşur. R. Owen, bir keresinde, beynin yapısında gerçek bir fark bulduğunu sanmış fakat T. H. Huxley bu iddiayı çürütmüştü; fark nitelik açısından değil, sadece nicelik açısındandı. Sonraki benzer çabalarda da aynı sonuç elde edilmişti. Kesinlikle insana ait birkaç fark, kol ve bacak orantılarıyla merkezi sinir sisteminin boyutunda, özellikle de ön beyindeydi.

Fosil kanıtlar: 1859'da, Darwin, cesur bulgularını yayımladığında şempanze benzeri bir atadan modern insana kademeli geçişi destekleyen hiçbir fosil bilinmiyordu. Günümüzde bile, dallanma olayının gerçekleştiği 5-8 milyon yıl öncesi döneme ait fosiller henüz bulunamamıştır, oysa 5 milyon yıl öncesinden günümüze kadar geçen zamana ait birçok fosil, şempanzeyle insan arasındaki ara aşamaları kanıtlamaktadır.

Moleküler kanıtlar: Moleküler biyolojinin büyük başarılarından biri de, makro moleküllerin tam olarak gözle görülebilen yapısal karakterler gibi evrimleştiğini göstermek olmuştu. Dolayısıyla, insan makro moleküllerinin kuyruksuz maymunlarınkilerle karşılaştırılması, insanın evrimine ışık tutabilirdi ve tutmaktadır da. Aslında, insan molekülleri, diğer organizmalarınkine nazaran şempanzeninkine daha çok benzer, ayrıca Afrika kuyruksuz maymunlarının molekülle-

ri de diğer primat türlerinden çok insanınkine benzer. Benzerlik o kadar büyüktür ki, insanla şempanzenin bazı enzimleri ve diğer proteinleri neredeyse aynıdır, örnek olarak hemoglobini verebiliriz. Diğerleri, çok hafif farklı olmakla birlikte bu fark, şempanze ile maymunlar arasındaki farktan azdır.

Bu çok miktardaki anatomik, fosil ve moleküler kanıtlar, insanla şempanze ve diğer insansı maymunlar arasındaki yakın ilişkinin inandırıcı bir biçimde ispatlandığını ifade ederek özetlenebilir. Bu güçlü kanıtları sorgulamak, mantıksız olur.

HOMİNİD SOYU, ŞEMPANZEYE GİDEN DALDAN NE ZAMAN AYRILDI?

Diğer bir deyişle, Hominid soyu kaç yaşında? İnsanın hâlâ herhangi bir hayvandan tamamen farklı olarak düşünüldüğü zamanlarda, dallanma noktası, zamanda çok gerilere, yaklaşık 50 milyon yıl önceye, Tersiyer döneminin başlangıcına yerleştirilmişti. Daha fazla fosil bulununca ve Afrika kuyruksuz maymunlarıyla insan arasında giderek daha fazla benzerlik keşfedilince daha yeni tarihler kabul edildi. Uzunca bir süre boyunca 16 milyon yıl, yaygın olarak kabul gördü. Protein ve DNA farklarının incelenmesi, sonunda bir moleküler saatin oluşturulmasına imkân verdiğinde bulgular, dallanma noktasının 5-8 milyon yıl önceye denk geldiğini ortaya koydu. Birkaç farklı yöntemle elde edilen sonraki bulgular da bu tarihi desteklemektedir. Bu yöntemler sayesinde, şempanzeyle insanın dallanma noktasının, şempanzeyle gorilin ayrıldığı noktadan daha sonra olduğu da görüldü. Yani, artık kanıtlar, şempanzenin en yakın akrabamız olduğunu ve onun gorilden ziyade insanla daha yakından alakalı olduğunu ortaya koymaktadır.

FOSİL KAYIT NE ANLATIYOR?

1924'ten önce sadece birkaç hominid fosili keşfedilmişti, bunların hepsi de insanlaşmanın son safhasını ya da *Homo* cinsinin doğuşunu yansıtıyordu. Bu keşifler, Avrupa, Java ve Çin'de yapılmıştı. Bu, insanın Asya'da ortaya çıktığına dair yaygın bir varsayıma neden olmuş, daha erken döneme ait fosiller bulmak amacıyla Orta Asya'da büyük keşif gezisi maceralarına girişilmişti. Ama ne yazık ki, başarılı olamamışlardı. Bazı algıları kuvvetli yazarlar, insanın şempanze ve gorille olan ilişki durumu nedeniyle, Afrika kökeninin daha olası olduğuna dikkat çekmişlerse de, ilk fosil hominid *Australopithecus africanus*, Afrika'da ancak 1924'te keşfedilmişti. O zamandan beri, Afrika'da birçok ilave fosil bulunmuştur. Aslına bakılırsa, 2 milyon yaşından eski fosil hominidler, sadece Afrika'da bulunmuştur. Artık, insanlığın beşiğinin Afrika olduğuna dair hiç şüphe kalmamıştır.

Fosil İnsanın Yükselişi

Antropolojik literatürde, fosil insanın öyküsünü keşiflerin kronolojisi şeklinde anlatmak âdettir. Genellikle Neandertallerle (1849, 1856) başlar, ***Homo erectus***'la (1894 [Java], 1927 [Çin]) devam eder, sonra da sıra Afrika keşiflerine (1924'ten itibaren) gelir. Bununla birlikte evrimciler için, ilk fosillerle başlayıp, kademeli olarak jeolojik açıdan daha yeni olanlara doğru ilerlemek daha fazla anlam ifade eder. Benim benimsediğim yaklaşım da budur.

Şempanze soyu, hominid soyundan ayrıldıktan epey sonra, farklı yurtlu iki türe ayrılmıştır. Biri, Tüm Afrika'da batıdan doğuya çok yaygın olan şempanze (*Pan troglodytes*), diğeri ise yaşam alanı, Orta Afrika'da Kongo Nehri'nin batı kıyısındaki ormanlarla sınırlı kalan bonobodur (*Pan paniscus*). Bu nehir, iki türü birbirinden ayırır. Bonobonun bazı davranışları, şempanzeden çok insana benzer fakat bu, bonobonun atamız olduğu anlamına gelmez. Şempanzeyle

bonobo arasındaki dallanma, birkaç milyon yıl önce yani, hominidle şempanze dalları ayrıldıktan çok sonra gerçekleşmiştir.

Kuyruksuz Maymundan İnsana Giden Yol Nasıl Canlandırılır?

Paleoantropolojinin görevlerinden biri de, kuyruksuz maymundan insana geçişte meydana gelen değişimleri sırasıyla canlandırmaktır. Fosil adamı inceleyip böyle bir canlandırma girişiminde bulunan ilk öğrenciler, eğitimli anatomi uzmanları olduklarından bu değişimleri betimleyebilecek durumdaydılar. Buna rağmen, bu görevi yerine getirmeye kavramsal düzeyde aynı derecede hazır değillerdi. Kuyruksuz maymunun insana dönüştüğünü düşünen tipologlardı. Bulmak istedikleri şey, kuyruksuz maymun tipinin insan tipine giden kademeli değişiminin aşamalarıydı. Ayrıca, "daha kusursuz olmaya" giden doğrusal bir eğilim, *Homo sapiens*'te zirveye ulaşan bir ilerleme eğilimi olduğu biçimindeki neredeyse teleolojik bir inanca sahiptiler.

Ne yazık ki, insanlaşma aşamalarının canlandırımı çok zordu. Öncelikle, ilk bulunan fosiller, en yeni olanlardı. Dolayısıyla canlandırımın yönü, kuyruksuz maymundan insana değil, insandan geriye, kuyruksuz maymuna doğruydu. Bu çabanın daha da rahatsız edici olan tarafı, umulan düzgün sürekliliği oluşturmanın imkânsız oluşuydu. Bu, elbette, büyük ölçüde fosil kaydının eksikliğinden ileri geliyordu fakat tek neden bu değildi, işte esas rahatsız edici olan da buydu. Aşağıda detaylarıyla göreceğimiz gibi, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus afarensis* ve *Homo erectus* gibi fosil tipleri, görece yaygın ve çoktu fakat bunlar, en yakın atalarından ve torunlarından kesintilerle ayrılmış gibi görünüyorlardı. Bu durum özellikle, *Australopithecus* ile *Homo* arasındaki kopukluk için geçerliydi.

GERÇEK FOSİL KANIT NEDİR?

Maalesef, 6-13 milyon yıl önceki döneme ait hiçbir hominid fosili (ne de şempanze fosili) henüz bulunmamıştır. Dolayısıyla, hominid ve şempanze soylarının dallanma olayı belgelenememiştir. Daha da kötüsü, çoğu hominid fosili, son derece eksiktir. Bunlar, üst çenenin bir parçasından veya yüzü ve dişleri olmayan kafatasının üst bölümünden ya da kol ve bacakların bazı kısımlarından oluşmuş olabilirler. Eksik kısımların canlandırımında öznel tavır takınılması kaçınılmazdır. İnsan paleontolojisinin başlangıcından beri, bulunan her fosili *Homo sapiens* ile karşılaştırma eğilimi vardı. Bir fosil (ya da belirli parçaları), ancak ondan sonra, "ileri" ya da ilkel ("kuyruksuz maymun benzeri") olarak değerlendiriliyordu. Bu karşılaştırmalar, hominid evriminin büyük ölçüde "mozaik" olma eğiliminde olduğunu göstermiştir. Çok *Homo-benzeri* bir diş yapısına, kuyruksuz maymununkilere çok benzeyen uzuvlar eşlik edebiliyordu ve epey uyumsuz başka bileşimler de bulunmuştu.

Evrim üzerine bunun gibi genel bir metin, tartışmalı hominid buluntularına dair yorumların artıları eksileri üzerinde duramaz (aslında hemen hepsi de tartışmalıdır!). Bu, uzman olmayan okuyucuyu, tamamen şaşkına çevirir. Benim burada yaptığım ve eminim ki çok eleştirilecek olan şey, birçok yorum arasından bana en doğru görüneni seçmektir. Okuyucu, bu yaklaşımda her fosil tayininin geçici olduğunu kavramalıdır. Herhangi yeni bir bulgu, durumu büyük ölçüde değiştirebilir. *Homo habilis*'in *Australopithecus* türleri ile bir arada ele alınabileceği ya da *Homo*'nun Afrika'daki herhangi bir yerden Doğu Afrika'ya göç etmiş olabileceği gibi deneme niteliğindeki varsayımlar çürütülmeye oldukça müsaittir. Bu şaşırtıcı durumda, bir şeyi olduğu gibi kabullenmemek önemlidir. Hominid fosillerinin değişkenliğine ilişkin en yararlı açıklamayı Tattersall ve Schwartz (2000) getirmiştir. Hominid sınıflamasına girişen anatomi geçmişine sahip antropologlar,

afarensis, *erectus*, *habilis* gibi taksonomik tür isimlerinin, tipleri değil, değişken popülasyonları ve popülasyon gruplarını tanımladığını unutmamalıdırlar.

Fosil hominidler konusundaki bilgimizin ne kadar eksik olduğu, 1994'ten beri yedi sene içinde en az altı yeni türün tanımlanmasıyla bir kez daha anlaşılmıştır. Henüz bunları, yeni bir hominid soyoluş ağacına doğru bir şekilde yerleştirmeye kalkışan olmamıştır. Çeşitli fosiller arasındaki farkların ne oranda coğrafi değişkenlikten kaynaklandığı, birkaç derme çatma kalıntıya bakarak belirlenemez.

İNSANLAŞMANIN AŞAMALARI

İnsanın evrimindeki genel eğilim söz konusu olduğunda, fosil kaydı yine de bize çok yardım eder. Birçok yazarın yorumlarını kullanarak, özellikle Stanley (1996) ve Wrangham'ınkilere (2001) dayanarak, kuyruksuz maymundan insana olan değişimin tarihindeki çeşitli basamakları canlandıran tarihsel bir kurgu yaptım. Sonuçta beliren tablo tamamen çıkarımlara dayalıdır ve herhangi bir kısmı, herhangi bir zamanda geçersiz kılınabilir. Fakat parçaları birbirine bağlı bir hikâye, bağlantısız gerçeklerin yığılmasından oluşan bir listeden daha yol göstericidir. Son araştırmalardan elde edilen en önemli kesin sonuç, *Homo sapiens*'in, hominid atalarımızın gerçekleştirdiği başlıca iki ekolojik değişimin (habitat tercihinin) nihai ürünü olduğudur. Sonuç olarak, insanlaşmanın üç aşaması aşağıdaki gibi sıralanabilir:

Yağmur Ormanı Aşaması	Şempanze
Ağaçlık Savan Aşaması	*Australopithecus*
Çalılık Savan Aşaması	*Homo*

Şempanze Aşaması: Yağmur ormanında yaşayan kuyruksuz maymunlar, genelde ağaçtan ağaca braşiyasyon (ağaç

dallarına kollar aracılığıyla asılıp, salınarak devinme) yoluyla geçerler. Başlıca besinleri, yumuşak meyveler ile yumuşak bitkisel maddelerdir (yaprak, sap, vs.). Küçük beyin ve büyük ölçüde eşeysel dimorfizm, kuyruksuz maymunlar için tanımlayıcıdır. Ömürlerinin büyük bir kısmını ağaçlarda geçirirler ve bipedalizm için bir seçilim baskısı bulunmaz.

***Australopithecus* Aşaması:** Yaklaşık 5-8 milyon yıl önce, şempanze benzeri bir kuyruksuz maymun, yağmur ormanını çevreleyen ağaçlık savan kuşağında kurucu popülasyonlar oluşturmayı başarmıştı. O zamanlar, Afrika'nın çok büyük bir kısmı, ağaçlık savanlarla kaplıydı ve bu koloniciler, evrimleşerek *Australopithecus*'a dönüşmüşlerdi. Çok başarılı oldukları aşikârdır, günümüzde fosilleri sadece Afrika'nın doğusunda Etiyopya'dan Tanzanya'ya kadar olan bölgeyle, Afrika'nın güneyinde bulunmuş olsa da, muhtemelen ağaçlık savanların bulunduğu her yerdeydiler. Çad'da (Orta Afrika) tek bir buluntu vardır.

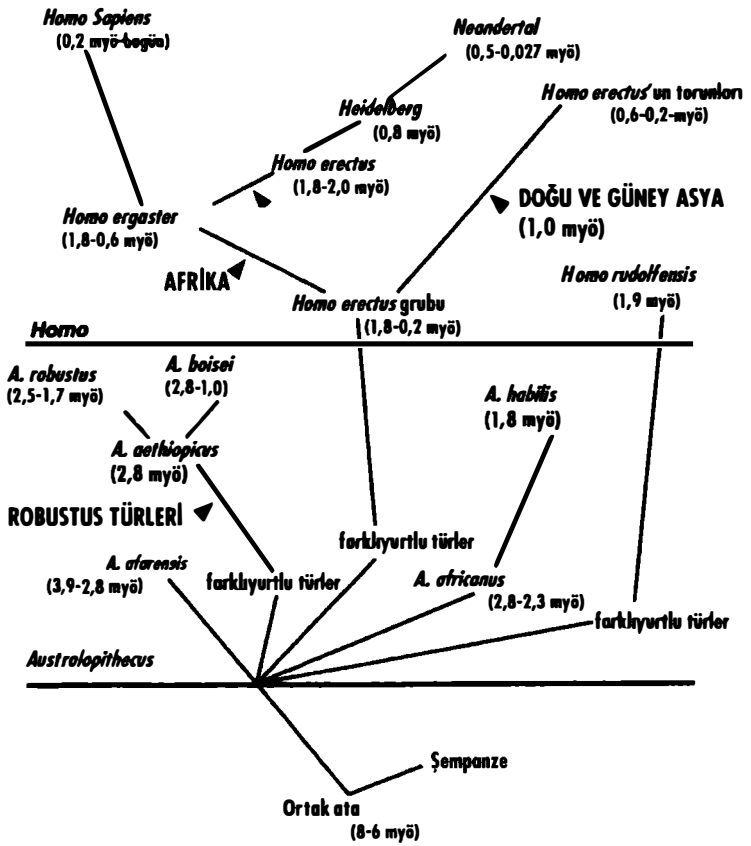
Bu kuyruksuz maymunlar, bu yeni habitata uyarlanmak için çok az değişmek zorundaydılar. O zamanlarda çoğunlukla ağaçlar arasında biraz mesafe vardı dolayısıyla kuyruksuz maymunlar, bipedal devinime uyarlanmak zorundalardı fakat esasen ağaçta yaşamaya ve çoğunlukla diğer kuyruksuz maymunlar gibi ağaç üzerine kurulmuş yuvalarda uyumaya devam ettiler. Bir primat için bipedal devinime geçiş, bir zamanlar düşünüldüğü kadar zor olmayabilir. Phoenix (Arizona) Hayvanat Bahçesi'nde, Güney Amerika örümcek maymunlarının hatırı sayılır mesafeleri iki ayak üzerinde gittiklerini gördüm. Kuyruksuz maymunların edinmeleri gereken yegâne uyarlanma, daha uzun ve daha sert dişlerdi çünkü bu kurak yerleşim bölgesinde yumuşak tropik meyve yokluğu olduğundan diyetlerine daha sert bitkisel maddeleri katmak zorundaydılar. Bazı antropologlar, daha kurak bölge-

lerde bulunan bitkilerin yeraltındaki yumru kök, köksap ve bitki soğanı gibi kısımlarının yenebilir olduğunu keşfettiklerine inanmaktadırlar. Av peşinde koşan aslan, çita, vahşi köpek gibi etoburlar ağaçlık savanlarda nadirdi ya da yoklardı, ayrıca yırtıcılardan kaçmak için ağaçlar uygundu. Sonuçta, *Australopithecus*'un, küçük vücut, eşeysel dimorfizm (erkekler, dişilerden yaklaşık yüzde 50 oranında büyüktür), küçük beyin, uzun kol, kısa bacak gibi atasal şempanze karakterlerinin çoğunu değiştirmeleri gerekmiyordu.

İyi belgelenmiş iki narin *Australopithecus* türü vardır: Etiyopya'dan Tanzanya'ya kadar Afrika'nın doğusunda *A. afarensis* (3,9-3,0 milyon yıl önce) ve Afrika'nın güneyinde *A. africanus* (3,0-2,4 milyon yıl önce) (Şekil 11.2). Her ikisi de yaklaşık 430-485 cm^3'lük küçük beyinlere sahiptir. Farklı yurtlu türler olmalarına rağmen, *A. africanus*, daha gençtir ve kol bacak orantıları haricinde *Homo*'ya daha çok benzer. Şempanzelerin alet kullanımında gayet becerikli oldukları düşünüldüğünde *Australopithecus*'tan da aynı şey beklenir fakat şimdiye kadar onlara ait yongalanmış hiçbir taş alet keşfedilmemiştir. Ağaçtan, bitki liflerinden ve hayvan derisinden her ne alet yaptılarsa bugüne ulaşmamıştır. *Australopithecus* popülasyonlarının Afrika'da ağaçlık savanlarda yaşadıklarını varsaymamak için bir neden yoktur.

Australopithecus büyük ölçüde vejetaryendi. Azıları gibi ön dişleri de, insanınkinden büyüktü, bunlar şempanzede çok daha küçüktür.

Australopithecus bipedal olmasına rağmen, çoğu zaman ağaç üzerinde yaşadığı bellidir, kollarının uzunluğu gibi vücut yapısının çoğu kısmı insanınkinden epey farklıdır. Stanley'e göre (1996), bu, dişilerin bebeklerini kollarında taşıyamadıkları (tırmanmak için kollarını kullanmaları gerekiyordu), bebek kuyruksuz maymunlar gibi bebeğin annesine asılabilmesi gerektiği anlamına gelir. Keza bebek, küçük bir şempanze kadar gelişmiş halde doğmuş olmalıydı.



Şekil 11.2. Hominid soyoluşunun kesin olmayan bir sunumu. Verilen varoluş tarihleri, değişime yatkındır. 1990'dan sonra tanımlanan hominidler dahil değildir.

Eski ya da Yeni Dünya'da iki farklı türü aynı alanda bir arada var olan nispeten az primat cinsi (örn. *Cercopithecus*) vardır. *Australopithecus* bu cinslerden biridir. Afrika'nın güneyinde, narin tür *A. africanus*'un yaşadığı alanda iri türlerden *A. robustus* da yaşamıştır. Afrika'nın doğusunda, 3,5-3,0 milyon yıl öncesine ait iri tür *A. boisei*, narin *A. afarensis* ve 2,4-1,9 milyon yıl öncesine ait *Homo* ile birlikte bulunmuştur. Daha da eski iri bir tür olan *A. aethiopicus*, yaklaşık 3,8 milyon

yıl önce var olmuştur, fakat *A. boisei*'den ayırt edilemeyebilir. Tüm iri *Australopithecus* türleri çok güçlü gözükmekle birlikte göstergeler, son derece barışçıl vejetaryenler olduklarını işaret etmektedir. Temelde narin türlerle aynı vücut yapısına sahip olmalarına rağmen bazı yazarlar onları, *Paranthropus* cinsine yerleştirirler.

Narin *Australopithecus* popülasyonları, 3,8-2,4 milyon yıl önceki dönemde yaşamışlardır. Vücut ölçüleri ve küçük beyinleri açısından kuyruksuz maymundular. Bununla birlikte en dikkate değer olan şey, 1,5 milyon yıllık bir dönem boyunca pek değişmemiş olmalarıdır; bu, bir durağanlık dönemiydi. Kuşkusuz, bir miktar farklı zamanlarda yaşamış olan Güney Afrikalı *A. africanus* ile Doğu Afrikalı *A. afarensis* arasında birtakım farklar vardı fakat bu farklar, iklimsel ve çevresel koşulların doğurduğu coğrafi varyasyonlara yorulabilir. Bu uzun süre boyunca *Homo* karakterlerine doğru bir yaklaşım olmamıştır.

AUSTRALOPITHECUS KUYRUKSUZ MAYMUN MUYDU, İNSAN MIYDI?

1924'te *A. africanus* keşfedildiğinde, bu soru hararetli bir tartışma doğurdu. Sonuç, tabii ki, *Australopithecus*'un *Pan* ve *Homo*'dan farklı karakterlerinin değerlendirilmesine bağlıydı. *Homo*'nun bir kuyruksuz maymun olarak kabul edilmesinden itibaren dik duruş ve iki ayak üzerinde devinim, insanın karakteristik özelliği olarak düşünüldü ve *Australopithecus*'un bu özelliği, *Homo* ile ortak olduğu için *Australopithecus* sınıflamada insanla birlikte yer aldı. On dokuzuncu yüzyılın bir kısmında ve yirminci yüzyılın büyük bölümünde bipedalizm (iki ayaklılık), çok önemli bir nitelik olarak görüldü. Dik duruşun, elleri ve kolları, başka görevlere, özellikle alet yapımı ve kullanımına olanak sağlayacak şekilde serbestleştirdiği öne sürüldü. Bu görev, beyin faaliyeti gerektirdiği için, insan

beyninin büyümesine neden oldu. Bu nedenle bipedalizm insanlaşmanın en önemli sıçrama tahtası olarak kabul edildi.

Bu mantık zinciri, artık tatmin edici değildir. *Australopithecus* 2 milyon yıldan fazladır bipedal olduğu halde, beyin boyutlarında belirgin bir büyüme olmamıştır. Keza şempanzelerin kapsamlı alet kullanımı ve kargagillerle diğer hayvanların gelişmemiş alet kullanımlarının keşfi, alet kullanımının bu konudaki önemini azaltmıştır. Ayrıca *Australopithecus*'un, diş özellikleri ve bipedalizm haricinde neredeyse diğer tüm karakterleri, şempanzelerle ortaktır. Kuşkusuz daha önemli olanı, *Homo* karakterlerinin en tipiklerine sahip olmamalarıdır. Büyük bir beyinleri yoktur, yontulmuş taş aletler üretmiyorlardır, hâlâ kuyruksuz maymunlardaki büyük eşeysel dimorfizme sahiplerdir, kolları uzun, bacakları kısaydı ve vücut ölçüleri küçüktür. Ayrıca, ağaçta yaşayan *Australopithecus*'un bipedalizmi ile sadece yerde devinen insanlarınkini birbirinden ayırt etmemiz gerekir. *Australopithecus*'un özelliklerinin bütünü düşünüldüğünde, şempanzelere daha yakın olduklarını iddia etmek muhtemelen daha doğrudur. Aslında, kuyruksuz maymun benzeri *Australopithecus* aşamasından *Homo* aşamasına adım atmak, insanlaşma tarihinin en önemli olayıdır.

ÇALILIK SAVANLARIN FETHİ

Çevrenin, insanlık tarihinde daima hayati önemi olmuştur. 2,5 milyon yıl önce, Kuzey Yarıküre'ye buzul çağının gelişiyle birlikte, tropik Afrika'da iklim bozulmaya başlamıştı. İklim, daha kurak bir hale geldiği için ağaçlık savanlar zarar görmüş, ağaçlar giderek ölmüş ve ortam yavaşça çalılık savan haline dönüşmüştü. Bu durum, ağaçsız bir savanda tamamen savunmasız kaldıkları için *Australopithecus*'u, güvenli sığınaklarından mahrum etmişti. *Australopithecus* daha hızlı koşan aslanların, leoparların, sırtlanların ve vahşi köpeklerin

tehdidi altındaydı. Boynuz ve güçlü köpek dişleri gibi silahları da, olası düşmanlarıyla boğuşacak kuvvetleri de yoktu. Dolayısıyla, *Australopithecus* bireylerinin çoğu, kaçınılmaz olarak, yüz binlerce yıl süren bu bitki örtüsünün dönüşüm sürecinde yok olmuşlardı. İki istisna bulunuyordu. Özellikle uygun yerlerde bazı ağaçlık savanlar kalabilmişti ve buralarda *A. habilis* ve iki iri tür (*Paranthropus*) gibi bazı *Australopithecus* popülasyonları bir süre yaşamlarını sürdürmüşlerdi.

Bununla birlikte, insanlık tarihi için daha önemli olan şey, bazı *Australopithecus* popülasyonlarının başarılı savunma mekanizmaları keşfetmek için akıllarını kullanarak hayatta kalabilmiş olmalarıdır. Bunların ne oldukları hakkında ancak tahminde bulunulabilir. Yaşamlarını sürdürebilenler, düşmanlarına taş atmış veya ağaçtan ya da bitkisel materyallerden ürettikleri ilkel silahları kullanmış olabilirlerdi. Afrika'nın batısındaki şempanzeler gibi uzun sırıklar kullanmış, dikenli dallar savurmuş, hatta davul gibi gürültü çıkaran aletler kullanmış olabilirlerdi. Ama tabii ki, ateş en iyi silahlarıydı, artık ağaç yuvalarında uyuyamadıklarından büyük olasılıkla, ateşle korudukları kamp sahalarında uyuyorlardı. Onlar ayrıca, ilk yontulmuş taş aletleri de yapan insanlardı, mızrak yapmak için daha keskin yongalar kullanmış olmaları da muhtemeldir. Gerçek, *Australopithecus*'un *Homo* olarak evrimleşen bu torunlarının hayatta kalıp sonunda gelişmiş olmalarıdır. *Australopithecus*'un ağaçta bipedal devinimi, *Homo*'nun yerde bipedal devinimine dönüşmüştür.

Bu, tüm hominid tarihindeki en belli başlı dönüşümdü. Bu durum, habitatın yağmur ormanından ağaçlıklı savana dönüşmesinden çok daha büyük bir değişiklikti ve yeni cins *Homo*'nun bir dizi tanımlayıcı önemli karakterinin gelişmesi sonucunu doğurmuştu. Beyin hızla büyümüş ve *H. Erectus*'un beyni *Australopithecus*'un beyninin iki katını geçmişti. Eşeysel dimorfizm azalmıştı; erkekler artık *Australopithecus*'ta olduğu gibi dişilerden yüzde 50 değil sadece yüzde 15 daha ağır-

dı. Dişler, özellikle de azı dişleri, çok daha ufalmıştı. Kollar kısalmış, bacaklar uzamıştı. Erken dönem *Homo*'ların, ateşi sadece korunma amaçlı değil, pişirme amaçlı da kullanmış oldukları aşikârdır. Diş boyutlarının küçülmesi, bilindiği üzere, *Homo*'nun beslenme düzenine giderek eti kattığına yorulmuştu. Fakat Wrangham ve meslektaşları (2001), bitkisel yiyeceklerinin pişirilerek yumuşamasının daha önemli bir neden olduğuna inanmaktadırlar. Bu senaryoda her şey tartışmalıdır. Ateşin bu şekilde kullanılmaya başlandığı tarih belirsizdir, ayrıca erken kaydedilen bazı tarihlerin yanlış yorumlama oldukları ortaya çıkmıştır. Eğer ateş *Homo*'nun evriminde bugün düşündüğümüz kadar önemli rol oynadıysa, mutlaka ilk *Homo*ların zamanından bu yana kullanılmış olmalıdır, fakat henüz böyle bir şey belgelenmemiştir.

HOMO'NUN BAŞLANGICI

Homo'nun evrimi, yetersiz de olsa, fosillerin keşfiyle belgelenmiştir. Yaklaşık 2 milyon yıl önce, Afrika'nın doğusunda birdenbire çok farklı bir hominid ortaya çıkmıştı. Önce *Homo habilis* olarak tanımlanmış fakat kısa bir süre içinde, bu isim altındaki örneklerin tek bir türe ait olamayacak kadar değişken olduklarının farkına varılmıştı, daha büyük beyinli örnekler ayrılmış ve bunlara *H. rudolfensis* adı verilmişti. Daha fazla örnek bulundukça, yorumlar, önemli ölçüde değişmişti. *Habilis* ismi, daha küçük örneklerle sınırlandırılmıştı. *Homo habilis* beyinleri, ancak 450, 500 ya da 600 cm^3 hacme sahipti, dolayısıyla, *Australopithecus*'unkiyle büyük ölçüde örtüşüyordu, oysa *H. rudolfensis*'in beyni 700-900 cm^3 hacme sahipti yani, çarpıcı biçimde büyüktü (Tablo 11.2). *H. rudolfensis*, *Australopithecus*'tan diğer karakterleri açısından da farklılık gösteriyordu; kolları daha kısa, bacakları daha uzundu, avurt dişleri daha küçük, ön dişleri daha büyüktü. Başta *habilis*'e atfedilen taş aletlerin, artık *H. rudolfensis*'e ait oldukları ve "*Homo*"

habilis'in *Australopithecus*'un bir geç dönem türü olduğu düşünülmektedir. Bütün bu durumun bu kadar kafa karıştırıcı olmasının nedeni, *H. rudolfensis*'in Afrika'nın doğusundaki veya güneyindeki bilinen hiçbir *Australopithecus* türünün soyundan gelmiyormuş gibi gözükmesidir. Daha ziyade, Afrika'nın herhangi bir yerinden gelip, doğusunu istila etmiş gibi görünmektedir. Kuşkusuz, Batı ve Kuzey Afrika'nın ağaçlıklı savanlarında da *Australopithecus*'un alt türleri ya da farklı yurtlu türleri yaşamış olmalıdır fakat şimdiye kadar bunlara ilişkin bir fosil bulunamamıştır. Ama *Homo*, bu sınır popülasyonlarının bazılarından evrilmiş olmalıdır. Ancak bu, çok ileri bir hominid olan *Homo*'nun neden Afrika'nın doğusunda aniden ortaya çıktığını açıklar (Şekil 11.3). Erken hominidlerin ilerlemesiyle ilgili farklı bir yorum için, Strait ve Wood'a (1999) bakınız. Bu, hominidlerin, Afrika'nın sadece fosil hominidlerin bulunmuş olduğu bu bölgelerinde ortaya çıktığı varsayımına dayanır.

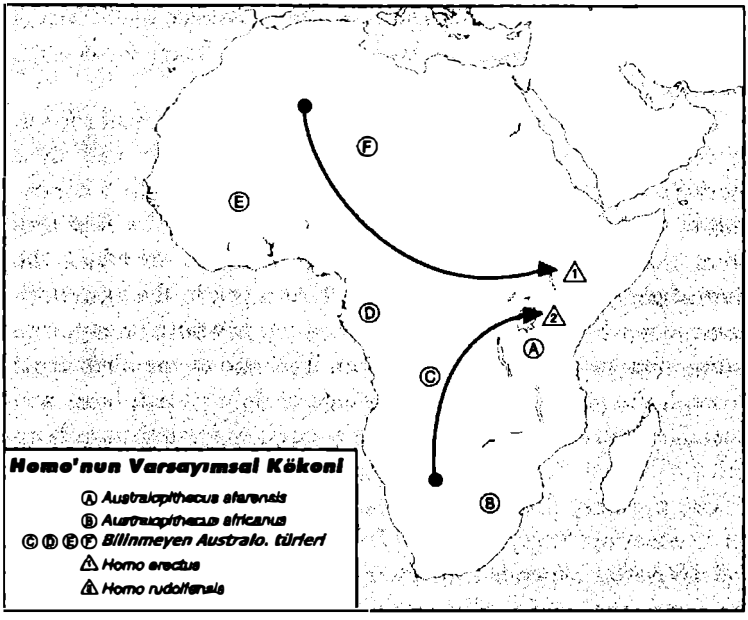
Tablo 11.2. Hominid Soyunda Beyin Büyüklüğü Artışı

TÜR	VÜCUT AĞIRLIĞI (kg)	BEYİN AĞIRLIĞI (g)
Cercopithecus	4,24	66
Goril	126,5	506
Şempanze	36,4	410
Australopithecus afarensis	50,6	415
Homo rudolfensis	-	700-900
Homo erectus	58,6	826
Homo sapiens	44,0	1.250

H. rudolfensis ile aynı zamanlarda Afrika'da ortaya çıktığı halde, Afrika'da hiç erken dönem fosili bulunamadığı için ilk önce Java (1892) ve Çin'de (1927) ortaya çıktığı düşünülen *Homo erectus* için de benzer bir tarihçe çıkarılabilir. Afrika'da *erectus* soyunun ilk temsilcisi, en iyi ihtimalle, *H. erectus*'un alt

türü olduğu düşünülen *H. ergaster*'di (1,7 milyon yıl önceye ait). Muhtemelen 1,9-1,7 milyon yıl önceki dönem içerisinde Afrika'dan Asya'ya yayılan Afrika popülasyonu buydu.

Homo erectus'un çok başarılı olduğu bellidir. Bu türe atfedilen fosiller, Doğu Asya (Pekin) ile Java'dan Gürcistan'a (buradaki 1,7 milyon yıllıktır) kadar olan bölgede ve Doğu ile Güney Afrika'da bulunmuşlardır. Yaygın olmanın yanı sıra, büyük bir değişiklik olmadan en az 1 milyon yıl boyunca var olmuşlardır. Afrika'da bulunan en yeni *H. erectus* fosilleri (yakl. 1 milyon yıllık), *H. sapiens*'e doğru bir eğilim göstermektedir. Bu, *H. sapiens*'in Afrika'da ortaya çıktığına dair bulguyla gayet iyi uyuşmaktadır. *Homo erectus*'un belirgin özelliği bir dizi basit taş aleti ve ateşi kullanmasıdır. Ateşi kullanma becerisi, muhtemelen insanlaşmanın belirleyici bir adımıdır.



Şekil 11.3. *Homo*'nun farklı yurtlu *Australopithecus* türlerinden varsayımsal türeyişi.

Beyin boyutundaki o ana kadar görülmemiş hızlı büyüme, çalılık savanların ağaçlık olanların yerini alması esnasında gerçekleşmişti. *Australopithecus* artık, ağaçlara tırmanarak etçillerden kaçamamış ve maharetlerine bel bağlamak zorunda kalmıştı. Böylece, beyin boyutunun büyümesi için güçlü bir seçilim baskısı gelişmişti. Bu, ilk fosil *Homo*'nun beyin boyutuyla belgelenmiştir. *H. rudolfensis*'in (1,9 milyon yıllık) beyni 700-900 cm^3 hacmindedir ve *Australopithecus*'un beyninin (ortalama 450 cm^3) iki katıdır. Benzer bir beyin büyümesi, nihayetinde beyninin boyutu 1000 cm^3'ün üstüne çıkan *H. erectus* soyunda meydana gelmiştir.

Beyin boyutunun büyümesinin genetik bir temeli vardır ve bunun her tür yansıması yeni doğan bebeğin ve annenin yapısında bulunur. Sadece yerde yaşam tarzı, bu değişime olumlu katkı yapmıştır. Annenin kolları, bir *Australopithecus* anne gibi dallara tutunma zorunluluğundan kurtulup, başka işler için kullanılması mümkün olacak şekilde serbest kalmıştı. Sonuçta yeni doğan *Australopithecus*, annesine nasıl tutunacağını bilen yeni doğan şempanze kadar ileri olmak zorundaydı. Leğen kemiği içinden geçen doğum kanalı, sadece küçük bir kafanın geçişine izin veriyordu, böylece küçük beynin, yeni doğana ve *Australopithecus*'un sınırlı taleplerine hizmet edecek kadar büyük olması yeterliydi.

İnsanın atalarının tüm tarihindeki en hızlı beyin büyümesi, *Homo* ortaya çıktığı zaman gerçekleşmiştir. *Homo rudolfensis* ile *H. erectus*, çevrelerine karşı savunmasız konumlarıyla baş edip, yaşamak için maharetlerine güvenmek zorundaydılar. Beynin büyümesi için muazzam bir seçilim baskısı olmuş olmalıydı fakat bu büyüme, yeni sorunlar ortaya çıkarmıştı. Daha büyük beyni olan bebeklerin kafaları da daha büyük olacaktı fakat paleontolojik kayıtların gösterdiği üzere, doğum kanalının boyutundaki büyüme, dik duruş ve iki ayaküstünde yürümeye uyumlu değildi.

Dolayısıyla beyin büyümesinin büyük bir kısmı doğum sonrasına kalmalıydı. Diğer bir deyişle, bebekler prematüre doğmak zorundaydı. Neyse ki, anne artık kollarını tırmanmak için kullanmak zorunda değildi, bebeğine bakmak için kullanabilirdi. Deyim yerindeyse, artık prematüre doğum prim yapmıştı. Tamamen yerde yaşama geçiş, insanlık tarihinde çok zor bir dönem olmalıydı. Bu geçiş sürecinde olan bitenler, anne ve bebeği ilgilendiriyordu, her ikisinin de yeni duruma ve yeni seçilim baskılarına uyarlanmaları gerekiyordu. Eğer bebeğin kafası (beyni) çok büyük olsaydı doğum güçlükleri nedeniyle ölürdü. Ancak biraz prematüre doğup, beynin hızlı büyüme süreci, doğum sonrasına kaydığı takdirde hayatta kalabilirdi. Yeni doğan insan, esasında doğum esnasında 17 ay prematüredir. Anne de çeşitli yönlerden etkilenmiştir. Daha ağır bir bebeği uzun süre taşımakla baş etmek için daha iri olmak zorundadır. Bu, ağırlık açısından, eşeysel dimorfizmde çarpıcı bir azalmaya yol açmıştır.

Başka bir şekilde açıklamak gerekirse, yeni doğan bir şempanzenin hareketlilik ve bağımsızlığını, ancak 17 aylık bir insan bebeği kazanabilir. Peki, biraz prematüre doğmuş bir insan bebeği hayatta kalabilir mi? Örneğin, prematüre insan bebeklerinin en çok ihtiyaç duyduğu şey, ısıdır, dolayısıyla kuşkusuz, bu durum *Homo* bebekleri için de geçerliydi. Bu seçilim baskısı karşısında, soğuğa karşı etkili bir koruma olarak deri altı yağ tabakasıyla kaplıdır ve sonuçta vücutları kıllarla kaplı olabilirdi. Kuşkusuz, doğum yaşındaki bu değişiklik, özellikle hem annenin hem de bebeğin büyüme hızları dahil birçok ayarlama gerektirmiştir. Fakat bu, birkaç milyon yıl içinde, doğum kanalında bir genişleme gerekmeden beyin boyutunun büyümesini sağlamıştır. Beyin büyümesinin ertelenmesi, insan bebeğinin beyninin büyüklüğünün doğumdan sonraki ilk yılda neredeyse iki katına çıkmasını gerektirir.

HOMO ERECTUS'UN SOYUNDAN GELENLER

Türleşmeli evrimde sık sık olduğu gibi, kısa süre içindeki muazzam bir hamlenin ardından *Homo erectus* da bir duraklama dönemi geçirmiş, *H. erectus*'tan *H. sapiens*'e evrilirken beyin boyutundaki büyümenin dışında pek fazla değişmemiştir. *H. erectus*, çok hareketli olan ilk insansıydı ve Çin'in kuzeyi ile Asya'nın güneydoğusundan Avrupa ile Afrika'nın her yerine yayılan farklı coğrafi ırklar şeklinde evrilmişti. Kayda değer zenginlikte bir fosil kaydı, *H. erectus*'tan *H. heidelbergensis*'e ve Neandertal'e ulaşan kademeli geçişi belgeler. Bu geçiş aşamalarına ait hominidler, İngiltere'den (Swanscomb), Almanya (Steinheim), Yunanistan (Petralona) ve Java'ya (Ngangdong) kadar geniş bir alana yayılmıştır.

Bu fosiller, "arkaik Neandertal" olarak düşünülür. İstikrarlı bir değişimle, *erectus-benzeri* halden klasik Neandertal'e daha benzer bir hale gelmişlerdir. Avrupa ve Yakın Doğu söz konusu olduğunda, *H. erectus*'un batıdaki popülasyonlarının, sonunda Neandertalleri meydana getirdiğine dair pek kuşku yoktur. Fakat Doğu ve Güney Asya ile Afrika'daki *H. erectus*'a ne olduğu hâlâ açık değildir.

Neandertaller, 250.000-30.000 yıl önceki dönemde gelişmişlerdir. 150.000-200.000 yıl önce ortaya çıktıkları Sahra-altı Afrika'sından geldikleri düşünülen bir *Homo sapiens* popülasyonu dalgası yaklaşık 100.000 yıl önce, Neandertallerin alanını istila etmiştir. *Homo sapiens*'in, *H. erectus*'un Afrika popülasyonlarından türemiş olduğu açıktır. Muhtemelen, *sapiens* niteliklerini edindiği, en azından yarım milyon yıl kadar bir süre boyunca, Asyalı *H. erectus* popülasyonlarından soyutlanmıştı. Sonunda, bir *H. sapiens* dalgası, Afrika'dan çıkıp, hızla dünyanın her tarafına yayılmıştır. 50.000-60.000 yıl önce Avustralya'ya, 30.000 yıl önce doğu Asya'ya ve söylenenlere bakılırsa, 12.000 yıl önce Kuzey Amerika'ya ulaşmışlardır. Bununla birlikte, Amerika'nın 50.000 yıl önce işgal edildiğine dair kanıt da mevcuttur.

Avrupa'daki insansı kronolojisi karmaşıktır. Neandertal fosilleri, Türkistan, Kuzey İran ve Filistin'den Akdeniz'in tüm kuzey kıyılarına kadar olan alanda, Orta Avrupa'da ve Batı Avrupa'da da İspanya ve Portekiz'e kadar olan alanda bulunmuştur. Dişlerin ve kültürlerin incelenmesi, Neandertallerin büyük oranda etçil olduğunu ortaya koymuştur. Megafaunayı ciddi biçimde tüketip, kendi yaşamlarını tehlikeye sokup sokmadıklarına dair kanıt bulunmamaktadır. Yaklaşık 35.000 yıl önce, modern *H. sapiens* dalgası Avrupa'ya ulaşmış ve birkaç bin yıllık bir birlikte yaşam akabinde Neandertaller yok olmuştur. Bu yokoluşun tam nedeni ya da nedenleri (iklimsel faktörler, kültürel zayıflık, *H. sapiens* tarafından yapılan soykırım) hâlâ tartışmalıdır. Mitokondriyel DNA analizi, Neandertallerle *H. sapiens* soyunun günümüzden yaklaşık 465.000 yıl önce ayrıldıklarını göstermiştir.

Avrupa'nın Cro-Magnon denen *H. sapiens* işgalcileri çok başarılı olmuşlar fakat hâkimiyetlerinin yaklaşık 100.000 yılı boyunca anatomik olarak, özellikle beyin boyutu (1.350 cm^3) açısından pek değişmemişlerdi. Lascaux ve Chauvet mağaralarındaki ünlü resimlerin yaratıcısı olarak çok gelişmiş bir kültürleri vardı.

Kuyruksuz maymun kökeninden modern zamanlara kadar hominid evriminin tarihçesi, insan fiziğinin etkili bir canlandırımıyla özetlenebilir. En çarpıcısı, *Australopithecus*'un yarı ağaç üzeri yaşam tarzından, *Homo*'nun sadece yerde olan yaşam tarzına geçişidir. Beyin boyutu, 4 milyon yılda üç katına çıkmış, bu da şaşırtıcı bir kültürel devrime olanak sağlamıştır. Değişim hızı düzgün değildir, *Homo*'ya geçiş esnasında büyük ölçüde hızlanmıştır. *Australopithecus* aşaması sırasında 2 milyon yıl boyunca hiçbir çarpıcı değişiklik olmamıştır. Bununla birlikte, *H. habilis*, *H. rudolfensis* ve *H. erectus* arasındaki ilişki hakkında hâlâ bazı belirsizlikler olsa da *Homo* ile birlikte yeni bir şeyler ortaya çıkmıştır. *Homo*, kesinlikle yerde yaşıyordu ve kuyruksuz maymunlardan daha büyük

bir beyne sahipti. *H. erectus*'un dönemi, bir diğer durgunluk dönemiydi, 1,5 milyon yıllık varoluş süresinde meydana gelen değişiklikler görece ufaktı.

Kuyruksuz maymundan insana değişim, insan fenotipinin farklı bileşenlerinde büyük ölçüde farklıdır (mozaik evrimin bir örneği). Temel enzimlerin çoğu ile hemoglobin gibi diğer makro moleküller hiç değişmemiştir. Ayrıca, insanın temel anatomik yapısı, hâlâ, dikkate değer şekilde şempanzeninkine benzemektedir. Bu da, Linnaeus'un şempanzeyi *Homo* cinsine katmakta tereddüt etmemesinin nedenlerinden biridir. Fakat değişim hızıyla tüm diğerlerini geride bırakan beynin değişimi yaklaşık 2,4 milyon yıl önce başlayıp, son yarım milyon yılda hızlanmıştır. İnsan beynini bu kadar dikkat çekici kılan nedir?

Beyin

İnsan beyni, tasavvur edilemeyecek kadar karmaşık bir yapıdır. Bir yetişkinde, yaklaşık otuz milyar sinir hücresi (nöron) vardır. İnsan türünde çok fazla gelişmiş olan beyin zarı, yaklaşık on milyar nöron ve sinaps adı verilen milyon kere milyar bağlantıyı içerir. Her nöronun bir ana gövdesi, aksonu ve sinapsların içinde diğer nöronlarla temas eden dendrit isimli birçok küçük dalı bulunur. Nöronların elektro-fizyolojisi hakkında epey bilgimiz olmasına rağmen zihinsel fonksiyonları hakkında çok az bilgi sahibiyiz. Örneğin, sinapslar, anıların akılda tutulmasında önemli rol oynarlar fakat bunu nasıl yaptıkları neredeyse hiç bilinmemektedir.

Uzun süre önce, bizi insan yapanın beynimiz olduğu anlaşılmıştır. Anatomimizin herhangi başka bir parçası, diğer bir hayvanın ona karşılık gelen bir parçasına uyabilir ya da hayvanınki bizimkinden üstün olabilir. Yine de, insan beyni, çok daha küçük ve basit memeli beyinlerine çok benzer. Beynimizin benzersiz niteliği, çok sayıda, (bazıları sadece insana özgü olan) muhtemelen kırk farklı tipte nörona sahip olmasıdır.

Belki de en şaşırtıcı olanı, insan beyninin, 150.000 yıl kadar önce, *Homo sapiens*'in ilk ortaya çıkışından beri bir nebze bile değişmemiş olmasıdır. İnsan türünün, ilkel avcı-toplayıcı konumundan tarım ve şehir uygarlığı seviyesine çıkışını yansıtan kültürel yükselişi, beyin boyutunda hissedilir bir büyüme olmaksızın gerçekleşmiştir. Genişlemiş, karmaşıklaşmış bir toplumda daha büyük bir beynin üreme avantajıyla ödüllendirilmediği görülmektedir. Bu da, hominid soyunda daimi bir beyin büyümesine doğru teleolojik bir eğilim olmadığını kesin olarak gösterir.

Bipedal devinim ile alet kullanımının, insanlaşmanın en önemli adımları olduğuna inanılırdı. Bipedal *Australopithecus*'un kuyruksuz maymun benzeri yapısının fark edilmesi ve şempanzenin (ve diğer hayvanların) alet kullanabildiğinin keşfi, bu inancın terk edilmesine yol açmıştır. Bunun yerine, beynin hızla büyümesinin, insanın evrimindeki iki gelişmeyle bağlantılı olduğu görülmektedir: Hominidlerin, ağaçlardaki yaşamın güvenliğinden kurtulması ve insanca iletişim kurma sistemi olan konuşmanın gelişmesi. Bunlar nasıl ortaya çıktı?

İNSANIN EŞSİZLİĞİ

Kuyruksuz maymunların insanın atası olduğu anlaşıldığında bazı yazarlar, "İnsan, hayvandan başka bir şey değildir," diyecek kadar ileri gitmişlerdi. Ama bu tam olarak doğru değildir. Aslında insan, diğer tüm hayvanlardan, dinbilimcilerin ve düşünürlerin iddia ettikleri kadar farklı ve eşsizdir. Bu, bizim için hem gurur hem de yüktür.

İnsanın, simiyen atalarından giderek farklı hale gelirken geçtiği aşamaları betimlemiştim, şimdi de sadece insana özgü niteliklerini betimlemeliyim. Çoğu, beynin muazzam gelişimiyle ve ebeveynin bebeğe daha uzun süre bakmasıyla ilgilidir. Çoğu omurgasızda (özellikle böceklerde) ebeveyn-

ler, yavru yumurtadan çıkmadan önce ölür. Yeni doğana nasıl davranması gerektiğini dikte edecek bilgilerin tümü DNA'sında mevcuttur. Çoğunlukla kısa olan yaşamlarında sonradan öğrendikleri şeyler çok sınırlıdır ve yavrularına aktarılmaz. Sadece, bazı kuş ve memeli türlerinde olduğu gibi, çok gelişmiş ebeveyn bakımı olan türlerde, yavruların, genetik bilgilerine eklemek üzere ebeveynlerinden, kardeşlerinden ve bazen bulundukları sosyal grubun diğer üyelerinden gerekli bilgileri öğrenme fırsatları olabilir. Bu türlerde böyle bilgiler, genetik programda bulunmaksızın nesilden nesle aktarılır. Bununla birlikte, çoğu hayvan türünde, genetik olmayan bu bilgi transferi sistemiyle aktarılabilecek bilgi miktarı, oldukça sınırlıdır. Tersine insanda bu tür kültürel bilgi aktarımı, hayatın önemli bir boyutudur. Bu yetenek konuşmanın gelişimini desteklemiştir, hatta dilin çıkışını gerektirdiği de söylenebilir.

"Arıların dili" gibi, hayvanların bilgi aktarım sistemleriyle bağlantılı olarak çoğunlukla "dil" kelimesini kullansak da aslında tüm bu hayvan türleri, ancak sinyal alıp verme sistemlerine sahiplerdir. Bir iletişim sisteminin "dil" olabilmesi için sentaks (söz dizimi) ve grameri içermesi gerekir. Psikologlar, elli yıl boyunca şempanzeye dil öğretmeye çalışmışlar, ama bir sonuç alamamışlardır. Şempanzelerin sentaksı algılayacak sinir donanımından yoksun oldukları görülmektedir. Dolayısıyla, geçmişten veya gelecekten konuşamazlar. Dili keşfeden atalarımız, okuma ve yazmanın keşfinden çok önce zengin bir sözlü gelenek geliştirebilmişlerdir. Konuşmanın gelişmesi, beynin, özellikle bilgi depolamayla ilgili kısımların (bellek) büyümesi üzerine büyük bir seçilim baskısı uygulamıştır. Büyüyen bu beyin, sanat, edebiyat, matematik ve bilimin gelişmesini mümkün kılmıştır.

Sıcakkanlı omurgalılarda (kuşlar ve memeliler), düşünme ve zekâ yaygındır. Fakat insan zekâsı, büyüklüğe göre dizilişte en zeki hayvanlarınkinden bile üstündür. Beynin evrimi

hakkında fosil kaydının anlattığı hikâye, oldukça şaşırtıcıdır. İlk başta, dik yürümenin, ellerin başka işlerde kullanılmak üzere serbest kalmasını sağladığı için, beynin büyümesindeki esas faktör olduğuna inanılıyordu. Buna rağmen, bipedal *Australopithecus*, şempanzeninkinden ancak biraz büyük olan küçük bir beyne sahipti (çoğunlukla 500 cm^3'ten ufaktı). O zaman, *Homo*'daki bariz beyin büyümesini tetikleyen neydi? Birden fazla faktörün etkin olduğu ve bunların esas etkilerinin tarihimizin farklı dönemlerinde ortaya çıkabileceği, birçok tartışmalı soru sayesinde açıklığa kavuşuyor.

İnsanlaşmada geçiş aşamalarının düzgün bir devamlılık göstereceğine dair beklenti, tipolojik düşünceye dayalıdır. Darwin'den önce bile doğabilimciler, üst düzeydeki organizmaların, tipler halinde değil, değişken popülasyonlar halinde olduklarını göstermişlerdir. Çoğunlukla, çevresel olarak izole olmuş yeni ortaya çıkmakta olan türler ve farklı yurtlu türler ile çevrili, sınırdaş, merkezi bir ana popülasyonlar bütününden oluşan coğrafi açıdan değişken türler halinde bulunurlar. Yaygın türlerin, görece küçük evrimsel değişimler geçirdiğine dair çok kanıt mevcuttur (bkz. Bölüm 9), fakat bu evrimsel yenilikler yeni başlamakta olan türlerde meydana gelir. Hominidlerde de evrimin ve türleşmenin, karada yaşayan omurgalıların çoğunluğu ile aynı örüntüyü izlediğine inanmak için her türlü neden mevcuttur.

İzole sınır popülasyonları çoğunlukla o kadar başarılı olurlar ki, ebeveyn türün alanını istila edebilir, hatta bazen de onu yok edebilirler. Bu tür bir olay, fosil kaydında kesin bir süreksizlik, ebeveyn tür ile yavru tür arasında bir "sıçrama" olarak ortaya çıkar. Gerçekte bu, sadece coğrafi bir değişimdir. Örneğin, *Australopithecus africanus*'un Batı veya Kuzey Afrika'daki farklı yurtlu bir türünün kademeli olarak *Homo* karakteristiklerine evrildiğini ve sonra aniden, *Homo rudolfensis* olarak Doğu Afrika'ya yayıldığını varsayalım. Bu senaryoyla Darwin'in açıklaması arasında bir çelişki yoktur çünkü

H. rudolfensis'in bu coğrafi türleşme süreci boyunca tam bir popülasyonel süreklilik mevcuttur. Bu senaryodan çıkarmamız gereken ders, hominidin evrimine zaman boyutunda, tek bir coğrafi alanda sınırlı, doğrusal, tipolojik bir süreç olarak değil, çok boyutlu bir dizilimde meydana gelen bir dizi coğrafi türleşme olayları olarak bakmamız gerektiğidir. Bu, insanlaşma sürecindeki gizemin büyük bir kısmını ortadan kaldırır.

Australopithecus beyni, şiddetli bir seçilim baskısı altında, 500 cm^3'ten 700 cm^3'e çıkmıştır. Böylelikle *Australopithecus*, *Homo* haline gelmiştir. Hominid tarihinin bu evresinde, hayatta kalabilme becerisine en çok katkıyı yapan zekâdır. İnsanlaşmanın bu yeni düzeyinde ilk kaydedilen türler, *Homo rudolfensis* ile *Homo erectus*'tur. Bununla birlikte ilginç bir şekilde, beyin boyutu, *H. rudolfensis*'in bu ilk ani çıkışından sonra *H. erectus*'ta yaklaşık bir milyon yılda ancak yavaşça artmış, geç dönem *H. erectus*'ta 800-1.000 cm^3'e yükselmiş, sonunda *H. sapiens*'te ortalama 1.350 cm^3'e ulaşmıştır. Daha uzun boylu ve iri olan Neandertallerde beyin boyutu 1.600 cm^3'e varmış olmakla birlikte, nispi beyin boyutu, *H. sapiens*'inkinden biraz daha azdır.

Alet Kültürü

Homo'nun farklı tipleri, kısmen ürettikleri aletlerle tanınırlar. Afrika'da keşfedilen ve Oldovan kültürü olarak anılan ilk taş aletler, önce *Homo habilis*'e atfedilmişti. Fakat artık, *H. rudolfensis*, *H. habilis*'ten ayrılmış ve bu taş alet kültürü, *H. rudolfensis*'e isnat edilmiştir. *Homo erectus*'un Aşölyen kültürü olarak anılan daha girift aletleri vardır. Bu, *H. erectus*'un 1,5 milyon yıllık varlığı esnasında dikkate değer derecede az değişmiştir fakat bir miktar coğrafi farklılık mevcuttur. Neandertaller, Musteriyen denen daha ileri aletler üretmişlerdi fakat *H. sapiens* (Cro-Magnon) geldiğinde, Orinyasyen adı verilen aletleri, Neandertallerinkinden büyük ölçüde daha

üstündü. Orinyasyen aletlerin neden bazı mağaralarda Neandertal fosilleriyle birlikte bulunduğu hâlâ açıklanamamıştır. Acaba Neandertaller, Cro-Magnon komşularıyla bu aletlerin alışverişini mi yapmışlardı?

HOMO NEDİR?

Erken türler olan *H. rudolfensis* ve *H. erectus*, Neandertallerin beyin kapasitesine (1.600 cm^3) ulaşamamışlardı. Fakat *H. rudolfensis*'in, 450 cm^3'lük *Australopithecus* beyninin neredeyse iki katına çıkarak 700-900 cm^3'lük beyin kapasitesine ulaşması, cinse özgü bir değer olarak düşünemeyeceğim, 900 cm^3'ten 1.350 cm^3'e olan artışın yanında ileri derecede bir değişimdir. Bir cins, genellikle, çevrenin kullanımında dikkati çeken bir farkı, ekolojik bir birimi gösterir. *Homo* tanımının böyle bir önemi vardır. Ağaçlara bağımlı olmaktan kurtuluşu tanımlar. Bu bağımsızlık bir kere elde edilince, evrimsel birimin seçilime karşılık verebilecek kadar küçük olması koşuluyla, zekâ artışı ödüllendirilmiştir. Beyin boyutunun evrimsel artışı, daha fazla büyümenin, artık üreme avantajıyla ödüllendirilmediği noktada sona ermiştir.

Yirminci yüzyıl ortalarında sıcakkanlı omurgalıların zihinsel kapasiteleri ve duyguları hakkında artan bilgimiz, insan türüyle olan şaşırtıcı benzerliklerin keşfine yol açmıştı. Buna rağmen, eskiden çoğu kişi, "İnsan"ın genel eşsizliğine inanırken bu tür benzerliklere dikkat çekenlerin görüşleri hemen *antropomorfizm* (insanbiçimcilik) olarak etiketleniyordu. Artık atalarımızı düşünerek, bu tür benzerliklerin şaşırtıcı olmadığını kavramaya başlıyoruz.

Omurgalı soyumuzun sıcakkanlı üyeleriyle olan benzerlik, insanın fiziksel olmayan özelliklerinin çoğu için de geçerlidir. Psikologlar, birçok memeli ve kuş türünün (örn. kargagiller ve papağanlar) dikkate değer bir zekâlarının olduğundan artık kuşku duymuyorlar. Ayrıca, birçok hayvanın korku,

mutluluk, tedbir, depresyon ve bilinen diğer insan duygularına sahip oldukları da artık kavranmaktadır. Literatürdeki gözlemlerle ilgili her anekdot güvenilir olmamakla birlikte, dikkatli gözleme ve denemelere dayanan teyit edilmiş birçok vaka vardır (Griffin 1981, 1984, 1992; Kaufmann 1981; Masson ve McCarthy 1995). Bu insan karakteristiklerinin hepsinin, *Homo sapiens* doğduğunda büyük bir sıçramayla başlayamadığı aşikârdır. Doğal olarak bunların öncüllerini birçok hayvan türünde buluruz.

İNSAN AHLAKININ EVRİMİ

Evrimin ancak birkaç yönü, insan ahlakının oluşumunun açıklamasından daha tartışmalıydı. 1859'dan beri, özgeciliğin, doğal seçilimle uyumsuz olduğu şeklindeki itirazlar tekrar tekrar ortaya çıkmıştır. Sık sık şu soru sorulmuştur: "Seçilim tarafından ödüllendirilebilen yegâne davranış bencillik değil midir?" Özgecilik nedir ve nasıl tanımlanabilir? Özgecilik, genetik yapı sayesinde mi oluşur yoksa tamamen eğitim ve öğrenme yoluyla mı edinilir?

Çeşitli hayvan türlerinde rastlanan benzer davranışlar incelenmeden bu soruların cevaplanmasında ilerleme kaydedilemeyeceğini kabul etmek yerinde olacaktır. Bu, farklı özgecilik tiplerinin ayırt edilmesinin ve özgeci davranışa hedef olanların farklı sınıflara ayrılmasının şart olduğunu ortaya çıkarmıştır.

Özgecilik, bilindik tanımıyla, alıcı için yararlı, fedakârlığı yapan kişi için ise bir bedeli olan harekettir. Bu tanım, önemli bir bedel ödemeden gösterilen nezaket ve yardımseverlikleri kapsamaz. Yine de, sosyal bir grup içinde çoğu davranış, kayda değer bir bedeli olmayan kibar ve düşünceli hareketler içerir. İşte, tam olarak bu tür davranış, sadece sosyal grubun birbirine bağlılığı için çok önem taşımakla kalmayıp, tam olarak tanımlanan özgecilik için de bir köprü oluşturur.

Özgeciliğin Üç Çeşidi

Farklı özgecilik çeşitlerini karşılaştırdığımızda, miktarları ve evrim açısından önemleri farklı olan üç sınıf ayırt edebiliriz.

Bireyin Kendi Yavrusunun Yararına Gösterdiği Özgecilik. Bu tür özgeciliğin doğal seçilim tarafından destekleneceğini tartışmaya gerek yoktur. Bir ebeveynin, yavrusunun esenliği ve yaşamını sürdürmesi için yaptığı bir hareket, kendi genotipini korur.

Yakın Akrabaların Gözeten Tutumları (Akraba Seçilimi). Sosyal bir grubun çoğu üyesi, genişlemiş bir ailenin üyeleridir ve aynı genotipin parçalarını paylaşırlar. Akrabalar arasındaki özgecilik, doğal seçilim tarafından desteklenir. Bu tür özgecilik, birbirlerini doğumlarından beri tanıyan ve beraber büyüyen kardeşler (erkek ve kız kardeşler) için karakteristik bir özelliktir. Muhtemelen ilk olarak J. B. S. Haldane'in işaret ettiği gibi, yakın bir akrabanıza verdiğiniz herhangi bir destek, kendi seçilim değerinize katkı yapacaktır çünkü onlar da sizin genotipinizin bir parçasını taşımaktadırlar (toplam seçilim değeri). Bu vargının geçerliliği, sosyal zar kanatlılardaki kastların (sosyal sınıfların) varlığını açıklamak için bunu kullanan Hamilton (1964) tarafından kanıtlanmıştı. Daha uzak akrabaların da gözetilip gözetilmediği tartışma konusudur.

Aynı Sosyal Grubun Üyeleri Arasındaki Özgecilik. Genelde sosyal gruplar sadece genişlemiş aile üyelerinden oluşmakla kalmayıp, bağlantı arayışıyla başka bir gruptan gelen "göçmenleri" yani yabancıları da içerirler. Sosyal bir grubun üyeleri, ilave işçilerin ya da olası eşlerin de bazen grubu güçlendirdiğini kavramış görünürler, dolayısıyla genellikle yeni gelenlere karşı biraz hoşgörülü olurlar. Aslında, aynı sosyal grup içindeki üyelerin arasında dostluk ve yardımseverlik duygularının gelişmesi, doğal seçilim tarafından muhteme-

len desteklenir. Sosyal bir gruptaki özgeciliğin, alakalı bireyler (akraba seçilimi) ile diğer üyeler arasında ne büyüklükte olduğu pek belirli değildir.

Karşılıklı Yardımseverlik. Sosyal bir grubun bağlılığı, karşılıklı yardımseverlikle artar. Bu durum çoğunlukla, sosyal hayvanlarda gözlemlenir. Bir birey diğerine, ileride bir gereklilik durumunda karşısındakinin de bu iyiliğe karşılık vereceği beklentisiyle yardım eder. Bu davranış, genellikle karşılıklı özgecilik olarak anılır fakat karşılık beklentisi nedeniyle bu tür yardımseverliğin altında yatan neden aslında bencilcedir. Bu tür karşılıklı yardımlaşmaya sadece aynı grubun üyeleri arasında değil, farklı grupların üyeleri arasında da rastlanır, hatta bazen farklı türlerin üyeleri arasında bile görülebilir. Büyük yırtıcı balıkları, üstlerindeki parazitlerinden kurtaran "temizlikçi balıklar" (kuşkusuz yiyecek ve korunma karşılığında) böyle türler arası yardımlaşmayı örnekler. Simbiyotik etkileşimlerin tamamını bu kategoriye sokacak kadar da ileri gidilebilir.

Yabancılara Karşı Davranış. Sosyal grubun diğer üyelerine kadar uzanan özgeciliğin aynısı, yabancılara nadiren sunulur. Farklı sosyal gruplar genellikle birbirleriyle rekabete girerler ve sık kavga ederler. Hominid tarihinin bir soykırım tarihi olduğu şüphe götürmez. Aslında aynı şey, şempanzeler için de söylenebilir. O zaman, sosyal bir grubun üyelerinin özgeci davranışlarını grubun üyesi olmayan bireylere de gösterme isteği duymaları nasıl sağlanabilir? Yabancılara karşı böyle bir özgecilik nasıl yaratılabilir? Hakiki ahlakın, böyle geniş çaplı bir özgeciliğin "bencil" özgeciliğe eklenmesiyle geliştirilebileceği aşikârdır.

Yabancılara yönelik böyle bir özgecilik, insan türünde nasıl oluşturulabilirdi? Doğal seçilim uyarılabilir miydi? Bu sık sık denendi, ama pek başarı kaydedilemedi. Rakiplere veya

düşmanlara karşı iyiliksever davranışların doğal seçilim tarafından ödüllendirilebileceği bir senaryo oluşturmak zordur. Bu bağlamda Eski Ahit'i okumak ve birinin kendi grubuna yönelik davranışıyla bir yabancıya karşı davranışı arasında ne kadar tutarlı biçimde fark yaratıldığını görmek ilginçtir. Bu, Yeni Ahit'te yüceltilen ahlakla taban tabana zıttır. İsa'nın ibret alınacak Merhametli İnsan öyküsü geleneklere çok aykırıdır. Yabancılara yönelik özgecilik, doğal seçilimin desteklemediği bir davranıştır.

Sosyal grubun üyelerine yönelik özgeci davranış isteği, hakiki ahlakın gelişmesinde çok önemli bir bileşendir. Ama uygulanması için, bir dini liderin ya da düşünürün öğüdü gibi kültürel bir etmen gerekir. Evrimle birlikte otomatikman ortaya çıkmaz. Hakiki ahlak, kültürel liderlerin düşüncelerinin sonucudur. Yabancılara yönelik bir özgecilik duygusuyla doğmayız, onu kültür alarak ediniriz. Kalıtsal özgeci eğilimlerimizin yeni bir hedefe, yabancılara yönlendirilmesi gerekir.

Farklı bireylerin özgeci isteklerinde büyük değişkenlikler vardır. Ara sıra ender bulunan iyilik, fedakârlık, cömertlik ve işbirliği kapasitesine sahip bir insanla karşılaşırız. Bu bireylerin aileleri, onların bebeklikten beri bu şekilde olduklarında ısrar ederler. Fakat bunun zıt ucunda sosyopatlığın bulunduğunu da biliriz. Birçok suçluda böyle patolojik bir eğilim vardır ve tüm eğitim çabaları, bu tür kişilerde başarısızlıkla sonuçlanır. Bununla birlikte, çoğu kişi bu iki uç nokta arasında bir yerde bulunur. Gerçek ahlakı (yabancılara yönelik olan dahil), öğrenerek edinirler. Mormon ahlak ilkelerinin yaygın olarak benimsendiği eyalet olan Utah'daki düşük suç oranı, öğrenmenin etkisini kanıtlamaktadır.

İnsanlık için ahlak ilkelerini düzenleyenler, zorlu bir mücadele vermişlerdir çünkü yabancılara karşı doğuştan gelen şüpheciliği ve düşmanlığı yenmek zordur. Fakat ahlakın benimsenmesine yardımcı olan faktörler de vardır. Karşılıklı yardımlaşma, yabancılarla da grup üyeleriyle olduğu kadar

başarıyla yürütülmüştür. Yine de çok daha önemli olan konu, popülasyonların çeşitliliğiydi. Her popülasyonda dostane eğilimleri olan bireyler mevcuttur, bunlar gruplar ve popülasyonlar arasında köprüler kurulmasına yardımcı olurlar. Bu çeşitlilik ve bunun onaylanması, ırk gibi terimlerin tipolojik yorumlarının aksini ispatlamaya yardım eder.

Geniş ölçüde kavranmış insan ahlakının tüm dünyada kabul görmesine karşı gösterilen direncin belki de ana nedeni, yabancılara uygulanan ayrımcılıktır. Eşitlik, demokrasi, hoşgörü ve insan hakları gibi temel sosyal ilkeler sayesinde yavaş yavaş bunun üstesinden gelinmektedir. Ahlak eğitimi, dünyanın birkaç büyük dini tarafından başarıyla yürütülmüştür. Bu dinler, dehşet verici iki dünya savaşını engelleyemediklerinde olduğu gibi başarısız olduklarında, dünyanın geçmişteki hatalardan ders aldığını umut edebiliriz. Uygulamakta sık sık başarısız olsak da, Hıristiyan dünyasını oluşturan kültürlerin çok sağlıklı ahlak ilkelerine sahip olduklarını da kabul etmeliyiz.

İNSAN VE ÇEVRESİ

Harika beynimiz, çevre koşullarından giderek bağımsız hale gelebilmemiz için birbiri ardınca icatlar yaratmamıza olanak sağlamıştır. Başka hiçbir hayvan, bütün kıtalarda ve her iklim koşulunda var olabilmeyi başaramamıştır. Başka hiçbir hayvan doğaya insan kadar egemen olamamıştır (gerçi bu göreli bir egemenliktir). Fakat son 50 yılda, hâlâ ona bütünüyle bağımlı olduğumuz ve doğaya egemen olma çabalarımızın yüksek bir maliyeti olduğu da ortaya çıkmıştır. Biriken bu bedellerin bazıları, yenilenemeyen kaynakların aşırı kullanımıyla ve yenilenebilir öz kaynakların süregelen tahribatıyla ilgilidir. Bunlar hava ve su kirliliğini, doğal çevrelerin ve evrimin ürünlerinin (bitki ve hayvan çeşitliliği) git gide daha hızlı imha edilmesini, varoşlar, yoksulluk ve gecekondu ma-

halleleri gibi korkunç sosyal koşulların artışını içerir (Ehrlich 2000).

İNSANLIĞIN GELECEĞİ

İnsanlığın geleceği hakkında sık sık sorulan iki soru vardır. İlki, "İnsan türünün birkaç türe ayrılma ihtimali nedir?" Bunun cevabı açıktır: Böyle bir ihtimal hiç yoktur. Kuzey Kutbu'ndan tropik alanlara kadar insan benzeri hayvanların yaşayabileceği olası tüm nişleri insanlar işgal etmiş durumdadır. Ayrıca insan popülasyonları arasında hiçbir coğrafi yalıtım söz konusu değildir. Son 100.000 yılda gelişmiş olan coğrafi açıdan yalıtılmış insan ırkları, temas yeniden kurulduğunda hemen diğer ırklarla melezlenmişlerdir. Günümüzde insan popülasyonları, türleşmeye yol açabilecek uzun dönemli, etkili bir yalıtım olamayacak kadar fazla temas içerisindedirler.

İkinci soru, "Günümüzde var olan insan türü, bir bütün olarak, "daha iyi" yeni bir tür olarak evrimleşebilir miydi? İnsan, Süpermen haline gelebilir miydi?" Yine bunda da umutlu olunamaz. Kuşkusuz, insan genotipi içinde, uygun seçilime malzeme teşkil edecek çok fazla genetik çeşitlilik mevcuttur fakat modern koşullar, *Homo erectus*'un bazı popülasyonlarının *Homo sapiens*'e evrildiği zamanınkilerden çok farklıdır. O zamanlarda türümüz, her birinde, *Homo sapiens*'le sonuçlanan nitelikleri ödüllendiren, güçlü bir doğal seçilimin bulunduğu küçük topluluklardan oluşuyordu. Ayrıca, çoğu sosyal hayvanda olduğu gibi, şüphesiz güçlü bir grup seçilimi vardı.

Aksine modern insanlar, kitle toplumları oluştururlar. İnsan türünün mevcut kapasitesinin üstüne çıkmasını sağlayacak üstün genotipleri destekleyen bir doğal seçilime dair bir gösterge yoktur. İlerleme doğuran bir seçilim artık yaşanmadığından üstün bir insan türünün evrilme şansı yoktur. Aslında, bu sorunla ilgilenen bazı öğrenciler, türümüzün kitle

toplumu koşulları altında bozulmasının kaçınılmaz olduğundan korkmaktadırlar. Bununla birlikte, insan gen havuzunun yüksek değişkenliği düşünüldüğünde genetik bozulma, ani bir tehlike olarak karşımıza çıkmaz.

İnsan Irkları Var mı?

Bir Eskimo'yu Afrikalı bir Bushman ile veya siyahi bir Nil insanıyla, Avustralyalı bir aborjinle, bir Çinliyle ya da sarışın, mavi gözlü bir Kuzey Avrupalı ile kıyasladığınızda sözde ırksal farkları görmezden gelemezsiniz. Peki, bu, bizim insanların eşitliğine olan koyu inancımızla çelişmez mi? Irk ve eşitlik kavramlarını doğru tarif etmek koşuluyla, çelişmez.

Eşitlik, medeni haklar bağlamında eşitliktir. Bu, yasalar önünde herkesin eşit olması ve fırsat eşitliği anlamına gelir. Topyekûn aynı olmak anlamına gelmez çünkü artık, 6 milyar bireyin her birinin benzersiz olduğunu biliyoruz. Her insan, Einstein'ın matematik yeteneğine veya Olimpiyat koşucusunun hızına, ya da iyi bir romancının hayal gücüne, ünlü bir ressamın estetik duygusuna sahip değildir. Her ebeveyn, çocuklarının kendilerine özgü farkları olduğunu bilir. Bu farklarla dürüstçe yüzleşip, onları kabullenmenin zamanı gelmiştir. Önemli olan, bu farkların tüm insan ırkları için de mevcut olduğunu kavramaktır.

Irk sorununun varlığının en önemli sebebi, çok fazla kişide yanlış bir ırk anlayışı olmasıdır. Bu kişiler, tipologdur (özcüdür) ve onlara göre, bir ırkın her üyesi, o ırka ait gerçek ve sanal özellikleri taşır. Bu önyargıyı manasız bir örnek haline getirirsek: Bu kişilerin, her Afrikalı-Amerikalının 100 metre koşusunda, Avrupalı-Amerikalı birinden daha hızlı koştuğunu varsaymaları gerekir. Oysa bir okulun ırksal olarak karma bir sınıfında öğrenciler, zihinsel, fiziksel, el becerisi ve sanatsal değerlendirmelerdeki performanslarına göre oturtulsalardı, her sıralama farklı olacaktı ve her "ırk", sıralamanın büyük kısmına dağılacaktı. Diğer bir deyişle, her ırkın üyelerini

bir tip olarak kabul eden tipolojik yaklaşımı reddedip, onun yerine her bireyin kendi özel yetenekleri bazında değerlendirildiği popülasyon yaklaşımını koyarak tiplojik bir sıralamadan ve bu sıralamaya dayalı bir ayrımcılıktan uzak, daha doğru bir anlayışa erişilebilir.

İnsanlar Yalnız mı?

"Bu sonsuz evrendeki yegâne akıllı varlık biz miyiz?" sorusu sık sık sorulur. Bu sorunun cevabını bulmak istersek soruyu birkaç bileşene ayırmalıyız. Yaşam nerede var olabilirdi? Sadece gezegenlerde, çünkü güneşler aşırı sıcak. Kuşkusuz, birçok yıldızın gezegenleri vardır ama Güneş Sistemi'nin ötesindeki gezegenler ancak son 20 yılda keşfedilmiştir. Oysa şimdiye kadar, yaşamın başlaması ve sürdürülmesi için gayet uygunsuz oldukları ortaya çıkmıştır. Anlaşılan, Dünya'da (muhtemelen bir zamanlar Mars ve Venüs'te de) bulunan ve yaşamı mümkün kılan koşullar bütünü, gayet istisnaidir. Öyle olsa bile, gezegen sayısının çokluğu düşünüldüğünde, bazılarının yaşamın başlaması için uygun koşullara sahip olması olasıdır.

Peki, uygun bir gezegende yaşamın başlama şansı nedir? Çok yüksek olduğu aşikâr. Pürinler, primidinler, aminoasitler gibi yaşamın başlaması için gerekli birçok molekül evrene yayılmıştır. Belli oranda oksijensiz atmosfer koşulları altında, oldukça kompleks organik moleküllerin, daha basit moleküllerden kendiliğinden oluştuğu, laboratuvarda deneysel olarak gösterilmiştir. Dolayısıyla, başka gezegenlerde yaşam formlarının defalarca başlamış olması gayet akla uygundur. Eğer böyle bir evrim başarılı olsaydı nihayetinde bakteri benzeri organizmalar olarak sonuçlanabilirdi. Ne yazık ki, bakteriden insana giden izlerle dolu yol, uzun ve zorludur. Yeryüzünde yaşamın başlamasının ardından, takip eden bir milyar yıl boyunca prokaryotlardan başka bir şey yoktu, yüksek zekâ içeren yaşam, ancak 300.000 yıl önce, Dünya'da doğan bir milyardan fazla türün içinden tek bir

türde ortaya çıktı. Bunlar hakikaten de gerçekleşmesi olanaksız şeylerdir.

Sonsuz evrende bir yerde, gerçekten de insan zekâsına paralel bir şey oluşmuş olsa bile onunla temas kurma ihtimalinin sıfır olduğu düşünülmelidir. Evet, nereden bakılırsa bakılsın, insan tek başınadır.

SON

Evrim çoğunlukla, beklenmedik bir şey olarak düşünülür. Bazı evrim karşıtları, "Her şey aynı kalsaydı daha doğal olmaz mıydı?" diye sorarlar. Belki genetiği anlamadan önce bu soru geçerli olabilirdi ama artık olamaz. Aslında, organizmaların oluşum şekli söz konusuyken evrim kaçınılmazdır. Her organizma, en basit bakteri bile, binlerce hatta milyonlarca baz çiftinden oluşan bir genoma sahiptir. Gözlemler, her baz çiftinin rastgele mutasyona tabi olduğunu göstermiştir. Farklı popülasyonlar, farklı mutasyonlar geçirirler, eğer bunlar birbirlerinden soyutlanmışlarsa, kaçınılmaz olarak, nesilden nesle birbirlerinden daha farklı hale geleceklerdir. Olası tüm senaryoların bu en basit olanı bile evrimi yansıtır. Eğer bu senaryoya rekombinasyon ve seçilim gibi ileri biyolojik süreçler eklenirse, evrimin hızı üstel olarak artar. Dolayısıyla, sadece genetik programların var olduğu gerçeği, değişmeyen bir dünya varsayımını imkânsız hale getirir. Bu nedenle evrim, bir tahmin ya da varsayım değil, yalın bir gerçektir.

"Evrimsel teori" teriminin kullanılmasının artık gerekli olup, olmadığı çok tartışmalıdır. Evrimin meydana gelmiş olduğu ve her zaman gerçekleştiği gerçeği o kadar kesin bir şekilde belirlenmiştir ki, buna teori demek mantıksız bir hal almıştır. Kuşkusuz, ortak köken, yaşamın başlangıcı, kademecilik, türleşme ve doğal seçilim gibi belirli evrim teorileri mevcuttur fakat bu konularla ilgili çelişen teoriler üzerine

süren bilimsel tartışmalar, evrimin bir gerçek olduğuna dair temel vargıyı hiçbir şekilde etkilemez. Evrim, yaşamın başlangıcından beri olagelmiştir.

BÖLÜM 12

EVRİMSEL BİYOLOJİNİN SINIRLARI

Bilimdeki olağanüstü ilerlemelere rağmen, dünya hakkındaki fikirlerimizin hâlâ eksik olduğunu herkes bilir. Dolayısıyla, bunun evrimsel biyoloji için ne dereceye kadar doğru olduğunu kendimize sormalıyız.

Moleküler biyolojideki gelişmenin, evrime duyulan ilgide ve evrimin anlaşılmasında büyük bir artışla sonuçlandığı, burada vurgulanmalıdır. Moleküler biyolojide yayımlanan bildirilerin en azından üçte biri evrimsel konularla ilgilidir. Moleküler teknikler, daha önce çözülemeyen birçok sorunu çözmemize imkân verir. Bu, özellikle soyoluşla ilgili problemler, evrimin kronolojisiyle ilgili sorunlar ve gelişmenin evrimdeki rolü için geçerlidir.

Son 140 yılın uyuşmazlıklarına baktığımızda en çarpıcısı, özgün Darwin değerler dizisinin sağlamlığıdır. Onunla rekabete giren başlıca üç teori (transmutasyonizm, Lamarckizm ve ortogenez) 1940'a kadar kesinlikle çürütülmüş ve son 60 yılda, Darwinizme alternatif olacak başka tutarlı bir teori öne sürülmemiştir. Fakat bu, evrimin tüm yönleri hakkında tam bir fikre sahip olduğumuz anlamına gelmez. Şimdi burada ilave araştırma ve açıklama gerektiren birkaç evrimsel fenomeni sıralamaya çalışacağım.

Öncelikle, biyo-çeşitlilik hakkında hâlâ çok eksik bir bilgiye sahibiz. Yaklaşık iki milyon hayvan tanımlanmış oldu-

ğu halde, henüz tanımlanmamış tür sayısının 30 milyon civarında çıkacağı tahmin edilmektedir. Mantarlar, alt düzey bitkiler, protistler, prokaryotlar daha da az bilinmektedir. Bu taksonların çoğunun soyoluşsal ilişkisi, moleküler yöntemler, her geçen gün bu konuda yeni katkılar sağlasa da, ya çok az anlaşılmışlardır ya da hiç bilinmemektedirler. Geçmiş evrimin fosil kaydı, ne yazık ki, hominid fosil kaydından görüldüğü üzere yetersizdir. Neredeyse her ay, dünyanın bir yerinde eski bir problemi çözen ya da yeni bir problem ortaya koyan yeni fosiller bulunur. Önceki biyotanın iniş çıkışları, kitlesel yokoluşların nedenleri ve farklı filetik soylarla üst taksonların değişken kaderleri hakkında bir sürü soru doğurur. Bu nispeten betimleyici düzeyde bile cehaletimiz çok büyüktür. Ayrıca, evrim teorisinin yönleri hakkında da birçok belirsizlik mevcuttur.

Coğrafi (farklı yurtlu) türleşmenin tekrarlama sıklığı ve poliploidinin (bitkilerde) en geçerli türleşme şekli olduğuna dair şüphe duymasak bile, diğer türleşme biçimlerini örneğin aynı yurtlu türleşmenin sıklığı hakkında hâlâ kesin bilgimiz yoktur. Balıkların belli gruplarındaki türleşmenin olağanüstü hızlılığına (10.000 yıldan az ve hatta 1.000 yıl) etki eden çeşitli faktörlerin katkısı hâlâ anlaşılmamıştır.

Belirli evrimsel soyların ("yaşayan fosiller") şaşırtıcı yavaşlaması ya da duraklaması, biyotalarındaki diğer tüm üyelerin normal hızlarda evrimleştiği düşünülünce, kafa karıştırıcıdır. Aksi uçta ise, kurucu popülasyonlarda belli genotiplerin yeniden yapılanma hızları aynı şekilde kafa karıştırıcıdır.

Tüm bu kafa karıştırıcı problemlerin, nihayetinde genotipin yapısı nedeniyle oluştuğu görünmektedir. Moleküler biyoloji, gen cinslerinin çeşitleri olduğunu, bazılarının bazı materyalleri (enzimleri) üretmekle görevli, diğerlerinin ise diğer genlerin faaliyetlerini düzenlemekten sorumlu olduğunu keşfetmiştir. Çoğu gen, sürekli faaliyette değildir, yaşam döngüsü içinde belli hücrelerde (dokular), belli zamanlarda

aktiftir. DNA'nın şaşırtıcı büyüklükte bir bölümü tamamen pasif görünürken diğer genler nötr görünür. Dolayısıyla genotipin genleri, karmaşık bir etkileşimler sistemi oluşturur. Genotipi oluşturan tüm genlerin arasındaki çoklu etkileşimler nedeniyle böyle bir sistem büyük oranda kısıtlıdır. Bazı etkilere ya da çevresel baskılara karşılık verebilirse de çoğu, dengesizliklere yol açacak ve yeniden seçilecektir.

Metazoanın ortaya çıkışı sırasında genotiplerin daha az kısıtlı olduğu, dolayısıyla geç Prekambriyen'de veya erken Kambriyen'de 200-300 milyon yıl boyunca, 70-80 yeni yapısal tipin evrimleştiğine dair iddialar vardır. Şimdi, Kambriyen'den beri 500 milyon yılda (vücut planlarının temelinde) önemli bir değişiklik geçirmemiş olan sadece 35 kadarı kalmıştır. Evrimsel hızın görünürde böyle esaslı bir şekilde değişmesi nasıl açıklanabilir? Bununla birlikte, böcekler ve omurgalılar gibi hayatta kalan bu yapısal tipler içerisinde kayda değer ışınımlar olmuştur.

EVRİMSEL DÜŞÜNCENİN YARARI

Evrimsel düşünce ve özel olarak da, popülasyon, biyolojik türler, birlikte evrim, uyarlanma ve rekabet gibi evrimsel biyolojide gelişen yeni kavramlar, çoğu insan faaliyeti için vazgeçilmezdir. Evrimsel düşünceyle evrimsel modelleri, patojenlerin antibiyotiğe, ekin zararlılarının haşere ilaçlarına olan dirençlerinin üstesinden gelmek, hastalık vektörlerini (örn. sıtma sineği), insanlarda salgın hastalıkları kontrol altına almak, evrimsel genetik sayesinde ekilecek yeni bitkiler üretmek ve daha birçok sorunu çözmek için kullanırız (Futuyma 1998:6-9).

Bilim insanlarının evrimi incelemelerinin esas nedeni, canlılar dünyasının her yönüne etki eden bu fenomen hakkındaki bilgimizi ilerletmektir. Evrim hakkındaki çalışmalar, insanların refahına da önemli katkılarda bulunmuştur.

Evrimsel düşünce, biyolojinin neredeyse diğer dallarının tümünü de büyük oranda zenginleştirmiştir. Örneğin, moleküler biyolojideki güncel yayınların üçte biri, önemli biyolojik moleküllerin yapısı ve tarihinin evrimsel yaklaşımla nasıl aydınlığa kavuştuğunu ifade eder. Gelişimsel biyoloji, evrimsel sorunların incelenmesi ve farklı gen kategorilerinin tespiti ile bunların soyoluş sürecinde detaylanmaları üzerine yapılan çalışmalar sayesinde yeniden hayat bulmuştur. Evrimsel yaklaşım, aynı zamanda insanlık tarihi hakkında bize harika bir kavrayış sağlar. Ve akıl, vicdan, özgecilik, karakter özellikleri ve duygular gibi insan niteliklerini anlamamız için bize hiçbir şey, karşılaştırmalı hayvan davranışları çalışmasından daha fazla katkıda bulunamaz.

Genotipin bir bütün halinde doğal seçilime maruz kalan uyumlu bir etkileşim sistemi olduğu, hiçbir zaman unutulmamalıdır. Bir rekabette başka bir genotipten aşağı kaldığında, zayıf türlerin yok olmasına neden olan karşı seçilime maruz kalacaktır.

Ayrıca biyoloji, diğer üç karmaşık sistemi de açıklamaya çalışır: gelişimsel sistem, sinir sistemi ve ekosistem. Biyolojinin üç ana disiplini bu görevle meşguldür. Gelişimsel sistemin incelenmesi gelişimsel biyolojinin görevidir; sinir sisteminin incelenmesi nöro-biyolojinin görevidir; ekosistemin incelenmesi ise ekolojinin alanıdır. Bununla birlikte, her üç konu için de, organizmaların bu üç sistemin sorunlarıyla nasıl baş edeceğinden sorumlu olan, nihayetinde, genotiptir. Bu üç sistemin temelindeki yapıtaşları hakkındaki bilgimiz ileri seviyededir. Açıklama eksiğimiz olan nokta, bu sistemlerin bileşenlerinin arasındaki etkileşimlerin kontrolü konusudur. Kuşkusuz evrimsel biyolojinin bu noktada önemli katkıları olacaktır.

EK A

EVRİM TEORİSİNE NE GİBİ ELEŞTİRİLER YAPILMIŞTIR?

Geçen elli yılda anlatılmaya çalışılan evrimin öyküsü, saldırı ve eleştirilerin hedefi olmaya devam etmektedir. Eleştiriler, ya yaratılışçıların yaptığı gibi tamamen farklı bir ideolojiyi savunuyordu ya da sadece Darwin'in değerler dizisini yanlış anlamışlardı. "Gözün bir dizi tesadüf sonucu oluştuğuna inanamıyorum," diyen bir yazar, doğal seçilimin iki aşamalı yapısını anlamadığını kanıtlamaktadır. Popülasyon düşüncesine alışık olmayan bir tipolog, doğal popülasyonlardaki seçilime uygun genetik çeşitlilik miktarını kabul etmekte gerçekten zorlanacaktır.

Darwinizmin tüm teorileri, saptırıldıkları takdirde reddedilirler. Dinlerin açıklığa kavuşmuş dogmaları gibi değiştirilmesi imkânsız değillerdir. Evrimsel biyoloji tarihinde, sonunda reddedilen birçok evrim teorisi vakası rapor edilmiştir. Bir genin seçilimin doğrudan hedefi olabileceğine dair inanç, bu şekilde çürütülen bir teoridir. Edinilmiş karakterlerin kalıtımı ise, bir diğeridir.

Önceki bölümlerde, çağdaş evrim olgusunu ve süreçlerini evrimcilerin bakış açısından sunmaya çalıştım. Bu vargılar, herkesçe kabul görmemektedir, dolayısıyla eleştirilerin bazılarının ve evrimcilerin bunlara verdikleri cevapların kısa bir özetini vermek yararlı olabilir. Birtakım yazarların Darwinizmle çeliştiğini düşündükleri bazı biyolojik olguları da inceleyeceğim.

Yaratılışçılar

Yaratılışçıların iddiaları o kadar sıklıkla ve tamamen çürütülmüştür ki, bir kere daha bu konuya girmek gerekmez. Alters, Eldredge, Futuyma,

Kitcher, Montagu, Newell, Peacocke, Ruse ve Young'ın, kaynakçada listelenen yayınlarına atıfta bulunuyorum (bkz. Çerçeve 1).

Kesintili Denge

Bazı yazarlar (Gould 1977) tarafından, kesintili dengenin Darwin'in kademeli evrimi ile çeliştiği iddia edilmiştir. Bu doğru değildir. İlk bakışta, sıçrama ve süreksizliği destekler görünen kesintili denge bile, aslında kesinlikle popülasyonla ilgili bir fenomendir, dolayısıyla kademelidir (Mayr 1963). Bunlar, hiçbir yönden evrim sentezinin sonuçlarıyla çelişmezler (bkz. Bölüm 10).

Nötr Evrim

Nötr evrimin Darwinizmle çeliştiği, Kimura (1983) ve diğerleri tarafından iddia edilmişti. Nötr evrim teorisinde, seçilimin hedefinin, bireyden ziyade gen olduğu varsayıldığı için bu doğru değildir. Bununla birlikte gerçekte, seçilimin hedefi, bir bütün olarak bireydir. Bu şartlar altında, bazı makbul bireylerin seçiliminde, bazı nötr gen ikamelerinin, sonraki nesle, kayırılan genotipin önemsiz bileşenleri olarak aktarılması Darwinizmle bir çelişki yaratmaz (bkz. Bölüm 10).

Morfogenez

Birtakım yazarlar, morfogenez (bir canlının, gelişme esnasında büyüme ve hücre farklılaşması yoluyla özel şeklini alması, şekillenmesi) olgusunun, özel olarak da gelişme sürecinin Darwinizmle çeliştiğini iddia etmektedirler. Gelişmeyle ilgili rastlantısal olgular hâlâ yeterli seviyede anlaşılmamış olduğu halde, anlaşılmış olan kısım, Darwinci açıklamalarla uyumludur. Bu eleştiriyi yapanlardan bazıları, sadece yetişkin fenotipin, yani gelişimin son aşamasının seçilime maruz kaldığını varsaymaktadırlar. Gerçekte, gelişmekte olan bir organizma, döllenmiş yumurtadan (zigot) yaşlılığa kadar gelişiminin her aşamasında sürekli olarak seçilime tabidir. Bununla birlikte, üreme çağını geçmiş bireylerin evrimle alakası kalmaz (bkz. Bölüm 6).

Yanlış Anlama Nedenleri

Evrim sürecinin yanlış anlaşılmasının birkaç nedeni vardır. Bu nedenlerin bazılarına bir göz atalım.

Eşzamanlı çoklu neden-sonuç ilişkileri: Yazarlar genelde, belli bir evrim olgusunun sadece bir nedeni üzerinde dururlar: yaklaşık (en yakın) veya

evrimsel nedensellik. Bu, yanlış vargılara neden olabilir çünkü herhangi evrimsel bir olgu, hem yaklaşık hem de nihai nedenlerin eşzamanlı olarak gerçekleşmesinin sonucudur. Tüm seçilim süreçlerinde çoklu nedenler işe dahil olur çünkü şans olgusu, seçilimle eşzamanlı olarak ortaya çıkar. Bir örnek vermek gerekirse, türleşme hiçbir zaman için yalnızca genler ya da kromozomlarla ilgili değil, genetik değişimlerin gerçekleştiği popülasyonların yapısı ve coğrafyasıyla da ilgilidir. Popülasyonların coğrafyası ve genetik değişimleri, türleşme sürecini eşzamanlı olarak etkiler.

Çoğulcu çözümler: Evrimsel sorunların hemen hemen hepsinin birden fazla çözümü vardır. Örneğin türleşme esnasında, bazı gruplarda ilk önce eşleşme öncesi yalıtım mekanizmaları, diğerlerinde ise ilk önce eşleşme sonrası yalıtım mekanizmaları ortaya çıkar. Coğrafi ırklar bazen, üreme yalıtımı olmaksızın fenotipik açıdan asıl türler kadar belirgin olabilirler; öte yandan fenotipik olarak ayırt edilemeyen türler (kardeş türler), genetik açıdan tamamen yalıtılmış olabilirler. Poliploidi ve eşeysiz üreme bazı organizma gruplarında önemlidir, diğerlerinde ise hiç görülmez. Kromozomların yeniden yapılanması bazı organizma gruplarında türleşmenin önemli bir bileşeniyken diğerlerinde hiç gerçekleşmez. Bazı gruplar çok fazla türleşir, diğerlerinde ise türleşme ender bir olay olarak görünür. Gen akışı bazı türlerde alıp yürümüşken diğerlerinde önemli ölçüde azalmıştır. Filetik bir soy çok hızlı evrimleşebilirken coğrafi olarak yalıtılmış bir tür, milyonlarca yıl boyunca durağan kalabilir. Uzun lafın kısası, çoğu evrimsel sorunun, hepsi de Darwinci değerler dizisi ile uyumlu olan çok sayıda çözüm olasılığı mevcuttur. Bu çoğulculuktan çıkarılması gereken ders, evrimsel biyolojide kapsamlı genellemelerin çok nadiren doğru olduğudur. Bir şey "çoğunlukla" gerçekleşirse bu, daima gerçekleşmek zorunda olduğu anlamına gelmez (bkz. Bölüm 10).

Mozaik evrim: Evrimin çok değişken olan hızlarına defalarca dikkat çekmiştim. Bu, sadece kardeş soylar için değil, tek bir genotipin bileşenleri için de geçerlidir. Örneğin, ortak atanın soyundan geldikleri için şempanzeyle insanın ıraksamasını irdeledim. Bu vakada bazı protein genleri hiç değişmemişken insan soyunda merkezi sinir sisteminin gelişimine katkıda bulunanlar, aşırı hızlı bir evrim geçirmişlerdir. Bazı soyların neden milyonlarca yıl süren tam bir durağanlık safhasına girdiği ("yaşayan fosiller") hâlâ anlaşılamamıştır (bkz. Bölüm 10).

Moleküler Biyolojinin Bulguları

Bazen, moleküler biyolojinin bulgularının, Darwin'in teorisinde tam bir düzeltme gerektirdiği iddia edilir. Ama durum böyle değildir. Molekü-

ler biyolojinin evrimle ilgili tüm bulguları, genetik çeşitliliğin kökeni ve yapısıyla ilgilidir. Bu bulgu, transpozonlar gibi beklenmedik olguları içerse bile mevcut çeşitliliğin miktar ve yapısını çok az etkileyebilir, bu çeşitlilik doğal seçilime tabidir, dolayısıyla Darwin'in süreçlerinin bir parçasıdır. Evrimsel açıdan en önemli olan moleküler keşifler aşağıdaki gibidir:

1. Genetik program (DNA), yeni bir organizmanın yapı malzemelerini kendiliğinden sağlamaz, ancak fenotipin proteinlerini oluşturmak için ayrıntılı bir plandır (bilgi).

2. Nükleik asitten proteine giden yol, tek yönlü bir yoldur. Proteinlerle içlerindeki bilgi, nükleik aside geri çevrilemez.

3. Sadece genetik şifre değil, aslında temel moleküler hücresel mekanizmaların çoğu, en ilkel prokaryotlardan insanlara dek tüm organizmaların hepsinde aynıdır (bkz. Bölüm 5).

Cevaplanmamış Sorular

Darwinci evrimcilerin, kurdukları evrimsel biyolojinin değerler dizisiyle gurur duymaları için çok sebepleri vardır. Son 50 yıldır Darwinizmin varsayımlarını çürütmek için yapılan her girişim geçersiz kılınmıştır. Ayrıca, rekabet edebilecek ve bir şekilde başarılı olabilecek hiçbir teori kesinlikle öne sürülmemiştir. Bu, bizim evrim sürecini tüm detaylarıyla anladığımız anlamına mı gelir? Bu sorunun cevabı, tam bir "Hayır"dır.

Özellikle, henüz tam olarak çözülmemiş bir problem mevcuttur. Evrimsel değişim sırasında, özellikle çok hızlı evrilme ve tam duraksama gibi uç olgular esnasında genotipe ne olduğuna baktığımızda onları tam olarak anlamadığımızı kabul etmeliyiz. Bunun sebebi, evrimin, sadece tek bir gendeki değişim olmayıp, genotipin tamamının değişimini içermesidir. Çoğu genin pleyotropik olduğu, yani tek bir genin, fenotipin birçok yönünde eşzamanlı etkisinin olabildiği, genetik tarihinde nispeten erken fark edilmiştir. Benzer şekilde, fenotipin çoğu bileşeninin çok genli bir şekilde belirlendiği, yani birden fazla gen tarafından etkilendiği de bulunmuştur. Genler arasındaki bu tür sık, gerçekte de yaygın etkileşimler, bireylerin seçilim değeri ve seçilimin etkileri için belirleyici önem taşır. Ama bunları tekil olarak analiz etmek zordur. Popülasyon genetiğiyle ilgili araştırmaların büyük kısmı, hâlâ ilave gen etkileri ile tekil gen lokuslarının analizine odaklanmış durumdadır. Evrimsel durağanlık ve vücut planlarının değişmezliği gibi olguların incelenmesi bu sebeple zordur. Bir genotipte ayrı bölgeler (bir proteinin içinde bulunan ve kendine ait fonksiyonları olan bölüm) bulunduğuna ve belli gen

kompleksl erinin rekombinasyon tarafından ayrılmaya direnen bir içsel bağlılıkları olduğuna dair birçok gösterge mevcuttur. Bununla birlikte, şimdiye kadar bunlar sadece fikirlerdir; genetik analizleri hâlâ gelecekte yatmaktadır. Genotipin yapısı, muhtemelen, evrimsel biyolojinin çözülmemiş en zorlu problemidir.

EK B

EVRİM HAKKINDA SIK SIK SORULAN SORULARA KISA CEVAPLAR

1. Evrim gerçek midir?
2. Evrimdeki herhangi bir süreç, teleolojik bir açıklama gerektirir mi?
3. Darwin Teorisi nedir?
4. Evrimin "gerçeklerinin" fiziğin "gerçeklerinden" ne farkı vardır?
5. Evrim teorileri nasıl oluşturulur?
6. Darwinizm, değişmesi imkânsız bir dogma mıdır?
7. Evrim neden kestirilemez?
8. Evrim sentezi neye ulaşmıştır?
9. Moleküler keşifler, Darwin'in değerler dizisinde bir değişim gerektirmiş midir?
10. "Evrim" ve "Soyoluş" kelimeleri eşanlamlı mıdır?
11. Evrim, ilerici midir?
12. Uzun süren durağanlık nasıl açıklanabilir?
13. Hayvan soyoluşundaki iki büyük muammayı nasıl açıklarız?
14. Gaia hipotezi, Darwinizm ile uyumsuz mudur?
15. Mutasyonun evrimdeki rolü nedir?
16. Tür seçilimi, geçerli bir kavram mıdır?
17. Bireyin, seçilimin olağan hedefi olduğu ifadesi, eşeysiz organizmalar için de kullanılabilir mi?
18. Doğal seçilimin hedefi nedir?
19. Birey, gelişimin hangi aşamalarında seçilimin hedefidir?
20. "Varoluş mücadelesi" terimi, harfiyen mi yorumlanmalıdır?
21. Seçilim, bir kuvvet midir, baskı mıdır?
22. Rastlantı, seçilim sürecine nerede dâhil olur?
23. Seçilim, mükemmeliyet oluşturur mu?
24. İnsan bilinci nasıl gelişmiştir?

Evrimin öyküsü o kadar çeşitlidir ki evrim problemleriyle ilk defa yüz yüze gelenlerin karşısına sayısız soru çıkarır. İlk on iki bölümde bu soruları epey detaylı bir şekilde cevaplamaya çalıştım, şimdi de en sık sorulanlara kısa ve özlü cevaplar vermeye çalışacağım.

1. Evrim gerçek midir?
Evrim, sadece bir fikir, bir teori ya da bir kavram değil, gerçekleşmesi kimsenin çürütemeyeceği şekilde bir kanıt dağıyla belgelenmiş olan doğal bir süreçtir. Bu kanıtların bazıları, Bölüm 1-3'te özetlenmiştir. Son 140 yılda keşfedilen ve evrimin varlığını belgeleyen büyük miktardaki kanıtlar düşünüldüğünde, evrimi, teori olarak nitelemek gerçekten yanlış yönlendirmek olur. Evrim, artık bir teori değil, düpedüz bir gerçektir.

2. Evrimdeki herhangi bir süreç, teleolojik bir açıklama gerektirir mi?
Cevap, ısrarlı bir "Hayır"dır. Önceki dönemlerde bazı yazarlar, evrimin, mükemmeliyet kazandıran bir süreç içerdiğini düşünüyorlardı. Doğal seçilim ilkesinin keşfinden önce, kusursuz bir organ olan göz, yıllık göçler, belli hastalıklara karşı direnç ve organizmaların diğer özelliklerine teleolojiden başka bir prensibin neden olabileceği düşünülemezdi. Buna rağmen, ortogenez ve evrimin diğer teleolojik açıklamaları artık tamamen çürütülmüş ve önceden ortogeneze bağlanan tüm uyarlanmaları, aslında doğal seçilimin oluşturabileceği ispatlanmıştır (bkz. Bölüm 6 ve 7).

3. Darwin Teorisi nedir?
Bu yanlış bir soru. *Türlerin Kökeni* adlı eserinde ve sonraki yayınlarında Darwin, birçok teori geliştirmiştir, bunlardan beşi, en önemli olanlarıdır (bkz. Bölüm 4). Evrim ve ortak köken teorisi, *Türlerin Kökeni* adlı eserin 1859'da yayınlanmasından birkaç yıl sonra biyologlar tarafından kabul görmüştü (bkz. Çerçeve 5.1). Bu, ilk Darwin devrimiydi. Diğer üç teori, yani kademecilik, türleşme ve doğal seçilim, çok sonra, ancak 1940'larda evrim sentezi esnasında geniş ölçüde kabul edilmişti. Bu, ikinci Darwin devrimiydi.

4. Evrimsel biyolojinin "gerçekleri", Dünya'nın Güneş'in etrafında döndüğünü, tersi olmadığını ispatlayan astronominin gerçeklerinden çok farklı bir şey değil midir?
Evet. Bir dereceye kadar öyledir. Gezegenlerin hareketleri doğrudan gözlemlenebilir. Evrim ise aksine, tarihsel bir süreçtir. Geçmişte kalan

safhalar, doğrudan gözlemlenemez, genel durumdan çıkarılmak zorundadır. Yine de bu çıkarımlar, çok kesindir çünkü (1) cevaplar çoğunlukla kestirilebilir ve bunlar sonra gerçek bulgularla teyit edilir, (2) cevaplar birkaç kanıt hattıyla teyit edilebilir, (3) çoğu vakada akla yakın alternatif bir açıklama bulunamaz.

Örneğin, kronolojik dizilimdeki jeolojik tabakaların birinde bulunan bir dizi fosil terapsit sürüngenin takip eden genç tabakalarda giderek memelilere benzer hale geldiğini düşünelim. Sonuçta oluşan türün hâlâ sürüngen mi yoksa artık memeli haline mi geldiği uzmanlarca tartışılıyor olsun. Bu durumda ben, memelilerin terapsit atalardan evrimleştiğinden başka mantıklı bir açıklama bulamam. Aslında, fosil kaydında böyle dizilerden binlercesi bulunur, bu dizilerin çoğunda rastgele kopukluklar olsa bile bunların nedeni, fosil içeren katmanlara ilişkin bilgideki boşluklardır.

Açıkçası, gayet iyi bir şekilde doğruluğu kanıtlanmış çok sayıda çıkarımın, bilimsel açıdan neden doğrudan gözlemler kadar ikna edici olamadığını anlayamıyorum. Jeoloji ve kozmoloji (evrenbilim) gibi diğer tarihsel bilimlerdeki birçok teori de çıkarımlara dayalıdır. Bazı düşünürlerin iki tür kanıt arasında köklü bir fark oluşturma eğilimleri bende yanlış yönlendirme izlenimi yaratıyor.

5. Bilimin en yaygın yöntemi olan deneyler uygulanmadan tarihi evrimsel süreçlerin sebepleriyle ilgili teorileri nasıl oluşturabiliriz?

Mesela, dinozorların yokoluşu için deney yapamayacağımız aşikâr. Onun yerine, tarihsel süreçleri (evrimsel süreçler dâhil) açıklamak için "tarihsel öyküler" yöntemi uygulanılır. Yani, varsayılan tarihsel bir senaryo, olası açıklama olarak öne sürülür ve doğruluk ihtimali bütün yönleriyle test edilir. Dinozorların yokoluşu durumunda muhtemel birkaç senaryo test edilmiş (ölümcül bir virüs salgını ya da iklimsel bir felâket gibi) ve reddedilmişti çünkü kanıtla çelişkili oldukları bulunmuştu. Sonunda Alvarez yokoluş teorisi (asteroit çarpması nedeniyle yok oldukları) mevcut kanıtla ve ardından yapılan tüm araştırmalarla o kadar inandırıcı biçimde desteklenmişti ki artık, evrensel olarak kabul edilmiştir (bkz. Bölüm 10).

6. Darwinizm, değişmesi imkânsız bir dogma mıdır?

Darwinizm dahil, bilimin tüm teorileri, saptırılırlarsa, reddedilmeye açıktırlar. Dinin ayyuka çıkmış dogmalarının aksine, bilimsel teoriler değişmez değildir. Geçici evrim teorileri literatüründe, sonunda redde-

dilmiş birçok vaka vardır. Bir genin, doğal seçilimin doğrudan hedefi olduğu inancı, aksi ispatlanmış bir teoridir. Önceden geniş ölçüde benimsenmiş olan transmutasyonizm (üretici değişinimcilik) ve transformasyonizm (dönüşümcülük) teorileri de reddedilmiştir.

7. Evrim neden kestirilemez?

Evrim büyük miktarda etkileşime tabidir. Tek bir popülasyonun içindeki farklı genotipler, çevredeki aynı değişikliğe farklı karşılık verebilirler. Benzer şekilde çevredeki değişimler, özellikle de bir bölgeye yırtıcıların veya rakiplerin gelişi kestirilemez. Son olarak da, küresel çevrede tesadüfen kitlesel soy tükenmeleriyle sonuçlanan çok büyük değişimler olabilir. Böyle kitlesel olaylarda, yaşamın sürdürülebilmesinde şans büyük rol oynar. Bütün bu durumların kestirilemez olması nedeniyle bir popülasyonun cevap olarak vereceği evrimsel değişimin mahiyeti de doğal olarak kestirilemez. Buna rağmen, genotipin potansiyeline ve sınırlamaların esasına ilişkin bilgi, çoğu vakada makul doğrulukta bir tahmin sağlar.

8. Evrim sentezi neye ulaşmıştır?

Sentezin başarılarının üçü özellikle önemlidir. Birincisi, Darwinizmle yarışan üç teorinin, yani ortogenez (gayecilik), transmutasyonizm (saltasyonlara dayalıdır) ve edinilmiş karakterlerin kalıtımının evrensel boyutta reddedilmesini sağlamıştır; ikincisi uyarlanma (anagenez) öğrencileri ile organik çeşitlilik (kladogenez) öğrencilerinin görüşleri arasında bir sentez oluşturmuştur; üçüncüsü de, Darwin'in varyasyon ve seçilim konusundaki özgün değerler dizisini, gelen eleştirilerin hepsini çürüterek teyit etmiştir.

9. Moleküler keşifler, Darwin'in değerler dizisinde bir değişim gerektirmiş midir?

Moleküler biyoloji, evrim süreciyle ilgili anlayışımıza büyük katkılarda bulunmuştur. Buna rağmen, Darwin'in temel varyasyon ve seçilim kavramları, hiçbir şekilde etkilenmemiştir. Genetik bilgi taşıyıcıları olarak nükleik asitlerin proteinlerin yerini alması bile evrim teorisinde bir değişiklik gerektirmemiştir. Aslında, genetik varyasyonun esasının anlaşılması, Darwinizmin güçlenmesine katkı yapmıştır. Örneğin, genetikçilerin, edinilmiş karakterlerin kalıtımının imkânsız olduğuna dair bulgusunu teyit etmiştir. Ayrıca, moleküler kanıtın morfolojik kanıta eklenerek kullanılması, birçok soyoluş bulmacasının çözülmesine neden olmuştur.

10. "Evrim" ve "soyoluş" kelimeleri eşanlamlı mıdır?
Değildir. Evrim, çok daha geniş bir kavramdır. Soyoluş, birçok evrimsel fenomenden birini, ortak köken örüntüsünü ifade eder. Buna rağmen doğru bir şekilde ele alındığında soyoluş, sadece dallanma noktalarının örüntüsünü değil, aynı zamanda bu noktalar arasındaki değişikliklerin örüntüsünü de ifade eder.

11. Evrim ilerici midir?
Soyoluşsal olarak sonradan gelen organizmalar atalarından daha mı "üst" düzeydedir? Peki, atalarından "daha iyi" oldukları doğru mudur? Bu iddiada bulunanlar, ilerlemeyi gösteren organlar arası işbölümü, farklılaşma, daha karmaşık yapı, çevresel kaynakların daha iyi kullanımı ve genelde daha iyi uyarlanma gibi "üst" düzey organizmaların karakteristiklerini listelerler. Peki, bu sözde "ilerleme" ölçütleri, gerçekten de ilerlemenin doğru kanıtları mıdır?

Bakteriden üst düzey organizmalara varan ilerlemede evrimsel ilerlemenin işaretlerini inkâr edenlerin, ilerleme fikrine teleolojik ya da deterministik bir anlam yüklediği görülmektedir. Aslında, bakteriden hücreli protistlere, üst düzey bitkilere ve hayvanlara, primatlara ve sonunda insana varan soy çizgisine baktığımızda, evrimin son derece ilerici olduğu görülür. Buna rağmen ilk organizma olan bakteriler, diğer tüm organizmaların toplamını rahatça geçebilecek toplam bir biyo-kitle ile neredeyse tüm organizmalar arasında en başarılısıdır. Ayrıca, üst düzey organizmalar arasında parazitler, mağara hayvanları, toprak altı hayvanları ile gerileme ve basitleşme eğilimleri gösteren diğer spesiyalist (belli alana yönelik) soylar da mevcuttur. Soyoluş ağacında daha yukarıda olabilirler fakat daima evrimsel ilerlemenin kanıtları olarak sıralanan niteliklerden yoksundurlar. Buna rağmen, inkâr edilemeyecek olan şey, evrim sürecinin içinde her nesilde yaşamını sürdürebilen birey, ortalama olarak, hayatta kalamayan bireylerin ortalamasından daha iyi uyarlanmıştır. Evrim, bu dereceye kadar ilericidir. Ayrıca, evrim tarihi boyunca, işlevsel süreçleri daha verimli hale getiren yenilenmeler ortaya çıkmıştır.

12. Uzun süren durağanlık nasıl açıklanabilir?
Bir tür, etkili yalıtım mekanizmasını bir kez edinince milyonlarca yıl boyunca bariz bir değişikliğe uğramadan kalabilir. Aslında yaşayan fosil adı verilenler, yüzlerce milyon yılda ancak değişmişlerdir. Bu nasıl açıklanabilir? Bu durağanlık döneminin, ideal genotipten tüm sapmaları ayıran normalleştirme seçilimi nedeniyle meydana geldiği ileri sürül-

müştür. Buna rağmen, hızlı evrimleşen soy çizgilerinde normalleştirme seçilimi, aynı derecede aktiftir. Durağanlık, fenotipte temel bir değişiklik gerektirmeden çevrenin tüm değişimlerine uyarlanabilen bir genotipe sahip olma durumunu belirtir. Bunun nasıl olduğunu açıklamak, gelişimsel genetiğin görevidir.

13. Hayvan soyoluşundaki iki büyük muammayı nasıl açıklarız?
İlk muamma, erken Kambriyen'de 60-80 yapısal tipin (vücut planının) aniden ortaya çıkışı, ikinci muamma ise, Kambriyen'den sonraki 500 milyon yılda neden hiçbir büyük yeni tipin ortaya çıkmadığıdır.

Erken Kambriyen'de (544 milyon yıl önce başlayan) bu kadar çok hayvan tipinin aniden (10-20 milyon yıl içinde) ortaya çıkmasının, korumanın eseri olduğu artık anlaşılmıştır. Moleküler saatin kullanımı sayesinde, hayvanların ortaya çıkışı, 670 milyon yıl önceye tarihlenebilir fakat 670 ila 544 milyon yıl önceki dönemde yaşayan hayvanlar, fosil olarak korunamamışlardı çünkü çok ufaklardı ve iskeletleri yoktu.

Takip eden 500 milyon yılda önemli bir yeni tipin ortaya çıkmamasının nedeni daha karmaşıktır ve ancak kısmen anlaşılmıştır. Buna rağmen moleküler genetik, açıklayıcı bir fikre yönlendirmiştir. Günümüzde yaşayan canlılarda gelişim, düzenleyici genlerin "çalışan ekipleri" tarafından sıkı bir şekilde kontrol altında tutulmaktadır. Prekambriyen'de böyle genlerin, gelişimi şimdiki gibi sıkı kontrol edemeyecek kadar az oldukları anlaşılmaktadır. Bu, yapısal tiplerin sık sık, hızla esaslı bir yeniden yapılanmaya gitmesini sağlamıştır. Kambriyen sonu itibariyle, düzenleyici genler tamamen hâkimiyet kurmuş, böylece tamamen yeni yapısal tiplerin ortaya çıkışı, imkânsız değilse bile çok zorlaşmıştır. Kambriyen'den önceki değişikliklerin aniden gerçekleşmediği, fosil kaydında belgelenmese bile, birkaç yüz milyon yıl sonucunda meydana geldiği unutulmamalıdır.

14. Gaia hipotezi, Darwinizmle uyumsuz mudur?
Darwincilerin çoğu, Gaia hipotezini kabul etmeseler bile Gaia hipotezinin önde gelen destekçilerinin çoğu, örneğin Lynn Margulis, Darwinizmi tamamen kabul eder. Bunda bir çelişki yoktur.

15. Evrimde mutasyonun rolü nedir?
Mutasyon, bir popülasyondaki yeni genetik varyasyonun esas kaynağıdır. Çoğu mutasyon, mayoz bölünme esnasındaki kopyalama sürecinde meydana gelen ve herhangi bir tamir mekanizmasının düzeltemediği hatalardan kaynaklanır. Mutasyon baskısı yoktur. Bir popülasyonda se-

çilime uygun genotiplerin varyasyonlarının çoğu, yeni mutasyonların değil, rekombinasyonun sonucudur.

16. Tür seçilimi, geçerli bir kavram mıdır?

Darwin, İngiliz bitkileriyle hayvanlarının Yeni Zelanda'ya girişiyle, yerli türlerin yok olduğuna da dikkat çekmişti. Gerçekten de, dünyanın başka yerlerinde de, bir türün başarısının diğer türün çöküşüyle sonuçlandığı sık sık gözlemlenmiştir. Yazarlar, bu durum için tür seçiliminden söz etmişlerdi fakat bu, yanlışa sevk eden bir terimdir. Aslında seçilim, iki türün bireylerine sanki tek bir popülasyonun üyeleriymiş gibi davranır. Dolayısıyla, "varoluş mücadelesi" iki türün bireyleri arasında sürer, bunlardan birinin bireyleri uzun vadede, diğerininkilerden daha başarılı olur. Dolayısıyla bu, Darwin'in birey seçilimi için tipik bir vakadır. Tür, asla bir bütün olarak seçilimin hedefi olmaz. Türün tamamının ayrımsal başarısının, bu birey seçiliminin üstüne eklendiği kabul edilebilir. Tür seçilimi yerine tür dönüşümü ya da türün yerinin alınması terimi kullanılırsa yanlış anlamalar önlenebilir.

17. Bireyin, seçilimin olağan hedefi olduğu ifadesi, eşeysiz organizmalar için de kullanılabilir mi?

Eşeysiz üreyen organizmalardaki birey, klonun tamamıdır, genetik olarak aynı olan bireylerin toplamıdır. Klonun son üyesi öldüğü anda, seçilimle böyle bir bireyin yerini başkası alır. Bu tür bir eliminasyon, prensipte, eşeyli organizmalardaki bireylerin doğal seçilimle elenmesiyle aynıdır.

18. Doğal seçilimin hedefi nedir?

Seçilimin hedefi konusunda neden bu kadar anlaşmazlık çıkmıştır? Evrimsel sentezin yapıldığı sıralarda genetikçiler, seçilimin hedefinin gen olduğuna inanırken doğabilimciler Darwin'in baştan beri inandığı şekilde hedefin birey olduğunu düşünüyorlardı. Kırk yıllık incelemeler sonunda genin, asla seçilimin doğrudan hedefi olamayacağı açıklığa kavuşmuştur. Bununla birlikte, bireye ilaveten, bir grup da, bir sosyal grup olması ve grup içi işbirliğinin hayatta kalmayı kolaylaştırması kaydıyla, seçilimin hedefi olabilir. Son olarak, gametler de seçilime doğrudan maruz kalırlar ve aynı bireyin farklı gametlerinin, döllenmeyi başarma yeteneği de değişik olabilir.

19. Birey, gelişimin hangi safhalarında seçilimin hedefidir?

Zigot safhasından itibaren. Bazı evrimciler, embriyo ya da larva safhalarını göz ardı etmişlerdir. Bunlar çoğunlukla, yetişkinlerden daha çok

seçilim baskısına maruz kalırlar. Bununla birlikte, seçilimin evrimsel etkisi, üreme çağı sonunda biter. Örneğin insan türünde, ancak üreme çağı sonrasında ortaya çıkan hastalıklar, seçilimden adeta hiç etkilenmemişlerdir. Ama sağlıklı büyük anne – büyük baba tarafından yapılan akraba seçilimine katkıyı azaltabilirler (sosyal organizma gruplarında).

20. "Varoluş mücadelesi" terimi, harfiyen mi yorumlanmalıdır?
Kesinlikle hayır! Darwin'in daima vurguladığı gibi bu terim, mecazi olarak yorumlanmalıdır. Çölün kenarındaki bitkiler, birbirleriyle varoluş mücadelesine girebilirler çünkü ancak birkaçı yaşayacak, diğerleri çöl koşullarına yenik düşeceklerdir. Yine de motomot bir mücadele çok ender de olsa vardır. Çokeşli hayvan türlerinde erkekler bölgeleri için kavga ederler, ayrıca deniz dibinde yaşayan organizmalar arasında yer için mücadele vardır; mücadele başka benzer durumlarda da görülür; en çok yer konusundaki rekabet durumunda görülür. Sosyal organizmalarda, düşük sıralardaki bireyler, üst sıralardakilerle, kaynaklar için mücadele edebilirler.

21. Seçilim bir kuvvet mi, baskı mı?
Evrim tartışmalarında, çoğunlukla "seçilim baskısı"nın, bazı özelliklerin başarısına, diğerlerinin de elenmesine neden olduğu ifade edilir. Evrimciler burada, fiziki bilimlerin terminolojisini kullanmışlardır. Burada kastedilen, elbette, bazı fenotiplerin ısrarla başarısız olması ve bunların popülasyondan elenmesiyle popülasyonda gözlemlenen değişikliklerdir. Kuvvet ya da baskı gibi kelimelerin mecazi anlamda kullanıldığı, seçilimle bağlantılı fizikteki gibi bir kuvvet veya baskı olmadığı unutulmamalıdır.

22. Rastlantı seçilim sürecine nerede dâhil olur?
Seçilimdeki ilk adım yani, genetik varyasyonun oluşumu, belli bir gen lokusundaki değişimlerin yapısının çok sınırlanmadığı durumlarda neredeyse sadece bir şans olgusudur. Şans, ikinci adımda, yani seçilim değeri daha düşük olanların eliminasyonunda bile önemli bir rol oynar. Şans, kitlesel soy tükenmesi dönemlerindeki tesadüfi hayatta kalma durumları için özellikle önemlidir.

23. Seçilim, mükemmeliyeti oluşturur mu?
Darwin, seçilimin, mükemmeliyeti oluşturmayacağını, sadece mevcut koşullara uyarlanma sağlayacağını zaten belirtmiştir. Örneğin, Yeni Zelanda'daki bitki ve hayvanlar, birbirlerine uyarlanmak üzere seçil-

mişlerdir. İngiliz bitki ve hayvanları Yeni Zelanda'ya getirilince "mükemmel" olmayan yani, istilacılara uyarlanamayan birçok yerli tür yok olmuştur. İnsan türü, dört ayaklı yaşamdan iki ayaklı yaşama geçişi tüm yapılarında henüz tamamlamamış olsa bile çok başarılıdır. Ama yine de bu bağlamda mükemmel değildir.

24. İnsan bilinci nasıl gelişti?

Bu, psikologların sevdiği bir sorudur. Aslında cevap gayet basittir: Hayvan bilincinden gelişmiştir. Bilincin, sadece insana özgü bir özellik olduğuna dair yaygın varsayımın haklı bir nedeni yoktur. Hayvan davranışlarını inceleyen öğrenciler, bilincin hayvanlar arasında ne kadar yaygın olduğunu gösteren çok miktarda kanıt toplamışlardır. Köpeği olan herkes, köpeğin, sahibi yokken yaptığı bir şeyden dolayı cezalandırılmayı beklediği zaman gösterdiği "suçluluk duygusunu" gözlemleme fırsatını bulmuştur. Hayvanlar âleminde bilincin izlerinin ne kadar "aşağıya" indiği tartışılır. Bu izler bazı omurgasızların ve hatta protozoaların kaçınma reaksiyonunda bile bulunabilir. Bununla birlikte insan bilinci, tam olarak insan türüyle birlikte ortaya çıkmamıştır ama uzun evrim tarihinin en gelişmiş son noktasıdır.

TERİMLER SÖZLÜĞÜ

Açık okuma çerçevesi: Bir proteine dönüştürülebilecek olan DNA dizilimi.

Akraba seçilimi: Aynı genotipten parçalar taşıyan, örneğin kardeşler gibi bireylerin birbirlerine karşı fedakâr etkileşimlerine dayanan seçilim avantajı.

Alel: Bir genin farklı biçimlerinden (nükleotid dizilimi) biri. Bir genin farklı alelleri, fenotip üzerinde değişik etkiler yapar.

Allopatrik (Farklı yurtlu): Bölgeleri kesişmeyen popülasyonlar veya türler için kullanılır.

Alozim: Farklı amino asit dizilimleri olan başka alellere de sahip bir genin bir alelinin ürettiği enzimin özel amino asit dizilimi.

Alvarez olayı: Fizikçi Walter Alvarez'in bir varsayımı; 65 milyon yıl önce Kretase sonunda bir asteroidin Dünya'ya çarparak dinozorlarla birlikte diğer fauna ve florayı kitlesel ölçekte yok etmesi.

Anagenez: İlerici denen ("yukarı doğru") evrim.

Anlage: Gelişme sırasında bir dokunun, belli bir yapı ya da organın ortaya çıkmasını sağlama eğilimi.

Anoksi: Oksijen eksikliği ya da hiç olmaması, oksijensizlik.

Antropomorfizm: Bir insan özelliğini, haksız yere bir organizmaya veya cisme yakıştırma.

Arka plan yokoluşu: Tüm jeolojik dönemlerde belli sayıda türün sürekli yokoluşu.

Asölom: Sölomsuz hayvan. Yassı solucanlar asölomdur.

***Australopithecus*:** Yaklaşık 4,4-2,0 milyon yıl önce yaşayan küçük beyinli (500 cm^3'ten küçük) erken insansılar, iki ayaklı oldukları halde büyük ölçüde ağaçta yaşıyorlardı; taş aletleri yoktu.

Baldwin etkisi: Fenotipin bir varyantının genetik temelini güçlendiren genlerin seçilimi.

Bates mimikrisi: Yenebilen bir türün yenemeyen ya da zehirli bir türle benzerliği.

***Bauplan* (Vücut planı):** Bir omurgalının ya da eklem bacaklının yapısal tipi.

Bilimsel Devrim: On altıncı ve on yedinci yüzyıllarda Galileo ve Newton dahil, bilim insanlarının modern bilimin temelini attıkları dönem.

Birlikte evrim: Bir bitkiyle tozlayıcısı gibi birbirine bağımlı ya da avcının avına, parazitin konağına olduğu gibi en azından biri diğerine bağımlı iki çeşit organizmanın birindeki değişikliğin diğerinde uyarlanmalı bir karşılıkla sonuçlandığı durumları içeren paralel evrim.

Biyolojik tür: Üreme açısından diğer gruplardan izole olmuş gerçekten ya da potansiyel olarak melezlenen doğal popülasyon grupları.

Biyota: Bir bölgenin fauna ve florasının tamamı.

Çekinik gen: Heterozigot durumda bulunurken (tek doz) etkisini gösteremeyen gen. Etkisini göstermesi için homozigot durumda bulunması (çift doz) gerekir.

***Daphnia* (su piresi):** Cladocera takımından kabuklu bir plankton.

Darwinizm: Darwin'in takipçilerinin, evrim açıklamalarını dayandırdıkları kavram ve teorileri.

Deme: Potansiyel olarak bireyleri melezlenen yerel bir popülasyon.

Dendogram: Taksonlar arasındaki ilişki derecelerini göstermek üzere tasarlanan dallanan ağaç şeklindeki diyagram.

Dengeli polimorfizm: Aynı popülasyonda birlikte var olan iki farklı alelin, her bir homozigottan daha büyük seçilim değeri olan bir heterozigot oluşturduğu durum.

Diploid: Bir takımı anneden, diğeri babadan türetilmiş iki takım kromozoma sahip olan.

Doğal seçilim: Her nesilde düşük seçilim değeri olan bireylerin popülasyondan çıkarıldığı süreç.

Döllenme: Erkek gametle (spermatozon) dişi gametin (yumurta) birleşmesi. Anneden gelen haploit kromozom takımıyla babadan gelen

haploit kromozom takımının yeni oluşan ve diploit hale gelen zigotta birleşmesiyle sonuçlanır.

Durağanlık: Bir taksonun tarihinde evrimin durma noktasında göründüğü dönem.

Düzenleyici doku: Diğer farklılaşmamış dokularda özel bir tip gelişme yaratabilecek bir doku.

Eğim (Karakter değişim derecesi): Çoğunlukla iklimsel ya da çevresel bir değişime paralel olarak bir türde kademeli olarak gerçekleşen karakter farklılığı.

Ekolojik rol: Bir organizmanın yaşamını sürdürmesine katkısı olan özelliği.

Entropi: Evrendeki madde ve enerjinin etkisiz tekdüzelik durumuna kadar bozulması. Entropi, ancak kapalı bir sistem içinde elde edilebilir.

Epistazis (baskılama): İki ya da daha fazla gen arasındaki etkileşimler.

Esasçılık (Özcülük): Doğanın çeşitliliğinin sınırlı sayıda değişmeyen, kesin bir şekilde sınırlanmış temel sınıflara indirgenebileceği inancı; tipolojik düşünce.

Eşeysel bağlantı: Bir gen X ya da Y kromozomunda konuşlandığı zaman oluşan bağlantı.

Eşeysel seçilim: Üreme başarısını artıran özelliklerin seçilimi.

Evrim sentezi: Deneysel genetikçiler, doğabilimciler ve paleontologlar gibi önceden anlaşamayan ekoller arasında 1937-1947 döneminde varılan fikir birliği; evrimsel biyolojinin anagenez ve kladogenez gibi çeşitli dallarını inceleyenlerin birleşmesi.

Evrim: Hayatın başlangıcından sonra canlılar dünyasının kademeli olarak geliştiği süreç.

Farklı yurtlu tür: Üst türün üyeleri olup da bu üst türün diğer üyelerinden coğrafi olarak ayrı bulunan tür.

Fauna: Belli bir zamanda belli bir coğrafi bölgede yaşayan hayvan türleri.

Fenetik süreksizlik: Bir popülasyondaki fenotiplerin varyasyon aralığındaki süreksizlik (ara).

Fenotip: Gelişmekte olan ya da gelişmiş bir bireyin gözle görülebilen özelliklerinin (anatomik, fizyolojik, biyokimyasal ve davranış karakteristikleri dahil) tümü. Fenotip, genotiple çevrenin etkileşiminin sonucudur.

Filetik evrim: Filetik bir soy çizgisinde zaman boyutunda oluşan evrimsel değişim.

Filetik soy çizgisi: Filogenetik ağacın bir dalı; atasal bir türün doğrusal olarak soyundan gelenlerin tümü.

Filojeni: Bir organizma grubunun kökenine giden hatlar (ortak atanın canlandırımı ve çeşitli dalların ıraksama miktarı dahil).

Filopatri: Bir bireyin yuvasına (doğduğu yere veya benimsediği bir alana) dönme (veya orada kalma) eğilimi.

Finalizm (erekçilik, gayecilik): Doğal âlemde mükemmeliyete ulaşmak gibi nihai bir hedefe veya amaca yönelik kalıtsal bir eğilim olduğu inancı. (Bkz. *Teleoloji*.)

Flora: Belli bir zamanda belli bir coğrafi bölgede yaşayan bitki türleri.

Gaia hipotezi: Organizmalarla içinde yaşadıkları inorganik ortam arasındaki özellikle kimyasal etkileşimlerin Gaia denen bir kontrol programı tarafından düzenlendiğine dair hipotez.

Gamet: Dişi veya erkek üreme hücresi; spermatozon veya ovum (yumurta).

Gen akışı: Bir türde popülasyondan popülasyona gen hareketi.

Gen: Bir kromozomun belirli bir lokusunda konuşlanmış genetik bir birim (baz çiftleri dizisi).

Genetik homeostazi: Genotipin rahatsızlık veren çevresel etkileri dengeleme kapasitesi.

Genetik program: Organizmanın DNA'sında kodlanan bilgi.

Genetik sürüklenme: Gen sıklığında seçilimin değil, şansın yarattığı değişikliklerin gerçekleşmesi. Özellikle küçük popülasyonlarda gerçekleşir.

Genotip: Bir bireyin genler dizisi.

Gereklilik: Şartların kaçınılmaz kuvveti.

Grup seçilimi teorisi: Bir sosyal grubun üyeleri arasındaki işbirliği etkileşimi grubun seçilim değerini artırdığı takdirde grubun, seçilimin hedefi olacağını öne süren teori.

Güneş-merkezlilik: Güneş'in, Güneş Sistemi'nin merkezinde bulunduğunu, gezegenlerin onun etrafında döndüğünü savunan teori.

Haploit: Gametler gibi tek bir kromozom dizisine sahip olma durumu.

Heterozigot: Kökendeş bir kromozom çiftindeki belli bir genin iki farklı aleline sahip olma durumu.

Homolog (Kökendeş): İki taksonun en yakın ortak atalarının aynı ya da eşdeğer özelliğinden türetilen yapı, davranış ya da diğer bir niteliği.

Homoplazi: İki taksonun en yakın ortak atasının aynı karakterinden türetilmemiş karakterlerinin benzerliği. (Bkz. *Paralel evrim, yakınsama.*)

Homozigot: Belli bir genin veya bir homolog kromozom çiftinin aynı alellere sahip olması.

İndirgemecilik: Kompleks bir sistemde üst düzeylerin en küçük bileşenlere ait bilgiyle açıklanabileceğine dair inanış.

İnfusorya (Haşlamlılar): Suda yaşayan küçük organizmalar (çoğunlukla protozoalar, kabuklular, tekerlekli hayvanlar ve tek hücreli algler için kullanılır) için kullanılan eski bir terim.

Kategori: Taksonomik bir kategori, hiyerarşik düzende bir taksonun sırasını belirler; bir sınıfın üyeleri aynı kategori sırasında bulunur.

Kayıp halka: Bir ata türle, türemiş tür arasındaki boşluğu köprüleyen, örneğin sürüngenlerle kuşlar arasındaki *Arkeopteriks* gibi bir fosil.

Kendiliğinden üreme/cansızdan canlı oluşumu: Karmaşık organizmaların cansız materyallerden kendiliğinden üreyebileceğini öne süren aksi ispatlanmış eski bir kavram.

Kıtasal sürüklenme: Jeolojik zamanda, levha tektoniğinin sebep olduğu yer kabuğunun levhalarının kayması yüzünden oluşan kıta hareketleri.

Kitlesel soy tükenmesi (yokoluş): Yeryüzündeki biyotanın büyük bir kısmının iklimsel, jeolojik, kozmik veya başka bir çevresel olayla yok olması.

Klad: Bir filogenetik ağacın iki dallanma noktası arasındaki ya da dallanma noktasından dalın ucuna kadar olan bölümü.

Kladogenez: Evrimin dallanan (ıraksayan) bileşeni.

Klevaj: Döllenmiş bir yumurtanın (zigotun) erken embriyo dokularının oluşmasını sağlayan bir dizi mitoz bölünmesi.

Klon: Eşeysiz üreme (tek ebeveynli üreme) süreciyle oluşan genetik olarak aynı bireyler; ayrıca (monozigot) tek yumurta ikizleri.

Koalesans metodu: İki alakalı taksonun ortak atalarının soyundan ayrıldığı zamanı çıkarmak için moleküler saatin belirlediği ıraksama hızlarına dayalı bir yöntem.

Kodon: Genetik programda (genom) belli bir amino asidi tanımlayan bir nükleotid üçlüsü.

Kopyalama hatası: Bir genin, mitoz veya mayoz bölünme esnasında kendini kopyalamakta başarısız olmasının mutasyonla sonuçlanması.

Kromozom: Çoğunlukla çubuk şeklinde olan, hücre çekirdeğinde bulunan ve kalıtsal materyalin (genlerin) çoğunluğunu taşıyan yapısal elemanlar. Kromozomlar, DNA ve proteinlerden oluşur.

Krosover (genetik değişim): Anne ve baba kromozomları arasında karşılıklı segmentlerin değiş tokuşu. Anne ve babanın kökendeş kromozomları, ilk mayoz bölünmenin ilk evresi sırasında çiftlendiğinde meydana gelir.

Kurucu popülasyon: Tek bir dişi (ya da az sayıda türdeş) tarafından türün önceki alanının ötesinde kurulan popülasyon.

Levha tektoniği: Yer kabuğunun çeşitli jeolojik dönemlerde birleşen ya da ayrılan hareketli parçalardan oluştuğunu savunan teori.

Levha: Yer kabuğunun levha tektoniği nedeniyle hareket eden parçası.

Linneci: İki isimli sınıflandırma sistemini bulan İsveçli doğa bilimci Carolus Linnaeus'a (1707-1778) ithafen adlandırma.

Lokus: Belli bir genin kromozomdaki yeri.

Makro evrim: Tür düzeyinden yukarıda gerçekleşen evrim; üst taksonların evrimi ve yeni yapılar gibi evrimsel yeniliklerin oluşması.

Mayoz bölünme: Eşeysel üreyen organizmalarda gamet oluşumu (sperm ve yumurta) esnasında meydana gelen çekirdek bölünmesinin özel bir biçimi. Kromozomların indirgemeci bölünmeleri ve krosover, mayoz bölünme sırasında gerçekleşir.

Mikro evrim: Tür düzeyinde ya da altında oluşan evrim.

Mitoz bölünme: Her kromozomun boylamasına ayrıldığı (kendini kopyalar), her yavru hücrenin bir yavru kromozom aldığı hücre bölünmesi şekli. Bu, somatik (bedensel) hücrelerin tipik bölünme şeklidir.

Moleküler saat: Bir molekülün (gen) ya da genotipin tamamının jeolojik zamandaki değişiminin saat gibi düzenli olma durumu.

Mozaik evrim: Bir taksonda fenotipin farklı yapılarının, organlarının veya diğer bileşenlerinin evrimsel değişimlerinin farklı hızlarda gerçekleşmesi.

Muller mimikrisi: Yenemeyen veya zehirli bir türün başka bir yenemeyen türle benzerliği.

Mutasyon: Genetik materyalde kalıtsal bir değişme, çoğunlukla hücre bölünmesi sırasında bir alelin farklı bir alel tarafından yerinin alınmasıyla sonuçlanan kopyalama hatası. Bu tür gen mutasyonlarına ek olarak, kromozom mutasyonları da vardır, yani poliploidi dahil, önemli kromozom değişiklikleri gibi.

Niş: Bir türün yaşamasına uygun çevre özellikleri kümesi.

Normalleştirme (dengeleme) seçilimi: Bir popülasyonun normal varyasyon aralığının dışındaki varyantların seçilimle elenmesi.

Orak hücre hastalığı: Kırmızı kan cisimciklerinin genetik hastalığı. Orak hücre geni, homozigotlukta erken ölüm getirirken, heterozigotlukta, sıtma bölgelerinde seçilim değerini artırır.

Ortogenez: Evrimdeki doğrusal eğilimlerin, içten gelen gayeci ilkeden kaynaklandığına dair çürütülmüş varsayım.

Ortolog genler: Farklı türlerde, ortak bir atadan türediklerini gösterecek kadar benzer nükleotid dizilimlerine sahip genler.

Ön uyarlanmış: Yeni bir işlev ya da ekolojik rolü, seçilim değeri kaybına uğramadan benimseme yeteneğine sahip bir karakterle ilgilidir; baştaki işlevle karışmadan yeni bir nişe veya habitata geçiş için gerekli özelliklere sahip olma durumu.

Panmiks: Alanlarının her bölümünden popülasyonlarla melezlenen büyük yayılım kapasitesine sahip türler ve popülasyonlarla ilgili özellik.

Paralel evrim (paralel soyoluş): Kendisinde bu karaktere eğilim olduğu halde fenotipinde görünmeyen ortak bir atadan türeyen farklı türlerde aynı karakterin bağımsız olarak birden fazla oluşumu.

Parapatrik (komşu yurtlu): Bitişik olup da örtüşmeyen komşu alanlarda yaşayan popülasyon ya da türlerle ilgilidir.

Pleyotropik: Bir genin fenotipin çeşitli yönlerini nasıl etkilediği ile ilgili özellik.

Polifili: Bir taksonun iki veya daha fazla farklı atasal kaynaktan türeyişi.

Polijenik kalıtım: Çeşitli genlerin (polijen ya da birden fazla faktör) yönettiği özelliğin (örn. boy) kalıtımı. Etkileri kümülatiftir.

Polimorfizm: Bir popülasyonda birkaç farklı alelin veya süreksiz fenotiplerin eş zamanlı olarak en nadir tipin bile tekrarlayan mutasyondan daha yüksek bir sıklıkta gerçekleşmesi.

Protist: Tek hücreli ökaryotların engin çeşitliliğini kapsayan toplu isim.

Rakibi dışlama prensibi: Aynı ekolojik gereksinimleri olan iki tür aynı mekânda birlikte var olamazlar.

Rasgele olmayan elimininasyon: Doğal seçilim denen süreç esnasında bir popülasyonun seçilim değeri daha düşük olan bireylerinin elenmesi.

Rekapütilasyon (yinelemeli oluş): Atasal türün yetişkinlerindeki benzer bir özelliğin bir türün larva ya da olgunlaşmamış bireyinin bir yapısı

ya da diğer bir özelliği olarak ortaya çıkması; atanın soyundan geldiğine dair kanıt olarak yorumlanır.

Rekombinasyon: Mayoz bölünme esnasında kromozomların tekrar sıralanması ve krosover sonucu yeni zigotun genlerinin çaprazlanması. Böylece her nesilde yeni bir genotip takımı oluşur.

Saltasyon (Sıçrama): Yeni bir türün veya üst bir taksonun aniden oluşumu gibi, bir süreksizlikle (boşluk) sonuçlanan ani bir olay.

Saltasyonizm: Evrimsel değişimin, yeni bir organizmanın atası haline gelecek olan yeni bir tip bireyin aniden ortaya çıkışının sonucu olduğuna dair inanış.

Scala naturae: En alttakinden, neredeyse cansız varlıklardan en mükemmele doğru tüm yaşam formlarının doğrusal olarak sıralanışı; Büyük Varoluş Zinciri.

Sıçramalı denge: Türleşmeli evrimin sonucu olarak, aşırı hızlı, normal veya yavaş evrimsel değişimler.

Simbiyoz: İki farklı türün bireyleri arasında çoğunlukla karşılıklı çıkara dayalı etkileşim.

Simpatrik (aynı yurtlu): Alanları çakışan türlerle ilgilidir; aynı alanda birlikte var olan türler.

Sinodontlar: Memelilerin atası olan soyu tükenmiş sürüngenler.

Somatik (bedensel) mutasyon: Somatik bir hücrede gerçekleşen mutasyon.

Somatik (bedensel) program: Gelişme esnasında, komşu dokularda embriyonik bir yapının veya dokunun ileriki gelişimini etkileyen veya kontrol eden bilgi.

Sosyal Darwinizm: Acımasız egoizmin, en başarılı politika olduğunu varsayan politik bir teori.

Taksik süreksizlik: Bir ailenin cinsleri veya bir cinsin türleri gibi alakalı taksonlar arasında bulunan varyasyon aralığındaki süreksizlik (ara).

Takson: Belirli bir karakter takımını paylaşmalarıyla tanınan monofiletik organizma grubu (veya alt taksonlar).

Teleoloji: Nihai sebeplerin etüdü; yön veren kuvvetlerin varlığına inanma.

Terapsid: Memelilerin ortaya çıkmasına yol açan fosil Sinapsid sürüngenler takımı.

Tipolog: Çeşitliliği göz ardı eden ve bir popülasyonun üyelerini birbirlerinin kopyası olarak gören kişi; esasçı, özcü.

Tipolojik tür kavramı: Türlerin, fenotipik farklılık derecelerine göre tanınması.

Tomurcuklanma: Bir filetik soydan türleşme yoluyla ayrılan yeni bir yan dalın ortaya çıkması ve bu türün ve onun soyundan gelenlerin yeni bir nişe veya uyarlanmalı bölgeye girip, yeni bir üst takson yaratması.

Transformasyonizm (Dönüşümcülük): Evrimi, bir türün esasının edinilmiş karakterlerin kalıtımıyla veya çevrenin doğrudan etkisiyle ya da sonuca yönelik nedenlerle değişimi olarak yorumlayan aksi ispatlanmış teoriler.

Transmutasyonizm: Aniden yeni bir türün ortaya çıkmasını sağlayan evrimsel değişimin aniden olan yeni mutasyonlar ya da saltasyonlardan kaynaklandığını savunan teori. Bkz. ***Saltasyonizm.***

Tür kavramı: "Tür" kelimesinin biyolojik anlamı veya tanımı; bir tür taksonunun sınırlandığı temele dayalı kriterler.

Tür taksonu: Kabul edilen tür kavramına göre bir tür olarak nitelenen bir takson.

Türleşme, allopatrik (farklı yurtlu): Ebeveyn türün coğrafi olarak izole bölümünün etkili yalıtım mekanizması edinmesiyle yeni bir türün ortaya çıkması.

Türleşme, dikopatrik (iki yurtlu): Ebeveyn türün coğrafi engel, bitki örtüsü engeli ya da başka bir dış engel tarafından bölünmesiyle oluşan yeni bir tür.

Türleşme, peripatrik (çevre yurtlu): Çevresel olarak izole olmuş kurucu popülasyonun değişimi yoluyla yeni bir türün ortaya çıkması. Bkz. ***Tomurcuklanma***

Türleşme, simpatrik (aynı yurtlu): Coğrafi bir yalıtım olmadan türleşme; bir yerel toplumda yeni bir yalıtım mekanizması takımının başlaması.

Türleşmeli evrim: Bir kurucu ya da soyu tükenmekte olan bir popülasyonda, tür statüsüne doğru hızlanmış evrimsel bir değişim, bazen yeni bir üst taksonun ortaya çıkmasına neden olur.

Uyarlanma: Bir organizmanın seçilim değerine katkıda bulunduğuna inanılan özelliği.

Uyarlanmacı Program: Bir taksonun bir yapısının ya da başka bir yönünün olası uyarlanma değerinin araştırılması.

Uyarlanmalı ışınım: Tek bir filetik hattın üyelerinin farklı nişlere veya uyarlanma bölgelerine evrimsel olarak ıraksaması.

Üniformiteryenizm (Tekdüzecilik): Bazı Darwin öncesi jeologların, özellikle Charles Lyell'ın teorisi; yerküre tarihindeki tüm değişikliklerin saltasyonlar veya sıçramalarla değil, kademeli olarak gerçekleştiğini öne süren teori. Kademeli olduklarından bu değişiklikler, özel yaratılışın eseri olamazlar.

Vestijiyal (körelmiş) karakter: Mağara hayvanlarının gözleri ve insanın apandisi gibi, türün atasında tamamen işlevsel olup, artık işlevi kalmamış, körelmiş özellik.

Wallace Hattı: Biyo-coğrafyada, Endo-Malay Takımadaları boyunca uzanan ve Sunda kıta sahanlığının doğu kenarını gösteren, tropikal Asya faunasının, özellikle memelilerinin büyük bölümüne ait alanın doğu sınırı görevini gören hat.

Yakınsama: İki taksonun, ortak bir atadan kalıtımla gelen bir genotip tarafından oluşturulmayan, bağımsız olarak edinilen fenotip benzerliği.

Yaklaşık (en yakın) nedensellik: O anda etkili olan biyolojik, kimyasal ve fiziksel faktörlere bağlı nedensellik.

Yalıtım mekanizması: Bireylerin, aynı bölgede yaşayan farklı türlerin popülasyonlarının birbirleriyle melezlenmesini önleyen genetik özellikleri (davranışsal özellikler dahil).

Yaratılışçılık: Yaratılış gerçeğinin, kelimesi kelimesine Tekvin'de belirtildiği şekliyle gerçekleştiğine dair inanç.

Yaşayan fosil: Tüm akrabalarının soyu 50-100 milyon yıl önce tükendikten sonra hâlâ hayatta kalan tür.

Yayılım: Bireylerin doğdukları yerden ayrılmaları, daha geniş anlamıyla; bir türün bireylerinin türün mevcut alanın dışına dağılmaları.

Zigot: Döllenmiş bir yumurta; iki gametin ve onların çekirdeklerinin birleşiminden oluşan birey.

Alters, B. J., ve S. M. Alters. 2001. *Defending Evolution in the Classroom.* Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Anderson, M. 1994. *Sexual Selection.* Princeton: Princeton University Press.

Arnold, Michael L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution.* Oxford: Oxford University Press.

Avery, O. T., C. M. MacLeod, ve M. McCarthy. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. I. Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *Journal of Experimental Medicine 19:* 137-158.

Avise, John. 2000. *Phylogeography.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Baer, K. E. von. 1828. *Entwicklungsgeschichte der Thiere.* Konigsberg: Borntrager.

Bartolomaeus, T. 1997/1998. Chaetogenesis in polychaetous Annelida. *Zoology* 100: 348-364.

Bates, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. *Trans. Linn. Soc. London* 23: 495-566.

Bekoff, M. 2000. Animal emotions: Exploring passionate natures. *Bioscience 50:* 861-870.

Bell, G. 1996. *Selection. The Mechanisms of Evolution.* New York: Chapman and Hall.

Berra, Tim M. 1990. *Evolution and the Myth of Creation imi.* Stanford: Stanford University Press.

Bock, G. R., ve G. Cardew (eds.). 1999. *Homology. Novartis Symposium.* New York: John Wiley & Sons.

Bodmer, W., ve R. McKie. 1995. *The Book of Man: The Quest to Discover Our Genetic Heritage.* London: Abacus.

Bonner, J. T. 1998. The origins of multicellularity. *Integrative Biology,* s. 27-36.

Bowler, Peter J. 1996. *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry.* Chicago: University of Chicago Press.

Brack, Andre (ed.). 1999. *The Molecular Origins of Life: Assembling Pieces of the Puzzle.* Cambridge: Cambridge University Press.

Brandon, R. N. 1995. *Concepts and Methods in Evolutionary Biology.* Cambridge: Cambridge University Press.

Bush, G. L. 1994. Sympatric speciation in animals. *TREE 9:* 285-288.

Butler, A. B., ve W. M. Saidel. 2000. Defining sameness: Historical, biological, and generative homology. *Bioessays 22:* 846-853.

Cain, A. J ., ve P. M. Sheppard. 1954. Natural selection in *Cepaea. Genetics* 39: 89-116.

Campbell, Neil A, et al. 1999. *Biology*, 5. ed. Menlo Park, Calif.: Benjamin Cummings.

Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73:203-266.

Chatterjee, Sankar. 1997. *The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution.* Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Cheetham, A. H. 1987. Tempo in evolution in a neogene bryozoan. *Paleobiology* 13: 286-296.

Corliss, J. O. 1998. Classification of protozoa and protists: The current status. G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleigh, and A. Warren (edl.), *Evolutionary Relationships Among Protozoa*, s. 409-447. London: Chapman and Hall içinde.

Cracraft, Joel. 1984. The terminology of allopatric speciation. *Syst. Zool.* 33: 115-116.

Cronin, H. 1991. *The Ant and the Peacock.* Cambridge: Cambridge University Press.

Cuvier, G. 1812. *Recherches sur les ossemensfossiles des quadrupedes....* 4 cilt. Paris: Deterville.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species.* London: John Murray.

—— 1871. *The Descent of Man.* London: John Murray.

Dawkins, Richard. 1982. *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection.* Oxford: Freeman.

—— 1986. *The Blind Watchmaker.* New York: W. W. Norton. (*Kör Saatçi.* TÜBİTAK Popüler Bilim Kitapları. Ankara, 2002.)

—— 1995. *River Out of Eden: A Darwinian View of Life.* New York: Basic Books. (*Cennetten Akan Irmak.* Varlık Yayınları. İstanbul, 2010.)

—— 1996. *Climbing Mount Improbable.* New York: W. W. Norton. (*Olasılıksızlık Dağına Tırmanmak.* Kuzey Yayınları. İstanbul 2011.)

de Waal, Frans. 1997. *Good Natured: The Origin of Right and Wrong in Human and Other Animals.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Dobzhansky, R., ve O. Pavlovsky. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11: 311-319.

Ehrlich, P. 2000. *Human Natures.* Washington, D.C.: Island Press.

Ehrlich, P., ve D. H. Raven. 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

Eldredge, N. 2000. *The Triumph of Evolution and the Failure of Creationism.* New York: W. H. Freeman.

Eldredge, N., ve S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. T. J. M. Schopf ve J . M. Thomas (edl.), *Models in Paleobiology*, s. 82-115. San Francisco: Freeman, Cooper içinde.

Endler, John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.

Erwin, D., J . Valentine, ve D. Jablonski. 1997. The origin of animal body plans. *American Scientist* 85: 126-137.

Fauchald, K., ve G. W. Rouse. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zool. Scripte.* 26: 71-138.

Feduccia, Alan. 1999. *The Origin and Evolution of Birds,*. 2. ed. New Haven: Yale University Press.

Freeman, Scott, ve Jon C. Herron. 2000. *Evolutionary Analysis.* New York: Prentice Hall.

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

—— 1998. *Evolutionary Biology*, 3. ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Gehring, W. J. 1999. *Master Control Genes in Development and Evolution.* New Haven: Yale University Press.

Geoffroy, St. Hilaire, Etienne. 1822. *La Loide Balancement*. Paris.

Gesteland, R., T Cech, ve J. Atkins. 1999. *The RNA World.* Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Ghiselin, Michael T. 1996. Charles Darwin, Fritz Muller, Anton Dohrn, and the origin of evolutionary physiological anatomy. *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali e delMuseo Civico di Storia Naturale di Milano* 21: 49-58.

Giribet, G., D. L. Distel, M. Polz, W. Sterner, ve W. C. Wheeler. 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha. *Syst. Biol.* 49: 539-562.

Givnish, T. J., ve K. J. Sytsma (edl.). 1997. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation.* Cambridge: Cambridge University Press.

Goldschmidt, R. 1940. *The Material Basis of Evolution.* New Haven: Yale University Press.

Gould, S. J. 1977. The return of hopeful monsters. *Natural History* 86 (June/July): 22-30.

—— 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History.* New York: W. W. Norton.

Gould, S. J., ve R. 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.

Gram, D., ve W. H. Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution,* 2. ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Grant, Verne. 1963. *The Origin of Adaptations.* New York: Columbia University Press.

—— 1981. *Plant Speciation,* 2. ed. New York: Columbia University Press.

—— 1985. *The Evolutionary Process.* New York: Columbia University Press.

Graur, Dan, ve Wen-Hsiung Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution,* 2. ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Gray, Asa. 1963 [1876]. *Darwiniana* (yeni ed., A. H. Dupree, ed.), s. 181-186. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Griffin, Donald R. 1981. *The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience,* gözden geçirilmiş ed. Los Altos, Calif.: Kaufmann.

—— 1984. *Animal Thinking.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

—— 1992. *Animal Minds.* Chicago: University of Chicago Press.

Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen.* Berlin: Georg Reimer.

Haldane, J. B. S. 1929. The origin of life. *Rationalist Ann.,* s. 3.

—— 1932. *The Causes of Evolution.* New York: Longman, Green.

Hall, B. K. 1998. *Evolutionary Developmental Biology,* 2. ed. Norwell, Mass.: Kluwer Academic Publishers.

—— 2001. *Phylogenetic Trees Made Easy.* Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Hamilton, W. D. 1964. The genetic evolution of social behavior. *J. Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hartl, Daniel L., ve Elizabeth W. Jones. 1999. *Essential Genetics,* 2. ed. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Hatfield, T, ve D. Schluter. 1999. Ecological speciation in sticklebacks: Environment dependent fitness. *Evolution* 53: 866-879.

Hines, P., ve E. Culotta. 1998. The evolution of sex. *Science* 281: 1979-2008.

Hopson, J. A., ve H. R. Barghusen. 1986. An analysis of therapsid relationships. N. Hotton III et al. (edl.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, s. 83-106. Washington / London: Smithsonian Institution Press içinde.

Howard, D. J., ve S. H. Berlocher (edl.). 1998. *Endless Forms: Species and Speciation.* New York: Oxford University Press.

Huxley, T. H. 1863. *Evidence as to Man s Place in Nature.*

—— 1868. On the animals which are most closely intermediate between the birds and the reptiles. *Ann. Mag. Nat. Hist. 2: 66-75.*

Jacob, F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161-1166.

Kay, Lily E. 2000. *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.* Stanford: Stanford University Press.

Keller, E. E., ve E. A. Lloyd. 1992. *Keywords in Evolutionary Biology.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Keller, L. (ed.). 1999. *Levels of Selection in Evolution.* Princeton: Princeton University Press.

Kimura, Motoo. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution.* Cambridge: Cambridge University Press.

Kirschner, M., ve J . Gerhart. 1998. Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 8420-8427.

Kitcher, Philip. 1982. *Abusing Science. The Case Against Creationism.* Cambridge, Mass.: MIT Press.

Lack, David. 1947. *Darwin's Finches.* Cambridge: Cambridge University Press.

Lamarck, Jean-Baptiste. 1809. *Philosophic Zoologique.* Paris.

Lawrence, P. A. 1992. *The Making of a Fly.* London: Blackwell.

Li, W. H. 1997. *Molecular Evolution.* Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Lovejoy, A. B. 1936. *The Great Chain of Being.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Magurran, Ann E., ve Robert M. May (edl.). 1999. *Evolution of Biological Diversity.* Oxford / New York: Oxford University Press.

Margulis, L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution.* San Francisco: W. H. Freeman.

—— 1996. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya. Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 1071-1076.

Margulis, Lynn, ve Rene Fester (edl.). 1991. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation.* Cambridge, Mass.: MIT Press.

Margulis, L., ve K. V. Schwartz. 1998. *Five Kingdoms,* 3rd ed. New York: W. H. Freeman.

Margulis, Lynn, Dorion Sagan, ve Lewis Thomas. 1997. *Microcosmos: Four Billion Years of Evolution from Our Microbial Ancestors.* Berkeley: University of California Press.

Margulis, Lynn, Michael F. Dolan, ve Ricardo Guerrero. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences 97:* 6954-6959.

Marshall, Charles, ve J. W. Schopf (eds.). 1996. *Evolution and the Molecular Revolution.* Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Martin, W., ve M. Müller. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.

Masson, V. J., ve Susan McCarthy. 1995. *When Elephants Weep: The Emotional Lives of Animals.* New York: Delacorte Press.

May, R. 1990. How many species? *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 330:293-301; (1994) 345:13-20.

—— 1998. The dimensions of life on earth. *Nature and Human Society.* Washington, D.C.: National Academy of Sciences.

Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games.* Cambridge: Cambridge University Press.

—— 1989. *Evolutionary Genetics.* Oxford: Oxford University Press.

Maynard Smith, J., ve E. Szathmary. 1995. *The Major Transitions in Evolution.* Oxford: Freeman/Spektrum.

Mayr, Ernst. 1942. *Systematics and the Origin of Species.* New York: Columbia University Press.

—— 1944. Wallace's line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology* 19: 1-14.

—— 1954. Change of genetic environment and evolution. J . Huxley, A. C. Hardy, ve E. B. Ford (edl.), *Evolution as a Process,* s. 157-180. London: Allen and Unwin içinde.

—— 1959. Darwin and the evolutionary theory in biology. *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal,* s. 1-10. Washington, D.C.: Anthropological Society of America içinde.

—— 1960. The emergence of evolutionary novelties. Sol Tax (ed.), *Evolution after Darwin. I. The Evolution of Life,* pp. 349-380. Chicago: University of Chicago Press içinde.

—— 1963. *Animal Species and Evolution.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

—— 1969. *Principles of Systematic Zoology.* New York: McGraw-Hill.

—— 1974. Behavior programs and evolutionary strategies. *American Scientist 62:* 650-659.

—— 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

—— 1983. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist* 121: 324-334.

—— 1986. The philosopher and the biologist. Review of *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus* by Elliott Sober (MIT Press, 1984). *Paleobiology* 12: 233-239.

—— 1991. *Principles of Systematic Zoology*, gözden geçirilmiş ed. Peter Ashlock ile birlikte. New York: McGraw-Hill.

—— 1992. Darwin's principle of divergence. *Hist. Biol. 25:* 343-359.

—— 1994. Recapitulation reinterpreted: The somatic program. *Onart. Rev. Biol.* 64:223-232.

—— 1997. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 2091-2094.

Mayr, Ernst, ve J. Diamond. 2001. *The Birds of Northern Melanesia.* New York: Oxford University Press.

Mayr, Ernst, ve W. Provine (edl.). 1980. *The Evolutionary Synthesis* (yeni önsözle 1999'da yayımlanan 2. ed.). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

McHugh, D. 1997. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. *Proceedings of the National Academy of Sciences 94:* 8006-8009.

Michod, Richard E., ve Bruce R. Levin. 1988. *The Evolution of Sex.* Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Midgley, M. 1994. *The Ethical Primate.* London: Routledge.

Milkman, R. 1982. *Perspectives on Evolution.* Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Montagu, Ashley (ed.). 1983. *Science and Creationism.* New York: Oxford University Press.

Moore, J. A. 2001. *From Genesis to Genetics.* Berkeley: University of California Press.

Morgan, T. H. 1910. Chromosomes and heredity. *American Naturalist* 44:449-496.

Morris, S. Conway. 2000. The Cambrian "explosion": Slow fuse or megatonnage? *Proceedings of the National Academy of Sciences 97:*4426-4429.

Müller, Fritz. 1864. *Für Darwin.* A. Moller (ed.), *Fritz Müller, Werke, Briefe, und Leben. Jena:* Gustao Fischer içinde.

Nevo, Eviatar. 1995. Evolution and extinction. W. A. Nierenberg (ed.), *Encyclopedia of Environmental Biology*, c. 1, s. 717-745. San Diego, Calif.: Academic Press içinde.

—— 1999. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression, and Global Convergence.* New York: Oxford University Press.

Newell, Norman D. 1982. *Creation and Evolution: Myth or Reality:* New York: Columbia University Press.

Nitecki, Matthew H. (ed.). 1984. *Extinctions.* Chicago: University of Chicago Press.

—— 1988. *Evolutionary Progress*. Chicago: University of Chicago Press.
Oparin, A. I. 1938. *The Origin of Life*. New York: Macmillan.
Page, R. D. M., ve E. C. Holmes. 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Oxford: Blackwell Science.
Paley, William. 1802. *Natural Theology: On Evidences of the Existence and the Attributes of the Deity*. London: R. Fauldner.
Paterson, Hugh E. H. 1985. The recognition concept of species. E. S. Verba (ed.), *Species and Speciation*, Transvaal Museum Monograph No. 4, s. 21-29. Pretoria, South Africa: Transvaal Museum içinde.
Peacocke, A. R. 1979. *Creation and the World of Science*. Oxford: Clarendon Press.
Pickford, M., ve B. Senut. 2001. *ComptesRend. Acad. Sci.*
Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life. Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
Ray, John. 1691. *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creator*.
Rensch, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Enke.
Rice, W. R. 1987. Speciation via habitat specialization: The evolution of reproductive isolation as correlated character. *Evolution and Ecology* 1:301-314.
Ridley, Mark. 1996. *Evolution*, 2. ed. Cambridge, Mass.: Blackwell Science.
Riesenberg, Loren H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review ofEcology and Systematics* 28:359-389.
Ristan, Carolyn A. (ed.). 1991. *Cognitive Ethology: The Minds of Other Animals*. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates.
Rizzotti, M. 1996. *Defining Life*. Padova: University of Padova.
—— 2000. *Early Evolution: From the Appearance of the First Cell to the First Modem Organisms*. Boston: Birkhauser.
Rose, Michael R., ve G. V. Lander (edl.). 1996. *Adaptation*. San Diego, Calif.: Academic Press.
Ruber, L., E. Verheyen, ve Axel Meyer. 1999. Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:10,230-10,235.
Ruse, Michael. 1982. *Darwinism Defended*. Reading, Mass.: Addison & Wesley.
—— 1998 [1986]. *Taking Darwin Seriously*. Amherst, N.Y.: Prometheus Books.
Sagan, Dorion, ve Lynn Margulis. 2001. Origin of eukaryotes. S. A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, c. 2, s. 623-633. San Diego, Calif.: Academic Press içinde.
Salvini Plawen, L., ve Ernst Mayr. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology* 10: 207-263.

Sanderson, Michael, ve Larry Huffbrd (edl.). 1996. *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution.* San Diego, Calif.: Academic Press.

Sapp, J. 1994. *Evolution by Association: A History of Symbiosis.* New York/Oxford: Oxford University Press.

Schindewolf, H. O. 1950. *Grundfragen der Paldontologie.* Stuttgart: Schweizerbart.

Schopf, J. W. 1999. *Cradle of Life.* Princeton: Princeton University Press.

Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution.* New York: Columbia University Press.

Singh, R. S., ve C. B. Krimbas (edl.). 2000. *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology.* Cambridge/New York: Cambridge University Press.

Sober, E., ve D. S. Wilson. 1998. *Unto Others.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Stanley, Steven M. 1998. *Children of the Ice Age: How a Global Catastrophe Allowed Humans to Evolve.* New York: W. H. Freeman.

Starr, Cecie, ve Ralph Taggart. 1992. *Diversity of Life.* Pacific Grove, Calif.: Brooks/Cole.

Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants.* Cambridge: Cambridge University Press.

Strait, D. S., ve B. A. Wood. 1999. Early hominid biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:9196-92 00.

Strickberger, Monroe W. 1985. *Genetics,* 3. ed. New York: Prentice Hall.

—— 1996. *Evolution,* 2. ed. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Sussmen, Robert. 1997. *Biological Basis of Human Behavior.* New York: Simon and Schuster Custom Publishing.

Tattersall, I., ve J. H. Schwartz. 2000. *Extinct Humans.* New York: Westview Press.

Taylor, T., ve E. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants.* New York: Prentice Hall.

Thompson, J . N. 1994. *The Revolutionary Process.* Chicago: University of Chicago Press.

Vanosi, S. M., ve D. Schluter. 1999. Sexual selection against hybrids between sympatric stickleback species. Evidence from a field experiment. *Evolution* 53:874-879.

Vernadsky, Vladimir I. 1926 [1998]. *Biosfera [The Biosphere].* Önsöz Lynn Margulis et al.; Giriş Jacques Grinevald; Çeviri David B. Langmuir; gözden geçiren ve açıklamalar ekleyen Mark A. S. McMenamin. New York: Copernicus.

Wake, D. B. 1997. Incipient species formation in salamanders of the *Ensatina* complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:7761-7767.

Wakeford, T. 2001. *Liaisons of Life: How the Unassuming Microbe Has Driven Evolution.* New York: John Wiley & Sons.

Watson, James D., ve F. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acid. *Nature* 171: 737-738.

West-Eberhard, W. J. 1992. Adaptation. Current usages. E. F. Keller ve E. A. Lloyd (edl.), *Keywords in Evolutionary Biology*, s. 13-18. Cambridge, Mass.: Harvard University Press içinde.

Westoll, T. Stanley. 1949. On the evolution of the Dipnoi. Glenn L. Jepsen, Ernst Mayr, ve George Gaylord Simpson (edl.), *Genetics, Paleontology and Evolution.* Princeton: Princeton University Press içinde.

Wheeler, Quentin D., ve Rudolf Meier (edl.). 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate.* New York: Columbia University Press.

Willis, J. C. 1940. *The Course of Evolution.* Cambridge: Cambridge University Press.

Wills, C., ve Jeffry Bada. 2000. *The Spark of Life.* Boulder: Perseus Books.

Wilson, James Q. 1993. *The Moral Sense.* New York: The Free Press.

Wolf, J. B., E. D. Bradie, ve M. J. Wade. 2000. *Epistasis and the Evolutionary Process.* New York: Oxford University Press.

Wrangham, Richard W. 2001. Out of the pan and into the fire: From ape to human. F. de Waal (ed.), *Tree of Origins.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press içinde.

Wright, R. 1994. *The Moral Animal: Evolutionary Psychology and Everyday Life.* New York: Pantheon Books.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

Young, Willard. 1985. *Fallacies of Creationism.* Calgary, Alberta, Canada: Detrelig Enterprises.

Zahavi, Amotz. 1997. *The Handicap Principle: A Missing Piece ofDarwins Puzzle.* New York/Oxford: Oxford University Press.

Zimmer, Carl. 1998. *At the Waters Edge: Macroevolution and the Transformation of Life.* New York: Free Press.

Zubbay, G. 2000. *Origins of Life on Earth and in the Cosmos.* San Diego, Calif.: Academic Press.

Zuckerkandl, E., ve L. Pauling. 1962. M. Kasha ve B. Pullmann (edl.), *Horizons in Biochemistry*, s. 189-225 New York: Academic Press içinde.

DİZİN

A

Açık tohumlular 95
Afrika 56, 57, 62, 93, 159, 161, 200, 234, 276, 278, 279, 280, 290, 291, 292, 293, 294, 296, 298, 299, 300, 302, 303, 304, 305, 306, 309, 314, 315,
Ahlak 320, 321
Akciğerli balık 65, 142, 246
Akraba seçilimi 170, 318, 319, 344, 347
Alaycı kuş 43, 45, 224
Albatros 193, 194
Alel 126, 128, 130, 133, 282, 352
Alet 299, 301, 302, 312, 315
Alg 77, 78, 95, 264, 283, 284, 351
Allopatrik (farklı yurtlu) türleşme 355, 347
Alvarez olayı 252, 254, 347
Alvarez, Walter 42, 171, 252, 284, 339, 347
Amazon 158
Amfibi 49, 52, 55, 88, 92, 95, 100, 180, 207, 217, 229, 230, 260
Aminoasit 324
Anagenez 32, 189, 340, 347, 349
Anatomi 39, 47, 49, 50, 52, 173, 199, 272, 295, 296
Ani türleşme 229
Antropomorfizm 316, 347
Aristoteles 23, 106, 114,
Arka plan yokoluşu 250, 254, 347
Arkeabakteri 64, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 141, 219, 265
Arkeopteriks 38, 96, 98, 99, 185, 198, 199, 275, 282, 351
Arkozor 50, 93, 96, 99, 241, 281
Asteroit 252, 339
Asya 57, 58, 60, 61, 172, 290, 294, 306, 309, 356
At 39, 40, 41, 86, 186, 245, 253, 271, 272
Ateş 77, 283, 303, 304
Atmosfer 69, 70, 71, 90, 182, 221, 252, 269, 270, 324
Australopithecus 39, 246, 285, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 307, 310, 314, 315, 316, 348
Australopithecus afarensis 295, 305
Australopithecus africanus 294, 295, 314
Avery, O.T. 122, 124, 147
Avrupa 8, 56, 57, 211, 263, 264, 294, 309, 310
Avustralya 56, 200, 253, 263, 274, 276, 279, 309

B

Baer, Karl Ernst von 54
Bağımsız evrim 281
Bağışıklık 246
Bakteriler 64, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 75

Baldwin etkisi 176, 182, 348
Balinalar 10, 39, 40, 47, 93, 94, 180, 199, 222, 238, 246, 260, 266, 280
Balıklar 44, 46, 49, 50, 52, 54, 93, 95, 179, 181, 193, 200, 217, 229, 230, 259, 267, 280, 319
Bates, Henry Walter 158
Bauplan 49, 145, 348
Beyin 12, 185, 198, 268, 285, 301, 302, 303, 304, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316
Beyin büyümesi 307, 308, 312, 314
Beyin zarı 311
Bilim 9, 24, 25, 27, 29, 30, 64, 106, 123, 190, 206, 313, 339
Bilimsel Devrim 25, 348
Binom açılımı 130
Birlikte evrim 15, 262, 329, 348
Bitkiler 24, 26, 42, 47, 56, 57, 60, 63, 66, 69, 73, 75, 76, 77, 78, 87, 88, 91, 94, 95, 111, 135, 136, 138, 142, 168, 182, 200, 210, 215, 216, 217, 228, 229, 240, 245, 263, 265, 266, 270, 280, 284, 299, 328, 329, 344
Biyo-çeşitlilik 222, 327
Biyo-coğrafya 56, 356
Biyoloji 9, 11, 15, 29, 36, 48, 49, 56, 63, 66, 104, 105, 123, 124, 130, 131, 138, 237, 258, 261, 262, 282, 330, 333
Biyolojik tür 72, 206, 208, 212, 213, 214, 219, 233, 329, 348
Biyosfer 69
Biyota 31, 32, 36, 57, 61, 71, 171, 196, 205, 238, 240, 249, 252, 270, 328, 348
Böcekler 30, 63, 88, 95, 134, 189, 207, 216, 227, 228, 229, 233, 246, 256, 261, 265, 267, 275, 312, 329
Bonnet, Charles 29, 111
Bonobo 294, 295
Buffon, Comte 47
Büyük Varoluş Zinciri 26, 54, 354

C-Ç

Cain, A. J. 121, 158
Carson, H. L. 243
Cavalier-Smith, T. 19, 72
Cope Yasası 271, 282
Crick, R. 124, 147
Cro-Magnon 310, 315, 316
Cuvier, Georges 49, 78, 92
Çekinik gen 348
Çekirdek (hücre) 74, 75, 167, 254, 352
Çevre 29, 69, 75, 118, 122, 123, 124, 139, 149, 154, 155, 156, 158, 166, 174, 180, 182, 186, 187, 189, 234, 240, 241, 243, 253, 267, 269, 321, 353, 355,
Çiftleşme 216, 242
Çin 294, 305, 309
Coğrafi türleşme 45, 223, 240, 315
Coğrafya 333
Çoğulculuk 275, 276, 333
Çokhücrelilik 78, 255, 269

D

Dallanan evrim 43
Darboğaz evrimi 244
Darwin, Charles 7, 8, 9, 11, 29, 30, 31, 32, 35, 38, 43, 45, 46, 49, 50, 52, 57, 68, 69, 79, 94, 100, 103, 104, 105, 107, 110, 112, 113, 114, 116, 117, 118, 119, 121, 122, 137, 147, 149, 151, 154, 157, 158, 159, 162, 163, 171, 177, 179, 185, 186, 197, 199, 222, 224, 227, 230, 234, 237, 238, 240, 250, 255, 256, 262, 267, 272, 280, 289, 290, 292, 314, 327, 331, 332, 333, 334, 338, 343, 344
Darwinizm 13, 19, 93, 104, 106, 109, 120, 147, 231, 327, 331, 332, 334, 339, 348
Değişimsel evrim 116, 117, 118
Demir 270

Dendogram 49, 348
Devinim 82, 99, 196, 259, 272, 301
Devoniyen 94, 253
Dikopatrik (İki yurtlu) türleşme 226, 355
Dil 16, 313
Dimorfizm 177, 179, 199, 298, 302, 303
Din 23, 189, 289, 321, 331
Dinozor 10, 93, 95, 96, 98, 99, 171, 172, 181, 252, 254, 281, 282, 339
Diploblast 82, 91, 95
Diploid 123, 125, 126, 137, 140, 348
Dişi 125, 126, 134, 136, 174, 177, 178, 179, 227, 229, 299, 348, 350
DNA 64, 65, 70, 74, 75, 80, 121, 124, 125, 131, 134, 141, 142, 143, 144, 147, 183, 249, 293, 310, 313, 329, 334, 347, 352
Dobzhansky, T. 19, 66, 121, 175, 230
Doğal seçilim 10, 11, 16, 56, 104, 110, 113, 117, 118, 119, 121, 123, 131, 132, 134, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 143, 144, 147, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 163, 166, 170, 177, 179, 180, 181, 182, 189, 191, 193, 194, 199, 200, 201, 215, 218, 219, 230, 231, 254, 255, 256, 257, 259, 262, 266, 268, 269, 270, 272, 275, 276, 283, 284, 285, 317, 318, 319, 320, 322, 325, 330, 331, 334, 338, 340, 343, 348, 353
Doğal teoloji 190, 266
Doğurganlık 194
Döllenme 74, 136, 138, 155, 156, 168, 343, 348
Drosophila (meyve sineği) 64, 65, 121, 144, 148, 217, 243, 244
Dünya 23, 24, 26, 27, 35, 38, 41, 67, 68, 69, 70, 71, 73, 88, 90, 91, 112, 222, 250, 252, 270, 279, 290, 291, 300, 324, 338, 347
Duygu 316, 317, 318, 320, 323, 330
Düzenleyici genler 91, 143, 144, 145, 148, 165, 175, 184, 233, 342

E

Eklembacaklılar 87, 89, 139, 145, 205, 259, 261
Ekoloji 15, 163, 330
Ekolojik niş 172, 180, 199, 254, 276
Eliminasyon 108, 133, 139, 142, 149, 153, 154, 155, 156, 157, 168, 192, 193, 201, 343, 344
Embriyoloji 184
Enerji 29, 67, 70, 349
Entropi 29, 349
Enzim 70, 144, 263, 265, 274, 293, 311, 328
Eohippus 39, 41
Eosen 40, 41, 172, 252
Equus 39, 41, 94
Erkek 125, 126, 134, 136, 177, 178, 179, 217, 229, 233, 299, 303, 318, 344, 348, 350
Eşeyli üreme 136, 137, 138, 139, 140, 141
Eşeysel seçilim 15, 108, 134, 155, 156, 177, 178, 179, 192, 229, 233, 259, 349
Eşeysiz üreme 136, 137, 139, 219, 229, 333, 351
Eşleşme 130, 132, 134, 216, 228, 333
Etobur 46, 47, 299
Evrim 9, 10, 12, 15, 16, 17, 18, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 35, 36, 43, 48, 49, 50, 57, 61, 64, 78, 80, 86, 90, 91, 94, 105, 106, 107, 111, 112, 113, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 122, 124, 140, 142, 144, 146, 147, 157, 158, 164, 165, 173, 176, 182, 184, 185, 191, 193, 201, 208, 223, 224, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 247, 248, 249, 252, 258, 259, 261, 262, 266, 268, 269, 273, 274, 275, 276, 284, 318, 324, 325,

328, 329, 331, 332, 333, 334, 338, 339, 340, 341, 345, 347, 348, 350, 351, 352, 353, 355
Evrimsel biyoloji 11, 17, 142, 147, 168, 201, 327, 329, 330, 331, 333, 334, 335, 338, 349

F

Fanerozoik 44
Farklı yurtlu türler 207, 213, 299, 305, 314
Fauna 25, 31, 32, 38
Felsefe 9, 29, 108, 114
Fenotip 17, 93, 107, 108, 110, 118, 121, 122, 123, 124, 126, 131, 133, 134, 137, 138, 139, 140, 141, 144, 147, 149, 166, 167, 182, 225, 248, 256, 280, 347, 356
Flora 31, 38, 43, 109, 347, 348, 350
Fosil 25, 32, 39, 42, 44, 51, 57, 58, 71, 75, 79, 87, 89, 94, 96, 98, 100, 103, 109, 185, 199, 208, 221, 240, 241, 243, 248, 249, 254, 261, 274, 282, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 305, 307, 309, 314, 328, 339, 341, 342, 351, 354, 356,
Fosil kaydı 36, 64, 76, 88, 90, 93, 94, 96, 100, 109, 208, 235, 238, 240, 243, 249, 261, 295, 297, 309, 314, 328, 339, 342
Fotoreseptör organ 148

G

Gaia hipotezi 69, 337, 342, 350
Galapagos Adaları 9, 43, 45, 60, 61, 162, 172, 217
Gamet 125, 130, 131, 133, 136, 137, 138, 155, 168, 216, 229, 343, 348, 350, 352, 356
Gelişim 52, 53, 54, 55, 83, 146, 147, 148, 149, 183, 184, 197, 201, 284
Gen 17, 62, 63, 64, 65, 66, 72, 73, 74, 110, 121, 126, 127, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 138, 140, 141, 143, 144, 145, 146, 149, 155, 164, 165, 167, 174, 175, 180, 181, 183, 184, 185, 199, 201, 217, 218, 219, 222, 225, 227, 230, 233, 234, 238, 239, 249, 258, 262, 275, 276, 323, 328, 330, 332, 334, 335, 343, 344, 348, 349, 350, 352,
Gen akışı 130, 132, 133, 175, 217, 218, 225, 227, 234, 276, 333, 350
Genetik materyal 112, 122, 124, 126, 140, 144, 147, 149, 201, 352
Genetik program 313, 325, 334, 350, 351
Genetik şifre 67, 147, 334
Genetik sürüklenme 130, 133, 350
Genetik varyasyon 118, 121, 135, 137, 138, 140, 147, 149, 157, 167, 180, 275, 340, 342, 344
Gen havuzu 133, 140, 149, 167, 174, 180, 222, 227, 323
Gen modülleri 185, 275
Genom 64, 65, 66, 73, 76, 122, 129, 134, 142, 143, 144, 146, 197, 217, 325, 351
Genotip 51, 52, 64, 80, 91, 93, 99, 107, 110, 118, 121, 122, 123, 126, 130, 131, 137, 139, 140, 149, 166, 167, 183, 185, 201, 248, 280, 354, 356
Göç 166, 189, 225, 230, 296, 338
Gould, S. J. 19, 198, 243, 284, 332, 359, 360,
Göz 110, 121, 145, 149, 177, 199, 258, 271
Gray, Asa 234
Grup seçilimi 169, 170, 322
Güneş-merkezlilik 35, 350
Güney Amerika 30, 43, 45, 56, 57, 58, 59, 60, 200, 224, 298
Gürcistan 306

H

Habitat 153, 159, 178, 229, 230, 253, 297, 298, 303, 353

Haeckel, Ernst 49, 53, 55, 119, 289
Haldane, J. B. S. 19, 70, 222, 318
Haploid 123, 125, 137, 138, 140
Haşere 159, 239, 246, 329
Hastalık 9, 129, 165, 182, 263, 264, 329, 338, 344
Hawaii 278
Hayatta kalma 8, 63, 118, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 170, 171, 177, 178, 180, 186, 191, 193, 258, 268, 284, 343, 344
Hayvan 24, 26, 31, 38, 42, 43, 46, 47, 49, 50, 52, 56, 57, 63, 64, 66, 69, 73, 74, 75, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 95, 103, 105, 111, 112, 115, 116, 117, 119, 129, 133, 135, 136, 139, 146, 147, 148, 152, 154, 159, 162, 163, 171, 172, 173, 180, 181, 182, 184, 186, 197, 199, 200, 205, 206, 207, 211, 214, 216, 221, 222, 229, 230, 234, 238, 240, 242, 245, 252, 254, 256, 258, 261, 262, 263, 265, 266, 270, 271, 275, 276, 280, 284, 285, 289, 293, 299, 311, 312, 313, 316, 317, 319, 321, 322, 327, 330, 341, 342, 344, 345, 348, 349
Hemoglobin 62, 161, 293, 311
Heterozigot 122, 126, 131, 133, 161, 164, 166, 174, 217, 348, 350, 353
Hıristiyanlık 104
Homeostazi 174, 350
Hominid 12, 266, 274, 291, 293, 294, 295, 296, 297, 303, 304, 305, 309, 310, 312, 314, 315, 319, 328
Homo erectus 294, 295, 305, 306, 309, 315, 322
Homo habilis 296, 304, 315
Homolog (kökendeş) kromozom 39, 138, 146, 156, 351
Homoloji (Kökendeşlik) 41, 50, 143
Homoplazi 280, 351
Homo rudolfensis 305, 307, 314, 315
Homo sapiens 65, 208, 285, 295, 296, 297, 305, 309, 312, 317, 322
Homozigot 126, 161, 166, 217, 348, 351, 353
Hox genleri 146, 261
Hücre 56, 63, 71, 72, 75, 76, 77, 78, 81, 82, 84, 91, 123, 131, 137, 138, 141, 159, 161, 164, 166, 167, 168, 246, 265, 332, 352, 353
Huxley, T. H. 50, 100, 109, 119, 281, 289, 292

I-İ

İdeoloji 104, 106, 107, 152, 331
İklim 27, 121, 186, 252, 268, 270, 302, 321
İlerleme 10, 17, 42, 43, 70, 80, 106, 109, 113, 142, 192, 222, 226, 237, 265, 266, 267, 269, 274, 295, 305, 322, 341
İncil 24, 25, 26, 35, 103, 289
İndirgemecilik 351
İnsan 8, 9, 10, 11, 17, 24, 64, 103, 105, 116, 117, 134, 144, 159, 161, 170, 173, 182, 230, 239, 246, 253, 264, 266, 268, 289, 292, 293, 295, 296, 301, 308, 310, 311, 312, 313, 316, 317, 319, 320, 321, 322, 323, 325, 329, 330, 333, 344, 347
İnsanın Türeyişi (Darwin) 289
Irk 223, 321, 323

J

Jeolojik tabaka 36, 42, 339
Jeolojik zaman 97, 246, 252, 267, 351, 352
Jura 38, 96, 99, 245, 253, 282

K

Kabuklu hayvanlar 52, 133
Kademecilik 119, 120, 325, 338
Kademeli evrim 111, 120, 239, 240, 255, 332

Kaktüs 163, 200, 280
Kalıtım 108, 112, 113, 120, 122, 123, 124, 125, 126, 141, 147, 149, 165, 175, 192, 197, 201, 258, 280, 281, 331, 340, 353, 355, 356
Kambriyen 78, 79, 87, 88, 89, 90, 91, 246, 261, 262, 284, 329, 342
Kambriyen Patlaması 89
Kant, I. 114, 289
Karbon tarihlendirmesi 42
Karınca 50, 162, 189, 251, 261
Kayaç 43, 71
Kedi 46, 47, 51, 173
Kemik 51, 93, 193, 196, 197, 199, 281
Keseli hayvan 47, 276
Kesintili denge 17, 243, 332
Kimura, Motoo 248, 332
Kitlesel yokoluş (soy tükenmesi) 89, 158, 171, 172, 252, 253, 254, 270, 328
Kıtasal sürüklenme 351
Klad 32, 168, 171, 212, 274
Kladistik (veya soybilimsel) analiz 85, 212
Kladogenez 32, 340, 349
Klon 135, 136, 139, 151, 219, 343
Kloroplast 74, 76, 125, 265
Kopyalama 134, 167, 342
Kopyalama hataları 131, 351, 352
Kordalılar 49, 83, 88, 90, 91, 92, 95, 96, 146
Kretase 50, 89, 93, 95, 96, 171, 172, 248, 252, 253, 254, 282, 290, 347
Kromozom 65, 66, 74, 75, 76, 111, 122, 124, 125, 126, 131, 133, 134, 135, 137, 138, 140, 141, 143, 144, 149, 156, 180, 201, 216, 217, 229, 233, 254, 275, 333, 348, 349, 350, 351, 352, 354
Krosover 137, 138, 156, 180, 352, 354
Kültür 24, 268, 310, 315, 320, 321
Kurucu popülasyon 133, 165, 174, 175, 227, 229, 242, 243, 244, 298, 328, 352, 355
Kuş 7, 8, 9, 10, 38, 43, 60, 96, 98, 99, 172, 180, 185, 197, 199, 206, 207, 216, 224, 241, 242, 243, 260, 262, 281, 282, 313, 316
Kuyruksuz maymun 12, 63, 106, 222, 255, 266, 289, 290, 291, 292, 293, 295, 296, 297, 298, 299, 301, 302, 310, 312
Kuzey Amerika 41, 56, 57, 60, 94, 171, 172, 186, 211, 234, 253, 309,

L

Lamarck, Jean-Baptiste de 26, 29, 43, 105, 112, 119, 173, 175, 221, 266, 290
Larva 52, 53, 55, 83, 86, 156, 184, 185, 343, 353
Levha tektoniği 38, 249, 351, 352
Liken 26, 264
Linnaeus, Carolus 47, 93, 206, 289, 311, 352
Linne hiyerarşisi 47
Lyell, Charles 112, 356

M

Makro evrim 32, 237, 238, 241, 276, 352
Makro mutasyon 110
Mantar 63, 73, 77, 78, 87, 91, 95, 135, 138, 200, 205, 207, 221, 264, 283, 284
Margulis, Lynn 19, 73, 76, 77, 265, 283, 342
Maya 64, 65, 167, 372
Maymunlar 12, 44, 63, 222, 255, 290, 291, 292, 293, 297, 298, 299
Mayoz bölünme 75, 133, 137, 138, 149, 155, 156, 168, 180, 229, 255, 342, 351, 352, 354
May, Robert 206
Melanizm 159, 198

Melezleme 127, 214, 217, 218, 229
Memeli 26, 39, 42, 44, 46, 47, 50, 55, 57, 94, 129, 134, 144, 172, 177, 200, 216, 222, 241, 245, 252, 253, 260, 280, 290, 311, 313, 316, 339
Mendelciler 109, 122
Metazoa 78, 92, 167, 252, 261, 262, 329
Mezozoik 89, 95
Mikro evrim 237, 238, 239, 352
Mimikri 158, 198
Mitokondri 74, 75, 76, 124, 265
Mitoz bölünme 74, 75, 254, 351, 352
Moleküler biyoloji 11, 12, 42, 61, 62, 63, 113, 122, 144, 184, 237, 258, 262, 292, 327, 328, 330, 333, 340,
Moleküler saat 64, 77, 90, 248, 249, 293, 342, 351, 352
Morfogenez 332
Morfoloji 48, 49, 50, 80, 182
Morgan, T. H. 119, 131, 140, 222
Mozaik evrim 64, 80, 142, 145, 185, 274, 275, 311, 333, 352
Mutasyon 108, 109, 110, 111, 112, 121, 126, 130, 131, 132, 134, 135, 139, 141, 143, 144, 149, 161, 174, 185, 201, 219, 225, 233, 234, 239, 248, 249, 250, 262, 284, 325, 342, 353, 354,

N

Neandertal 294, 309, 310, 315, 316
Neo-Darwinizm 120
Newton, Sir Isaac 106, 348
Nöron 311
Nötr evrim 18, 144, 165, 248, 332

O-Ö

Öbakteri 64, 72, 73, 74, 372
Ökaryot 65, 69, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 87, 88, 129, 135, 136, 246, 260, 265, 268, 273, 275, 283, 284, 353
Oksijen 69, 70, 77, 90, 182, 189, 270, 347
Omurgalılar 49, 53, 55, 79, 83, 92, 95, 96, 181, 189, 197, 207, 217, 246, 254, 256, 265, 267, 269, 271, 275, 329
Omurgasızlar 79, 95, 146, 168, 256, 271, 345
Ontojeni 16
Orak hücre geni 159, 161, 164, 166, 246, 353
Organ 50, 56, 86, 338
Organel 74, 75, 76, 125, 255, 265
Organizma 11, 26, 27, 29, 30, 36, 38, 39, 44, 46, 47, 49, 60, 62, 71, 75, 88, 100, 105, 113, 116, 125, 126, 135, 141, 159, 181, 182, 189, 190, 193, 197, 199, 205, 207, 210, 214, 216, 217, 221, 228, 234, 250, 253, 254, 258, 259, 261, 262, 263, 265, 267, 272, 273, 275, 276, 324, 325, 332, 333, 337, 341, 343, 344, 350, 351, 354
Ortak köken 39, 43, 45, 46, 47, 372
Ortakyaşar 72, 76, 265
Ortogenez 113, 157, 272, 338, 353,
Ortolog gen 66, 143, 353
Otçul 263
Owen, Richard 50, 292
Özcülük 104, 106, 108, 109, 111, 114, 115, 151
Özgecilik 170, 317, 318, 319, 320, 330

P

Paleontoloji 173, 205, 214, 296
Paleosen 40, 42, 44, 172, 252
Paleozoik 44, 89, 92, 95
Panmiks 132, 353
Pan paniscus 294, 372
Pan troglodytes 294, 372

Paralel evrim 80, 93, 348, 351, 353
Paralel soyoluş 93, 280, 281, 353
Parapatrik (Komşu yurtlu) Türleşme 230, 353
Parazit 75, 177, 185, 194, 211, 233, 264, 265, 269, 274, 283, 341
Patojen 139, 159, 177, 246, 250, 263, 329
Pax 6 geni 148, 373
Peripatrik (Çevre yurtlu) türleşme 226, 227
Permiyen 44, 89, 245, 252, 253, 373
Pisagorcular 104
Pleistosen 44, 60, 226, 244, 253
Pliyosen 44, 171, 186, 253
Polen 168, 169
Polijeni 141, 165
Polimorfizm 110, 121, 122, 132, 242, 348
Polinezya 58, 59, 244
Polipeptit 131
Poliploidi 111, 127, 131, 328, 352
Popülasyon 17, 29, 60, 69, 75, 94, 104, 105, 107, 108, 110, 111, 112, 116, 117, 118, 120, 121, 122, 126, 130, 131, 132, 133, 134, 136, 139, 140, 147, 149, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 158, 162, 163, 164, 169, 174, 175, 176, 177, 180, 182, 186, 191, 192, 200, 201, 210, 211, 212, 213, 217, 218, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 230, 231, 232, 233, 234, 237, 240, 242, 243, 244, 246, 250, 251, 259, 263, 283, 285, 297, 299, 301, 303, 305, 309, 314, 321, 322, 324, 329, 331, 340, 342, 343, 344, 348, 352, 353, 354, 355, 356
Prekambriyen 44, 79, 88, 89, 90, 91, 100, 329, 342
Primat 26, 47, 119, 249, 269, 274, 289, 290, 291, 293, 298, 300, 341
Prokaryot 69, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 135, 136, 219, 254, 261, 265, 267, 268, 269, 275, 324, 334
Protein 70, 74, 75, 90, 113, 122, 124, 127, 139, 143, 144, 145, 147, 167, 168, 259, 275, 293, 333, 340, 352
Protist 63, 65, 72, 73, 77, 78, 81, 91, 92, 95, 200, 268, 283, 284, 328
Protozoa 77, 78, 207, 345, 351

R

Radyoaktif bozunma 42, 244, 247
Radyoaktif saat 43
Rastlantı 180, 337, 344, 373
Rekabet 106, 118, 152, 156, 162, 163, 172, 177, 178, 182, 244, 251, 329, 334, 344
Rekapütilasyon 54, 353
Rekombinasyon 74, 132, 135, 138, 139, 140, 149, 156, 201, 225, 275, 325, 335, 343
RNA 70, 80, 124, 125, 131, 143, 359

S-Ş

Saltasyon 108, 110, 112, 119, 120, 208, 241, 340, 354, 355, 356
Savan 297, 298, 299, 302, 303, 307
Scala naturae 26, 27, 43, 49, 54, 78, 289, 354
Seçilim 115, 118, 122, 130, 132, 133, 139, 154, 155, 157, 163, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 173, 176, 178, 179, 180, 182, 185, 191, 199, 217, 218, 225, 227, 239, 242, 243, 246, 248, 251, 256, 262, 269, 274, 283, 284, 298, 307, 308, 313, 315, 322, 325, 333, 334, 340, 343, 347, 348, 350, 353, 355
Seçilim baskısı 155, 158, 163, 180, 181, 182, 227, 243, 246, 251, 262, 268, 274, 298, 307, 308, 313, 315, 344
Senozoik 89
Simpatrik (aynı yurtlu) popülasyon 210, 223

Simpatrik (aynı yurtlu) türleşme 134, 135, 158, 178, 211, 227, 354, 355
Sinaps 311
Siyanobakteri 69, 71, 75, 76, 141, 265, 270
Sınıflama 274, 296, 301
Sıtma 9, 159, 161, 211, 246, 329, 353
Solungaç 54, 55, 96, 189, 197
Sosyal Darwinizm 354
Sosyopat 320
Soyoluş 16, 32, 38, 39, 43, 48, 49, 52, 55, 62, 93, 94, 100, 185, 223, 267, 280, 281, 330, 340
Soy tükenmesi (yokoluş) 42, 57, 171, 173, 227, 249, 250, 253, 344
Spencer, Herbert 154
Şempanze 39, 62, 63, 64, 265, 290, 292, 293, 294, 295, 296, 298, 299, 307, 308, 311, 312, 333
Şizofreni 165
Şube 49, 62, 63, 77, 79, 80, 81, 82, 83, 85, 86, 87, 89, 90, 92, 95, 96, 100, 139, 146, 238, 258, 261, 283
Sunda Adaları 60, 195
Sünger 79, 81, 91, 95, 145
Süreksizlik 60, 94, 109, 110, 112, 119, 238, 241, 242, 314, 354
Sürüngen 37, 39, 44, 46, 49, 50, 52, 55, 94, 97, 100, 198, 200, 217, 252, 260, 273, 274, 275, 280, 281, 339, 354

T

Takson 39, 42, 46, 47, 48, 51, 52, 54, 60, 62, 72, 77, 78, 79, 82, 85, 87, 90, 92, 93, 99, 208, 210, 242, 280, 355
Taksonomi 45, 49, 117, 147, 152, 213, 222, 274, 280
Tanganika Gölü 93
Tanrı 10, 24, 26, 104, 190, 266
Tarım 163, 246, 312
Teleoloji 338, 354
Templeton, A. R. 244
Teoloji 190, 266
Tersiyer 42, 46, 57, 58, 172, 252, 271, 293
Tipoloji 111
Transformasyonizm (Dönüşümcülük) 108, 111, 113, 117, 118, 340, 355
Trias 88, 93, 95, 96, 98, 99, 245, 253, 282
Trilobit 89, 171, 173, 250, 251, 271
Tür kavramı 206, 208, 210, 211, 212, 213, 214, 355
Türlerin Kökeni (Darwin) 7, 30, 35, 54, 100, 106, 117, 119, 158, 159, 228, 338
Türleşme 32, 45, 119, 134, 172, 174, 178, 219, 221, 222, 223, 224, 225, 227, 228, 229, 233, 234, 235, 237, 240, 242, 243, 245, 259, 276, 314, 322, 325, 328, 333, 338, 355
Tür seçilimi 170, 171, 343

U-Ü

Üniformiteryenizm (tekdüzecilik) 112, 356
Uranyum 43
Üreme 16, 70, 72, 74, 75, 108, 113, 118, 124, 130, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 153, 155, 156, 157, 162, 177, 178, 179, 180, 182, 191, 193, 194, 211, 212, 213, 219, 223, 229, 233, 312, 316, 332, 333, 344, 350, 351
Üreme hücresi 350
Üreme toplulukları 219
Üreme yalıtımı 216, 224, 233, 275, 333
Uyarlanma 12, 15, 30, 63, 183, 185, 191, 192, 193, 196, 197, 198, 237, 241, 243, 246, 259, 260, 261, 267, 275, 276, 283, 298, 329, 340, 341, 344, 355

V

Varyasyon 115, 116, 118, 120, 121, 122, 123, 130, 132, 133, 135, 137, 138, 139, 140, 142, 147, 149, 156, 157, 159, 162, 166, 167, 179, 180, 192, 200, 219, 222, 237, 275, 283, 285, 301, 340, 343, 344, 349, 353, 354
Victoria Gölü 234
Vikaryans 60, 249
Vücut planı 49, 90, 91, 92, 145, 197, 247, 261, 284, 342, 348

W

Wallace, Alfred Russel 114, 117, 120, 230
Wallace Hattı 60, 195, 356
Watson, James D. 124, 147
Weinberg, W. R. 130
Weismann, August 109, 120, 137, 180
Woese, Carl R. 72

Y

Yağmur ormanları 195, 206, 226
Yakınsayan evrim 92, 276, 279, 280
Yalıtılmış popülasyon 243
Yalıtım mekanizmaları 168, 212, 215, 216, 217, 219, 222, 228, 230, 231, 233, 333
Yarasa 47, 50, 51, 60, 145, 180, 206, 256, 260, 262, 271, 275
Yaratılışçılık 24, 36, 356
Yaşam 7, 8, 10, 55, 56, 66, 67, 68, 70, 71, 76, 87, 156, 158, 159, 167, 190, 195, 197, 235, 252, 265, 268, 269, 277, 294, 307, 310, 324, 328, 354
Yaşayan fosil 234, 245, 328, 333, 341, 356
Yatay transfer 140, 141, 144
Yeni Gine 7, 8, 9, 10, 58, 195, 196
Yeni Zelanda 162, 171, 200, 253, 343, 344, 345
Yırtıcı 47, 90, 96, 158, 159, 180, 186, 194, 196, 235, 250, 262, 299, 319, 340
Yosun 26, 78, 86, 94, 133, 162, 205
Yucatan Yarımadası 252
Yumurta 27, 29, 77, 84, 111, 125, 126, 133, 136, 137, 138, 166, 168, 184, 194, 313, 332, 348, 350, 351, 352, 356
Yumuşakça 49, 53, 79, 83, 86, 87, 89, 93, 172, 173, 185, 245, 254

Z

Zahavi, Amotz 178
Zigot 84, 111, 126, 137, 145, 155, 156, 166, 180, 184, 215, 332, 343, 349, 354, 356
Zuckerkandl 64
Zürafa 42, 112, 175, 192

Evrim nedir, nasıl gerçekleşir ve neden yeryüzündeki yaşamın inanılmaz çeşitliliğine en mantıklı açıklamayı getirir?

Evrim son iki yüzyıl içinde ortaya atılmış en büyük fikirdir; etkileri bilimin ötesine geçmiştir. Ama Darwin'in zamanından bu yana evrim düşüncesiyle ilgili pek çok gelişme kaydedilmiş olmasına karşın hâlâ evrimin tam olarak ne olduğu konusunda yaygın bir kafa karışıklığı bulunmaktadır.

Evrim Nedir? adlı bu eserde, modern biyolojinin kurucularından biri olan Ernst Mayr evrim konusunda bildiklerimizi ve bilmediklerimizi anlatıyor; bu fikrin dünyayı algılayışımızı nasıl değiştirdiğini ele alıyor. *Evrim Nedir?*, Darwin'in *Türlerin Kökeni* adlı eserinden sonra bu konuda yazılmış en iyi kitap!

Mayr'ın Evrim Nedir? *adlı eseri hakkındaki görüşlerimi, evrime pek ilgi duymayanların bile alıp okumaları gereken bir kitap olduğunu söyleyerek özetleyebilirim. Karşılığını bol bol alacaksınız. Evrim üzerine daha iyi bir kitap yok. Bunun gibi bir kitap da asla olmayacak.*

— Jared M. Diamond,
Tüfek, Mikrop ve Çelik adlı kitabın yazarı





internet satış:
saykitap.com
22,50 TL
ISBN 978-605-02-0488-9
9 786050 204889
SAY YAYINLARI

Popüler Bilim