

Önsöz

Evrin teorisi, ortaya atıldığı günden beri gerek biyolojide gerekse diğer entellektüel çevrelerde en fazla tartışma konusu olan bir fikir ve görüştür. Biyolojinin diğer hiç bir dalında ve konusunda ortaya atılan yeni görüşler ve fikirler evrim fikri kadar ilgi çekmemiş ve üzerinde tartışılmamıştır.

Evrin teorisi hayatın ve organizmaların yeryüzünde geçmişten günümüze kadar nasıl bir gelişim seyri izleyerek farklılaşıp çeşitlendiğini açıklamaya çalışır. Evrimci bir görüşe göre hayat sürekli değişim ve farklılaşma gösteren bir süreçtir. Bu sürecin başlıca dinamikleri ise doğal seleksiyon ve mutasyonlardır.

Canlıların genetik programları sürekli olarak mutasyonlar ve benzer faktörlerle değişirler. Bu değişim sonucu farklı özellikler kazanan organizmalar, içinde bulundukları ve kendileri gibi değişken olan çevreye uyum problemi ile karşılaşır. Uyabilenler varlıklarını sürdürürler uyamayanlar ise elimine olarak ortadan kalkarlar.

Evrin görüşüne göre hayat geçmişten günümüze sürekli olarak dallanıp gelişen bir ağaca benzer. Canlılar tıpkı bir ağaç gibi bir kaynaktan defalarca dallanarak günümüze kadar gelmişler ve günümüzdeki tür çeşitliliğini oluşturmuşlardır. Evrim ağacının çatallandığı her noktada bir ortak ata bulunur. Yeni nesiller bu ortak atadan dallanarak gelişirler.

Biyolojinin gelişme ve ilerlemesine paralel olarak evrim görüşünün kendisi de zaman içinde gelişmiş ve “evrimleşmiştir”. Özellikle paleontolojinin ve moleküler biyolojinin ilerlemesi ve bu bilim dallarında yeni bulguların elde edilmesi evrimci görüşte de çok önemli “revizyonların” yapılmasına sebep olmuştur.

Ancak ayrıntıda birçok tartışma olsa da günümüzde biyoloji çevrelerinde evrim görüşünün tamamen yerleşmiş olduğunu söylemek mümkündür. Artık biyolojinin bütün dalları evrim görüşünün ışığında ve prensipleri çerçevesinde çalışmakta ve değerlendirmeler buna göre yapılmaktadır.

Kısa ve oldukça özet şekilde hazırlanan bu ders notları Eğitim ve Fen-Edebiyat Fakültelerinin Biyoloji bölümlerinde okutulan evrim derslerinde öğrenciye yeterli bilgileri sağlayan bir kaynak olacak şekilde düşünülmüştür. Notlar hazırlanırken konu ile ilgili genellikle en son bilgiler ve gelişmelerin bulunduğu kaynaklardan yararlanılmıştır.

Prof. Dr. Kemal SOLAK

EVİRİM

Tarihsel gelişim

Darwin'in ortaya attığı evrim görüşünü değerlendirmek ve daha iyi anlamak için bu görüşü “dünya” ve “hayat” ile ilgili insan toplumlarında daha önce hakim olan görüşlerle karşılaştırmak gerekir. “Darwinizm” gibi entelektüel devrim yapan bir görüşün etkileri mantığa bağlı olduğu kadar ortaya atıldığı zamana da bağlıdır.

Yayınlandığı zaman bakımından Darwin'in ilk eseri olan “Türlerin Orijini” gerçekten radikal bir eserdir. Bu eser hem zamanında hakim olan bilimsel görüşlere hem de Doğu Kültürünün derin köklerine karşı çıkmış ve meydan okumuştur. Darwin'in hayat hakkındaki görüşü, “*Yeryüzünün sadece birkaç bin yıl yaşında olduğunu ve yaratıcı tarafından ayrı ayrı olarak sadece bir haftada yaratılmış ve değişmeden kalan hayat formlarıyla iskan edilmiş olduğunu*” savunan ve yüzyıllar boyunca bütün dünyaya hakim olan geleneksel inanışa tamamen karşıdır.

Aslında çok sayıda eski klasik Yunan Filozofu hayatın kademeli bir şekilde yavaş yavaş geliştiğine ve evrimleştiğine inanmışlardır. Ancak bunlar arasında Doğu Kültürünü en çok etkileyen Eflatun (M.Ö. 427-347) ve öğrencisi Aristo (M.Ö. 384-322) gibi düşünürlerin evrim kavramı ile bağdaşmayan görüşleri olmuştur. Mesela Eflatun iki farklı dünyaya inanıyordu. Bunlardan birisi “*ideal ve ölümsüz gerçek dünya*” diğeri ise duygularımızın algıladığı “*kusurlu ve gerçek olmayan*” dünyaydı. Ona göre çevrelerine mükemmel bir şekilde adapte olmuş ideal organizmaların bulunduğu bir dünyada “evrimleşme”, amaca zararı dokunan ve hedefi şaşırtan bir görüş olmalıydı.

Aristo bütün canlıların, daha sonra “*skala nature*” adı verilen, gittikçe artan komplekslikte bir derecelenme veya bir merdiven şeklinde düzenlenebileceğine inanmaktaydı. Bu düzenlenmede her canlı formunun kendisine ayrılmış özel bir yeri vardı ve bu yer değişmezdi.

2000 yıl boyunca devam eden böyle bir görüşe göre canlı türleri, sabit ve mükemmel olarak yaratılmış ve hiçbir zaman değişmez varlıklar olarak kabul edilmiştir.

Hristiyan kültürde ise, benzer bir düşünceyle, “*türlerin birbirinden bağımsız ve ayrı olarak yaratıldıkları ve sabit oldukları*” görüşü işlenmekteydi. 1700'lerde Avrupa ve Amerika'da biyolojiye hakim olan “*doğal teoloji*” fikriydi. Bu fikrin ışığı altında doğa, Yaratıcının planlarının ortaya çıkarılması amacıyla incelenmekteydi. Doğal teolojistler, türlerin içinde bulunduğu ve yaşadığı ortama nasıl adapte olduğunu göstermek suretiyle Yaratıcının bu türleri özel bir maksat için yaratmış olduğunun delillerini göstermiş olmaktaydılar. Doğal teolojinin başlıca amacı Yaratıcının yarattığı hayat formlarının hangi basamakta bulunduklarını belirlemek üzere türlerin sınıflandırmasını yapmaktır.

İsveçli bir doktor ve botanikçi olan Carolus Linnaeus (1707-1778) hayat formlarının çeşitliliğini ve düzenini “*Yaratıcının izzet ve celali için*” araştırmak istemiştir. Linnaeus taksonominin kurucusudur. Bilindiği gibi taksonomi çeşitli hayat formlarının isimlendirme ve sınıflandırması ile ilgilenen bir bilim dalıdır.

Linnaeus organizmaları, günümüzde de kullanılan, cins ve tür olarak iki isimle (binominal) isimlendirme sistemini geliştirmiştir. Ayrıca Linnaeus benzer türleri birlikte gruplandırmada kullanılan ve gittikçe yükselen bir hiyerarşik sistem kurmuştur. Bu sistemde benzer türler aynı cins içerisinde, benzer cinsler aynı familya içerisinde vs. gruplandırılmaktadır. Linnaeus'un bu sisteminde benzer türlerin bir araya getirilmesi herhangi bir evrimsel akrabalık

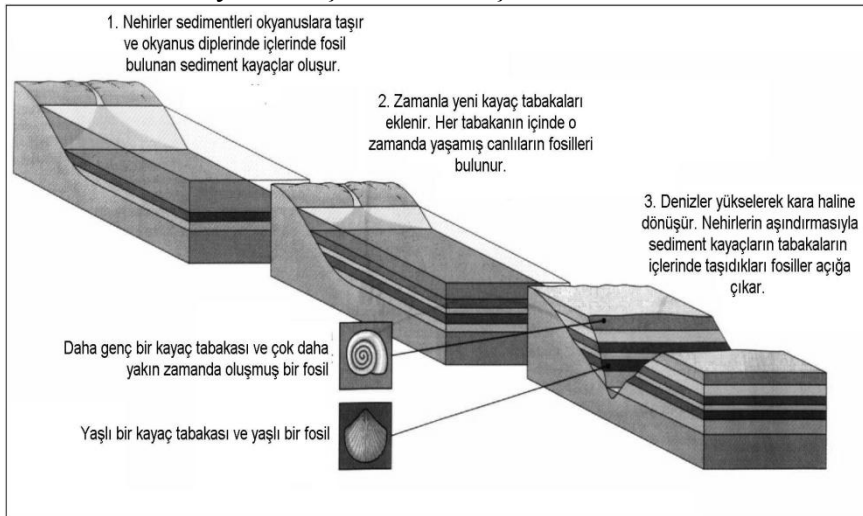
ilişkinisi göstermez. Ancak bir asır sonra Linnaeus'un taksonomik sistemi evrim konusundaki Darwin'in tartışmalarında odak noktası olmuştur.

Fosillerin araştırılması Darwin'in fikirleri için temel oluşturur. Bilindiği gibi fosiller geçmişte yaşamış organizmaların kayaçlar içerisinde mineralize olmuş halde bulunan kalıntıları veya izleridir.

Fosillerin büyük çoğunluğu deniz ve göl tabanlarında ve bataklıklarda biriken kum ve çamurlardan oluşan sediment kayaçların içinde bulunur. Yeni oluşan sediment tabakaları eskilerin üzerine kaplar ve bunları baskılayarak tabakalı sediment kayaçlarının oluşumunu sağlarlar. Daha sonra üst tabakalar erozyonla aşındığında alttaki tabakalar açığa çıkar. Tabakalar içerisinde bulunan fosiller zamanlar boyunca yer yüzünde yaşamış organizmaların birbirini izleyen süksesyonlarını gösterir (Şekil 1).

Fosil bilimi olan paleontoloji başlıca Fransız anatomisti Georges Cuvier (1769-1832) tarafından geliştirilmiştir. Bu bilim adamı Yeryüzünde hayatın hikayesinin fosil ihtiva eden kayaç tabakalarında yazılı olduğunu görerek Paris Bazeni'nde bulunan fosil türlerin süksesyonunu ortaya çıkarmıştır.

Cuvier'in bulgularına göre bu bölgede bulunan her tabakada diğerlerine hiç benzemeyen fosil türler bulunmaktadır. Ayrıca bu bulgulara göre daha derinde bulunan tabakalardaki flora ve fauna daha yüzeyle bulunan tabakalardaki flora ve faunadan çok daha fazla farklılık göstermektedir. Cuvier'e göre bu farklılık Yeryüzü tarihinde sık sık tekrarlanan "felaketlerin" bir sonucudur. Tabakadan tabakaya yeni türler oluşmakta ve eskiler yok olmaktadır. **Katastrofizim** denilen bu görüşe göre tabakalar arasındaki sınırların her birisi sel veya kuraklık gibi bir felaketin olduğu zamana rastlamaktadır. Böyle bir felaket sonucu o zamanda yaşayan türlerin birçoğu yok olmuştur. Cuvier'e göre bu periyodik felaketler genellikle sınırlı coğrafik bölgelerde gerçekleşmiş ve felaket sonucu tahrip olan bölgeler daha sonra etraftaki diğer alanlardan gelen türler tarafından yeniden şenlendirilmiştir.



Şekil 1. Sediment kayaçların oluşumu ve çeşitli zamanlarda bu kayaçların içinde fosillerin yerleşmesi.

1795'te İskoçya'lı bir jeolog olan James Hutton (1726-1797) Yeryüzü şekillerinin oluşumunu sağlayan jeolojik süreçlerle ilgili ve Cuvier'in katastrofizim teorisine karşı alternatif bir görüş ileri sürmüştür. Bu görüşe göre Yeryüzü şekillerini, günümüzde de etkili olmaya devam eden mekanizmalarla açıklamak mümkündür. Mesela kanyonlar nehirlerin sürekli olarak kayaları aşındırmasıyla oluşmaktadır. Sediment (tortul) kayaçlar, nehirlerin karalardan

aşındırarak denizlere sürükledikleri partiküllerin tabakalar halinde birikimi sonucu oluşmaktadır.

Hutton'un Yeryüzünün jeolojik özelliklerini bu şekilde açıklayan teorisine **gradualizm teorisi** adı verilir. Bu teoriye göre Yeryüzündeki büyük değişimler yavaş fakat sürekli ve kesintisiz olarak çalışan süreçlerin birikiminin bir ürünüdür.

Darwin'in çağında yaşamış diğer önemli bir jeolog olan Charles Lyell (1797-1875) Hutton'un gradualizm teorisini **uniformitarianizm teorisi** olarak yeniden düzenledi.

Lyell'in fikrine göre jeolojik süreçler Yeryüzü tarihi boyunca hiçbir zaman değişmez. Mesela dağların oluşumunu ve aşınmasını sağlayan güçler değişmemiştir. Bu güçler geçmişte olduğu gibi günümüzde de aynı hızla çalışmaktadır. Bu özelliğini ifade etmek için teorisinin adını da "uniformitarianizm" olarak değiştirmiştir.

Darwin, bu iki bilim adamından ve görüşlerinden son derece etkilenecek iki sonuca varmıştır. Birincisi, Hutton'un dediğine göre jeolojik değişimler ani bir şekilde değil de yavaş ve ağır bir şekilde gerçekleşiyorsa yer küremiz çok yaşlı olmalıdır. Özellikle İncil gibi semavi kitaplara dayandığını söyleyen birçok din adamının iddia ettiği gibi Yeryüzü 6000 yıldan çok daha fazla yaşlı olması gerekir.

İkinci sonuç ise, uzun bir zaman periyodu boyunca sürekli olarak gerçekleşen ve yavaş ve belirsiz gibi görünen süreçler, esaslı ve büyük değişikliklere sebep olabilir.

On dokuzuncu yüzyılın sonuna doğru çok sayıda tabiat bilgini Yeryüzünün evrimi boyunca hayatın da birlikte evrimleştiğini ileri sürmüşlerdir. Ancak bunlardan sadece Darwin'in öncüsü sayılan Jean Baptiste Lamarck (1744-1849), hayatın nasıl evrimleştiğini açıklamaya çalışan kapsamlı bir model geliştirebilmiştir.

Lamarck, evrimle ilgili teorisini 1809'da Darwin'in doğduğu sene yayınlamıştır. Lamarck o yıllarda Paris'te Doğa Tarihi Müzesi'nde omurgasız hayvanlar koleksiyonundan sorumlu bir görevli olarak çalışmaktaydı. Lamarck yaşayan türler ile bunlara benzeyen fosil formlarını karşılaştırmak suretiyle çok sayıda canlı nesillerini oluşturabileceğinin farkına vardı. Nesiller, en eski fosil örneklerinden en yeni örneklerle kadar uzanan ve buradan da günümüzde yaşayan benzerlerine varan, kronolojik serilerden oluşmuş birbirini izleyen organizma silsileleridir.

Aristo'nun düşündüğü tek bir "*yaratıklar merdivenine*" bedel Lamarck, oluşturduğu nesillerle çok sayıda "*merdivenin*" olduğunu görmüştür. Ona göre türler, bu merdivenlerden yükseldikçe daha kompleks ve karmaşık hale gelmektedirler. En aşağı basamaklarda mikroskobik organizmalar bulunmaktadır. Lamarck'ın inancına göre bunlar cansız maddelerden spontan olarak sürekli şekilde yaratılmaktadır. Evrim merdiveninin en üst basamaklarında ise en kompleks yapılı bitki ve hayvanlar bulunmaktadır.

Lamarck'a göre organizmaların evrimi, bunların içinde doğuştan var olan bir eğilimin etkisiyle gerçekleşmekte ve organizmalar bu "*iç eğilim*" sonucu gittikçe daha kompleks ve mükemmel hale gelmektedirler. Organizmalar mükemmelleştikçe çevrelerindeki şartlara çok daha iyi bir şekilde adapte olmuşlardır. Böylece Lamarck evrimin, organizmaların kendi içlerinden kaynaklanan "*arzuların*" bir sonucu olduğuna veya diğer bir deyimle organizmaların "*ihtiyaç duymalarından*" kaynaklandığına inanmıştır.

Lamarck, organizmaların içinde yaşadıkları çevrenin şartlarına özel olarak adaptasyonları ile ilgili, kendi zamanında da oldukça popüler olan, iki görüş ileri sürmüştür.

Bunlardan birincisi "*kullanma*" ve "*kullanmama*" görüşüdür. Bu görüşe göre bir organizmanın vücudunun kullanılan kısımları ve organları büyür ve daha güçlü hale gelir. Kullanılmayanlar ise zayıflar ve bozularak kaybolur. Lamarck bu görüşe delil olarak bir demircinin balyozu tutan kolunun kaslarının gittikçe büyüdüğünü ve güçlendiğini ve daha yüksek dallardaki yapraklara uzanabilmek için bir zürafanın boynunun gittikçe uzadığını

göstermiştir.

Lamarck'ın benimsediği ikinci fikir “*kazanılan karakterlerin kalıtsal olduğu ve döllere taşındığı*” görüşüdür. Kalıtımla ilgili bu görüşe göre bir organizmanın yaşadığı sürece kazanmış olduğu bazı özellikler döllerine geçebilir. Zürafanın uzun boynu, Lamarck'a göre geçmiş nesillerinin her generasyonda boyunlarını biraz daha fazla uzatmalarının ortaya koyduğu bir birikimden başka bir şey değildir.

Ancak kazanılmış özelliklerin yavrulara geçtiğini gösteren hiçbir bilimsel delil yoktur. Demirci hayatı boyunca çekiç sallayarak kendi kol kaslarını daha büyük ve güçlü hale getirebilir. Ancak kazanmış olduğu bu özelliği genlerine ve dolayısıyla yavrularına aktaramaz.

Her ne kadar Lamarck'ın “*kazanılmış özelliklerin nesillere geçebileceği*” temeline dayalı bir evrim görüşü günümüzde bilim çevrelerince alay konusu olsa da kendi zamanında bu görüş herkes tarafından kabul görmekteydi. Hatta Darwin, buna karşılık “makul” bir alternatif ileri sürememişti. Ancak Lamarck'la çağdaş olan birçok bilim adamına göre evrimin şöyle veya böyle olmuş olması önemsiz bir konuydu. Zira bunlar türlerin sabit olduğuna o kadar güçlü bir şekilde inanmaktaydılar ki evrimle ilgili herhangi bir görüşün onlar tarafından ciddiye alınması mümkün değildi. Lamarck, özellikle Cuvier tarafından, fena şekilde hırpalanmıştır.

On dokuzuncu yüzyılın sonuna doğru bütün entelektüel çevreye **doğal teoloji** olarak adlandırılan görüş hakim olmuştur. Bu görüşe göre “*her canlı özel olarak yaratıldığı için içinde yaşamış olduğu çevreye mükemmel olarak uyum gösterir*”.

Lamarck'ın ileri sürdüğü evrim teorisi birçok bakımdan hayal ürünü olsa da bazı yönleriyle değerlidir. İleri sürüldüğü zamana göre fosilleri ve yaşayan organizma çeşitliliğini, Yeryüzünün “binler” ile ifade edilemeyecek kadar çok uzun bir geçmişi olduğunu ve özellikle organizmaların çevrelerine adaptasyonunu en iyi açıklayan görüş Lamarck'ın ileri sürdüğü evrim görüşüdür.

Lamarck'tan sonra evrim konusunda ihtilal denilebilecek anlamında fikir ve açıklama Charles Darwin (1809-1882)'den gelmiştir.

Darwin 1831'de Beagle adı bir araştırma gemisi ile Güney Amerika'nın sahillerinde beş yıl süren bir seyahate katıldı. Geminin asıl görevi Güney Amerika sahillerinin haritasını çıkarmaktı. Ancak Darwin seyahati boyunca zamanının büyük bir kısmını kıyılarda geçirmiş ve kıta boyunca çok çeşitli ve farklı çevrelerde bulunan eksotik bitki ve hayvan türlerini inceleyerek bunlardan örnekler toplamıştır.

Bu incelemeler sırasında Darwin'in dikkatini çeken en önemli nokta bu ortamlarda bulunan bitki ve hayvan türlerinin Avrupa'da bulunanlardan çok farklı olmasıdır. Önemli diğer bir nokta da Güney Amerika'nın ılıman bölgelerinde bulunan bitki ve hayvanların, bu kıtanın tropik bölgelerinde yaşayan bitki ve hayvanlara Avrupa'nın ılıman bölgelerinde yaşayan hayvan ve bitkilerden çok daha fazla benzerlik göstermeleri ve bunlarla ilişkili olmalarıdır.

Darwin, buradan topladığı fosillerin yaşayan modern türlerden çok farklı olduklarına fakat Güney Amerika'da yaşayan türlere çok benzerlik gösterdiğine de dikkat etmiştir.

Yaptığı bu incelemeler sonunda Darwin türlerin coğrafik dağılımı konusunda tereddüde düşmüştü. Özellikle Galapagos takım adalarındaki fauna (hayvan topluluğu) çok dikkat çekiciydi.

Bu adalar Güney Amerika kıyılarına 900 km uzakta ekvator boyunca uzanan bir grup oldukça genç volkanik takım adalarından oluşmaktadır. Bu adalarda yaşayan hayvan türlerinin büyük çoğunluğu her ne kadar Güney Amerika ana kıtasında yaşayan türlere benzerlik gösterebilir de dünyanın diğer hiçbir yerinde bulunmayan türlerdir. Sanki bu türler Güney Amerika kıtasında yaşayan atalarından ayrılarak bu adalara gelmiş ve burada yerleşerek

farklılaşmış ve her ada için farklı formlar halini almış türler olarak görülmektedir.

Galapagos adalarında Darwin'in en çok dikkatini çeken ispinozlar olmuştur. Takım adalarda birbirlerine çok benzemekle beraber 13 farklı ispinoz türü yaşamaktadır. Bunlardan bazı türler sadece bir adada bulunurken diğer bazıları birbirine çok yakın iki veya daha fazla sayıda ada üzerinde bulunmaktadır.

Darwin araştırma gezisi sırasında Lyell'in Jeolojinin Prensipleri adlı eserini okudu. Galapagos'ta bulunduğu sırada yaptığı incelemeleri de göz önünde alarak kilisenin Yeryüzünün geçmişi ile ilgili inanişına itiraz etti. Bu inanişe göre “*Yeryüzü birkaç bin sene önce birden yaratılmıştır ve yaratıldığı şekliyle hiç değişmeden devam etmektedir*”.

Edindiği bilgiye ve seyahati sırasında gördüklerine göre Darwin, Yeryüzünün çok daha eski bir geçmişe sahip olduğu ve devamlı olarak da değişmekte olduğu kanısına vardı. Böylece Yeryüzündeki hayatın “*evrimleşerek*” meydana geldiği konusundaki görüşünün ortaya çıkmasında önemli bir adım atmış oldu.

1836'da seyahatten döndükten sonra Darwin, Beagle'de bulunduğu beş sene boyunca elde ettiği bütün verileri tekrar gözden geçirmiş ve özellikle yeni oluşan türlerin orijini üzerinde durmuştur. Ona göre yeni bir tür eski bir türden, farklı bir ortama olan adaptasyonların birikimi sonucu oluşmaktadır. Mesela tek bir türün popülasyonu coğrafik bir engelle ikiye bölünürse ayrılan popülasyonlar görünüş ve fonksiyon bakımından zaman geçtikçe birbirlerinden farklılaşacaklar ve her biri, içinde yaşadıkları lokal çevre şartlarına adapte olacaklardır. Birbirlerinden ayrılan bu popülasyonlarda nesiller boyu biriken farklılıklar bunların ayrı türler haline dönüşmesini sonuç verecek ve böylece eski bir türden yeni türler meydana gelmiş olacaktır.

Darwin'in Galapagos takım adalarına yaptığı bu seyahatten yıllar sonra biyologlar buradaki ispinozlarda görülen tür çeşitliğinin adalar arasında oluşan coğrafik izolasyonlar sonucu aynı türden farklılaşarak meydana geldiği sonucuna varmışlardır. İspinozlar, beslenme şekillerine uygun olarak gagalarının farklı olmasıyla birbirlerinden ayrılmaktadır.

1840'ların başında Darwin, evrimin mekanizması olarak düşündüğü doğal seleksiyon üzerinde çalışarak bu konudaki düşüncelerini olgunlaştırdı. 1844 te türlerin orijini ve doğal seleksiyon konusunda uzun bir makale yazdı. Bu sırada çeşitli alanlarda evrimle ilgili görüşler ortaya atılmaktaydı. Darwin evrimle ilgili görüşlerini daha fazla delillendirmek istiyor, araştırmalarını ve vardığı sonuçları yayınlamakta isteksiz davranıyordu. Evrim konusunda henüz kendisi tam ikna olmamış olsa da Lyell, daha önce birisi erken davranmadan Darwin'i görüşlerini yayınlamaya zorluyordu. Gerçekten 1858'de Darwin Alfred Wallace (1823-1913)'den bir mektup aldı. Mektuba ek olarak gönderilen bir makalede Wallace, tıpkı Darwin'in vardığı sonuçlara benzer şekilde bir doğal seleksiyon teorisi geliştirmiş olduğunu bildirmekteydi. Wallace Darwin'den eserinin incelenmesini ve yayınlanmak üzere değerlendirmesini istedi. Lyell haklı çıkmıştı. Bunun üzerine Darwin “Türlerin Orijini” adlı eserini hızla tamamladı ve ertesi yıl eser yayınlandı.

Darwinizmin iki yönü vardır. Bir yönü, canlıların temelde birlik ve benzerlik göstermekle beraber türlerin çeşitliliğini açıklamak için “*evrimleşme*” fikrini kullanması, diğer yönü ise evrimin gerçekleşmesinde etkili mekanizma olarak “*doğal seleksiyon*” kavramını kullanmasıdır.

Türlerin Orijini adlı eserin ilk baskısında Darwin, kitabın son paragrafına kadar “evrim” kelimesini kullanmamıştır. Bunun yerine “*modifikasyonla oluşan nesil*” cümlesi kullanılmaktadır. Darwin canlıların temel özelliklerinde birlik ve benzerlik göstermelerini, bütün organizmaların uzak geçmişte yaşamış bilinmeyen bir prototipten kaynaklanmış olmalarına bağlamaktaydı. Bu organizmadan türeyen nesiller milyonlarca yıl boyunca çok çeşitli ve farklı habitatlarda

yaşamının sonucu modifikasyonlarla ve adaptasyonlarla değişmişler ve birbirlerinden farklılaşarak ayrılmışlardır.

Darwin'e göre canlılık bir ağaç gibi gelişmiştir. Nasıl bir ağacın ana gövdesi dallara bunlar da tekrar dalla ayrılarak en uç noktalara kadar gelişirse canlılar da tıpkı bu ağaç gibi bir kaynaktan defalarca dallanarak günümüze kadar gelmişler ve günümüzdeki tür çeşitliliğini oluşturmuşlardır. Evrim ağacının çatallandığı her noktada bir “*ortak ata*” bulunmakta ve yeni nesiller bu ortak atadan dallanarak gelişmektedir. Aslan ve kaplan gibi yakın benzerlik gösteren türler, ortak atalarının zamanımıza en yakın olması, diğer bir değişle bu hayvanların hayat ağacının en son ve küçük dallarını oluşturmaları nedeniyle çok sayıda ortak özelliğe sahiptirler.

Evrim ağacının dallarının birçoğu hatta en büyük ve ana dallar kör uçlar halinde sonlanmıştır. Türlerin yaklaşık %99'nun nesli tükenmiştir ve günümüzde artık yaşamamaktadır.

Darwin'e göre doğal hiyerarşi ile ilgili Linnaeus'un şeması canlıların soyağacını yansıtmaktaydı. Bu şemada farklı taksonomik seviyelerde bulunan organizmalar ortak atalardan gelişmiş silsilelerle ilgiliydi. Aslan ve kaplanlar birbirlerine, aslan ve atlara göre daha yakınsa bu durum evrimin modern türler arasında farklı derecelerde akrabalık işaretleri koyduğunu göstermekteydi.

Taksonomi insanın oluşturduğu bir sistemdir. Bundan dolayı sadece taksonomiye bakılarak ortak bir atanın varlığını ispat edilemez. Ancak diğer birçok delille birlikte düşünüldüğünde taksonominin, evrimi anlatan görünümünü inkar etmek mümkün değildir. Mesela yapılacak bir genetik analiz sonucu aslan ve kaplan türlerinin anatomik ve diğer benzerliklerinin yanında birbirine çok yakın bir “*kalıtsal alt yapıya*” sahip oldukları görülür.

Adının “Türlerin Orijini” olmasına rağmen Darwin kitabında türlerin nasıl oluştuklarına çok az yer vermiştir. Bunun yerine kitapta, türlerin oluşturdukları popülasyonların doğal seleksiyon yoluyla bulundukları çevreye daha iyi bir şekilde nasıl adapte olabildiklerinden bahsedilmektedir.

Evrimci bir biyolog olan Ernst Mayr yaptığı beş gözleme dayanarak Darwin'in evrim teorisini üç başlık altında toplamıştır.

Gözlem 1. Bütün türlerin çok yüksek bir üreme yetenekleri vardır. Bir türün bütün fertleri başarılı bir şekilde üreyebilirse bu türün popülasyon büyüklüğü geometrik olarak (eksponensiyal şekilde) artar.

Gözlem 2. Ancak mevsimsel dalgalanmalar hariç bir türün popülasyon büyüklüğü stabil olarak kalma eğilimindedir.

Gözlem 3. Popülasyonun bulunduğu çevrede gıda ve diğer kaynaklar sınırlıdır.

Bu üç gözlemden çıkan **Birinci sonuç:** Çevredeki kaynakların taşıyabileceğinden fazla sayıda üreme, popülasyonu oluşturan fertler arasında kaynakları paylaşmak için bir mücadeleyi kaçınılmaz hale getirecektir. Bunun sonucu her generasyonda oluşan fertlerin sadece bir kısmı yaşayabilecek ve varlıklarını sürdürebilecektir.

Gözlem 4. Popülasyonu oluşturan fertler taşıdıkları özellikler bakımından birbirlerinden önemli derecede farklılıklar gösterirler. Birbirinin aynı olan iki fert yoktur.

Gözlem 5. Bu farklılıkların büyük çoğunluğu kalıtsal farklılıklardır.

Bu gözlemlerden çıkan **İkinci sonuç:** Popülasyonun fertleri arasında gerçekleşen “*var olma savaşı*” rastgele bir mücadele olmayıp savaşa katılan fertlerin taşıdıkları kalıtsal özelliklere bağlıdır. Çevreye uyumlarını en iyi şekilde sağlayan özelliklere sahip olan fertler, çevreye uymada yeterli özelliklere sahip olmayan fertlere göre bu savaşta çok daha başarılı olacak ve daha fazla üreme imkânına kavuşacaklardır.

Üçüncü sonuç: Hayatta kalabilmek ve üreyebilmek için fertlerin bu şekilde üstün

özelliklere sahip olması, popülasyonda generasyonlar boyunca bu özelliklerin birikmesine ve popülasyonun zamanla yavaş bir şekilde değişmesine sebep olur.

Yukarıdaki gözlemler ve sonuçlara göre Darwin'in ortaya koyduğu ana fikir özetlenirse:

Doğal seleksiyon, fertlerin hayatta kalma ve üremede gösterdikleri başarıdaki farklılığının bir sonucudur. Doğal seleksiyon, bir popülasyonu oluşturan fertlerin farklı kalıtsal özellikleri ile bu fertlerin içinde yaşadıkları çevre arasında gerçekleşen karşılıklı bir ilişkidir. Doğal seleksiyon sonucu popülasyonlar bulundukları çevreye adapte olurlar.

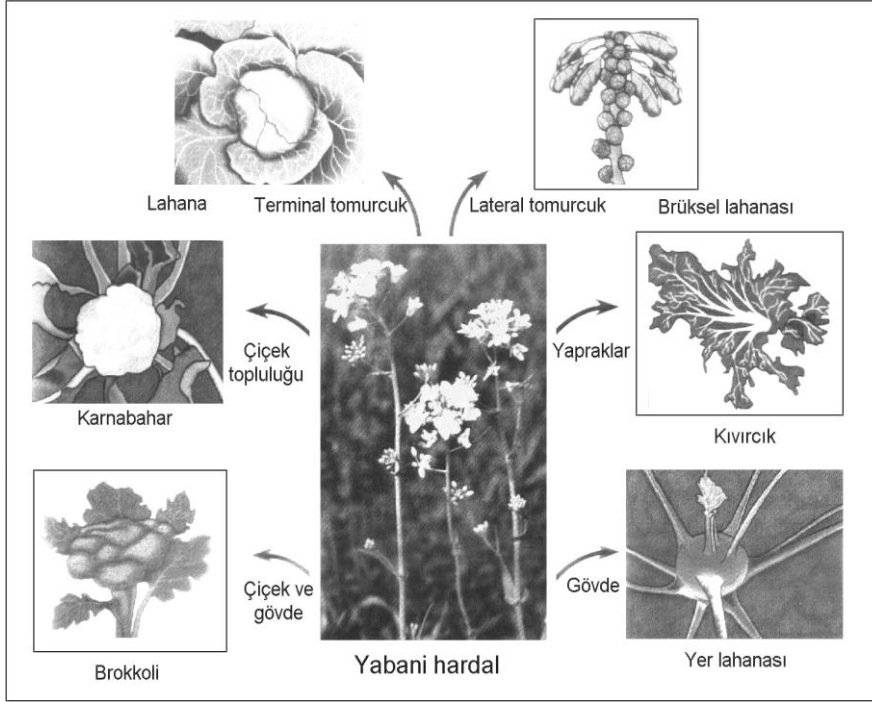
Darwin'in görüşünde birbirleriyle çok yakından ilişkili üç temel kavram vardır. Bunlar (1) *doğal seleksiyon*, (2) *hayatta kalma için mücadele* ve (3) *organizmaların üreme kapasiteleri*. Hayatta kalma için mücadele konusunda Darwin, Thomas Malthus'un fikirlerinden etkilenmiştir.

Malthus'a göre insanların yaşadıkları açlık, hastalık, evsizlik ve savaş gibi olaylar, insan popülasyonunun artış hızının gıda kaynakları ve diğer imkanların artış hızına göre çok daha fazla olmasının kaçınılmaz bir sonucudur. Bütün canlı türleri aşırı derecede üreme kapasitesine sahiptir. Ancak üretilen yumurtaların, doğan bebeklerin ve etrafa dağıtılan tohumların çok az bir kısmı hayatta kalabilir ve gelişmelerini tamamlayarak üreyebilme imkanını bulurlar. Geriye kalan büyük çoğunluk ise başkalarına yem olur, açlıktan ölür, donar, hastalıktan ölür, çiftleşemez veya başka bir sebepten dolayı üreyemez.

Çevre şartları, generasyonlar boyunca popülasyondaki bazı fertleri diğerlerine tercih ederek seçer ve kalıtsal varyasyonları ortaya çıkarırlar. Bunun yanında tercihli üreme (erkek ve dişilerin birbirini seçerken rastgele davranmaması ve seçimlerini karşı cinsin belli özelliklerine göre yapması) bazı özelliklerin daha sonraki generasyonlarda oransal olarak artmasına ve bu özellikleri taşıyan fertlerin popülasyonda hakim olmasına sebep olur.

Seleksiyonun popülasyonda önemli değişmelere sebep olabileceğini göstermek için Darwin delil olarak yapay seleksiyonu kullanmıştır. Yapay seleksiyon genellikle insanlar tarafından evcil hayvan ve bitkilerde uygulanan bir metottur. İnsanlar bir türün istedikleri özelliklere sahip fertlerini birbirleriyle generasyonlar boyunca çiftleştirerek bu türleri değiştirmişlerdir. Gıda olarak yetiştirdiğimiz ve ürettiğimiz bitki ve hayvanlar yabani atalarına çok az benzerlik gösterirler (Şekil 2).

Tercihli çiftleştirmenin yeni formlar oluşturmadaki gücü özellikle evcil hayvanlarda çok açık bir şekilde görülebilir.



Şekil 2. Yapay seleksiyon. Bu sebzelerin hepsi ortak bir ata olan yabani hardaldan türetilmiştir. Üreticiler bu bitkinin farklı kısımları üzerinde yoğunlaşarak böyle değişik sonuçlar elde etmişlerdir.

Darwin'e göre yapay seleksiyonla kısa bir zamanda bu şekilde çok büyük değişiklikler elde edilebiliyorsa, türlerde de doğal seleksiyonla yüzlerce veya binlerce generasyonlar boyunca çok önemli değişimlerin gerçekleşmiş olması gerekir. Bazı kalıtsal özelliklerin diğerlerine göre avantajı ve üstünlüğü çok az da olsa doğal seleksiyonun, daha az avantajı olan özelliklere sahip fertleri generasyonlar boyunca elimine etmesi (ayıklaması) sonucu bu avantajlı ve üstün özellikler popülasyonda birikir ve favori hale gelirler.

Darwin evrim teorisini geliştirirken Lyell'in jeolojisinde önemli bir kavram olan **gradualizm** görüşünü kullanmıştır. Bu görüş ışığında Darwin'e göre Yeryüzünde hayat, küçük değişimlerin üst üste yığılmasıyla birikimi sonucu evrimleşerek günümüze kadar gelmiştir. Değişen çevre şartlarında uzun zamanlar boyunca etkili olan doğal seleksiyon ise canlı çeşitliliğinin temel sebebidir.

Evrimde önemli olan fertlerden çok popülasyonlardır. Popülasyon bilindiği gibi belli bir bölgede yaşayan bir türe ait fertlerin oluşturduğu topluluktur. Popülasyon evrimin gerçekleşebildiği en küçük gruptur. Doğal seleksiyon fertler ve içinde yaşadıkları çevre arasındaki karşılıklı ilişkiye dayanır. Ancak *fertler evrimleşmez popülasyonlar evrimleşir*. Evrim ancak bir popülasyondaki varyasyonların birbirini izleyen generasyonlar boyunca oransal olarak değişimi olarak ölçülebilir.

Diğer önemli bir nokta doğal seleksiyonun sadece kalıtsal özellikler üzerinde etkili olabilmesidir. Bir organizmanın hayatı boyunca kazandığı özellikler ve geçirdiği değişimler onun bulunduğu çevreye daha iyi şekilde adapte olmasını sağlayabilir. Ancak bu değişikliklerin kalıtsal olarak o organizmanın nesillerine geçtiğini gösteren hiçbir genetik delil yoktur. Bir organizmanın kendi şahsi hayatındaki fonksiyonlarını yerine getirmek için geliştirdiği adaptasyonlarla, bir popülasyonda doğal seleksiyonun sonucu olarak generasyonlar boyunca ortaya çıkan kalıtsal özellikleri birbirinden ayırmak gerekir.

Halen devam etmekte olan bir doğal seleksiyon örneği Galapagos adalarındaki ispinozlardır. Darwin'e göre bu adalarda yaşayan ispinozların gaga şekilleri farklı beslenme tarzlarına uygun olarak evrimsel adaptasyonlar sonucu gelişmişlerdir. Bilim adamları Darwin'in hipotezini test etmek için bu adalarda yaşayan ispinozların gaga şekillerini araştırdılar.

Princeton Üniversitesinden Peter ve Rosemary Grant Galapagos takım adalarından birisi olan Daphne Major adasında yaşayan orta büyüklükte bir yer ispinozu olan *Geospiza fortis*'in popülasyonunu yirmi yıldan fazla bir süre incelemişlerdir. Bu kuşların tohumları parçalamak için güçlü gagaları vardır. Genellikle yağışlı yıllarda bazı bitkilerin bol miktarda ürettiği küçük tohumlarla beslenirler. Kurak yıllarda ise tohum üretimi çok az olduğundan kuşlar küçük tohumların yanında daha büyük tohumlarla da beslenmek zorunda kalırlar. Halbuki büyük tohumların parçalanması çok zordur ve daha güçlü bir gagaya gerek vardır.

Grant'lar kuşların ortalama gaga derinliğinin (gaganın üstünden altına kadar olan uzunluğu) yıllara göre değiştiğini bulmuşlardır. Kurak yıllar boyunca ortalama gaga derinliği artmakta ancak yağışlı yıllarda azalmaktadır. Bu özellik kalıtsal bir özelliktir. Grant'lar bu değişimi yıldan yıla küçük tohumların üretiminin azalmasına ve artmasına bağlamaktadırlar. Daha güçlü gagaları olan kuşlar kurak yıllarda daha avantajlı hale gelmekte ve daha çok hayatta kalmakta ve üremektedir. Buna karşılık küçük gagalı kuşlar yağışlı yıllarda bol miktarda üretilen küçük tohumlarla besleme bakımından daha avantajlı olmakta ve dolayısıyla bu özellikteki fertler diğerlerinden fazla üreyerek sayılarını arttırmaktadırlar.

Grant'ların ispinozların gaga evrimi ile ilgili bu çalışması doğal seleksiyonun "duruma bağlı olarak" çalıştığını bir daha vurgulamaktadır. Bir ortamda en iyi şekilde etkili olan bir özellik diğer bir ortamda etkili olmayabilir.

İspinozlarla yapılan bu çalışmadan çıkan diğer önemli bir sonuç da kazanılmış özelliklerin nesillere intikal etmediğidir. Çevre şartları, daha küçük veya daha büyük tohumlara uygun gaga şekli oluşturmaz. Sadece popülasyonda kalıtsal olarak var olan varyasyonlar üzerinde etkili olabilir ve bazı fertleri diğerlerine göre hayatta kalma ve üreme bakımından daha üstün hale getirebilir.

Doğal seleksiyon popülasyonları düzenler. Kurak periyotlarda kalın ve güçlü gagalı ispinozların oranı artar. Çünkü bu özelliğe sahip kuşlar genlerini kendilerinden sonraki nesillere diğerlerine göre çok daha fazla aktarma fırsatını bulurlar.

Araştırmacılar yabani ortamlarda gerçekleşen yüzden fazla doğal seleksiyon örneği bulmuşlardır. Çevre şartlarının değişmesi sonucu doğal seleksiyona diğer bir örnek bakterilerde antibiyotik direncinin gelişmesidir.

Drosophila'da laboratuvar şartlarında doğal seleksiyonla ilgili yüzlerce çalışma yapılmıştır.

Dikkatli ve titiz bir şekilde yürütülen bilimsel araştırmalar, gözlemler ve laboratuvar çalışmaları sonucunda doğal seleksiyonun, popülasyonların değişimini sağlayan en önemli sistem olduğu defalarca teyit edilmiştir. Darwin'in doğal seleksiyonun gözlenemeyecek kadar yavaş çalıştığını düşünmesine rağmen günümüzde yapılan çalışmalarla ve deneylerle doğal seleksiyon açıkça görülmüş ve ispat edilmiştir.

Evrimin delilleri

Evrimin canlı alemdeki etkilerini gösteren geçmişte ve günümüzde çok sayıda delil vardır. Darwin evrime delil olarak genellikle türlerin coğrafik dağılımını ve fosil kayıtlarını göstermiştir. Ancak günümüzde evrime kanıt olarak çok daha zengin kaynaklardan faydalanmak mümkündür. Biyoloji bilimi ilerledikçe, özellikle moleküler biyolojide yapılan çalışmalar

sonucu, biyologlar arasında evrim çok daha tutarlı ve geçerli bir görüş olarak kabul görmektedir.

Evrimle ilgili olarak biyolojinin biyocoğrafya, paleontoloji, karşılaştırmalı anatomi, karşılaştırmalı embriyoloji, moleküler biyoloji gibi çeşitli dallarından kanıtlar gösterilebilir.

Biyocoğrafya

Türlerin yeryüzündeki dağılımını araştıran bilim dalı biyocoğrafyadır. Bu bilim dalında yapılan çalışmalar evrimle ilgili ilginç sonuçlar ortaya koymuştur.

Kıtalara yakın olan adalar incelendiğinde bu ortamlara özel başka yerde bulunmayan hayvan ve bitki türlerinin yaşadığı görülür. Ancak bu türler adaya yakın olan diğer adalarda veya kıtada yaşayan bitki ve hayvan türlerine çok yakın benzerlikler gösterirler. Bu durum akla bazı soruları getirmektedir:

Neden birbirine çevre şartları bakımından yakın olan bu iki adada çok yakın benzerlik gösteren türler bulunmakta ve üstelik bu türler adalara yakın olan ancak çevre şartları oldukça farklı olan komşu kıtada yaşayan bitki ve hayvan türleri ile taksonomik olarak yakın bir ilişki göstermektedir?

Neden Güney Amerika'nın tropik hayvan türleri Afrika'nın tropik hayvanlarından çok Güney Amerika'nın çöllerinde yaşayan hayvan türlerine benzemektedir?

Neden Avustralya kıtası çok sayıda çeşitli keseli hayvan türlerini barındırmakta, buna karşılık bu kıtada plasentalı memeli türleri çok az bulunmaktadır? Bunun sebebi her halde bu kıtanın plasentalı hayvanlar için uygun bir ortam olmaması değildir. Böyle olmadığını insanlar tarafından Avustralya'ya götürülen tavşanların kısa sürede üreyerek büyük problem olması açıkça göstermektedir. Bunun yerine Avustralya'nın, keseli memelilerin atalarının yaşadığı diğer kıtalardan ayrılarak kendi özel faunası ile izole bir şekilde evrimleştiğini düşünmek daha mantıklıdır.

Coğrafik yayılışları göz önünde bulundurulduğunda bazı türlerin geniş bir dağılım içinde ara formlarla süreklilik gösterdikleri ve dağılımlarının bir "halka" oluşturduğu görülür. Böyle türlere "**halka türler**" adı verilir. Bu türlerde halkanın birçok yerinde genellikle tek bir tür bulunurken uçların birleştiği noktalarda iki farklı tür bulunmaktadır.

Halka türlere güzel bir örnek martılardır. Kuzey Avrupa'da bulunan sırtıkara martı (*Larus fuscus*) ve büyük martı (*Larus argentatus*) birbirlerinden farklı iki türdür. Bunlar birbirleriyle çiftleşemez, yuva yapmak için farklı yerleri seçerler ve görünüşleri çok farklıdır. Herhangi bir kuş gözlemcisi bunları birbirlerinden kolayca ayırabilir. Bu türler bacaklarının rengi ile de fark edilir. Sırtıkara martının sarı renkli bacakları vardır diğerinin ise bacakları pembedir.

Ancak bu iki türün coğrafik dağılımı incelendiğinde durum değişmektedir. Kuzey Amerika'ya gidildiğinde bu türlerinden sadece büyük martı görülür. Kuzey Amerika'da yaşayan bu türün fertleri Avrupa'da yaşayanlara çok benzemektedir. Fakat kutup etrafında Kuzey Amerika'dan Asya'ya doğru ilerledikçe bu benzerlik yavaş yavaş azalmaya ve sırtıkara martı türüne benzerlik gittikçe artmaya başlar. Bering Boğazı'nın Sibiryası tarafında bu martılara Sibiryası vega martısı adı verilir. Sibiryası vega martısı taksonomik olarak büyük martılarla aynı tür içinde sınıflandırılır. Ancak bu martılar Kuzey Avrupa ve Amerika'da yaşayan fertlerden çok belirgin şekilde farklılık gösterirler. Bacakları hemen tamamen sarı renktedir. Tüyleri daha koyudur ve bu görünüşleriyle sırtıkara martılara daha çok benzerlik gösterirler. Değişim Sibiryası boyunca devam eder. Merkez Sibiryası ile kuzey-doğu Sibiryası arasında bir yerde martıların tüyleri Avrupa'da yaşayan sırtıkara martılarına tamamen benzerlik gösterir. Artık burada yaşayan tür *Larus fuscus* olarak sınıflandırılır. Avrupa ve Sibiryası arasında martıların tüy rengi sırtıkara martılara varıncaya değişmesini sürdürür.

Halka türler evrim için önemli kanıtlardır. Bunlar tür içi değişimin iki farklı türün oluşumunu sağlayacak kadar büyük olabileceğini göstermektedirler.

Bir türün geniş bir coğrafik alana yayılması sonucu fertleri arasında meydana gelen morfolojik ve davranışsal farklılıkların, bunların birbirleriyle çiftleştiklerinde üreyememesi şeklinde ayrı türler olarak tanımlanmasını sağlayacak kadar derin ve yeterli olduğunu her zaman söylemek mümkün değildir. Ancak böyle bir ayrılma olayı halka türlerde açıkça görülmektedir.

Fosil kayıtları

Genel olarak kullanıldığı anlamda **fosil**, çok önce yaşamış bir canlının günümüzdeki tanınabilir fiziksel kanıtıdır. Yeryüzündeki hayatın uzun hikayesinin bu şekildeki fiziksel kanıtları, fosilleşmiş iskeletler, kabuklar, yapraklar, tohumlar ve canlıların bıraktıkları izlerdir. Fosil olacak bir organizma veya bunun vücut kısımları çürümeden önce gömülmelidir. Ayrıca organizmanın gömüldüğü kayaç tabakaları da uzun zamanlar boyunca bozulmamalıdır.

Organizmaların hepsinin fosilleşme imkanları aynı değildir. Mesela sert kabuklu veya iskeletli organizmaların fosilleri bol miktarda bulunurken deniz anaları gibi yumuşak ve iskeleti olmayan canlıların fosilleri ise çok azdır veya hiç yoktur. Deniz tabanları, sel baskınlarına uğrayan alçak araziler, bataklıklar, mağaralar, katran çukurları fosilleşmenin kolayca gerçekleştiği yerlerdir.

Fosillerin ekserisi ne yazık ki parçalanmıştır ve eksiktir. Genellikle ezilmiş ve deforme olmuştur. Ichthyosaur ve yarasa gibi bazı canlıların, bitkilerin bazılarının fosilleri eksiksiz olarak bulunmuştur. Böyle mükemmel fosil örnekleri geçmişteki canlıların yapısı ve fonksiyonları konusunda bizlere çok şey öğretmektedir.

Günümüzden 600 milyon yıl kadar geriye giden 250.000 kadar türün fosili bulunmuştur. On milyonlarca canlı türünün geçmişte yaşamış ve yok olmuş olduğu göz önünde tutulursa bu sayı çok az gibi görünür. Ancak hiç yoktan iyidir. Bunun yanında bazı canlıların soylarını ortaya koyan fosil kayıtları ise oldukça belirgindir. Bu durum özellikle sürekli şekilde sedimantasyon olduğu sığ denizlerde yaşayan canlılarda çok fazla görülmektedir. Fosillerden anlaşıldığına göre bu çevrelerde yaşamış kabuklu canlıların tür sayısı, günümüzde benzer bir çevrede yaşayan böyle türlerin sayısına yakındır.

Fosil kayıtlarının eksiksiz oluşu organizmanın cinsine, yaşamış olduğu çevreye ve fosilleşmeden sonraki olaylara bağlıdır.

Fosillerin yaşının belirlenmesinde içinde bulundukları sediment tabakaların yaşından faydalanılır. Jeologlar 19. yüzyılın ortalarında yer küresinin sediment kayalarının haritasını yapmağa başladıklarında belli bazı fosillerin dünyanın her tarafındaki aynı tip tabakalarda bulunduğunu gördüler. Sediment kayalar, sürekli bir erozyonun ve mikroskobik deniz canlılarının artıklarının oluşturduğu tabakalardır. En derin kayaç tabakasının en önce oluştuğunu düşünmek mantıklıdır. Yeryüzüne en yakın olan tabaka ise en son oluşmuştur. Fosillerin bu tabakalara uygun şekilde bir katmanlık durumu göstermesi, geçmişten günümüze biyolojik olayların oluş sırası konusunda gerçeği yansıtan bir fikir vereceği şüphesizdir (bakınız Şekil 1).

Yeryüzü tarihi başlıca dört büyük jeolojik çağa ayrılır. Bu çağların ayrılmasında temel ölçü fosil kayıtlarında görülen dört “ani ve keskin” geçiştir. En eski fosiller **Proterozoikte** bulunmuştur. Bunu **Paleozoik**, **Mezozoik** ve modern çağ olan **Senozoik** izler.

Bu dört çağın birbirlerinden ayrılmasını sağlayan dört büyük “*kitlesel yok oluş*” gerçekleşmiştir. Bu yok oluşlarda başlıca organizma grupları birden yeryüzünden silinmiş ve yok olmuşlardır.

Çağlar arasında geçen zaman süreleri günümüzde radyoizotop metodu ile

belirlenmektedir. Proterozoik-paleozoik sınırından geriye doğru geçen zaman süresi çok uzun olduğundan proterozoik alt bölümlere ayrılmış ve ilk yarısına **Arkean** adı verilmiştir. Arkean ve Proterozoik ikisi birlikte **Prekambriyen** olarak adlandırılır.

Fosillerin birbirini izleyen süksesyonlarının incelenmesi sonucu elde edilen verilerin, hayat ağacının başlıca dallarının nasıl geliştiğini gösteren diğer delillerle uyum içinde olduğu görülmektedir. Mesela biyokimya, moleküler biyoloji ve hücre biyolojisinden elde edilen kanıtlar prokaryotların bütün canlıların atası olduğunu göstermektedir. Fosil kayıtlarına bakıldığında ise gerçekten bakterilerin diğer canlıların fosillerinden daha eski olduğu ve en eski fosillerin bakterilerinki olduğu görülür.

Diğer bir örnek vertabralı (omurgalı) hayvanların başlıca sınıflarının fosil kayıtlarındaki sıralanış şeklidir. Fosil balıklar diğer bütün vertabralılardan önce gelir. Bunları amfibiler, reptiller, memeliler ve kuşlar izler. Bu sıra diğer bilim dallarından elde edilen ve vertabranın gelişim tarihini gösteren bütün delillerle uygunluk göstermektedir.

“*Bütün canlılar aynı zamanda ve bir yerde yaratılmıştır*” şeklindeki bir görüş doğru olsaydı bütün vertabralı sınıflarının fosil kayıtlarında aynı çağa ait kaya tabakaları arasında bulunması gerekirdi.

Evrin görüşü doğruysa fosil kayıtlarında canlı formların birbirlerine geçişlerini gösteren ara formlar ile ilgili fosillerin bulunması gerekir. Gerçekten paleontologlar modern türler ile daha eski formları arasında bağlantıyı sağlayan çok sayıda geçiş formu fosilleri bulmuşlardır. Mesela reptillerden (sürüngenlerden) memelilere geçişleri gösteren kafatası şekli ve büyüklüğü ile ilgili bir seri ara form fosili vardır. Son yıllarda deniz memelileri olan balinaların karada yaşamış ataları ile bağlantısını sağlayan fosiller bulunmuştur Paleontologlar Mısır ve Pakistan’da buldukları bu fosillerde balinaların arka bacaklarının olduğu görülmektedir. Burada bulunan fosiller jeolojik çağlarda yaşamış balinalardan biri olan *Basilosaurus*’un bacak kemikleridir. Bu balinalar suda yaşayan ve bacaklarını kullanma ihtiyacında olmayan hayvanlardı.

Ancak bütün canlı formları arasında her zaman geçişleri gösteren düzgün fosil kayıtları yoktur. Önceleri bu fosillerin bulunabileceği ümidi olmasına rağmen daha sonra bunların gerçekten olmadıkları anlaşılmıştır. Bu durumu açıklamak için evrimle ilgilenen biyologlar bazı yeni formların çok hızlı değişimlerle “birden” ortaya çıkmış olabileceğini kabul etmektedirler. Buna dayanarak da tür oluşumu için **punctuational model (kesikli model)** adı verilen bir teori geliştirilmiştir. Bu teori birçok gözlemle desteklenmektedir. Mesela çok yakın türler arasında ara formlar yoktur. Aynı zamanda günümüzde yaşayan çoğu türler de birbirlerinden çok belirgin şekilde ayrılmıştır ve aralarında “morfolojik aralıklar” vardır. Mesela aslanlarla kaplanlar arasında oselotlar (*Felis pardalis*) ve pumalar arasında ve kedigillerin diğer türleri arasında ara formlar yoktur.

Karşılaştırmalı anatomi

Evrime delil sağlayan diğer bir bilim dalı karşılaştırmalı anatomidir. Bu bilim dalında başlıca taksonların vücut şekilleri ve yapısal özellikleri birbirleriyle karşılaştırmalı olarak incelenir.

Evrin tarihi, karşılaştırmalı anatomi ve morfolojinin verilerine göre şekillenmekte ve yeniden düzenlenmektedir.

Aynı taksonomik kategoride gruplandırılan türler arasında anatomik olarak benzerlik olması bunların bir veya birkaç atadan geçişerek günümüze kadar geldiği şeklinde yorumlanmaktadır. Mesela insanlar, kediler, balinalar, yarasalar ve diğer bütün memelilerin ön bacakları aynı iskelet elemanlarından yapılmıştır. Ancak bu elemanların görevleri çok farklıdır.

Farklı memelilerde ön bacaklar, kanatlar, yüzgeçler ve kollar halinde gelişen bu yapılar ortak bir yapının varyasyonlarından başka bir şey değildir. Farklılaşma her türde farklı fonksiyonların görülmesi için gerçekleşmiştir.

Yapısal olarak birbirlerine benzeyen ancak fonksiyonları farklı olan vücut yapılarına **homolog yapılar** adı verilir. Bir veya çok sayıda homolog yapının görünüm, fonksiyon veya her ikisi bakımından ortak atadan ayrılmasına da **morfolojik divergens** adı verilir.

Omurgalıların ön ayakları morfolojik divergense güzel bir örnektir. Karada yaşayan omurgalıların çoğunda beş parmak vardır. Beş parmaklı oluş üç grup vertebratada (pterosauruslar, kuşlar ve yarasalar) kanatların gelişmesi için başlangıç noktası olmuştur. Yunusların yüzgeçlerinde olduğu gibi her üç grubun kanat yapısında da aynı kısımlar vardır (Şekil 3).

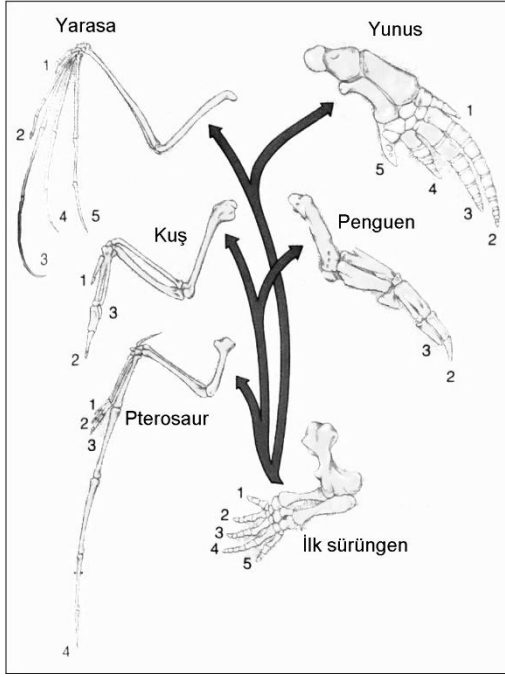
Benzer şekilde beş parmaklı bacaklar, uzun ve tek tırnaklı ayakları olan modern atların, kısa bacaklı köstebeklerin, diğer kazıcı memelilerin ve sütun şeklinde bacakları olan fillerin öncüleridir. İnsan, kuş balina ve yarasanın ön bacakları her ne kadar çok farklı görevleri olsa da aynı kemiklerden yapılmıştır (Şekil 4).

Morfolojik divergensin tersi olan **morfolojik konvergenste** ise birbirlerine benzemeyen veya sadece uzaktan ilişkisi olan türlerin benzer bir yaşam şekline adapte olmaları sonucu vücut parçaları benzer fonksiyonlar görmeye başlar ve birbirine benzerler.

Evrimsel olarak birbirlerinden uzak olan organizmalarda benzer vücut kısımlarının benzer fonksiyonlar yapmak üzere kullanılması sonucu bu kısımlar birbirlerinin **analogu** olurlar.

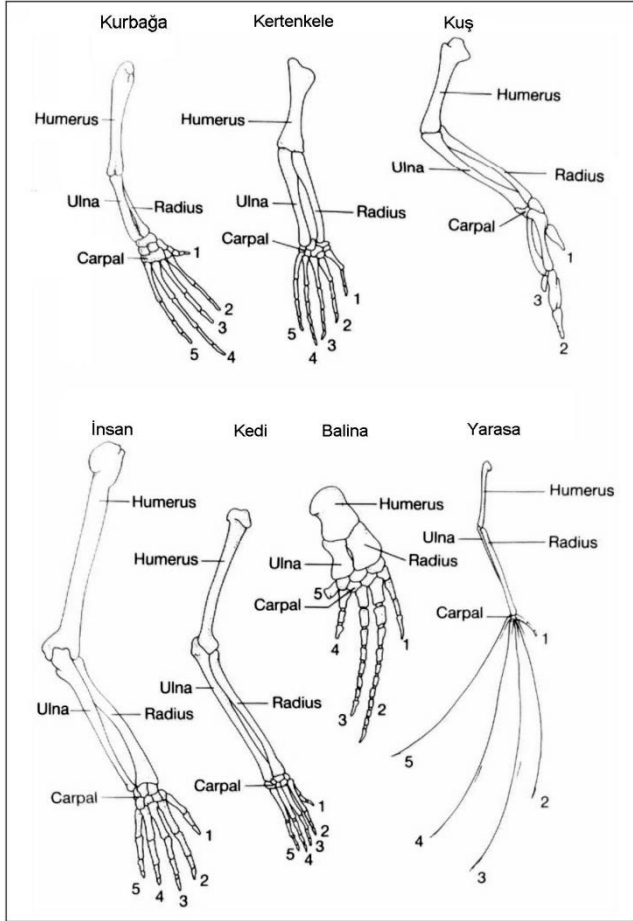
Konvergens doğal seleksiyonun bir sonucudur. Genellikle canlıları özel bir hayat şekline zorlayan fiziksel ihtiyaçlar söz konusu olduğunda ortaya çıkar. Mesela köpekbalıkları, penguenler ve yunuslar denizlerin hızlı hareket eden avcılarıdır. Köpekbalıklarında vücudun suda kararlı halde tutulmasını sağlayan göğüs yüzgeçleri vardır. Penguen ve yunuslarda da benzer şekilli yüzgeçler olup aynı görevi görürler. Köpek balıkları hiçbir zaman denizden çıkmamışlardır. Yüzgeçleri yapı ve fonksiyon bakımından önemli bir değişim geçirmemiştir. Penguenler uçan kuşların su hayatına adapte olmuş torunlarıdır. Penguenin yüzgeci modifiye olmuş bir kanattır. Yunusların ataları ise karada yaşayan organizmalar olup dört ayaklı memelilerdir. Yunuslar bunlardan ayrılarak deniz hayatına adapte olmuşlardır. Yüzgeçleri ise modifiye olmuş ön ayaklardır. Bu durumda penguen ve yunusların yüzgeçleri köpekbalıklarının göğüs yüzgeçleri ile **konvergent yapılar**dır. Benzer şekilde her üç organizmanın vücut şekli hidrodinamik bir yapıda olup hızlı yüzmeyi sağlayacak şekildedir.

Morfolojik konvergens bitkiler arasında da görülür. Mesela Afrika'nın euforbiyaları ile Amerika'nın kaktüsleri böyledir. Bu iki çeşit bitki çok uzak bir geçmişte ortak bir atadan ayrılmış olmalarına rağmen günümüzde hala birbirlerine çok benzemektedir.



Şekil 3. Vertabratanın ön bacaklarında morfolojik divergens.

Homolog yapılardan en ilginç olanları **artık organ** adı verilen ve organizma için hayatında ve üremesinde fazla önemi olmayan organlardır. Artık organlar her ne kadar günümüzdeki organizmalar için önemli değillerse de atalarında önemli fonksiyonlar görmüşlerdir. Dolayısıyla bu organlara “tarihi kalıntılar” olarak bakılabilir. Mesela günümüzde yaşayan balinalarda arka bacaklar yoktur. Ancak bu organizmalarda bir zamanlar karada yaşamış dört ayaklı atalarından kalma pelvis ve bacak kemiklerinin kalıntıları vardır (Şekil 5).

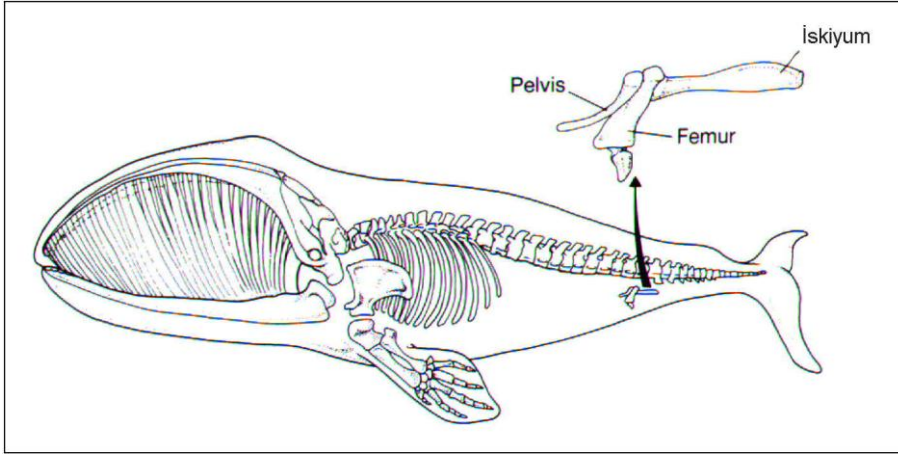


Şekil 4. Bütün dört ayaklı hayvanların beş parmaklı olma temeline dayalı bir kemik yapıları vardır. İnsan, kuş, balina ve yarasanın ön bacakları farklı görevleri olsa da aynı kemiklerden yapılmıştır.

Yüzeysel olarak değerlendirildiğinde artık organlar Lamarck'ın “*kullanma ve kullanmama*” görüşünü destekler gibi görülmektedir. Yani bu organlar kullanılmadıkları için körelmiş ve “artık” organ halini almışlardır. Ancak bir ferden vücudunda meydana gelen modifikasyonların kalıtsal olarak yavrularına aktarılamayacağı günümüzde kesin olarak bilinen bir gerçektir. Bu durumda “artık organların” doğal seleksiyonla gerçekleşen bir evrimin sonucu olduğunu düşünmek daha doğrudur. Çünkü yaşam tarzının değişmesi sonucu önemli bir fonksiyonu kalmayan bir organın beslenmesi ve ona vücutta yer verilmesi anlamsızdır. Dolayısıyla doğal seleksiyon, bu organlarını indirgeyebilen ve atıl halde tutan fertleri diğerlerine göre seçecek ve üstün hale getirecektir.

Balinalarda arka bacakların indirgenmesi ve kuyruğun temel itici güç haline gelmesi gibi yapısal değişimler embriyonik gelişme sırasında gen ifadesinin değişmesi ile ilgilidir.

Bilindiği gibi ergin bir organizmanın bütün özellikleri embriyonik gelişme sırasında genlerinin ifade ediliş şekli ile belirlenir. Embriyonik gelişme süreçleri de doğal seleksiyondan etkilenirler. Dolayısıyla artık organlar organizmanın doğal seleksiyonun şekillendirdiği embriyonik gelişmesinin bir sonucudur.



Şekil 5. Karada yaşayan dört ayaklı atalarından kalan arka bacak kemiklerinin modern balinalarda artık organ olarak bulunması.

Karşılaştırmalı embriyoloji

Gelişmelerinin belli safhalarında bir filum (bölüm) içindeki farklı organizmaların embriyoları birbirlerine son derece benzerlik gösterir. Bu benzerlik evrimsel bir ilişkiyi yansıtmaktadır.

Bu yapısal benzerliklerden dolayı balıklar, amfibiler, sürüngenler, kuşlar ve memeliler “omurgalılar (vertebrata)” olarak aynı alt bölümde toplanmıştır.

Vertebratanın embriyonun gelişmesi sırasında görülen bu benzerliğin nedeni embriyonun erken gelişme safhalarında oluşan gen mutasyonlarıdır. Bilindiği gibi embriyondaki hücrelerin “özel durumları” ve “rolleri” vardır. Bu hücrelerin özel davranışları sonucu doku ve organlar belli bir düzen içerisinde yerlerini alırlar. Hormonlar ve diğer gen ürünleri arasındaki etkileşimler de normal bir büyüme ve gelişme için son derece önemlidir. Bu durum embriyonik hücreleri etkileyen gen mutasyonlarının daha sonraki gelişme safhalarını neden derinden etkilediğini açıklar. Embriyonun erken safhalarını etkileyen hemen bütün gen mutasyonları vertebratanın gelişme tarihi boyunca muhtemelen seçilmiş ve böylece farklı formlar oluşmuştur.

Vertebrata embriyolarının çoğunda, hücreler arasında, gelişen vücut kısımları arasında ve embriyo ile çevre arasında oluşan kompleks interaksiyonlar, gelişmeyi yönlendiren ve şekillendiren faktörler olarak çalışırlar. Bu gibi yönlendirmeler ve şekillendirmeler sonucu erişkinlerde olabilecek formlar belirlenir.

Erişkinler arasında gözlenen morfolojik farklılığın nedeni ise muhtemelen farklı vücut kısımlarının gelişme hızını tayin eden **regülatör genler**’de meydana gelen mutasyonlar olabilir.

Embriyonik gelişme ilerledikçe her organizma gittikçe farklılaşmaya ve belirginleşmeye başlar ve içinde bulunduğu sınıfa ait belirgin özellikleri kazanır. Mesela balıklarda solungaç keseleri solungaçlar haline dönüşür. Karada yaşayan vertebratlarda bu keseler östaki borusu gibi yapılar şeklinde gelişmektedir.

Karşılaştırmalı embriyoloji solungaç keseleri gibi yapılar arasındaki homolojiyi belirler. Bu yapılar daha sonraki gelişme sırasında o şekilde değişikliğe uğrarlar ki tam gelişmiş formlarla karşılaştırıldıklarında ortak orijinlerini belirlemek kolay olmaz.

On dokuzuncu yüzyılın sonuna doğru birçok embriyolog “*bir canlının ontogenisi filogenisin özetidir*” şeklinde son derece iddialı bir görüşü benimsemişlerdir. Burada kabul edilen önermeye göre “*bir organizmanın günümüzde görülen vücut şekli evrimin son ürünüdür ve bu canlının embriyosunun gelişip olgun bir fert oluncaya kadar geçirdiği safhalar, canlının evrim*

boyunca geçirdiği safhaların bir tekrarıdır”.

Vertabralılar her ne kadar embriyonik gelişmeleri sırasında birçok özellikler bakımından birbirlerine benzerlik gösterse de bir memeli hayvanın embriyonik gelişmesi sırasında önce bir “balık” evresinden daha sonra bir “amfibi” evresinden vs. geçtiğini söylemek doğru değildir. Ancak ontojeni (bir canlının embriyonik gelişme safhaları) filogeniye (bir canlının evrimsel geçmişi) delil sağlayabilir.

Moleküler biyoloji

DNA ve proteinler diğer bir değişle genler ve bunların ürünleri, türler arasındaki karşılıklı evrimsel ilişkileri yansıtır. İki tür, monomerlerinin diziliş sırası birbirlerine çok yakın olan bir gen ve protein kütüphanesine sahipse bu dizilerin ortak bir atadan kopyalanmış olmaları gerekir. Mesela elimizde sadece bazı harfleri değiştirilmiş olan birbirinin aynı iki uzun paragraf varsa bunların aynı kaynaktan alındığını düşünmemiz doğaldır.

Moleküler biyolojiden elde edilen bilgiler Darwin’in en temel görüşü olan “*bütün canlılar bir ağacın gövde ve dalları gibi birbirlerinden türemişlerdir*” şeklindeki fikrini desteklemektedir. Birbirlerine taksonomik olarak çok uzak olan insan ve bakteriler gibi organizmalar bile çok sayıda ortak proteinlere sahiptirler. Mesela **sitokrom c** aerobik solunum yapan bütün türlerde bulunur.

Bunun gibi diğer birçok gen hiç değişmeden kalmıştır ve hemen her organizmada bulunur. Mesela insanlarda bilinen gen ürünlerinin %90’ından fazlası mayalarda da bulunmaktadır. Mutasyonlar bu proteinlerin bazı yerlerindeki amino asitler uzun evrimsel süreç boyunca değiştirmiş ve yerlerine başka amino asitlerin geçmesini sağlamıştır. Ancak böyle olmasına rağmen bu proteinler bütün türlerde yapı ve fonksiyon bakımından benzerliklerini kaybetmemişlerdir.

Mutasyonlar bu “değişmeyen ve korunmuş” genlerde muhtemelen hayatın başlangıcından beri birikmektedir. Hatta bu birikim, protein sınıfları arasında ve organizma grupları arasında farklı bile olsa, düzenli bir hızda olmuştur.

Bu mutasyonlar genellikle **nötr mutasyonlar** olup organizmaya fayda veya zarar sağlamaz. Aynı zamanda seleksiyon bakımından da önemleri yoktur. Fakat bu mutasyonlar güvenli bir şekilde **moleküler saat** olarak kullanılabilirler. Bu sayede mesela iki türün ortak bir atadan ne zaman ayrıldığını bulmak mümkündür.

Nötr mutasyonlar bilinen jeolojik zaman ıskalasıyla karşılaştırıldığında evrim sürecinde tür oluşumunu sağlayan olaylar konusunda kabaca bir fikir edinmemizi sağlar. Ayrıca evrimsel ilişkiler konusunda çözülmesi zor bazı problemlerin çözülmesine de yardımcı olur.

Değişmiş olmasına rağmen fonksiyonel olarak benzerliğini kaybetmemiş proteinlere bir örnek omurgalılarda bulunan hemoglobinlerdir. Omurgalıların birçoğunun hemoglobinlerindeki amino asit dizilişleri karşılaştırıldığında farklılıklar olduğu görülür. Bu diziliş farklılıkları türlerin evrimsel ilişkileri konusunda paleontoloji ve karşılaştırmalı anatomiden elde edilen sonuçlarla uyum içindedir.

Genetik kodun bütün canlılarda aynı olması bütün canlı formlarının birbirleriyle ilişkili olduğunun açık delilidir. Genetik kod dili ilk hayat formlarında tesis edilip göreve başladıktan sonra bütün hayat ağacı boyunca canlılarda kullanılmaya devam etmiştir.

Populasyonların evrimi (Mikroevrim)

Daha önce de ifade edildiği gibi doğal seleksiyon evrim bakımından fertler üzerinde değil populasyonlar üzerinde etkilidir. Fertler doğal seleksiyonla seçilirken bu fertlerin içinde

bulundukları populasyonlar evrimleşmiş olur.

Fertlerin kalıtsal olarak taşıdıkları özellikler onların hayatta kalma ve üreme şanslarını doğrudan etkiler. Çevre şartları ile uyumlu özellikleri taşıyanlar hayatta kalıp ürerken bu özellikleri taşımayanlar doğal seleksiyonla elimine olurlar. Fertlerin bu şekilde seçilmesini sağlayan doğal seleksiyonun, bu fertlerden oluşan populasyonlar üzerindeki etkisi ise bu populasyonların evrimleşmesidir.

Fertlerin değil populasyonların evrimleştiğini anlatabilmek için örnek olarak Afrika çatal kuyruk kelebeklerinin (*Papilio dardanus*) populasyonu verilebilir. Bu kelebeklerin dişilerin hepsi bir populasyon halinde toplanmış olarak yaşarlar. Populasyonu oluşturan fertlerin renkleri birbirlerinden çok farklıdır. Bu farklılık populasyondaki genetik varyasyonları temsil eder. Kuşlar kelebekleri avlarken belli bir renk tercihi yaparlarsa bu renkten olan fertlerin populasyondaki sayısı azalacak ve bu fertler populasyonda daha az sayıda üredikleri için birkaç generasyon sonra populasyondaki oranları düşecektir. Görüldüğü gibi fertler değil populasyon evrimleşmiştir.

Benzer bir örnek de İngiltere’de ağaç kabukları üzerinde yaşayan biber güvelerinin (*Biston betularia*) oluşturduğu populasyonlardır. Sanayi devriminden önce bu populasyonlarda koyu renkli fertler çok daha az oranda temsil edilirken sanayi devriminden sonra ağaç kabuklarının kirlenerek koyu bir renk almasıyla ortam şartları koyu renkli kelebeklerin lehine dönmüş ve kuşlar açık renkli kelebekleri çok daha kolay avlayarak populasyondaki oranlarının düşmesine sebep olmuştur. Sonuç olarak birkaç generasyondan sonra populasyonda koyu renkli kelebekler hakim duruma gelmişlerdir.

Bir populasyonun genetik yapısında değişikliğe sebep olan en küçük çaptaki evrime **mikroevrim** adı verilir. Populasyonun genetik yapısının değişmesinde ve dolayısıyla evrimleşmesinde etkili olan birçok faktör vardır. Bunların başında doğal seleksiyon, mutasyon, genetik sürüklenme, gen akımı gelir.

Populasyon genetiği

Darwin’ın “Türlerin Orijini” adlı eseri birçok biyologu türlerin evrimin ürünü olduğu konusunda ikna etmiştir. Ancak Darwin, evrimin oluşumunu sağlayan mekanizmanın doğal seleksiyon olduğu konusunda ise biyologları ikna etmekte fazla başarılı olamamıştır.

Doğal seleksiyonun yeni türlerin oluşumunda nasıl etkili olduğunu anlamak için genetik bilgisine gerek vardır. Halbuki Darwin’in zamanında genetik henüz doğmamış bir bilim dalıydı. Darwin’in teorisinin belki de en zayıf kalan yönü bir populasyonda varyasyonların nasıl meydana geldiğinin ve bu varyasyonların kuşaklar boyu yeni nesillere nasıl aktarıldığının açıklanamamış olmasıydı.

Gregor Mendel ve Darwin aynı zamanda yaşamışlardır. Ancak Mendel’in genetik biliminde temel olabilecek keşifleri kendi zamanında fark edilmedi ve kimse bu buluşların Darwin’in evrim teorisinin açıklanmasında ne kadar önemli olacağının farkına varmadı.

Yirminci yüzyılın başında Mendel fark edilip, genetikle ilgili prensiplerinin yeniden keşfinden sonra birçok genetikçi Mendel kurallarının Darwin’in doğal seleksiyon teorisi ile uyuşmadığını savunmuştur.

Ancak Darwin teorisini açıklarken daha çok **kantitatif karakterler** üzerinde durmuştur. Kantitatif karakterler, bir populasyonda iki veya daha fazla genin ve çevresel faktörlerin etkisiyle sürekli olarak değişkenlik gösteren kalıtsal özelliklerdir. Bu karakterler bir populasyonda fertler arasında bir “süreklilik” içinde farklılık gösterir.

Mesela memelilerin kürk uzunluğu, bir hayvanın düşmanından kaçmak için sahip olduğu

hız veya insanların boy uzunluğu gibi özellikler kantitatif karakterler olup popülasyonda fertler arasında kesintisiz bir farklılıklar halinde bulunur ve çok sayıda gen tarafından yönetilirler. Mendel ve daha sonra yirminci yüzyılın başında gelen genetikçiler ise bezelye bitkisinin beyaz veya mor çiçek rengi gibi sadece “*ya hep veya hiç*” şeklindeki özellikler üzerinde durmuşlardır. Dolayısıyla bunların zamanında, Darwin teorisinin temelini oluşturan ve bir popülasyonda bulunan ve doğal seleksiyonun etkili olduğu çok daha karmaşık varyasyonların araştırılması için gerekli olan genetik bir bilgi birikimi henüz oluşmamıştır.

Evrim teorileri için önemli bir dönüm noktası popülasyon genetiği biliminin doğuşudur. Popülasyon genetiği popülasyonlardaki yoğun genetik varyasyonlar üzerinde durur ve özellikle kantitatif karakterlerin önemini vurgular. 1930’larda popülasyon genetiği bilimin gelişmesiyle Mendelizm ve Darwinizm yeniden barışarak varyasyon ve doğal seleksiyonun genetik temelleri araştırılmaya başlanmıştır.

1940’ların başında **modern sentez** adı verilen ve paleontoloji, taksonomi, biyocoğrafya ve popülasyon genetiği gibi çok çeşitli bilim dallarından elde edilen verilerin ve farklı yorumların kullanıldığı kapsamlı bir evrim teorisi geliştirilmiştir.

Modern sentez görüşünün kurucuları arasında genetikçi Theodosius Dobzhansky, biyocoğrafyacı ve taksonomist Ernst Mayr, paleontolog George Gaylord Simpson ve botanikçi G. Ledyard Stebbins gibi bilim adamları vardır.

Modern sentez görüşü “*evrimsel birimler*” olarak popülasyonlar üzerinde durmaktadır. Modern senteze göre popülasyonlar, evrimin en önemli mekanizması olan doğal seleksiyonların ve uzun zamanlar boyunca meydana gelen ve biriken küçük değişimlerin sonucu büyük farklılıkların nasıl oluştuğunun açıklanması için temel birimlerdir.

Ancak günümüzde çok sayıda evrimci biyolog modern sentezin bazı görüşlerine karşı itirazda bulunmaktadır. 1960’larda moleküler biyolojinin ortaya koyduğu, özellikle proteinlerin amino asit sıraları ile ilgili çok sayıda kanıt 1968 de Japon popülasyon genetikçisi Motoo Kimura ve King ve Jukes tarafından moleküler evrim konusunda **nötr teorisi** adı verilen bir teorisin geliştirilmesine sebep olmuştur. Bu araştırmacılar, molekül seviyesindeki evrimsel değişimlerin büyük çoğunluğunun doğal seleksiyon etkisiyle değil sadece “*rastgele*” olduğunu savunmaktadırlar.

Nötr teorisi, canlılar arasındaki protein sıraları ilgili benzerlikleri ve ilişkileri açıklamakta başarılı olmasının yanında 1980’lerde toplanmaya başlayan DNA sıraları ile ilgili benzerlik ve ilişkileri de açıklamakta da kullanılmıştır. Dolayısıyla popülasyon genetiği temeline dayalı modern sentez görüşünün, Mendel kuralları ile açıklanmayan nötr teorisi ile birleştirilip uyumlu hale getirilmesi zorunludur.

Popülasyonun genetik yapısı

Popülasyon aynı türe mensup fertlerin bir arada bulunduğu bir topluluktur. Günümüzde tür, bir popülasyonlar grubu olarak tanımlanmaktadır. Bu popülasyonları oluşturan fertler birbirleriyle çiftleşebilir ve üreyici fertler meydana getirebilirler. Her türün yayılmış olduğu bir coğrafik alan vardır. Bu alanda türü oluşturan fertler genellikle popülasyonlar halinde gruplar oluşturarak yaşarlar. Bir popülasyon kendi türüne ait diğer popülasyonlardan ayrı olabilir. Böyle durumlarda popülasyonlar arasında genetik materyal değişimi çok nadir olur. Özellikle geniş şekilde yayılmış takım adalarda, birbirleriyle teması olmayan göllerde ve derin vadilerle ayrılmış dağ silsilelerinde yaşayan türlerin popülasyonları arasında bu izolasyon çok daha belirgindir.

Ancak popülasyonlar her zaman birbirinden kesin şekilde izole olmuş veya keskin sınırlara sahip değildir. Yoğun bir popülasyon diğer bir popülasyon ile ara bir bölgede

karişabilir. Bu populasyonlar her ne kadar birbirlerinden izole olmamiş olsa da bunları oluřturan fertler genellikle populasyon merkezlerinde yoęunlařmıřlardır ve çiftleřmek için dięerleri yerine kendi populasyonlarının fertlerini tercih ederler. Dolayısıyla bir populasyonun merkezinde veya merkeze yakın yerlerde bulunan fertler taşıdıkları özellikler bakımından dięer populasyonların fertlerine göre birbirlerine çok daha yakındırlar.

Bir populasyondaki her hangi bir zamandaki toplam genlerin tümüne populasyonun **gen havuzu** adı verilir.

Gen havuzu populasyonda bulunan bütün fertlerin bütün gen lokuslarındaki allelerin tümüdür. Diploid bir türün her ferdinin genomunda genler iki lokusla temsil edilir. Bu fertler bu lokustaki genler bakımından homozigot veya heterozigot olabilirler. Homozigot fertler bir özellik için birbirinin aynı olan iki allel taşırlar. Heterozigot fertler ise bir özellik için iki farklı allele sahiptirler. Bir populasyondaki bütün fertler aynı allel bakımından homozigot ise gen havuzunda bu allele **fıkse olmuř allel** adı verilir. Ancak genellikle bir genin iki veya daha fazla alleli vardır. Bu allelerin de her birisinin gen havuzundaki frekansı (bulunma yüzdesi) farklıdır.

Çiçek rengi bakımından birbirinden farklı iki varyeteden oluřan bir yabancı kır çiçeęi populasyonu farzedelim. Bu populasyonda pembe çiçek rengi beyaz çiçek rengine dominant olsun. Pembe alleli “A” ile beyaz alleli ise “a” ile gösterelim. Basitleřtirmek için populasyonda sadece bu allelerin bulunduęu düşünelim. Bu populasyonda bulunan 500 bitkiden 20 tanesi beyaz çiçekli olup resesif alleleri homozigot olarak taşımaktadır. Bu fertlerin genotipi “aa” olarak gösterilir. Dięer 480 bitkinin çiçek rengi ise pembedir. Bunlardan 320 tanesi homozigot (AA), 160 tanesi ise heterozigottur (Aa). Bu organizmaların diploid olmasından dolayı çiçek rengi için populasyonda 1000 gen vardır. Bu genlerin 800 tanesi dominant A allelidir (AA bitkileri için $320 \times 2 = 640$, Aa bitkileri için $160 \times 1 = 160$ olup toplam 800). Böylece “A” allelinin populasyondaki frekansı $800/1000 = 0.8$ dir. Dięer bir ifade ile %80 dir. Genin sadece iki alleli olduęuna göre “a” allelinin frekansı ise 0.2 veya %20 dir.

Bu allel frekanslarına baęlı olarak bizim farazi populasyonumuzdaki genotipin frekansları $AA = 0.64$ (500 bitkinin 320’si), $Aa = 0.32$ (160/500), ve $aa = 0.04$ (20/500) dür.

Populasyon genetikçileri populasyonun allel ve genotip frekanslarını ifade etmek için **genetik yapı** terimini kullanırlar.

Bir populasyonun evrimleřmesini saęlayan mekanizmalara geçmeden önce, karřılařtırma yapmak ve bu mekanizmaların nasıl çalıştıęını daha kolay kavramak için “hiç evrimleřmeyen” bir populasyonun genetik yapısını gözden geçirmek gerekir.

Böyle bir populasyonunun gen havuzu, 1908 de iki ayrı bilim adamı tarafından geliřtirilen ve dolayısıyla ikisinin de ismini taşıyan **Hardy-Weinberg kuramı** ile açıklanır. Bu kurama göre bir populasyonun gen havuzundaki allellerin ve genotiplerin frekansları, populasyon eřeyssel üremenin dıřında başka bir faktör tarafından etkilenmedięi sürece, nesiller boyu deęiřmeden sabit olarak kalır.

Dięer bir ifade ile mayoz bölünme ve rastgele dölleme ile allelerin eřeyssel olarak kariřması bir populasyonun genetik yapısının tümünde herhangi bir deęiřiklik yapmaz.

Yukarda zikredilen 500 fertlik farazi kır çiçeęi populasyonuna Hardy-Weinberg kuramının uygulandıęını düşünelim. Hatırlanacaęı gibi populasyonda populasyondaki gen havuzunun %80’ini “A” alleli %20’sini de “a” geni oluřturmaktadır. Eřeyli üreme sonucu bir sonraki generasyonda bu iki allelin frekansında nasıl bir deęiřim olacaęını hesaplamak mümkündür.

Bu örnekte eřeyli üreme sırasında sperm ve yumurtaların tamamen rastgele birleřtikleri yani bütün erkek ve diři çiftleřme kombinasyonlarının eřit řansa sahip oldukları farz edilmiřtir.

Çaprazlama kurallarını kullanarak populasyonun bir sonraki generasyonundaki üç muhtemel genotipin frekansları hesaplanırsa:

Populasyonda ilk generasyonun genetik yapısı:

Fenotipler: Pembe pembe beyaz

Genotipler: AA Aa aa

Bitki sayısı: 320 160 20

Genotip frk: 0.64 0.32 0.04

Allel sayısı: 640 A 160 A 160 a 40 a

Allel frekansı: $800/1000 = 0.8$ A $200/1000 = 0.2$ a

A allelinin frekansına “p”, a allelinin frekansına da “q” denilirse:

$p = 0.8$ $q = 0.2$ dir.

Populasyonda allel frekansı toplamı 1 e eşit olduğundan:

$p + q = 1$ veya

$0.8 + 0.2 = 1$ olur.

İkinci generasyonun genetik yapısı ve allel ve genotip frekansı:

İlk generasyondan gelen allellerin rekombinasyonun bulunması ve bunların birbirleriyle birleşme ihtimallerinin hesaplanması için Punnett karesi yapıldığında:

Sperm/ Yumurta	A (p=0.8)	a (q= 0.2)
A (p= 0.8)	AA ($p^2=0.64$)	Aa ($pq=0.16$)
a (q= 0.2)	Aa ($pq=0.16$)	aa ($q^2=0.04$)

İkinci generasyonda genotip frekansı:

$p^2 = 0.64$ AA, $2pq = 0.32$ Aa, $q^2 = 0.04$ aa olur.

Allel frekansları ise: $p = 0.8$ A ve $q = 0.2$ a dır.

Bu hesaplamalardan bir populasyonda mayoz bölünme ve rastgele çiftleşme gibi eşeysel süreçlerin bir önceki generasyondaki allel ve genotip frekanslarını değiştirmedeği açıkça görülmektedir.

Bir özellikle ilgili alleller bakımından populasyonun genetik yapısının bu şekilde generasyonlar boyunca değişmemesi durumuna **Hardy-Weinberg dengesi** adı verilir. Örneğimizde 500 fertlik çiçek populasyonu başlangıçta dengededir. Henüz dengede olmayan bir populasyonla başlanmış olsa bile sadece bir generasyon sonunda populasyon dengeye varır.

Hardy-Weinberg kuramı bir lokusta üç veya daha fazla allelin bulunduğu ve dominantlığın kesin olarak belli olmadığı durumlarda da kullanılabilir.

Bir lokusta sadece iki allelin bulunması durumunda populasyon genetikçileri bir allelin frekansı için “p” diğer allelin frekansı için “q” harfini kullanırlar. 500 fertli bitki populasyonu örneğimizde $p = 0.8$, $q = 0.2$ dir. Bütün allellerin frekanslarının toplamı genlerin % 100’ünü ifade eder. Örneğimizde de $p + q = 1$ veya $0.8 + 0.2 = 1$ dir. Sadece iki allel varsa ve bunlardan birisinin frekansı biliniyorsa diğerinin frekansını hesaplamak mümkündür:

$p + q = 1$ ise $p = 1 - q$ ve $q = 1 - p$ olur.

Gametler zigotu oluşturmak üzere bir araya geldiklerinde bir AA gen kombinasyonu oluşturma ihtimali p^2 dir. Örneğimizde $p = 0.8$ ve $p^2 = 0.64$ dır. Bu A allelini taşıyan bir spermin

A allelini taşıyan bir yumurtayı bir AA zigotu oluşturacak şekilde dölleme ihtimalidir. Diğer allel bakımından (aa) homozigot olan fertlerin frekansı ise $q^2 = 0.2 \times 0.2 = 0.04$ dür. Dominant allelin hangi ebeveynden geleceğine bağlı olarak Aa genotipinin oluşması için iki yol vardır. Dolayısıyla populasyondaki heterozigot (Aa) fertlerin frekansı örneğimizde $2pq = 2 \times 0.8 \times 0.2 = 0.32$ dir.

Muhtemel bütün genotipleri hesaba katarsak bunların frekanslarının toplamı 1'e eşit olacaktır. Yani: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ 'dir.

Geniş gösterilirse:

$$\begin{array}{ccccc} p^2 & + & 2pq & + & q^2 & = & 1 \\ \text{AA genotipin} & & \text{Aa ve aA genotiplerinin} & & \text{aa genotipinin} & & \\ \text{frekansı} & & \text{frekansı} & & \text{frekansı} & & \end{array}$$

Örneğimizde bunlar: $0.64 + 0.32 + 0.04 = 1$ dir.

Populasyon genetiğinde bu genel ifadeye **Hardy-Weinberg denklemi** adı verilir. Bu denklem bir gen havuzunda genotiplerin frekansı biliniyorsa allellerin frekansının hesaplanmasını veya allellerin frekansı biliniyorsa genotiplerin frekansının hesaplanmasını sağlar.

Mikroevrim faktörleri

Mikroevrim populasyonun allel ve fenotip frekansında generasyonlar boyunca meydana gelen değişimdir. Bunun sonucunda ise populasyonun genetik yapısı değişmiş olur.

Hardy-Weinberg kuramına göre bir populasyonun gen havuzu dengede ise bu populasyonda evrimleşme olmaz. Hardy-Weinberg denkleminde göre hesaplanan allel ve genotip frekansları bir populasyonun genetik yapısının generasyonlar boyunca izlenmesi için bir başlangıç noktası oluşturur. Bu izleme sonucu allel veya genotip frekanslarında beklenen Hardy-Weinberg dengesinden sapmalar olduğu belirlenirse bu durum populasyonun evrimleşmiş olduğunu gösterir. Gen havuzundaki bu tip değişimler en küçük ölçüde bir evrim olduğundan böyle bir evrime **mikroevrim** adı verilmektedir.

Bir populasyonda Hardy-Weinberg dengesinin bozulmadan devam etmesi için populasyonun beş şartı yerine getirmesi gerekir. Bunlar:

1. Populasyon çok büyük olmalıdır. Küçük populasyonlarda gen havuzundaki dalgalanmalar allel frekanslarını değiştirebilir.
2. Populasyon, benzer diğer populasyonlardan izole olmalıdır. Populasyonlar arasında fertlerin veya gametlerin gidip gelmesi sonucu gerçekleşen gen akımları gen havuzunun değişmesine sebep olur.
3. Populasyonda hiçbir mutasyon olmamalıdır. Mutasyonlar allellerin değişmesine sebep olduğundan gen havuzunu değiştirirler.
4. Populasyonda eşler arasındaki çiftleşmeler rastgele olmalıdır. Populasyondaki fertler eşlerini seçerken bazı özellikleri olanları tercih ederlerse Hardy-Weinberg dengesi için gerekli olan "gametlerin rastgele karışması" şartı yerine getirilmemiş olur.
5. Populasyonda doğal seleksiyon olmamalıdır. Diferansiyel (ayrıcalıklı) hayatta kalma ve diferansiyel üreme başarısı bazı allelleri favori hale getirip diğer bazılarını da baskılar. Bu durumda gen havuzu değişmiş olur.

Hardy-Weinberg dengesinin gerçekleşmesi ve devam etmesi için gerekli bu beş şart

mikroevrime sebep olan faktörlerinin anlaşılması için temel oluşturmaktadır.

Bir populasyonda bu beş şartın gerçekleşmesi hemen hiçbir zaman mümkün değildir. Dolayısıyla populasyonların evrimleşmesi kaçınılmazdır.

Bunun yanında populasyonda Hardy-Weinberg dengesinin değişmesini sağlayan beş faktör vardır. Bunlar **genetik sürüklenme**, **gen akımı**, **mutasyon**, **tercihli çiftleşme** ve **doğal seleksiyon** faktörleridir. Her faktör yukarıdaki beş şartın birisini bozar.

Bunlardan sadece doğal seleksiyon faktörü bir populasyonun çevresine adaptasyonunu sağlar. Diğer faktörler genellikle adaptasyonla ilgili değildir. Populasyonları pozitif, negatif veya nötr şeklinde etkileyebilirler. Doğal seleksiyonun etkisi ise her zaman pozitif olur. Seleksiyon sonucu çevreye uyum sağlayan fertlerin üremeleri ve sayılarını arttırmaları diğerlerine göre çok daha fazla gerçekleşir.

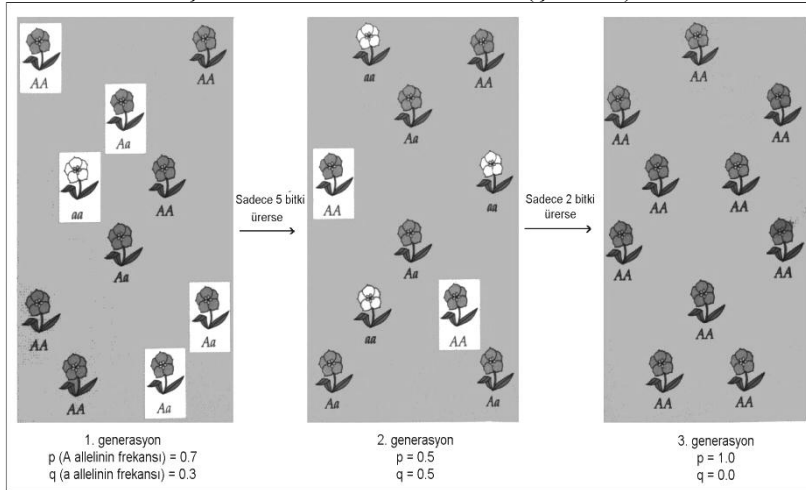
Genetik sürüklenme

Bir parayla bin defa yazı-tura atıldığında tura ve yazı gelme sayısı gittikçe birbirine yaklaşır ve yaklaşık eşit sayıda olur. Ancak yazı-tura atma sayısı az olursa yazı ve tura gelme şansı birbirinden çok farklıdır. Atış sayısı ne kadar çok artarsa beklenen sonuca o kadar yaklaşılabilecek, tersine atış sayısı ne kadar az olursa beklenen sonuçtan sapmalar o kadar fazla olacaktır.

Küçük bir örnekteki bu oransızlık **örnekleme hatası** olarak bilinir ve küçük populasyonların genetiğinde çok önemli bir faktördür.

Yeni bir generasyon allellerini bir önceki generasyondan ne kadar rastgele bir şekilde almışsa, diğer bir deyimle yeni generasyonu oluşturan örnek sayısı ne kadar büyükse bir önceki generasyonun gen havuzu bu generasyonda o kadar iyi temsil edilmiş olur.

Bir populasyon küçükse bu populasyonun gen havuzu örnekleme hatasından dolayı bir sonraki generasyonda doğru olarak temsil edilemez. Mesela küçük bir kırmızı çiçekli populasyonunda pembe (A) ve beyaz (a) çiçeklerin allel frekansları dengede değildir ve generasyonlar boyunca dalgalanır. Populasyondaki bitkilerin sadece bir kısmı üremeyi yönetir ve birbirini izleyen generasyonlar sonunda genetik varyasyon azalır. Bu olaya **genetik sürüklenme** adı verilir ve mikroevrimin çok önemli bir faktörüdür (Şekil 6).



Şekil 6 Küçük bir kırmızı çiçekli populasyonda genetik sürüklenme. Bu populasyon on bitkiden oluşmuştur. Birinci generasyonda sadece kare içine alınmış beş bitki tohumu oluşturmuş ve bu tohumlar çimlenerek yeni bitkileri meydana getirmişlerdir. İkinci generasyonda ise sadece iki bitki üreyebilmiştir. Örnekleme hatasından dolayı allel ve genotip frekanslarında meydana gelen bu şekildeki rastgele değişime genetik

sürüklenme adı verilir. Genetik sürüklenme genellikle allelleri sabitleştirerek genetik değişkenliği azaltır.

Genetik sürüklenme küçük bir populasyonun gen havuzunda şans eseri meydana gelen değişimlerdir. Böyle bir populasyonun çevresine uyum sağlaması ise ancak şansa bağlıdır.

Bir evrim faktörü olarak bir populasyonda genetik sürüklenmenin hiçbir etkisinin olmaması için bu populasyonun sonsuz büyüklükte olması gerekir. Bu durum mümkün olmamakla beraber birçok populasyon, üzerindeki genetik sürüklenme etkisi ihmal edilebilecek kadar büyüktür. Ancak bazı populasyonlar da önemli derecede genetik sürüklenme etkisi gösterecek kadar küçüktürler.

Genetik sürüklenmede **kurucu etki** ve **şişeboynu etkisi** olarak adlandırılan iki olay çok belirgindir. Her iki olayda da birkaç fert ya yeni bir populasyon kurar veya populasyonu yeniler.

Şişeboynu etkisi

Şişeboynu etkisinde büyük bir populasyon deprem, sel baskını, hastalık, açlık veya buna benzer sebeplerle neredeyse yok olacak derecede azalır. Populasyondan geriye kalan fertlerin genetik yapısı orijinal populasyonun genetik yapısını temsil edemez (örnekleme hatası).

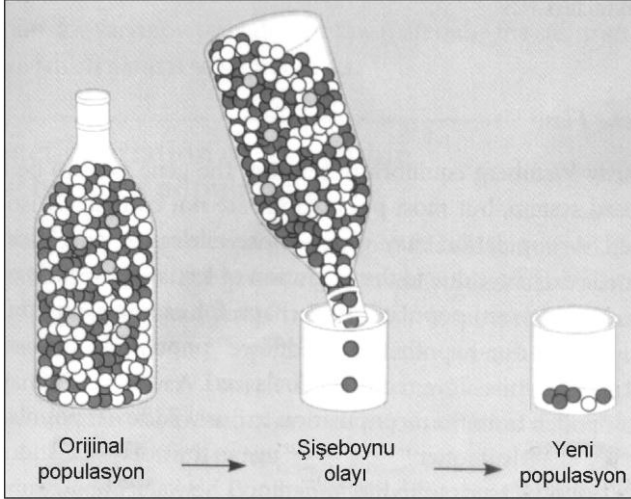
Sağ kalan fertlerde şans eseri bazı alleller çok daha fazla temsil edilmiştir. Diğer alleller ise ya tamamen yok olmuş veya temsil oranları çok düşmüştür. Felaketten sonra hayatta kalan bu fertlerin çoğalmasıyla populasyon tekrar büyüyerek eski halini alır. Ancak allellerin frekansı, populasyonun kaynaklandığı bu fertlerin frekansına göre şekillenmiş ve eski populasyona göre çok değişmiştir (Şekil 7).

Genetik sürüklenme yeni oluşan bu populasyonu generasyonlar boyunca etkilemeye devam eder. Ancak populasyon örnekleme hatasının önemsiz hale gelmesini sağlayacak kadar büyürse genetik sürüklenmenin etkisi ihmal edilebilir duruma gelebilir.

Şişeboynu etkisi ve bunu izleyen genetik sürüklenme genellikle bir populasyondaki bütün genetik değişkenliği azaltır. Zira gen havuzundan en azından bazı gen lokusları kaybolmuştur.

Şişeboynu etkisinin görüldüğü bir örnek Kuzey Denizi fillerinin oluşturduğu populasyonun 1890'da avcılar tarafından 20 ferde kadar düşürülmesidir. Bu tarihten sonra bu hayvanlar koruma altına alınmışlardır. Koruma sonucu populasyonları 30.000'i aşmıştır. Araştırmacılar bu hayvanların birçok ferdinde bulunan 24 gen lokusunu incelemişler ve hiçbir genetik varyasyon bulamamışlardır. Muhtemelen genetik sürüklenmeden dolayı 24 lokusun hepsinde fikse olmuş durumda tek bir allel bulunmaktadır. Buna karşılık hiçbir şekilde şişeboynu etkisi yaşamamış Güney Denizi fillerinin populasyonlarında ise zengin bir genetik varyasyon görülmektedir.

Şişeboynu etkisinin görüldüğü diğer bir örnek Güney Afrika'da bulunan çita populasyonlarıdır. Bu hayvanlarda, laboratuarda kendi içlerinde çiftleştirilen farelerden bile daha az genetik varyasyon görülmektedir. Muhtemelen çita populasyonları geçmişte yaklaşık 10.000 sene kadar önce gerçekleşen buzul çağında çok ciddi şekilde azalmış, ayrıca 1900'larda avlanmalar sonucu yok olma derecesine gelmiştir.



Şekil 7. Şişe boynu etkisi. Bir felaket sonucu popülasyonun ağır bir şekilde kayba uğramasıyla gen havuzu rastgele sürüklenmeye başlar. Hayatta kalmayı başaran fertlerden oluşan yeni popülasyonun gen havuzu hiçbir zaman orijinal popülasyonu temsil edemez. Şekildeki şişede bulunan açık renkli, beyaz ve koyu bilyelerden şans eseri sadece beyaz ve koyu bilyeler dökülmüş ve açık renkli bilyeler şişede kalmıştır. Yeni popülasyonda açık renkli bilyeler temsil edilmemektedir.

Kurucu etki

Kurucu etki olayında birkaç fert popülasyondan ayrılarak yeni bir popülasyon kurarlar. Bu fertlerde birçok genin allel frekansı şans eseri orijinal popülasyondaki frekanslarından farklı olabilir. Dolayısıyla farklı fenotiplerden oluşan bir popülasyon meydana gelmiş olur.

Yeni popülasyonu kuracak fertlerin sayısı ne kadar azsa kurulan popülasyondaki gen havuzu orijinal popülasyonun gen havuzundan o kadar farklı olacaktır. Kurucu etkinin en ekstrem durumu tek bir hamile hayvanın veya tek bir tohumun bulunduğu popülasyondan ayrılarak yeni bir popülasyon kurmasıdır.

Kurucu etki sonucu oluşan popülasyon varlığını sürdürmede başarılı olursa, örnekleme hatasının ihmal edilebileceği büyüklüğe erişinceye kadar bu popülasyonda genetik sürüklenme generasyonlar boyunca allel frekansını etkilemeye devam edecektir.

Kurucu etki Galapagos adalarındaki Darwin'in ispinozlarında görülen evrimsel divergensi açıklar. Burada bulunan farklı kuş türleri şüphesiz Güney Amerika ana kıtasından bu adalara dağılmış fertlerin oluşturduğu popülasyonların eseridir.

Kurucu etki yeni oluşmuş volkanik adalarda, izole bir gölde veya diğer yeni habitatlarda önemlidir. Mesela deniz kuşları bilmeyerek civarda bulunan karalardan bazı bitkilerin tohumlarını yeni oluşmuş bir adaya getirebilirler. Bu tohumların taşıdığı alleller burada yetişecek olan bitkilerin fenotiplerinin temelini oluşturacaktır.

Kurucu etki nesli tükenmekte olan türlerin kurtarılmasında da önemli olmaktadır. Özel olarak yakalanıp çoğaltılan fertlerin allel frekansları bu türün doğal popülasyonundaki allel frekansından önemli derecede farklı olur.

Kurucu etki bazı adalarda az sayıda kolonistlerin kurduğu insan popülasyonlarında oldukça yüksek oranda görülen kalıtsal hastalıkları da açıklamaktadır. Atlantik Okyanusunda Afrika ile Güney Amerika arasında bulunan bir grup küçük ada olan Tristan da Cunha'da 1814'de elli İngiliz'in oluşturduğu bir koloni bulunmaktadır. Muhtemelen bu kolonistlerden bir fertte bulunan retinitis pigmentosa adı verilen kalıtsal bir göz hastalığı koloni içinde zamanla genetik olarak yayılmıştır. 1960'larda adada yaşayan 240 kişiden dördünde bu hastalık

görülmekte ve en az dokuz fert de bu hastalık genini taşımaktadır. Hastalık homozigot olarak bir fertte bulunduğu gittikçe ilerleyen bir körlük meydana gelir. Bu hastalık geninin frekansı kurucularının geldiği popülasyonlarınkine göre söz konusu adadaki popülasyonda çok daha yüksek orandadır.

Kurucu etki kalıtsal hastalıklardan başka çok daha gizli özellikleri şifreleyen birçok allelin frekansını etkiler.

Gen akımı

Hardy-Weinberg dengesinin oluşması ve bozulmaması için gen havuzunun “kapalı bir sistem” olması gerekir. Ancak popülasyonların hemen hiçbirisi çevrelerinden tamamen izole olmuş değildir. Bir popülasyon gen akımı yoluyla yeni alleller alabilir veya allel kaybedebilir.

Gen akımı popülasyonlar arasında üreyici fert veya gamet alış verişidir. Farazi kır çiçeği popülasyonu örneğimizi ele alırsak; bu popülasyonun yanında aynı türün sadece beyaz çiçekli fertlerinden (aa) oluşmuş diğer bir popülasyon olduğunu düşünelim. Bir fırtına sonucu aa popülasyonundan bazı polenlerin bizim popülasyonumuza taşındığında bir sonraki generasyonda popülasyonun allel frekansı değişecektir.

Gen akımı, doğal seleksiyon veya genetik sürüklenme sonucu biriken popülasyonlar arasındaki genetik farklılıkları azaltır. Yeteri kadar fazla olduğunda ise gen akımları, komşu popülasyonları aynı genetik yapıya sahip tek bir popülasyon haline getirebilir.

Günümüzde insan popülasyonları arasında genler oldukça serbest şekilde akmaktadır. Afrika baboon toplulukları arasında da benzer şekilde gen akımları görülmektedir. Bitkilerde ise kestane kargaları, meşe ve diğer ağaç popülasyonları arasında gen akımlarına sebep olmaktadır.

Mutasyonlar

Mutasyon genetik programda (DNA’da) meydana gelen kalıtsal değişimdir. Mutasyonlar nadir olaylardır. Evrim bakımından mutasyon sıklığı önemli olup genlerde meydana gelen mutasyonal değişimler milyarlarca yıl boyunca farklı nesillerde toplanmıştır.

Mutasyonlar bütün kalıtsal değişimlerin kaynağıdır. Mutasyondan hangi genin etkileneceği, ayrıca zararlı, faydalı veya nötr olacağı tamamen tesadüfe bağlıdır. Mutasyona uğramış genlerin canlının fenotipinde ortaya koyacağı etki, genellikle bunların diğer genler ve çevre ile olan ilişkilerine bağlıdır. Gametlere intikal eden yeni bir mutasyon bir popülasyonun gen havuzunu bir allelin yerine diğer bir alleli koymak suretiyle derhal değiştirir.

Büyük bir popülasyonda herhangi bir gen lokusunda meydana gelen mutasyon tek başına bir generasyonda kantitatif olarak çok fazla bir etki göstermez. Bunun sebebi belli bir gen lokusunda bir mutasyonun meydana gelmesinin çok nadir bir olay olmasıdır.

Mutasyon hızı çok yavaştır. Türe ve gen lokusuna bağlı olarak her lokus için 10^5 ile 10^6 gamette bir mutasyon olur. Bir allelin gen havuzundaki frekansı 0.50 ise her generasyonda mutasyona uğrama hızı 0.00001’dir. Bu hızla orijinal allelin frekansının 0.50 den 0.49’a düşmesi için 2000 generasyon geçmesi gerekir.

Bir popülasyonda mutasyon sonucu oluşan yeni alleler frekanslarını önemli bir miktarda arttırmışsa bunun sebebi mutasyonların bol miktarda yeni allel meydana getirmesi değil bu mutasyonları taşıyan fertlerin genetik sürüklenme ve doğal seleksiyon sonucu çok fazla yavru yapmalarıdır.

Özel bir gen lokusunda meydana gelen mutasyonlar nadir de olsalar bütün lokuslardaki mutasyonların toplam etkisi önemli olabilir. Bunun sebebi her fertte binlerce genin olması ve

birçok populasyonun birlerce veya milyonlarca fertten oluşmuş olmasıdır.

Uzun bir zaman süresi söz konusu olduğunda mutasyonlar evrim bakımından çok önem kazanır. Çünkü mutasyonlar genetik varyasyonların orijinal kaynaklarıdır ve doğal seleksiyon için malzeme oluştururlar.

Gen mutasyonları canlıların hayatta kalması ve üremesi ile ilgili yapılarını, fonksiyonlarını veya davranış şekillerini değiştiriyorsa zararlıdır. Mesela kıkırdak oluşumu için gerekli bir proteini kodlayan bir gen vardır. Kıkırdak normal hayvan gelişiminde anahtar bir bileşendir. Bu dokunun oluşumu için gerekli proteini kodlayan gende meydana gelen bir mutasyon, burun tıkanıklığı, trake daralması, kaburga kemiklerinde kalınlaşma ve akciğer dokusunun elastikiyetinin kaybolması gibi birçok anormalliklere neden olabilir.

Mutasyona uğramış gen kompleks bir gelişme programı içerisinde ifade edildiği için ölüme bile sebep olabilir.

Letal mutasyon, mutasyona uğramış genin ifade edilmesi durumunda ferдин mutlaka öldüğü bir mutasyondur.

Nötr mutasyonlar ferde ne zarar ne de fayda sağlamayan mutasyonlardır. Bunların bazılarının fenotipte etkileri görülür. Mesela bir mutasyon bir organizmanın kabuk renginin sarıdan beyaza dönüşümünü sağlayabilir. Ancak kabuk renginde meydana gelen bu değişimin canlının hayatta kalmasına veya üremesine herhangi bir etkisi yoktur. Dolayısıyla doğal seleksiyonda bir faktör olarak görev yapamaz. Diğer bazı nötr mutasyonların etkisi fenotipte bile görülmez. Nötr mutasyonlar çevre şartları değiştiğinde faydalı hale gelebilir.

İstenmeyen ancak öldürücü olmayan bir mutasyona uğramış bir gen, aynı kromozom üzerinde hayatta kalmak için mutlaka gerekli diğer bir genle birlikte olabilir. Böylece bu genler bu kromozomla hep beraber yavrulara geçerler ve populasyonda varlıklarını sürdürürler.

Nadir de olsa bazı mutasyonlar faydalı olabilir.

Tercihli çiftleşme

Bir populasyonda Hardy-Weinberg dengesinin devam etmesi için herhangi bir genotipteki ferдин, çiftleşeceği eşini populasyon içinden rastgele seçmiş olması gerekir. Ancak gerçekte fertler çiftleşecekleri eşlerini genellikle çok yakınlarında bulunan fertler arasından seçerler. Uzakta bulunan fertlerin eş olarak seçilme şansları yakında olanlara göre çok azdır. Bu durum özellikle fazla uzaklara yayılmamış türler için söz konusudur. Bu **kendi içinde çiftleşmeyi** teşvik eden bir davranış olup genetik yapı bakımından birbirine çok yakın fertlerin birbirleriyle çiftleşmelerini sağlar.

Kendi içinde çiftleşmenin en ekstrem şekli bir canlının kendi kendini döllemesi ile üremesidir. Böyle fertlere **kendine döllek** adı verilir. Kendine dölleklik bitkiler arasında çok yaygındır.

Kendi içinde çiftleşme genotip frekansının Hardy-Weinberg dengesinden uzaklaşmasını sonuç verir. Mesela kır çiçeği örneğimizde çiçeklerin kendi kendilerini döllemeleri homozigot genotiplerin heterozigot genotiplere göre çok daha fazla sayıda olmasını sağlar.

AA fertler ve aa fertler kendi kendilerini döllelerse bunların yavrularının hepsinin genotipi homozigot olacaktır. Aa genotipli bitkiler kendi kendilerini döllediklerinde ise bunların yavrularından sadece yarısı heterozigot genotipte olacaktır. Bunun sonucunda ise her yeni generasyonda heterozigotların oranı azalacak buna karşılık dominant ve resesif homozigotların oranı artacaktır.

Kendi kendine olmasa da kendi içinde çiftleşmeler sonucunda da heterozigotların yüzdesi yavaş yavaş azalır. Genotip frekansındaki bu değişimin görünen bir sonucu populasyonda resesif

fenotipleri gösteren fertlerin oranlarının gittikçe artmasıdır. Mesela kır çiçeği popülasyonu örneğimizde beyaz çiçekli fertlerin frekansının Hardy-Weinberg denkleminin ön gördüğü orandan daha fazla olacaktır.

Kendi içinde çiftleşmenin popülasyondaki genotiplerin ve fenotiplerin oranları üzerindeki etkisine rağmen iki allelin frekansları aynı kalır. Çünkü resesif allellerin az bir yüzdesi heterozigot fertlerde “maskelenmiş” olarak bulunurlar.

Tercihli çiftleşmenin diğer bir şekli **ayırıcı (assortatif) çiftleşme**’dir. Bu çiftleşme şeklinde fertler eşlerini “fenotipik özellikler” bakımından kendilerine benzeyen fertler arasından seçerler. Mesela bazı kurbağalar (*Bufo*) genellikle kendileri ile benzer büyüklükte eşlerle çiftleşirler. İnsanlar da bir dereceye kadar bu şekilde ayırıcı çiftleşme yapmaktadırlar. Mesela uzun boylu kadınlar her zaman olmasa da genellikle uzun boylu erkeklerle evlenmeyi tercih ederler.

Görüldüğü gibi ister kendi içinde çiftleşme isterse ayırıcı çiftleşme olsun bütün tercihli çiftleşmeler popülasyonda homozigot genotiplerin oranının artmasını sağlarlar. Fakat tercihli çiftleşmenin kendisi bir popülasyonun gen havuzundaki allellerin tüm frekansını değiştiremez. Ancak unutulmamalıdır ki popülasyonun genetik yapısı bütün allellerin ve *genotiplerin frekansları* ile tanımlanır.

Popülasyonun kendi içinde çiftleşme veya ayırıcı çiftleşme davranışında bir değişim olursa bu durum farklı genotiplerin frekanslarını değiştirecektir. Böylece tercihli çiftleşme bir popülasyonun evrimleşmesini sağlayabilir.

Doğal seleksiyon

Hardy-Weinberg dengesinin oluşması ve devam etmesi için bir popülasyondaki bütün fertlerin “eşit” şekilde hayatta kalma ve üretken yavrular verebilme özelliğine sahip olması gerekir. Ancak bu durumun gerçekleşmesi hiçbir zaman mümkün olamaz. Popülasyon birbirlerinden farklı özelliklere sahip fertlerden oluşmuştur. Ortalama olarak bazı fertler diğerlerine göre çok daha fazla üreme ve yavru yapma yeteneğine sahiptirler. Üreme başarısındaki bu farklılık doğal seleksiyonun ta kendisidir.

Seleksiyon, allellerin bir sonraki generasyona popülasyondaki frekanslarına göre daha fazla oranda geçmelerini sağlar. Mesela kır çiçeği örneğimizde popülasyondaki pembe çiçekli fertler (AA veya Aa genotipleri) bazı sebeplerden dolayı beyaz çiçekli (aa genotipi) fertlere göre ortalama olarak daha fazla tohum verebilir. Belki de bunun sebebi beyaz çiçekli fertlerin otçul böcekler tarafından daha çabuk fark edilip çiçeklerinin yenilerek üremelerine fırsat verilmemesidir. Bu durum Hardy-Weinberg dengesini bozar ve popülasyonun gen havuzunda “A” allelinin frekansı artarken “a” allelinin frekansı azalır.

Gen havuzunun değişmesine sebep olan bütün mikroevrim faktörleri arasında sadece doğal seleksiyon, bir popülasyonun içinde bulunduğu çevreye adaptasyonuna yardımcı olur. Doğal seleksiyon bir popülasyonda uygun genotiplerin birikimini ve devamını sağlar. Çevre şartları değişirse doğal seleksiyon bu değişime gen havuzunda bulunan ve yeni çevre şartlarına uyan genotipleri favori hale getirmek suretiyle cevap verir. Ancak yeni bir çevreye adaptasyon, popülasyonda bulunan genetik değişkenliğin imkanları ile sınırlıdır.

Doğal seleksiyon yoluyla adaptasyonu daha ayrıntılı olarak incelemeye geçmeden önce popülasyonların evrimleşmesini mümkün kılan varyasyonların genetik temelleri üzerinde durmak gerekir.

Genetik varyasyon

Kalıtsal varyasyonlar Darwin'in evrim teorisinin temelini oluşturur. Zira varyasyonlar, doğal seleksiyonun üzerinde çalışacağı bir "substrat" olarak görev yaparlar.

Bir kalabalık içinde arkadaşınızı seçmekte hiçbir zorluk çekmezsiniz. Her ferdin kendine özel bir genomu vardır. Bu genom sayesinde fert görünüm ve karakter bakımından diğer fertlerden farklı özelliklere ve varyasyonlara sahip olur.

Eşeyli olarak üreyen bütün türlerin populasyonlarında ferdi varyasyonlar vardır. İnsanlar arasındaki ferdi farklılıkları hepimiz gayet iyi biliriz. Tam olarak farkında olmasak bile diğer hayvanların ve bitkilerin populasyonlarında da bu şekilde ferdi farklılıklar vardır. Populasyonları oluşturan fertler arasındaki bu küçük farklılıklar konumuzun temelini oluşturan varyasyonlar olup doğal seleksiyonun üzerinde çalışacağı ham maddeyi oluştururlar.

Populasyonda gözlenen bütün varyasyonlar kalıtsal değildir. Bir ferdin fenotipi onun kalıtsal özellikleri (genotipi) ile çevresinden aldığı etkilerin toplamıdır. Mesela bir halterci fenotipini dramatik olarak değiştirebilir. Ancak bu değişiklik kalıtsal bir özelliğe sahip olmadığı için evrim bakımından önemi yoktur.

Sadece kalıtsal varyasyonlar doğal seleksiyon yoluyla evrimsel sonuçlar doğurabilir ve yeni nesillere aktarılabilir.

Populasyon içi varyasyonlar

Bir populasyon içindeki varyasyonlar hem "*kantitatif*" hem de "*farklı ve ayrı*" karakterlerden kaynaklanır. Populasyon içindeki kalıtsal varyasyonların büyük çoğunluğu *kantitatif karakterler* olup çok sayıda gen lokusu tarafından yönlendirilir ve populasyondaki fertler arasında bir süreklilik halinde görülürler. Mesela kır çiçeği populasyonu örneğimizde bitki boyları en kısıdan en uzuna kadar sürekli değişkenlik gösterir. *Farklı ve ayrı karakterler* ise çiçek renginin beyaz veya pembe olması gibi özellikler olup genellikle farklı alleleri taşıyan ve belirgin fenotipler oluşturan tek bir gen lokusu tarafından belirlenirler.

Bir populasyonda farklı ayrı ve karakterler iki veya daha fazla sayıda bulunuyorsa bunlar **morf** olarak adlandırılır. Kır çiçeği örneğimizde pembe çiçekli morflar ve beyaz çiçekli morflar böyle farklı ve ayrı karakter şekilleridir.

Bir populasyonda iki veya daha fazla sayıda morf belirgin ve kolayca fark edilebilir frekansta temsil ediliyorsa bu populasyona bu özellikler bakımından **polimorfik populasyon** adı verilir. Bir populasyon hemen tamamen tek bir morftan oluşuyor ve diğer morflar son derece az olarak temsil ediliyorsa bu populasyon polimorfik değildir. Polimorfizm insan populasyonlarında yaygın bir olaydır. Mesela fiziksel özelliklerden deride çillerin olup olmaması veya biyokimyasal özelliklerden kan grupları böyle polimorfizm örnekleridir. Kan gruplarından A, B, AB ve O olarak dört morf vardır. Polimorfizm sadece farklı ve ayrı karakterlere uygulanır. Boy uzunluğu gibi populasyonda süreklilik gösteren kantitatif karakterlere uygulanmaz.

Populasyon biyologları populasyon içi genetik varyasyon için birkaç kantitatif tanım kullanırlar. Bunlardan yaygın olan iki tanesi (1) bir populasyonda iki veya daha fazla allel tarafından temsil edilen gen lokuslarının (tek bir allelin olmadığı lokusların) yüzdesi ve (2) populasyonun fertlerindeki heterozigot lokusların ortalama yüzdesidir.

Genetik çeşitliliğin belirlenmesinde bu iki ölçü kullanıldığında bir populasyonun kalıtsal varyasyon rezervuarının Darwin'in tahmin ettiğinden çok daha fazla olduğu görülür.

Gözle fark edilmeseler de varyasyonların birçoğu biyokimyasal yollarla açığa çıkarılan moleküler farklılıklar halinde kendilerini gösterirler. Bazı evrimci biyologlar populasyondaki fertlerin özel gen lokuslarının protein ürünlerinin arasındaki farklılıkları araştırmak için jel elektroforezi tekniğini kullanmaktadırlar.

Bu teknik kullanılarak çeşitli türler arasında lokus sayıları araştırılmıştır. Mesela meyve sineği *Drosophila* populasyonlarında yapılan bir araştırmada populasyonun gen havuzundaki incelenen lokuslarının %30'nun iki veya daha fazla allele sahip olduğu bulunmuştur. Her sineğin ise gen lokuslarının yaklaşık % 12'sinin heterozigot olduğu ve bir sinekte yaklaşık 700 ile 1200 heterozigot lokusun olduğu ortaya çıkmıştır.

Elektroforez tekniği ile insan populasyonlarındaki genetik varyasyonun kapsamı araştırıldığında da benzer bir durumla karşılaşılır.

Populasyonlar arası varyasyonlar

Türlerin birçoğunda, populasyonları arasındaki farklılıklardan kaynaklanan coğrafik varyasyonlar görülür. Bazı çevre faktörlerinin bölgeden bölgeye farklı olmasından dolayı bir türün farklı populasyonları arasında doğal seleksiyondan kaynaklanan coğrafik varyasyonlar vardır. Mesela kır çiçeği örneğimizin bir populasyonunda diğer populasyonlarına göre çiçek rengi lokusunda resesif alleller daha yüksek frekansta olabilir.

Türün farklı populasyonları arasında genetik sürüklenmeden kaynaklanan varyasyonlar da olabilir.

Populasyonun dağıldığı alanın çok fazla farklılıklar göstermesi veya fertlerinin sınırlı olarak yayılması sonucu oluşan alt populasyonlardan dolayı coğrafik varyasyon çok daha lokal olarak bir populasyonun içinde de görülebilir.

Coğrafik varyasyonun özel bir tipi bazı özelliklerin coğrafik bir eksen boyunca dereceli ve devamlı bir şekilde değişmesidir. Buna **klin** adı verilir.

Klin terimi bazı durumlarda komşu populasyonların birbiri üzerine geldiği ve bu populasyonların fertlerinin birbirleriyle çiftleşmeler yaptığı bölgeyi ifade eder.

Diğer bazı durumlarda ise çevre şartlarında görülen kademeli varyasyon bir klinin oluşmasına sebep olabilir. Mesela Kuzey Amerika'da yaşayan kuş ve memeli türlerinin birçoğunun ortalama vücut büyüklüğü kuzeye doğru gidildikçe dereceli bir şekilde artış gösterir. Muhtemelen bunun sebebi hayvanların yüzey alanın hacimlerine göre azalması ve dolayısıyla vücut sıcaklığının soğuk ortamlarda daha çok korunmasına yönelik bir adaptasyondur (Şekil 8).

Mutasyonlar ve rekombinasyonlar

Mutasyonlar

Mutasyonlar ve eşeysel rekombinasyonlar bir populasyonun genetik kompozisyonunda varyasyonlara sebep olurlar.

Yeni alleller ancak mutasyonlar sonucu oluşabilir.

Mutasyonların büyük çoğunluğu somatik hücrelerde meydana gelir ve ferdin ölümüyle kendileri de yok olurlar.

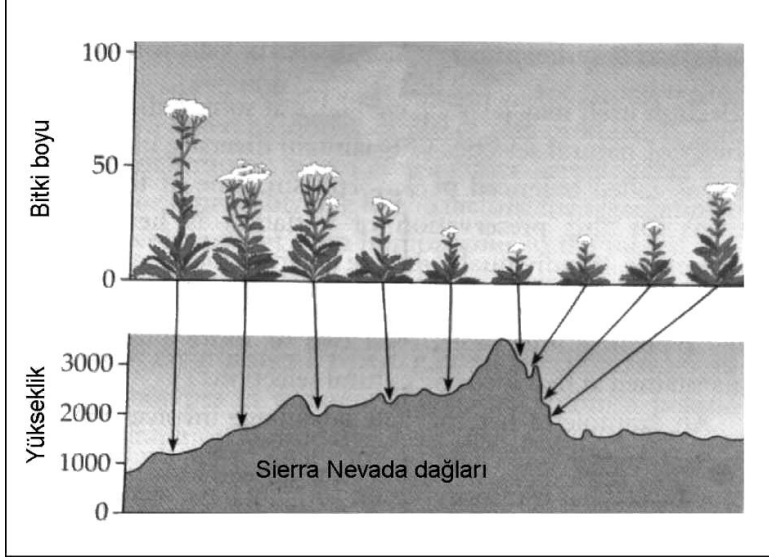
Sadece gametlerde meydana gelen mutasyonlar yavrulara ve dolayısıyla yeni generasyonlara geçebilir.

Mutasyonun bir geni nasıl ve ne kadar etkileyeceği tamamen şansa bağlıdır. Mutasyon karanlıkta atış yapmaya benzer. Tek bir DNA baz çiftini etkileyen ve “nokta mutasyonları” olarak adlandırılan mutasyonların büyük çoğunluğu nispeten zararsızdır.

Eukaryot organizmaların genomlarındaki DNA'ların birçoğu proteinleri kodlamazlar. Dolayısıyla bu DNA'lardaki tek bir nükleotid bazında meydana gelen mutasyonların organizmayı nasıl etkileyeceği belli değildir. Protein kodlayan yapısal genlerde meydana gelen mutasyonlar bile genetik koddaki tekrarlardan dolayı bazen organizma üzerinde çok az etki gösterir veya hiç etki etmeyebilir.

Şüphesiz bazı nokta mutasyonları fenotip üzerinde çok önemli etkiler de oluşturabilirler. Mesela orak hücreli anemi bunun güzel bir örneğidir.

Bir proteinin fonksiyonunun bozulmasını sonuç veren bir mutasyon faydalı olmaktan çok zararlıdır. Organizmalar geçmişten günümüze binlerce generasyonlar boyunca gerçekleşmiş ve birikmiş seleksiyonların ürünüdürler. Dolayısıyla rastgele meydana gelen küçük bir değişimin bir organizmanın genomunu iyileştireceğini beklemek çok aşırı bir iyimserlik olur.



Şekil 8. Bir bitkide görülen klin tarzı varyasyon. Sierra Nevada dağlarının yamaçlarında gelişen civanperçemi (*Achillea*) bitkisinin ortalama boy uzunluğu yükseklik arttıkça kısalmaktadır. Her ne kadar boy uzunluğuna çevre faktörleri etkili olsa da varyasyonların bazılarının genetik olduğu belirlenmiştir. Araştırmacılar farklı yüksekliklerde yetişen bitkilerin tohumlarını alarak aynı ortamda yetiştirdiklerinde bitkilerin ortalama boylarının tohumlarının alındıkları yerlerdeki bitkilerle uyum gösterdiğini bulmuşlardır.

Ancak çok nadir de olsa bir mutant allel organizmayı bulunduğu ortama çok daha iyi uymasını ve çok daha başarılı şekilde üremesini sağlayabilir. Bu durum kararlı bir çevrede yaşayan organizmalarda pek mümkün olmasa da sürekli değişim gösteren ve mutasyonların bu değişimlere karşı seçilme şansının olduğu çevrelerde çok daha fazla mümkündür. Mesela bazı mutasyonların karasineklerin DDT'ye karşı dirençli olmasını sağladığını ancak aynı zamanda sineklerin büyüme hızını azalttığını düşünelim. DDT'nin kullanılmasından önce bu mutasyonlar zararlı olarak kabul edilir. Ancak DDT kullanılmaya başlayıp çevrenin bir parçası olduktan sonra mutant alleller favori hale gelir ve doğal seleksiyon dirençli fertlerin popülasyonda frekanslarının artmasını sağlar.

Kromozomal mutasyonlar çok sayıda gen lokusunu etkilediği için genellikle organizmanın gelişmesini ve üremesini bozar. Bazen çok nadir de olsa mutasyon sonucu kromozomların yeni bir düzen kazanması organizmanın faydasına olabilir. Mesela bir kromozomdan bir parçanın kopup diğer bir kromozoma yapışması (translokasyon) organizmayı pozitif yönde etkileyen allellerin bir araya gelmesini ve bir paket halinde etkili olmasını sağlayabilir.

Kromozom segmentlerinin duplikasyonu diğer kromozom mutasyonları gibi hemen tamamen zararlıdır. Ancak tekrarlanan segment genetik dengeyi ciddi bir şekilde etkilemiyorsa generasyonlar boyunca varlığını sürdürebilir ve fazladan taşıdığı gen lokusları ile genişlemiş bir

genom oluřturur. Bu fazla gen lokusları zamanla mutasyona uğrayarak yeni fonksiyonlar görecekle hale gelirler.

Mutasyonlar genomdaki eksonları birbiriyle karıřtırmak suretiyle tek bir lokusta veya lokuslar arasında var olan DNA dizilerden yeni genler oluřturabilirler.

Çok kısa generasyon süreleri olan bakteriler ve diğerk mikroorganizmalarda mutasyonlar bir populasyonun değıřiminde kısa sürede önemli roller oynayabilir. Bakteriler uygun ortam sağılandığında her 20 dakikada bir bölünebilirler. On saat içinde tek bir bakteri bir milyar bakteri haline gelebilir. Dolayısıyla faydalı bir mutasyon bir bakteri populasyonunda çok hızlı bir şekilde frekansını arttırabilir.

Bir bakteri populasyonunun bir antibiyotiğre maruz bırakıldığını düşünelim. Populasyondaki tek bir fertte bu antibiyotiğre karřı direnç sağılayacak bir mutasyon olmuş olsa birkaç saat içinde bu ferdin çoğalmasıyla populasyonda milyonlarca dirençli bakteri oluřacaktır. Bunun yanında antibiyotiğre duyarlı bakteriler de populasyondan seçilip elenecek ve sonuçta populasyon değıřmiş olacaktır.

Bu örnekten anlaşılaçağı gibi eşeysiz üreme sonucu oluřan klonlar oluřturmak suretiyle bakteri populasyonları bir defada gerçekteřen tek bir mutasyonla kolayca evrimleřebilir.

Hayvanlar ve bitkiler ise adaptasyonları için gerekli olan genetik varyasyonlar bakımından türlerine özel generasyon süreleri ölçüsünde gerçekteřecek eşeyli üremeye ve rekombinasyona bağılırlar.

Ancak bakterilerin bile büyük çoğunluğunda bir çeřit seks sayılan ve genetik varyasyonu arttıran gen alıřveriřleri vardır.

Rekombinasyonlar

Mutasyonların yanında, eşeyli üreme sonucu oluřan rekombinasyonlar da önemli bir varyasyon kaynağıdır. Eşeyli olarak üreyen bir populasyonun üyeleri, taşıdıkları genetik farklılıklarının hemen hepsini populasyonun gen havuzundan aldıkları allellerin özel rekombinasyonuna borçludurlar.

Eşeyli üreme, fertlerin genotiplerini belirlemek üzere gen havuzundaki allelleri karıřtırır ve dağıtır. Mayoz bölünme sırasında her birisi bir ebeveynden gelen homolog kromozomlar crossing over olayı sonucu birbirleriyle gen alıřveriři yaparlar. Daha sonra bu kromozomlar ve taşıdıkları alleller rastgele bir şekilde gametlere dağılırlar.

Fertlerin oluřturdukları gametler genetik yapıları bakımından birbirlerinden son derece farklıdır. Bu farklı gametlerin birbirleriyle yine rastgele birleřmesi sonucu oluřacak her zigot da diğerklerinden farklı bir genetik yapıda olacaktır.

Şüphesiz bir populasyonda korkunç derecede büyük sayıda muhtemel çiftleřme kombinasyonları vardır. Her ihtimalde farklı genetik yapıya sahip fertlerin gametleri bir araya getirilerek yeni kombinasyonlar oluřturulur. Eşeli üreme, her generasyonda eski allelleri yeri düzenlemeler halinde sürekli olarak harmanlar.

Doğal seleksiyon bir populasyonda uygun olmayan genotipleri ortadan kaldırmak suretiyle varyasyonları azaltmaya yönelik olarak çalışır. Ancak varyasyonların tamamen yok olmasını engelleyen ve devamını veya yeniden oluřmasını sağılayan çeřitli mekanizmalar vardır. Bunların başında organizmaların genetik yapı olarak diploid olmaları, dengelenmiş polimorfizm ve nötr varyasyon gelmektedir.

Diploidi

Eukaryotların diploid oluřundan dolayı populasyonda çok sayıda genetik varyasyon,

bunları temsil eden resesif allellerin heterozigot fertlerde varlıklarını sürdürmeleri sonucu, doğal seleksiyondan gizlenmektedir.

Resesif alleller karşılıkları olan dominant allellere göre çevre şartlarına uygunluk bakımından çok daha yetersiz hatta öldürücü olmalarına rağmen heterozigot fertlerde seleksiyondan gizlenerek varlıklarını sürdürür ve bu fertlerle birlikte çoğalırlar.

Bu gizli varyasyonlar ancak resesif allellerin kendileri gibi diğer bir allelle bir araya gelerek homozigot olmaları halinde fenotipte görülür ve seleksiyona maruz kalabilir.

Ancak popülasyonda resesif allel frekansı düşükse bu durum nadir olarak gerçekleşir. Mesela resesif allel frekansı 0.01 ve dominant allel frekansı 0.99 ise bu resesif allel genlerin %99'u heterozigotlarda bulunarak doğal seleksiyondan kurtulurlar. Buna karşılık resesif allellerin sadece %1'i homozigotlarda bulunur.

Resesif allel frekansı ne kadar düşükse bu allellerin seleksiyondan kurtulma şansları o kadar fazladır.

Popülasyonun içinde bulunduğu çevre şartlarına uygun olmayan özellikleri temsil eden resesif allellerin heterozigotlarda saklanması, gelecekte değişecek çevre şartlarına uygunluk bakımından önemli bir potansiyeldir.

İlerde çevre şartları değiştiğinde bu değişimi karşılayacak ve değişime uygun özelliklerin oluşmasını sağlayacak potansiyel bu şekilde resesif allellerle geleceğe taşınmış olur.

Dengelenmiş polimorfizm

Doğal seleksiyonun bizzat kendisi bazı gen lokuslarındaki varyasyonların devamını sağlayabilir. Doğal seleksiyonun bu şekilde bir popülasyondaki varyasyonları ve çeşitliliği koruyabilme yeteneğine **dengelenmiş polimorfizm** adı verilir.

Dengelenmiş polimorfizmle varyasyonun korunmasını sağlayan sistemlerden birisi **heterozigot avantajıdır**. Bir gen lokusu bakımından heterozigot olan fertler herhangi bir tipteki homozigota göre daha fazla hayatta kalma ve üreme şansına sahipse bu durumda doğal seleksiyonla bu lokustaki iki veya daha fazla allel korunmuş ve varlığını devam ettirmiş olacaktır.

Heterozigot avantajına bir örnek olarak hücreli anemidir. Bilindiği gibi orak hücreli anemi hemoglobinin bozuk bir şeklini kodlayan mutant bir allelin sebep olduğu genetik bir hastalıktır. Afrika'nın tropik ve subtropik bölgelerinde yaşayan insan popülasyonlarında bu allel (HbS), normal alleli (HbA) ile birlikte varlığını sürdürmektedir.

HbS/HbS şeklindeki homozigotlar genellikle 12 yaşına varmadan ölürlər. HbS/HbA şeklindeki heterozigot fertler ise popülasyonun hemen üçte birini oluşturmaktadır.

Böyle zararlı bir allelin popülasyonda bu kadar yüksek frekansta devam etmesinin sebebi olarak hücreli aneminin yaygın olduğu yerlerde sıtma (malarya) hastalığının da yaygın olmasıdır. Malaryanın nedeni tropik ve subtropiklerde yaygın olan bir sivrisinekle insanlara taşınan bir protozoandır. Orak hücreli anemiye neden olan mutant alleli taşıyan fertlerin malaryaya daha dirençli oldukları ve dolayısıyla bu geni taşıyanların hayatta kalma ve üreme şanslarının, taşımayanlara göre çok daha fazla olduğu görülmüştür. Böylece orak hücreli aneminin popülasyonda kalması bir bakıma fayda sağlamış olmaktadır.

Ortak hücreli anemi allelini heterozigot olarak taşıyan fertler malarya (sıtma) hastalığına karşı dirençlidirler. Bu özellik malaryanın yaygı ve başlıca ölüm sebebi olduğu tropiklerde yaşayan insanlar için son derece önemlidir. Bu bölgelerde malarya hastalığının hakim olduğu bir çevre heterozigot fertleri, orak hücreli anemi allelini taşımayan dominant homozigot fertlere ve bu alleli taşıyan resesif homozigot fertlere göre avantajlı hale getirir.

Homozigot fertler her ne kadar orak hücreli anemi tehlikesinden uzak olsalar da malaraya yakalanma durumundadırlar. Bu alleli resesif homozigot olarak taşıyan fertlerde ise orak hücreli anemi görülür. Heterozigot fertler ise hem orak hücreli anemiden hem de malaradan kurtulmuş olmaktadır.

Afrika'da orak hücreli anemi allelinin frekansının en yüksek olduğu yerler malaranın en yaygın olarak görüldüğü yerlerdir. Bazı kabilelerde orak hücreli anemi allelinin frekansı gen havuzundaki hemoglobin lokusunun %20'sini oluşturur. Homozigot olduğunda öldürücü bir hastalık için aslında bu oran çok yüksektir. Bu şekildeki benzer hastalıkların hiç birisinde böyle yüksek bir oran görülmez. Afrika'daki orak hücreli anemide böyle yüksek oranda görülmesinin sebebi ise bu alleli heterozigot olarak taşıyan fertlerin malaraya dirençli olmasıdır. Bu frekansta (% 20) ($q = 0.2$) popülasyonun % 32'si heterozigot olup malaraya dayanıklı fertlerden ($2pq$) oluşmaktadır. Popülasyonun sadece %4'ü (q^2) orak hücreli anemi gösterir.

Heterozigot avantajının diğer bir örneği tahıl bitkilerinin çapraz döllenmesi sonucu elde edilen hibritlerdir. Mesela mısır bitkisi uzun süre kendi içinde döllenirse homozigot gen lokuslarının sayısı artar. Bunun sonucu olarak bitki gelişme bakımından bodur kalır ve hastalıklara karşı çok daha duyarlı bir hal alır. Ancak kendi içinde döllenmiş iki farklı varyete arasında çapraz döllenme yaptırılarak hibrit mısırlar elde edildiğinde bu bitkilerin ebeveynlerine göre çok daha güçlü ve dayanıklı olduğu görülür. Bu “*hibrit dinçliği*”nin sebebi muhtemelen kendi içinde döllenmiş fertlerde homozigot halde bulunan zararlı resesiflerin hibritlerde birbirlerinden ayrılması ve hibritlerin birçok lokusundaki heterozigot avantajıdır.

Bir popülasyonun yayıldığı coğrafyada yer yer farklı bölgelerin bulunması da dengelenmiş polimorfizmi sonuç verebilir. Doğal seleksiyon bu farklı bölgelerde bulunan farklı fenotipleri favori hale getirir. Mesela bir yılan popülasyonunu yayılmış olduğu coğrafik alanda birbirlerinden renk ve strüktür bakımından farklı zemin yapılarının bulunması popülasyondaki fertlerin, bu zeminlerde kamuflajlarını sağlamaya yardımcı olacak şekilde farklı renk ve desende olmalarını sonuç verecektir.

Dengelenmiş polimorfizmin diğer bir sebebi **frekansa bağlı seleksiyon**'dur. Bu olay herhangi bir fenotipin popülasyonda çok fazla yaygın hale gelmesi sonucu bu morfun üreme başarısının düşmesidir. Bunun şaşırtıcı bir örneği Afrika çatal kuyruk kelebeklerinin (*Papilio dardanus*) popülasyonlarında görülür. Bu kelebeklerin bütün erkekleri benzer renk ve desendedir. Ancak dişiler birkaç farklı morftadır ve her morf da diğer bir zehirli kelebek türüne benzer.

Bilindiği gibi kuşlar zehirli kelebekleri renklerinden tanır ve onlardan uzak dururlar. *Papilio* dişileri zehirsizdir. Ancak kuşlar bunları diğer zehirli türler zannettiklerinden dolayı avlamazlar. Bu olay ekolojide mimikri olarak bilinir.

Papilio dişilerinin hepsi aynı zehirli türe benzemiş olsaydı mimikri daha az etkili olacaktı. Bunun sebebi kuş zehirli modelle karşılaştığı sıklıkta bunların taklidi yapan zehirsiz ve iyi tatlı taklitçileri ile karşılaşırsa özel bir renk ve desenle kötü tat arasında ilişki kurmakta yavaş davranacak ve dolayısıyla iyi tatlı taklitçilerin kuşlar tarafından avlanması devam edecektir.

Görüldüğü gibi popülasyonda aşırı derecede yaygın olan bir morf diğer morflara göre daha fazla seleksiyona uğramakta dolayısıyla popülasyondaki frekansı düşmektedir.

Nötr varyasyonlar

Popülasyonlarda gözlenen genetik varyasyonların bazılarının üreme başarısı üzerindeki etkileri bakımından herhangi bir önemi yoktur. Mesela insanlardaki parmak izlerinin farklı oluşu böyle bir varyasyondur. Böyle varyasyonlar **nötr varyasyonlar** adı verilir. Bu varyasyonların bir

ferdin diğeri üzerinde herhangi bir seçici avantajı söz konusu değildir. Elektroforezle belirlenebilen protein varyasyonlarının büyük çoğunluğu adaptif değerleri bakımından nötrdür. Bu varyasyonlara kimyasal parmak izleri olarak bakılabilir. Doğal seleksiyon nötr varyasyonların nispi frekanslarını etkilemez. Ancak genetik sürüklenmenin şansa bağlı etkileri sonucu bazı nötr alleller gen havuzunda çoğalırken bazıları da azalmış olur.

Evrimle ilgilenen biyologlar arasında, ne kadar nötr varyasyon olduğu hatta herhangi bir varyasyonun gerçekten nötr olup olmadığı konusunda fikir birliği yoktur. Nötr gibi görülen bazı varyasyonlar hayatta kalma ve üreme başarısını etkileyebilir. Ancak bu etkilerin nasıl gerçekleştiğini ölçmek ve fak etmek çok zordur.

Bir allelin zararlı olduğunu göstermek mümkündür. Ancak bir allelin organizmaya için faydasız olduğunu göstermek çok zordur. Ayrıca bir çevrede nötr gibi görünen bir varyasyon diğer bir çevrede nötr olmayabilir.

Genetik bir varyasyonun nötr olma derecesini bilmek mümkün değildir. Ancak bir gen havuzundaki çok sayıdaki varyasyondan sadece bazılarının organizmaları etkilediğini bilsek bile bu havuzda doğal seleksiyon ve adaptif evrimde kullanılacak korkunç derecede büyük bir ham madde rezervuarı bulunduğundan emin olmamız gerekir.

Adaptif evrim bakımından doğal seleksiyon

Adaptif evrim “şans” ve “ayıklanmadan” oluşan bir karışımdır. Mutasyonla ve eşeyli üreme sonucu oluşan rekombinasyonlarla yeni genetik varyasyonların meydana gelmesinin temelinde şans vardır. *Ayıklanma* ise şans eseri oluşan bu varyasyonların bazılarının diğerlerine tercih edilerek seçilip çoğaltılmasıdır. Doğal seleksiyon, kullanabileceği varyasyonlar arasından bazı genotiplerin frekansını artırır ve böylece organizmanın bulunduğu çevreye adapte olmasını sağlar.

“Var olmak için savaşmak” ve “en uygun olanın hayatta kalması” ifadelerine genellikle yanlış anlamlar yüklenmektedir. Şüphesiz fertlerinin, özellikle erkeklerinin, çiftleşme imtiyazı elde etmek için boynuzlarını veya daha başka yolları kullandıkları hayvan türleri vardır. Ancak üreme başarısı genellikle çok daha incelikli, ustaca ve pasif şekilde gerçekleşen bir olaydır.

Mesela sülük ayaklılardan gemi tabanlarına yapışarak yaşayan ve midyelere benzeyen bir kabuklu hayvan olan barnakl sudan çok fazla gıda topladığından dolayı komşularında göre daha fazla yumurta üretebilir. Bir güve kelebeği populasyonunda bazı varyantlar vücut ve kanat renklerinin kendilerini düşmanlarından korumasından dolayı diğerlerine göre çok daha fazla yavru yapabilir ve bir sonraki generasyona daha fazla katkıda bulunabilirler. Yabani kır çiçeği populasyonundaki bitkilerin bazılarının çiçek renklerinde, şekillerinde ve kokularındaki küçük farklılıklardan dolayı tozlaşmayı sağlayan böcekleri daha fazla çekebilir ve dolayısıyla diğerlerine göre daha fazla tohum yapabilirler. Bu örneklerin hiç birisinde “var olmak için savaşmak” anlamı yoktur.

Seleksiyon için kritik bir ölçü, bir ferdin bir sonraki generasyonun gen havuzuna yaptığı nispi katkıdır. Buna **Darwin uygunluğu** adı verilir.

Doğal seleksiyona çok daha kantitatif bir yaklaşımla populasyon genetikçileri **nispi uygunluk** kavramını geliştirmişlerdir. Nispi uygunluk, aynı gen lokusu için bir genotipin alternatif genotiplere kıyasla bir sonraki generasyona olan katkısıdır. Mesela kır çiçeği populasyonunda AA ve Aa bitkileri pembe renklidir. aa bitkileri ise beyaz renklidir. Pembe çiçekli bitkilerin beyaz çiçekli bitkilere göre çok daha fazla tohum ve yeni bitki ürettiğini farz edelim. Üreme bakımından en başarılı varyantların nispi uygunluğu mukayese ölçüsü olarak 1 kabul edilir. Buna göre örneğimizde AA veya Aa bitkilerinin nispi uygunluğu 1’dir. Beyaz

çiçekli bitkilerin ürettiği döllerin ortalaması %80 ise bu bitkilerin nispi uygunluğu 0.8 olur.

Hayatta kalabilme tek başına üreme başarısını garanti etmez. Kısır bir hayvan veya bitki için, çok sağlıklı ve çok uzun yaşayan bir fert dahi olsa, nispi uygunluk sıfırdır. Ancak hayatta kalabilme üreme için gerekli bir ön şarttır. Uzun ömürlü olma, eğer bir fertte diğerlerine göre daha fazla torun bırakmayı sonuç veriyorsa nispi uygunluğu arttırıcı bir faktördür. Yine bir fert diğerlerine göre daha çabuk olgunlaşıyor ve erken yaşlarda üretken hale geliyorsa uzun yaşayan ancak geç erginleşen fertlere göre daha fazla üreme potansiyeline sahip olabilir.

Görüldüğü gibi bir ferdin evrimsel uygunluğunu hem hayatta kalma hem de üretkenliği etkileyen çok sayıda faktör belirlemektedir.

Bir organizma, içinde bulunduğu çevreye genotipini değil fenotipini yani fiziksel özelliklerini, metabolizmasını fizyolojisini ve davranışlarını arz eder. Doğal seleksiyon da fertlerin bu fenotipleri üzerine etki etmek suretiyle dolaylı bir şekilde gen havuzundaki uygun genotipleri favori hale getirerek veya devamını sağlayarak bir popülasyonu içinde bulunduğu çevreye adapte eder.

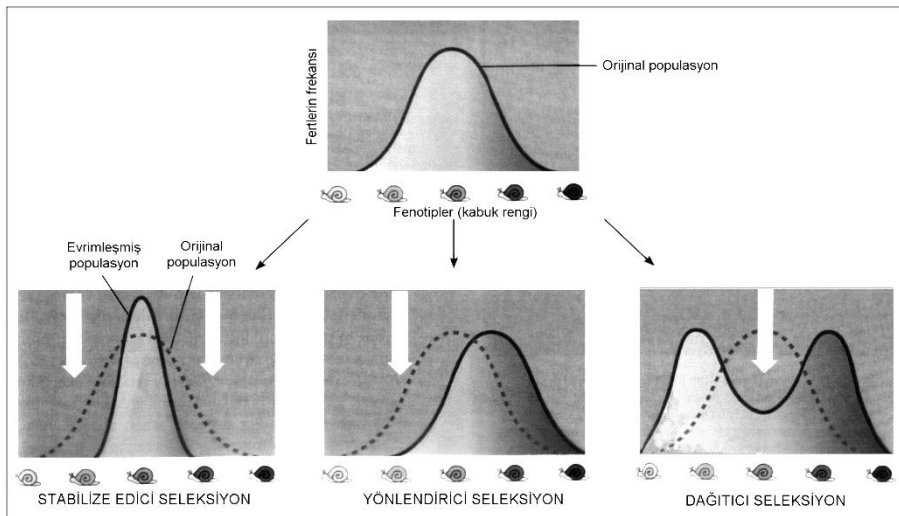
Doğal seleksiyona konu olan varlık, çok sayıda fenotipik özelliklerin kompozisyonundan oluşan bütün bir organizmadır. Bu durumda bir allelin nispi uygunluğu, içinde bulunduğu ve birlikte çalıştığı bütün genetik muhtevaya bağlıdır. Mesela bir ağacın gövde ve dallarının gelişmesini teşvik eden alleller diğer lokuslarda kökün gelişmesini teşvik eden alleller olmadığı sürece faydasızdır hatta zararlıdır. Diğer yünden bir organizmanın başarısında herhangi bir katkısı olmayan hatta adaptasyon bakımından biraz zararlı olan alleller genel uygunluğu yüksek olan organizmalarda varlıklarını sürdürebilirler. Bazı oyuncular sarı kart görse de bir futbol takımı kupayı kazanabilir.

Doğal seleksiyonun etki şekilleri

Bir popülasyonda doğal seleksiyon, hangi fenotipin favori hale getirileceğine bağlı olarak, kalıtsal bir özelliğin frekansı üzerinde üç farklı yönde etkili olabilir. Bunlar:

1. Stabilize edici seleksiyon
2. Yönlendirici seleksiyon
3. Dağıtıcı seleksiyondur.

Bu üç etki Şekil 9'daki fenotiplerin zamana göre nasıl değiştiğini gösteren grafiklerle gösterilebilir. Burada ifade edilen fenotipler çok sayıda gen lokusunun idare ettiği kantitatif karakterlerdir.



Şekil 9. Doğal seleksiyon şekilleri. Burada verilen örnek salyangoz kabuklarının rengindeki açıktan koyuya doğru bir değişim şeklinde görülen kantitatif bir özelliktir. Büyük beyaz oklar fenotipler üzerinde etkili olan doğal seleksiyonu göstermektedir.

Stabilize edici seleksiyon ekstrem fenotipler üzerinde etkili olur ve çok daha yaygın olan “ara varyasyonları” favori hale getirir. Bu seleksiyonda varyasyonlar azalır. Özel bir fenotip için statüko korunur. Mesela insan bebek doğumlarında ağırlığı 3-4 kg arasında olan bebekler seçilir. Daha ağır veya daha hafif doğumlarda bebek ölümleri çok daha fazladır.

Stabilize edici seleksiyon sonucu popülasyonda en yaygın fenotipler favori hale gelir. Bu tip bir seleksiyon sonucunda zamanla yaygın olmayan seyrek fenotipleri oluşturan alleller elimine olur. Böylece mutasyon, genetik sürüklenme ve gen akımı etkileri yok edilmiş olur.

Stabilizasyon etkisine bir örnek olarak bitkiler aleminden Sphenophyte’ler gösterilebilir. Bu bitkiler yaklaşık 300 milyon yıl önce çok çeşitli ve yaygın olarak bulunurken günümüzde sadece *Equisetum* (at kuyrukları) olarak temsil edilmektedirler. At kuyrukları geçmiş atalarının en yaygın özelliklerini taşıyan temsilcilerdir.

Stabilizasyona diğer bir örnek olarak Nautiloid’lerdir. Kabukları ve tentakülleri olan bu deniz canlıları 500 milyon yıldan beri varlıklarını sürdürmektedirler. Bilinen en eski kabuk yaklaşık 1 cm uzunluğunda olup birçok küçük odacıktan oluşmuştur. Eski Nautiloid’lerin bazıları kıvrımlı, bazıları ise düz kabuklu idi. Her iki durumda da odacıkların bazıları gazla dolmuş durumdaydı.

Nautiloid’ler günümüze kadar gelmiş canlılardır. Günümüzde yaşayan temsilcilerinde de tıpkı geçmiş ataları gibi odacıklı bir kabuk vardır ve benzer şekilde görev yapmaktadır. Bunların en güzel örneği kabuklarında odacık bulunan *Nautilus*’tur. Bu canlının kabuğunda tıpkı 400 milyon yıl önce yaşamış ataları gibi odacıklar vardır. *Nautilus* stabilize edici seleksiyonun son derece ekstrem bir örneğidir.

Bir zamanlar Nautiloid’ler denizlerin başlıca yağmacı ve avcılarırken daha hızlı yüzen ve manevra yetenekleri daha üstün olan balıkların gelişmesiyle üstünlüklerini kaybettiler. Daha sonra ise kitlesel yok oluşlar sırasında neredeyse tamamen tükenmeye yüz tuttular.

Ancak bütün bu olumsuzluklara rağmen bu hayvanlar kabuklarındaki gaz dolu odacıkların sağladığı seçici avantajla varlıklarını sürdürmeyi başarabildiler. Bu gaz odacıkları hayvanların çok az enerji sarf ederek şamandıra gibi suda asılı kalmalarını sağlamaktadır. Böylece *Nautilus* her ne kadar gıda yarışında hızlı olmasa da enerjisini iktisatlı olarak kullanmasını bildiğinden diğer yarışçılar arasında varlığını günümüze kadar sürdürebilmeyi başarmıştır.

Yönlendirici seleksiyonda allel frekansı yeni bir çevreye doğru, veya eski çevrede gerçekleşen yönlendirici bir değişime doğru devamlı ve sabit bir şekilde kayma gösterir. Bu süreç sonunda fenotipik varyasyonların bir ucundaki özellikler ara formlardan çok daha yaygın hale gelir.

Yönlendirici seleksiyon genellikle çevresel değişimlerin yaşandığı periyotlarda veya bir popülasyonun fertlerinin farklı çevre şartları olan yeni bir habitata göç etmesi halinde görülür.

Yönlendirici seleksiyon, daha önceden nadir olarak görülen bazı karakterlerin varyasyon frekans eğrisini bir yöne doğru kaydırır ve bunları favori hale getirir.

Yönlendirici seleksiyonun en güzel örneği İngiltere’de biber güvelerinin (*Biston betularia*) popülasyonlarında görülmektedir. Bu keleklerin popülasyonlarında bir zamanlar açık renkli fertler hakim durumdaydı. Koyu renkli fertler ise popülasyonda çok nadir olarak bulunurdu. 1848-1898 yılları arasında koyu kanatlı formların frekansı arttı ve şehirlere yakın

yerlerdeki popülasyonlarda %98'e kadar koyu kanatlı formlar hakim duruma geldi.

Daha sonra yapılan araştırmalar kanat ve gövde renginin iki gen tarafından kodlandığını ve bu özelliklerin, seleksiyona konu olabilecek kalıtsal bir temeli olduğu ortaya çıkarıldı.

Biber güveleri geceleri aktiftir. Gündüzleri ise huş ve diğer ağaçların kabukları arasında düşmanları olan kuşlardan gizlenerek yaşarlar. Endüstri devriminden önce ağaç kabukları açık gri likenlerle kaplı olduklarından bunların arasında açık renkli kelebekler kolayca kamufle olmakta ve kuşlardan saklanabilmekteydi. Daha sonra sanayi atıkları ve hava kirliliği sonucu likenler ölüp ağaç kabukları koyu bir renk alınca açık renkli kelebekler koyu bir zemin üzerinde çok belirgin şekilde hedef olmaya başladılar. Kuşlar artık bunları kolayca görüp avlayabiliyorlardı. Buna karşılık popülasyondaki koyu renkli kelebekler bu yeni durumda kendilerini saklama imkanı elde etmişlerdi. Gerçekten bir süre sonra popülasyonda koyu renkli kelebeklerin frekansı artarken açık renkli olanlar popülasyondan yavaş yavaş yok olmaya başladılar. Böylece popülasyonda allel frekansı değişmiş oldu.

İngiltere'de endüstrinin yoğun olduğu bölgelerde bu şekilde yüz kadar güve türü yönlendirici seleksiyona maruz kalmıştır. 1952'de kirlenme kontrol altına alınıp önlenince likenler yeniden ortaya çıktı, ağaç gövdelerinin rengi açıldı ve tahmin edileceği gibi koyu renkli kelebeklerin frekansı yeniden düşmeye başladı.

Yönlendirici seleksiyon diğer bir örnek de böceklerde kendilerine karşı kullanılan ilaçlara karşı gittikçe artan dirençtir. Bir ilacın uygulanması sonucu popülasyondaki hemen bütün böcekler ölürken geriye kalan birkaç böcek çoğalarak daha sonraki ilaç uygulamalarının büyük ölçüde etkisiz hale gelmesini sağlamaktadır. Bu dirençli fertleri ortadan kaldırabilmek için çiftçiler genellikle çok daha fazla ve daha sık şekilde ilaç kullanma yoluna giderler. Ancak gerçekte bu insektisitler böceklerde dirençli formların açığa çıkmasını sağlayan bir faktör olmaktan öteye geçememektedir. Gariptir ki ilaç kullanılmasından sonraki dönemlerde tahılların gördüğü zarar ilaç kullanılmasından önceki zararlara göre çok daha fazla olmaktadır.

Dağıtıcı seleksiyonda ise fenotipik sıranın "her iki ucundaki" formlar favori hale gelir. Ara formlar ise seçilerek elimine olur.

Dağıtıcı seleksiyona örnek Galapagos takım adalarındaki ispinozlardır. İspinoz popülasyonları birbirlerinden gagalarının şekilleri ve büyüklüğü gibi özellikler bakımından ayrılmaktadır. Fenotipik sıranın bir ucunda uzun gagalı kuşlar vardır. Bu kuşlar kaktüs meyvelerini açarak içindeki tohumları çıkarıp yiyerek geçinirler. Diğer ucunda ise kalın ve geniş gagalı kuşlar bulunmaktadır. Bunlar ise kaktüs tohumlarını sert zeminler üzerinde kırarak yerler veya ağaç kabuklarını soyarak içlerindeki böceklerle beslenirler.

Tohumların ve kabuk böceklerinin dışında başka bir yiyeceğin bulunmadığı şiddetli bir kuraklık döneminde ispinozlardan gaga şekilleri iki ekstrem uçta bulunan fertler, gagaları bu iki ucun ortasında ara şekiller gösteren fertlere göre çok daha yüksek frekansta hayatta kalmayı başarmışlardır.

Seksüel dimorfizm

Birçok hayvan türünde erkek ve dişi fertler primer üreme organlarından başka diğer bir çok özellikleri bakımından birbirlerinden önemli derecede farklılıklar gösterirler. Segonder cinsiyet karakterleri arasındaki bu farklılığa **seksüel dimorfizm** adı verilir.

Seksüel dimorfizm çoğunlukla cinsler arasındaki cüsse farklılığı şeklinde görülür. Erkekler genellikle dişilere göre daha iri yapılı olurlar. Bunun yanında mesela kuşlarda erkekler çok daha süslü ve renkli tüylere sahiptirler. Erkek aslanlarda gösterişli bir yele bulunur. Erkek geyiklerin boynuzları ve diğer süslemeleri vardır.

Omurgalılarıdaki seksüel dimorfizmin hemen hepsinde “cinsel cazibe” erkeklerdedir. Erkekler, dişilere en çekici görünecek şekilde erkeksi özelliklerle donatılmışlardır. Bazı türlerde segonder cinsiyet özellikleri diğer erkeklerle yarış için kullanılır. Özellikle bu durum tek bir erkeğin çok sayıda dişiye sahip olduğu türlerde yaygındır. Bu türlerin erkekleri, daha küçük yapılı, zayıf veya daha az vahşi olan diğer erkekleri “mücadele ile” yenerek dişilere sahip olmaya çalışırlar. Ancak daha yaygın olarak bu erkekler, “etkili ve ayinsel davranışlar” sergileyerek de rakiplerini alt etmeye çalışmaktadırlar.

Darwin seksüel dimorfizme yol açan ayrı bir seleksiyon sürecini fark etmiş ve bu süreci doğal seleksiyondan farklı olarak **seksüel seleksiyon** olarak tanımlamıştır.

Genel anlamda düşünüldüğünde segonder cinsiyet karakterlerinin birçoğunun adaptif özelliklerinin olmadığı ve dolayısıyla doğal seleksiyon bakımından önemsiz oldukları görülür. Mesela erkek kuşların gösterişli tüylerinin, bunların bulundukları çevreye uymalarında herhangi bir rolü olduğu söylenemez. Hatta bu şekilde gösterişli olmaları düşmanlarının dikkatini çekerek zararlı bile olabilir. Ancak bu şekilde donanmış olmaları onlara eşlerini seçmede bir avantaj sağlıyor ve böylece çok daha fazla üreme imkanı veriyorsa böyle fertlerin üreme başarısı diğerlerine göre çok daha fazla olacak ve onlara göre favori hale gelerek seçileceklerdir. İşte bu olay seksüel seleksiyondur.

Seksüel seleksiyon, bir türün erkek ve dişileri arasındaki farklılıkları veya seksüel dimorfizmi teşvik etmede ve devam ettirmekte başlıca güç olmuştur. Seleksiyon ajanı olarak genellikle dişiler görev yaparlar. Zira çitleşecekleri erkekleri kendileri seçmektedirler. Böylece dişiler üreme başarısı ile doğrudan ilgilidirler.

Seksüel seleksiyon, çiftleşmede ve yavru yapmada ferde rekabet üstünlüğü veren herhangi bir özellik temeline dayanır.

Seksüel seleksiyonun tabiatı çok sayıda örnekleri vardır. Kuzeyde yaşayan kürklü ayıbalıkları sadece küçük adacıklarda ve kayalık sahillerde çiftleşirler. İri yapılı ve etraflarına hakim olabilen erkekler yaklaşık 10-20 dişiyle çiftleşirken bir hakimiyet alanı kuramayan zayıf erkekler ise hiç çitleşemezler ve böylece bir sonraki generasyonun allel havuzuna bir şey katamamış olurlar. Bu şekildeki seksüel seleksiyon sonucu 1000 kg kadar ağırlıktaki büyük erkekler popülasyonda hakim duruma geçmektedir.

Çoğu zaman evrim, doğal seleksiyon güçleri ile seksüel seleksiyon güçlerinin uzlaşması sonucu olarak ortaya çıkar. Bazı türlerde segonder cinsiyet karakterlerinin aynı zamanda çevreye adaptasyon için de kullanılmasından dolayı seksüel seleksiyonla doğal seleksiyon arasındaki sınır belirsizleşir. Mesela bir erkek geyik boynuzlarını diğer erkek geyiklere üstünlük sağlamakta kullandığı gibi düşmanlarına karşı kendisini korumakta da kullanabilir.

Doğal seleksiyon mükemmel organizmalar oluşturamaz. Bunun başlıca dört sebebi vardır.

1. Organizmalar kendi geçmişleriyle sınırlıdır. Her tür çok uzun bir geçmişi olan ata formlarından modifikasyonlarla aldığı bir genetik mirasa sahiptir. Evrim, ata formların anatomisini bozup bundan yeni bir kompleks yapıyı yapmaz. Sadece var olan yapıları ön plana çıkarır ve bunları yeni çevre şartlarına adapte eder.

2. Adaptasyonlar genellikle uzlaşmadır. Her organizma yaşamasını sürdürürken birbirlerinden çok farklı şeyler yapmak zorundadır. Mesela bir fok zamanının bir kısmını kayalıkta üzerinde geçirir. Bu hayvanın yüzgeç yerine dört ayağı olsaydı belki daha iyi yürüyebilecekti. Ancak bu sefer de yüzmesinde problem çıkar. Dolayısıyla bir ortama adapte olmak sadece bir özelliğin gelişmesi ile mümkün değildir. O ortamda yaşamının ve başarılı olmanın gerektirdiği birçok özellik bir uzlaşma halinde adaptasyon yapmak zorundadır.

3. Bütün evrim olayları adaptif değildir. Populasyonların genetik yapısı şans eseri umulduğundan çok daha fazla etkilenebilir. Mesela güçlü bir fırtına bir kıtada yaşayan böcekleri okyanus aşırı binlerce mil uzakta bir adaya sürükleyebilir. Rüzgarın, böyle yeni bir ortama en iyi şekilde uygunluk gösterecek örnekleri getirmesi gibi bir hedefi ve zorunluluğu yoktur.

Böyle küçük bir kurucu populasyonun genetik havuzunda genetik sürüklenmeyle fikse edilmiş bütün allellerin kaybedilmiş allellere göre çok daha iyi uyum göstermesi gerekmez. Benzer şekilde şişeboynu etkisi adaptif özellikle olmayan hatta kötü adaptasyon sağlayan evrimleşmeye de sebep olabilir.

4. Seleksiyon sadece var olan varyasyonları düzenler. Doğal seleksiyon sadece fenotiplerdeki kullanılabilir varyasyonların en uygun olanlarını favori hale getirebilir. Bunlar en ideal özellikler olmayabilir. İsteğe göre yeni alleller oluşmaz.

Bütün bu sınırlamalar göz önüne alındığında evrimin mükemmel organizmalar oluşturacağını beklememiz mümkün değildir. Doğal seleksiyon “....den daha iyi” temeline göre çalışır. Evrimin organizmalarda sebep olduğu imperfeksiyonlarla ilgili çok sayıda delil vardır.

Doğal seleksiyon genellikle bir “değiştirici ajan” olarak düşünülür. Ancak statükoyu koruyucu olarak da görev yapabilir. Mesela stabilize edici seleksiyon uzun zamanlar boyunca etkisini sürdürür ve adaptasyon bakımından kötü sonuçlar doğuracak değişimlere direnç gösterir.

İçinde yaşadığı çevrede meydana gelen bir değişimle bir populasyon baskılanırsa yeni bir çevreye göç veya genomda bir değişim gibi evrimsel hamleler olabilir. Bir populasyon yeni problemlerle karşılaştığında ya doğal seleksiyon yoluyla kendini bu problemlere göre ayarlar veya yok olur. Fosil kayıtları yok olmanın daha fazla gerçekleştiğini göstermektedir. Böyle bir krizle karşılaşan ve hayatta kalmayı başaran populasyonlar genellikle yeni türlerin oluşmasını sağlayacak şekilde değişmeye uğramış olurlar.

Türlerin orijini

Darwin, jeolojik olarak yeni bir oluşum olan Galapagos Adalarının Dünyanın diğer hiçbir yerinde olmayan bitki ve hayvan türleri ile donatılmış olduğunu gördüğünde yaratılışın henüz devam etmekte olduğu bir yeri ziyaret ettiğini düşünmüştü.

Türlerin orijini olarak “yeni hayat formlarının başlangıcı” evrim teorisinin odak noktasıdır. Çünkü biyolojik çeşitlilik ancak yeni türler içinden doğar.

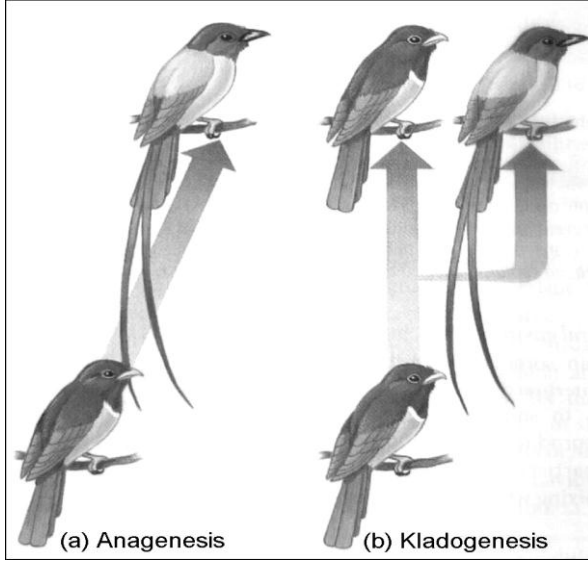
Bir önceki konuda ayrıntılı olarak anlatılan doğal seleksiyonla populasyonlarda adaptasyonların nasıl gerçekleştiğini bilmek yeterli değildir. Evrim teorisi **makroevrimi** de açıklamak zorundadır. Makroevrim yeni taksonomik grupların (yeni türler, yeni cinsler, yeni familyalar, hatta yeni alemler) ortaya nasıl çıktığını bilimsel bir şekilde açıklamaya çalışan bir evrim disiplini.

Makroevrimde anahtar kavram tür oluşumu (yeni türlerin orijini) dur. Daha yüksek taksonların başlangıcı olmaya yetecek şekilde yenilik taşıyan türler de bu taksonların orijinini oluştururlar.

Fosil kayıtları yeni türlerin oluşumu ile ilgili **anagenesis** ve **kladogenesis** süreçleri olarak iki farklı sürece işaret etmektedir.

Aynı zamanda **filetik evrim** olarak da bilinen **anagenesis**, değişimlerin zamanla birikmesi sonucu bir türün diğer bir türe dönüşmesi olayıdır.

Dallanarak evrim olarak da bilinen **kladogenesis** ise varlığını devam ettiren bir ana türden bir veya daha fazla türün “tomurcuklanarak” oluşması olayıdır (Şekil 10).



Şekil 10. İki farklı tür oluşum şekli. (a). Anagenesis. Tür oluşumu ile ilgili bir populasyonda kalıtsal değişimlerin birikimi sonucu bir türün diğer bir türe dönüşümü (filetik evrim). (b). Kladogenesis. Populasyonda yeni bir tür ana bir türden tomurcuklanma yoluyla gelişir (dallanarak evrim). Kladogenesis biyolojik çeşitliliğin temelidir.

Tür kavramı

Bir bitki ile bir hayvanı birbirinden ayırabiliriz. Hayvanlar adasında da ayırım yapabiliriz. Mesela köpeklerle kedileri fark etmek kolaydır. Modern taksonominin kurucusu olan Linnaeus türleri dış görünüşlerine yani morfolojilerine göre tanımlamıştır. Morfoloji halen tür tanımlanmasında yaygın olarak kullanılan bir bilim dalıdır.

Günümüzde modern taksonomistler tür tanımında morfolojiden başka vücut fonksiyonlarındaki farklılıklar, biyokimya, davranış ve genetik yapı gibi özellikleri de sıklıkla kullanmaktadırlar.

Ancak organizmaları farklı türler halinde ayırmak, türlerin doğasını çok daha iyi bilmeye ve onları diğerlerinden ayıran özellikleri iyi tanımaya bağlıdır.

Hepimiz bir pandayı gördüğümüzde buna kolayca “panda” diyebiliriz. Ancak bir türü tanımlamak bu kadar kolay değildir. Tür içindeki fertler arasında cinsiyet ve yaşa bağlı olarak renk, vücut şekli ve davranış özelliği bakımından çok önemli farklılıklar görülebilir. Mesela keleklerin larva formları ile ergin formları birbirlerine hiç benzemez. Yine ergin dişiler ergin erkeklerden çok farklıdırlar. Hatta ergin dişiler birbirlerinden bile belirgin şekilde farklılıklar gösterirler.

Sadece görünüşe bakarak bu canlıların ayrı tür olarak tanımlanması zordur. Bazen bir türün çeşitli populasyonları arasında farklılıklar görülür. Hatta bir populasyon içinde bile aynı yaşta ve cinsiyette olan fertler birbirlerinden çok farklı bir görünüşe sahip olabilirler. Bunun tam tersi de söz konusudur.

Birbirlerine görünüş bakımından çok benzeyen organizmalar genetik olarak farklı olabilir ve farklı bir evrimsel geçmişe sahip olabilirler. Mesela gri ağaç kurbağalarının iki türü olan *Hyla versicolor* ve *Hyla chrysoscelis* ABD’nin merkez ve doğu bölgelerinde yaşarlar. Her iki türün de siğilli derileri ve parmakları ucunda yapışkan perdeleri vardır. Her ikisinin de karınları beyaz, arka ayaklarının iç yüzeyi sarı veya sarımsı portakal renklidir. Her iki tür de aynı tip orman habitatlarında yaşar ve aynı şekilde beslenir. O halde neden iki ayrı tür olarak tanımlanmış ve

adlandırılmışlardır?

Bunun sebebi bu hayvanların erkekleri çiftleşme mevsimi geldiğinde sadece özel bir ses çıkaran kendi türlerinin dişileriyle çiftleşirler. Bu davranış izolasyonunun yanında iki kurbağa türünün kromozomları da farklı olup birisi diploid diğeri ise tetraploittir.

Bu örnekten de anlaşıldığı gibi türün doğru olarak tanımlanması için organizmanın anatomi, biyokimya, fizyoloji, ekoloji ve davranış özelliklerinin iyi bilinmesi gerekir. Dolayısıyla bir organizmanın sadece dış görünüşüne bakarak onu ayrı bir tür şeklinde tanımlamak yanlıştır.

Yeni bir tür tanımlandığında ona bilimsel bir isim verilir. Modern isimlendirme tekniğinin tarihi 18. yüzyılda İsveçli biyolog Carl von Linne'ye kadar gider. Linnaeus canlıları Latince iki isimlendirme sistemini geliştirmiştir. **Binominal sistem** denilen bu metotta türlere verilen iki isimden birincisi cins ismi olup benzer türlerin toplandığı cinsi ifade eder. İkinci isim ise tür ismidir. Bu özel bir isim olup sadece bu ismi taşıyan canlı grubunu ifade eder. Mesela sadece bir *Ursus maritimus* veya kutup ayısı vardır. Diğer ayılar ise *Ursus arctos* (kahverengi ayı) ve *Ursus americanus* (siyah ayı)'dır.

Cins isminin birinci harfi büyük tür isminin birinci harfi ise küçük yazılır. Bu iki isim daima beraber kullanılır. Cins ismi olmadan sadece tür ismini kullanmak mümkün değildir. Çünkü bu ismi taşıyan ancak tamamen farklı bir grupta olan canlılar olabilir. Mesela *Ursus americanus* siyah ayı iken *Homarus americanus* Atlantik ıstakozu, *Bufo americanus* ise Amerikan kurbağasıdır.

Biyolojik tür kavramı

Biyolojik tür olarak bilinen, klasikleşmiş ve geniş şekilde kabul görmüş bir tür kavramı ilk defa 1942'de evrimci biyolog Ernst Mayr tarafından ileri sürülmüştür. Mayr'ın bu tür tanımı "biyolojik çeşitliliğin tür olarak tanımlayabileceğimiz şekilde ayrı formlar halinde ayrılmasına sebep olan faktörler nelerdir?" sorusuna cevap olarak ortaya çıkmıştır.

Biyolojik tür kavramına göre tür "*fertleri kendi içlerinde birbirleriyle çiftleştiklerinde üreyici dölleri oluşturabilen ancak diğer türlerin fertleriyle birleştiklerinde ise üreyici fertler oluşturamayan populasyon veya populasyon grupları*" olarak tanımlanır. Diğer bir deyimle biyolojik tür, içerisinde genetik alış verişin yapıldığı ve genetik olarak bu şekildeki diğer populasyonlardan ayrılan en büyük populasyon birimidir.

Bir biyolojik türün üyeleri, en azından potansiyel olarak, üreme bakımından birbirlerine uygun olma açısından bir birlik oluştururlar. Mesela Newyork'ta bulunan bir iş kadını ile Moğolistan'da bulunan bir çiftçinin birbirleriyle evlenmesi belki çok uzak bir ihtimaldir. Ancak bunlar bir araya gelseler çocukları olur ve bu çocuklar da başkaları ile evlenerek üreyebilirler. Bütün insanlar aynı biyolojik türe mensupturlar. Ancak insanlar ve şempanzeler aynı coğrafik alanda yaşamış olsalar da farklı biyolojik türlerdir. Çünkü iki türün fertleri birbirleriyle çiftleşemez ve üreyici dölleri yapamazlar.

Doğal çevreler için tanınmış biyolojik tür kavramındaki "üreme uygunluğu" kuralının önemli bir istisnası vardır. Laboratuvar veya hayvanat bahçelerinde doğada çiftleşmeyen türlerin fertleri arasında çiftleştirmeler yapılır ve bunlardan üreyici fertler elde edilir.

Özetle söylenirse biyolojik tür kavramı **üreme izolasyonu** temeline dayalı bir tanım olup türler, çiftleşmelerini ve üremelerini engelleyen faktörlerle birbirlerinden ayrılırlar. Böylece iki tür arasında genetik karışım önlenmiş olur.

Üreme izolasyonu

İki türün fertlerinin birbirleriyle çiftleşerek canlı ve üretken hibritler (melezler) oluşturmalarına engel olan herhangi bir faktör üreme izolasyonuna katkıda bulunmuş olur. Türler arasında üreme izolasyonu sağlayıp genetik olarak karışımlarını önleyecek birden çok engel vardır.

Bunlar arasında organizmaların kendi özelliklerinden kaynaklanan engeller olduğu gibi içinde yaşadıkları coğrafik şartların oluşturduğu engeller de vardır. Ancak coğrafik bir engel organizmanın kendinden kaynaklanan engellerle aynı değerde değildir.

Üreme izolasyonu farklı türlere ait populasyonları birbirleriyle iç içe yaşamış olsalar da birbirlerinden ayırır ve karışmalarını önler.

Bir sineğin bir kurbağa ile veya bir eğrelti otuyla çiftleşmeyeceği açıktır. Ancak birbirlerine çok yakın ve dolayısıyla çok yakın akrabalık ilişkisi bulunan biyolojik türleri birbirleriyle çiftleşmekten alı koyan nedir?

Tür populasyonlarının gen havuzlarını birbirlerinden izole hale getiren ve karışmalarını önleyerek üreme izolasyonlarını sağlayan engeller zigotun oluşundan önce (prezigotik) ve zigot sonrası (postzigotik) etkili olan engeller olarak iki gruba ayrılır.

Prezigotik engeller

Prezigotik üreme engelleri türler arasında döllenmeyi önleyen engellerdir. Bunlar habitat izolasyonu, davranış izolasyonu, zaman izolasyonu, mekanik izolasyon ve gametik izolasyondur.

Habitat izolasyonu

Aynı alanda fakat farklı habitatlarda yaşayan iki türün fertleri, bu türler teknik olarak coğrafik bir izolasyonla ayrılmamış olsa da, birbirleriyle çok nadir olarak karşılaşır.

Mesela Kuzey Amerika'da yaşayan küçük bir zehirsiz yılan cinsi olan *Thamnophis*'in iki türü aynı alanda yaşar. Ancak bir tür genellikle suda bulunurken diğer tür karada yayılmıştır. Bunların fertlerinin bir araya gelmesi çok nadirdir ve hatta hiç buluşmazlar.

Diğer bir örnek belli bir bitki veya hayvan türüne adapte olmuş parazitlerde görülür. Farklı konakçı türleri üzerinde yaşayan iki parazit türünün birbirleriyle çiftleşme şansı yoktur.

Davranış izolasyonu

Hayvan türlerinde erkek ve dişilerin birbirlerini cinsel olarak cezp etmek için geliştirmiş oldukları özel sesler ve davranış şekilleri vardır. Bu ses ve davranışlar birbirine çok yakın türler arasında görülen en önemli üreme engelleridir. Mesela ateşböceklerinin çeşitli türlerinin erkekleri kendi dişilerine çok özel bir şifre halinde ışık işaretleri verirler. Dişiler ise diğer bütün sinyaller arasından sadece kendi türünün erkeklerinin sinyallerini tanır ve bunlara cevap verir.

Doğu ve batı çayırkuşları (*Sturnella magna*)şekil ve renk bakımından birbirlerinin neredeyse aynısıdır. Bunlar aynı habitatta yaşarlar ve populasyonları da birbiri ile iç içe girmiştir. Ancak bunlar ötüş şekillerinin farklı olmasından dolayı iki farklı biyolojik tür olarak varlıklarını devam ettirmektedirler.

Yukarıda geçtiği gibi gri ağaç kurbağalarının iki türünün birbirleriyle karışmaması ve aralarında üreme engeli bulunmasının sebebi de bu şekildeki bir davranış izolasyonudur.

Zaman izolasyonu

Günün farklı saatlerinde, farklı mevsimlerde veya farklı yıllarda çiftleşme davranışı gösteren iki tür birbirleriyle genetik olarak karışamaz. Mesela batı lekeli kokarca (*Spilogale gracilis*) ile doğu lekeli kokarca (*Spilogale putorius*) türlerinin coğrafik yayılış alanları birbirleriyle örtüşür. Ancak birbirine çok benzeyen bu iki tür kokarcanın erkek ve dişileri sadece

kendi aralarında çiftleşirler. Bunun sebebi *S. gracilis*'in yaz sonuna doğru çiftleşmesi, *S. putorius*'un ise kış sonunda çiftleşmesidir.

Diğer bir örnek *Dendrobium* cinsi orkidenin üç farklı türünün aynı yağmur ormanlarında yaşamalarına rağmen farklı günlerde çiçek açtıklarından dolayı birbirleriyle karışmamasıdır. Her türün tozlaşması sadece bir günde olmak zorundadır. Çünkü çiçekler sabahleyin açar akşama doğru solar ve kururlar.

Mekanik izolasyon

Aralarında çok yakın benzerlik olan türlerin erkek ve dişileri belki birbirleriyle çiftleşmeye teşebbüs edebilirler. Ancak anatomik olarak birbirlerine tam bir uygunluk olmadığından bu teşebbüs başarısız olur. Mesela böcekler ve diğer hayvanlarla tozlaştırılan çiçekli bitkilerin farklı türlerinin polenleri birbirlerinin dişileri üzerine taşıyabilir. Ancak dişilerin anatomik yapıları ve hormonları gibi sebeplerden dolayı bu polenlerin çimlenerek döllenmeyi sağlaması mümkün olmaz.

Bazen de çiçek anatomisi sadece belli bazı böcek ve kuşların bunları tozlaştırmasına uygundur. Böylece sadece aynı türün fertleri arasında tozlaşma sağlanmış olur.

Gametik izolasyon

Farklı türlerin gametleri birbirleriyle karşılaştıklarında çok nadir olarak birleşir ve zigot oluştururlar. İç döllenme yapan hayvanlarda bir türün spermleri diğer bir türün dışısının üreme sistemindeki kimyasal ortamda yaşayamaz.

Suda yaşayan hayvanların büyük çoğunluğu sperm ve yumurtalarını içinde bulundukları suya bırakırlar. Gametler burada birbirlerini bulur ve döllenirler. Buna dış döllenme adı verilir.

Birbirine çok yakın iki tür gametlerini aynı zamanda aynı çevreye bırakmış olsalar da bunların birbirleriyle döllenmesi çok zordur.

Gametler birbirlerini yumurtanın etrafındaki örtüde bulunan özel moleküller aracılığı ile tanırlar. Bu moleküller ancak aynı türün spermleri üzerindeki kendilerine uygun moleküllerle birleşebilirler.

Benzer bir moleküler tanıma sistemi bir çiçeğin kendi türünün polenlerini diğer türün polenlerinden ayırmasında kullanılır.

Postzigotik engeller

Bazen bir türden gelen sperm diğer türün yumurtasını döllemede başarılı olabilir. Ancak oluşan zigotun gelişip canlı ve üretken bir fert haline gelmesini önleyen birçok engel vardır. Bunlara da postzigotik engeller adı verilir.

Hibritlerin (melezlerin) yaşamaması

Prezigotik engeller aşıp hibrit zigotlar oluştuğunda iki tür arasındaki genetik uyumsuzluk bu hibrit embriyosunun belli bir gelişme devresinde düşük şekilde vücuttan atılmasını sonuç verir.

Aynı bölgelerde ve habitatlarda yaşayan *Rana* cinsine ait çok sayıda kurbağa türünün gametleri bazen birbirlerini hibrit yapacak şekilde döllerler.

Ancak bu hibritler genellikle gelişmelerini tamamlayamaz. Bazıları tamamlasalar da çok zayıf ve güçsüz olduklarından varlıklarını sürdüremezler.

Hibritlerin kısır olması

Bazen iki farklı türün erkek ve dişileri çiftleşir ve güçlü ve sağlıklı hibrit dölleri meydana

getirebilirler. Ancak bu dölleri kendi aralarında ve geriye doğru ana ve babalarına karşı kısırdırlar. Bunun sebebi hibritlerin hücrelerinde bulunan iki farklı türe ait kromozomların sayısı ve yapı bakımından birbirlerine uymaması nedeniyle bu fertlerin mayoz bölünme ile normal gametler oluşturamamasıdır.

Hibritlerin kısır olduğunun en tanınmış örneği at ve eşeğin çiftleştirilmesinden elde edilen katıdır.

Hibrit bozulması

Bazı durumlarda iki farklı tür birbirleriyle başarılı şekilde çiftleştirilir ve oluşan hibritlerin birinci dölü canlı ve üretkendir. Ancak bu dölün fertleri birbirleriyle veya ebeveyn türlerin fertleri ile çiftleştirildiklerinde ikinci generasyonun fertleri zayıf veya steril olarak gelişirler. Mesela çeşitli pamuk türleri kendi aralarında üretken hibritler meydana getirebilirler. Ancak ikinci generasyonda hibrit bozulması olur. Bu generasyonu oluşturacak tohumlar ölür veya çimlenenler olursa zayıf ve bozuk bitkiler oluştururlar.

Birçok evrimci biyolog biyolojik tür kavramının geniş şekilde kullanılmayacak kadar “katı” bir kavram olduğu fikrindedirler.

Gerçekten biyolojik tür kavramı her durumda geçerli değildir. Mesela nesli tükenmiş canlı formlarının gruplandırılmasında biyolojik tür kavramı kullanılamaz. Fosiller ancak morfolojilerine göre sınıflandırılırlar. Bunların birbirleriyle çiftleştirilip verimli dölleri verip vermediklerini test etmek mümkün değildir.

Bunun yanında hayat devrelerinde tamamen eşeysiz üreyen ve eşeyli üreme safhaları olmayan veya bilinmeyen bütün prokaryotlar, bazı protistler, bazı funguslar ve hatta bazı bitkiler (mesela muz) ve hayvanlar (mesela bazı kertenkeleler ve diğer omurgalılar) için biyolojik tür kavramında kullanılan “çiftleşebilme ve verimli dölleri oluşturma” kriteri anlamsızdır.

Bakterilerin birçoğu, sınırlı ölçüde de olsa, genlerini konjugasyon veya diğer mekanizmalarla başka fertlere aktarabilirler. Ancak bu olay iki ayrı ebeveynin yavrularına eşit miktarda genetik katkıda bulunmaları şeklinde gerçekleşen bir eşeyli üreme değildir.

Eşeysiz üreyen organizmaların oluşturduğu farklı nesiller tek bir fertten türemiş klonlardır. Bunların “türler” halinde sınıflandırılması ise aynı yapısal ve biyokimyasal özelliklere sahip klonların gruplandırılmasından başka bir şey değildir.

Eşeyli olarak üreyen, aynı zamanda yaşayan (çağdaş) ve coğrafik olarak da aynı bölgede bulunan popülasyonlar için bile bazı durumlarda biyolojik tür kavramı uygulanamayacak kadar katıdır.

Mesela Amerika’da bulunan bir çeşit kır çakalının (*Canis latrans*) ev köpekleri ve kurtlarla çiftleşebilmesine ve üreyici nesiller oluşturmaya rağmen bu üç tür hayvan birbirinden farklı ve ayrı tür olarak kalır. Geyik farelerinin (*Peromyscus maniculatus*) dört alt türü arasında çok daha karmaşık bir durum vardır.

Alt tür, bir alanda yaşayan bir popülasyon veya bir popülasyon grubu olup bunları oluşturan fertler aynı türün yayıldığı diğer coğrafik alanlarda bulunan popülasyonlarındaki fertlerden küçük farklılıklar gösterirler.

Geyik faresi alt türlerinin popülasyonları bazı yerlerde birbirlerinin üzerine taşarlar ve bu ortak alanlarda alt türleri oluşturan fertler arasında çiftleşmeler meydana gelir. Dolayısıyla biyolojik tür kavramı temel alındığında bu popülasyonların “aynı” türe ait olduğunu düşünmek gerekir.

Ancak iki alt tür için durum farklıdır. *Peromyscus maniculatus artemisiae* ile *P. m. nebrascensis* alt türlerinin oluşturdıkları popülasyonların yayılma alanları birbiri içine girmiş

olsa da bunların fertleri birbirleriyle çiftleşmezler. Bununla beraber bu iki alt türün gen havuzları birbirlerinden tamamen izole olmuş değildir. Çünkü her alt tür komşusu bulunduğu diğer alt türle çiftleşebilir ve böylece *artemisiae* alt türü ile *nebrascensis* alt türleri arasında dolaylı da olsa (diğer alt türler aracılığı ile) gen akımı olabilme ihtimali vardır. Ancak diğer iki alt tür ortadan kaldırılıp bu gen akım koridoru kapatılacak olursa *artemisiae* ve *nebrascensis* alt türleri ayrı türler olarak adlandırılabilir (Şekil 11).

Populasyon biyologları, birbirleri ile genetik alış veriş yapan alt türlerin ve ayrı gen havuzlarına sahip tam biyolojik türlerin arasındaki ayrımın belirsizleştiğini gösteren çok sayıda örnek bulmuşlardır.

Bu durumda populasyonları, sanki ortak atalarından evrimleşmeleri sırasında geçirdikleri çeşitli basamaklarında yakalıyor gibiyiz. Yeni türler, populasyonların yavaş bir şekilde ve kademeli olarak değişimi ile gerçekleşiyorsa bu durum beklenen bir olaydır.

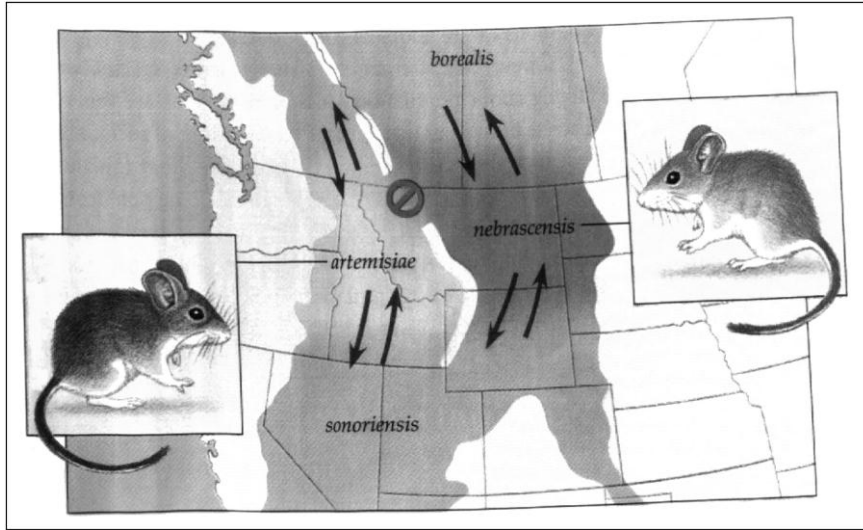
Diğer tür kavramları

Türleri doğada birbirinden ayrı ve farklı birimler olarak tanımlamanın ciddi birçok problem doğurduğunun farkında varan biyologlar alternatif olarak diğer bazı tür kavramları üzerinde durmuşlardır.

Biyolojik tür kavramının rahatlıkla uygulandığı, yani üreme izolasyonunun tam olduğu, çok sayıda örnek olduğu gibi üreme izolasyonunun tam olmadığı çok sayıda örnek de vardır.

Gerçekten taksonomistlerin ayrı tür olarak belirledikleri birçok organizma üreme izolasyonu temeline göre değil ölçülebilen fiziksel özelliklerine göre tanımlanmıştır.

Morfolojik tür kavramı adı verilen bu yaklaşım uygulama bakımından çok daha pratiktir ve fosiller için de kullanılabilir.



Şekil 11. Türleşmenin devam ettiğini gösteren bir örnek. Kayalık Dağları'nda ve etrafında yaşayan geyik farelerinin (*Peromyscus maniculatus*) dört alt türünün coğrafik varyasyon göstermesi. Okların gösterdiği alt türler arasında populasyonlarının birbiri üzerine örtüştüğü alanlarda çiftleşmeler olur. Fakat *artemisiae* ile *nebrascensis* alt türleri arasında çiftleşme olmaz. Fakat bu iki alt tür arasında komşuları olan diğer alt türler aracılığı ile gen akımı olabilir. Bu durum, türleşmenin devam ettiğini gösteren bir delildir. Mesela gelecekte *artemisiae* ve *nebrascensis* alt türleri bunları bağlayan diğer alt türler yok olduğunda resmen ayrı tür olarak kabul edilebilir.

Son yıllarda diğer birçok tür kavramı ileri sürülmüştür. **Tanıma tür kavramı** adı verilen

bir yaklaşım bir populasyonda “fıkse olmuş çiftleşme adaptasyonları” üzerinde durur. Bu kavrama göre bir populasyonda özel çiftleşme adaptasyonları “fıkse” olur ve bunlar tür tanımlanmasında temel oluştururlar. Bu yaklaşıma göre bir tür, fertlerinin başarılı bir çiftleşme yapmasını maksimum şekilde sağlayan özelliklerinin tümüne göre tanımlanır. Bir ferdi eşini bulmada ve onunla çiftleşmede başarılı kılan moleküler, morfolojik ve davranışsal özelliklerin hepsi bu tanımda kullanılır.

Biyolojik tür kavramından farklı olarak tanıma tür kavramı doğal seleksiyona maruz kalan özellikler üzerinde durur. Ancak bu kavramın çiftleşme davranışı üzerinde odaklanması sadece eşeyli olarak üreyen türlerle uygulanmasını sonuç vermektedir.

Tür tanımlanmasında diğer bir yaklaşım **kohezyon tür kavramı**’dır. Bu kavrama göre türü “özel evrimsel adaptasyonlar ve ayrı gen kompleksleri” tanımlarlar.

Bu kavram, türlerin “ayrı fenotipik varlıklar” olarak kalmasını sağlayan mekanizmalar üzerinde durur. Türe bağlı olarak bu mekanizmalar üreme engelleri, stabilize edici seleksiyon ve zigotun türe özel karakterleriyle erişkin bir fert haline gelmesini sağlayan “gen takımları arasındaki linkajlar” olabilir. Mesela eşeysiz üreme etkili bir kohezyon mekanizmasıdır. Dolayısıyla biyolojik ve tanıma tür kavramlarından farklı olarak kohezyon tür kavramı eşeysiz olarak üreyen organizmalarda da uygulanabilir.

Kohezyon tür kavramı aynı zamanda bazı türler arasında gerçekleşen çiftleşmeler sonucu üreyici fertlerin oluşabilmesini ve hibritlerin bazen kendilerini oluşturan ana ve babalarla başarılı şekilde birleşmeleri sonucu üreyebileceklerini de kabul eder.

Kohezyon tür kavramı, aralarında bir miktar gen akımı olmasına rağmen ebeveyn türlerin değişmeden kalmasını sağlayan adaptasyonlar üzerinde durur. Bu kavram hibridizasyonla (melezleşme) ilgili bütün durumlara uygulanabilir.

Diğer bir tür tanımı **ekolojik tür kavramı**’dır. Bu kavram türleri neye benzediklerine göre değil de nerede yaşadıklarına ve ne yaptıklarına göre tanımlar.

Ekolojik bir tür, içinde bulunduğu çevrede oynadığı role (nişe) veya bu çevredeki özel durumuna ve fonksiyonuna göre tanımlanır. Mesela birbirine tıpa tıp benzeyen iki hayvan populasyonunun her birisi sadece kendilerine özel yaşama ortamlarında bulunuyorsa bu populasyonlar ayrı ekolojik türler olarak tanımlanmaktadır.

Organizmalarla içinde yaşadıkları çevre arasındaki ilişkileri temel alan tür kavramına da **evrimsel tür kavramı** adı verilir.

Bu kavramda “evrimsel silsileler ve ekolojik roller” tür tanımlamasının temelini oluşturur. Bu kavrama göre tür, benzer diğer gruplardan bağımsız olarak evrimleşmiş atadan toruna sürüp gelen bir sıradır. Her evrimsel türün, içinde bulunduğu çevrede ayrı ve kendine özel bir rolü vardır. Herhangi bir özel rol ise özel bir grup doğal seleksiyon güçlerinden oluşur. Buna “selektif baskı” adı verilir. Bir türü oluşturan populasyonlar özel bir grup selektif baskılardan oluşan güçlerin etkisine maruzdur ve bu baskılarla bir arada tutulur.

Yukarıda anlatılan tür kavramlarının önem verdiği ve üzerinde durdukları özellikler özetle şunlardır:

Biyolojik tür kavramı. Üreme izolasyonu üzerinde durur. Bir türün üyeleri kendi fertleri ile çiftleşebilir ve diğer türün fertleri ile çiftleşemez.

Morfolojik tür kavramı. Türler arasındaki ölçülebilen anatomik farklılıklar üzerinde durur. Taksonomistlerin tanımladıkları türlerin büyük çoğunluğu morfolojik kriterlere göre ayrı türler olarak belirlenmişlerdir.

Tanıma tür kavramı. Çiftleşme adaptasyonları üzerinde durur. Bu adaptasyonlar bir populasyonda fertlerin kendilerine uygun çiftleri seçmede “tanıdıkları” belli özellikler halinde

fikse olmuş durumdadır.

Kohezyon tür kavramı. Tür birliğinin temeli olarak fenotip kohezyonu üzerinde durur. Her tür, entegre olmuş gen kompleksleri ve adaptasyon setleri ile tanımlanır.

Ekolojik tür kavramı. Türlerin içinde bulundukları çevredeki rolleri (nişleri), pozisyonları ve fonksiyonları üzerinde durur.

Evrimsel tür kavramı. Evrimsel silsileler ve ekolojik roller üzerinde durur.

Görüldüğü gibi tek bir tür kavramı her olayı açıklamaya yetmemektedir. Klasikleşmiş biyolojik tür kavramı gen havuzunun hemen tamamen izole olmasını ister. Halbuki diğer tür kavramları türler arasında daha ileri derecelerde gen değişimini kabul ederler.

Türler konusunda ortaya çıkan sorunlara bağlı olarak her kavramın özel durumlarda kullanma yeri vardır.

Tür oluşumu

Populasyonlar arasındaki gen akımının nasıl kesildiğine bağlı olarak başlıca iki genel tür oluşum şekli vardır.

Allopatrik tür oluşumu adı verilen birinci durumda populasyonlar arasındaki gen akımını coğrafik bir engel keser. Coğrafik bir engelle ayrılmış populasyonlara **allopatrik populasyonlar** adı verilir.

Simpatrik tür oluşumu adı verilen ikinci şekilde ise kromozomal değişimler (bitkilerde) ve tercihli çiftleşme (hayvanlarda) gibi populasyon içi faktörler gen akım şeklini değiştirir.

Birbiri içine girmiş de olsa genetik olarak izole olmuş populasyonlara **simpatrik populasyonlar** adı verilir.

Coğrafik izolasyon ve allopatrik tür oluşumu

Coğrafik süreçler bir populasyonu birbirinden izole olmuş iki veya daha fazla populasyonlar halinde ayırabilir. Geniş bir alanda yaşayan bir populasyon, oluşan bir dağ silsilesi ile ikiye bölünebilir. Gelişen ve ilerleyen bir buzul bir populasyonu ayırabilir. Panama geçidi gibi bir kara köprüsü oluşabilir ve bu köprü iki tarafında kalan deniz habitatlarını birbirinden ayırabilir. Veya büyük ve sığ bir göl çökerek içlerindeki organizma populasyonlarının birbirinden izole olduğu çok sayıda küçük göller meydana gelebilir.

Bazı fertler yeni ve coğrafik olarak izole olmuş bir alanı kolonize ederlerse burada oluşan populasyon diğer populasyonlardan izole olabilir.

Bir coğrafik engelin allopatrik populasyonları birbirinden ayrı tutmasındaki başarısı bu populasyonları oluşturan organizmaların özelliklerine bağlıdır.

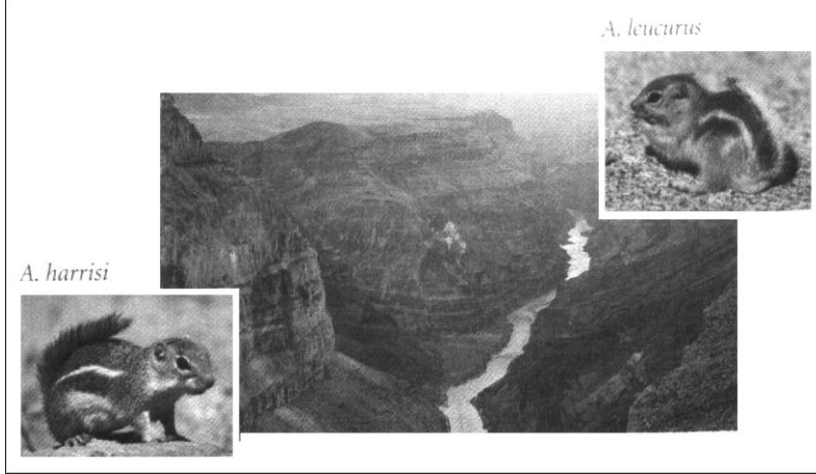
Hayvanların hareket yetenekleri, bitkilerin sporlarının, polenlerinin ve tohumlarının yayılma imkanları coğrafik engelin başarısını etkiler. Mesela Kuzey Amerika'daki Büyük Kanyon şahinler ve diğer birçok kuşlar tarafından kolayca aşılabılır. Ancak kuzey ve güney tarafında yaşayan küçük kemiricilerin populasyonları için geçilmesi mümkün olmayan bir engel oluşturur. Gerçekten bazı kuş türlerinin populasyonlarının kanyonun her iki tarafında da olmasına rağmen her yakada ayrı ayrı birçok kemirici türünün bulunduğu görülür (Şekil 12).

Diğer bir örnek 1880'de olan bir depremle Mississippi Nehri'nin mecrasını değişmesidir. Bu değişim sonucu uçmasını bilmeyen ve yüzemeyen bazı böcek populasyonları birbirlerinden ayrılmıştır.

Coğrafik izolasyonun allopatrik tür oluşumunu sağladığı gösteren bir örnek Kaliforniya ve Nevada'da bulunan Ölüm Vadisi bölgesinin oluşumudur.

Bundan yaklaşık 50 000 yıl önce bu bölge oldukça yağışlı bir iklime sahipti. Bölgede

birbirleriyle bağlantılı bir göller ve nehirler sistemi vardı. Ancak yaklaşık 10.000 yıl önce başlayan bir kuraklık periyodu sonucu 4000 yıl önce bu bölge tamamen çöl haline gelmiştir. Günümüzde bölgede bir zamanların nehir ve göllerden oluşan sisteminden sadece birbirinden bağımsız ve çölde dağılmış halde bulunan su kaynakları kalmıştır. Bunların büyük çoğunluğu kayalık vadiler arasındaki yarık ve çatlaklarda bulunmaktadır. Bu kaynakların sularının tuzluluk ve sıcaklığı birbirlerinden son derece farklılıklar gösterir.



Şekil 12. Büyük Kanyonda sincapların allopatrik tür oluşumu. Büyük Kanyonun iki yakasında yaşayan iki ayrı antilop sincabı allopatrik tür oluşumu için güzel bir örnektir. Kanyonun güney yakasında Harris'in antilop sincabı (*Ammospermophilus harrisi*) populasyonu bulunurken birkaç mil uzakta bulunan kuzey yakasında bu türe çok yakın beyaz kuyruklu antilop sincabı (*Ammospermophilus leucurus*) populasyonu bulunur. Bu tür diğerinden biraz daha küçük cüssesi, daha kısa kuyruğu ve kuyruk altının beyaz olmasıyla ayrılır.

Kaynakların birçoğunda *Cyprinodon* cinsine ait küçük balık türleri yaşamaktadır. Ancak çapları birkaç metre olmasına rağmen her kaynak dünyada başka hiçbir yerde eşi olmayan kendi özel balık türüne ev sahipliği eder.

Bu türler, muhtemelen bu bölgede nehir ve göllerin birbirlerine bağlı bir sistemi oluşturduğu zamanlarda yaşayan tek bir balık türünden ayrılmış ve farklı türler haline gelmiş olan organizmalardır. Kuraklık periyodunda birbirine bağlı su sistemi ayrılmış ve bu sistemde yaşayan balık popülasyonunu da ayırarak birbirinden izole çok sayıda popülasyonlar haline getirmiştir. Sonunda bu popülasyonlar genetik olarak birbirlerinden farklılaşmış ve ayrı türler haline dönüşmüşlerdir.

Popülasyonlar allopatrik olduklarında, her popülasyonun izole olmuş gen havuzunda mikroevrim süreçleri sonucu genetik farklılıklar birikmesiyle türleşmenin olması beklenir. İzole olmuş bir popülasyon küçükse büyük bir popülasyona göre yeni bir türün oluşması için gerekli olan önemli değişimleri geçirme ihtimali daha fazladır.

Küçük bir popülasyonun coğrafik izolasyonu genellikle ana popülasyonun kenarında gerçekleşir. Bu şekilde oluşan bir popülasyon üç sebepten dolayı tür oluşumu için iyi bir adaydır.

1. Ana popülasyonun kenarında meydana gelen bu izole popülasyonun gen havuzu ilk başta muhtemelen ana popülasyonun gen havuzundan farklı olacaktır. Ana popülasyonun kenarında olmasından dolayı bu popülasyon, ana popülasyonda bulunan herhangi bir genotipik klinin ekstrem örneklerini taşıyabilir. Bu popülasyon küçükse bir kurucu etki sonucu ana popülasyonun gen havuzundan çok farklı bir gen havuzu oluşabilir.
2. Kenarda izole olmuş popülasyonda genetik sürüklenme, bu popülasyon yeterince büyük

oluncaya kadar gen havuzunu rastgele bir şekilde deęiřtirmeye devam edecektir. Adaptasyon deęeri bakımından nötr mutasyonlar veya yeni allel kombinasyonları, populusyonda řans eseri fikse olarak ana populusyondan farklı genotipik ve fenotipik farklılıkların oluřmasını saęlayabilir.

3. Doęal seleksiyonun sonucu izole populusyonda oluřan evrim, ana populusyondan farklı bir yönde geliřebilir. İzole populusyon kenarda olduęundan ve buradaki çevre řartları da ana populusyonun içinde bulunduęu çevre řartlarından biraz farklı olduęundan izole populusyon muhtemelen ana populusyonun karřılařtıęı seleksiyon faktörlerinden daha farklı ve genellikle de çok daha řiddetli faktörlerle karřı karřıyadır.

Bu sebeplerden dolayı izole populusyonlar kendilerini ana populusyondan farklı bir yöne götürerek ve yeni bir türün oluřumunu saęlayacak bir evrim sürecine girebilirler. Ancak bu řekildeki bir evrimleřme ve tür oluřumu izole populusyonların yeterince uzun süre ana populusyondan ayrı kalmaları ve gerekli deęiřimleri yařamaları řartıyla olabilir.

Ancak bütün izole populusyonlarda bu durumun gerçekleřtięi söylenemez. Bir süre sonra izolasyon bozulabilir veya yeterli deęiřim saęlanmayabilir.

Populusyonların kenarlarındaki bölgelerde yařama řartları genellikle zordur. Dolayısıyla izole populusyonların büyük çoęunluęu muhtemelen yok olacaktır.

Evrimci bir biyolog olan Stephen Jay Gould bu durumu řöyle ifade etmektedir: “Bir populusyonun çevresinde oluřan izole küçük bir populusyonun durumu piyango bileti almıř bir kimsenin kazanma řansına benzer. Bir kimse bilet almadan piyangoyu kazanamaz. Ancak bilet alanlar arasında kazanan da sadece birkaç kiřidir”.

Adalar, türleřmenin nasıl olduęunu arařtırmak için canlı laboratuvarlar gibidir. Kıtaların yakınlarında bulunan takım adalar veya yeni oluřmuř volkanik adalar allopatrik tür oluřumlarının çok sık řekilde gerçekleřtięi yerlerdir. Bu adalara ana populusyonlarından ayrılarak veya pasif řekilde sürüklenmiř olarak gelen organizmalar yeni populusyonlar kurarlar ve izolasyondan dolayı bu populusyonlar da evrimleřip yeni türleri oluřtururlar.

Galapagos takım adalarında yařayan ve bu adalara özel olan birçok tür, yakın kıta olan Güney Amerika’da bulunan kendi ana populusyonlarından ayrılıp buralara yüzerek, uçarak veya sürüklenerek gelen organizmaların kurduęu populusyonların evrimleřmesi sonucu oluřmuřtur. Mesela ispinozlar bunun güzel bir örneęidir.

İspinozların kıtada yařayan ana populusyonundan ayrılan bazı fertler bir adaya varmıř ve bu adada oluřturdukları küçük izole populusyon yeni bir tür haline dönüşmüřtür. Daha sonra bu adadan ayrılan bazı fertler komřu adalara daęılmıřlar ve buralarda da coęrafik izolasyonlarla dięer yeni türlerin oluřmasını saęlamıřlardır.

Bu adalar, populusyonların birbirlerinden izole bir řekilde kalmalarını ve evrimleřmelerini saęlayacak kadar birbirlerinden uzaktırlar. Ancak bazen bunların bir adadan dięerine daęılmalarına izin verecek řekilde de yakın sayılırlar (Şekil 13).

Ortak bir atadan ayrılarak çok sayıda türün oluřması olayına **adaptif radyasyon** adı verilir Galapagos adalarındaki ispinozlar farklı beslenme řekillerine göre deęiřik gaga tipleri geliřtirerek adaptif radyasyon göstermiřlerdir. Bu ispinozlara baktıęımızda her türün belirgin řekilde farklı bir gaga tipine sahip olduęunu görürüz. Bu farklılıklar tohumları parçalama, böcekleri ok gibi yakalama veya dięer çeřit gıdaları elde etmeye uygun řekillerdedir.

Galapagos takım adalarına benzer řekilde Hawaii takım adaları da dünyanın en büyük evrim vitrinlerinden biridir. Volkanik olan bu takım adalar kıtadan yaklaşık 3500 km uzakta bulunmaktadır. Güneye doęru gidildikçe adalar jeolojik olarak gençeleşmekte ve en sonda en genç ve en büyük ada bulunmaktadır.

Hawaii genel olarak bir milyon yıldan daha az bir yaşta olup halen aktif volkanları vardır. Her ada, üzerinde hiçbir canlı olmaksızın doğmuş ve zamanla okyanus akıntıları ve rüzgarla ana kıtadan ve diğer uzak adalardan ve takım adaların kendilerinden ayrılarak gelen organizma türleri tarafından istila edilmiştir.

Adaların, denizden yükseklikleri, aldıkları yağış vs. gibi fiziksel özellikleri birbirlerinden çok farklı olduğundan buralarda doğal seleksiyonun, evrimsel çeşitlilik sağlaması bakımından çok değişik fırsatlar oluşmuştur. Bunun sonucu olarak da bu takım adalarda patlama derecesinde bir adaptif radyasyon yaşanmıştır.

Günümüzde bu adalarda yaşayan binlerce tür bitki ve hayvanın büyük çoğunluğu sadece bu adalarda bulunmakta ve dünyanın başka hiçbir yerinde bulunmamaktadır.

Buna karşılık Florida kıyıları boyunca uzanan mercan adalarında “sadece bu adalara özel” hiçbir hayvan veya bitki türü yoktur. Bu mercan adaları kıtaya çok yakındır ve dolayısıyla kıtadan ayrılıp bu adalarda kurulan populasyonlar, ayrıldıkları gen havuzlarından yeterince kopamadıkları ve izole olamadıkları için adaptif radyasyon gerçekleşmemekte ve yeni türler oluşmamaktadır.

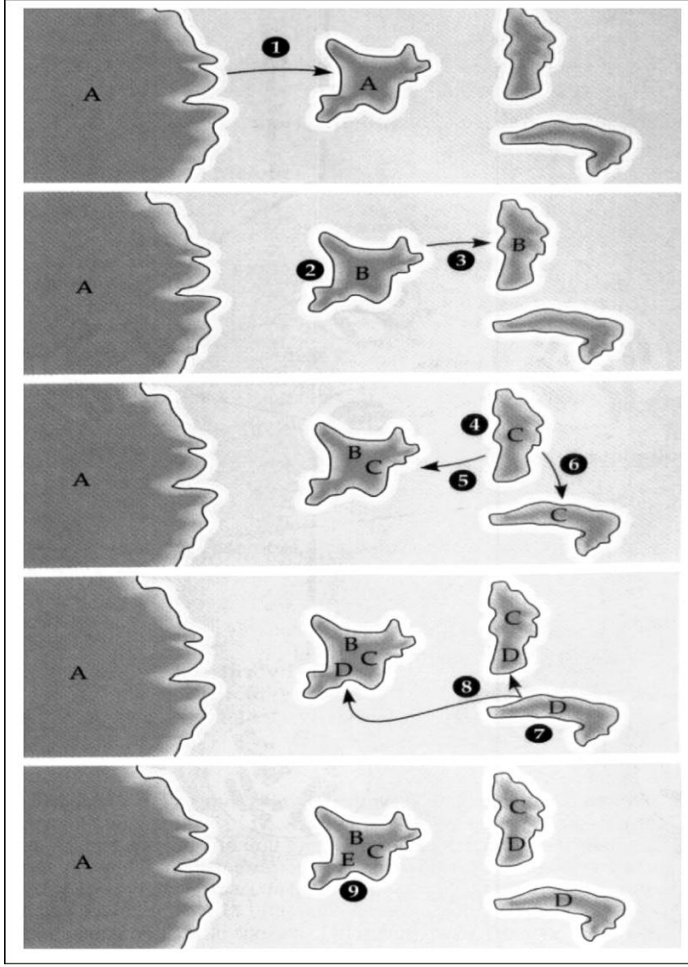
Simpatrik tür oluşumu

Simpatrik tür oluşumunda yeni türler ana populasyonun yayıldığı alan içinde gelişir. Coğrafik izolasyon olmaksızın bu alan içerisinde çok sayıda farklı yollarla genetik izolasyon sağlanabilir. Mesela ana populasyonun fertleri ile bunlar arasından mutasyona uğramış fertler arasında, genetik bir değişim sonucu üreme engeli oluşmuşsa tek bir generasyonda bile biyolojik tür kavramına uygun yeni bir tür meydana gelebilir.

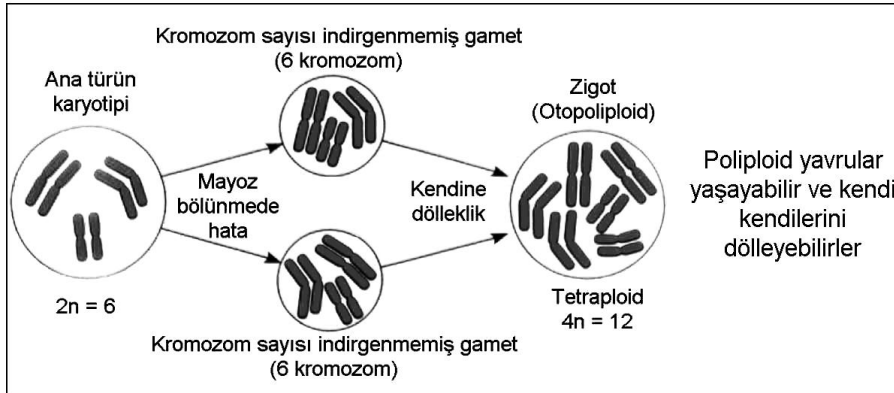
Birçok bitki türü hücre bölünmesi sırasında fazladan bir kromozom takımının oluşması sonucu oluşmuştur. Bu olaya **poliploidi** adı verilir. Poliploidinin **otopoliploidi** ve **alloploidi** olmak üzere iki şekli vardır.

Otopoliploidi bir ferдин hücrelerinde kendi türünden kaynaklanan kromozomlarının iki takımdan daha fazla olması durumudur. Mesela gamet oluşumu sırasında mayoz bölünmede meydana gelen bir aksaklıktan dolayı kromozom sayısı yarıya düşmez ve oluşan gametlerin kromozom sayıları “ $2n$ ” olur. Bu gametlerin birleşmesiyle oluşan zigot ve dolayısıyla fert “ $4n$ ” kromozomludur (tetraploid). Bu şekilde oluşmuş fertler otopoliploid fertlerdir (Şekil 14).

Tetraploid fertler kendi içinde döllenebilir (kendine döllek) veya diğer bir tetraploid fertle çiftleşebilir. Ancak bu şekildeki bir tetraploid ferдин oluşturduğu $2n$ kromozomlu gametler populasyonun diğer normal fertlerinin oluşturduğu n kromozomlu gametlerle çiftleşse bile üreyici fertler meydana getiremezler. Bu çiftleşmeden oluşan fertler “ $3n$ ” kromozomlu olacaktır. Böyle bir fert kısırır. Çünkü $3n$ kromozomlu bir hücre, homolog kromozom çiftleşmesi olamayacağı için başarılı bir şekilde mayoz bölünme geçirip gamet oluşturamaz.



Şekil 13. Bir adalar zincirinde adaptif radyasyon modeli. 1. Bu adalardan birisi yakın kıtada yaşayan A türünün bazı fertleri tarafından kolonize edilmiştir. 2. Bu izole fertlerin oluşturduğu gen havuzu ana türün gen havuzundan izole olmuştur. Adadaki popülasyon böylece B türü haline evrimleşmiş ve yaşadığı yeni çevreye adapte olmuştur. 3. Fırtınalar veya diğer ajanlarla B türünün bazı fertleri diğer bir adaya taşınmıştır. 4. Burada çoğalan ve yeni bir koloni oluşturan bu fertler coğrafik izolasyonun etkisi ile C türü haline evrimleşmiştir. 5. Daha sonra C türünün fertleri tekrar birinci adayı kolonize etmişler ve B türü ile birlikte olmuşlardır. 6. C türünden bir koloni aynı zamanda üçüncü adada gelişmiş ve 7. Bu adada D türünü oluşturmuştur. 8. D türü atalarının bulunduğu iki adaya dağılmış ve 9. Bu adaların birinde yeni bir E türünü oluşturmuştur. Coğrafik izolasyonlar ve arada sırada meydana gelen dağılmalarla gerçekleşen allopatrik tür oluşumunu anlatan böyle bir senaryonun olması pekala mümkündür.



Şekil 14. Otopoliploidi yoluyla simpatrik tür oluşumu. Eşey hücrelerinde mayoz (veya mitoz) bölünme sırasında meydana gelen bir yanlışlık kromozom sayıları yarıya inmemiş gametlerin oluşmasına sebep olur. Bu gametlerin birbirlerini döllemesi sonucu ise tetraploid zigotlar oluşur. Bu zigotlar canlı ve üreyebilen fertler meydana getirir.

Bu şekildeki bir generasyonda postzigotik bir engel söz konusudur. Bu engel sebebiyle tetrapoliploid fertlerle popülasyonda bunların çevresinde bulunan diploid fertler arasında gen akımı olmaz ve tetraploid bu fertler kendi içlerinde çoğalarak diploid fertlerin popülasyonu içinde yeni ve farklı bir popülasyon oluştururlar.

Görüldüğü gibi coğrafik herhangi bir izolasyon olmaksızın bir popülasyonun içinde farklı genetik varyasyonlara sahip diğer bir popülasyon oluşmakta ve oluşan bu popülasyonla ana popülasyon arasında üreme engeli meydana gelmektedir.

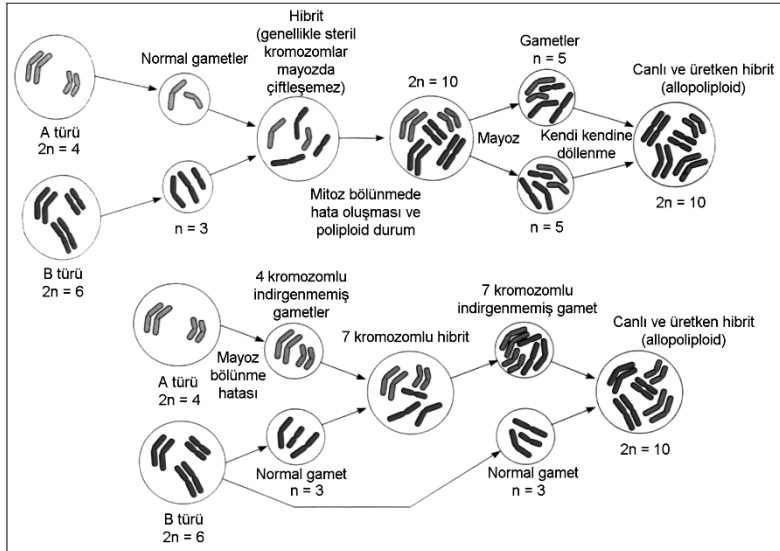
Otopoliploidi yoluyla simpatrik tür oluşumu ilk defa 1900’lerde genetikçi Hugo de Vries tarafından 14 kromozomlu diploid bir tür olan gece çuhaçiçeği (*Oenothera lamarckiana*) bitkisinin genetik yapısının araştırılması sırasında bulunmuştur. Hugo de Vries araştırdığı bitkiler arasında çok farklı bir fert görmüş ve mikroskopik inceleme sonucu bu ferdin 28 kromozomlu olduğunu fark etmiştir. Daha sonra bu bitkinin diğer normal 14 kromozomlu bitkilerle çiftleşemediğini de görünce araştırmacı bu bitkiyi yeni bir tür olarak tanımlamış ve *Oenothera gigas* ismini vermiştir.

Poliploidinin otopoliploididen çok daha yaygın olarak rastlanan diğer şekli **allopoliploid**dir. Bu olayda iki farklı türden bir poliploid hibrit oluşur.

Allopoliploidi, iki farklı türün birbirleriyle çiftleşmesi ve kromozomlarını kombine etmesiyle başlar. Bu çiftleşmeden olan hibritler genellikle kısırdır. Çünkü her türden alınan haploid kromozom takımları mayoz bölünme sırasında birbirleriyle çiftleşemez.

Kısır olmasına rağmen hibritler kendilerini oluşturan ebeveynlerinden daha güçlü ve sağlıklı olabilir ve birçok bitkide olduğu gibi kendi kendilerine eşeysiz olarak da çoğalabilirler.

Bu hibritler en az iki mekanizma ile “üretken” poliploidler haline dönüşebilir. Bu dönüşüm gerçekleştiğinde ise allopoliploidi yoluyla simpatrik tür oluşumu sağlanmış olur (Şekil 15).



Şekil 15. Allopoliploidi yoluyla simpatrik tür oluşumunun iki mekanizması. İki türün çiftleşmesiyle oluşan hibrit kromozomlarının homolog olmaması ve mayoz bölünme sırasında çiftleşememesi nedeniyle normal olarak kısırdır. Ancak bu hibritler eşeysiz olarak çoğalabilir. İki farklı mekanizma bu hibritlerden

allopoliploid üretken türlerin oluşmasını sağlar. Üstteki mekanizmada hibritler eşeysiz olarak üremeye devam ederken fertlerin üreme sistemindeki hücreleri etkileyen bir faktör bu hücrelerin kromozom sayılarının iki katına çıkmasına sebep olabilir. Üreme hücrelerinin kromozom sayıları iki katına çıkmış hibritler artık gamet oluşturabilir hale gelmişlerdir. Çünkü her kromozomun bir homologu vardır bu homologlar birbirleriyle çiftleşerek mayoz bölünmeyi sağlıklı şekilde gerçekleştirebilir. Oluşan gametlerin birbirleriyle döllenmesi sonucu yeni bir tür oluşur ve bu tür ebeveynleri ile çiftleşemez ve ayrı bir tür olarak varlığını sürdürür. Alttaki mekanizmada ise çok daha kompleks bir sistem vardır. Ancak bu, muhtemelen diğerine göre daha yaygın şekilde gerçekleşen bir allopoliploidi sistemidir.

Bazı allopoliploidler özellikle çok güçlü ve sağlıklı olurlar. Bunun muhtemelen sebebi kendisini oluşturan ebeveyn türlerin en iyi özelliklerini bünyelerinde toplamış olmalarıdır.

Bitki türlerinin %25-50'sinin poliploidi, özellikle allopoliploidi yoluyla oluştuğuna inanılır. Bu türlerin bazıları yakın zamanlarda oluşmuşlardır. Buna bir örnek 1870'lerde Güney İngiltere kıyılarında ortaya çıkan yeni bir tuzlu bataklık otu türü olan *Spartina anglica*'dır.

Bir allopoliploid tür olan *Spartina anglica* bir Avrupa türü olan *Spartina maritima* ve bir Amerikan türü olan *Spartina alterniflora*'dan oluşmuştur. On dokuzuncu yüzyılın başında Amerikan türünün tohumları gemilerle İngiltere'ye gelmiş ve burada bulunan yerli türle hibrit yaparak allopoliploid *Spartina anglica* türünü meydana getirmiştir.

Bu tür kendisini oluşturan diğer iki türden morfolojik olarak belirgin şekilde farklı olup bu türlerden üreme bakımından izole olmuş durumdadır. Yani bunların herhangi birisiyle çiftleşemez. Kromozom sayıları *S. maritima*'nın $2n = 60$, *S. alterniflora*'nın $2n = 62$, *S. anglica*'nın ise $2n = 122$ 'dir. Bu yeni tür, oluşumundan itibaren İngiltere'nin sahillerinde çok yaygın bir şekilde gelişmiş ve nehir ağızlarını tıkamıştır.

Gıda olarak tükettiğimiz bitkilerin birçoğu da poliploiddir. Yulaf, pamuk, patates, tütün ve buğday tarımda önemli olan poliploid bitkilerdir. Günümüzde ekmek yapımında kullanılan buğday (*Triticum aestivum*), muhtemelen 800 yıl önce tarımı yapılan bir buğday türü ile yabani bir otun kendiliğinden oluşmuş bir hibridi şeklinde gelişmiş bir allopoliploiddir (Şekil 16).

Bitki genetikçileri farklı türdeki bitkileri birbirleri ile çaprazlayarak ve kimyasal maddelerle mayoz ve mitoz bölünmelerde hatalar olmasını sağlayarak istenilen kalitede yeni poliploidler üretmektedirler. Mesela bu şekilde yapay hibritleştirme sonucu buğdayın yüksek verim gücü ile çavdarın hastalıklara dayanıklılık özelliği birleştirilmiştir.

Simpatrik tür oluşumu hayvan evriminde de görülür. Ancak bitkilerde görülen kromozom katlanma mekanizmalarına hayvanlarda rastlanmaz.

Bir populasyonun yayıldığı alan içerisinde hayvanlar genetik faktörler tarafından, ana populasyonun kullanmadığı kaynaklara fikse edilirlse üreme bakımından populasyonun diğer fertlerinden izole olabilirler.

Mesela incir ağacının döllenmesinde görev alan yaban arılarını düşünelim. Her incir türü özel bir tür yaban arısı tarafından döllenir. Bu hayvanlar yumurtalarını incir çiçeğinin içerisine bırakırlar. Yaban arısının, çiftleşme ve yumurta bırakma bakımından ayrı ve farklı bir incir türünü seçmesini sonuç verecek bir genetik değişime uğraması, bu yeni fenotipin, eşlerini seçme bakımından ana populasyondan ayrılmasına sebep olacaktır. Böylece daha ileri seviyede evrimsel ayrılmaya zemin hazırlanmış olur.

Bu şekilde çeşitlenmiş bir çiftleşme dengelenmiş polimorfizm ile birlikte olursa simpatrik bir tür oluşumunu sonuç verebilir. Mesela gaga büyüklüğü bakımından dimorfik olan bir populasyondaki kuşlar aynı morftan olan fertlerle selektif olarak çiftleşmeye başlarsa sonunda yeni bir tür oluşumu muhtemeldir.

Afrika'daki Victoria Gölü yaş bakımından bir milyon yıldan daha gençtir. Bu gölde aynı

familyaya ait 200 kadar birbirine çok yakın balık türü yaşamaktadır. Bu balıkların farklı türlere ayrılmalari, göldeki farklı gıda kaynaklarını ve diğeri kaynakları kullanmalarına göre yapılmaktadır. Bu durum muhtemelen bu balıkların bu kaynaklara göre adaptif radyasyonunun sonucudur.

Populasyonda tür oluşumunu sağlayan genetik değışimler

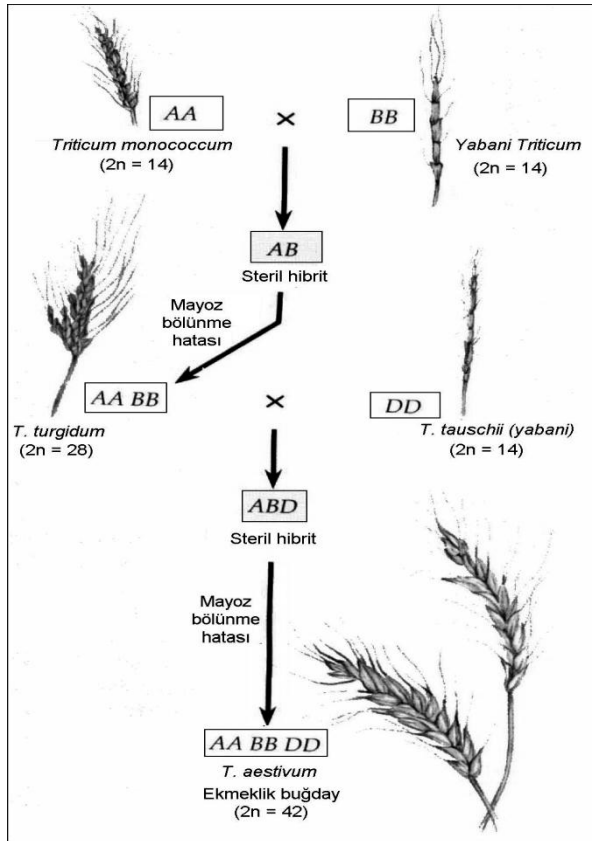
Tür oluşumunun allopatrik ve simpatrik şekillerde oluşu, populasyonları farklı türler halinde ayırabilen biyocoğrafik faktörlerin ve genetik mekanizmaların tür oluşumunda ne kadar önemli olduğunu gösterir. Bundan dolayı populasyon genetiğı açısından bir türün oluşumu için gerekli olan değışimlerin neler olduğu ve “ne kadar değışim” sonucu yeni bir türün meydana geldiğinin bilinmesi lazımdır.

Adaptif divergens

Bir türe ait iki populasyon birbirinden çok farklı çevrelere adapte olduğunda bu populasyonların gen havuzlarında, allellerin ve genotiplerin frekansları arasındaki farklılıklar birikmeye ve derinleşmeye başlar. Bu iki havuz arasında yavaş yavaş gerçekleşen bu adaptif divergense paralel olarak aynı zamanda iki populasyon arasındaki üreme engelleri de oluşur ve sonunda iki populasyon iki farklı tür halinde evrimleşir.

Divergens yoluyla evrimleşmede anahtar fikir, doğal seleksiyon ile “doğrudan ilgisi” olmadan üreme engellerinin gelişebilmesidir. Üreme izolasyonu, farklı çevrelere adapte olmuş iki populasyonun divergensinde genellikle segonder bir sonuçtur. Bir yan etkidir. Mesela multipl fenotipik etki gösteren (pleiotropik) genler postzigotik engeller oluşturabilir.

Böyle bir olay birbirine çok benzeyen iki tür olan *Drosophila melanogaster* ve *D. simulans* arasında oluşan laboratuvar hibritlerinde görülür. Bu hibritler ribozomal RNA sentezi için gerekli olan iki gen takımından aktif olan sadece birisini almışlardır. Bu durumun bir yan etkisi hibritlerin hayatta kalma şanslarının düşük olmasını sonuç verir. Bu da iki tür arasında postzigotik bir engel demektir.



Şekil 16. Buğdayın evrimi. Ekmek yapımında kullandığımız buğday iki defa hibritleşme ve bir defa da hatalı mayoz bölünme olması sonucu oluşan bir üründür. İlk önce yabani *Triticum* ile evcilleştirilmiş bir tür olan *T. monococcum*'un hibritleşmesi ve mayoz bölünmede meydana gelen bir hata sonucu bir buğday türü oluşmuştur. Düşük verimli bu tür Orta Doğuda en az 11.000 yıl boyunca gıda olarak ekilip biçilmiştir. 8000 yıl kadar önce de bu buğday türü ile yabani bir tür olan *T. tauschii* arasında gerçekleşen ikinci bir hibridizasyon ve mayoz bölünme hatası sonucu günümüzdeki tarımda kullanılan ekmeklik buğday gelişmiştir.

Prezigotik engeller de yine bir yan etki olarak iki populasyonun genetik divergensle yavaş yavaş birbirlerinden ayrılmasını sağlayabilir. Mesela gen frekansındaki bir değişim, parazit bir böcek türünün bir populasyonunu diğer populasyonlarından farklı bir konakçıya adapte olmasını sağlamışsa bu durumda bir habitat engeli oluşturmuş olur ve bu engel böceğin bu populasyonunu diğer populasyonları ile çiftleşmesini engeller.

İzole populasyonlarda üreme izolasyonunun seksüel seleksiyon yoluyla çok daha doğrudan bir şekilde geliştiğini gösteren örnekler de vardır. Bu şekilde bir seksüel seleksiyon *Drosophila* cinsinin Hawaii Adalarında yüzlerce türe ayrılmasını sağlamıştır. Mesela bu adalarda yaşayan *D. heteroneura* türünün erkeklerinin büyük başlarının olması bunların aynı türün dişileri ile üreme başarılarını arttırırken diğer türlerin dişileriyle üremeyi sağlayacak şekilde kur yapma ihtimalini son derece azaltmaktadır.

Ancak seksüel seleksiyon üreme engelleri oluşturmuş olsa da tek bir populasyon içinde üreme başarısını arttıran adaptasyonlar şeklinde gelişmiş bu gibi engeller diğer populasyonlarla çiftleşmeyi güvenli şekilde engellemezler.

Bilindiği gibi biyolojik tür kavramında başlıca tartışılan konu üreme izolasyonudur. Yukarıdaki örneklerden üreme engellerinin adaptif divergens yoluyla tür oluşumunun yan

ürünleri veya yan etkileri olabilecekleri görülmektedir. Buna karşılık tanıma tür kavramında üzerinde durulan özellikler doğal seleksiyonun doğrudan etkisi altındadır. Bundan dolayı bazı evrimci biyologlara göre tanıma tür kavramının öne çıkarılması için bu bir sebeptir. Hatırlanacağı gibi tanıma tür kavramına göre tür, bir popülasyonda fertlerin başarılı bir çiftleşme yapmasını maksimum şekilde sağlayan özelliklerin tümüne göre tanımlanmaktadır.

Hibrit zonları ve kohezyon tür kavramı

Fertlerinin özellikleri bakımından birbirlerine çok yakın olan ancak allopatrik şekilde yaşayan iki popülasyon bir araya geldiğinde birkaç farklı durum ortaya çıkar. İki popülasyon birbirleriyle serbest şekilde çiftleşir ve üretken hibrit dölleri oluşturabilirler. Bu durumda iki popülasyonun gen havuzları birleşir ve tek bir havuz haline geçer. Bu durumun anlamı iki popülasyon arasında coğrafik izolasyon sırasında tür oluşumu gerçekleşmemiş demektir.

İkinci bir durum iki popülasyonda allopatrik yaşama sırasında gerçekleşen evrimsel divergens sonucu oluşan üreme engelleri ile, gen havuzlarının bir araya gelseler de birbirine karışmaması ve ayrı kalmasıdır. Böylece yeni bir biyolojik tür gelişmiş olur.

Bu iki uç olayın arasında diğer birçok sonuçlar da gerçekleşebilir. Mesela evrimsel divergens üreme izolasyonu oluşturmaz ancak tanıma tür kavramına göre bir türün belirlenmesini sağlayan davranışsal ve morfolojik özelliklerden oluşan bir setin yerleşmesini sonuç verir.

Diğer bir sonuç da bir hibrit zonunun oluşmasıdır.

Hibrit zonu, birbirleriyle ilgili iki popülasyonun coğrafik bir izolasyon sonucu birbirlerinden ayrılarak farklılaşmalarından sonra tekrar bir araya geldiklerinde fertlerinin birbirleriyle çiftleşebildikleri ortak yayılma alanıdır.

Mesela birbirlerinden fenotipik olarak farklı iki ağaçkakan popülasyonu olan Kuzey Amerika'nın batısında yaşayan kırmızı tüylü ağaçkakan ile Kuzey Amerika'nın orta kesimlerinde yaşayan sarı tüylü ağaçkakan popülasyonları Texas'ın büyük ovasından başlayarak güney Alaska'ya kadar uzanan bir hibrit zonu boyunca birbirleriyle çiftleşebilirler. Muhtemelen bu iki popülasyon buzul çağında birbirlerinden ayrılmış ve birkaç asır önce tekrar temas etmişlerdir.

Bu iki ağaçkakan popülasyonu her ne kadar hibrit zonu boyunca en azından iki yüzyıl boyunca birbirleriyle çiftleşmekteyse de popülasyonlar arasında allellerin hareketi hibrit zonundan öteye gitmemektedir. Hibrit zonu genişlemekten çok kararlı bir halde kalmaktadır.

Hibrit zonunda kırmızı ve sarı tüylü ağaçkakan popülasyonlarının birbirlerinden ayrılmasını sağlayan genotip ve fenotiplerin frekansları yavaş yavaş değişen klin basamakları şeklinde farklılaşma gösterirken hibrit zonundan uzak bölgelerde iki popülasyon birbirlerinden derin şekilde farklılık göstermeye devam eder.

Evrimsel biyologlar hibrit zonlarına rağmen birbirlerinden ayrı ve farklı kalan popülasyonların alttür olarak mı yoksa tam tür olarak mı kabul edilmesi konusunda tartışmaktadırlar.

Bu popülasyonları ayrı ve tam tür olarak kabul eden bazı araştırmacılar kararlı ve durağan hibrit zonlarının biyolojik tür kavramı bakımından problem oluşturduğu fikrindedirler. Diğer yönden kararlı hibrit zonları olan türler kohezyon tür kavramına uymaktadır.

İki tür, aralarında hibrit yapmalarına rağmen taksonomik kimliklerini koruyorsa bu türleri bir arada tutan ve kendisine çok benzeyen diğer bir türle tamamen birleşmesini engelleyen faktörlerin üreme izolasyonlarından çok kohezyon güçleri olması gerekir.

Stabilize edici seleksiyon fenotipik varyasyonu türü diğer türlerden ayırmaya yetecek

kadar dar bir aralıkta tutar.

Tür oluşumuna yeterli olacak genetik değişim

Birbirine yakın iki tür arasındaki “genetik mesafe”nin ne olduğu konusunda herhangi bir genelleme yapmak mümkün değildir. Bazı durumlarda tam bir üreme izolasyonunun oluşumu ancak çok sayıdaki gen lokuslarındaki kümülatif divergensen bir sonucu olarak ortaya çıkar. Diğer bazı durumlarda ise sadece çok az birkaç lokustaki değişim ayrı bir türün oluşmasını sağlar.

Mesela Hawaii adalarında yaşayan *Drosophila silvestris* ve *D. heteroneura* türleri kafa şekillerini belirleyen gen lokusları ile birbirlerinden ayrılırlar. Yukarda da geçtiği gibi kafa şekli bu sineklerin çiftleşeceği dişileri tanımasında önemli bir özelliktir. Ancak bu lokustaki farklı allellerin fenotipteki etkisi, epistazik bir sistemle etkileşen diğer en az on gen lokusu tarafından arttırılır. Dolayısıyla bu iki *Drosophila* türünün birbirlerinden farklılaşmasını sağlamak için birden fazla mutasyona gerek vardır.

Ancak bu örneklerden ortaya çıkan diğer bir sonuç da tür oluşumu için yüzlerce gen lokusunu ilgilendiren kitlesel bir genetik değişimin mutlaka gerekli olmadığıdır.

Bu sonuç evrimle ilgilenen biyologlar arasında tür oluşumunun şekli konusunda önemli bir tartışmaya sebep olmuştur. Bu tartışmadan da tür oluşumu ile ilgili iki ayrı modelin olduğu sonucu çıkmıştır.

Tür oluşum modelleri

Tür oluşumu ile ilgili başlıca iki modelden birisine göre bir türün evrimsel bir çizgide morfolojik değişimi yavaş bir şekilde gerçekleşmekte ve soy ağacının dalları birbirlerinden “yavaş yavaş” ayrılmaktadır. Buna **gradualistik model** adı verilir.

Bu modele göre her yeni tür, uzun bir zaman süreci içerisinde çok sayıda küçük değişimlerin birikimi sonucu oluşur. Bu görüşü destekleyen bazı örnekler vardır. Bunlardan en belirgin olan birisi bir çeşit tek hücreli eukaryot canlı grubu olan Foraminifera’nın fosil sırasıdır. Bazı derin deniz sedimentlerinin tabakaları arasında bulunan Foraminifera’nın fosilleri incelendiğinde şekillerinin yavaş yavaş değiştiği görülür.

Bu modele göre çok sayıdaki küçük değişimlerin birikimi sonucu büyük değişimler olur. Bu kavrama göre mikroevoim süreçleri tür oluşumuna kadar devam etmektedir. Ancak paleontologlar bu görüşü destekleyen fosil bulgularının çok fazla olmadığı kanısındadırlar. Aksine bir kayaç tabakası içerisinde türler yeni formlar halinde “birden bire” ortaya çıkmaktadır. Bu formlar uzun bir süre değişmeden kalmakta ve ortaya çıktıkları gibi yine “ani” bir şekilde ortadan kaybolmaktadırlar.

Darwin’e göre yeni türler doğal seleksiyon sonucu gerçekleşen bir adaptasyonla gelişirler. Bu klasik evrim görüşüne göre ortak atadan izole olan populasyonlar bulundukları lokal çevreye adapte oldukça farklılaşmakta ve evrimleşmektedir. Ancak bu konudaki fosil yokluğu karşısında Darwin’in kendisi bile şaşırılmış ve konuya bir açıklama getirememiştir.

Geçtiğimiz 60 yıl boyunca bazı evrimci biyologlar fosil kayıtlarında türlerin bu şekilde “ani” olarak ortaya çıkışlarını ve yok oluşlarını yorumlamak için **punctuational model (kesikli model)** adı verilen yeni bir tür oluşum modeli ileri sürmüşlerdir.

Bu görüşe göre morfolojik değişimlerin ekserisi tür oluşumu sırasında “hızlı” bir şekilde gerçekleşir. Her türü şekli “ani” olarak değişime uğrar ve soy ağacında ayrı bir dal halinde ayrılır.

Yeni oluşan bir türün bundan sonraki nesilleri uzun zamanlar boyunca “çok az miktarda” değişime uğrar. Bu süre ortalama 2 ile 6 milyon yıl boyunca devam eder. Bu süreyle

kıyaslandığında tür oluşumu için gerekli süre olan “yüzler” veya “binler” senenin çok kısa olduğu açıktır ve buna göre türlerin “ani” olarak ortaya çıktığını söylemek mümkündür.

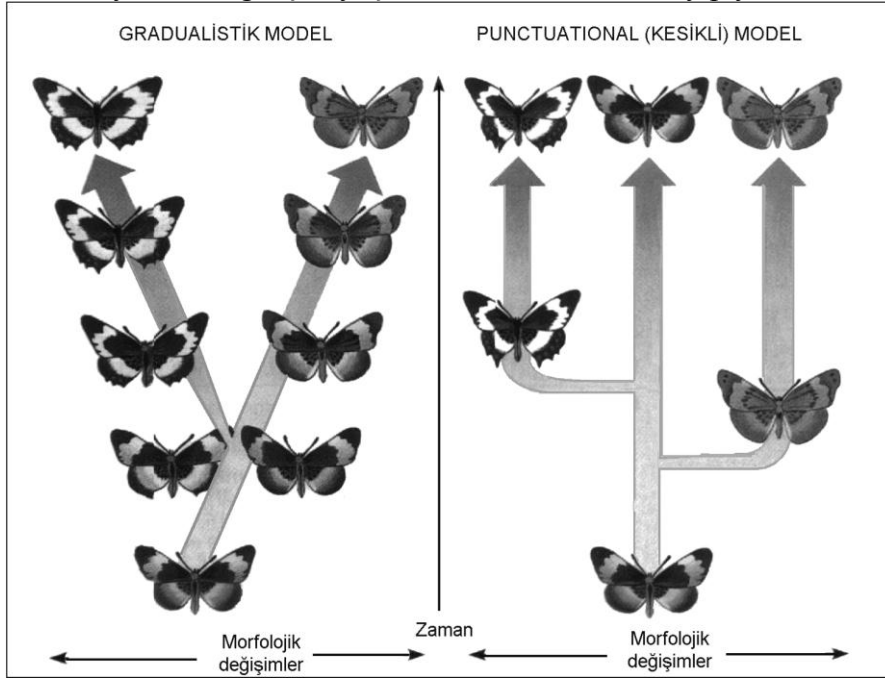
Ancak kurucu etki, şişeoynu etkisi ve yönlendirilmiş güçlü bir seleksiyon bu “kısa” sürelerde büyük genetik değişimlerin olmasını sağlayabilmektedir. Tür oluşumu gerçekleşikten sonra da stabilize edici seleksiyon, iyi adaptasyon göstermiş türlerin özelliklerini nispeten dar sınırlar içerisinde uzun süreler tutabilir ve böylece türler milyonlarca yıl boyunca değişmeden kalabilir (Şekil 17).

Türlerin büyük çoğunluğunun bu modelin ön gördüğü şekilde birden bire evrimleşip ortaya çıkması ve varlıklarını sürdürdükleri sürece de hemen hiç değişmeden kalması ne derece muhtemeldir?

Bu şekilde ani tür oluşmasını sağlayan bir mekanizma türün genomunda poliploidi oluşumu gibi bir değişikliğin olmasıdır. Bu şekilde bir değişim bir türün “ani” olarak ortaya çıkmasını sağlayabilir.

Ancak poliploidi genellikle bitkilerde görülen bir olaydır. Hayvanlarda poliploidi örneği yoktur.

Ani tür oluşmasının muhtemel diğer bir yolu embriyonik gelişmeyi düzenleyen genlerde mutasyonların olmasıdır. Bu şekilde erken gelişme döneminde meydana gelen bir değişim daha ileri seviyelerdeki gelişmeyi çok daha derinden etkileyip yeni bir türün oluşmasını sağlayabilir.



Şekil 17. Tür oluşumu için ileri sürülen iki farklı model. Gradualistik modele göre ortak bir atadan gelen türler kendilerine özel adaptasyonlar gerçekleştirdikçe morfolojik olarak yavaş yavaş değişmekte ve yeni türler haline dönüşmektedirler. Punctuational (kesikli) modele göre ise yeni bir tür ana türden çok kısa sürede gerçekleşen büyük değişimler sonucu ayrılmakta ve varlığını sürdürdüğü sürece çok az değişmekte veya hiç değişmemektedir.

Bilindiği gibi embriyondaki hücrelerin özel durumları ve rolleri vardır. Bu devrede hormonlar ve diğer gen ürünleri arasındaki etkileşimler, ayrıca bu hücrelerin birbirleriyle karşılıklı etkileşimleri normal bir büyüme ve gelişme için son derece önemlidir. Bu durum embriyonik hücreleri etkileyen gen mutasyonlarının daha sonraki gelişme safhalarını neden

derinden etkilediğini açıklamaktadır.

Embriyonun erken safhalarını etkileyen hemen bütün gen mutasyonları omurgalı hayvanların gelişme tarihi boyunca muhtemelen seleksiyona uğramış ve böylece farklı formlar oluşmuştur.

Vertebrata (omurgalı) embriyolarının çoğunda; hücreler arasında, gelişen vücut kısımları ve embriyo ile çevre arasında oluşan kompleks interaksiyonlar, gelişmeyi yönlendiren ve sınırlandıran faktörler olarak çalışırlar. Bu gibi yönlendirmeler ve sınırlamalar sonucu erişkinlerde görülen farklı formlar belirlenir.

Erişkinler arasındaki farklılığın diğer bir nedeni de muhtemelen farklı vücut kısımlarının gelişme hızını tayin eden **regülatör genler**'de meydana gelen mutasyonlar olabilir.

Punctuational (kesikli) modeli ileri sürenlerin fikrine göre allopatrik tür oluşumu da oldukça hızlı bir şekilde gerçekleşebilir. Genetik sürüklenme ve doğal seleksiyon birkaç yüz belki de birkaç bin generasyon boyunca yeni bir çevreye hapsolmuş ve bu çevrenin şartları ile karşı karşıya kalan populasyonun gen havuzunda önemli değişimlere sebep olabilir. Bu şekildeki bir tür oluşumu yaklaşık birkaç bin sene kadar sürer.

Bunun yanında fosil kayıtlarına göre başarılı türlerin birkaç milyon yıl boyunca yaşadığı bilinmektedir. Bir türün oluşumu için birkaç bin sene gerekirken, oluşmuş bir tür hemen hiç değişmeden birkaç milyon yıl boyunca varlığını sürdürmektedir. Dolayısıyla tür oluşumunu sağlayan özelliklerin belirlenmesi türün varlığını sürdürdüğü sürenin yaklaşık %1'i kadardır. Bu da bir türün "anı" bir şekilde ortaya çıkması anlamına gelir.

Punctuational (kesikli) model birçok gözlemle desteklenmektedir. Mesela çok yakın türler arasında ara formlar yoktur. Aynı zamanda günümüzdeki çoğu türler birbirlerinden çok belirgin şekilde ayrılmıştır ve aralarında "morfolojik aralıklar" vardır. Mesela aslanlarla kaplanlar arasında, oselotlar (*Felis pardalis*) ve pumalar arasında ve kedigillerin diğer türleri arasında ara formlar yoktur.

Gradualistik modeli savunan bazı evrimci biyologlara göre ise kesikli model bir göz aldanmasıdır. Birçok tür var olduğu sürece değişmeye devam edebilir. Ancak bu değişimleri fosillerden anlamak mümkün değildir.

Paleontologlar geçmişte yaşamış canlıları değerlendirirken hemen tamamen dış yapılarına ve iskeletlerine bakarak karar vermek zorundadırlar. İç yapı ve fonksiyonlarla ilgili değişimler genellikle gözden kaçmakta ve görülmemektedir. Bu değişimler ise populasyonu oluşturan fertlerin yaşamında davranışlarını değiştirebilen ve dolayısıyla diğer fertlerden izolasyonunu sağlayan önemli faktörler olabilir.

Punctuational (kesikli) model konusundaki bu tartışmalar paleontologları yeni araştırmalar yapmaya teşvik etmiştir. Araştırmacılar genel olarak çok daha fazla fosilin araştırılması gerektiği konusunda fikir birliği halindedirler. Özellikle bu araştırmaların, özel nesillerinin iyi korunmuş olduğu fosiller üzerinde yapılması gerekir.

Ancak şimdilik yapabileceğimiz tek şey bu iki görüşün yeni türlerin ve daha yüksek taksonomik grupların orijini konusundaki nispi önemlerini kabul etmek ve birisini diğerine tercih etmemektir.

Muhtemelen her iki modelin hiç birisi de tek başına bütün evrimsel olayları açıklamada yeterli değildir. Türler ilk defa oluştuktan sonra değişim hızları bakımından birbirlerinden farklı olmaları gerekir. Bazı nesiller on milyonlarca yıl boyunca bazen yeni türler oluşturmuş bazen de mevcut türlerini kaybetmişlerdir. Diğer bazı nesiller ise son derece aktif bir evrimsel davranış göstererek çevreye yayılmış ve farklı çevrelere adapte olmuşlardır.

Nesillerin değişik çevrelere yayılarak buralara adapte olmalarına adaptif radyasyon adı

verilir.

Diğer bazı nesiller ise birden ortaya çıkmış ve yine birden kaybolmuşlardır.

Makroevrim

Yeryüzünde hayatın başlamasından günümüze kadar yaklaşık dört milyar yıl geçmiştir. Bu süre içerisinde çok sayıda canlı çeşidi oluşmuş, bunlar belli bir süre varlıklarını sürdürmüşler, bazıları oluştuğu yerde kalmış bazıları yeni çevrelere yayılmış ve sonunda yok olmuşlardır.

“Makroevrim” tür grupları arasında meydana gelen büyük çaplı olayları, eğilimleri ve değişimleri anlatmak için kullanılan bir terimdir. Tür grupları olarak çeşitli cinsler, familyalar, bölümler ve nihayet canlı alemleri kastedilmektedir.

Doğal seleksiyon ve diğer mikroevrim oluşumlarının bilinmesiyle daha büyük çaplı olayların ve eğilimlerin yorumlanması mümkün olabilir. Ancak bu yorumlarda hareket noktası evrimin, “*daha önce var olan organizmaların değişimi sonucu gerçekleşen bir olay*” olduğunun kabul edilmesidir. Yeni türler hiç yoktan var olmamıştır. Sadece daha önce var olan türlerin popülasyonlarında mutasyon, doğal seleksiyon ve genetik sürüklenme gibi faktörlerin etkisiyle allel frekansındaki değişimler sonucu oluşmuşlardır.

Bu gerçekten hareket edilince hayatın başlangıcından itibaren oluşan bütün türlerin, birbirleriyle ilişkili olması ve bir şekilde birbirlerine bağlanması gerektiği ortaya çıkar.

Mademki evrim daha önce var olan türlerin modifikasyonları sonucu olmaktadır. O halde yeryüzünde geçmişten günümüze var olan bütün türler arasında bir devamlılık ilişkisi olmalıdır.

Ancak fosil kayıtlarında gördüğümüz büyük çaptaki evrimsel değişimleri sonuç veren süreçlerin nasıl geliştiğinin bilinmesi gerekir.

Mesela tür seviyesinin üzerindeki (cins, familya, takım, sınıf vs.) taksonomik grupların belirlenmesinde kullanılan yeni özelliklerin oluşumu ve bunların çevreye adaptasyonları nasıl açıklanacaktır?

Kuşların uçmaya adapte olmaları nasıl olmuştur?

Solungaçla solunumdan akciğerli solunuma nasıl geçilmiştir?

Plasentasız ve keseli memelilerden plasentalılara geçiş nasıl gerçekleşmiştir?

Fosil kayıtlarında görülen mesela beyin hacminin gittikçe artması gibi “bir yöne doğru” gerçekleşen evrimsel olayların açıklanması nasıl olacaktır?

Bütün bu soruların araştırılması makroevrimin konusunu oluşturur.

Fosil kayıtlarından anlaşıldığına göre kuşlar toprağa bağlı yaşayan dinozorlardan evrimleşmişlerdir. Uçamayan omurgalılarından uçabilen omurgalıların nasıl evrimleştiği veya daha genel bir ifade ile başlıca “sınıf özelliklerinin” nasıl meydana geldiği konusunda kabul edilen genel bir görüşe göre yeni özellikler ve fonksiyonlar eskiden var olan özelliklerin kademeli bir şekilde değişmesi sonucu oluşmuşlardır.

Biyolojik yapıların büyük çoğunluğunun alternatif fonksiyonlar için potansiyel oluşturacak şekilde evrimsel bir plastisiteye (esnekliğe) sahip olduğu düşünülür.

Eksaptasyon terimi, bir çevrede evrimleşmiş ve bu çevrenin şartlarına göre fonksiyon gören bir biyolojik yapının yeni ve başka bir çevre ile karşılaştığında bu çevrenin şartlarına göre de görev görebilmesi özelliğinde olmasını ifade etmek için kullanılır.

Bu kavram bir yapının gelecekte kullanılmak üzere evrimleşmiş olduğu anlamına gelmez.

Doğal seleksiyon hiçbir zaman geleceği ön göremez. Sadece elde bulunan bir yapının mevcut şartlara göre adaptasyonunu sağlayabilir. Mesela kuşların ağırlığın azalmasını sağlayan süngerimsi kemikleri karada yaşayan atalarının kemiklerinin homologudur. Ancak kuşların atalarındaki bu süngerimsi kemik oluşumu “uçmayı sağlasın” diye gelişmemiştir.

Fosil kayıtlarından da açıkça anlaşıldığına göre hafif kemikler uçmadan önce gelişmişse demek ki toprağa bağlı yaşamda da önemli fonksiyonları vardır.

Kuşların muhtemel atası iki ayaklı çevik ve çok hareketli dinozorlardır. Bu hayvanların da hayatlarını sürdürmede hafif olmaya ihtiyaçları vardır.

Yüzey artımını sağlayan kanat benzeri ön ayaklar ve tüyler muhtemelen karşı cinse kur yapma vs. gibi bazı görevleri yaptıktan sonra uçmak için birlikte evrimleşmişlerdir.

İlk uçuş, avını kovalama veya düşmanından kaçmak için böyle bir hayvanın çok daha uzun mesafelerde sıçramaları ile başlamış olabilir. Uçma bir avantaj olarak ortaya çıktıktan sonra doğal seleksiyon bu fonksiyonun daha iyi yerine getirilmesi için kanat ve tüyleri yeniden şekillendirmiştir.

Eksaptasyon kavramı, yeni özelliklerin yavaş yavaş ve bir seri ara devrelerden geçerek nasıl evrimleştiğini ve geçilen her ara devrenin organizmaya içinde bulunduğu şartlarda bir fayda sağladığını ifade eder. Harvard Üniversitesi zoologlarından Karel Liem bu durumu “Evrim, çalışırken ve görev yaparken modifiye olan ve değişen bir makineye benzer.” şeklinde ifade etmektedir.

Sonuç olarak “evrimsel yenilikler, eski ve var olan yapıların yeni fonksiyonlar görmek üzere yeniden şekillenmesi sonucu oluşur” şeklinde ifade edilen bu kavram, “büyük ve köklü değişimler çok sayıda küçük değişimlerin doğal seleksiyonla birikimi sonucu meydana gelir” şeklindeki Darwin’in evrim görüşüne uymaktadır.

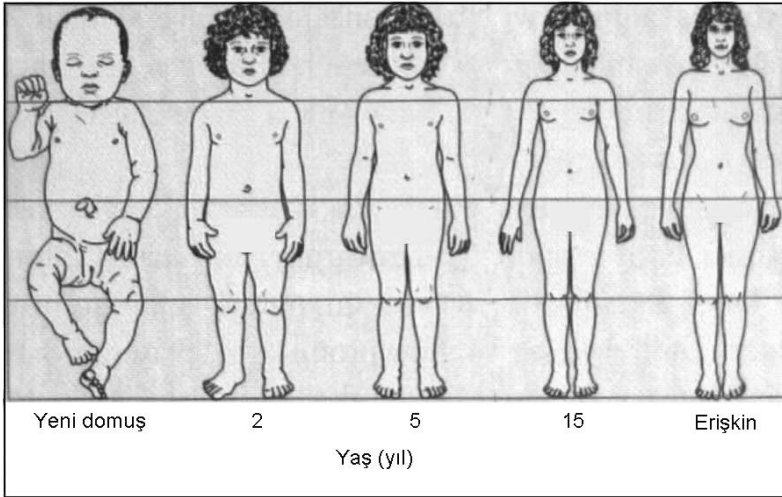
Kanatlar ve tüyler gibi kompleks yapıların kendilerini oluşturan önceki yapılardan evrimleşmelerini sağlamak için çok fazla genetik değişim gereklidir. Bu da genellikle çok sayıda gen lokusunu ilgilendiren bir olaydır. Ancak bazı durumlarda çok daha az genin değişmesi büyük yapısal modifikasyonları sonuç verebilir.

Gelişme biyolojisi ile ilgilenen biyologlar böyle küçük ve az bir genetik değişimin organizmalar arasındaki büyük farklılıklara nasıl yol açtığını anlamak için çok sayıda araştırma yapmışlardır.

Bir organizmanın gelişmesini programlayan genler, bilindiği gibi bir organizmanın zigot halinden ergin bir fert haline gelinceye kadar ki bütün morfolojik değişimlerini düzenlerler ve bu süre zarfında organizmanın morfolojisindeki değişimlerin “nerede”, “ne zaman” ve “ne kadar” olacağını kontrol ederler.

Bir organizmanın vücudunun çeşitli kısımlarının, o organizmanın normal şeklini alması için birbirlerine göre farklı oranlarda gelişme göstermelerine **allometrik gelişme** adı verilir. Mesela insanın gelişimi sırasında bu şekilde allometrik gelişme sonucu vücut kısımlarının birbirlerine göre oranları önemli derecede değişir (Şekil 18).

Allometrik gelişme oranlarında meydana gelecek çok küçük bir değişim ergin ferdin şeklinde çok köklü değişimlerin olmasını sonuç verecektir. Özellikle bu değişimler gelişmenin erken çağlarında olmuşsa sonuç çok daha fazla değişim şeklinde görülür.



Şekil 18. İnsanda allometrik gelişme. İnsanın gelişimi esnasında kollar ve bacaklar kafa ve gövdeye göre daha hızlı olarak gelişirler.

Genetik değişimler, gelişme “hızını ve oranını” değiştirmenin yanında gelişme olaylarının “zamanlanmasını” da etkileyebilir. Bazı türlerde bu zamanlamada meydana gelen değişimler **pedomorfoz** adı verilen bir olayı sonuç verir.

Pedomorfoz, ergin bir organizmada evrimsel atalarında bulunan çocukluk özelliklerinin de bulunması olayıdır. Mesela semenderlerin ekseri türleri bir larva dönemi geçirir ve metamorfoz sonucu bu larva ergin fert haline geçer. Ancak bazı türler ergin haline geçtikleri ve üreme olgunluğuna eriştikleri halde larvalarında bulunan solungaçları ve diğer birçok özellikleri kaybolmaz.

Gelişmenin zamanlamasında meydana gelen, çok küçük de olsa, böyle bir evrimsel genetik değişim atalarından çok farklı görünümlere sahip hayvanların oluşmasına sebep olabilir.

Görüldüğü gibi gerek organizmanın farklı yapılarının gelişme hızında ve oranlarında (allometrik gelişmede), gerekse gelişmenin zamanlanmasında meydana gelecek küçük evrimsel değişimler organizmaların yeni özellikler geliştirmelerini sağlayabilirler. Bu şekildeki değişimlere genel olarak **heterokroni** adı verilir.

Heterokroni kadar evrimde önemli diğer bir kavram homeosistisdir. **Homeosis** bir organizmanın temel vücut planının değişmesi veya çeşitli vücut parçalarının yerlerinin değişmesi olayıdır.

Bir organizmanın temel planının belirlenmesinde nispeten az sayıda gen görev yapar. Bu genler embriyonun erken gelişme devresinde hücre gruplarının gelişme yönlerini kontrol etmek suretiyle hayvanların genel vücut planlarının düzenlenmesini sağlarlar. Bunlara **homeotik genler** adı verilir. Mesela homeotik genler bir kuşun kanatlarının ve bacaklarının nereden gelişeceğini veya bir çiçeğin kısımlarının nasıl bir düzende olacağı gibi temel özellikler ile ilgili gelişme olaylarını başlatırlar.

Bu genlerde laboratuvar ortamlarında deneysel olarak oluşturulan mutasyonlar hayvanlarda çok önemli değişmelere sebep olmaktadır. Mesela *Drosophila*’da böyle mutasyonlar sonucu anten yerine bacaklar çıkmıştır.

Homeotik genlerde meydana gelen bu tip değişimler evrim tarihinde de önemli roller oynamış olabilirler. Mesela yaklaşık 520 milyon yıl önce *Hox* kompleksi adı verilen bir homeotik gen takımında meydana gelen bir duplikasyon, omurgalıların omurgasızlardan gelişmesinde bir başlangıç noktası oluşturabilir. Gerçekten omurgalılarda bu genler duplike bir

şekilde bulunurken ekseri omurgasızlarda ise sadece bir takım halindedir (Şekil 19).

Sonuç olarak makroevrimde canlıların yeni özelliklerinin oluşmasında, gelişme dinamiklerinde gerçekleşen hem heterokroni hem de homeosis şeklindeki değişimler şüphesiz önemli rol oynamıştır. Bu değişikliklerin gerçekleşmesinde ise mutasyonların payı çok büyüktür.

Evrimsel eğilimler

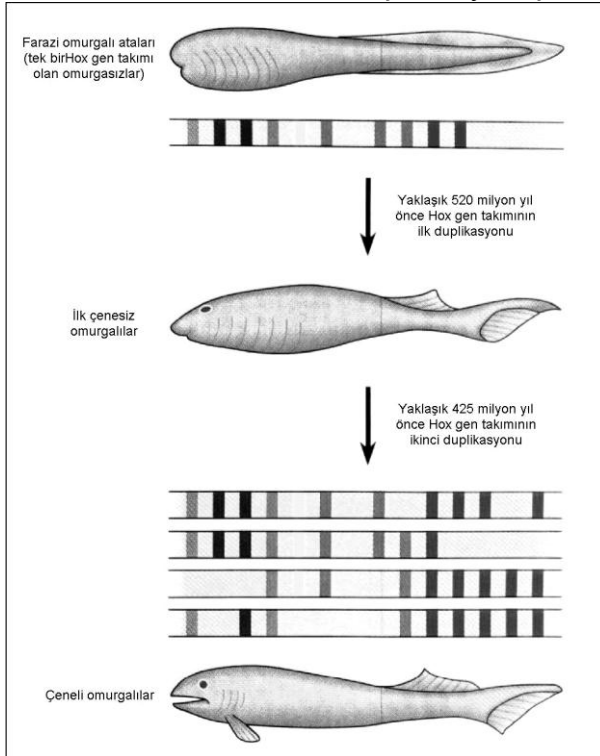
Fosil kayıtları çok sayıda tür ve neslin sanki “belli bir yöne doğru” evrimleşmiş olduğunu göstermektedir. Mesela bazı nesillerde vücut büyüklüğünün artmasına veya azalmasına doğru bir evrimleşme eğilimi olduğu görülür. Modern atın evriminde bunu görmek mümkündür. Gerekten günümüzde yaşayan atlar *Hyracotherium* adı verilen çok daha küçük bir atadan türemişlerdir.

Yaklaşık bir köpek büyüklüğünde olan *Hyracotherium* yaklaşık 40 milyon önce ormanlık alanlarda yaşayan ve ağaçların genç dalları ve sürgünleri ile beslenen bir canlıdır.

Günümüzde yaşayan at türü (*Equus*) bu atasına kıyaslandığında çok daha büyüktür ve atasının her ayakta dört parmaklı olmasına karşılık tek tırnaklı hale indirgenmiştir.

Bu şekilde bir evrimsel çizgi bir eğilimi ifade eder mi? Ederse bu ve buna benzer eğilimler nasıl açıklanacaktır?

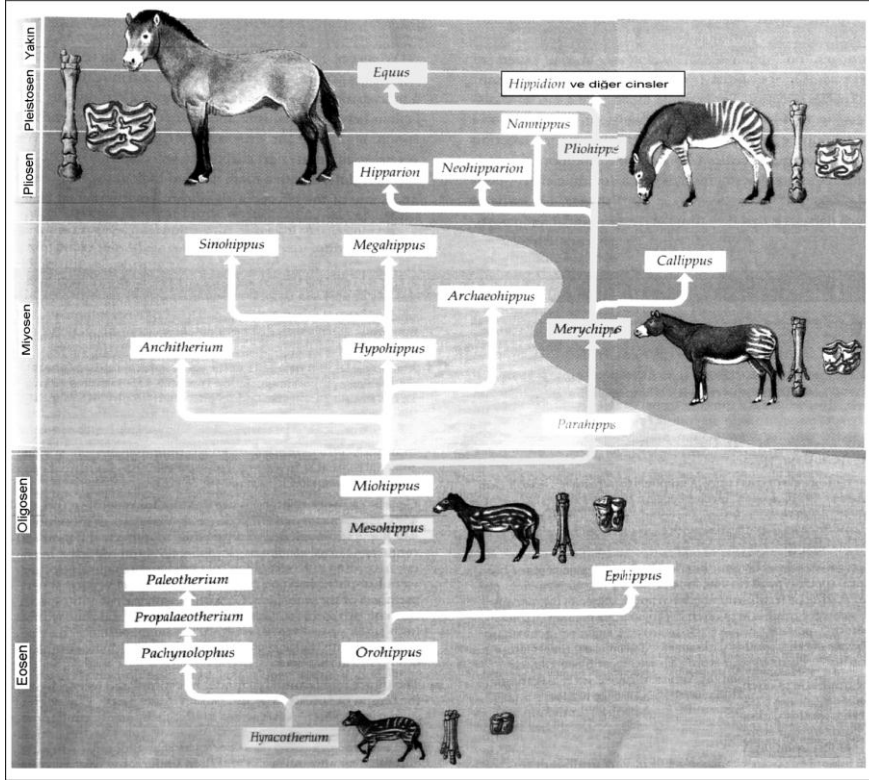
Bir fosil kitlesinden tek bir evrimsel sırayı ayırmak ve sadece bunun üzerinde durmak muhtemelen eksik bir davranıştır ve yanlış sonuçların çıkarılmasına sebep olabilir.



Şekil 19. *Hox* kompleksi genlerinde meydana gelen mutasyonlar sonucu makroevrimsel değişimler. *Hox* kompleksi genleri başlıca vücut kısımlarının gelişmesini yönetirler. Ekseri omurgasızlarda *Hox* kompleksi genleri bir takım halindedir. Bu genlerde 520 milyon yıl önce meydana gelen bir mutasyon sonucu ilk omurgalıların orijini ile ilgili genetik materyal sağlanmış olabilir. İlk omurgalılarda bu şekilde duplike olmuş genler omurga oluşumunu yönetmek gibi tamamen yeni bir rolü üstlenmiş olabilirler. Daha sonra gerçekleşen ikinci bir duplikasyon bu genlerin dört takım haline gelmesini sağlamıştır. Günümüzdeki ekseri omurgalılarda bu genler dört takım halinde bulunurlar. Bu ikinci duplikasyon omurgalı nesillerinde ilk çenenin gelişmesini sağlamış olabilir.

Bu davranış, bir çalıyı, gövdesinin tabanından başlayarak belli bir sürgün ucuna doğru gittiğini gösterip, tek bir noktaya doğru gelişme gösteren bir bitki olarak tanımlamaya benzer.

Mesela elde bulunan fosilleri seçmeli olarak kullanıp belli bazı türleri ön plana çıkararak modern atlarla *Hyracotherium* arasında istediğimiz eğilime uygun (gittikçe artan büyüklük, parmak sayısının azalması ve yerde otlamaya uygun diş yapısı gibi) gelişme gösteren bir soyağacı oluşturmak mümkündür. Daha sonra da bu soyağacını “dallanmamış” bir nesil olarak tanımlayıp *Hyracotherium*’dan başlayıp modern ata kadar “belli bir eğilim” göstererek gelen bir nesil olarak takdim edebiliriz (Şekil 20).



Şekil 20. Atın evriminde dallanmalar.

Ancak durum gerçekte böyle değildir. Atın geçmişi ile ilgili elde bulunan bütün fosiller göz önünde bulundurulur ve buna göre bir soyağacı yapılırsa *Hyracotherium*’dan modern ata kadar gelen evrim çizgisinin “tek ve dallanmamış” bir çizgi olmadığı açıkça görülür.

Equus cinsi bir çalı kadar bol miktarda dallanan bu soyağacının yaşayan tek dalıdır. *Equus*, çok sayıda adaptif radyasyonların yaşandığı bir seri türleşme sürecinden geçerek günümüze kadar gelmiş bir cinstir.

Bu türleşmelerin hepsi gittikçe büyüyen ve dört parmaklılıktan tek tırnaklılığa doğru bir değişim eğilimi gösteren oluşumlar değildir. Mesela sadece *Parahippus*’dan türeyenler yerden otlayan türlerdir. *Miohippus*’tan türeyen diğer nesiller ise ağaçların genç dal ve sürgünleri ile beslenen türlerdir.

Dallanmalı şekilde evrimleşme (kladogenez), bazı yeni türler uymasa da bir “makroevrimsel eğilim” oluşturabilir. John Hopkins Üniversitesinden Steven Stanley’in makroevrim görüşüne göre türler fertler gibidirler. Bir türün oluşumu bir ferdin doğumuna benzer. Türün ortadan kalkması ferdin ölümüdür. Yeni türler ise ferdin dölleridir.

Bu modele göre evrimsel bir eğilim **tür seleksiyonu** ile oluşur. Bu durum, bir popülasyonda doğal seleksiyon sonucu gelişen bir eğilim ile analogdur.

Tür seleksiyonu teorisine göre, oluşan türlerin en uzun yaşayanı ve en fazla döl vereni başlıca makroevrimsel eğilimlerin yönünü belirler. Bu kavrama göre farklı tür oluşumunun makroevrimdeki rolü, mikroevrimdeki farklı üremenin oynadığı role benzer.

Başarıyı yansıtan faktörler olarak “türleşme hızı” ve “türlerin ömür uzunluğu” göz önüne alındığında doğal seleksiyona olan bu analoji çok daha güçlü olarak kendini gösterir. Ancak organizmaların içinde bulundukları özel çevrelerdeki başarıları ile ilgili olmayan özellikler bir türün diğerine göre seleksiyonunda eşit derece önemli olabilir. Mesela bir türün yeni bölgelere yayılma yeteneği çok sayıda “kardeş türlerin” oluşmasına katkıda bulunabilir.

Tür seleksiyonu modeli birçok bakımdan tenkit edilmiştir. Bunların görüşüne göre evrimsel eğilimler, çok daha yaygın şekilde, popülasyonlarda meydana gelen ve içinde bulundukları çevrenin değişmesine karşı yavaş yavaş ve kademeli bir şekilde gelişen modifikasyonların sonucudurlar.

Bu şekildeki tartışmalar evrimci biyologları ve paleontologları evrimsel eğilimlerin nasıl oluştuğu konusunda çok daha fazla araştırmaya sevk etmektedir.

Sebebi ne olursa olsun herhangi bir evrimsel eğilim, önceden kararlaştırılmış bir hedefe doğru yönlendirilmiş değildir. Evrim, organizmalarla içinde yaşadıkları çevre arasındaki karşılıklı ilişkilerin bir sonucudur. Şartlar değişirse bir evrimsel eğilim bitebilir hatta tersine dönebilir.

Fosil kayıtları ve jeolojik zamanlar

Geniş anlamda makroevrim, fosil kayıtlarının ortaya çıkardığı kadarıyla, yeryüzünde ilk defa başladığı günden günümüze kadar hayatın başından geçen başlıca büyük olayların hikayesidir.

Bu büyük çaptaki evrimsel düşünüşün başlıca konuları; omurgalılarda çene oluşumu gibi yeni modellerin orijini, beyin hacminin büyümesi gibi evrimsel eğilimler, memeli hayvanları veya çiçekli bitkilerin adaptif radyasyonları gibi belli organizma gruplarının çeşitlenmesi, kitlesel yok oluşlar gibi yeryüzünde hayatın gidişatını derinden etkilemiş olaylardır. Bu olayların araştırılmasında fosil kayıtları ve paleontoloji başlıca yardımcı araçlardır.

Fosiller geçmişte yaşamış organizmaların kalıntıları veya izleridir. Fosil kayıtları ise fosillerin sediment kayaçların tabakaları içinde belli bir kronolojik düzen içinde görülmeleridir. Paleontologlar fosilleri toplar ve yorumlarlar.

Sediment kayaçlar fosil bakımından en zengin kaynaklardır. Bu kayaçlar suda bulunan mineral tortuların çökmesi ile oluşurlar. Karadaki kayaçlardan aşınan ve kopan kum ve siltler nehirler ve akarsularla denizlere ve bataklıklara taşınır ve burada tabana çökerek tabakalar oluştururlar. Bu tabakalar daha sonra gelen diğer tabakaların üzerlerine çökmesiyle sıkıştırılır ve kum taşları, şist gibi tortul kayaçları oluştururlar.

Bir coğrafik bölgede sedimantasyon her zaman aynı hızda ve düzende devam etmez. Aksine deniz seviyesi değiştikçe veya göl ve bataklıklar kuruyup yeniden suyla doldukça kesikli ve aralıklı bir şekilde gerçekleşir. Bu tarzdaki kesikli sedimantasyon tortul kayaçların tabakalı bir şekilde gelişmesini sonuç verir.

Karada ve denizde yaşayan hayvanlar öldükten sonra herhangi bir şekilde bu tortular arasında kaldığında bunlarla birlikte varlıklarını sürdürür ve fosilleşirler.

Sedimentler içinde gömülmüş organizmaların organik maddeleri kısa sürede bozulur ve parçalanır. Ancak mineral maddeler bakımından zengin olan kabuk, kemik ve dişler gibi sert

kısımları fosil olarak kalırlar.

Paleontologlar dinazorların ve diğer organizmaların fosilleşmiş iskeletlerinin hemen tamamını bulmuş ve ortaya çıkarmışlardır. Ancak genellikle tam iskelet bulunması nadirdir. Bunun yerine daha çok iskelet kısımları, kemik parçaları ve dişler gibi fosiller daha çok bulunmaktadır.

Fosilleşmiş organizmanın dokuları, içerisine mineral maddelerin sızması sonucu mineralize olur ve çok sert ve taşlaşmış bir şekle dönüşürler.

Bu şekilde “mineralize” olarak fosilleşmeden başka organik yapılarını koruyarak fosilleşmiş örneklerle de rastlanır. Bunlar bazen kumtaşları tabakaları arasında ince film tabakaları halinde ortaya çıkarlar. Mesela paleontologlar milyonlarca yıl önce yaşamış ancak hala klorofillerini kaybetmemiş ve dolayısıyla yeşil renkte görülen bitki yaprağı fosilleri bulmuşlardır. Bunların hücre yapıları elektron mikroskobu ile incelenebilecek ve ince yapıları aydınlatılabilecek durumdadır.

En çok fosilleşen bitki kısımları polenlerdir. Polenlerin sert bir organik dış çeperi olduğundan bozulmaya karşı dirençlidirler.

Fosil olarak bazen organizmanın kendisinin kalıntısı yerine tortul kayaç içinde oluşmuş kalıbı görülebilir. Bu kalıplar sedimentler içinde kalan organizmanın tamamen yok olmasından sonra bıraktıkları boşluğun mineral maddelerle doldurulması sonucu oluşmuşlardır. Bu mineraller zamanla kristalize olur ve organizmanın şeklinin aynısı olan bir maket oluştururlar.

Hayvanların sedimentler veya çamurlar içinde kalmış ayak izleri, kazdıkları tünel veya barınaklar ve diğer izler halindeki kalıntılar da bir başka tür fosildir. Bu şekildeki izleri taşıyan kayaçlar geçmişte yaşamış hayvanların davranışları ve yaşama şekilleri hakkında önemli bilgiler verir. Mesela dinazor izleri bu hayvanların yürüyüş şekilleri, bacaklarını açma mesafeleri ve hızları konusunda ipuçları sağlamaktadır.

Bir organizma bakteri ve fungusların olmadığı bir ortamda ölürse vücudunun yumuşak kısımları ile birlikte fosilleşebilir. Mesela ağaçlardan sızan reçinenin içerisinde gömülerek yakalanan böcek ve akrep gibi hayvanların fosilleri bu şekilde oluşmuştur. Reçine zamanla katılaşp içindeki hayvanla birlikte kehribar haline dönüşerek fosilleşmiş olur.

Bir hayvanın tümüyle korunarak fosilleştiği durumlar da vardır. Araştırmacılar buz içerisinde ve asitli bataklıklarda bütün bir kitle halinde korunmuş olarak mamutlar, bizonlar hatta tarih öncesi insanlar bulmuşlardır. Bu ortamlar bakteri ve fungusların aktivite göstermesine uygun olmayan çevrelerdir.

Ancak bu nadir bulgular daha çok basını ilgilendirir. Biyologlar ise genel olarak yeryüzünde hayatın geçmişini aydınlatmak bakımından sediment kayaçların içinde bulunan fosillerle ilgilenirler ve bunlara güvenirlir.

Fosillerin yaşı

Doğru olarak belirlenirse fosillerin yaşı güvenilir tarihsel veriler olarak kullanılabilir. Fosillerin yaşlarının bulunmasında çeşitli metotlar kullanılmaktadır.

Nispi yaş belirleme

Ölmüş organizmaların sediment kayaçların içinde yakalanması bunların kendi yaşadıkları zaman içinde dondurulması anlamına gelir. Böylece her kayaç tabakasındaki fosiller bu kayacı oluşturan sedimentlerin oluştuğu zamanda yaşamış olan organizmaların fosilleridir. Genç bir tabaka kendisinden daha yaşlı bir tabakanın üzerinde geliştiğinden sediment yapraklarından oluşan bir kitabı andıran bu tabakalanma bize fosillerin nispi olarak yaşlarının ne olduğu

konusunda önemli bilgi verir.

Bir bölgede bulunan bir sediment kayaç tabakası ile, benzer fosilleri taşıması bakımından diğer bir bölgedeki tabaka arasında sıklıkla ilişki kurulabilmektedir. Bu şekilde tabakalar arasında ilişki kurmayı sağlayan fosillere **indeks fosiller** adı verilir.

Birbirlerinden çok uzaktaki tabakaların ilişkisini gösteren en iyi indeks fosiller geniş yayılma gösteren kabuklu deniz hayvanlarının fosilleşmiş kabuklarıdır.

Bir kanyon duvarında veya yol yapımı olan bir alanda bu fosilleri taşıyan kayaç tabakaları ortaya çıkar. Ancak tabakalar arasında birbirini izleme bakımından aralıklar ve eksiklikler oluşmuş olabilir. Bunun sebebi bu alanın jeolojik zamanlar boyunca birkaç defa deniz seviyesinin üzerine çıkmış olmasıdır.

Kara haline geçtiğinde erozyon dolayısıyla tabakaların birçoğu aşınıp ortadan kalkar. Bu alan tekrar deniz haline geldiğinde ise erozyondan geriye kalmış tabakaların üzerine tekrar sedimantasyon başlar ve yeni tabakalar meydana gelir. Böylece tabakalar arasında boşluklar oluşmuş olur.

Jeolojik zamanlar

Çok sayıda farklı alanların incelenmesi sonucu jeologlar bir **jeolojik zaman cetveli** geliştirmişlerdir. Jeolojik zamanlar bu cetvelde birbirini izleyen periyotlar halinde belirtilmiştir. Bu periyotlar başlıca dört çağa ayrılır. Bunlar **Proterozoik (Prekabriyen), Paleozoik, Mezozoik ve Senozoik** çağlardır. Her çağ, belirgin özellikleri olan, Yeryüzü ve üzerinde yaşayan canlıların tarihinde önemli olayların olduğu devirlerdir.

Bir çağdan diğerine geçişte büyük kitlesel yok oluşlar gibi önemli olaylar olmuş ve daha sonra çok sayıda yeni hayat formunun radyasyonu gerçekleşmiştir. Mesela Kambriyen çağındaki kayaçlarda geç Prekambriyen kayaçlarında bulunmayan çok çeşitli hayvan fosilleri ile karşılaşılır. Aynı zamanda geç Prekambriyende yaşayan hayvanların büyük çoğunluğu bu çağın sonunda yok olmuşlardır.

Her çağ kendi içinde devirlere ayrılır. Çağların süreleri birbirine eşit olmadığı gibi devirlerin de süreleri farklıdır. Mesela Jura devri Triastan yaklaşık iki kat daha uzun sürmüştür. Jeolojik çağların birbirlerinden ayrılması rastgele olmamıştır. Bu çağlar büyük kitlesel yok oluşlar gibi gerek yeryüzü coğrafyasında gerekse biyosferde önemli değişikliklerin olduğu olaylarla birbirinden ayrılmaktadır

Levha tektonik teorisi olarak adlandırılan bir teoriye göre yeryüzünün dış kabuğu olan litosfer, mantonun sıcak ve akışkan tabakasının üzerinde yüzmekte ve okyanus diplerinden her sene birkaç santimetre olarak tabakalar halinde dışarıya çıkmaktadır. Bu hareketler sonucunda kıtaların ve okyanusların yerleri değişmektedir (Şekil 21).

Uzun süren jeolojik çağlarda kıtalar birbirlerine doğru sürüklenip birleşmiş ve süper kıtalar oluşturmuşlardır. Daha sonra bunlar tekrar ayrılmış ve yeni okyanuslar oluşmuştur. Mesela Paleozoikte Gondwana adı verilen bir kıta tropiklerden ayrılarak önce Güney Kutba doğru sürüklenmiş ve sonra tekrar kuzeye yönelmiştir. Daha sonra Gondwana ve diğer kara kitleleri bir araya gelerek yekpare bir kıta olan Pangea'yı oluşturmuşlardır.

Dünyadaki bütün karaları tek bir kıta halinde birleştiren Pangea kutuptan kutuba uzanan bir kitleydi. Geriye kalan yerler ise hep okyanustu. Mezozoikte Pangea parçalanmaya başlamış ve parçaları sürüklenmeye ve birbirleriyle çarpışmaya devam etmiştir.

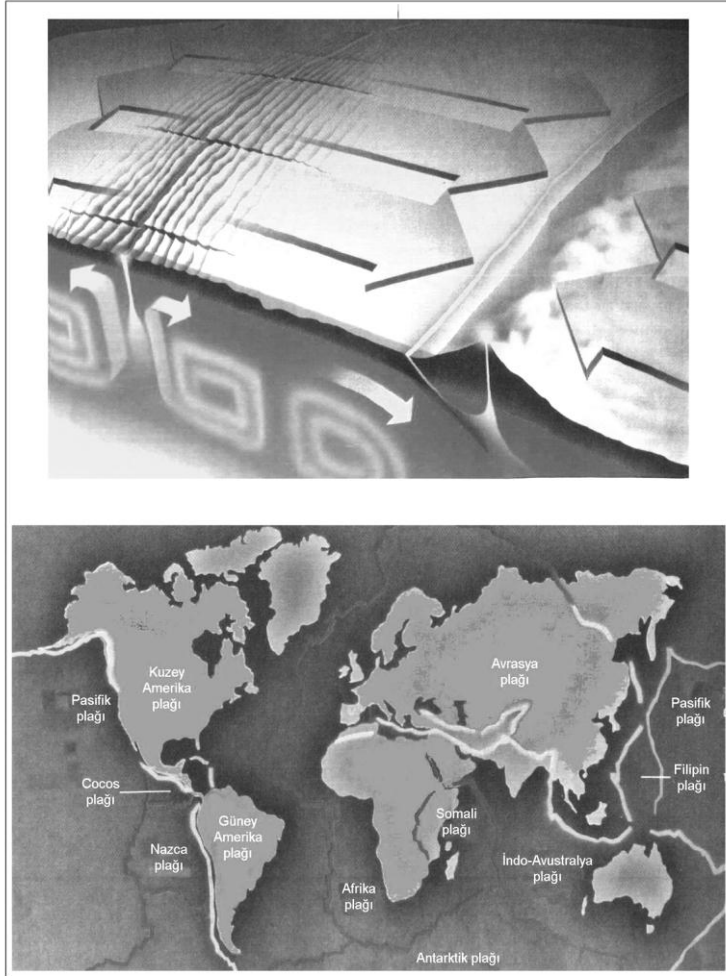
Yeryüzündeki kara ve denizlerin bu şekilde değişmesinin hayatın evrimi üzerinde derin etkileri olmuştur. Kara kitleleri geniş şekilde dağılmış haldeyken deniz organizmalarının popülasyonları birbirlerinden izole halde yaşamışlar ve özellikle ılık kıyı bölgelerinde tür

oluşumu teşvik edilmiştir.

Kara kitleleri birbirleriyle birleşince ise kıyılar azalmış ve volkanik aktiviteler yoğunluk kazanmıştır. Deniz habitatları kaybolmuş ve tür zenginliği azalmaya başlamıştır.

Kara kitlelerinin her büyük hareketinde sıcak ve soğuk okyanus akıntıları yön değiştirmiş, iklimler derinden etkilenmiş ve değişmiştir. Defalarca yoğun buzullar oluşmuş, sularının buzlaşması sonucu sığ denizler yok olmuştur. Buzullar eridiğinde kıtaların kıyılarında su seviyeleri yükselmiştir.

Yeryüzündeki bu değişimler yetmiyormuş gibi asteroidler ve dünya dışı diğer objeler defalarca yeryüzüne düşmüş ve bazıları biyolojik evrimin gidişatında geriye dönüşsüz önemli etkiler oluşturmuştur (Şekil 22).



Şekil 21. Levha tektonik teorisine göre yer kabuğunun katı plaklar halinde düzenlenmesi. Yer kabuğunun mantonun üzerinde kayarak okyanus diplerinde tabakalar oluşturması.

Yeryüzü ve içindeki canlıların evriminde gerçekleşen başlıca önemli olaylar sırayla şöyledir:

Yerküremiz 4 milyar 600 milyon yıl önce oluşmuştur. Prekambriyenin **Arkean** olarak adlandırılan birinci bölümünde (4.600-3.800 arası) yerkabuğu, ilk atmosfer, okyanuslar oluşmuş ve hayatın oluşumunu sağlayacak şekilde kimyasal değişimler gerçekleşmiş, anaerobik bakteriler ortaya çıkmıştır.

Proterozoik çağ (3.800-550 milyon yıl arası). Atmosferde oksijen birikmiş ve aerobik solunum başlamıştır. Protista, algler, funguslar ve hayvanların orijinleri görülmeye başlamıştır. Süper kıta olan Laurentia parçalanmış ve geniş buzullar oluşmuştur. 3.800-2.500 milyon yıl önce fotosentetik bakteriler görülmeye başlamıştır. **Paleozoik çağ** (550-240 milyon yıl arası) Kambriyen, Ordovisiyen, Silüriyen, Devoniyen, Karbonifer ve Permiyen periyotlarına ayrılır.

Kambriyen'de (550-500 milyon yıl arası) ekvatora yakın kara kitleleri dağılmış, basit deniz canlılarının komüniteleri ortaya çıkmıştır. Sert vücut kısımları olan hayvanlar belirmiştir.

Modern hayvan filumlarının hemen hepsinin orijini bu devirde başlar. Bu çağda deniz hayvanlarının çeşitliliği dramatik olarak artmıştır. Günümüzde elde edilen en eski hayvan fosilleri yaklaşık 700 milyon yıl yaşındaki geç Prekambriyen kayaçları arasında bulunmaktadır. Bu hayvanlar kabuksuz omurgasızlar olup vücut planları Paleozoikte görülen hayvanların vücut planlarından çok farklıdır.

Prekambriyendeki hayvan nesillerinin akıbeti konusunda bir şey bilinmemektedir. Üzerinde çoklukla durulan ve oldukça yaygın bir teoriye göre Prekambriyende yaşamış hayvan nesilleri hemen tamamen yok olmuşlar günümüzde varlıkları devam eden bütün hayvan filumları ise Kambriyende 10 milyondan daha az bir zaman süresinde ortaya çıkmışlardır. Diğer bir teoriye göre ise modern hayvan filumlarının en azından bazıları Prekambriyende gelişmiştir.

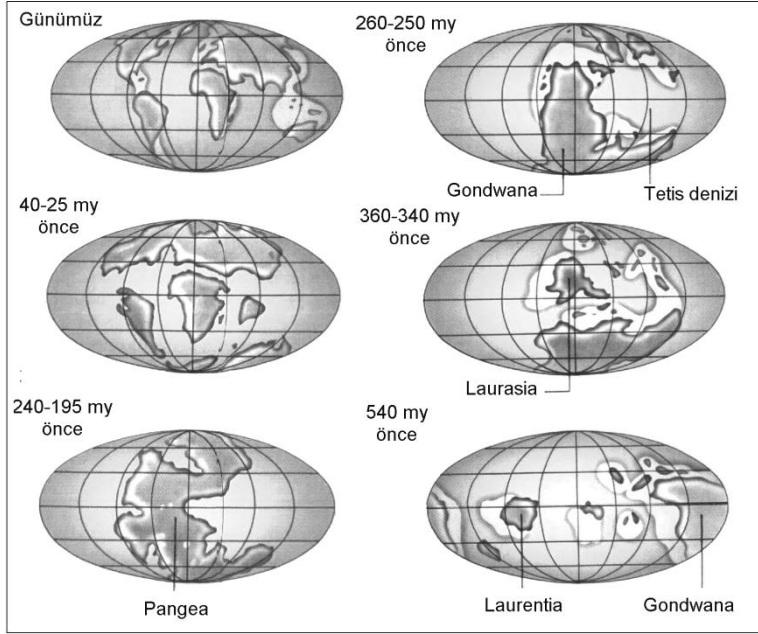
Kambriyen devrindeki evrimsel yenilik ve çeşitliliğin temelinde kabuk, iskelet ve çene gibi sert vücut kısımlarının gelişmesi vardır. Bu yeni özellikler çok sayıda yeni ve kompleks vücut planlarının gelişmesine imkan sağlamış ve birçok avcı-av ilişkilerini değiştirmiştir. Çok daha genel olarak gelişmeyi kontrol eden genlerin evrimi sonucu morfolojik kompleksite ve çeşitliliğin sınırları genişlemiştir.

Ordovisiyende (500-435 milyon yıl arası) Gondwana güneye hareket etmiş ve deniz omurgasızlarının başlıca radyasyonu gerçekleşmiştir. Deniz algleri bol miktarda bulunmaktadır. İlk balıklar bu devirde görülmüştür.

Ordovisiyen-Silüriyen sınırında (435 milyon yıl önce) buzullaşma Gondwana olarak Güney Kutba geçmiş ve ilk kitlesel yok oluş gerçekleşerek çok sayıda deniz organizması yok olmuştur.

Silüriyen ve Devoniyende (435-360 milyon yıl arası) Laurasia oluşmuş Gondwana kuzeye hareket etmiştir. Bu devirlerde geniş bataklıklar oluşmuş ve ilk vaskular bitkiler görülmeye başlamıştır. Balıkların radyasyonu devam etmiş ve ilk amfibiler ve böcekler belirmiştir. 370 milyon yıl önce ikinci bir kitlesel yok oluş gerçekleşmiş ve balıkların hemen hepsi ve deniz omurgasızlarının çoğu yok olmuştur.

Karboniferde (360-280 milyon yıl arası) Tetis denizi oluşmuş, buzullar tekrarlanmış, böcek ve amfibilerin başlıca radyasyonu gerçekleşmiştir. Reptillerin orijini bu devirdedir. Vaskular bitkiler yoğun ormanlar oluşturmuşlardır. Gymnospermiler olarak ilk tohumlu bitkiler bu devirde ortaya çıkmıştır.



Şekil 22. Yeryüzünü şekillerinin jeolojik çağlar boyunca değişmesi.

Permien’de (280-240 milyon yıl arası) Pangea ve dünya çapında bir okyanus oluşmuş, sığ denizler küçük alanlara sıkışmış ve reptillerle Gymnospermilerin başlıca radyasyonları gerçekleşmiştir.

240 milyon yıl önce üçüncü bir kitlesel yok oluş yaşanmıştır. Beş milyon yıldan daha kısa süren bu olayda deniz ve karalarda yaşayan bütün türler neredeyse yok olmuştur. Denizde yaşayan hayvanların % 90’ı yok olurken karada yaşayanlarda da benzer bir durum görülmüştür. Mesela Permien’de yaşayan 27 böcek takımından 8 tanesi yok olmuş ve Triasta görülmemiştir.

Permien sonuna doğru çok sayıda faktör radikal değişimler oluşturacak şekilde kombine olmuş durumdadır. Pangea’nın oluşumu çok sayıda deniz ve kara habitatlarını iklimi değiştirmiştir. Özellikle Sibiry’a’da olmak üzere kitlesel olarak volkanik aktiviteler olmuştur. Bu faaliyetler geçmiş yarım milyar yılın en etkin volkanik aktivitesini oluşturmaktadır. Atmosfere lav ve kül püskürtmenin yanında Sibiry’a volkanları global olarak iklimin ısınmasını sağlamaya yetecek kadar karbondioksit püskürtmüşlerdir.

Ekvatorla kutuplar arasındaki sıcaklık farklılığının azalması okyanus sularının karışımını yavaşlatmış ve dolayısıyla suda yaşayan organizmaların kullanabildiği oksijen miktarı azalmıştır. Okyanuslardaki bu oksijen azlığı Permiyende meydana gelen bu kitlesel yok oluşta başlıca rolü oynamış olabilir.

Mezozoik çağ (240-65 milyon yıl arası) **Trias**, **Jura** ve **Kratase** olarak üç periyoda ayrılır.

Triasta (240-205 milyon yıl arası) başlıca canlı grupları yeniden gelişmiş, deniz omurgasızları, balıklar ve dinazorların radyasyonu gerçekleşmiştir. Karalarda Gymnospermier dominant bitkiler haline gelmiştir. Memeliler bu devirde görülmeye başlamıştır.

205 milyon yıl önce büyük bir ihtimalle asteroid çarpması sonucu büyük bir kitlesel yok oluş yaşanmış, deniz canlılarının birçoğu ve karadakilerin de bir kısmı yok olmuştur. Bu yok oluşta memeliler ve dinazorlar varlıklarını sürdürmeyi başarmışlardır.

Jurada (205-135 milyon yıl arası) Pangea parçalanmaya başlamış, zengin deniz komüniteleri oluşmuş ve dinazorların başlıca radyasyonu gerçekleşmiştir. Gymnospermier

başlıca kara bitkileri olmaya devam etmiştir.

Kratase'de (135-65 milyon yıl arası) Pangea'nın parçalanması devam etmiş kıta içi geniş denizler oluşmuştur. Deniz omurgasızlarının, balıkların, böceklerin, dinazorların başlıca radyasyonları bu devirdedir. Angiospermiler (çiçekli bitkiler) ilk defa bu devirde ortaya çıkmıştır.

65 milyon yıl önce muhtemelen yine bir asteroid çarpması sonucu beşinci bir kitlesel yok olma olayı yaşanmış, dinazorların hepsi ve deniz organizmalarının yarısından fazlası, karada yaşayan bitki ve hayvan familyalarının birçoğu ortadan kalkmıştır.

Asteroid çarpması ihtimalini kuvvetlendiren delil Mezozoik sedimentlerini Senozoik sedimentlerinden ayıran çok ince bir kil tabakasının bulunmasıdır. Bu kil tabakası içerisinde yeryüzünde normalde çok az bulunan iridyum elementi bol miktarda bulunmaktadır. İridyum elementi en fazla meteorlarda ve dünyaya uzaydan gelen diğer maddelerde vardır.

Söz konusu bu kil tabakasının incelenmesi sonucu böyle bir tabakanın ancak çok büyük bir asteroidin dünyaya çarpmasından sonra oluşan toz bulutunun Dünya atmosferine dalgalar halinde yayılması ve daha sonra da yer yüzüne çökmesiyle oluşabileceği sonucuna varılmıştır.

Çarpma teorisini savunanlara göre bu toz bulutu güneş ışınlarının Yeryüzüne gelmesine uzun süre engel olmuş ve dolayısıyla iklimi değiştirmiştir. Işık azlığından dolayı bitkiler yeterince fotosentez yapamamışlar ve bunun bir sonucu olarak da gıda ağları çökmüştür. Ayrıca bulutta bulunan bazı mineraller çok ciddi asit yağmurlarının oluşmasına sebep olmuşlardır.

Yapılan hesaplamalara göre Yeryüzüne çarpan asteroid yaklaşık 10 km çapındadır. Meksika körfezinde bulunan Yucatan kıyısında sedimentler altında keşfedilen Chicxulup krateri böyle bir asteroidin çarpması ile oluşmuş olabilir.

Yapılan hesaplara göre bu kraterin çapı yaklaşık 180 km olup 65 milyon yıl önce oluşmuştur. Kraterin at nalına benzer şekline bakılarak asteroidin Dünyamıza güneydoğu yönünden çok dar bir açı ile çarptığı anlaşılmaktadır. Bu şekilde bir çarpma sonucu kuzeybatıya doğru gelişen müthiş bir ateş fırtınası oluşmuş ve bu fırtına bütün Kuzey Amerika kıtasında yaşayan bitki ve hayvanları birkaç dakika zarfında hemen tamamen yok etmiştir.

Bu senaryo, Kuzey Amerika'daki türlerin yok olma hızlarının diğer yerlere göre çok daha kısa zamanda ve çok daha ciddi bir şekilde olduğunu gösteren fosil delilleriyle desteklenmektedir.

Başlangıçtaki bu müthiş felaketi daha sonra aynı şiddette ve aynı hızda olmasa da diğer büyük felaketler izlemiştir. Bu durum Kratase sonunda oluşan bu felaket sonucu meydana gelen kitlesel yok oluşların bütün dünya habitatlarında niçin aynı hızda ve oranda olmadığını açıklamaktadır.

İridyum tabakasından başka bu teoriyi destekleyen diğer birçok delil daha vardır.

Senozoik çağ (65 milyon yıl öncesi ile günümüz arası) Tersiyer ve Kuaterner olarak iki periyoda ayrılır. **Tersiyer** de **Paleosen**, **Eosen**, **Oligosen**, **Miyosen**, **Pliyosen** ve **Pleistosen** devirlerine ayrılmaktadır.

Tersiyerde (65-1.65 milyon yıl arası) kıtaların hareketi sonucu çok sayıda dağ oluşumu gerçekleşmiş ve geniş otlaklar oluşmuştur. Çiçekli bitkilerin, böceklerin, kuşların, memelilerin büyük radyasyonları bu devirdedir.

Kuaternerde (1.65 milyon yıl önce ile günümüz arası) büyük buzullaşmalar olmuş ve modern insan ortaya çıkmıştır.

Yukarda özetlenmeye çalışılan bilgiler sadece hayatın evriminin genel bir değerlendirilmesidir. Yeryüzünde her ne kadar beş büyük kitlesel yok oluş yaşanmışsa da bunlar arasında çok sayıda küçük çapta kitlesel yok oluşlar da vardır. Bu olaylar bütün hayat formları olarak tür çeşitliliğinin zaman zaman azaldığı veya arttığını göstermektedir. Ayrıca her büyük

grupta da genelde olduğu gibi tür çeşitliliğinde azalma ve artma olmuştur.

Bir tür, içinde yaşadığı habitatı kendisi için uygun olmayan bir yöne doğru değiştiği zaman yok olabilir. Okyanusların sıcaklığının birkaç derece düşmesi bile birçok türün yok olmasını sonuç verebilir. Çevrenin fiziksel faktörleri sabit kalsa bile biyolojik faktörler değişebilir.

Bir türü etkileyen veya yok olmasını sağlayan bir faktör dolaylı yolla diğer türleri de etkilemiş olabilir. Mesela çene, kabuk gibi sert vücut parçaları olan bazı Kambriyen hayvanlarının evrimleşmesi, vücutlarında böyle kısımları olmayan bazı organizmaları avlanmaya karşı çok daha duyarlı hale getirmiş ve bunların nesillerinin tükenmesini sonuç vermiştir.

Değişen bir dünyada yok olma kaçınılmaz bir olaydır. Çevresel değişikliklerin global ölçülerde, çok hızlı ve aşırı tahripkar olduğu zamanlarda Yeryüzünde yaşayan türlerin büyük çoğunluğu yok olmuştur.

Mutlak yaş belirleme

Mutlak yaş belirleme hatasız bir yaş tayini anlamına gelmez. Bu metotta bir kayacın veya bir fosilin yaşı “önce”, “sonra”, “erken” veya “geç” gibi terimler yerine “yıl” olarak verilir.

Mutlak yaş belirlemede en çok kullanılan metot **radyoimetrik** yolla yaş tayinidir. Bu metotta fosillerin veya kayaç tabakaların yaşlarının belirlenmesinde içinde bulunan elementlerin radyoaktif izotoplarının yarılanma zamanlarından faydalanılır. Fosiller canlıyken bu izotoplar vücutlarında birikmiştir. Öldükten sonra yeni izotop alımı olmaz. Vücutta bulunanların miktarları ise belli süreler sonunda yarıya iner.

Radyoizotoplar karasız ve çabuk bozulan atomlardır. Bunlar belli bir müddet sonra bozulur ve daha kararlı atomlar haline dönüşürler. Bu özelliklerinden dolayı radyoizotoplar çeşitli bilim dallarında, özellikle biyolojide, bilimsel araştırmalar için kullanılmaktadırlar. Mesela kayaçların ve içlerinde bulunan fosillerin yaşları radyoizotoplardan faydalanılarak bulunur.

Yarılanma zamanı belli bir miktar radyoaktif maddenin atom çekirdeklerinin yarısının başka bir element haline geçmesi için gerekli zamanı ifade etmede kullanılan bir terimdir. Yarılanma zamanı, sıcaklık, basınç, kimyasal reaksiyonlar veya diğer herhangi bir çevresel etkiyle değiştirilmez. Bu özellikten dolayı yeryüzündeki bir kayaç tabakasının yaşını bulmada yarılanma zamanı güvenle kullanılmaktadır.

Kayacın yaşının belirlenmesi, içinde yerleşmiş olan fosilin de yaşının belirlenmesini sağlar. Böylece geçmişteki hayat formları ve bunların zaman içindeki değişimleri konusunda sağlıklı bir bilgi sahibi olmak mümkündür.

Bir kayacın yaşını bulmak için içindeki radyoizotoplardan birisi ile bunun bozulma ürünü olan elementin miktarını karşılaştırmak yeterlidir. Mesela potasyum 40'ın (^{40}K) yarılanma zamanı 1.3 milyar yıl olup bu süre sonunda argon 40 (^{40}Ar)'a dönüşür. Potasyum 40 ihtiva eden bir kayacın yaşı, içindeki potasyum 40 ile argon 40'ın miktarlarının oranlanması sonucu kolayca bulunur. Bu şekilde araştırmacılar milyarlarca yıl önceki fosillerin yaşını bulabilmektedirler.

Karbon 14(^{14}C)'ün yarılanma süresi 5600 yıldır. Bu, genç fosillerin yaşını bulmak için uygun bir süredir. Paleontologlar çok eski fosillerin yaşını belirlemede daha uzun yarılanma süreleri olan radyoaktif izotopları kullanırlar. Mesela uranyum 238(^{238}U)'in yarılanma süresi 4.5 milyar yıldır. Bu izotop Kambriyen çağı kayaçlarında bulunan fosillerin yaşını bulmakta kullanılır. Bu izotopla aynı zamanda yeryüzünün yaşı 4.6 milyar yıl olarak hesaplanmıştır (Şekil 23).

Bazı fosillerin yaşı radyometrik metottan başka metotlarla belirlenir.

Amino asitlerin bilindiği gibi sağ el ve sol el simetrisi olarak iki izomerik formu vardır. Bunlara “D” ve “L” formları adı verilir. Organizmalar kendi biyosentetik süreçlerinde sadece L-amino asit formunu sentezlerler.

Ancak bir organizma öldükten sonra vücudunda bulunan L-amino asitler yavaş bir şekilde L- ve D-amino asitlerden oluşan bir karışım haline dönüşürler. Buna **rasemizasyon** adı verilir.

Bir fosildeki L- ve D-amino asitlerinin oranları ölçülebilir. Bu amino asitlerin kimyasal dönüşüm hızları bilinmektedir. Bundan faydalanılarak bir organizmanın ne zaman öldüğünü hesaplamak mümkündür.

Mesela arkeologlar bu metodu ilk insan fosillerinin yanında bulunan deve kuşu yumurta kabuklarının yaşlarının belirlenmesinde kullanmışlardır. Bu insanlar muhtemelen yumurtaları yemiş ve kabuklarını da su kasesi olarak kullanmışlardır.

Rasemizasyon radyoaktif bozulmanın aksine sıcaklığa karşı duyarlı bir olaydır. Geçmişte yaşanmış her türlü iklim değişiklikleri rasemizasyonu hızlandırmış veya yavaşlatmış olabilir. Ancak oluştukları zamandan beri iklimin değişmediği yerlerde bulunan fosillerin yaşları her iki metotla birbirine çok yakın olarak bulunmuştur.

Fosil kayıtları tam ve mükemmel olmasalar da organizmaların evrimsel geçmişlerinin belirlenmesinde çok önemli ve temel materyaldir.

Keşfedilen bir fosilin bulunduğu zaman ve yaşadığı ortamla ilgili olarak doğru bilgi vermesi için bir çok şartın yerine gelmiş olması gerekir.

Organizma fosilleşmeye uygun şartların bulunduğu bir yer ve zamanda ölmeli ve gömülmelidir.

Fosil taşıyan kayaç tabakalarının kayaçları bozacak ve içindeki fosilleri tahrip edecek erozyon, basınç veya erime gibi jeolojik süreçlerden korunmuş olması lazımdır.

Bir kayaç tabakasında fosil varsa bile bunun ortaya çıkma şansı çok azdır. Mesela ancak bir nehrin aşındırdığı bir kanyon yamacı veya diğer bazı coğrafik ve jeolojik olaylar sonucu fosiller görülebilir hale gelirler. Bunların bir kimse tarafından fark edilmesi de yine şansa bağlı bir olaydır.

Bir organizmanın en önemli kısımları fosilleşmemiş olabilir. Oluşmuş fosiller parçalanmış olabilir. Bir yerde bulunan fosil buraya sonradan sürüklenmiş olabilir. Üst üste yerleşmiş tabakalarda bulunan fosiller birbirini izleyen döllere ait olmayabilir.

Bulunan fosil çok defa organizmanın küçük bir parçasıdır. Organizmanın bütünü hakkında fikir sahibi olmak için bunun ancak zamanımızda yaşayan benzerleri ile karşılaştırmak imkanı vardır. Bu ise yanlış sonuçlar verebilir.

Çok uzun yaşamış ve çok geniş yayılış alanı olan aynı zamanda sert kabukları veya iskeletleri olan türler genellikle çok daha fazla fosil kayıtları bırakmışlardır. Bu ise geçmişteki hayat hakkında yanlış izlenimlerin oluşmasına sebep olur.

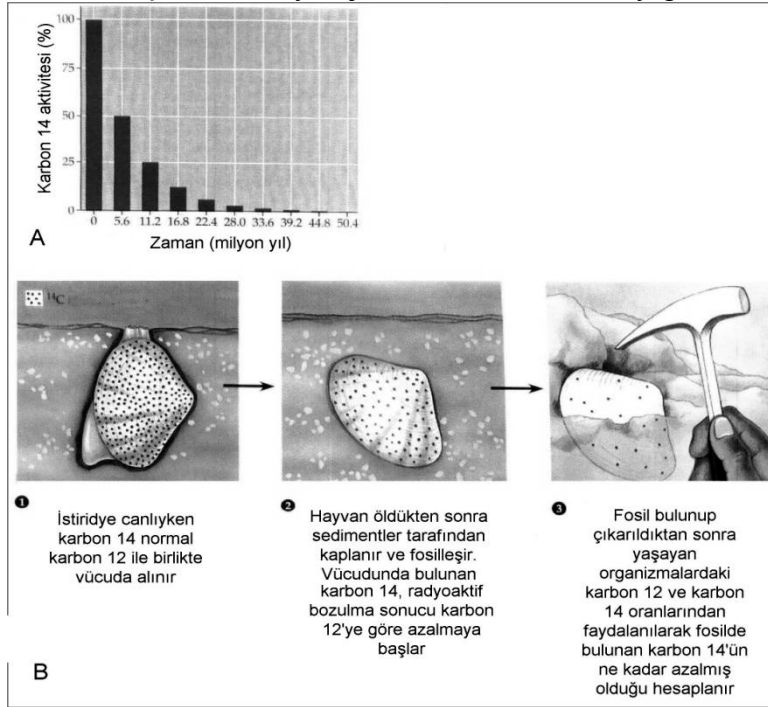
Paleontologlar bütün bu olumsuzlukları göz önünde bulundurarak ve elde bulunan eksik fosil kayıtlarını kullanmak suretiyle geçmişteki hayat şekilleri konusunda doğru sonuçlara varmak zorundadırlar.

Bütün bunlara rağmen fosil kayıtlarının, canlıların geçmişi konusunda bilgi edinmek için en geçerli ve sağlam materyal olduğunu söylemek gerekir.

Filogeni ve sistematik

Yukarda geçen bölümlerde fosil kayıtlarının ve jeolojik zaman cetvelinin ışığında canlıların evrimsel geçmişleri (filogeni) incelenmiştir. Paleontoloji, sistematik bilimi ile

yakından ilişkisi olan bir bilim dalıdır. Sistematik bilimi canlıların geçmişteki ve günümüzdeki çeşitliliği ile ilgilenir. Sistematığın başlıca amaçlarından birisi canlıların filogenilerini yansıtan bir sistem içerisinde biyolojik sınıflandırılmasını yapmaktır.



Şekil 23. Radyometrik yaş tayini. Fosillerin ve kayaçların yaşının belirlenmesinde radyoaktif izotoplar kullanılır. A. Radyoaktif karbon 14'ün eksponensiyel şekilde bozulması. Bu izotopun yarılanma ömrü 5600 yıldır. Bunun anlamı bir örnek içindeki karbon 14'ün miktarı 5600 yıl sonra yarıya inecektir. İkinci bir 5600 yıl sonra bu miktar da yarıya düşecektir ve durum böylece sürüp gider. B. Fosilleşmiş bir istiridye kabuğunun karbon 14 kullanılarak yaşının belirlenmesi. Karbon 14'ün yarılanma süresi oldukça hızlı olduğundan bu yolla ancak 50.000 yıldan daha önce fosilleşmiş organizmaların yaşını belirlemek mümkündür. Daha yaşlı fosiller için yarılanma süreleri çok daha uzun olan radyoaktif izotoplar kullanılır.

Biyologlar geleneksel olarak organizmaların geçmişlerini filogenetik ağaçlar (soy ağaçları) şeklinde ifade ederler. **Soy ağacı** bir organizmanın geçmişten günümüze diğer organizmalarla evrimsel ilişkisini ve akrabalık derecesini, bilinebilen en iyi şekliyle, yansıtan bir şemadır (Şekil 24).

Sistematik bilimi fosil kayıtlarından elde edilen bilgileri ve günümüzde yaşayan organizmaları kullanarak soy ağaçları yapmaya çalışır. Günümüzde yaşayan organizmaların genetik yapısı ve fenotipik görünimleri geçmişte yaşanmış makroevrim basamaklarını yansıttığından dolayı sistematik bilimi modern türleri birbirleriyle mukayese ederek filogenetik bilgi sağlar.

Fosiller taksonların nispi yaşlarının belirlenmesinde özellikle önem taşır. Ancak geçmişte yaşamış organizmaların vücut özellikleri konusunda fosillerden sınırlı miktarda bilgi edinilebilir.

Sistematik üç alanda aktivite gösterir. Birinci alan olan **taksonomi** organizmaların tanımını ve isimlendirilmesini yapar. **Filogenetik rekonstrüksiyon** organizmaların evrimsel olarak akrabalık ilişkilerini araştırır. Taksonomi buradan elde edilen bilgilere göre yapılır. Üçüncü alan ise **klasifikasyon** olup elde edilen filogenetik bilgiyi çok sayıda hiyerarşik kademelerden oluşan bir sisteme yerleştirir. Bu çalışma taksonomiye yardımcı olur. Zira organizmalara verdiğimiz isimler bu hiyerarşik sistemdeki yerini göstermektedir.

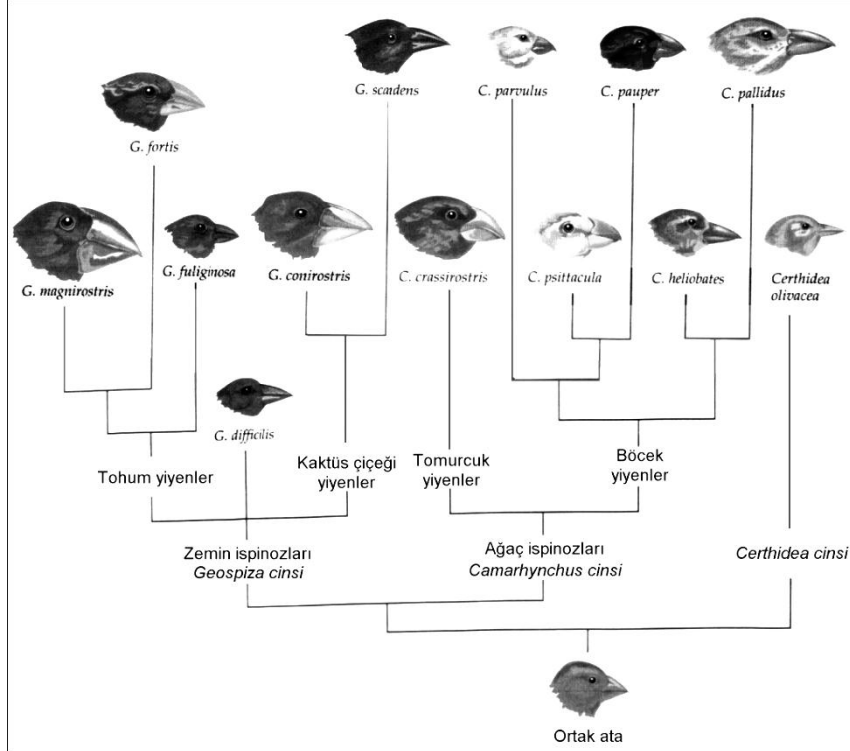
Herhangi bir sistematik çalışmada yapılacak ilk iş **taksonları** tanımdır. **Takson** terimi ile diğr gruplardan bağımsız olarak evrimleşen bir grup organizma kastedilmektedir. Araştırılan taksonlar genellikle **türler**dir. Sistematik bilimi türe bir “populasyonlar grubu” olarak bakar. Grubu oluşturan populasyonlar arasında genetik temas devam etmektedir ve benzer diğr gruplardan bağımsız olarak evrimleşmiştir.

Zamanlar boyunca ve mekansal olarak genetik temaslarını devam ettirerek bu şekilde birbirlerine bağlanan bütün türler bir **nesil** oluştururlar. Mesela “kertenkele” nesli gibi. Aynı neslin bütün türlerinin ortak evrimsel tarihleri vardır ve diğr nesillerin türlerinden farklı yollar izlerler.

Bilindiğı gibi Linnaeus canlıları Latince iki isimlendirme sistemini geliştirmiştir. **Binominal sistem** denilen bu metotta türlere verilen iki isimden birincisi cins ismi olup benzer türlerin toplandığı cinsi ifade eder. İkinci isim ise tür ismidir.

Günümüzde kullanılan sınıflandırma sistemi türden başlayarak gittikçe genişleyen bir seri hiyerarşik kademeden oluşan bir sistemdir. Bu sistemdeki kategoriler **tür, cins, familya, takım, sınıf, filum (bölüm) ve alem** olarak sıralanır.

Bu sıralama tek başına canlıların birbirleriyle olan gerçek akrabalık ilişkileri konusunda bilgi vermekten uzaktır. Böyle bir **gruplandırma** sadece ilişkinin “nispi derecesini” gösterir.



Şekil 24. Galapagos ispinozlarının soy ağacı. Galapagos adalarında yaşayan 13 türden oluşan bu soy ağacı ispinozların başlıca vücut yapıları ve özellikle gaga şekilleri ile geniş bir arazi çalışması sonucu ortaya çıkan üreme izolasyonları ve beslenme davranışlarına göre yapılmıştır. Bütün türler muhtemelen birkaç milyon yıl önce Güney Amerika'dan bu adalara göç eden tek bir ata formun populasyonundan kaynaklanmıştır.

Yapılacak olan soy ağaçlarında veya sınıflandırma şemalarında gerçek olarak sadece “türler” vardır. Ağacın dalları ve gövdesi gerçek olmayıp sadece ilişkilerin bir kategorisinden başka bir şey değildir.

Cins ve türlere göre organizmaları isimlendirdikten sonra bunların gruplandırılmasında farklı yaklaşımların olduğu görülür.

Bir zamanlar soy ağaçlarını organizmaların benzerlik veya farklılıklarına göre yeniden yapmak eğilimi vardı. Fosiller bu konuda çok önem kazanmıştı. Zira canlı bir formun atasını fosil kayıtlarından tanımlamak fikri hakimdi. **Evrimsel sistematik** olarak bilinen bu yaklaşımla birçok faydalı sonuç elde edilmiştir. Ancak bu metodun kullandığı teknikte belirsizlikler vardı. Dolayısıyla aynı veriler üzerinde çalışan iki araştırmacı farklı sonuçlara varabiliyordu.

Sistematikte ikinci bir yaklaşım organizmaların benzerliklerine göre gruplandırılmasını ön gören **fenetik metot**'tur. Bu yaklaşımda filogenetik bir varsayım söz konusu değildir. Metot tamamen ölçülebilen benzerlikler ve farklılıklar üzerine kurulmuştur. Fenetik yaklaşımda mümkün olduğu kadar anatomik ve morfolojik özellikler birbirleriyle karşılaştırılır. Analog özelliklerin homolog özelliklerden ayırımı yapılmaz.

Bu yaklaşımın potansiyel bir tehlikesi benzerliklerin her zaman "ortak bir evrimsel geçmiş" temsil etmemesi olayıdır.

Birbirlerine benzemeyen türlerin, benzer bir yaşama tarzına adapte olmalarından kaynaklanan morfolojik konvergens sonucu, çeşitli vücut kısımları benzer fonksiyonlar yapmaya başlar ve sonunda bu türler birbirlerine benzer hale gelirler. Bu benzerlik aldatıcıdır ve ortak bir atanın varlığını göstermez.

Üçüncü bir yaklaşım şekli ise "organizmaların ortak bir ataya gösterdikleri benzerliklerine" göre sınıflandırılmalarıdır. Bu metoda **filogenetik sistematik** veya **kladistik yaklaşım** adı verilir.

Kladistik yaklaşım organizmaları, filogenetik bir ağacın zaman içerisinde dikotom olarak dallanma sırasına göre sınıflandırır. Bir ağaçtaki her dallanma noktası bu daldaki çeşitli türlere özel yeni homologilerle belirlenir.

Bu görüşe göre organizmalar arasındaki divergensin büyüklüğü evrimsel ilişkilerin değerlendirilmesinde aydınlatıcı bilgi vermez. Dolayısıyla kladistik görüş klasifikasyon ve filogeni hipotezlerinin geliştirilmesinde sadece homologileri göz önüne alır.

İdeal bir sistematik organizmaların evrimsel geçmişlerini yansıtan bir sınıflandırma oluşturmaktır. Böyle bir sınıflandırılmanın yapılması için türlerin çok daha geniş kapsamlı "monofiletik" taksonlar içerisinde gruplandırılmaları gerekir.

Birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşen nesiller ortak bir evrimsel mirasa sahipse bu nesiller grubuna **monofiletik** adı verilir. Buna karşılık söz konusu nesiller birbirleriyle evrimsel bir ortak mirasa sahip değillerse bu taksonlar grubuna **polifiletik** adı verilir.

Bu yaklaşımlardan hangisinin kullanıldığına bağlı olarak ortaya çıkan gruplandırmalar birbirlerinden çok farklı olmaktadır.

Canlı gruplarının birbirleriyle evrimsel ilişkilerinin ortaya çıkarılmasında kullanılan metotlardan en az mahzurlu olanı kladistik yaklaşım olarak görülmektedir.

Filogeni bir evrimsel ilişkiler modelidir. Bir filogeni (soy ağacı) yaptığımızda organizmaların birbirleriyle olan akrabalıkları konusunda bir hipotez yapmış oluruz.

Filogeni yapmak karmaşık bir iş olup ilgili organizmaların yapısı, evrimi ve gelişmesi konusunda ayrıntılı bilgileri gerektirir.

Filogeni homolog yapıların tanınmasına bağlıdır. Bu yapılar ortak bir atanın varlığını gösterir. Daha önce de görüldüğü gibi yarasanın kanatları ve penguenin yüzgeçleri ortak bir atanın ön ayaklarının değişimi sonucu olmuştur ve dolayısıyla homolog yapılardır.

Çok sayıda homolog yapıların dağılım şeklini inceleyerek bir **kladogram** yapmak mümkündür. Kladogram dallardan oluşmuş bir şema olup bütün organizmaların evrimsel olarak

birbirleriyle olan ilişkilerini gösterir.

Kladogramlar canlıların ataları konusunda doğrudan bilgi vermez ve “kim kimden gelmiş” sorusuna cevap oluşturmaz. Ancak organizmalar arasındaki “nispi (rölatif) ilişkileri” gösterirler (Şekil 25).

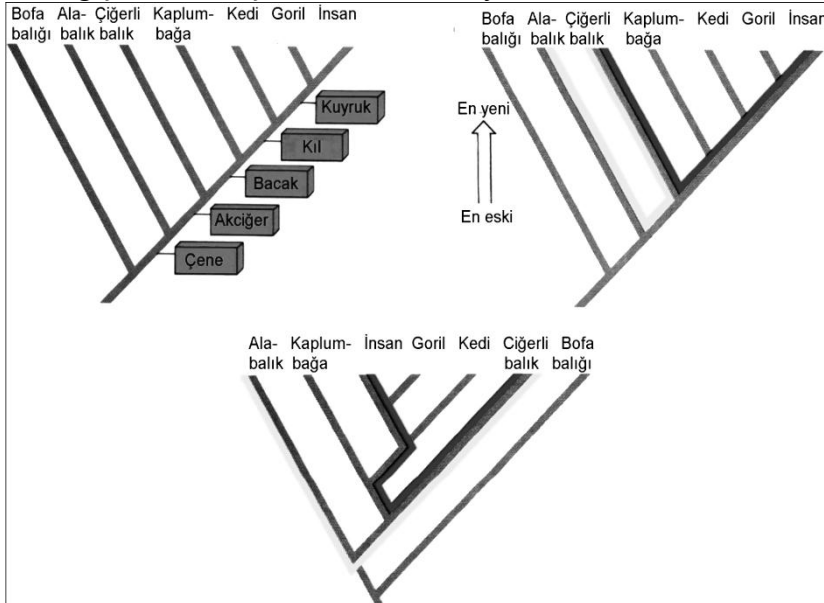
Bir kladogramda birbirlerine yakın olarak gösterilen taksonlar uzak olanlara göre tarihsel olarak çok daha yakın bir ortak atadan gelmişlerdir.

Bir kladogramın yapımında organizmalar farklı morfolojik, fizyolojik ve davranış özellikleri bakımından incelenir. Analiz için araştırılan ve kladogramı yapılacak gruptaki organizmalar arasındaki bazı muhtemel ilişkilerin bilinmesi gerekir. Bu da grup dışından ancak çok fazla uzak olmayan farklı bir organizmanın veya organizma grubunun seçilmesini gerektirir. Bu organizma incelenen grup içindeki nispi evrimsel uzaklıkların değerlendirilmesi için bir çıkış noktası olarak hizmet eder. Bu bir tür veya tür grubu olabilir.

Bu yaklaşıma **grup dışı karşılaştırma** adı verilir. İncelenen grupta bulunan bütün üyeler bir grup olarak grup dışı olarak seçilen tür veya tür grubu ile karşılaştırılır. Hem incelenen grupta hem de dıştaki grupta ortak olan özellikler muhtemelen ortak atada bulunan özellikler olup **ortak ilkel karakterler** olarak adlandırılır.

Moleküler sistematik

Organizmaları sınıflandırırken bunların anatomik özellikleri kullanıldığı gibi makromoleküllerinin karşılaştırılması da sistematik kategorilerin oluşturulmasında önemli bilgiler sağlar. DNA nükleotid dizileri kalıtsaldır ve amino asit ve proteinlerin programlarını taşırlar. Nükleotid bazlarının diziliminde değişmelerin olmasıyla türler farklılaşır ve değişirler. Bu değişmelerin başlıca sebebi mutasyonlardır.



Şekil 25. Bofa balığı, alabalık, akciğerli balık, kaplumbağa, kedi, goril ve insan türlerinin kladogramı (çene, ekstremite, tüy, akciğer, kuyruk ve kabuk karakterlerine göre yapılmıştır).

Filogenetik olarak birbirlerine yakın türlerin nükleik asitlerindeki nükleotidlerin veya proteinlerindeki amino asitlerin diziliş benzerliği, birbirine uzak olan türlere göre çok daha fazla olması gerekir.

Türler arasındaki evrimsel ilişkilerin belirlenmesinde nükleik asit ve proteinlerin

monomerlerinin (nükleotid ve amino asitler) karşılaştırılması sistematığın diğer mukayeseli metotları ile birlikte önemli bir güç birliği oluşturmaktadır.

Moleküler metotlar objektif ve kantitatifdir. Morfolojik olarak birbirlerinden fark edilmesi çok zor olan türlerin karşılaştırılmasında, birbirlerine filogenetik olarak çok uzak olan ve aralarında çok az morfolojik benzerlik bulunan veya bulunmayan organizma grupları arasındaki ilişkilerin değerlendirilmesinde kullanılabilirler.

Günümüzde birçok proteinin amino asit sıraları ve gittikçe artan sayıda genomun nükleotid sekansları belirlenmekte ve bilgisayar ortamına geçirilerek Internet aracılığı ile araştırmacıların istifadesine sunulmaktadır.

Klasifikasyon ve filogeni ile ilgili hipotezlerin geliştirilmesinde ve test edilmesinde nükleik asit ve proteinler gibi polimer moleküllerin karşılaştırmalı olarak kullanılması biyolojinin günümüzde en hızlı gelişen bir alanı haline gelmiştir.

Ancak hemen belirtmek gerekir ki yapısal karşılaştırmalarda olduğu gibi moleküler kıyaslamalarda da potansiyel olarak çok sayıda handikaplar vardır ve yanlış yorumlara götüren sonuçlar elde edilebilir.

Organizmalar hakkında filogenetik bilgi sağlanması amacıyla moleküler biyoloji alanında (1) amino asit sıralarının karşılaştırılması, (2) DNA'ların mukayese edilmesi, (3) homolog DNA sıralarının belirlenmesi ve karşılaştırılması ve (4) fosil DNA'ların bulunması gibi çalışmalar yapılmaktadır.

Proteinlerin karşılaştırılması

Proteinlerin primer yapıları genetik olarak belirlenmiştir. Farklı türlerden alınan iki proteinin amino asit sıraları arasında yakın bir benzerlik varsa ve bu diziler birbirlerine uygunluk gösteriyorsa bu proteinleri kodlayan genlerin ortak bir atada bulunan bir genden evrimleştiğini söylemek mümkündür. Benzerliğin derecesi akrabalığın yakınlığını gösterir.

Moleküler biyolojinin sistematikte ve filogenetik analizlerde ilk uygulamalarından bazıları yukarıda ifade edildiği gibi amino asit dizilişlerinin kıyaslanması şeklinde olmuştur. Mesela kan proteini olan hemoglobinin ve bütün aerobik organizmalarda bulunan eski bir protein olan sitokrom c'nin amino asit sıraları türler arasında karşılaştırıldığında farklılıkların filogenetik olarak birbirinden çok uzak olan türler arasında çok daha fazla olduğu görülmüştür.

Bu farklılıklar karşılaştırmalı anatomi ve fosil kayıtlarından elde edilen verilerle uyum halindedir.

Günümüzde de geniş şekilde kullanılmasına rağmen amino asit sırası analizleri genel olarak filogenetik çalışmalarda fazla tercih edilmez. Bunun sebebi proteinlerin amino asit sıra analizleri ancak bu proteinleri kodlayan genler hakkında bilgi edinmemizi sağlar. Protein kodlayan genler ise genellikle genomda fazla olmayıp toplam genomun ancak çok az bir kısmını oluştururlar. Dolayısıyla amino asit sıra analizlerinden elde edilen bilgiler de bu orana uygun olarak fazla bilgi vermezler. Türlerin karşılaştırılmasında kullanılacak olan moleküler bilgi ise tüm genomdan elde edilmelidir. Mesela insanlarda protein kodlayan genler tüm genomun sadece % 20'sini oluştururlar.

DNA-DNA hibridizasyonu

İki türün genlerinin veya genomlarının karşılaştırılması, bu canlıların ortak bir atadan aldıkları özelliklerin ölçülmesinde en kestirme sonuç veren metottur. Karşılaştırma üç şekilde yapılabilir. Bunlar (1) DNA-DNA hibridizasyonu, (2) restriksiyon haritaları yapılması ve (3) DNA veya RNA sekans(nükleotid dizisi) analizleridir.

DNA-DNA hibridizasyonu yoluyla canlıların bütün genomları birbiriyle karşılaştırılabilir. Hibridizasyonda, karşılaştırılacak iki türden alınan DNA'ların tek zincirlerinin birbirleriyle yaptığı "hibritleşme" derecesi ve oluşan hidrojen bağlarının miktarına bakılır.

Bir türden alınan zincirin diğer türden alınan zincirle oluşturduğu hibridin "sıkılığı ve sağlamlığı" iki türün DNA'ları arasındaki benzerliğe bağlıdır. Bilindiği gibi nükleotid bazları ancak birbirleri ile komplement olduğu zaman (A-T ve G-S) hidrojen bağları yapar ve birbirlerine bağlanırlar.

DNA-DNA hibridizasyon çalışmaları canlıların filogenetik ilişkilerinde ortaya atılan çok sayıda tartışmaya son noktayı koymuş ve karşılaşılan problemleri çözmüştür. Mesela memeli hayvanların sistematığı ile ilgilenen uzmanlar bir zamanlar pandaların gerçek ayı mı yoksa rakun familyasının bir üyesi mi olduğu konusunda farklı görüşlere sahipken günümüzde DNA-DNA hibridizasyonu çalışmalarının ortaya çıkardığı sonuçlara bakarak dev pandaları ayılar arasına daha küçük pandaları ise rakun familyası içine yerleştirmişlerdir.

DNA-DNA hibridizasyonu iki genom arasındaki benzerliğin sadece "total" olarak ortaya konulmasını sağlar. İki türün DNA'larındaki özel nükleotid dizilerinin birbirlerine uyumu konusunda kesin bilgi vermez. Bunun için **DNA restriksiyon haritaları**'nın yapılması gerekir.

Restriksiyon haritalarının yapımında rekombinant DNA teknolojisinde kullanılanlara benzer restriksiyon enzimleri kullanılmaktadır. Bilindiği gibi restriksiyon enzimleri DNA üzerinde birkaç nükleotidlik özel bölgeleri tanıyan ve DNA'ları bu bölgelerinden özel şekilde kesen enzimlerdir.

Çok sayıda restriksiyon enzimi vardır ve her enzimin tanıdığı özel bölge diğerinden farklıdır. Bir canlının genomunda bulunan DNA bir restriksiyon enzimi ile işleme sokulduğunda bu enzim DNA'yı tanıdığı bütün özel bölgelerinden keser ve parçalara ayırır. Bu parçalar elektroforezle birbirinden ayrıldığında özel bir ayrılma şekli ortaya çıkar. Bu şekil o canlı için özeldir ve diğer canlıların DNA'larının ayrılma şeklinden farklıdır. Buna **restriksiyon haritası** adı verilir.

İki canlının genomları aynı restriksiyon enzimi ile bu şekilde kesilip elektroforezde ayrılırsa ortaya çıkan ayrılma şekillerinin birbiriyle karşılaştırılması yapılabilir. Karşılaştırma sonucunda restriksiyon haritaları birbirine benziyorsa bunun anlamı iki genomda da restriksiyon enziminin tanıdığı özel bölgeler benzer yerlerde ve benzer sayıda bulunmaktadır. Bu da iki canlının genomlarının birbirlerine benzediğini gösterir.

Canlılar birbirlerine filogenetik olarak uzaksa restriksiyon haritaları da birbirlerinden farklı olacaktır. Uzaklık derecesiyle farklılık derecesi birbiriyle doğru orantılıdır.

Nükleusta bulunan genomdan bu şekilde bir restriksiyon haritasının elde edilmesi pratik değildir. Çünkü nükleusta bulunan çok fazla miktarda DNA'dan aşırı derecede fazla sayıda parça oluşacak ve bunların karşılaştırılması da o kadar zor olacaktır. Diğer bir sakınca nükleus DNA'sının eşeyli üreme sonucunda sürekli olarak rekombinasyonlar geçirmiş olmasıdır. Bu şekilde devamlı rekombine olan bir genomdan sağlanacak bilgilerin benzer şekilde rekombinasyon geçiren diğer bir canlının genomundan elde edilen bilgilerle karşılaştırılması sağlıklı sonuçlar vermez. Bunun yerine değişmeyen ve birkaç bin nükleotid uzunluğunda çok daha kısa DNA'ların restriksiyon haritalarının yapılması ve karşılaştırılması gerekir.

Günümüzde birçok laboratuvar karşılaştırmak amacıyla restriksiyon haritalarının yapımında mitokondriyon DNA'larını kullanmaktadır.

Mitokondriyon DNA'sı nükleus DNA'sına göre çok küçük bir moleküldür. Eşeyli üreyen canlılarda rekombinasyona uğramaz.

Bilindiği gibi döllenme sonucu sperm ile yumurta birleşerek zigotu oluşturduğunda

zigotun sitoplazmasında sadece yumurta hücresine ait mitokondriyonlar vardır. Spermier zigota sadece nükleusları ile katkıda bulunurlar. Sperm sitoplazmasından zigota dolayısıyla yeni gelişecek canlıya herhangi bir mitokondriyon geçmez. Dolayısıyla bir canlının hücrelerinde sadece annesinden aldığı mitokondriyonlar bulunur.

Bu durum mitokondriyon DNA'larının nesiller boyunca bir nesilden diğerine değişmeden aktarıldığını ve bu DNA'larda sadece mutasyonlarla değişme olabileceğini gösterir.

Mitokondriyon DNA'larının diğer bir özelliği nükleusta bulunan DNA'ya göre mutasyonla yaklaşık on defa daha hızlı bir şekilde değişebilmesidir. Bu özellikten dolayı mitokondriyon DNA'larını karşılaştırmak suretiyle birbirlerine çok yakın türlerin, hatta aynı türdün iki farklı popülasyonunda bulunan fertlerinin arasındaki filogenetik ilişkileri belirlemek mümkündür.

Mitokondriyon DNA analizi ile ilgili ilginç bir çalışma 1988 de insan mitokondriyonları ile yapılmıştır. Dünyanın değişik yerlerinde yaşayan insan popülasyonlarından alınan mitokondriyon DNA örnekleri incelenmiş ve çok dikkat çekici bir sonuç elde edilmiştir.

Bu araştırmadan elde edilen verilere göre dünyada yaşayan bütün insanlar yaklaşık 200.000 yıl önce Afrika'da yaşamış tek bir kadından türemişlerdir. Basın bu araştırmanın sonuçlarını duyururken söz konusu kadına "mitokondriyon Havva" adını vermiştir.

Yine insan popülasyonları ilgili diğer bir mitokondriyon DNA analiz çalışması Amerika birleşik Devletlerinde yapılmıştır. Bu çalışmada bir araştırma grubu Güney ve Kuzey Amerika kıtalarında yaşayan yerli insan popülasyonlarının mitokondriyonlarını karşılaştırmışlardır.

Bu karşılaştırma sonucunda Arizona'da yaşayan Pimalar, Meksika'da yaşayan Mayalar ve Venezüella'da yaşayan Yanomamilerin yakın ilişki içerisinde oldukları ortaya çıkmıştır. Bu üç yerli popülasyonlarının kullandıkları diller de birbirine çok yakındır. Muhtemelen bu gruplar geç Pleistosen'deki buzul çağında Bering boğazı ile Asya'dan Amerika'ya gerçekleşen üç göç dalgasından birincisinin torunlarıdır.

İster nükleer olsun isterse mitokondriyon DNA'sı olsun iki türün DNA'sını karşılaştırmakta en kesin sonuç veren ve günümüzde en yaygın şekilde kullanılan analiz **DNA sekans analizi** olup DNA segmentlerindeki nükleotidlerin diziliş sırasının belirlenmesidir. Özellikle çok az miktardaki DNA parçalarına PCR (polimerizasyon zincir reaksiyonu) uygulanması, nükleotidlerin diziliş sırasının otomatik olarak belirlenmesi gibi teknikler kullanılarak DNA nükleotid sıralar ile ilgili bilgilerin kolayca elde edilmesini sağlamıştır.

Günümüzde sistematik, nükleus DNA'sından, mitokondriyon DNA'sından veya her ikisinden elde edilen bilgileri kullanarak organizmaların filogenetik ilişkilerini belirlemekte, soy ağaçları yapmakta ve organizmaları filogenetik olarak sınıflandırmaktadır. Bunun için laboratuvarlarda yaygın şekilde DNA sekans analizi yapan cihazlar kullanılmaktadır.

DNA sekans analizi ile ilgili diğer bir analiz ribozomal RNA nükleotidlerinin belirlenmesidir. Ribozomal RNA kodlayan gen bölgeleri diğer birçok DNA bölgelerine göre daha yavaş değiştiğinden ve çok daha az mutasyona uğradığından dolayı ribozomal RNA nükleotid sıralarında görülen farklılıklar hayat ağacının en erken dallanmaları ile ilgili izlerin ortaya çıkarılmasında kullanılmaktadır.

Ribozomal RNA nükleotid sıralarının karşılaştırılması özellikle bakteriler arasındaki filogenetik ilişkilerin belirlenmesinde yardımcı olmuştur.

Homolog nükleotid sıralarının karşılaştırılması

Farklı türlerden alınan homolog nükleotid sıralarının karşılaştırılması da bu DNA'ların ortak bir atadan ayrılarak ne kadar evrimleştiklerini gösterme bakımından önemli bilgiler

sağlamaktadır.

İki tür arasındaki farklılıkların ölçülmesi için bunların genlerindeki homolog nükleotid sıralarının belirlenmesi gerekir. **Homolog nükleotid sıraları** her iki türde de bulunan ve ortak bir ataya sahip olan nükleotid sıralarıdır.

Moleküler sistematikte homolog nükleotid sıralarının belirlenmesi morfolojik çalışmalarda homolog organların belirlenmesi kadar zordur. Bu işe teşebbüs eden bir araştırmacı önce karşılaştırmak için uygun olan bir genom bölgesini seçmelidir.

Yakın zamanda evrimleşmiş ve birbirine çok yakın olan türlerin karşılaştırılması yapılacaksa bu bölgeler mitokondriyon DNA segmentleri olarak, karşılaştırılacak türler çok erken evrimleşmiş ve birbiriyle uzaktan ilişkili ise ribozomal RNA segmentleri olarak seçilmektedir.

Seçilen segmentlerin nükleotid sıraları belirlendikten sonra bu segmentler yan yana getirilir

İki ayrı türden alınan aynı genin nükleotid sıraları birbiri ile aynı veya çok az bazı nükleotidleri bakımından farklı ise bu durum açıkça iki türün ortak bir ataya sahip olduğunu ve çok yakın zamanda bu atadan ayrılarak evrimleştiklerini gösterir.

Türler evrimleşmeye devam ettikçe genlerinde meydana gelen mutasyonlar çok daha fazla birikecektir. Bu ise homolog nükleotid sıralarının gittikçe birbirinden farklılaşmasını sonuç verir.

Homolog nükleotid sıralarındaki farklılıkların sayısı iki tür arasındaki evrimsel mesafe için bir ölçüdür. Farklılık ne kadar fazlaysa iki tür de evrimsel olarak birbirlerinden o kadar uzaktır. Ancak ölçümün doğruluğu ve sağlıklı olması homolog genlerin nükleotid sıralarının birbiri ile doğru olarak eşleştirilmelerine bağlıdır. Bunun için çok sofistike bilgisayar programları yapılmıştır. Bu programlar sayesinde incelenen DNA veya RNA segmentlerinde oluşan mutasyonların tipleri ve frekansları hakkında bilinenler göz önüne alınarak en muhtemel uygunlukta eşleştirmeler yapılmaktadır(Şekil 26).

Eşleştirilen segmentlerin nükleotid sıraları arasındaki farklılıkların basitçe sayılması tam bir karşılaştırma sağlamaz. Çünkü farklı çeşitteki mutasyonlar farklı hızlarda gerçekleşmiştir ve genellikle birbirlerinden bağımsız değildir. Doğal seleksiyon bazı mutasyonları diğerlerine göre çok daha fazla etkilemiş olabilir.

Türlerin karşılaştırılmasında homolog nükleotid sıraları genel olarak birim segment başına gösterdikleri farklılık sayısına göre değerlendirilirler.

Homolog nükleotid sıraları karşılaştırıldıktan ve farklılıklar tespit edilip değerlendirildikten sonra filogenetik hipotezler geliştirilir ve bunlar kladogramlar halinde gösterilir. Bütün analiz verileri kullanılarak her hipotez defalarca test edilir.

Nükleotid sıra belirleme analizlerinden elde edilen verileri kullanarak filogenetik ağaçlar oluşturan bilgisayar programları yapılmıştır. Ancak bu programlar hatasız değildir.

Nükleotid sıra analizleri kullanılarak geliştirilen hipotezler, mümkün olduğu kadarıyla morfolojik karşılaştırmalardan ve fosil kayıtlarından elde edilen sonuçlarla mukayese edilmektedir.

Moleküler saat

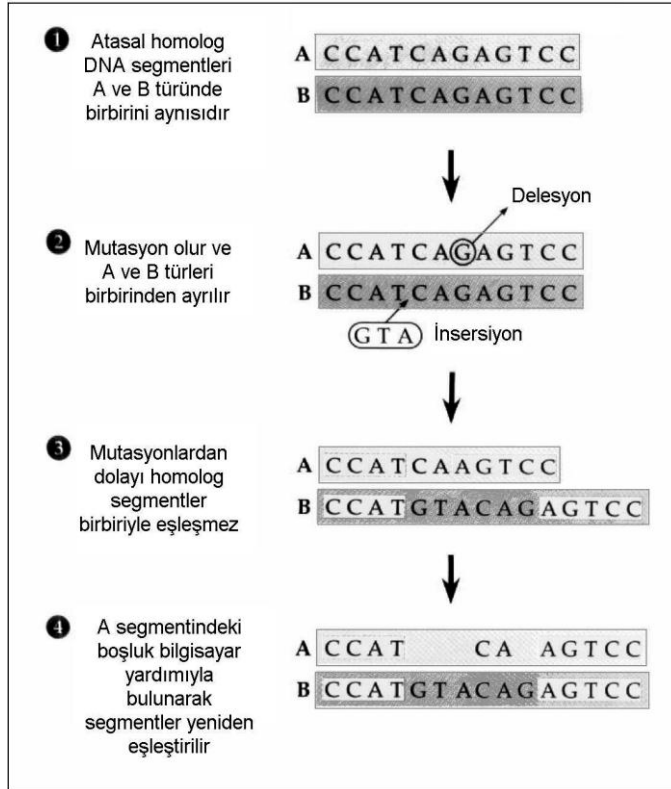
Organizmalarda bulunan proteinlerin, dolayısıyla nükleik asitlerin evrimleşme hızları birbirinden farklıdır. Ancak sitokrom c gibi bazı proteinlerin ve bazı mitokondriyon genomlarının evrimleşme hızı zamanlar boyunca oldukça sabit ve değmez gibi görünmektedir. Bunlarda gerçekleşen mutasyonlar **nötr mutasyonlar** olup genlerin ve dolayısıyla şifreledikleri

proteinlerin fonksiyonlarını deęiřtirmezler.

Geçmiřte belli dönemler boyunca ortak bir atadan geliřtikleri bilinen taksonlara ait homolog protein ve DNA nükleotid sıraları birbirleriyle kıyaslandığında, bu taksonların dallanmaya bařladıęı zamandan beri geçen süre ile protein ve nükleik asitlerindeki amino asit ve nükleotidlerinin deęiřme miktarı arasında doęru bir orantı olduęu görülür. Zaman ne kadar geçmiřse farklılařma da o kadar fazla olmuřtur.

Mesela yarasaların ve yunusların homolog proteinleri arasındaki benzerlik köpek balıkları ile tuna balıklarının (orkinosların) homolog proteinleri arasındaki benzerlikten daha fazladır. Bu durum fosil kayıtlarından elde edilen verilerle uyumluluk göstermektedir. Gerçekten köpek balıkları ve tuna balıkları yarasa ve yunuslara göre çok daha uzak bir evrimsel çizgiye sahiptirler.

Görüldüęü gibi moleküler divergens (farklılařma), vücut formunun deęiřmesine göre, zamanla daha fazla uyum içindedir ve zamanın geçmesi ile farklılık artmıřtır.



řekil 26 DNA segmentlerinin yan yana getirilerek karşılařtırılması. Bu basitleřtirilmiř řema homolog nükleotid sıralarının karşılařtırılmasında mutasyonların sebep olduęu problemleri ve tekrar karşılařtırmanın nasıl yapılabileceęini göstermektedir. 1. Farklı türlerden alınan homolog DNA segmentleri orijinal olarak birbirinin tamamen aynı olan bazı sıralarına sahiptirler. 2. İki tür birbirinden evrimsel olarak ayrıldıkça homolog nükleotid sıraları deęiřmeye baylar. Mesela bir nokta mutasyonu sonucu diziden bir nükleotidin eksilmesi veya birbirine bitiřik üç nükleotidin diziye katılması böyle bir deęiřmeyi saęlar. 3. Bu deęiřmenin sonucu olarak iki homolog segment birbiri ile tam olarak uyuřmaz. Mutasyonlar sonucu ortaya çıkan farklılıklar bu iki segmentin homolog olduęu gerçeęini gizler. 4. Bilgisayar programının uygulanması ile segmentler arasındaki benzerlikler ortaya çıkarılır. Mutasyonlar sonucu oluřmuř boşluklar belirlenir ve bunlar göz önünde bulundurularak homolog segmentler yeniden eşleřtirilir. Eşleřtirilmenin “doęru olarak yapılması” türlerin birbirleriyle evrimsel iliřkilerinin belirlenmesinde temel faktördür.

Bu özellik **moleküler saat** olarak kullanılabilir ve böyle bir saat gerçek zamana göre

ayarlanabilir. Bunun için önce bir seri evrimsel dallanma noktasının olduğu zamanlar ile amino asit ve nükleotid farklılıklarının sayısı birbirlerine karşı grafikler haline getirilir. Daha sonra bu grafikler türlerin ve filum ve alem gibi daha yukarı taksonların ayrıldığı zamanların hesap edilmesinde kullanılır.

Moleküler saatlerin geçerliliği, söz konusu genlerde ve dolayısıyla proteinlerde meydana gelen mutasyonların “sabit bir hızla” gerçekleştiği varsayımına dayanır. Ancak özellikle birbirlerinden çok uzak grupların generasyon zamanlarının ve metabolizma hızlarının arasındaki farklılıkların olması mutasyon hızlarını etkileyen iki önemli faktördür. Bu durum moleküler saatin güvenilirliğini azalmaktadır.

Birbirleriyle yakından ilişkili olan bir grup tür içinde sabit hızda bir DNA divergensinin olması, adaptasyonla ilgili özel genetik değişimlerden çok bütün genomu yavaş yavaş değiştiren önemli nötr mutasyonların olduğunu gösterir.

Evrin biyologları nötr varyasyonların kapsamı konusunda farklı görüşlere sahiptirler. Birçok biyolog nötr evrimin hakim bir şekilde gerçekleştiği konusuna şüphe ile yaklaşmaktadır. Bunlar aynı zamanda, taksonların ortaya çıkış tarihlerinin mutlak olarak belirlenmesinde moleküler saatin bir araç olarak kullanılmasını da sorgulamaktadırlar. Ancak moleküler saatin filogenetik ağacın dallanma noktalarının nispi olarak belirlemedeki değeri konusunda daha az tartışma ve şüphe vardır.

Fosil DNA araştırmaları

Sistematiğe nükleotid sırası belirleme çalışmalarını PCR kullanmak suretiyle organik madde taşıyan bazı tip fosillerden elde edilen DNA kalıntılarına kadar genişletmişlerdir.

İlk başarılı çalışma 1990’da gerçekleşmiştir. Bu çalışmada Idaho’da 17 milyon yıl yaşındaki sedimentlerde bulunan manolya yaprakları fosillerinden elde edilen DNA’lar PCR ile çoğaltılmıştır. Bu çalışmadan sonra diğer birçok kaynaktan DNA’lar elde edilmiş ve benzer şekilde çoğaltılarak incelenmiştir. Bunlar arasında 40.000 yıl yaşında donmuş mamut, 40 milyon yıl yaşında *Tyrannosaurus rex* fosili, 30.000 yıl yaşında bir Neanderthal insanının fosilleşmiş kol kemiği ve Trol Alplerinde bulunan 5000 yıl yaşında taş devri insanı DNA’ları vardır.

Hayatın orijini

Yeryüzü yaklaşık 4.5 milyar yıl önce oluşmuş, hayat ise Yeryüzünde bundan birkaç yüz milyon yıl sonra başlamıştır. Bilim adamları Gronland Adasında 3.8 milyar yıl yaşındaki kayalarda organizmalardaki metabolik aktiviteyi gösteren karbon izotopları bulmuşlardır.

Kolayca tahmin edileceği gibi ilk organizma formları eukaryotlara göre çok daha basit yapıda olmalarından dolayı prokaryotlardır. Gerçekten fosil kayıtları bu tahmini doğrulamaktadır. İlk prokaryot hayat formlarının delilleri **stromatolit** adı verilen kayalarda bulunmaktadır.

Stromatolitler bantlı (tabakalı) kubbeler halinde oluşmuş sediment kayaları olup günümüzde tuzlu bataklıklarda ve bazı ılık okyanus lagünlerinde bakteri ve cyanobacteria kolonilerinin oluşturduğu tabakalı kitlelere benzerler.

Tabakalar, hareketli mikroorganizmaların jelimsi dış örtülerine yapışmış sedimentler olup bu sedimentler düzenli ve sürekli şekilde üst üste yığılmak suretiyle bantlı bir görünüm oluşturmuşlardır. Bazı stromatolitler sadece minerallerin sedimentasyonu sonucu meydana gelirler

Güney Afrika ve Batı Avustralya’da, içlerinde küresel ve ipliksi prokaryotlara benzeyen fosiller bulunan 3.5 milyar yaşında stromatolitler bulunmuştur. Bunlar günümüzde bilinen en

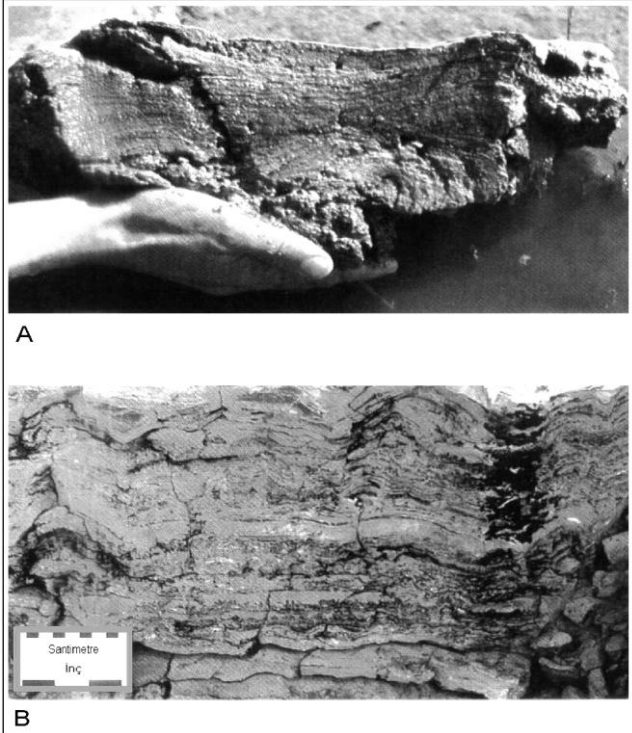
eski canlı fosilleridir. Ancak bu Batı Avustralya fosilleri fotosentetik organizmalara benzemektedir. Muhtemelen bunlar oksijen üreten canlıların fosilleridir. Durum böyle ise hayat bu organizmaların yaşadığı zamandan çok önce muhtemelen 4 milyar yıl kadar önce evrimleşmiş olmalıdır. (Şekil 27).

Yeryüzünde hayatın nasıl başladığına geçmeden önce jeolojik zamanlar süresince biyolojik tarihin nasıl bir seyir izlediğine bakıldığında Yeryüzünün katılaşmaya ve soğumağa başladığı zamandan birkaç yüz milyon yıl sonra prokaryotların ortaya çıktığı görülür.

Mikroorganizmalar yaklaşık iki milyar yıl boyunca Yeryüzünde yaşayan tek canlı grubu olmuşlardır. RNA nükleotid sıra analizleri hayatın oluşumundan hemen sonra Bacteria ve Archaea olarak iki belirgin farklı prokaryot grubunun ayrıldığını göstermektedir. Fosil kayıtlarına göre ayrılma yaklaşık üç milyar yıl önce olmuştur. Ancak bazı moleküler analiz verilere göre ise ayrılma çok daha yakın zamanda, yaklaşık iki milyar yıl önce gerçekleşmiştir.

İlk fotosentetik prokaryotların ürettiği oksijenin birikimi sonucu yaklaşık 2.5 milyar yıl önce aerobik bir atmosfer oluşmuş ve aerobik hayatın başlaması için ilk adım atılmıştır.

Prokaryotik evrim devam ederken bazı organizmalar atmosferik oksijenin zararlı etkilerine dayanmayı başarmış hatta bazı türler bu oksijeni organik moleküllerin metabolizmasında kullanmaya başlamışlardır.



Şekil 27. A. Günümüzde yaşayan prokaryotların jelimsi çeperlerine yapışan sedimentlerden oluşan tabakalı bir kitle. B. Stromatolitler olarak bilinen fosilleşmiş bantlı kitle. İki kitlenin birbirine ne kadar benzediğine dikkat ediniz. Bu stromatolit Batı Avustralya'da bulunmuş olup 3.5 milyar yıl yaşındadır.

Metabolizma çeşitliliği bakımından prokaryotlar bütün eukaryotların toplamından çok daha fazla zengindirler.

Eukaryot olarak tanımlanan en eski fosil 1.7 milyar yaşındadır. Ancak eukaryot hücre muhtemelen bundan birkaç yüz milyon daha önce evrimleşmiştir.

Eukaryotik hücrelerin, prokaryot hücrelerin birbirleriyle simbiyotik ilişkileri sonucu

evrimleştğini ileri sürülen endosimbiyont teorisini destekleyen önemli deliller vardır. Bu teoriye göre büyük prokaryot hücrelerin içinde yaşayan daha küçük prokaryot hücreler zamanla evrimleşerek mitokondriyonlar ve kloroplastlar gibi zarlı organeller haline dönüşmüşler ve böylece içinde bulundukları hücreler de eukaryot hücre olarak evrimleşmiştir.

“Protistler” terimi tek hücrelilerden oluşan çok geniş ve birbirlerinden çok farklı bir organizma grubunu ifade eder. Bu gruptaki bazı canlılar çok hücreli organizmalarla çok yakından ilişkilidir. Araştırmacılar günümüzde nükleotid sıra analizleri ve filogenetik analizler yardımıyla bu heterojen grubun kompleks geçmişini ayırmaya ve açığa çıkarmaya çalışmaktadırlar.

Prekambriyende farklı ve ayrı tek hücreli eukaryotlardan bitkiler, funguslar ve hayvanlar gelişmişlerdir. Bitkiler yeşil alglerin bir neslinden evrimleşmiş, funguslar ve hayvanlar ise heterotrof tek hücreli organizmaların farklı gruplarından oluşmuşlardır. Moleküler deliller fungusların bitkilere göre hayvanlarla çok daha yakından ilişkili olduklarını göstermektedir.

Bilindiği kadarıyla genellikle yumuşak vücutlu omurgasızlar olarak en eski hayvan fosilleri yaklaşık 700 milyon yıl yaşındaki geç Prekambriyen tabakaları arasında bulunmaktadır. Prekambriyen faunası Kambriyene göre çok daha az çeşitlilik gösterir. Ancak modern hayvan filumlarının büyük çoğunluğunun temel vücut planları muhtemelen geç Prekambriyende ortaya çıkmıştır.

Hayatın yeryüzünde var oluşundan günümüze kadar harcadığı 3.5 milyar yıllık sürenin yaklaşık %90’ı suda ve sulu çevrelerde geçmiştir. Kara ortamlarının canlı formlar tarafından kolonize edilmesi olayı hayat tarihindeki en önemli dönüm noktasıdır.

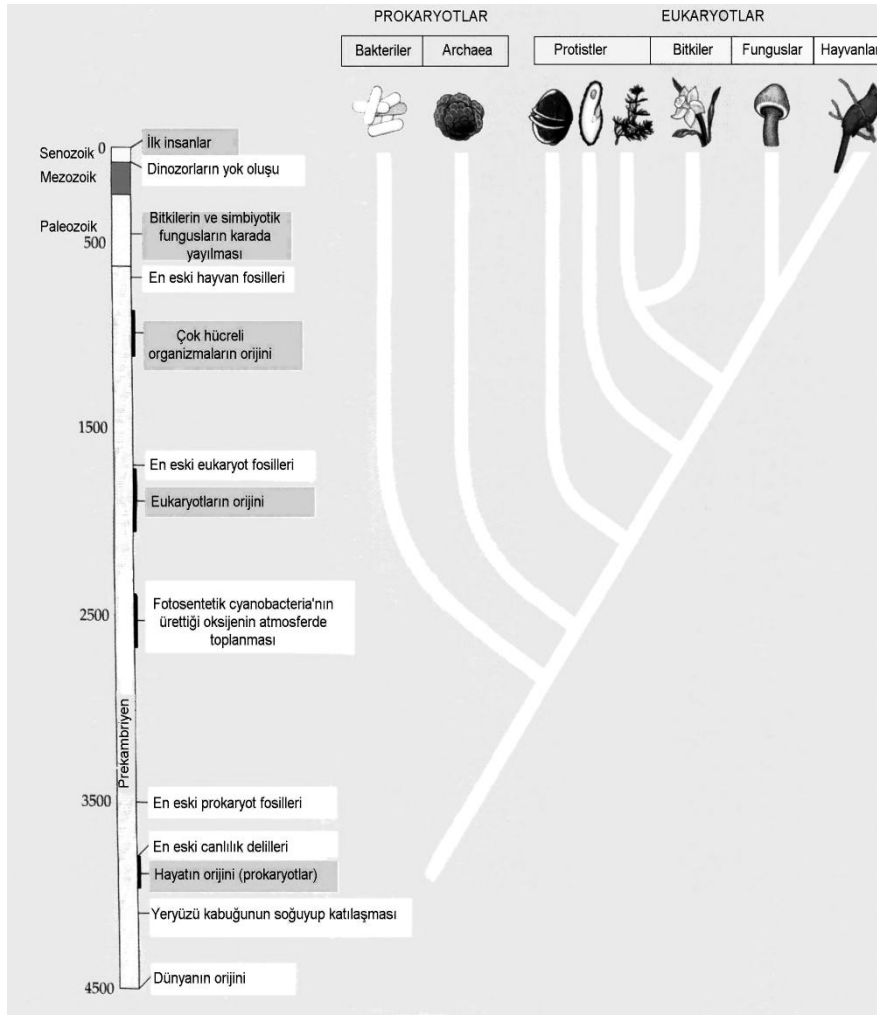
Yaklaşık 475 milyon yıl önce karaya ilk adımı atan canlı grubu fungusların eşliğinde bitkiler olmuştur. Bitkilerin büyük çoğunluğunun kökleri funguslarla mutualistik bir ilişki içerisinde simbiyoz yaşarlar. Fosiller ilk kara bitkilerinin funguslarla yakın ilişki içerisinde olduklarını göstermektedir. Bitkiler karaya çıkmayı muhtemelen bu ilişki sayesinde başarmışlardır.

Karada yayılan bitkiler çevreyi değiştirmişler ve diğer hayat formlarının özellikle otçul hayvanların ve bunları avlayarak geçinen diğer hayvanların var olma fırsatı bulacağı yeni çevreler oluşturmuşlardır (Şekil 28).

Prebiyotik kimyasal evrim ve ilk canlı

Biyologların büyük çoğunluğu Yeryüzünde hayatın, cansız maddelerin önce “moleküler agregatlar” haline ve daha sonra bunların da kendi kendine çoğalıp metabolizma yapabilecek hale gelmesi sonucu meydana geldiğine inanırlar.

Bilebildiğimiz kadarıyla günümüzde hayat cansız maddelerden spontan olarak meydana gelmez. Ancak dört milyar yıl önce Yeryüzündeki şartlar günümüze göre çok farklıydı. Atmosfer günümüze göre değişik gazlardan oluşmuştu ve çok az miktarda oksijen vardı. Şimşek ve yıldırımlar, volkanik aktiviteler, meteor bombardımanları, ultraviyole radyasyonu günümüze göre çok daha yoğun ve sık bir şekilde gerçekleşmekteydi.



Şekil 28. Canlılık tarihinde bazı önemli basamaklar.

Böyle bir ortamda şartların hayatın oluşması için çok daha uygun olduğunu ve biyolojik olayların başlaması için en azından ilk adımların atıldığını söylemek mümkündür. Ancak bu ilk devrelerde ne gibi olayların olduğu konusunda biyologlar arasında çok yoğun tartışmalar olmuştur ve olmaktadır.

Bir senaryoya göre ilk organizmalar dört basamakta gerçekleşen kimyasal bir evrimin ürünü olarak meydana gelmişlerdir. Bu basamaklar:

1. Abiyotik sentez sonucu küçük organik moleküllerin veya amino asitler ve nükleotidler gibi monomerlerin birikmesi.
2. Bu monomerlerin proteinler ve nükleik asitler gibi polimerler halinde birleşmesi.
3. Abiyotik olarak oluşan bu moleküllerin “protobiyont” adı verilen, kimyasal özellikleri çevrelerinden farklı hale gelmiş damlacıklar halinde bir araya gelmesi.
4. Kalıtımın ortaya çıkması.

Bu şekilde senaryolaştırılan kimyasal evrim basamaklarının kabul edilebilirliğini ve geçerliliğini laboratuvarda yapılacak bazı deneylerle test etmek mümkündür.

1920’de Rusya’da A.J. Oparin ve İngiltere’de J.B.S. Haldane birbirlerinden habersiz olarak Yeryüzündeki ilkel şartların inorganik maddelerden organik bileşiklerin sentezlenmesini sağlayacak kimyasal reaksiyonlar için uygun olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

Günümüzde ise atmosferimizin çok fazla oksijen taşımamasından dolayı böyle bir durumun olması mümkün değildir. Oksijenin okside edici etkisi kompleks moleküllerin kendiliğinden oluşmasına izin vermez. Çünkü oksijen kimyasal bağlara saldırarak elektronları uzaklaştırır.

Oksijen üreten fotosentez olayının başlamasından önce Yeryüzü atmosferinde çok az miktarda oksijen vardı ve dolayısıyla atmosferin okside edici etkisi çok daha azdı. Bu şekildeki bir indirgeyici atmosfer basit moleküllerin çok daha kompleks moleküller halinde birleşmesini teşvik etmiştir.

Ancak böyle bir atmosfer ortamında bile organik moleküllerin oluşması için önemli miktarda enerjiye gerek vardır. Gerekli bu enerji şimşek ve yıldırımlardan ve yeryüzüne hiçbir engel olmadan bol miktarda ulaşan ultraviyole radyasyonundan sağlanmış olmalıdır. Bilindiği gibi modern atmosferde bir ozon tabakası vardır ve bu tabaka ultraviyole radyasyonunun büyük kısmını tutarak Yeryüzüne ulaşmasına engel olur. Ayrıca dört milyar önceki genç güneşin günümüzdeki güneşe göre çok daha fazla ultraviyole radyasyonu yaptığını gösteren deliller vardır.

1953'te Stanley Miller ve Harold Urey Oparin ve Haldane'nin hipotezini test etmek için laboratuvar şartlarında, ilkel atmosfer ve Yeryüzü şartlarına benzeyen bir deney düzeneği hazırladılar. Yapılan bu deney sonucunda günümüzde yaşayan canlılarda bulunan çok sayıda amino asit ve organik madde elde edildi (Şekil 29).

Miller-Urey düzeneğinde kullanılan "atmosfer" su, hidrojen, metan ve amonyaktan oluşmuştur. Bu gazlar 1950'lerde bilim adamlarının ilkel atmosferde bulunduğuna inandıkları gazlardır.

Ancak bu bileşimdeki bir atmosfer muhtemelen gerçek ilkel Yeryüzü atmosferinden çok daha fazla indirgeyici bir atmosferdir.

Günümüzde aktivite gösteren modern volkanlar atmosfere karbonmonoksit, karbondioksit, azot ve su buharı yaymaktadırlar. Muhtemelen ilkel atmosferde de bu gazlar çok daha fazla miktarda vardı. Ayrıca bu atmosferde önemli bir bileşen olarak hidrojen hatta çok az da olsa oksijen de bulunmaktaydı.

Miller-Urey deneyi, atmosfer için değişik reçeteler kullanılarak, birçok laboratuvarda tekrarlanmıştır. Bu şekilde modifiye edilmiş modellerle yapılan deneylerde de organik moleküllerin abiyotik olarak sentezlendiği görülmüştür. Ancak elde edilen ürünlerin miktarı ve çeşidi genellikle orijinal Miller-Urey deneyinde elde edilenden çok daha azdır.

İlkel Yeryüzü ve atmosfer şartlarının sağlandığı bütün bu laboratuvar deneylerinde organizmalarda bulunan 20 amino asidin tümü, çeşitli şekerler, lipidler ve DNA ve RNA nükleotidlerinde bulunan pürin ve pirimidin bazıları hatta deney düzeneğine fosfat eklendiğinde ATP elde edilmiştir.

Bütün bunlara rağmen günümüzde Miller-Urey deneyleri tartışılmaya ve organik bileşiklerin abiyotik sentezlenmesi ile ilgili araştırmalara devam edilmektedir.

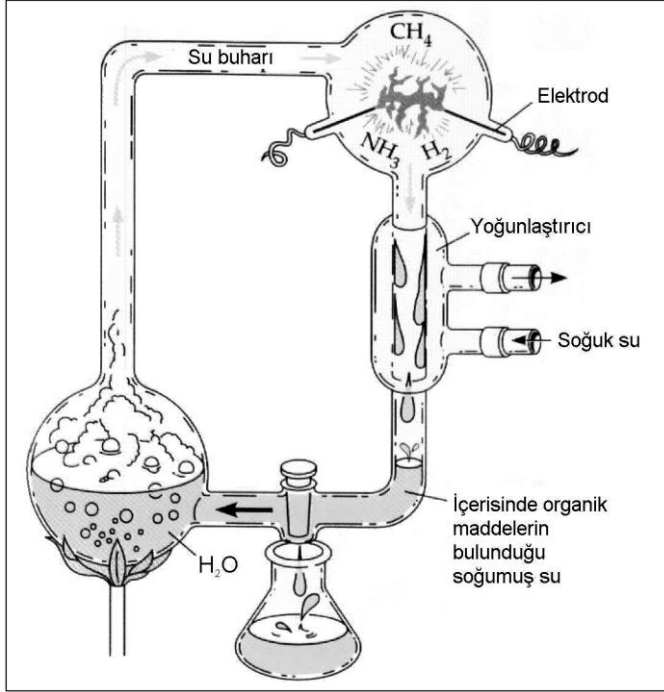
Araştırmalar daha çok organik sentezler için gerekli olan kimyasal maddelerin nereden geldiği ve kimyasal reaksiyonların en muhtemel olarak nerede oluştuğu konusunda yoğunlaşmaktadır.

Birçok bilim adamı ilk kimyasal reaksiyonların oluşumunda ilkel atmosferin bileşiminin önemli bir rolü olduğu konusunda şüphe duymaktadır. Bunlara göre sıcak su ve minerallerin derin okyanusların içerisine bol miktarda fışkırdığı deniz altı volkanları ve volkanik gazların püskürdüğü menfezler organik bileşiklerin sentezlenmesi için asıl kaynakları oluşturmaktadırlar.

Ayrıca hayatın daha önce düşünüldüğünden çok daha basit bir çevrede başlayabildiğini gösteren deliller de gittikçe artmaktadır. Mesela ilk hücreler enerji kaynağı olarak dışardan ATP

almak yerine inorganik kükürt ve demir bileşiklerini kullanarak kendi ATP'lerini yapmış olabileceklerini gösteren işaretler vardır.

Gezegeneğimizin kimyasal evriminde, hayatın başlamasından önceki doğal bir basamak olarak, hayatı oluşturan kimyasal bileşikler bir araya gelebilir ve bunun sonucu olarak da küçük bileşikler birbirleriyle birleşerek çok daha büyük molekülleri oluşturabilirler.



Şekil 29. Stanley Miller ve Harold Urey'in kullandıkları sistemle organik moleküllerin abiyotik olarak sentezlenmesi. Bu deney düzeneği ilkel Yeryüzünün kimyasal dinamiklerini taklit edecek şekilde düzenlenmiştir. Ilık su ile dolu balon ilk denizleri temsil etmektedir. “Atmosfer” su, hidrojen ve amonyak ve metan gazlarından oluşmuştur. Bu atmosfer içerisinde boşalan elektrik kıvılcımları “şimşek” ve “yıldırımları” oluşturur. Bir soğutucu atmosferi ve buharı soğutarak “yağmur” şekline getirmekte bu yağmur ve erimiş bileşikleri minyatür “denize” taşımaktadır. Materyal sistem içinde sirkülasyon yaptıkça balon içindeki çözeltinin rengi bulanık kahverengi bir şekle dönüşmüştür. Bir hafta sonra Miller ve Urey çözeltiyi analiz ettiklerinde bu sıvıda çok sayıda organik madde bulmuşlardır. Bunlar arasında çeşitli amino asitler de vardır.

Bilindiği gibi proteinler gibi organik polimerler, benzer yapı taşlarının veya monomerlerin bir araya gelerek oluşturduğu zincirlerden başka bir şey değildir.

Canlı hücrelerde bu tip polimerlerin oluşumunu özel enzimler katalize etmektedir. Ancak bunların abiyotik olarak sentezlenmesi enzim olmaksızın gerçekleşmek zorundadır. Ayrıca monomerlerin aşırı bir su varlığında çözünmüş olması ve çok seyreltik bir ortamda bulunmaları bunların herhangi bir enzim katalizörlüğü olmaksızın spontan olarak polimerize olmalarını güçleştirmektedir.

Laboratuvar çalışmalarında organik monomerlerden hazırlanan bu şekildeki seyreltik çözeltilerin sıcak kum, kil veya kayalar üzerine damlatıldıklarında polimerizasyonların gerçekleştiği görülmüştür. Bu işlem çözeltinin suyunu buharlaştırmakta ve monomerlerin substrat üzerinde kondanse olmasını sağlamaktadır.

Bu metodu kullanmak suretiyle Miami Üniversitesinden Sidney Fox “protenoid” adını verdiği protein benzeri bileşikler elde etmiştir.

Protenoidler abiyotik olarak oluşmuş polipeptitlerdir.

İlkel Yeryüzü şartlarında da muhtemelen dalgalar veya yağmurlar organik monomer çözeltilerini henüz soğumamış lavların veya diğer sıcak kayaların üzerine sıçratmış ve Fox'un protenoidlerine benzer bileşiklerin oluşmasını sağlamış olabilir. Bu bileşikler daha sonra oluştukları yerlerden yıkanarak tekrar suya karışmışlardır.

Kil, özellikle soğuk kil, hayatın başlangıcı için gerekli olan polimerizasyon reaksiyonlarında bir substrat olarak önemli bir rol oynamış olabilir. Kil, seyreltik çözeltiler halinde olan amino asitleri ve diğer organik monomerleri, kendi partikülleri üzerindeki yüklü alanlara bağlayarak konsantre hale getirmektedir.

Bu alanlarının bazılarında bulunan demir ve çinko gibi metal atomları ise monomerlerin birbirlerine bağlanmalarını sağlayan reaksiyonları kolaylaştıran katalizörler gibi davranmış olabilirler.

Üzerinde çok sayıda bu şekilde bağlanma alanı bulunan kil, monomerleri bir araya getiren ve daha sonra da bunların polimerler halinde bağlanmalarını sağlayan bir kafes gibi görev yapmış olabilir.

Kile alternatif olarak organik sentezin gerçekleşmesinde substrat olarak pirit (demir sülfür) teklif edilmiştir. Teklifi yapan Almanya'dan Günter Wachtershäuser olup piritin, bazı özelliklerinden dolayı organik polimerlerin abiyotik sentezini katalize edebileceğine işaret etmektedir.

Pirit demir ve kükürtten yapılmıştır ve üzerinde yüklü alanlar vardır. Mineralin demir ve kükürtten oluşmuş olması elektronların olmasını sağlar bu elektronlar ise organik moleküllerin çok daha kompleks ürünler halinde bir araya gelmesi için birbirlerine bağlanmalarına yardımcı olur.

Ancak "canlılık" özelliklerinin ortaya çıkması polimerize olmuş bu moleküllerin çok daha yüksek seviyelerde organize olmalarına bağlıdır.

Canlı hücrelerin oluşmasından önce ilkel Yeryüzünde abiyotik olarak sentezlenmiş organik moleküller ve polimerler bir araya gelerek "protobiyontları" oluşturmuş olmalıdırlar.

Protobiyontların çoğalma yetenekleri yoktur. Ancak çevrelerine göre çok farklı olan ve kendilerine özel bir "kimyasal iç ortam" oluşturabilir ve bu özel iç ortamda metabolizma ve uyarılabilme gibi hayatla ilgili bazı özellikler gösterebilirler.

Oparin tarafından **koeservat** olarak adlandırılan bir çeşit protobiyont oldukça kararlı olan bir damlacıktır. Böyle bir koerservat içerisinde polipeptit, nükleik asit ve polisakkaritlerin bulunduğu bir süspansiyon çalkalandığında kendiliğinden oluşma eğilimi gösterir.

Koeservatlar genellikle büyük çoğunluğu hidrofob olan makromoleküllerin bir araya gelmesiyle oluşmuş kitlelerdir. Etrafları su moleküllerinden oluşan bir kabukla çevrilidir. Bu kabuk koerservatın stabil olarak kalmasını sağlar.

Koeservat içinde bulunan moleküller arasında enzimler de varsa veya koerservat içerisine enzim verilmişse bu durumda koerservatlar, etraflarından bu enzimlerin substratlarını absorbe edebilir ve yine bu enzimlerin katalize ettikleri reaksiyonların ürünlerini dışarıya salgılayabilirler.

Laboratuar çalışmaları protobiyontların abiyotik olarak üretilmiş organik maddelerden spontan olarak oluşabileceklerini göstermiştir. Protenoidler soğuk suyla karıştırıldıklarında kendi kendilerine **mikrosfer** olarak adlandırılan küçük damlacıklar halinde bir araya gelmektedirler.

Mikrosferler seçici geçirgen bir protein zarla kaplanarak farklı tuz konsantrasyonlarına konulduklarında ise ozmotik şişme veya büzölmeye maruz kalmışlardır. Bazı mikrosferler aynı zamanda zar potansiyeli şeklinde enerji de depolamaktadırlar. Zar potansiyeli zarın iki tarafı

arasındaki voltajdır. Protobiyontlar bu voltajı sinir hücrelerinin yaptığı şekilde deşarj edebilmektedirler. Bu özellik bir uyarılma özelliği olup bütün canlılar için karakteristik bir olaydır.

Ancak mikrosferlerin “canlı” olduğunu söylemek mümkün değildir. Sadece canlılarda bulunan “bir” özelliği gösterdikleri söylenebilir.

Mikrosfer oluşturmak için kullanılan organik maddelerin içerisine bazı lipidlerin ilave edilmesiyle **lipozom** olarak adlandırılan diğer bir tip damlacık elde edilebilir. Kullanılan bu lipidler damlacığın etrafında çift tabakalı bir zar oluştururlar. Bu zar canlı hücrelerin etrafını saran lipitten oluşmuş çift tabakalı sitoplazma zarına çok benzer.

Lipozomlar dinamik bir şekilde davranış sergiler ve bazen daha küçük lipozomları içlerine alarak büyürler. Daha sonra ikiye bölünebilir veya küçük lipozomları “doğurabilirler” (Şekil 30).

Laboratuarda yapılan bu protobiyont modellerinden farklı olarak ilkel Yeryüzü şartlarında denizlerde oluştuğu varsayılan protobi-yontlarda, hücrelerde bulunan ve genetik programa göre yapılmış enzimler yoktu. Ancak bu ortamlarda abiyotik olarak üretilen bazı moleküllerin çok zayıf katalizörlük özellikleri olabileceği düşünülebilir. Ayrıca bu ortamlarda oluşan bazı protobiyontların ilkel bir metabolizmaya sahip oldukları ve bu metabolizma sayesinde zarlarından içeriye aldıkları maddeleri modifiye edebildikleri söylenebilir.

İlkel Yeryüzü şartlarında, içerisinde çok değişik kimyasal özellikleri olan, farklı geçirgenlikleri ve katalitik kapasiteleri bulunan protobiyontlardan oluşmuş bir süspansiyon olduğunu düşünelim. Bu süspansiyon bir göl bir su birikintisi veya bir balçık içerisinde olabilir.

Süspansiyon içindeki protobiyontlardan en kararlı olanlar ve çevrelerinden organik molekülleri en iyi şekilde toplayabilenler büyüyecek ve büyüdükçe de bölünerek çoğalacaklardır. Çoğalırken de içlerinde bulunan kimyasal muhtevalarını yavru protobiyontlara aktaracaklardır. Büyüyüp bölünmede başarılı olamayan diğer protobiyontlar ise ortamdan uzaklaşacaklar ve yok olacaklardır.

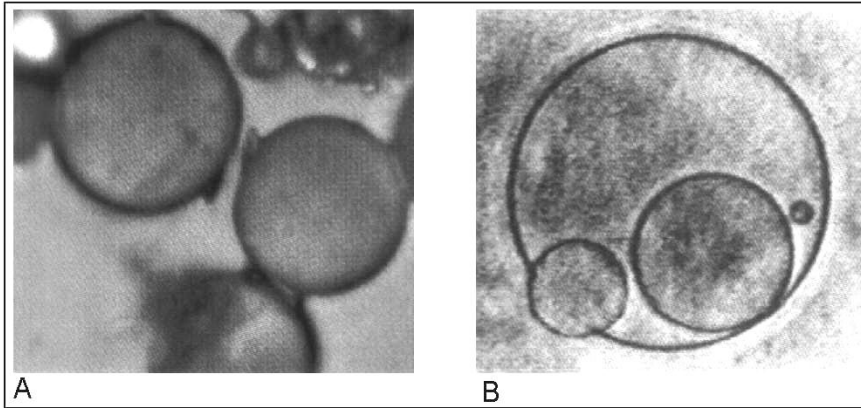
Bu durumda çevre faktörleri bazı protobiyontları diğerlerine tercih etmiş ve bunları seçerek diğerlerine göre favori hale gelmelerini sağlamış olmaktadır. Ancak çeşitli protobiyontlar arasındaki bu şekildeki bir rekabet, başarıyı sürekli hale getiren bir sistem olmadığı için uzun süreli bir iyileşmeye sebep olmaz.

Protobiyontların büyümesi, parçalanması, tekrar büyümesi ve tekrar parçalanması devam ettikçe taşıdıkları kendilerine özel katalizörleri ve fonksiyonel molekülleri gittikçe seyreltik bir hal alacaktır.

Hücre hayatı için haberci ve öncü durumunda olan kimyasal agregatların, bunların özelliklerini kaybetmeden çoğalmalarını sağlayacak bir mekanizma veya bir çeşit genetik sistem olmadıkça oluşmaları veya evrimleşmeleri mümkün değildir.

Ancak genetik bir bilgi bu agregatlarla ilgili anahtar moleküllerin yapılmasını ve bunların yapılması ile ilgili talimatların geleceğe taşınmasını mümkün kılabilir.

Günümüzde bir hücrenin genetik bilgisi DNA üzerinde taşınır. Bu bilginin RNA şeklinde kopyası çıkarılır ve bu kopya da özel enzimler veya diğer proteinler şeklinde tercüme edilir. Hücre bölündüğünde ise bu bilgi DNA’nın replikasyonu ile yeni hücrelere aktarılır.



Şekil 30. Protobiyonların laboratuvarda yapılmış versiyonları. Organik moleküllerden oluşmuş ve bazı biyolojik özellikler gösteren agregatlar. A. Mikrosferler. Protenoidlerin soğutulmuş çözeltilerinden elde edilmişlerdir. Protenoidler amino asitlerin sıcak yüzeyler üzerinde polimerize olmaları şeklinde abiyotik olarak üretilmiştir. Mikrosferler etraflarında bulunan serbest protenoidleri absorbe ederek büyürler. Büyüme, mikrosfer kararsız bir büyüklüğe varıncaya kadar devam eder ve sonunda mikrosfer ikiye bölünür. Şüphesiz bu bölünme canlı bir hücrenin bölünmesi gibi değildir. B. Sulu bir ortamda belli bazı lipidlerin kendiliklerinden bir araya gelerek lipozomları oluşturmaları. Şekilde Emory Üniversitesinde bilim adamları tarafından yapılan bir çeşit lipozomun daha küçük lipozomları üretmesi görülmektedir.

Hücrede DNA → RNA → protein şeklinde gerçekleşen bu mükemmel bilgi aktarma sisteminin ilkel protobiyonlarda birden geliştiğini söylemek mümkün değildir. Bunun yerine böyle bir sistemin çok daha basit proseslerin gittikçe mükemmelleşmesi ve gelişmesi sonucu parça parça ve yavaş yavaş geliştiğini düşünmek daha mantıklıdır. Hatta DNA'dan çok daha önce amino asitlerin, kendi kendine replike olabilen RNA iplikleri üzerinde dizilmesini sağlayan ilkel mekanizmaların olması mümkündür.

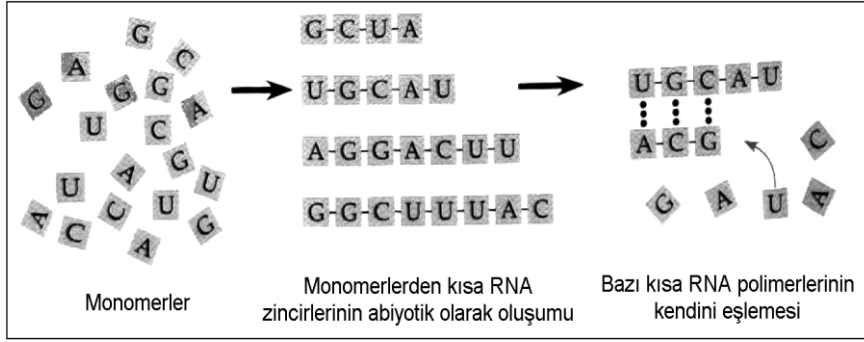
Bu görüşe göre ilk gen DNA molekülleri olmayıp prebiyotik dünyada kendi kendilerine çoğalabilen kısa zincirli RNA molekülleridir.

Birçok bilim adamı “kendi kendine çoğalan RNA” hipotezini test etmiş ve yaptıkları laboratuvar çalışmalarında abiyotik olarak kısa zincirli ribonükleotid polimerleri elde etmişlerdir.

İçerisinde RNA nükleotidleri bulunan bir çözeltiye RNA ilave edildiğinde bu RNA'yı kalıp olarak kullanarak baz çiftleşme kuralına (A-U ve G-S) göre 5 ile 10 nükleotid uzunluğunda RNA ipliklerinin kopya edildiği görülmüştür. Ortama katalizör olarak çinko ilave edildiğinde ise % 1 hata ile 40 nükleotide kadar uzunlukta kopyaların yapıldığı tespit edilmiştir (Şekil 31).

1980'lerde Colorado Üniversitesinden Thomas Cech ve çalışma arkadaşları modern hücrelerde RNA moleküllerinin önemli katalizörler olarak kullanıldıklarını keşfederek hayatın evrimi konusundaki düşüncede önemli bir devrim yapmışlardır.

Bu buluş, hücrede sadece proteinlerin(enzimlerin) katalizörlük yapabileceği inancını ortadan kaldırmıştır. Cech ve arkadaşları modern hücrelerin **ribozim** adı verilen RNA katalizörlerini kullanarak RNA'dan intronları kesip çıkardıklarını bulmuşlardır. Ribozimler aynı zamanda yeni RNA'ların özellikle rRNA, tRNA ve mRNA'ların sentezinde yardımcı olmaktadır.



Şekil 31. RNA'nın abiyotik olarak replikasyonu.

Görüldüğü gibi RNA kendi kendini katalize edebilmektedir ve prebiyotik dünyada da protein (enzim) ve DNA olmadan çok önce RNA moleküllerinin kendi kendilerinin replikasyonlarını katalize etmiş olmaları mümkündür.

Günümüzde birçok biyolog hayatın evriminin ilk periyodunda RNA moleküllerinin hem ilken gen olarak hem de organik katalizörler olarak görev yaptığı bir “RNA dünyası” olduğunu düşünmektedirler.

Laboratuar şartlarında RNA populasyonları üzerinde çalışmalar sonucu bunlar üzerinde “moleküler seviyede” etkili olan bir doğal seleksiyonun olduğu gözlenmiştir.

Düzgün bir sarmal yapı gösteren çift zincirli DNA'dan farklı olarak tek zincirli RNA molekülleri taşıdıkları nükleotidlerin sırasına bağlı olarak çok özel üç boyutlu şekillere sahip olabilirler.

Her zincir, belli bölgelerinde bulunan ve birbirleriyle komplementer olan nükleotidlerin karşılıklı olarak yaptıkları hidrojen bağlarının durumuna göre kendi üzerine farklı şekilde katlanmalar yapar ve kendisine özel üç boyutlu şekiller oluşturur.

Böylece molekülün hem bir genotipi (taşıdığı nükleotidlerin özel sırası) hem de bir fenotipi (komplementer nükleotidlerin karşılıklı yaptıkları hidrojen bağlarından kaynaklanan üç boyutlu yapı ve bu yapının çevresindeki diğer moleküllerle ilişkilerinden dolayı ortaya çıkan konformasyon) olmuş olur.

Bu durumda belli kimyasal özelliklere sahip bir özel çevrede bulunan belli baz sırasına sahip bazı RNA molekülleri diğerlerine göre çok daha karardır. Bunlar çok daha az hata ile ve daha çabuk bir şekilde replikasyonu yapabilirler.

Böylece başlangıçta çok sayıda farklı nükleotid sıralı RNA molekülü bulunan bir çevrede, zamanla bu moleküllerin arasındaki rekabetten dolayı, içinde bulundukları ortamın sıcaklığına, tuz konsantrasyonuna ve diğer kimyasal özelliklerine en iyi şekilde adapte olmuş ve en fazla otokatalitik aktiviteye sahip RNA molekülleri diğerlerine göre yarışı kazanarak hakimiyet kazanırlar.

Kopyalama hatalarından dolayı bu hakim RNA'lardan türeyen RNA'lar da tek bir tip RNA halinde kalmaz ve birbirlerine çok yakın nükleotid sıralarına sahip bir RNA ailesi oluşabilirler.

Orijinal RNA'ların nükleotid sıralarında meydana gelen mutasyonlar seleksiyon sonucu seçilir ve arada sırada meydana gelen kopyalama hataları sonucu da orijinal RNA sırasına göre çok daha kararlı, kendini eşlemede çok daha fazla yeteneğe sahip katlanmaları sonuç verecek nükleotid sıraları olan RNA'lar oluşur.

Bütün bu seleksiyon olaylarının prebiyotik RNA dünyasında da gerçekleşmiş olabileceğini düşünmek mümkündür.

Özel amino asitlerin RNA nükleotidlerinin bazlarına zayıf bağlarla bağlanması tarzında “RNA tarafından yönetilen” ilkel bir protein sentezinin oluşmuş olabileceğini düşünmek mümkündür.

RNA’nın nükleotid bazları, birkaç amino asidi birbirleriyle bağ yapmaya yetecek kadar uzun bir süre boyunca bir arada tutacak şekilde bir kalıp olarak görev yapabilirler. Modern ribozomların yapısında bulunan rRNA’lar da benzer şekilde görev yapmaktadır.

RNA kısa zincirli bir polipeptit sentezlemiş ve sentezlenen bu polipeptit de RNA molekülünün kendini eşlemesinde bir enzim olarak yardımcı olmuşsa, moleküler kooperasyon ve yarış dahil olmak üzere, ilk kimyasal dinamikler başlamış demektir.

Genetik bilginin replikasyon ve translasyonuna doğru atılmış bu ilk adımlar, RNA ve polipeptitlerin bir zarla çevrilmiş ve bir paket içerisine alınmış olmasından çok daha önce atılmış olabilir (Şekil 32).

İlkel RNA genlerinin ve bunların ürünleri olan polipeptitlerin bir zar içerisinde paketlenmiş olması hayat ilk oluşumu yolunda çok önemli bir aşama olmalıdır. Bu olay bir kere gerçekleştiğinde protobiyontlar artık bağımsız birimler halinde evrimleşebilecek duruma gelmiş olurlar.

Dağınık bir şekilde bulunmak yerine mikroskobik bir hacim içerisinde bir arada konsantre bir şekilde bulunan kimyasal bileşikler arasında gerçekleşecek bir moleküler koordinasyon protobiyontların başarısını arttıran bir faktör olabilir.

Mesela bir RNA molekülünün, çevreden alınan inorganik kükürt moleküllerinden enerji elde edebilen bir enzimi sentezlemiş olduğunu düşünelim. Bu enerji protobiyont içerisinde RNA replikasyonu dahil diğer reaksiyonların gerçekleşmesi için kullanılacaktır.

Bu genin doğal seleksiyon tarafından seçilerek favori hale getirilmesi, ancak şifrelediği ürününün protobiyont içerisinde tutulması ve çevredeki diğer rakip RNA’lar tarafından kullanılmasına fırsat verilmemesi sonucu mümkün olabilir.

Yukarda anlatılmaya çalışılan senaryoda hipotetik bir ilkel hücre tasarlanmıştır. Bu hücre tasarlanırken çevreden seçilerek bir araya gelen ve konsantre olan monomerlerin bulunduğu kitleye genetik bilgi verilmiş ve verilen bu genlerin programlarına göre üretilen enzimlerle polimerlerin üretilmesi ve diğer kimyasal reaksiyonların gerçekleşmesi sağlanmıştır.

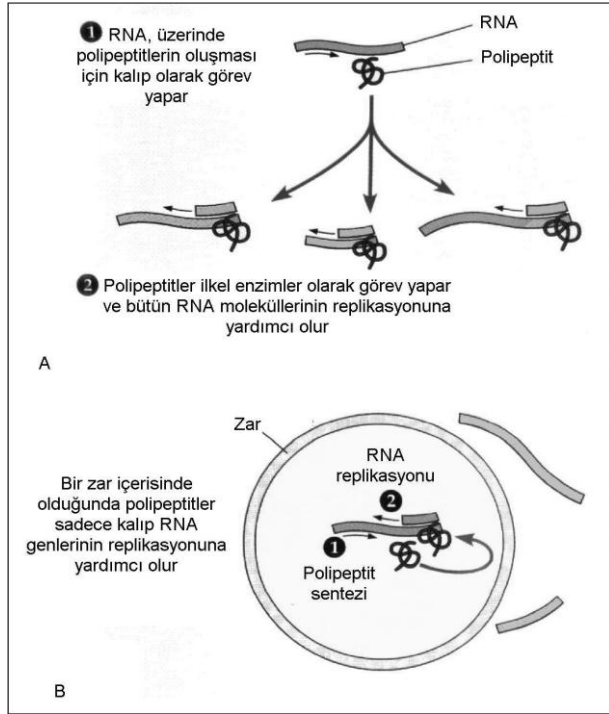
Böyle tasarlanan bir protobiyont büyür ve bölünerek genlerinin kopyalarını yavrularına verir.

Bu şekilde senaryolaştırılan abiyotik süreçler sonucunda başlangıçta sadece böyle bir protobiyont oluşmuş olsa bile bu protobiyontun nesilleri zamanla mutasyonlar ve RNA’larının kopyalanması sırasında yaşanan hatalardan dolayı farklı hale geleceklerdir. Bu ise, farklı fertlerin farklı çoğalma başarılarının olmasından dolayı, muhtemelen ilkel metabolizma ve kalıtım olaylarında çok sayıda iyileşmeler yapacak ve bu iyileşmelerin birikimini sağlayacaktır.

Bu birikimlerden en önemlisi DNA’nın kalıtsal materyal olarak ön plana çıkmasıdır. Başlangıçta RNA, üzerinde DNA nükleotidlerinin bir araya gelmesi ve dizilmesi için bir kalıp olarak kullanılmış olabilir. Genetik bilginin depolanması bakımından DNA RNA’ya göre çok daha kararlı bir moleküldür. DNA ortaya çıktıktan sonra RNA molekülleri genetik programın gerçekleşmesinde günümüzdeki modern görevlerine başlamışlar ve sonuçta “RNA dünyası” yerini “DNA dünyasına” terk etmiştir.

Laboratuarda yapılan simülasyonlarla yukarda açıklanan kimyasal evrimin ilkel Yeryüzünde hayatın başlamasını “gerçekten” sağlamış olduğunu ispat etmek mümkün değildir. Ancak laboratuarda yapılacak deneylerle bazı önemli anahtar basamakların nasıl gerçekleştiğini göstermek mümkündür.

Hayatın orijini konusu günümüzde de bilimsel bir spekülasyon olmaya devam etmekte ve hayatın oluşumu ile ilgili anahtar süreçler konusunda çok sayıda farklı görüşler ve teklifler ileri sürülmektedir.



Şekil 32. Moleküler kooperasyonun başlangıcı ile ilgili hipotezler. A. Bir RNA molekülünün hem kendini eşlemek için hem de amino asitlerin sıraya dizilmesi ve birbirlerine bağlanarak polipeptitleri oluşturması için kalıp olarak görev yapması. Bu modele göre bir RNA molekülü bir polipeptidin sentezini yönetmek suretiyle kendi replikasyonunu teşvik etmektedir. Sentezlenen polipeptit RNA molekülünün kendini eşlemesine yardımcı olacak bir enzim şeklinde görev yapacaktır. Böyle bir kooperasyon genetik bilginin protein yapısı haline transkripsiyonunun ilk adımı olabilir. Ancak bu moleküller bir protobiyont içinde bir arada değilse proteinin bir enzim olarak faydalı olması RNA moleküllerinin enzim özellikleri ile paylaşılmış olabilir. B. Bu modele göre RNA/poliipeptit kooperasyonunun bir zar içerisinde gerçekleştiği ön görülmektedir. Bu modelde RNA genleri ürettikleri protein ürünlerinden çok yoğun şekilde faydalanırlar.

Bazı araştırmacılar Yeryüzünde organik monomerlerin abiyotik olarak sentezinin hayatın başlangıcı için ilk basamak olup olmadığı konusunda tereddüt duymaktadırlar. Organik bileşiklerden en azından bir kısmının ilkel Yeryüzüne uzaydan gelmiş olması mümkündür.

Panspermia adı verilen bu görüşe göre ilkel Yeryüzüne çarpan yüz binlerce meteorit ve kuyruklu yıldız beraberlerinde organik molekülleri de getirmişlerdir. Modern asteroidlerde, amino asitler dahil, dünya dışında yapılmış organik moleküller bulunmuştur. Muhtemelen bu şekilde organik moleküller taşıyan asteroidler ilkel Yeryüzüne ilk organik maddeleri taşımışlardır.

Biyokimyacılar bir meteoritten elde ettikleri organik molekülleri suyla karıştırmışlar ve bunların su içerisinde küçük vesikülleri oluşturduğunu görmüşlerdir.

Hem panspermia hem de ilkel Yeryüzünde gerçekleşen kimyasal evrim, hayatın ilk oluşumunu sağlayacak organik molekül havuzuna katkıda bulunmuşlardır. Ancak bu konuda araştırma yapan birçok bilim adamına göre dünya dışı kaynakların Yeryüzündeki organik havuza katkısı çok azdır.

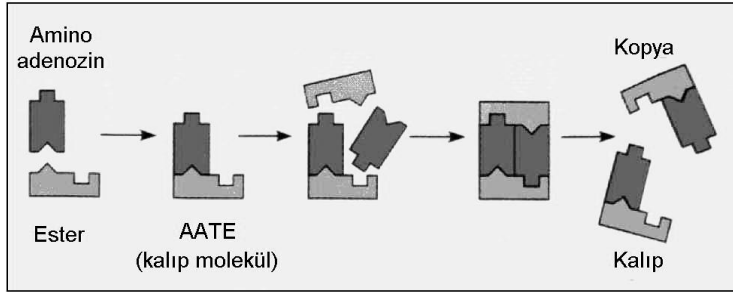
Hayatın orijini konusu ile ilgilenen bazı bilim adamları “RNA dünyası” fikrine karşı

çıkılmaktadırlar. Bunlara göre çok kısa da olsa RNA zincirleri, kendi kendilerini eşleyemeyecek kadar çok kompleks moleküllerdir. 1991’de Massachusetts Teknoloji Enstitüsünde Julius Rebek ve çalışma arkadaşları kendi kopyasını oluşturmak için kalıp olarak görev yapabilen bir organik madde sentezlemişlerdir. Bu buluş nükleik asitlerden önce daha basit kalıtım sistemleri olduğunu savunan alternatif yeni bir hipotezin gelişmesine sebep olmuştur (Şekil 33).

Hayatın “nerede” başladığı da diğer bir tartışma konusudur. Yakın zamana kadar araştırmacıların büyük çoğunluğu hayatın ilk defa sığ sularda veya ıslak sedimentlerde başladığını savunmaktaydılar. Ancak günümüzde bazı bilim adamları bu görüşe karşı çıkmaktadırlar.

Bunlara göre hayatın başladığı zamanlarda Yeryüzü hayatın oluşması için son derece uygunsuz bir şekildedir. Güneş sisteminin oluşumundan geriye kalan atıklar olan asteroidler ve kuyruklu yıldızlar Yeryüzünü ve diğer genç gezegenleri yoğun şekilde bombardıman etmekteydi. Henüz başlangıç halinde olan hayatın, bu kozmik saldırı karşısında varlığını sürdürmesi mümkün olamazdı.

Buna karşılık hayatın, bu saldırıdan çok daha az etkilenen deniz tabanlarında gelişmiş olması çok daha mümkündür.



Şekil 33. Kendi kendine çoğalabilen sentetik molekül. Kendi kendinin kopyasını yapan oldukça basit bir organik molekülün laboratuarda üretilmesi Yeryüzünde hayatın ilk defa nasıl başladığı konusundaki görüşleri derinden etkilemiştir. Üretilen molekül amino-adenozin triasit ester (AATE) olup biri amino adenozin ve diğeri ester olmak üzere iki bileşenden oluşmuştur. Bu iki bileşenin bol miktarda bulunduğu bir ortamda AATE bir kalıp olarak görev yaparak diğer AATE moleküllerinin sentezlenmesini katalize eder. Ancak hiçbir bilim adamı buna bakarak ilk genetik maddenin AATE'ye benzediğini iddia etmemektedir. Fakat bu araştırma nükleik asitlerden daha küçük moleküllerin de kendi kendilerine çoğalabileceklerini göstermesi bakımından önemlidir.

1970’lerin sonuna doğru derin denizlerdeki volkanik bacaların keşfedilmesi bu bacaların hayatın ilk oluşumu sırasında protobiyontlar için kimyasal öncüleri ve gerekli enerjiyi sağlamış olabilecekleri ihtimalini ortaya çıkarmıştır.

Moleküler filogenetik analizleri, modern prokaryotların atalarının çok sıcak ortamlarda rahatlıkla yaşayabildiklerini ve inorganik kükürt bileşikleriyle geçinmiş olabileceklerini göstermiştir. Bilindiği gibi derin deniz ortamlarında bu bileşikler bol miktarda bulunmaktadır.

Günter Wachtershäuser ve arkadaşlarının yaptıkları laboratuvar araştırmaları derin denizlerdeki volkanik bacaların ve volkanların, hücrelerin enerji metabolizmalarında kullandıkları asetil koenzim A gibi bazı organik bileşiklerin abiyotik kaynakları olabileceklerini göstermiştir.

Volkanik bacalarda ve derin deniz volkanlarının etrafında bol miktarda bulunan demir ve nikel sülfürler asetik asidin ve karbon monoksit ve hidrojen sülfürden asetil koenzimin öncülerinin oluşumunu katalize etmişlerdir. Wachtershäuser’in düşüncesine göre ilk hayat muhtemelen bu reaksiyonların yaygın olduğu bir ortamda ortaya çıkmıştır. Daha sonra bu

reaksiyonlar en ilkel metabolizma şeklinde adaptasyon geçirmişlerdir.

Geniş anlamda ele alındığında hayatın Yeryüzüne özel olmadığı ve diğer gezegenlerde de hayatın olabileceği hipotezi günümüzde bilimsel araştırmalara “değer” bulunmaktadır.

Jüpiter’in aylarından birisi olan Europa’nın buzla kaplı yüzeyinden alınan fotoğraflar, bu ayın yüzeyinin altında sıvı halde suyun bulunduğu ve bu suda prokaryotik bir hayatın bulunabileceği hipotezinin ileriye sürülmesine sebep olmuştur.

Mars gezegeninden gelen ve Antarktika’da bulunan meteoritlerde görülen fosilleşmiş prokaryotlara benzeyen yapılar uzun süredir tartışma konusudur. Bu yapıların Mars’taki ilk hayatın işaretleri olduğunu savunanların yanında bunların yapay oluşumlar olduğunu söyleyenler de vardır.

Mars yüzeyi kuru, soğuk ve hayatın olmadığı bir çöl şeklindedir. Ancak milyarlarca yıl önce muhtemelen bu ortam nispeten ılıktı ve sıvı halde su ve karbondioksit bakımından zengin bir atmosfer bulunmaktaydı. Gezegen yaşanmadan önce dünyamızdakine benzer bir şekilde prebiyotik kimyasal olayların burada da olması muhtemeldir.

Bilim adamları yakın gelecekte yapılacak olan keşiflerle Mars’ta olduğu zannedilen mikrobiyal hayat konusunda çok daha fazla delilin elde edileceğine inanmaktadırlar.

Mars’ta hayat gelişmiş ve sonradan yok mu olmuştur, yoksa gezegende meydana gelen olaylar sonucu prebiyotik kimya henüz herhangi bir hayat formu oluşmadan sönüp gitmiş midir?

Birçok bilim adamı Mars’a, Yeryüzünün prebiyotik kimyası konusunda ileri sürülen hipotezleri test etmek için ideal bir ortam olarak bakmaktadır.

Hayatın Yeryüzünde mi yoksa gezegenimiz dışında bir yerde mi başladığı konusundaki tartışmaların sonu gelmez görünmektedir. Burada sadece birkaç örnek verilmiştir.

Ancak nerede başlarsa başlasın prebiyotik kimyasal maddelerin toplanması, polimerize olması ve hatta çoğalması ile bu molekül kitlelerinin en basit bir prokaryot hücreyi oluşturması arasında çok derin uçurum vardır. Bu uçurumun doldurulması ise birdenbire meydana gelen radikal değişimlerle değil çok sayıda küçük evrimsel basamaklarla olmak zorundadır.

Bir zarla çevrili, genetik programlarını çoğaltabilen ve metabolizmaları olan yapıları hangi noktada “protobiyont” olarak tarif etmeyi bırakıp “canlı hücre” olarak tanımlamaya başlayacağımız konusu canlılığın tanımlanması konusundaki görüşlerimiz kadar belirsiz ve karanlıktır.

Başlıca canlı grupları

Prokaryotların Yeryüzünde en azından 3.5 milyar yıldan beri varlıklarını sürdürdüklerini ve diğer bütün canlı nesillerinin bu prokaryot atalardan geliştiklerini bilmekteyiz.

Sistematikçiler geleneksel olarak “Alem”i en yüksek ve kapsamlı taksonomik kategori olarak kabul ederler.

Önceleri canlıların “Bitkiler” ve “Hayvanlar” olarak sadece iki alemde toplanmış olduğu kabul edilmekteydi. Bunun sebebi genel olarak makroskopik ve karasal bir ortamda yaşamamız ve karşılaştığımız canlı örneklerinin nadiren bu iki kategorinin dışında kalmasıydı.

Hayvan ve bitki olarak iki aleme dayalı bir sistematik şema aynı zamanda formal taksonominin de uzun zamanlar boyunca kullandığı bir geleneği olmuştur. Linnaeus bilinen bütün canlı formlarını bitki ve hayvan alemleri arasında dağıtmıştır.

Mikroskobik alemin keşfedilmesinden sonra bile bu iki alemli sistemin kullanılması devam etmiş ve mikroskobik canlılar belli bazı özelliklerine göre bu iki alemden birisi içerisinde kabul edilmiştir.

Mesela bakteriler katı bir hücre çeperleri olduğu için bitkiler alemi içerisine

yerleştirilmiştir.

Kloroplastları olan tek hücreli eukaryot organizmalar da bitki olarak kabul edilmiştir.

Hiçbirisinin fotosentez yapmaması ve yeşil bitkilerle yapısal olarak çok az ortak noktaları olmasına rağmen funguslar da kısmen sabit ve toprağa bağlı olarak yaşamalarından dolayı bitki olarak sınıflandırılmışlardır.

Protozoa olarak bilinen tek hücreli, hareket eden ve gıdalarını fagositozla elde eden yaratıklar bu ikili sistemde hayvan olarak düşünülmüştür.

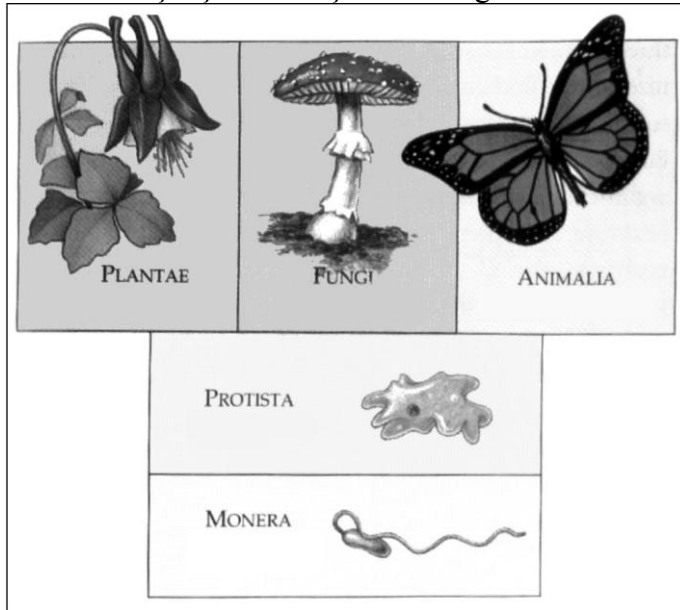
Euglena gibi hareket eden ancak fotosentez yapan mikroorganizmalara hem botanikçiler hem de zoologlar sahip çıkmışlar ve bu organizmalar hem bitki aleminin hem de hayvan aleminin taksonomilerinde gösterilmiştir.

Daha sonra bütün bu karışıklıkları önlemek amacıyla bu iki alemden başka diğer başka alemleri içine alan sınıflandırma şemaları ileri sürülmüştür. Bunlar arasında Cornell Üniversitesinden Robert H. Whittaker'in 1969'da ileri sürdüğü beş alem temeline dayalı sınıflandırma sistemi en çok kabul gören sistemdir.

Whittaker'in sisteminde bulunan beş alem Monera, Protista, Plantae, Fungi ve Animalia alemleridir (Şekil 34).

Beş alemlili bu sistemde **prokaryot** ve **eukaryot** olarak başlıca iki farklı hücre tipi vardır. Genel olarak bakterilerden oluşan prokaryotlar diğer bütün eukaryotlardan ayrılarak Monera aleminde toplanmıştır.

Ancak bütün prokaryotların Monera aleminde toplanması hücre yapıları ve diğer özellikler göz önüne alındığında karışıklığa sebep olduğundan bu beş alemlili sistemden başka son zamanlarda iki farklı sınıflandırma sistemi daha teklif edilmiştir. Bu sistemler ve beş alemlili sistemle karşılaştırılması Şekil 35'te görülmektedir.



Şekil 34. Geleneksel beş alemlili sınıflandırma sistemi.

Üç ayrı sınıflandırma sisteminde de çok hücreli eukaryotlar Plantae, Fungi ve Animalia olarak üç alemden toplanmaktadır. Bitkiler, funguslar ve hayvanlar genel olarak yapı ve hayat döngüleri bakımından birbirlerinden farklı olan organizma gruplarıdır.

Whittaker bu üç alemleri birbirinden ayırırken kriter olarak bu gruplara girecek olan organizmaların beslenme şekilleri arasındaki farkları kullanmıştır.

Bitkiler beslenme bakımından ototrofturlar. Kendi gıdalarını fotosentez yoluyla kendileri yaparlar.

Funguslar heterotrof olarak beslenirler ancak gıdalarını hücreleri içerisine dışardan absorbe ederek alırlar. Fungusların büyük çoğunluğu bozucu olup gıda kaynaklarının içerisine gömülmüş olarak yaşarlar. Bu ortama sindirim enzimleri salar ve sindirilen gıda partiküllerini hücrelerine absorbe ederler.

Hayvanlar ise gıdalarını özel sindirim sistemleri içerisine alır ve bu sistem içerisinde sindirerek beslenirler.

Protista, beşli sınıflandırma sisteminde heterojen bir alemdir. Bitki, fungus veya hayvan olarak tanımlanmayan bütün eukaryotlar bu alemde toplanmıştır. Protistanın büyük kısmı tek hücreli organizmalardır. Ancak Whittaker'in sisteminde Protista alemi aynı zamanda tek hücreli protistlerin doğrudan ataları olduklarına inanılan, nispeten basit çok hücreli organizmaları da içerisine almaktadır.

Beş alemlî sistem

Monera	Protista	Plantae	Fungi	Animalia
--------	----------	---------	-------	----------

Sekiz alemlî sistem

Bacteria	Archaea	Archaezoa	Protista	Chromista	Plantae	Fungi	Animalia
----------	---------	-----------	----------	-----------	---------	-------	----------

Üç Süper alemlî (domain) sistem

DOMAIN BACTERIA	DOMAIN ARCHAEA	DOMAIN EUKARYA (Eukaryotes)					
		Archaezoa	Euglenozoa	Alveolata	Stramenopila	Rhodophyta	
						Plantae	Fungi
							Animalia

Şekil 35. Beş alemlî sistem ve diğer alternatif sistemlerle karşılaştırılması. Sekiz alemlî sistemde mikroorganizmaların belli bazı nesilleri ile ilgili taksonomik problemleri çözmek için Monera ve Protista alemleri bölünmüştür. Prokaryotlar (Monera alemi) Eubacteria ile Archaeobacteria arasında görülen evrimsel divergensle ilgili moleküler delillerin ışığı altında Bacteria ve Archaea olarak iki aleme ayrılmıştır. Protista ise Archaezoa, Protista ve Chromista olarak üç alemlî ayrılmıştır. Üç domain temeline dayalı sistem ise diğer sistemlere göre Bacteria ile Archaea arasındaki evrimsel ayrılmaya çok daha fazla önem vererek bunları “domain” adı verilen iki ayrı süper alem altında toplamıştır. Eukaryotlar ise Eukarya adı altında üçüncü bir süper alem (domain) olarak sınıflandırılmış ve bu süper alem altında Archaezoa, Euglenozoa, Alveolata, Stramenopila, Rhodophyta, Plantae, Fungi ve Animalia olarak sekiz ayrı alem ayrılmıştır.

Beş alemlî sınıflandırma sistemi özellikle Protista aleminin heterojen olmasından dolayı doğal bir sistem değildir.

Son zamanlarda sistematikçiler beş alemlî sistemde problem olan organizma grupları arasındaki evrimsel ilişkileri araştırmak amacıyla yaptıkları nükleik asit ve protein yapılarının karşılaştırmaları sonucunda beş alemlî sistematige alternatif olarak diğer iki sistemi ileri sürmüşlerdir.

Özellikle bunlardan üç süper alem (domain) temeline dayalı sistem bilim adamları arasında geniş kabul görmektedir. Bu sistemde bütün canlıların temel üç farklı silsilesi esas alınmakta ve bunlar Bacteria, Archaea ve Eukarya olarak üç süper alem (domain) olarak ayrılmaktadır.

Kaynaklar

- Barrett, J.M., Abramoff, P., Kumaran, A.K., Millington, W.F. *Biology*. Prentice-Hall New Jersey USA 1986.
- Campbel, N.A., Reece, J.B. Mitchell, L.G. *Biology*. fifth edition, Addison Wesley Longman Inc. California 1999.
- Ridley, M. *Evolution*. Blackwell scientific Publ., Massachusetts USA 1993.
- Simpkins, J., Williams, J.I. *Advanced Biology*. Thirt edition, Collins Educational 1997.
- Starr, C., Taggart, R. *Biology The Unity and Diversity of Life*. Sixth edition, Wadsworth Publ. Comp. Belmont, California 1992.

İndeks

A

AATE, 135
Adaptif evrim, 49
adaptif radyasyon, 71, 72, 73, 85
allometrik gelişme, 87, 88
allopatrik populasyonlar, 67
Allopatrik tür oluşumu, 67
allopoliploidi, 72, 74, 75, 76
Alveolata, 139
Ammospermophilus harrisi, 69
Ammospermophilus leucurus, 69
anagenesis, 57
Angiospermiler, 100
Animalia, 137, 138, 139
Archaea, 119, 139, 140

Archaeobacteria, 139
Archaezoa, 139
argon 40, 103
Aristo, 1, 4
Arkean, 16, 97
artık organ, 20, 21
ayırıcı (assortatif) çiftleşme, 38

B

Bacteria, 119, 139, 140
Basilosaurus, 17
Beagle, 6, 7
Bering Boğazı, 15
Binominal sistem, 59, 106
Biston betularia, 24, 52
Biyolojik tür kavramı, 59, 67

Bufo americanus, 59
Büyük Kanyon, 68

C

Canis latrans, 64
Cech, 130
Chicxulup, 101
Chromista, 139
Cunha, 35
Cuvier, 2, 3, 5
Cyprinodon, 69

D

D. heteroneura, 79, 81
D. simulans, 78
Dağıtıcı seleksiyon, 53
Dallanarak evrim, 57
Darwin, 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 23, 25, 35, 39, 41, 49, 54, 56, 82, 87
Darwin uygunluğu, 49
DDT, 43
Dendrobium, 61
dengelenmiş polimorfizm, 45, 46, 77
DNA restriksiyon haritaları, 112
DNA sekans analizi, 114
Dobzhansky, 26
doğal teoloji, 1, 5
domain, 139, 140
Drosophila, 13, 41, 78, 79, 81, 89

E

Eflatun, 1
ekolojik tür kavramı, 66, 67
Eksaptasyon, 86, 87
Equisetum, 51
Equus, 89, 91
Eubacteria, 139
Euglena, 137
Euglenozoa, 139
Eukarya, 139, 140
Eukaryotlar, 139
Europa, 136
Evrimsel sistematik, 107
evrimsel tür kavramı, 66, 67

F

Felis pardalis, 18, 84
fenetik metot, 108
filetik evrim, 57
Filogenetik rekonstriksiyon, 106
filogenetik sistematik, 108
filogeni, 105, 108, 109, 110
Foraminifera, 81
Fox, 126
frekansa bağlı seleksiyon, 47
Fungi, 137, 138, 139

G

Galapagos, 6, 7, 12, 35, 53, 56, 71, 107
gen akımı, 25, 31, 35, 36, 51, 64, 65, 66, 74
gen havuzu, 27, 28, 30, 31, 32, 34, 70, 73
genetik sürüklenme, 25, 31, 32, 33, 34, 36, 51, 70, 85
genetik yapı, 28, 38, 45, 58
Geospiza fortis, 12
Gondwana, 96, 98
Gould, 70
gradualistik model, 81
gradualizm, 3, 4, 11
gradualizm teorisi, 3
Gronland, 119
grup dışı karşılaştırma, 109
Gymnospermiler, 99, 100

H

Haldane, 123
halka türler, 14
Hardy-Weinberg dengesi, 29, 31
Hardy-Weinberg denklemi, 30
Hardy-Weinberg kuramı, 28, 29
Hawaii, 71, 79, 81
heterokroni, 88, 89
hibrit dinçliği, 47
Hibrit zonu, 80
Homarus americanus, 59
Homeosis, 88
homeotik genler, 89
Homolog nükleotid sıraları, 115, 116
homolog yapılar, 18
Hox kompleksi, 89, 90
Hugo de Vries, 74
Hutton, 3, 4
Hyla chrysoscelis, 58
Hyla versicolor, 58
Hyracotherium, 89, 90, 91

I

ichthyosaur, 16
indeks fosiller, 95
İridyum, 100, 101

J

jeolojik zaman cetveli, 95
Jura, 96, 100
Jüpiter, 136

K

Kambriyen, 95, 98, 102, 103
kantitatif karakterler, 25, 40
Karbon 14(¹⁴C), 103
Katastrofizm, 3
kendine döllek, 38, 72
kesikli model, 17, 82, 84
kladistik yaklaşım, 108

kladogenesis, 57
kladogenez, 92
kladogram, 109
klasifikasyon, 106, 108
klin, 42, 43, 80
koeservat, 127
kohezyon tür kavramı, 66, 67, 79
konvergent yapılar, 19
Kratase, 100, 101
kurucu etki, 33, 35, 70, 82

L

Lamarck, 4, 5, 6, 20
Larus argentatus, 14
Larus fuscus, 14, 15
Laurasia, 98
Letal mutasyon, 37
Levha tektonik teorisi, 96
Liem, 87
Linnaeus, 2, 8, 57, 58, 106, 137
lipozom, 127
Lyell, 4, 7, 11

M

Makroevrim, 57, 85
Malthus, 10
Mars, 136
Mayr, 9, 26, 59
Mendel, 25, 26
Mezozoik, 16, 95, 100
mikroevrim, 24, 30, 39, 69, 81, 85
mikrosfer, 127, 129
Miohippus, 91
Mississippi Nehri, 68
modern sentez, 26
moleküler saat, 23, 117
Monera, 137, 138, 139
monofiletik, 108
morf, 40, 48
morfolojik divergens, 18, 19
morfolojik konvergens, 18
Morfolojik tür kavramı, 65, 67

N

Nautiloid, 51, 52
Nautilus, 52
Neanderthal, 118
nesil, 8, 91, 106
nispi uygunluk, 49, 50
nötr mutasyonlar, 23, 37, 70, 116
nötr teorisi, 26
nötr varyasyonlar, 48

O

Oenothera gigas, 74
Oparin, 123, 127
Ordovisiyen, 98

Ortak hücreli anemi, 46
ortak ilkel karakterler, 109
Otopoliploidi, 72, 74

Ö

Ölüm Vadisi, 68
örnekleme hatası, 32

P

Paleontoloji, 105
Paleozoik, 16, 95, 98
Pangea, 96, 99, 100
Panspermia, 134
Papilio, 24, 48
Papilio dardanus, 24, 48
Parahippus, 91
Paris Bazeni, 2
PCR, 114, 118
pedomorfoz, 88
Permien, 98, 99
Peromyscus maniculatus, 64, 65
Plantae, 137, 138, 139
polifiletik, 108
polimorfik popülasyon, 40
poliploidi, 72, 76, 82
potasyum 40, 103
Prekambriyen, 16, 95, 98, 121
Protenoidler, 126, 127, 129
Proterozoik, 16, 95, 97
Protista, 98, 137, 139
Protistler, 121
protobiyontlar, 127, 128, 132, 135
Protozoa, 137
punctuational model, 17, 82

R

radyometrik, 102, 103
Radyometrik, 105
Rana, 62
rasemizasyon, 103
Rebek, 134
regülatör genler, 22, 84
restriksiyon haritası, 112
retinitis pigmentosa, 35
Rhodophyta, 139
ribozim, 130
RNA dünyası, 130, 132, 134

S

S. maritima, 76
seksüel dimorfizm, 54
seksüel seleksiyon, 54, 55, 79
Senozoik, 16, 95, 100, 101
Silüriyen, 98
simpatrik popülasyonlar, 68
Simpatrik tür oluşumu, 67, 72, 76
Simpson, 26

sitokrom c, 23, 111, 116

Soy ağacı, 105

Spartina alterniflora, 76

Spartina anglica, 76

Sphenophyte, 51

Spilogale gracilis, 61

Spilogale putorius, 61

Stabilize edici seleksiyon, 50, 51, 81

Stanley, 92, 123, 125

Stebbins, 26

Stramenopila, 139

stromatolit, 119, 120

Sturnella magna, 61

S

şişeboynu etkisi, 33

T

T. monococcum, 78

T. tauschii, 78

Takson, 106

Taksonomi, 8, 106

Tanım tür kavramı, 65, 67

tercihli çiftleşme, 31, 39, 67

Tetis denizi, 99

Thamnophis, 60

Trias, 100

Tristan, 35

Triticum, 76, 78

Triticum aestivum, 76

tür seleksiyonu, 92

Türlerin Orijini, 1, 8, 9, 25

Tyrannosaurus rex, 118

U

uniformitarianizm teorisi, 4

uranyum²³⁸(²³⁸U), 103

Urey, 123, 124, 125

Ursus americanus, 59

Ursus arctos, 59

Ursus maritimus, 59

Ü

üreme izolasyonu, 60, 65, 80

V

Victoria Gölü, 77

W

Wachtershäuser, 126, 135

Wallace, 7

Whittaker, 137, 138, 139

Y

Yarılma zamanı, 102

Yönlendirici seleksiyon, 50, 52, 53

Yucatan, 101

İçindekiler

EVİRİM.....	1
TARİHSEL GELİŞİM	2
Evrimin delilleri	10
Biyocoğrafya.....	11
Fosil kayıtları	12
Karşılaştırmalı anatomi	13
Karşılaştırmalı embriyoloji	17
Moleküler biyoloji.....	18
POPULASYONLARIN EVRİMİ (MİKROEVİRİM)	18
Populasyon genetiği.....	19
Populasyonun genetik yapısı.....	20
Mikroevrim faktörleri	23
Genetik sürüklenme	24
Şişeboynu etkisi	25
Kurucu etki.....	26
Gen akımı	27
Mutasyonlar	27
Tercihli çiftleşme	28
Doğal seleksiyon.....	29
Genetik varyasyon.....	29
Populasyon içi varyasyonlar	30
Populasyonlar arası varyasyonlar	31
Mutasyonlar ve rekombinasyonlar	31
Mutasyonlar	31
Rekombinasyonlar	33
Diploidi	33
Dengelenmiş polimorfizm.....	34
Nötr varyasyonlar.....	35
Adaptif evrim bakımından doğal seleksiyon.....	36
Doğal seleksiyonun etki şekilleri	37
Seksüel dimorfizm	39
TÜRLERİN ORJİNİ	41
Tür kavramı	42
Biyolojik tür kavramı	43
Üreme izolasyonu	43
Prezigotik engeller	44
Postzigotik engeller.....	45

Diğer tür kavramları.....	47
Tür oluşumu	49
Coğrafik izolasyon ve allopatrik tür oluşumu	49
Simpatrik tür oluşumu.....	52
Populasyonda tür oluşumunu sağlayan genetik değişimler.....	56
Adaptif divergens	56
Hibrit zonları ve kohezyon tür kavramı	58
Tür oluşumuna yeterli olacak genetik değişim.....	59
Tür oluşum modelleri	59
MAKROEVİRİM	62
Evrimsel eğilimler	65
Fosil kayıtları ve jeolojik zamanlar	67
Fosillerin yaşı.....	68
Nispi yaş belirleme.....	68
Mutlak yaş belirleme.....	74
Filogeni ve sistematik.....	75
Moleküler sistematik.....	79
Proteinlerin karşılaştırılması	80
DNA-DNA hibridizasyonu	80
Homolog nükleotid sıralarının karşılaştırılması	82
Moleküler saat.....	83
Fosil DNA araştırmaları.....	85
HAYATIN ORİJİNİ	85
Prebiyotik kimyasal evrim ve ilk canlı	87
BAŞLICA CANLI GRUPLARI	98
KAYNAKLAR	101
İNDEKS	101

Önsöz

Evrin teorisi, ortaya atıldığı günden beri gerek biyolojide gerekse diğer entellektüel çevrelerde en fazla tartışma konusu olan bir fikir ve görüştür. Biyolojinin diğer hiç bir dalında ve konusunda ortaya atılan yeni görüşler ve fikirler evrim fikri kadar ilgi çekmemiş ve üzerinde tartışılmamıştır.

Evrin teorisi hayatın ve organizmaların yeryüzünde geçmişten günümüze kadar nasıl bir gelişim seyri izleyerek farklılaşıp çeşitlendiğini açıklamaya çalışır. Evrimci bir görüşe göre hayat sürekli değişim ve farklılaşma gösteren bir süreçtir. Bu sürecin başlıca dinamikleri ise doğal seleksiyon ve mutasyonlardır.

Canlıların genetik programları sürekli olarak mutasyonlar ve benzer faktörlerle değişirler. Bu değişim sonucu farklı özellikler kazanan organizmalar, içinde bulundukları ve kendileri gibi değişken olan çevreye uyum problemi ile karşılaşır. Uyabilenler varlıklarını sürdürürler uyamayanlar ise elimine olarak ortadan kalkarlar.

Evrin görüşüne göre hayat geçmişten günümüze sürekli olarak dallanıp gelişen bir ağaca benzer. Canlılar tıpkı bir ağaç gibi bir kaynaktan defalarca dallanarak günümüze kadar gelmişler ve günümüzdeki tür çeşitliliğini oluşturmuşlardır. Evrim ağacının çatallandığı her noktada bir ortak ata bulunur. Yeni nesiller bu ortak atadan dallanarak gelişirler.

Biyolojinin gelişme ve ilerlemesine paralel olarak evrim görüşünün kendisi de zaman içinde gelişmiş ve “evrimleşmiştir”. Özellikle paleontolojinin ve moleküler biyolojinin ilerlemesi ve bu bilim dallarında yeni bulguların elde edilmesi evrimci görüşte de çok önemli “revizyonların” yapılmasına sebep olmuştur.

Ancak ayrıntıda birçok tartışma olsa da günümüzde biyoloji çevrelerinde evrim görüşünün tamamen yerleşmiş olduğunu söylemek mümkündür. Artık biyolojinin bütün dalları evrim görüşünün ışığında ve prensipleri çerçevesinde çalışmakta ve değerlendirmeler buna göre yapılmaktadır.

Kısa ve oldukça özet şekilde hazırlanan bu ders notları Eğitim ve Fen-Edebiyat Fakültelerinin Biyoloji bölümlerinde okutulan evrim derslerinde öğrenciye yeterli bilgileri sağlayan bir kaynak olacak şekilde düşünülmüştür. Notlar hazırlanırken konu ile ilgili genellikle en son bilgiler ve gelişmelerin bulunduğu kaynaklardan yararlanılmıştır.

Prof.Dr.Kemal SOLAK Hocam’a Saygılarımla..

Fikriye Özkan/Gazi Üniversitesi

