

# Evrim ve Embriyon

Doğa tarihi boyunca altın bir iplik uzanır: Heterokroni. Anlamı, embriyonal hayattan erişkin hayata geçiş hızındaki ve süresindeki değişimlerdir. Evrim sırasında bazı anatomik özellikler atalara göre daha erken ya da daha geç ortaya çıkabilir; daha hızlı ya da daha yavaş gelişebilir; gelişmesini daha erken ya da daha geç bitirebilir. Gelişim hızındaki bu değişimler gelişmesini tamamlamış organizmanın büyüklüğünü ve biçimini derin bir biçimde etkiler. Heterokronin altın ipliği deniz kestanelerinden zebraalara, hezaren bitkisinden kazlara ve semenderlerden sıçanlara değin uzanır.

Evrimin iç ve dış bileşeni vardır. Dış bileşen doğal ayıklanmadır. Fakat evrimin iç bileşeni olan heterokroni biçimleri yani morfolojiyi değiştirmeseydi, doğal ayıklanma hiçbir şeyi ayıklayamazdı. Morfolojik değişmelerin temelinde heterokroni vardır. Heterokro-

ninin rolü geç anlaşılmıştır. Bunda Haeckel'in "biyogenetik yasası" rol oynamıştır. Haeckel'in "ontojeni, filojeniyi tekrarlar" diyen biyogenetik yasası, 19. yüzyıl sonlarına değin biyolojyiyi etkile-



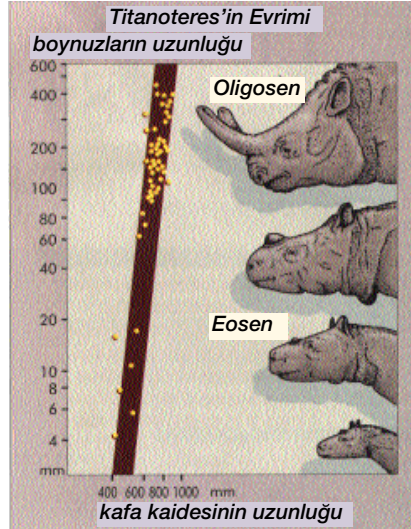
miştir. Haeckel'e göre canlılar embriyonal hayatta atalarının erişkin şekline benziyorlardı. Fakat birçok canlıda ve fosilde bu yasa doğru olmakla birlikte, birçok başka canlıda da doğru çıkmıyordu. Haeckel bu kural dışı canlılara yozlaşmış (dejenere) diyordu. Zamanla Haeckel yasası kaygan bir zeminde unutulup gitti. İngiltere'de W. Garstang, 1920'lerde Haeckel kuramının tabutunu çiviledi. Ona ve G. de Beer'e göre, tür gelişmesi birey gelişmesinden kaynaklanır; yani her tür, atalarının erişkin değil, embriyonal ya da çocukluk şeklinden doğar. Garstang bu olaya pedomorfoz adını vermiştir. Pedomorfoz Haeckel'in "biyogenetik yasası"nın karşıtıdır. Garstang omurgalı hayvanların, modern tulumluların (*Tunicata* ya da *Umchordata*) serbest yüzen hareketli larvalarından pedomorfozla evrimleştiğini düşündü. Böyle bir larvada ilkel bir omurgalı hayvanın özellikleri vardır:

Sırt ipi (notokord ya da *chorda dorsalis*; ilkel omurga), sırt siniri (ilkel omurilik), solungaç yarıkları ve anüs arkasında bir kuyruk.

50 yıl kadar önce öne sürülen “sentetik evrim kuramı”na göre türlerin evrimi, birçok mikromütasyonun doğal ayıklanmasıyla ilgilidir. Richard Dawkins, çok satılan *Kör Saatçi* adlı kitabında “varlığımızın tek nedeni, yavaş ve birikici bir doğal ayıklanmadır” der. Ancak bu kuram, türlerin embriyonal evrelerinin farklı uzunlukta oluşunu (*heterokroni*) açıklıyamıyor. (Şekil 5) İnsan ve şempanze DNA’ları arasında ancak % 1,5 fark olduğu halde, bu iki türe ait bireylerin dış görünüşleri birbirinden hayli farklıdır. Bu fark insan ve şempanzede embriyonal evrenin farklı oluşuna bağlıdır. Bu evre insanda 8, maymundada 2 haftadır. Bu fark bir heterokroni (hetero= farklı ve chronos= zaman) örneğidir.

Embriyonal evrede insan beyninde saniyede 5000 nöron oluşur. Erişkin insan beynindeki 100 milyar nöron bu uzun embriyonal evrede oluşmuştur. Demek ki evrimin maymundan insana geçiş sürecinde, embriyonal evre 4 kat uzamıştır; beyin embriyonda, embriyon sonrası döneme oranla çok daha hızlı büyüdüğünden, insan beyni maymun beynine oranla çok fazla gelişmiştir. İnsan beyninin atalarına göre aşırı biçimde gelişmiş olması bir *hipermorfi* örneğidir. (Şekil 5D). İnsanda embriyonal evrenin uzaması sonucu, “embriyon sonrası dönem” (fetal dönem) gecikmiştir. Bu olaya, büyümenin geç başlaması (*post-deplaman*) denmektedir. (Şekil 5E). Fetal dönem insanda şempanzeye göre hafifçe kısalmıştır. Şempanze gebeliği 238 gün, insan gebeliği 266 gün sürer. İnsanda gebelik süresi 4 hafta uzarken embriyonal evre 6 hafta uzamıştır; bu, fetal dönemin 2 hafta kısalmasıdır. İşte bu nedendir ki maymun yavrusu, insan yavrusuna göre çok daha gelişmiş doğar; bu olaya büyümenin erken başlaması (*pre-deplaman*) adı verilir (Şekil 5F). Doğuma yakın fetüs beyninin büyümesi yavaşlar; bu ise doğumu kolaylaştırır; fetal dönemin kısalması bu açıdan yararlıdır.

Şempanze yavrusu 1,5 yaşındayken artkafa deliği -omurga kanalıyla kafatası tabanının birleştiği delik- arkaya doğru göç eder; bu olay şempanzenin 4 ayaklı oluşunu belirler; bu zamana ka-



Şekil 4- Eosen'den Oligosen'e geçişte titanotererlerin evrimi, iki tip heterokroni ortaya koymuştur: a) Hipermorfoz: Atalarına göre daha büyük boynuzları olan titanotererler. Gelişme normalden uzun sürmüş ve “hiper-erişkin” ler oluşmuştur. b) Boynuzlar, atalara göre gelişmesinin daha erken bir evresinde ortaya çıkar.

dar yavru 2 ya da 4 ayak üstündedir. Genetik olarak bize daha uzak olan gorillerde bu olay 1 yaşında meydana gelir. İnsan yavrusundaysa artkafa deliği asla göç etmez; insan yavrusu bu nedenle daima iki ayak üzerindedir. Çünkü artkafa deliği, omurganın kafayla eklemlendiği noktayı belirler; bu nokta ise iki ayak üzerinde yürümekle ilgilidir. Bu şekilde, evrimde bir karakterin (burada artkafa deliği göçünün) torunlarda ortaya çıkmamasına *hipomorfoz* denir (Şekil 5C). Örneğin kurdun torunu sayılan köpekte kurdun bazı özellikleri ortaya çıkmaz. Atasal olan ya da olmayan, embriyonal özelliklerin erişkinde devamıysa *neoteni* denir. (Şe-



Şekil 3- Deniz uçurumlarında yaşayan deniz kestanelerinin torunları, gelişmenin hızlanması sonucu, şişe biçiminde “hiper-erişkinler” haline gelirler.

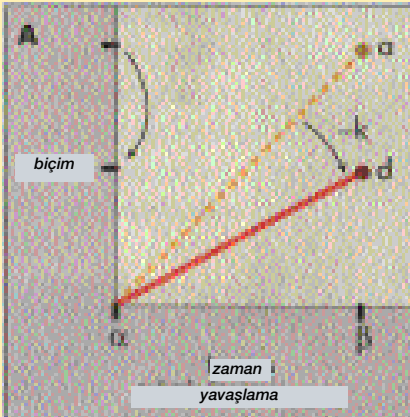
kil 5A). Örneğin yavru şempanzelerin küresel kafatası, evrimde korunmuştur ve erişkin maymunlarda bu özellik kaybolduğu halde, maymunların torunu olan insanda yine küresel kafatası görülmektedir. (Şekil 1). Bu yüzyılın başında L. Bolk bu olaya dölütleşme (fetalizasyon) adını vermişti. Süt dişlerinin çıkmasıyla bülüğda, onların yerini sürekli dişlerin alması arasında geçen süre insanda maymuna göre iki kat daha uzundur (*post-deplaman*) (Şekil 5E). Bu nedenle hipomorfi görülecektir; evrim, maymunlarda bulunan bazı özellikleri maymundan insana geçiş sürecinde yok etmiştir: İnsanda, maymunlarda görülen öne çıkıntılı alt çene, eğri köpek dişleri, kıllanma ve kabarık kaş kemerleri yoktur. Buna karşı insanda uyluk kemiği maymunlara göre çok daha uzun ve kafatası hacmi de daha büyüktür. (Anımsatalım ki hipomorfoz bir süreç, hipomorfi ise bir durumdur).

Heterokroni canlılar dünyasında yaygındır. Buna güzel bir örnek Meksika’da yaşayan *aksolotl* adlı semender larvasıdır (Şekil 2). Bu larva, diğer semender larvaları gibi, başkalaşım (metamorfoz) erişkin semender haline dönüşeceğine bütün hayatı boyunca semender larvası olarak kalır (solungaçları ve sırt yüzgeci vardır) ve buna karşın üreyebilir. Bu örnek olacak bir neoteni olgusudur (Şekil 5A). Bunun tam karşıtı bir durumu deniz uçurumlarında yaşayan denizkestanelerinde görüyoruz; bunlar aşırı gelişerek (*hipermorfoz*) şişe şeklini alırlar (Şekil 3 ve Şekil 5D). Ağaçta yaşayan *Bolitoglossa occidentalis* semenderlerinde cinsel olgunlaşma erken bir evrede tamamlanır; erişkin, toprakta yaşayan türlere göre daha küçüktür ve diğer iki türün embriyonal şekilleri gibi yüzgeç ayaklıdır; bu bir hipomorfoz olayıdır (Şekil 5C).

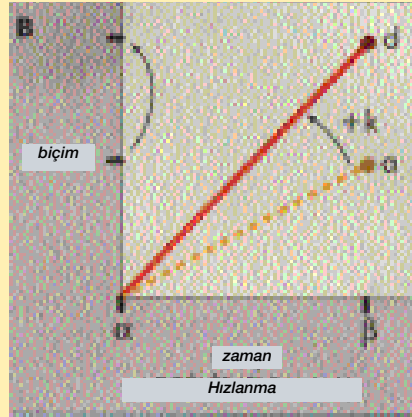
Aksolotl’un başkalaşma yapmayı, tiroid hormon sentezini kontrol eden iki genle ilgilidir. Bu hormonlar enjekte edilince, aksolotl derhal başkalaşım yapar ve erişkin bir semender olur.

Pedomorfoz semenderlerde çok siktir. Fakat bazı semenderlerde daha siktir. Neden bu böyledir? Duke Üniversitesi’nden R. Harris akvaryumunda semender yoğunluğu azaldıkça pedomorfozun arttığını gösterdi. Semender sayısının az olduğu akvaryumlardaki semenderler, ömür boyu su hayvanı olarak kaldılar. Evrimdeki güzelliğe ba-

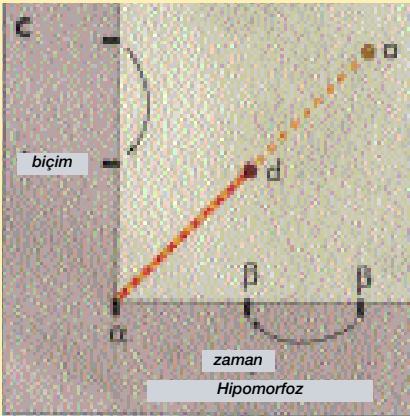
## Şekil 5- Heterokroniler



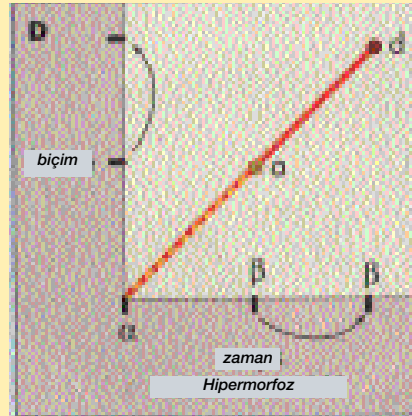
A)Yavaşlama: Ataya göre hayat süresi ve cinsel olgunluğa erişme yaşı değişmeden gelişmenin yavaşlaması, ata büyüklüğünde, fakat atanın gençliği görünümünde soylar oluşur. Buna Neoteni denir. Örnek: Aksolotl. Bu canlı daha semender larvası halindeyken çoğalmaya başlar ve yaşamı boyu larva olarak kalır; asla semender haline geçemez. (Şekil 2).



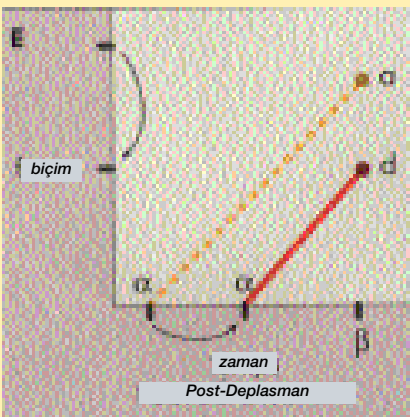
B)Hızlanma: Birey, gelişmesinin başlangıcında, atalarının erişkin yaştaki biçimini alır. Büyüklük ve cinsel olgunlaşma yaşı atalarındaki gibidir. Örnek: Deniz uçurumlarında yaşayan denizkerteneleri (Şekil 3).



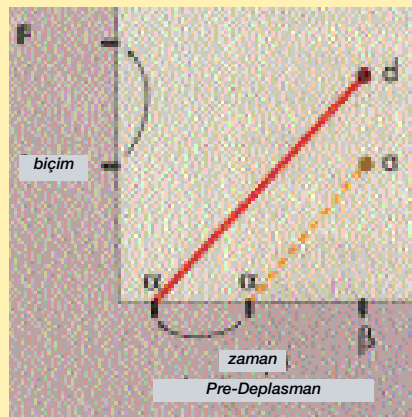
C)Hipomorfoz: Gelişme erken bir evrede duraklar ve atasına göre daha küçük ve daha genç bir soy oluşur. Örnek: Yüzgeç ayaklı ağaç semenderi *B. occidentalis*.



D)Hiperomorfoz: Büyüme atalara göre daha uzun sürer ve bazen aşırı olgunlaşmış bir "hiper-erişkin" oluşur. Örnek: Bir çeşit gergedan olan titanoteres(şekil 4).



E)Bir Organın Gelişmesinde Gecikme (Post-Deplasman): Bir organın ya da bir özelliğin gelişmesi, canlının bütününün gelişmesine göre gecikir. Kör farelerde diş kökleri embriyonal hayatın geç bir evresinde gelişmeye başlar. Geç başlayan gelişme geç biteceğinden erişkin kör farelerin dişleri durmadan uzar (hipsodonti). Bazen diş köklerinin gelişmesi o kadar gecikir ki hiç dış çıkmaz.



f)Bir Organın Zamanından Önce Gelişmesi (Pre-Deplasman): Burada bir özelliğin zamanından önce belirmesi ya da bir organın zamanından önce gelişmesi vardır. Örnek:Eosen'den Oligosen'e geçişte titanotereslerin boynuzlarının zamanından önce belirmesi (şekil 4).

Gelişmenin hızlanmasına bağlı devlik ve yavaşlamasına bağlı cücelik hastalığı dışında, altı tip heterokroni vardır. Maymunların evriminde görüldüğü üzere, bunlardan bazıları bir arada bulunabilir.

kın; kurak mevsimde su birikintilerinde semender larvası yoğunluğu artacak ve bunlar kara semenderleri haline dönüşecektir; böylece bunlar suyun kuruması durumunda da hayatta kalırlar.

Heterokroni bitkilerde de görülür. Oregon Üniversitesi'nden Ed Guerrant hezaren bitkisini (*Delphinium nudicaule*) inceledi. Pedomorfoz sonucu hezaren çiçeklerinin gelişmesi yavaşlar ve boru biçimi çiçekler oluşur; bunlar arıkuşlarıyla tozlaşma yapar. Bazı koşullarda taç yaprakları hızla büyüyerek açılmış bir çiçek yapar; bu tip hızlanmış büyüme *peramorfoz* denir. Bu tip çiçeklerde tozlaşmayı tüylü yabanarıları sağlar.

Pedomorfozun bir başka örneği şudur: Kuşlara büyümemiş dinazorlar gözüyle bakılabilir. Queensland Üniversitesi'nden T. Thulborn'a göre, kuşlar iri gözleri, genişlemiş kafatasları, dişsizlikleri ve kol-bacak oranlarıyla pedomorfik (küçük kalmış) bir terapod dinozoru andırmaktadır. Bir başka kanıt da genç terapod dinazorların telek içermeleridir.

Gelişmenin erken ya da geç başlaması morfolojiyi çok etkileyebilir. Örneğin olağan zebranın (*Equus burchelli*) çizgileri geniş, Grevy zebrasının (*Equus grevyi*) dardır; çünkü ilkinde çizgiler döllenmeden 3, ötekinde 5 hafta sonra gelişmeye başlar (Şekil 6).

Heterokroni soyu tükenmiş hayvanlarda da rol oynamıştır. Bunu fosillerin incelenmesinden anlıyoruz. Örnek olarak trilobitleri alalım. (Şekil 7). Trilobitler 550-200 milyon yıl önce Paleozoik'de yaşamış eklembacıklılardır. İlk trilobitlerin gelişmesi çok düzensizdi; bu nedenle çeşitli heterokronilere maruz kaldılar. Bunun sonucu olarak Kambriyen kayaları üzerinde çok çeşitli biçimde trilobit fosillerine rastlanır. Trilobitlerin farklı türleri farklı sayıda segment içeriyordu. Pedomorfoz sonucu segment sayısı azaldı. 500 milyon yıl önce Ordovician'da 40 trilobit familyasının nesli tükendi ve 30 yeni familya belirdi. Yeni familyalar atalarına göre çok daha fazla gelişmişlerdi; bazıları uzun dikenleri, diğerlerinin kafalarının etrafında saçakları vardı; bir bölümü de çok düzdü ve şişmişti. Bunlar gelişmenin hızlanması (peramorfoz) sonucuydu.

Kazların çoğu, uzun süre ve hızlı uçabilir. Fakat Hawaii Adaları'nda



Şekil 6. Solda Grevy zebrası (ince çizgili), sağda olağan zebra (kalın çizgili). Bu farkın nedeni Grevy zebrasında çizgilerin döllenmeden sonraki 5., olağan zebra da 3. haftada gelişmeye başlamasıdır.

1500 yıl önce yaşamış *Thambetochen* uçamıyordu. Bunun nedeni pedomorfozdu. *Thambetochen*'in morfolojisi yavru bir kaza benzer: Kuvvetli arka ayaklar, geniş pelvis, küçük kanat kemikleri ve düz göğüs kemiği. Bu neotenik bir pedomorfozdu.

1980'lerde "mimarlık genleri"nin (homeogenlerin) bulunuşu bireylerin gelişmesi ve genetik mekanizmalarının yaşı ve evrimleşmesi konusunda bir devrim yarattı. *Hox* adı verilen bu genlerin DNA yapısı bütün türlerde son derece benzeştir. Örneğin insanda ve sinekte göz yapıtıcı genin yapısı aynıdır (göz yapılarının çok farklı olmasına karşın). Bu mimarlık genleri bireyin gelişmesi sırasında birbirini izlemesi gereken olayların sırasını belirler. Bu genlerden birindeki bir değişiklik, gelişen embriyon ve fetüsdeki olayların sırasını ve dolayısıyla erişkinlerin dış görünümünü çok değiştirir.

Üst Devoniyen'de (370 milyon yıl önce) ilk 4 ayaklı hayvanların keşfinden itibaren, taşıl bilimciler fosil artıklarında parmakların nasıl belirlediğini incelediler ve bu konuda çeşitli kuramlar ileri sürdüler. Bugün biliyoruz ki bütün 4 ayaklılarda (tetrapod) kol ve bacağın oluşabilmesi için *Hox* genlerine gereksinim vardır. Kol ve bacaklar bir-

birini izleyen 3 evrede meydana gelir: Önce uyluk ve kol kemiği, sonra ön kol, dirsek, kaval ve baldır kemikleri, en sonra da el ve ayaklar oluşur. Pekî, balıklarda *Hox* ne yaptırıyor? Zebra balığında *Hox* genleri gelişmenin erken evrelerinde, oluşacak yüzgece yakın bir yerde belirir. Bu deneyleri yapan D. Duboule'a göre burada "son ürünü zamanın belirlediği mükemmel bir heterokroni" vardır (şekil 5).

I. fazda kol bacak tomurcuklarında bacağın ilk bölümü belirene kadar geçen sürede *Hoxd-9* ve *10* genleri vardır. II. fazda *Hoxd-11* ve *12* genleri rol oynar. III. fazda uç tomurcuğunda *Hoxd-13* geni belirir.

Böylece balıklardan dört ayaklılara (kurbağalar vb) geçiş III. fazın kazanılmasıyla başlamıştır. Balıklarda III. fazı başlatacak genler vardır; fakat bunlar sessiz kalırlar. Ünlü sölekant (sarcopterygus balıkları) fosillerinin incelenmesi, bu fazların sırasını ortaya koydu. İlk önce büyük olasılıkla üst Silüryen'e doğru uyluk ve kol kemiği, sonra faz II ve nihayet üst Devoniyen'de faz III belirmiştir.

Böylece balıkların 4 ayaklı canlılara evrim geçirmesi, nasıl ve niçin olduğu bilinmemekle birlikte, bazı mimarlık genlerinin etkinliğine bağlı, temel

#### Küçük Sözlük

**Heterokroni:** Canlının gelişme hızı ve/veya süresinin atalarına göre daha az ya da çok oluşu. İki şekli vardır: Pedomorfoz ve peramorfoz.  
**Pedomorfoz:** Bir canlının biçim ve/veya büyüklüğe atalarından geride kalışı; yani atalarının çocukluğuna benzeşisi. Üç şekli vardır: Neoteni, post-deplasman ve progenez.  
**Neoteni:** Gelişimin geç başlaması.  
**Progenez:** Gelişimin erken bitişi.  
**Post-deplasman:** Gelişimin geç başlaması

**Peramorfoz:** Canlının biçim ve/veya büyüklüğe atalarını geçmesi. Üç şekli vardır: Hızlanma, pre-deplasman, hiperamorfoz.  
**Hızlanma** (akselerasyon): Gelişimin hızlanması.  
**Pre-deplasman:** Gelişimin erken başlaması.  
**Hiperamorfoz:** Gelişimin geç bitişi.  
**Ontogenez:** Bireyin embriyonal gelişmesi.  
**Filogenez:** Türün evrimsel gelişmesi.  
**İzometri:** Canlının her noktasından aynı hızla büyümesi.  
**Allometri:** Farklı organların farklı hızla büyümesi.

bir heterokroniye dayanmaktadır. En son araştırmalar bir *Hox* genindeki mutasyonun bir gelişim heterokronisi yapabileceğini göstermiştir. Farede zamanından önce etkinleşen bir *Hoxd-9* geninin, kolların biçimini değiştirebileceği bilinmektedir. Buna karşı *Hoxd-13* geninin geç etkinleşmesi elin oluşmasını etkiler. İnsanlarda *Hoxd-13* geninin değişmesine bağlı bazı hastalıklar, gelişmeyi yavaşlatarak 2. parmak kemiğinin oluşumunu önler; bu iş, bazen parmakların yok oluşuna kadar gider. Bu değişikliklerin bazıları gelecek kuşaklara baskın bir karakter olarak geçebilir.

Yeni bir kavram devrimi yaşıyoruz. Şöyle ki Canlılar dünyası, genlerin kontrolü altındaki biyolojik iç saatlerce düzene konulmaktadır. Bu, günlük devirlerden gelişmenin evrelerini belirlemeye kadar gider. Gelişme saatinin ayarı bozulunca, yeni bir tür evrimleşebilir. Biliyoruz ki gelişmenin belli (tercihen erken) bir döneminde bir geni etkinleştirmek, değiştirmek ya da kitlemek, bir bireyde bir ya da birçok organın biçimini ve görevini değiştirebilir ve bu özellikleri gelecek kuşaklara nakledebilir. Bu nedendir ki paleontologlar fosillerde daima beklenmedik değişmelere rastlayabilirler. 1977'de Francois Jacob'un dediği gibi, evrim daha önceki yapıları değiştiren ufak tefek onarımlardan ibarettir. Bundan sonra yapılacak iş canlıların aşamalı örgütlenmesinin iki temel düzeyi olan morfoloji ve genetik programlama arasındaki bağları ayrıntılarıyla anlamaktır.

Selçuk Alsan

Kaynaklar:  
Alberch, P. ve ark. *Paleobiology* 5:296-317, 1979  
Gould, S.J. *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard U.P. 1977  
*La Recherche*, Ocak 1999  
McKinney, M.L. ve McNamara K.J. *Heterochrony*, Plenum Press, 1991  
*New Scientist* 16 Eylül 1989  
<http://144.92.19.120/carroll/jcahouse/bio17/special/heterochrony.html>  
<http://eebweb.arizona.edu/kidwell/apr17.htm>  
<http://www.eeb.yale.edu/faculty/Rice/hetero.html>



Şekil 7- Fosillerde de heterokroni var - Solda trilobitlerin ilkel şekillerinden *Emuella* görülüyor. Üzerinde düşmanların açtığı iki delik var. Heterokroni so - nucunda derin sular - da yaşayıp düşman - larından kaçabilen çok segmentli trilobitler oluştu (sağda).