

İnsan Evrimi

Prof. Dr. Bektaş TEPE

Genel Biyoloji

Bölüm 20

İnsan Evrimine Giriş

- Türlerin Kökeni Üzerine adlı kitabın ilk baskısı, 22 Kasım 1859'da satışa çıktığı gün tamamen tükenmiştir.
- Bu eserin yankı uyandırmasının temel nedeni, insanın kökenine dair derin çıkarımlar içermesidir.
- Darwin kitabında insan evrimine yalnızca son bölümde, "İnsanın kökenine ve tarihine ışık tutulacaktır." ifadesiyle kısaca değinmiştir.
- Dolayısıyla, Darwin'in insan evrimi üzerine kapsamlı düşüncelerini açıklaması için daha 12 yıl geçmesi gerekmiştir.



Darwin ve The Descent of Man

- Darwin 1871 yılında iki ciltlik The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex adlı eserini yayımlamıştır.
- Bu kitapta, insanın evrimi üzerine uzun süredir topladığı notları ilk kez sistemli biçimde ele almıştır.
- Giriş bölümünde, insan evriminden bahsetmekte uzun süre isteksiz davrandığını açıkça belirtmiştir.
- Bunun nedenini, görüşlerine karşı oluşabilecek önyargıları artırmaktan çekinmesi olarak açıklamıştır.

Evrim ve Toplumsal Tartışmalar

- Darwin'in endişeleri yerindeydi; insan evrimi konusu o dönemden günümüze kadar yoğun tartışmalar doğurmuştur.
- 1925 yılında Tennessee'de öğretmen John T. Scopes, evrim öğretmekten suçlu bulunmuştur.
- “Maymun Davası” olarak bilinen bu olay, insanın kökeninin toplumda ne kadar hassas bir konu olduğunu göstermiştir.
- Yıllar sonra bile, benzer tartışmalar eğitim alanında sürmüştür.

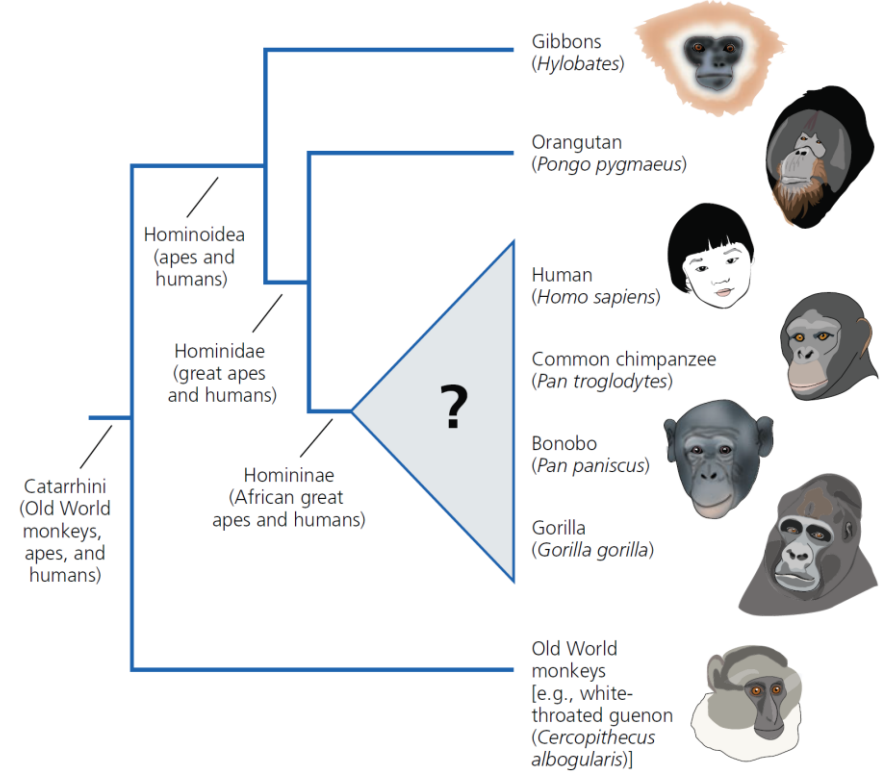


Modern Dönemde Evrim Tartışmaları

- 2004 yılında Pennsylvania'nın Dover kasabasında, biyoloji derslerinde evrimle ilgili bir uyarı okunması kararı alınmıştır.
- Bu uyarı, evrimin bir “teori” olarak görülmesi gerektiğini ve “akıllı tasarım” görüşüne ait bir kitabın referans olarak bulunduğunu belirtmiştir.
- Dover olayı, mahkemede “akıllı tasarım” öğretiminin anayasaya aykırı olduğuna hükmedilen bir davaya dönüşmüştür.
- Bu tartışmalar, insan türünün kökeni meselesinin hâlen gündemdeki en sıcak konulardan biri olduğunu kanıtlamıştır.

İnsanlar ve Yaşayan İnsansı Maymunlar

- İnsan türü (*Homo sapiens*), Catarrhini adlı primat grubuna dâhildir.
- Bu grup; Babun ve Makak gibi Eski Dünya maymunları ile insansı maymunları kapsar.
- İnsansı maymunlar arasında Güneydoğu Asya'da yaşayan Gibon (*Hylobates*), Orangutan (*Pongo pygmaeus*) ve Afrika kökenli üç tür yer alır.
- Bu Afrika türleri; Goril (*Gorilla gorilla*), Şempanze (*Pan troglodytes*) ve Bonobo (*Pan paniscus*)'dur.

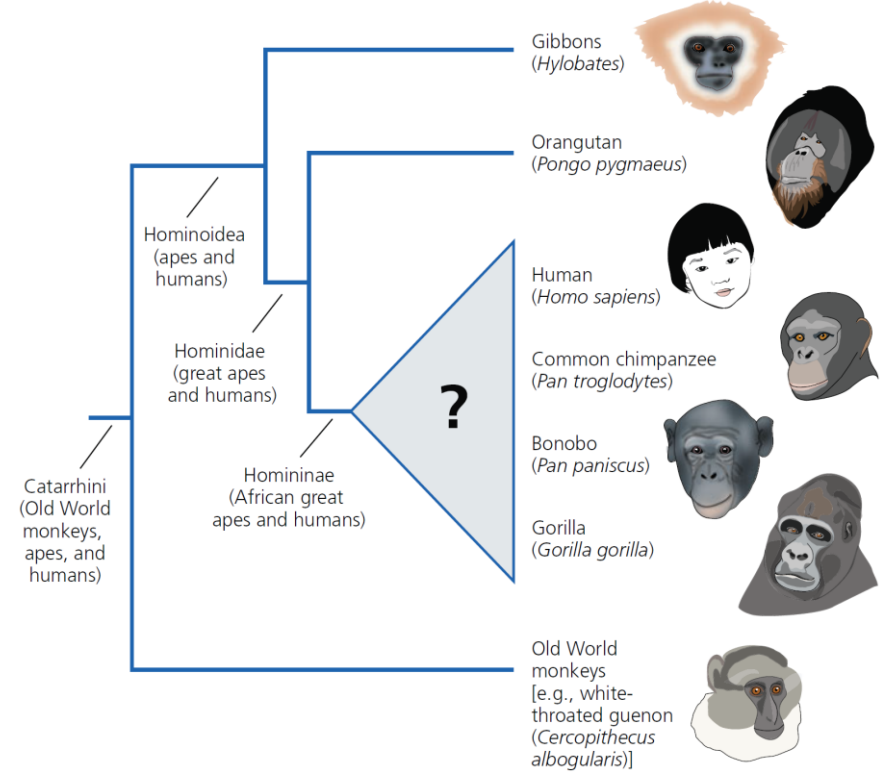


İnsanların Evrimsel Konumu

- Bilim insanları, insanların insansı maymunlar içinden evrimleştiği konusunda hemfikirdir.
- İnsanlar, insansı maymunlarla birçok ortak türemiş özelliği paylaşır (synapomorphies).
- Bu özellikler; büyük beyin hacmi, kuyruk bulunmaması, dik duruş ve gelişmiş el bileği-başparmak esnekliği gibi adaptasyonlardır.
- Ayrıca, moleküler analizler de insanın evrimsel olarak bir “maymun” türü olduğunu açık biçimde göstermektedir.

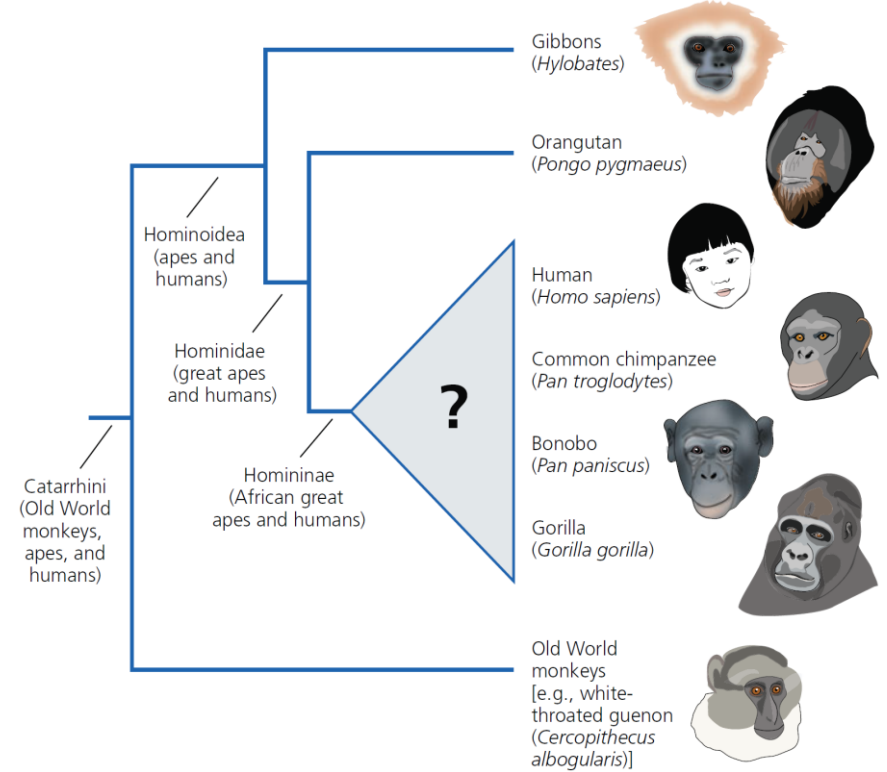
İnsansı Maymunlarla Paylaşılan Özellikler

- Tüm insansı maymunlar, ortak bir atadan türediklerini gösteren belirgin morfolojik yeniliklere sahiptir.
- Bu yenilikler, kalça ve ayak bileğinin daha esnek olması, kolların ve omuzun farklı kullanımını gibi özellikleri içerir.
- Bu özellikler, hem morfolojik hem de moleküler verilerle desteklenmektedir.
- Sonuç olarak, evrimsel açıdan insanlar “maymunlar içinde bir tür” olarak kabul edilir.



İnsanlar ve Afrika Büyük Maymunları Arasındaki Evrimsel Yakınlık

- Yandaki figür, insansı maymunlar arasındaki filogenetik ilişkilerin yeniden yapılandırılmış hâlini göstermektedir.
- Bu ağaçta, insanlar “büyük maymunlar” içinde, özellikle de “Afrika büyük maymunları” grubunda yer almaktadır.
- Bu filogenetik ilişki ilk kez 1863 yılında Thomas Henry Huxley tarafından öne sürülmüştür.
- O dönemde tartışma yaratmış olsa da, günümüzde farklı disiplinlerden bilim insanları bu görüşü genel kabul haline getirmiştir.

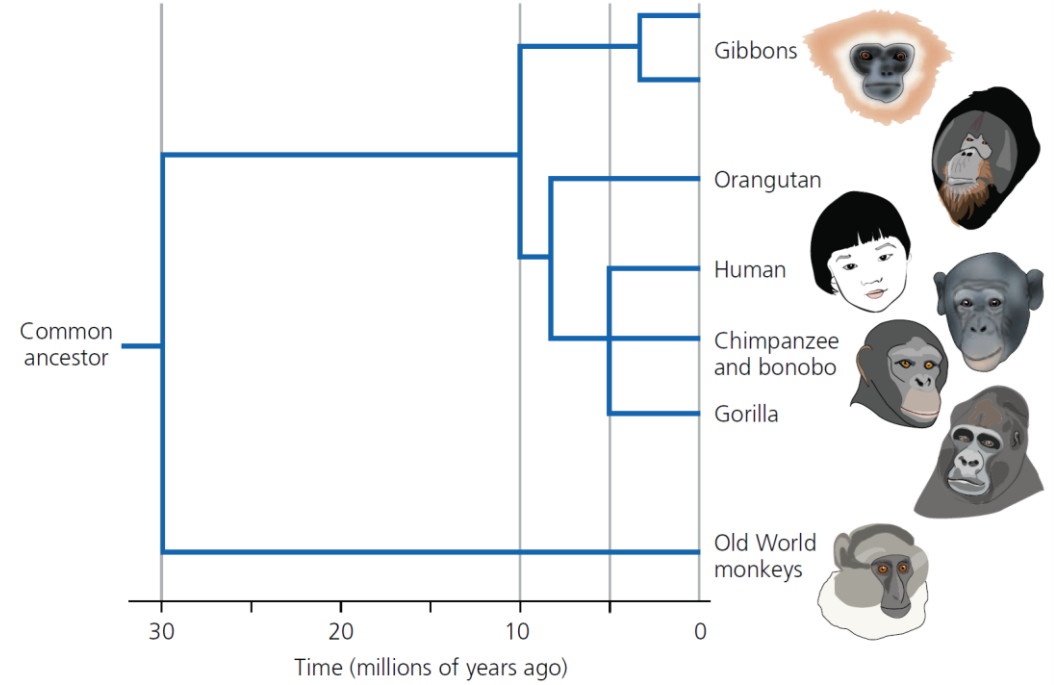


Morfolojik Kanıtlar: Paylaşılan Türetilmiş Özellikler

- Kladistik analizler, morfolojik açıdan insanları Afrika büyük maymunlarıyla aynı soy içinde konumlandırmaktadır.
- Her iki grup, diğer maymun türlerinden ayıran birçok türetilmiş ortak özelliği paylaşmaktadır.
- Bunlar arasında uzamış kafatası, belirgin kaş çıkıntısı, kısa fakat güçlü köpek dişleri ve üst çene yapısındaki (premaxilla) değişimler yer alır.
- Ayrıca el bileği kemiklerinin kaynaşması, büyük yumurtalık ve meme bezleri, kas anatomisinde farklılıklar ve daha az kıllı bir vücut gibi özellikler de bu gruba özgüdür.

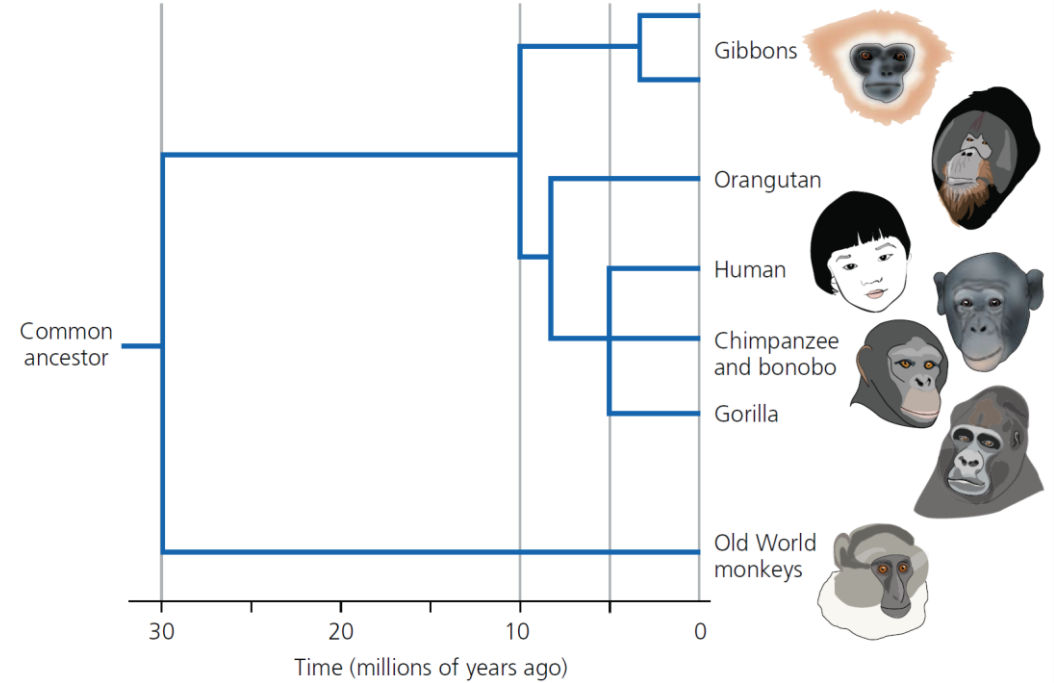
Moleküler Kanıtlar: Protein Benzerliği Çalışmaları

- Moleküler analizler, insanlar ile Afrika büyük maymunları arasındaki yakınlığı güçlü biçimde desteklemektedir.
- Bu tür analizler, modern moleküler sistematığın doğuşundan itibaren benzer sonuçlar vermiştir.
- George Nuttall (1904) ve Morris Goodman (1962)'ın yöntemlerini geliştiren Vincent Sarich ve Allan Wilson (1967), insan serum albüminini kullanarak türler arası benzerliği ölçmüşlerdir.
- Elde ettikleri sonuçlar, insanların goriller, şempanzeler ve bonobolarla yakın akraba olduğunu göstermiştir.



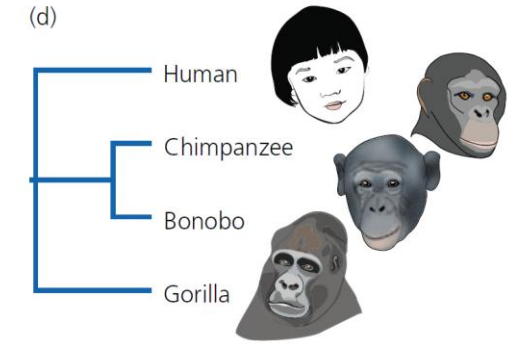
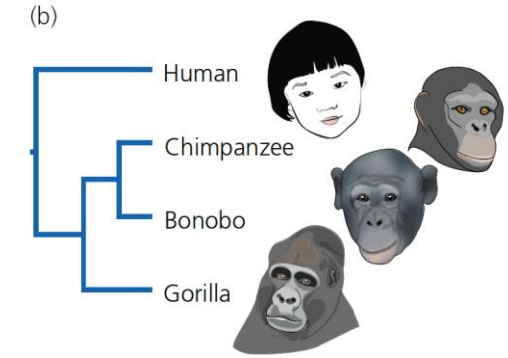
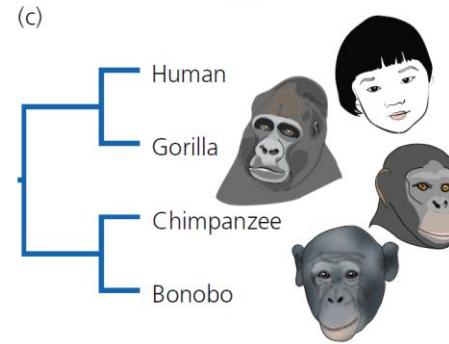
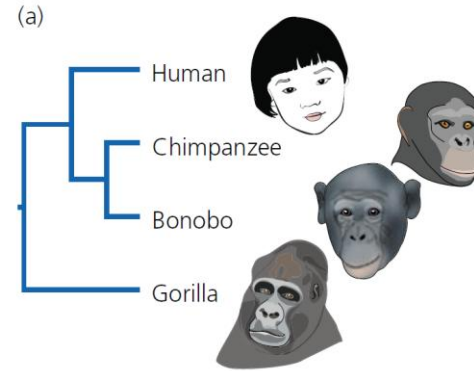
Evrimsel Zaman Çizelgesi

- Sarich ve Wilson, serum albümininin sabit bir hızla evrimleştiği varsayımını kullanarak filogenetik ağaca bir zaman ölçeği eklemiştir.
- Fosil kayıtlara dayanarak, maymunlar ile Eski Dünya maymunlarının ayrılmasının yaklaşık 30 milyon yıl önce gerçekleştiğini varsaymışlardır.
- Bu modele göre, insanlar ile Afrika büyük maymunlarının yaklaşık 5 milyon yıl önce ortak bir atadan ayrıldığı öne sürülmüştür.
- Daha sonraki moleküler filogeniler de Sarich ve Wilson'ın ağacını doğrulayarak bu yakın akrabalığı teyit etmiştir.



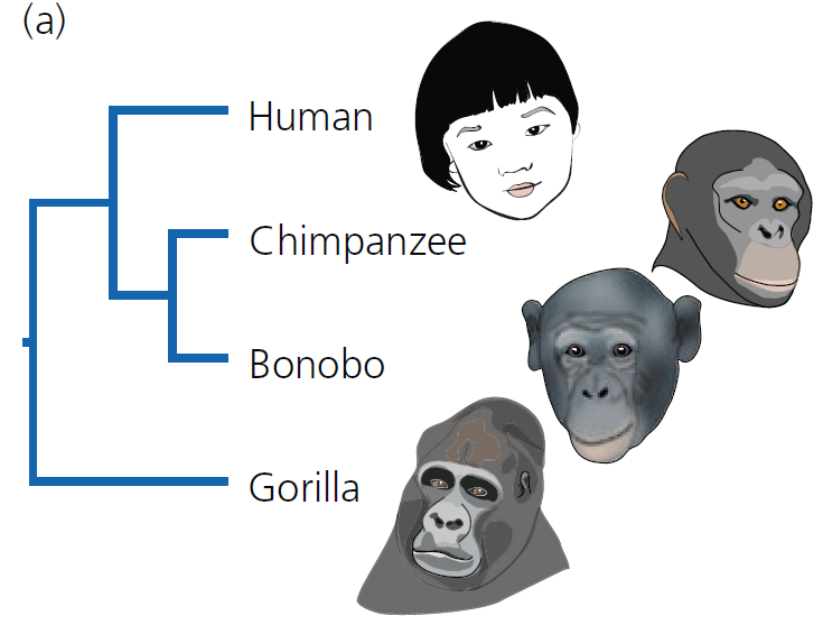
Filogenetik Ağaçların Çözülmemiş Sorusu

- Filogeniler, insanların goriller, şempanzeler ve bonobolarla yakın akrabalığını açıkça göstermektedir.
- Ancak bu türler arasındaki evrimsel ilişkinin tam olarak nasıl şekillendiği uzun süre netleştirilememiştir.
- Gerçek filogenetik ilişkiyi açıklayabilecek dört olası ağaç modeli önerilmiştir.
- Evrimsel sistematik tarihinde, bu kadar yoğun araştırma yapılan başka bir tür düzeyi sorunu neredeyse bulunmamaktadır.



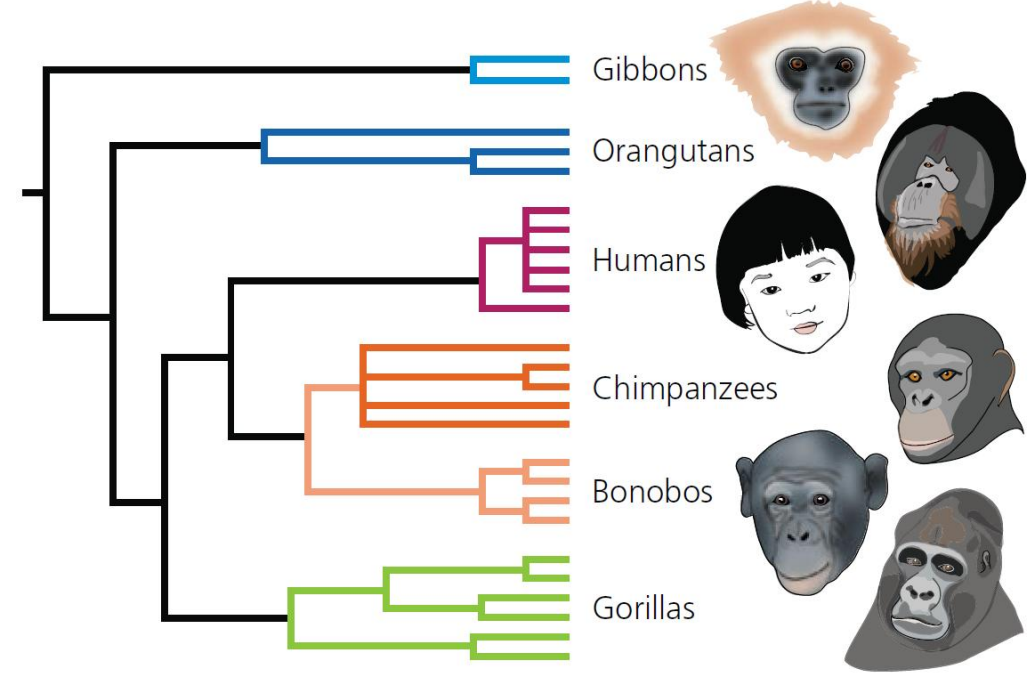
Nihai Konsensüs: İnsanlar ve Şempanzeler Arasındaki Yakınlık

- Uzun yıllar süren tartışmaların ardından, bilim insanları yanda gösterilen filogenetik ağacın doğru olduğu konusunda uzlaşmaya varmıştır.
- Buna göre, insanlar ve şempanzeler birbirine, gorillere olduğundan daha yakındır.
- Bu uzlaşının gecikmesinin iki temel nedeni olmuştur:
 - Farklı moleküler veri setleri arasında çelişkiler bulunması,
 - Moleküler bulgular ile morfolojik kanıtlar arasında zaman zaman uyumsuzluklar yaşanması.
- Günümüzde ise çok sayıda genetik ve morfolojik veri, bu ilişki ağacını güçlü biçimde desteklemektedir.



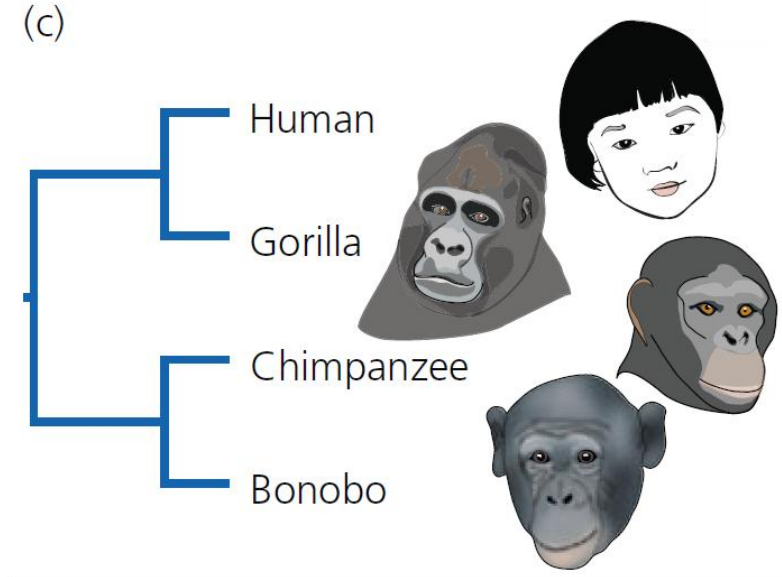
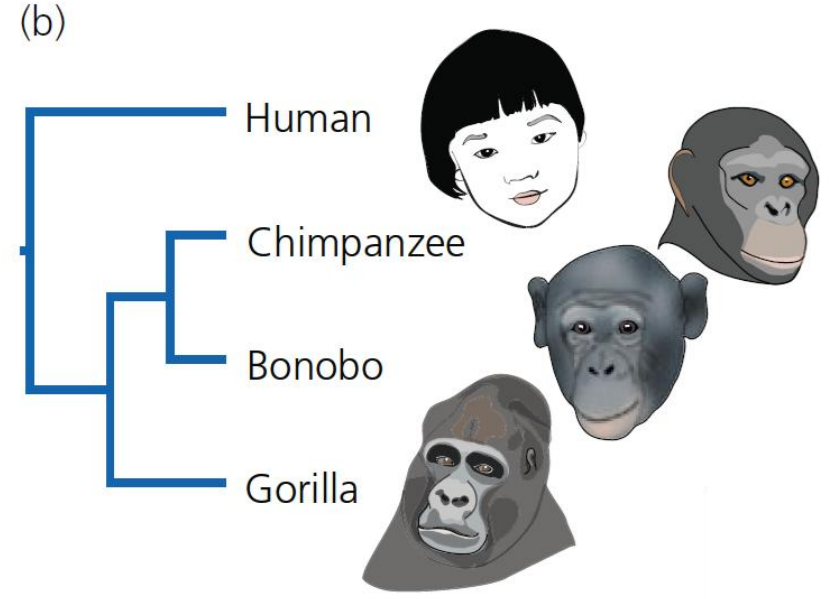
Moleküler Veriler Işığında İnsan ve Maymun Evrimi

- Moleküler biyologlar, insan ile Afrika büyük maymunları arasındaki filogenetik ilişkiyi DNA dizilimlerini analiz ederek çözmeye çalışmışlardır.
- Maryellen Ruvolo ve çalışma arkadaşları (1994), mitokondriyal gen dizilerine dayanarak insansı maymunların evrim ağacını oluşturmuştur.
- Bu verilere göre, insanlar ile şempanzeler birbirlerinden, ortak atalarının gorillerden ayrılmasından daha sonra ayrılmışlardır.
- Farklı gen bölgelerinden elde edilen veriler, genellikle bu sonucu doğrulamıştır.



Alternatif Moleküler Bulgular

- Az sayıda analiz, goriller ile şempanzelerin ya da goriller ile insanların birbirine daha yakın olduğunu göstermiştir (b, c).
- Madalina Barbulescu ve ekibi (2001), goril ve şempanze genomlarında ortak bir retroviral DNA dizisi (HERV-K) bulmuştur.
- Bu dizinin, goriller ve şempanzeler ortak bir ataya sahipken genomlarına yerleştiği düşünülmektedir.
- İnsan genomunda bu retroviral dizinin hiç bulunmaması, insanların bu hat üzerinden daha erken ayrılmış olabileceğini düşündürmüştür.



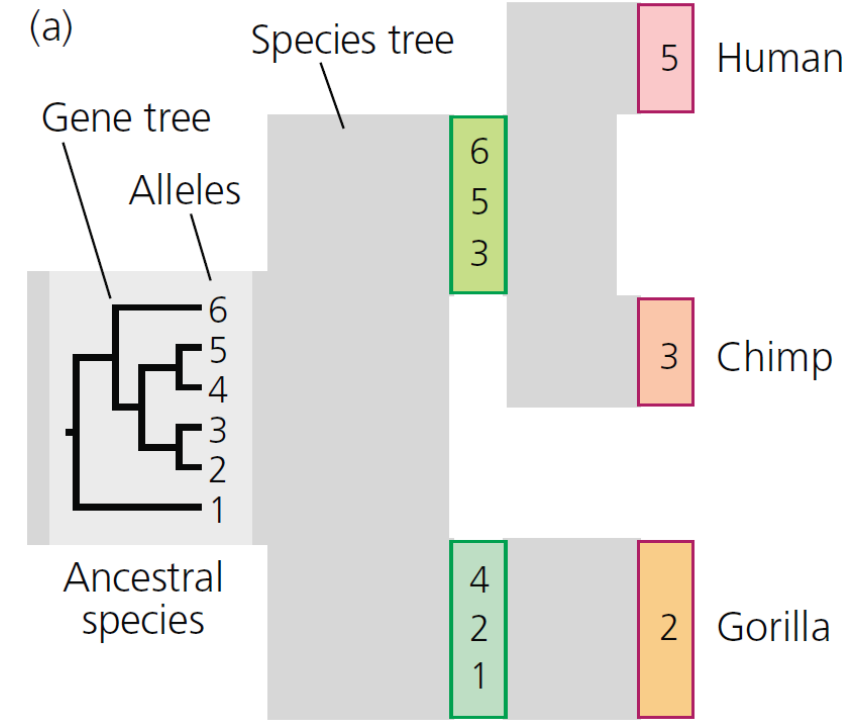
Farklı Moleküler Ağaçların Uyuşmazlığı

- Tüm moleküler analizlerin aynı sonucu vermesi beklenmemelidir.
- Çünkü bu analizler gen ağacını (gene tree), yani belirli bir genin evrimini gösterir; tür ağacı (species tree) ile birebir aynı değildir.
- Eğer atasal tür genetik olarak değişken ise, her genin filogenetik ağacı farklı bir tablo çizebilir.
- Bu durum tamamlanmamış soy ayrışması (incomplete lineage sorting) olarak adlandırılır.



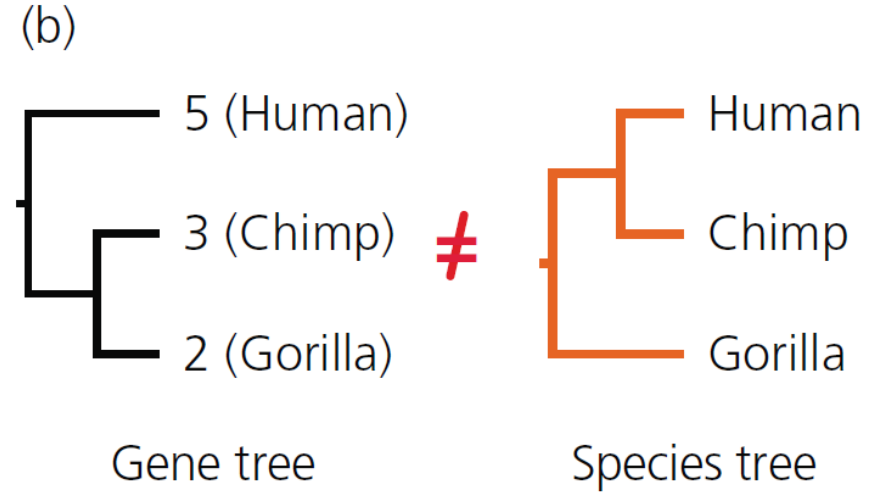
Tamamlanmamış Soy Ayırışması Kavramı

- Yandaki figür, soy ayrışmasının tamamlanmaması durumunda gen ağacının nasıl yanıltıcı olabileceğini göstermektedir.
- Farklı türler, atasal türde bulunan farklı allelleri rastgele kaybedebilir.



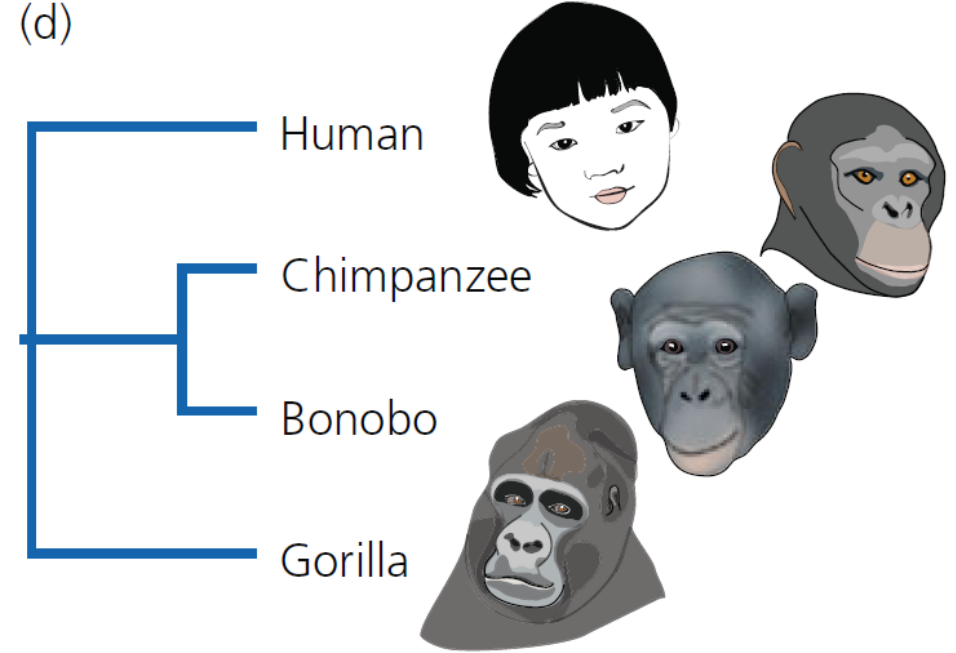
Tamamlanmamış Soy Ayırışması Kavramı

- Bu da, gerçek tür ağacından farklı bir gen ağacının ortaya çıkmasına neden olur.
- Dolayısıyla, bir türün gerçek filogenisini belirlemek için tek bir gen değil, bağımsız birçok gen analiz edilmelidir.



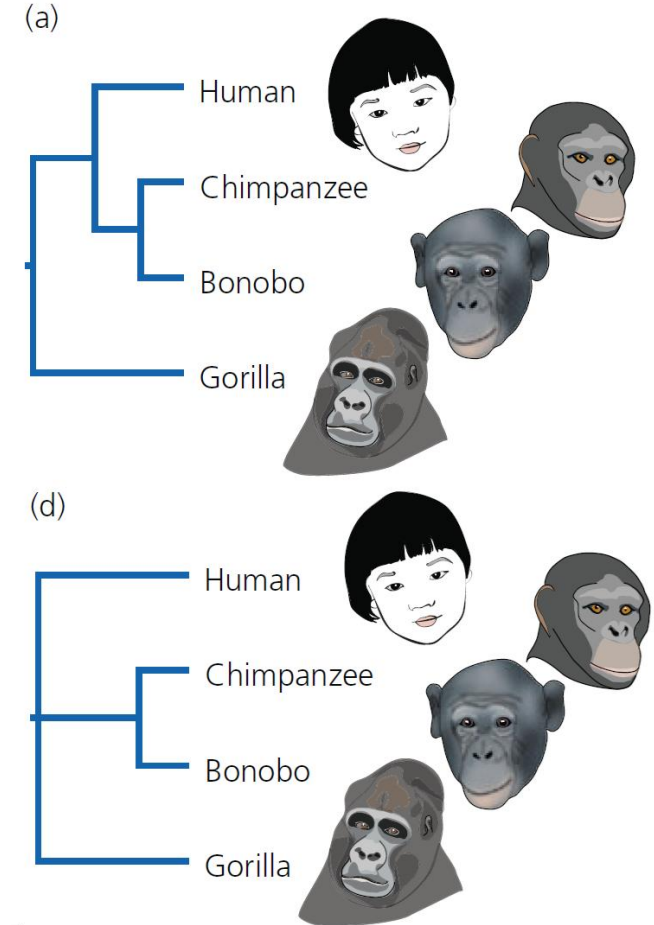
Tür Ağacını Belirleme Yaklaşımı

- Eğer atasal popülasyonda genetik çeşitlilik yüksekse, farklı genler üç olasılıktan birini destekleyebilir:
 - İnsan-şempanze,
 - İnsan-goril,
 - Şempanze-goril yakınlığı.
- Gerçek tür ağacı, bu genlerden büyük çoğunluğunun desteklediği baskın desen üzerinden belirlenir.
- Üç türün aynı anda ayrıldığı bir senaryo söz konusu değilse, genler çoğunlukla aynı ilişki ağacını göstermelidir.



Ruvolo'nun (1995, 1997) Kapsamlı Analizi

- Ruvolo, insan-Afrika büyük maymun filogenisini açıklayan 14 bağımsız DNA veri setini incelemiştir.
- Bu setlerin 11'i insan-şempanze yakınlığını, 2'si goril-şempanze, 1'i ise insan-goril yakınlığını göstermiştir.
- Gerçekten üçlü bir ayrılma varsayılırsa (d), bu dağılımın ortaya çıkma olasılığı yalnızca 0.002'dir.
- Ruvolo, bu sonucun insan ve şempanzelerin en yakın akraba olduğunu güçlü biçimde desteklediğini belirtmiştir (a).



Geniş Kapsamlı Yeni Moleküler Çalışmalar

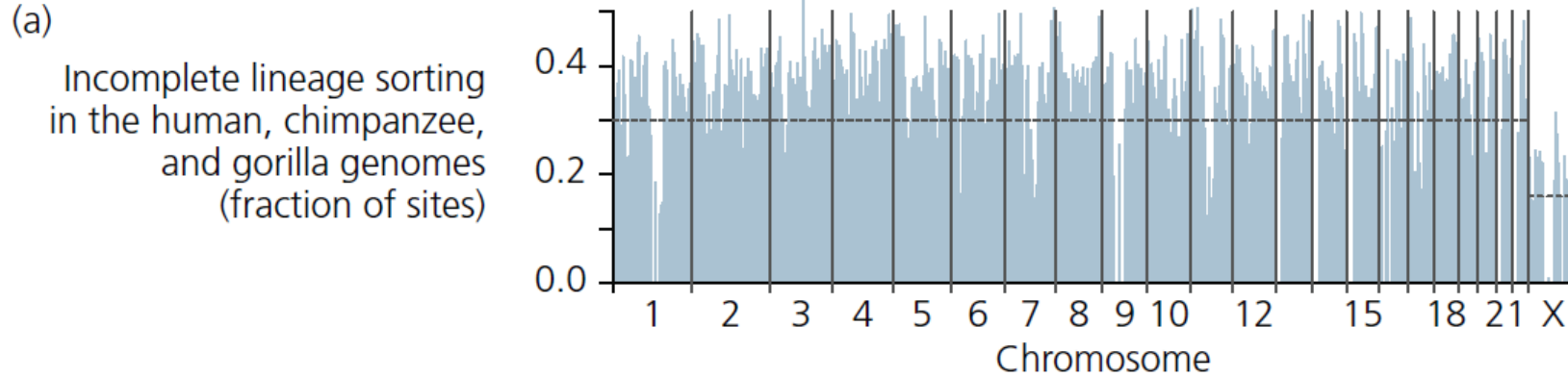
- Daha sonraki geniş veri setleri de Ruvolo'nun bulgularını doğrulamıştır.
- Özellikle Abdel-Halim Salem ve arkadaşları (2003), filogeniyi Alu elementleri (SINE'ler) üzerinden yeniden yapılandırmıştır.
- Alu elementleri, kromozomlara nadiren eklenen ve evrimsel tarihi izlemek için ideal genetik işaretçilerdir.
- Salem ekibi, yedi Alu dizisinin insan ve şempanzelerde ortak olduğunu, fakat gorillerde bulunmadığını saptamıştır; bu da insan-şempanze kladını güçlü biçimde desteklemiştir.

Genomların Mozaik Yapısı

- Svante Pääbo (2003), insan ve Afrika büyük maymun genomlarını mozaik yapılar olarak tanımlamıştır.
- Her genom bölgesi, kendi içinde farklı bir evrimsel ilişkiyi temsil etmektedir.
- Bazı bölgelerde goril-şempanze veya goril-insan benzerliği görülse de, çoğu bölgede insan ve şempanze en yakın akrabadır.
- Bu durum, genomların farklı kısımlarının farklı evrimsel geçmişlere sahip olduğunu gösterir.

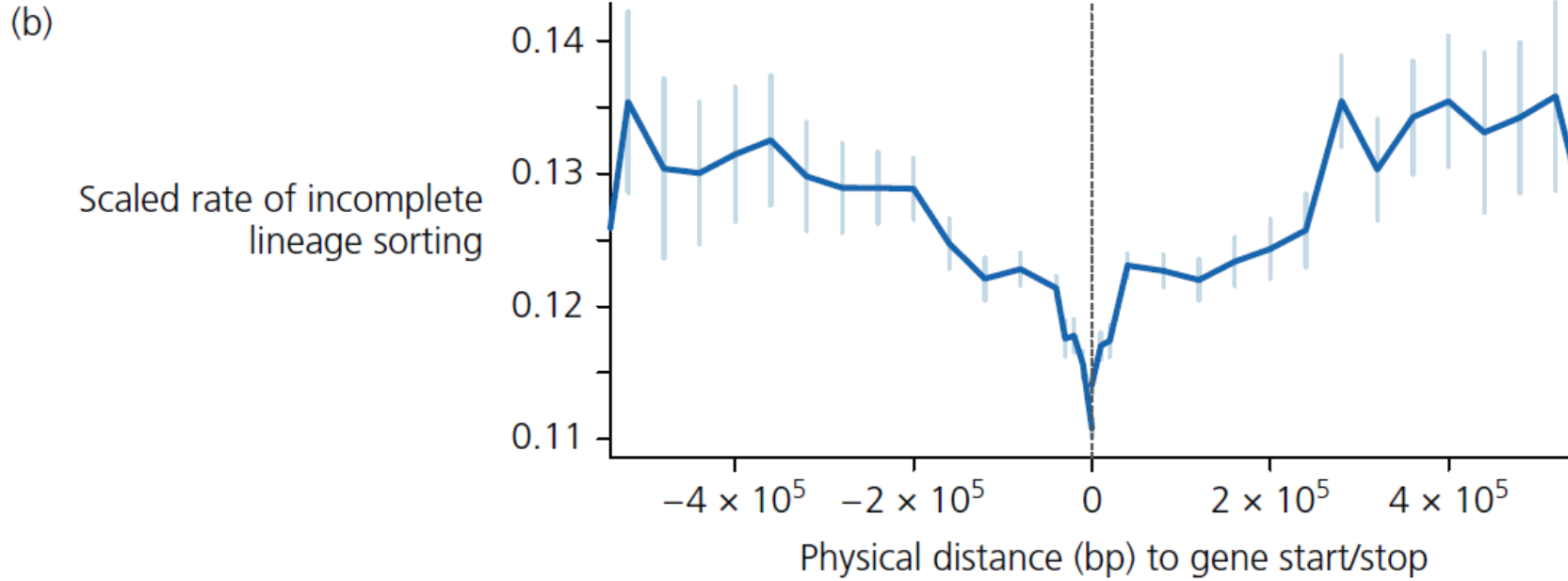
Gorilla Genomu ve Sonuçlar

- Aylwyn Scally ve ekibi (2012), goril genomunun tam dizilenmesiyle bu mozaik yapıyı doğrulamıştır.
- İnsan, şempanze ve goril dizileri karşılaştırıldığında, genomun yaklaşık %30'unda goriller ya şempanzelere ya da insanlara daha yakındır.



Gorilla Genomu ve Sonular

- Geriye kalan %70'lik bölümde ise insan-şempanze yakınlığı gözlenmiştir.
- Aşağıdaki figür, protein kodlayan genlere yakın bölgelerde soy ayrışmasının azaldığını ve bunun doğal seçim etkisiyle ilişkili olduğunu göstermektedir.



Seçilim ve Evrimsel Temizlik

- Seçilim, genetik çeşitliliği azaltarak tamamlanmamış soy ayrışmasının görülme sıklığını düşürmektedir.
- Scally ve ekibi, bu seçilimin çoğunlukla arındırıcı (purifying selection) nitelikte olduğunu öne sürmüştür.
- Yani zararlı mutasyonlar elenmiş, genomun yapısı daha kararlı hale gelmiştir.
- Bu bulgular, insan-şempanze yakınlığının sadece genetik değil, seçilimsel süreçlerle de güçlendiğini göstermektedir.

Morfolojik Kanıtların Rolü

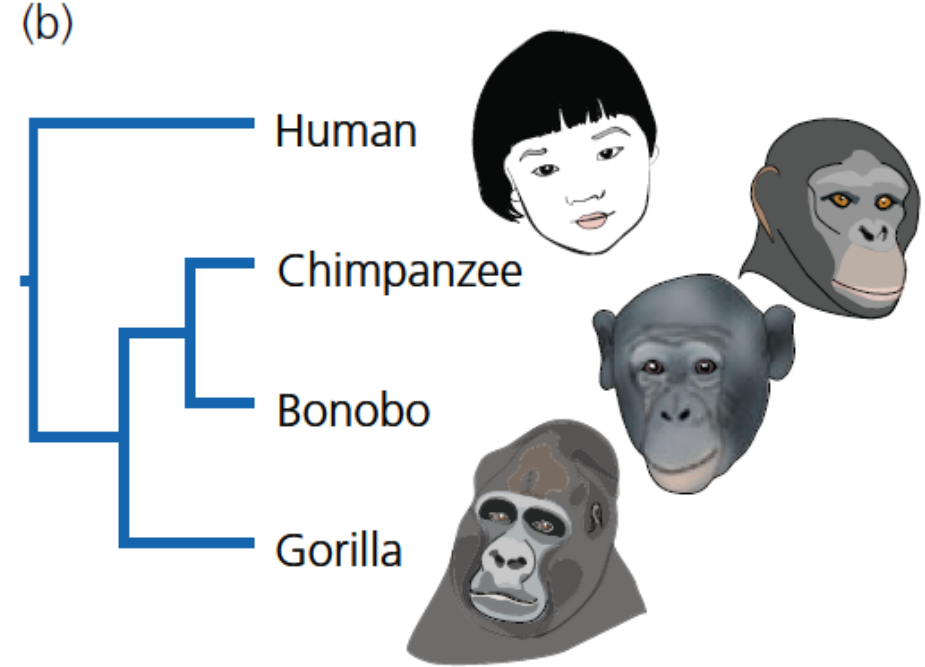
- Paleoantropologlar, insan–şempanze–goril ilişkisini çözmek için kladistik morfoloji analizleri yapmışlardır.
- Bu araştırmalarda, goriller ve iki şempanze türünde ortak olup insanlarda bulunmayan bazı özellikler belirlenmiştir.
- Bu özelliklerin başında, parmak eklemleri üzerinde yürümeyi (knuckle walking) sağlayan iskelet yapıları gelir.
- Dolayısıyla, el ve bilek anatomisi bu hareket biçimine uyum gösterecek şekilde evrimleşmiştir.

Knuckle Walking: Evrimsel Dağılımı

- Knuckle walking, vücudun, ön ayakların orta falanksları üzerinde taşındığı bir hareket biçimidir.
- Afrika büyük maymunlarında türemiş bir özelliktir; goriller ve şempanzeler bu yürüyüş biçimini sürekli kullanırlar.
- Asya büyük maymunları olan orangutanlar ise zaman zaman knuckle walking yapsalar da genellikle yumrukları üzerinde yürürler.
- İnsanlar, elbette bu özelliğe sahip değildir.

Knuckle Walking ve Filogenetik Yorum

- Sadece knuckle walking özelliğine bakıldığında, en basit açıklama insanların en erken ayrılan hat olduğu yönündedir.
- Bu durumda, knuckle walking yalnızca bir kez, goril ve şempanzelerin ortak atasında ortaya çıkmış olur.
- Ancak bu ağaç modeli, sadece bu özelliği açıklar ve diğer bazı insan-şempanze ortak özelliklerini bağımsız evrim olarak yorumlamak zorunda kalır.
- Bu özellikler arasında diş, kafatası ve uzuv yapısındaki benzerlikler ile eşeyssel olgunlaşma ve genital anatomideki ortak özellikler bulunur.

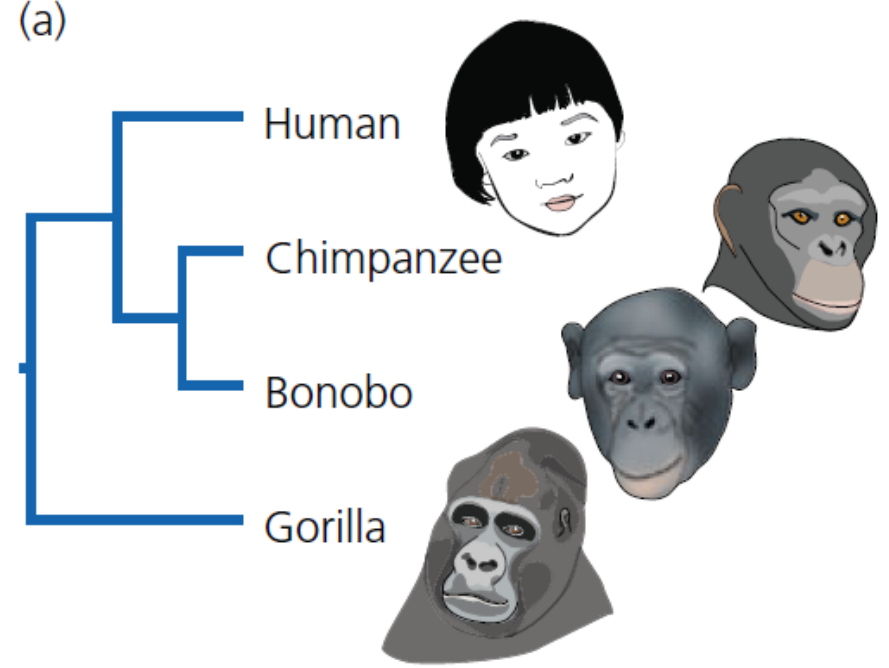


Morfolojik Verilerle Çelişen Bulgular

- Knuckle walking'e dayanan bu yorum, moleküler kanıtlarla da çelişmektedir; çünkü moleküler analizler insan–şempanze yakınlığını göstermektedir.
- Dolayısıyla, hangi özelliklerin atasal (primitive), hangilerinin türetilmiş (derived) olduğunu doğru belirlemek büyük önem taşır.
- Bu nedenle araştırmacılar, farklı fosil türlerini analiz ederek karakterlerin evrimsel yönünü yeniden değerlendirmiştir.
- Özellikle kafatası morfolojisi bu konuda kritik bir role sahiptir.

Dryopithecus ve Yeniden Sınıflandırma

- David R. Begun, morfolojik analize yaklaşık 10 milyon yıl öncesine ait bir Avrupa maymunu olan *Dryopithecus*'u dâhil etmiştir.
- *Dryopithecus*, gorillerle ortak olup insan ve şempanzelerde bulunmayan bazı kafatası özellikleri taşır.
- Bu özelliklerin gorillere özgü türemiş nitelikler olduğu düşünülürken, fosil verisi bunların aslında atasal olabileceğini göstermiştir.
- Bu yeni sınıflandırma ile Begun, insanların ve şempanzelerin en yakın akraba olduğu sonucuna varmıştır.



Knuckle Walking'in Evrimsel Yorumu

- Begun'un modeline göre iki olasılık bulunmaktadır:
 - 1. İnsan, goril ve şempanzenin ortak atası bir knuckle walker idi; bu özellik insan soyunda kayboldu.
 - 2. Ya da knuckle walking, goriller ve şempanzelerde bağımsız olarak evrimleşti.
- Bu model, diş, kafatası ve uzuv yapısındaki ortak özelliklerin tek bir evrimsel olayla açıklanmasını sağlar.
- Ayrıca insan ve şempanzelerde görülen geç eşeysel olgunlaşma ve benzer genital yapılar da bu senaryoya uyumludur.

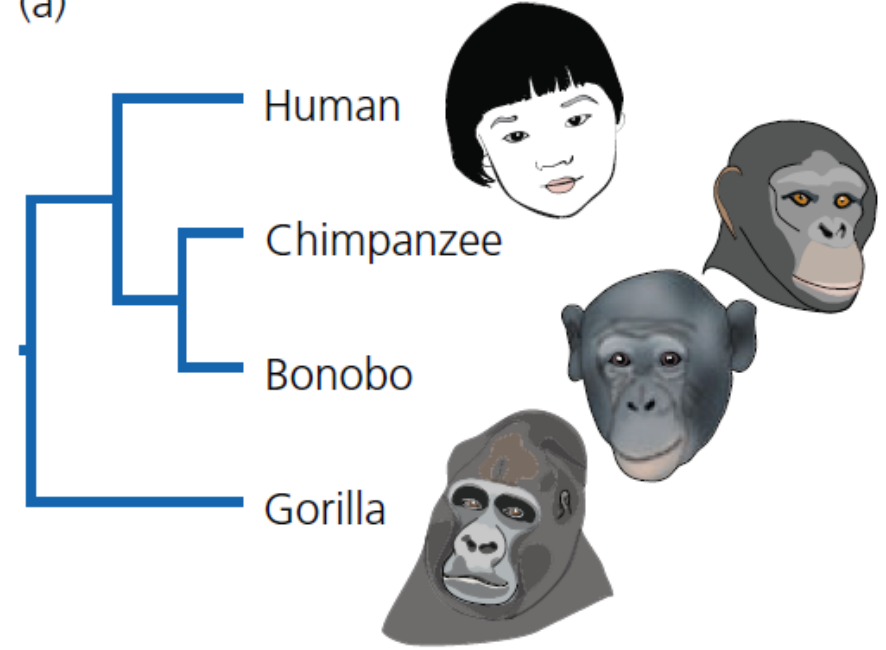
Tartışmalar ve Yeni Morfolojik Veriler

- Bazı araştırmacılar Begun'un modeline temkinli yaklaşmış ve bazı kafatası özelliklerinin yanlış yorumlanabileceğini öne sürmüştür.
- Ayrıca, knuckle walking'in evrimleşmesinin veya kaybolmasının Begun'un öngördüğünden daha zor olabileceği savunulmuştur.
- Ancak daha geniş veri setleriyle yapılan sonraki çalışmalar insan-şempanze yakınlığını teyit etmiştir.
- Morfolojik analizler artık moleküler verilerle aynı sonuca işaret etmektedir.

Fosil Kanıtlarla Desteklenen Bulgular

- Brian Richmond ve David Strait (2000), Afrika fosillerinin el bileği kemiklerini incelemişlerdir.
- En az iki soyu tükenmiş türde, knuckle walking'e özgü anatomik yapılar tespit edilmiştir.
- Bu türlerin insan soyuna, şempanze veya goril soyundan daha yakın olduğu düşünülmektedir.
- Bu sonuç, insanın bir knuckle-walking atadan evrimleştiği ve şempanze ile en yakın akraba olduğu hipotezini desteklemektedir.

(a)

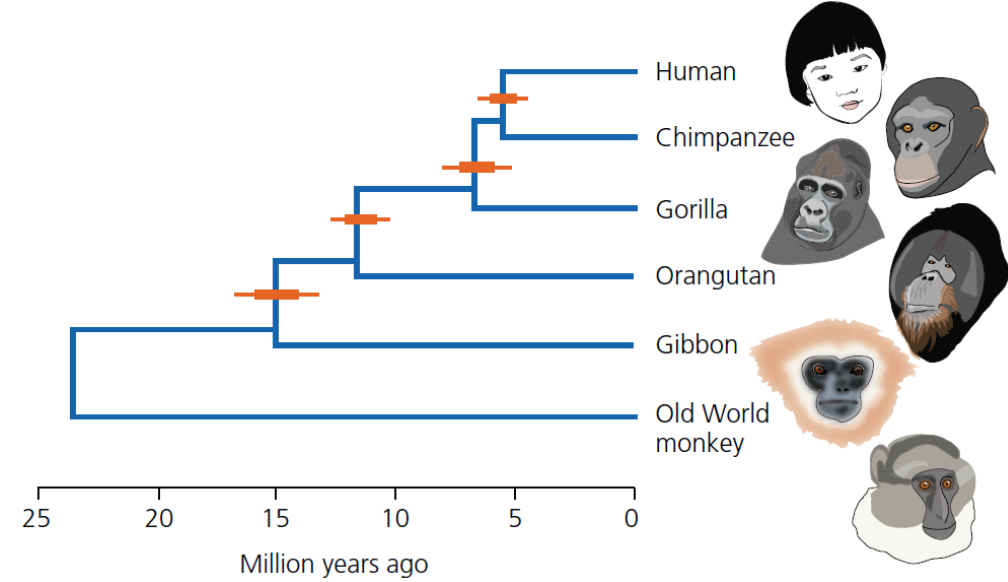


Morfolojik ve Moleküler Verilerin Uyumlu Sonucu

- Güncel morfolojik kanıtlar, moleküler analizlerle aynı evrimsel ağacı desteklemektedir.
- Hem morfolojik hem de genetik veriler, insan ve şempanzenin birbirine en yakın türler olduğunu göstermektedir.
- Bu sonuç, gorillerin bu iki türden biraz daha önce ayrıldığını ortaya koymaktadır.
- Dolayısıyla, iki veri türü de aynı evrimsel hikâyede birleşmektedir.

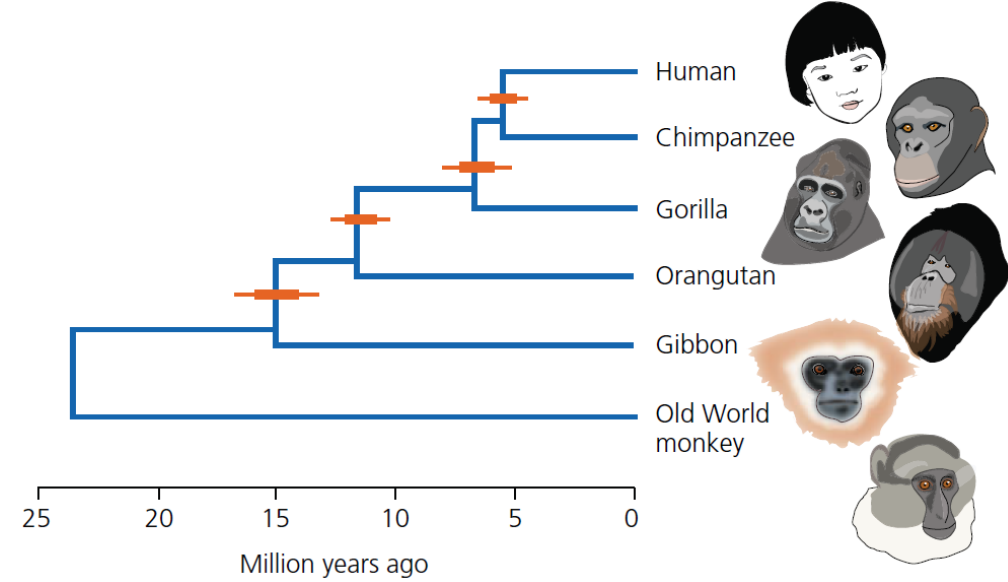
Moleküler Saatler ve Ayrışma Zamanlarının Hesaplanması

- Rebecca Stauffer ve ekibi, S. Blair Hedges laboratuvarında moleküler saat yöntemini kullanarak ayrışma zamanlarını hesaplamıştır.
- Fosil kayıtlara göre, Eski Dünya maymunları ile insansı maymunların ayrılması yaklaşık 23.3 milyon yıl önce gerçekleşmiştir.
- Protein kodlayan gen dizilerindeki farklılıklar incelenerek, genlerin evrim hızı hesaplanmıştır.
- Bu yöntemle, insan ve şempanze soylarının ayrışma zamanı tahmin edilmiştir.



Zaman Tahminleri ve Çeşitli Çalışmaların Sonuçları

- Stauffer ve arkadaşlarına göre, goril soyu insan-şempanze hattından 6.4 ± 1.5 milyon yıl, insan ve şempanze soyları ise birbirinden 5.4 ± 1.1 milyon yıl önce ayrılmıştır.
- Sudhir Kumar (2005), benzer bir yöntemle ayrışma zamanını yaklaşık 4.98 milyon yıl olarak bulmuştur.
- Daha yeni yöntemler, bu tahminleri fosil verileriyle birleştirerek 5–7 milyon yıl aralığını desteklemektedir.
- Yandaki figür, farklı araştırmaların bu zaman tahminlerini karşılaştırmalı olarak göstermektedir.

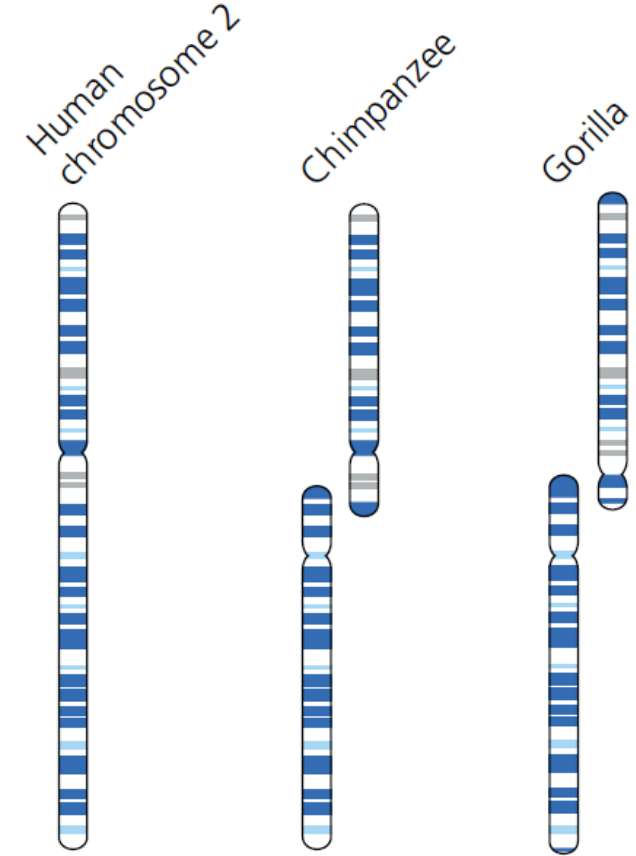


Güncel Değerlendirme ve Genel Sonuç

- Wilkinson (2011), moleküler verileri fosil kanıtlarla birleştirerek insan–şempanze ayrışmasını 5.7–9.6 milyon yıl aralığında tahmin etmiştir.
- Aylwyn Scally (2012) ise bütün genom verilerine dayalı olarak bu ayrımı 5.5–7 milyon yıl arasında bulmuştur.
- İnsan–şempanze–goril ayrışması ise 8.5–12 milyon yıl öncesine tarihlendirilmektedir.
- Bu sonuçlar, türler arası genetik farklılıkların ne kadar az olduğuna dair bir sonraki kısmın sorusuna temel oluşturmaktadır.

İnsan ve Büyük Maymunlar Arasındaki Genetik Farklılıkların Temeli

- İnsanlar ile Afrika büyük maymunları arasındaki en belirgin genetik fark, kromozom sayılarına yansır.
- Goril ve şempanzelerde 24 çift kromozom bulunurken, insanlarda 23 çifttir.
- Bunun nedeni, insan atalarında iki kromozomun birleşerek bugünkü insan kromozom 2'yi oluşturmasıdır.
- Genomik veriler, artık bu farkları çok daha ince ölçekte değerlendirmemize olanak sağlamaktadır.

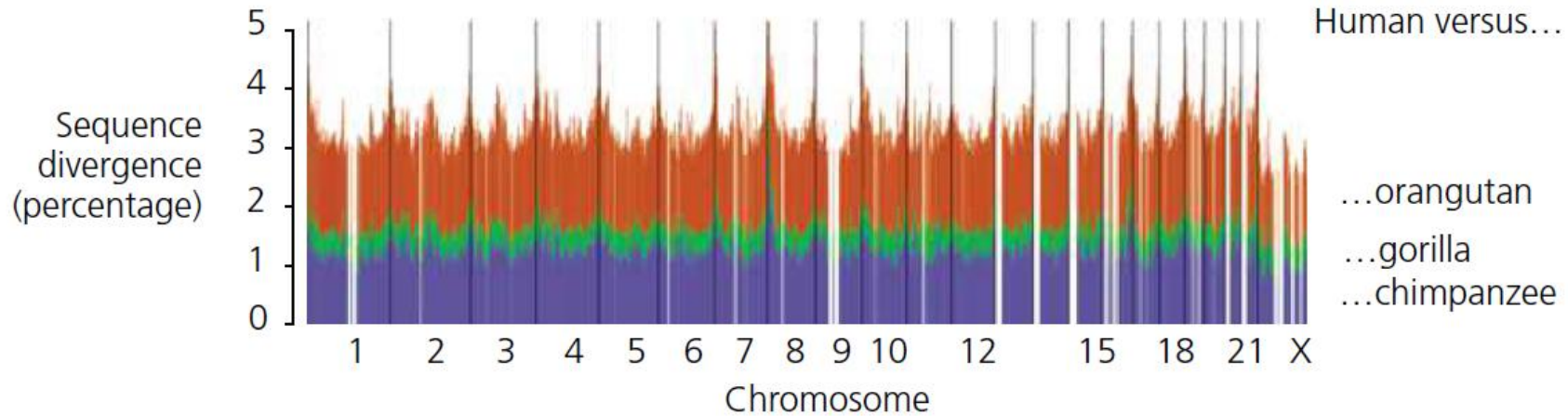


Gen Kaybı ve Yeni Genlerin Ortaya Çıkması

- İnsanlarda, şempanze ve gorillerde bulunan bazı genlerin işlevsel kopyaları bulunmamaktadır.
- Örneğin, CMP-sialic acid hydroxylase genindeki çerçeve kayması, memelilerde yaygın bir hücre yüzeyi şekerinin insanda tamamen kaybına yol açmıştır.
- İnsanlarda bazı düzenleyici DNA dizileri de yoktur; bunlardan biri, diğer memelilerde yüz bıyıkları ve penil dikenlerin gelişimini uyaran androjen reseptör enhancer bölgesidir.
- Ayrıca insanlar, beyin dokusunda güçlü biçimde ifade edilen JLJ33706 gibi, kendilerine özgü bazı yeni genlere de sahiptir.

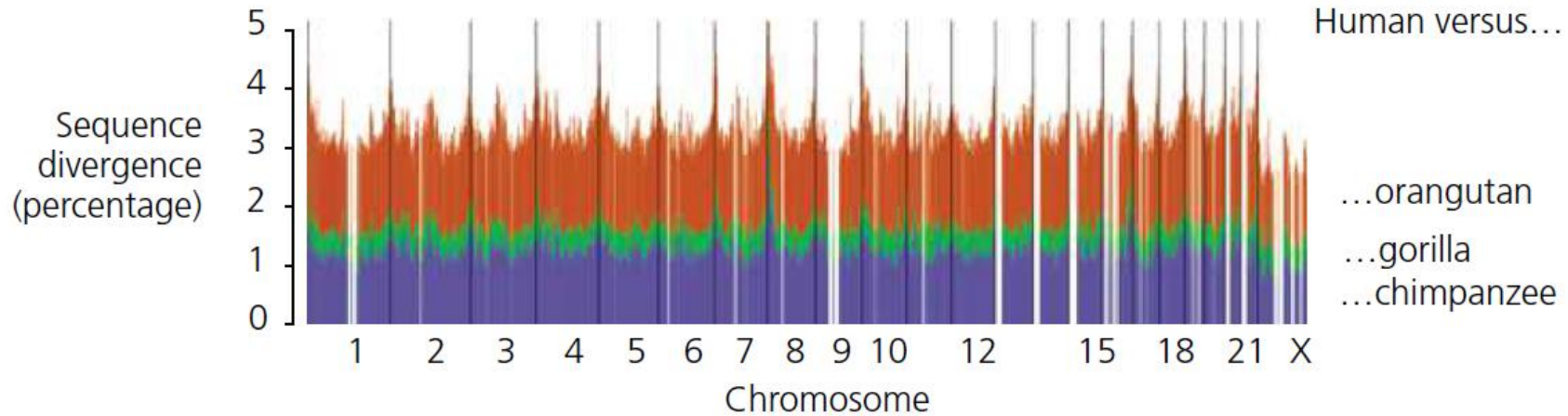
Genomlar Arasındaki Genel Benzerlik Düzeyi

- Aşağıdaki figür, insan, şempanze, goril ve orangutan genomları arasında 1 Mbp'lik bölgeler üzerinden dizi farklılıklarını özetlemektedir.
- İnsan ile şempanze genomları arasında, hizalanabilen bölgelerdeki nükleotid değişimleri açısından fark %1 düzeyindedir.



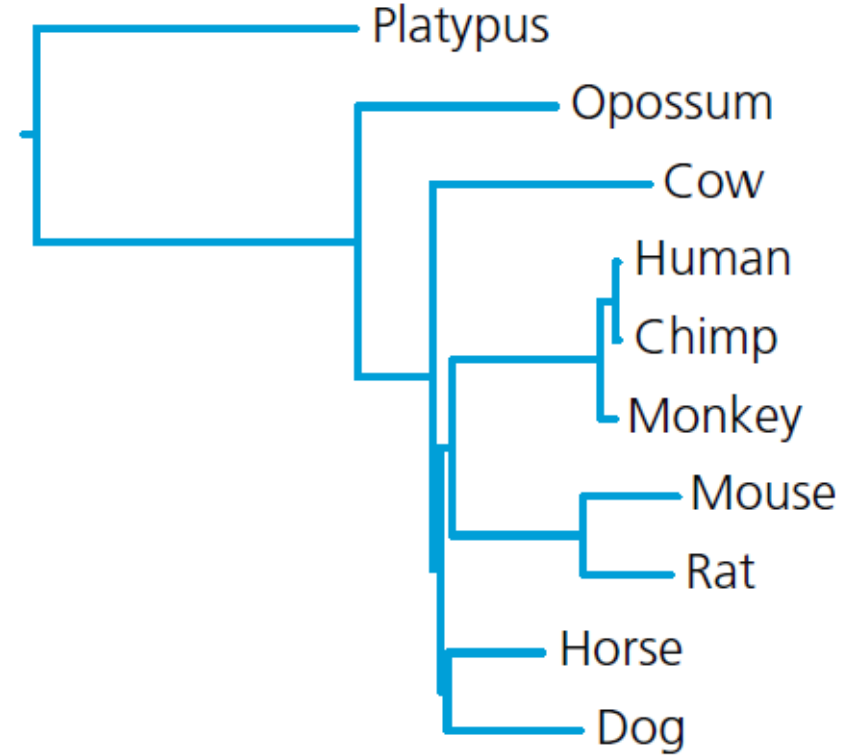
Genomlar Arasındaki Genel Benzerlik Düzeyi

- Kopyalanmalar, insersiyonlar ve delesyonlar da hesaba katıldığında, genomun yaklaşık %4'lük kısmı şempanzelerden farklıdır.
- Bu veriler, türler arası farkların küçük ama anlamlı genomik değişikliklere dayandığını göstermektedir.



Genomik Uzaklığın Karşılaştırmalı Perspektifi

- Yandaki figür, tüm genom verilerine dayanarak türler arası evrimsel ilişkileri ve genomik uzaklıkları göstermektedir.
- Bu ağaçta dal uzunlukları, genomlar arasındaki farklılık miktarına göre orantılıdır.
- İnsan ve şempanze, hatta insan ve rhesus maymunu arasındaki fark, fare ile sıçan arasındaki farktan daha küçüktür.
- Mesaj şudur, insan ve şempanze genomları arasındaki ayrılık düşündüğümüzden daha sınırlıdır.



İnsan ve Şempanze Genomlarının Ayrıntılı Karşılaştırılması

- Şempanze genom taslağının tamamlanmasıyla, insan ve şempanze arasında yaklaşık 35 milyon tek nükleotid değişimi tespit edilmiştir.
- Buna ek olarak yaklaşık 5 milyon insersiyon ve delesyon ile çeşitli kromozomal yeniden düzenlenmeler söz konusudur.
- İnsan genomundaki proteinlerin yaklaşık %29'u, şempanzedeki homolog proteinlerle tamamen aynıdır.
- Kalan proteinler için ise tipik fark, yalnızca birkaç amino asit düzeyindedir.

İşlevini Yitiren ve Yeni Kazanılan Genler

- Bazı farklar, sadece bir soyda işlev dışı kalan veya yeni ortaya çıkan genlerden kaynaklanmaktadır.
- İnsanlarda, şempanzelerde aktif olup insanlarda işlevini yitirmiş yaklaşık 80 gen tanımlanmıştır.
- Bu genlerin bir bölümü koku ve tat algısı gibi kemoreseptörlerde ve bağışıklık sistemiyle ilişkili proteinlerde görev alır.
- Diğer yandan insanlara özgü SRGAP2C gibi genler, sinir hücrelerinin gelişimini etkileyerek beyin yapısında farklılıklara katkı sağlayabilmektedir.

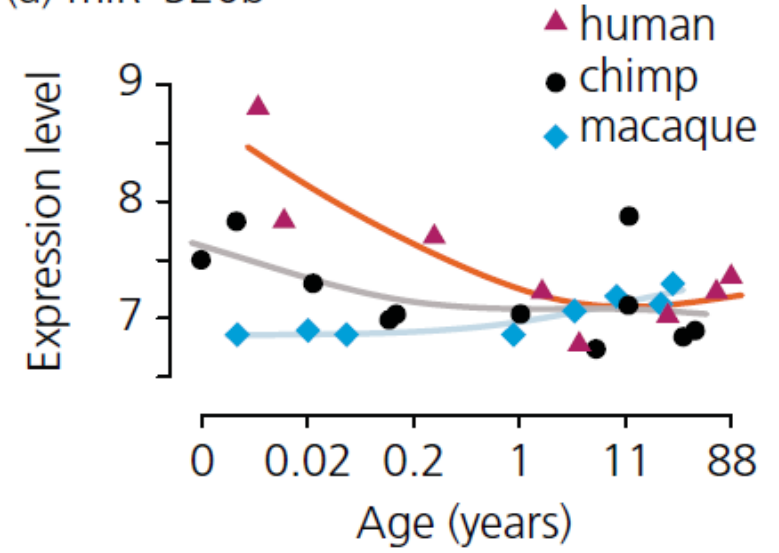
Protein Düzeyindeki Seçilim İzleri

- Bazı önemli farklar, insan ve şempanze proteinlerindeki amino asit değişimlerinde gizlidir.
- Bu amaçla, yüksek oranda non-sinonim değişim taşıyan genler ayrıntılı biçimde incelenmiştir.
- Bu genlerin önemli bir kısmı duysal algı, bağışıklık yanıtı, tümör baskılama ve spermatogenez gibi süreçlerle ilişkilidir.
- Böylece, belirli işlevsel alanlarda pozitif veya farklılaşmış seçilimin rol oynadığı düşünülmektedir.

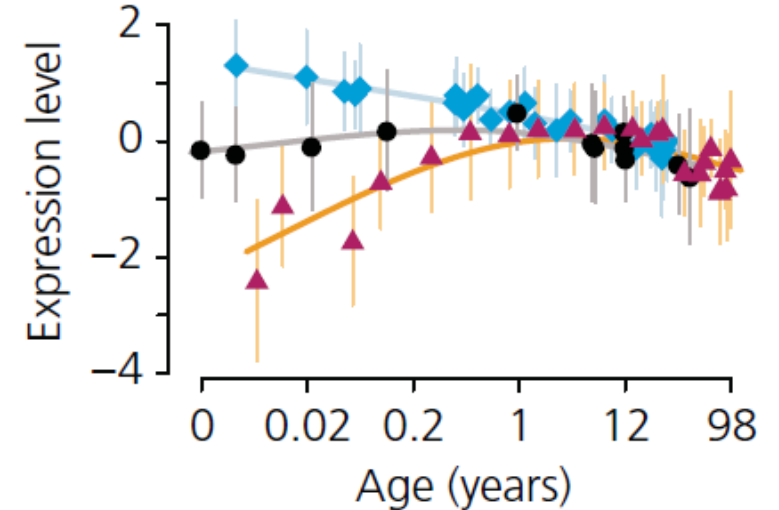
Düzenleyici Bölgelerin Önemi

- İnsan ile şempanze arasındaki farkların önemli bir bölümü, protein dizilerinden çok gen ifadesini düzenleyen bölgelerde ortaya çıkmaktadır.
- MikroRNA'lar, transkripsiyon düzenleyicileri ve enhancer bölgeler bu farklılıkların başlıca aktörleridir.
- Yandaki figür, bu duruma örnek olarak miR-320b adlı bir mikroRNA'yı göstermektedir.
- Düzenleyici düzeydeki bu değişiklikler, aynı proteinler kullanılsa bile farklı dokularda ve farklı zamanlarda farklı ifade desenleri oluşturabilir.

(a) miR-320b

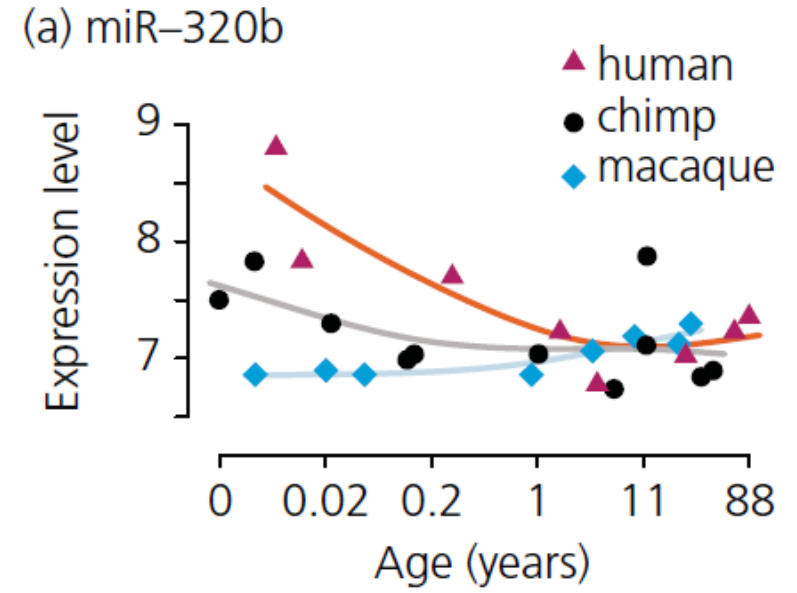


(b) miR-320b targets, $n = 18$

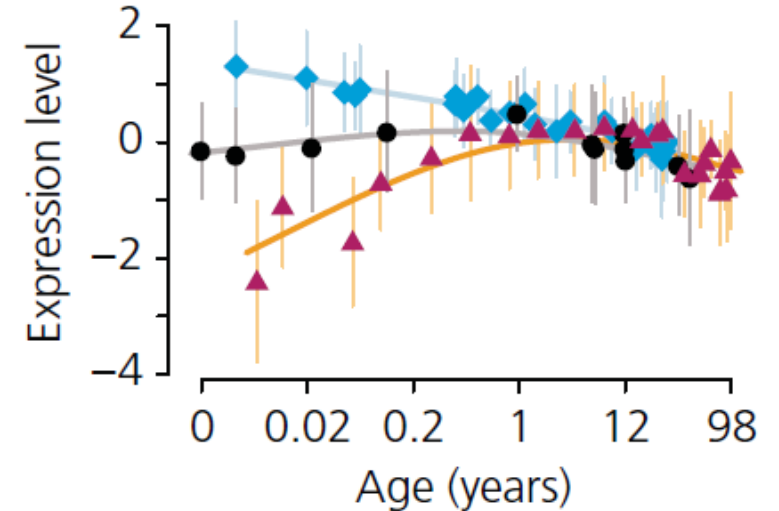


miR-320b Örneği ve Beyin İfadesi

- miR-320b, özellikle prefrontal korteks nöronlarında insanlar tarafından şempanze ve rhesus makaklara göre daha yüksek düzeyde üretilmektedir (a).
- Bu mikroRNA, kendisine hedef olan mRNA'ların ifadesini baskılayarak bu genlerin protein düzeyini düşürür.
- Figür b, miR-320b hedefi olan 18 genin ifadesindeki azalmayı göstermektedir; bunların sekizi nöronlarla ilişkilidir.
- Bu düzenleyici farkın fenotipik sonuçları henüz tam olarak bilinmemekle birlikte, insan beynine özgü özelliklerle ilişkili olabileceği düşünülmektedir.



(b) miR-320b targets, $n = 18$



İnsanların Son Ortak Atası

- Genetik verilere göre insanlar ve iki şempanze türü yaklaşık 5–7 milyon yıl önce ortak bir atadan ayrılmıştır.
- İnsan, şempanze ve bonobolardaki ortak davranış özellikleri, bu son ortak atadan kalmış olabilir.
- Bu atanın, hem knuckle walking yapan hem de meyve ağırlıklı beslenen bir tür olduğu düşünülmektedir.
- Ayrıca farklı habitatlarda yaşayan, besin elde etmek için araç kullanan ve hatta avlanan bir tür olması muhtemeldir.

Kültür ve Öğrenilmiş Davranışlar

- Son ortak atanın kültürel davranışlara sahip olması olasıdır.
- Kültür, öğrenilen ve öğretilen, popülasyonlar arasında farklılık gösteren davranış biçimidir.
- Günümüzde hem şempanzelerde hem orangutanlarda kültürel çeşitlilik gözlenmektedir.
- Bu da kültürün, insan–şempanze ortak atasından bile daha eskiye uzandığını göstermektedir.

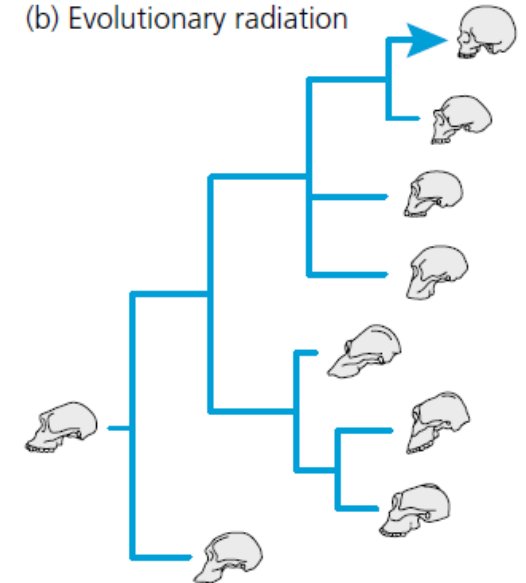
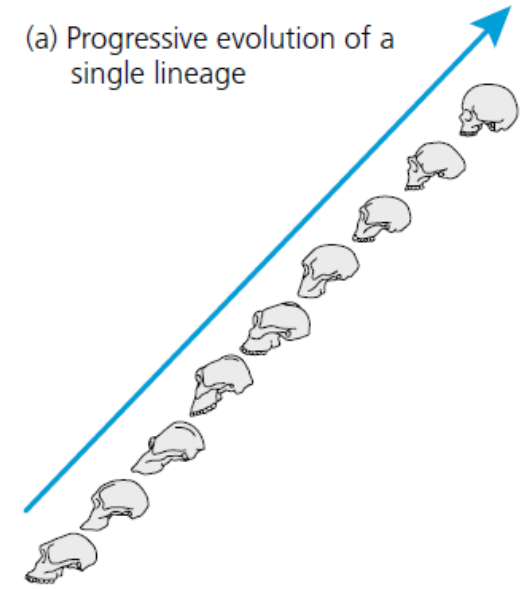


Bonobo ve Şempanzelerde Davranış Farklılıkları

- Bonobo ve şempanzeler, insana eşit derecede yakın akraba olmalarına rağmen oldukça farklı davranış kalıplarına sahiptir.
- Şempanze toplulukları genellikle erkek egemen, rekabetçi ve saldırgan yapılara sahiptir.
- Bonobo toplulukları ise dişi egemen olup, daha az şiddet eğilimli ve sosyal bağları güçlüdür.
- Bu çeşitlilik, insan davranışındaki kültürel ve evrimsel esnekliğin kökenine ışık tutmaktadır.

İnsan Soyunun Evrimsel Deseni

- Bu kısımda, insan–şempanze ortak atasından günümüze kadar olan evrimsel sürecin izleri ele alınacaktır.
- Temel soru, insan evriminin tek bir soyun sürekli dönüşümüyle mi (a), yoksa dallanma ve tükenişlerle şekillenen karmaşık bir ağ yapısıyla mı (b) ilerlediğidir.
- Bu iki senaryo, fosil kayıtlarla test edilebilir.
- Fosiller, evrimin doğrusal mı yoksa çoğul türleşmelerle mi ilerlediğini anlamamanın anahtarıdır.



Fosil Kanıtların Önemi

- Erken insanlara ait fosil kayıtlar az ama giderek artan bir şekilde gün yüzüne çıkarılmaktadır.
- Bu kayıtlar, evrimin tek hatlı mı yoksa çok dallı bir süreç mi olduğunu anlamak için temel veriyi sağlar.
- Paleoantropologlar, elde edilen fosillerin isimlendirilmesi ve sınıflandırılması konusunda tam bir fikir birliği içinde değildir.

Hominin Kavramı ve Tür Farklılıkları

- “Hominin” terimi, insanlara şempanzelerden daha yakın olan tüm türleri kapsamak için kullanılır.
- Bazı araştırmacılar hâlâ geleneksel “hominid” terimini tercih etmektedir.
- Aynı fosil grupları için farklı tür yorumları da bulunmaktadır; örneğin *Homo habilis* ve *Homo rudolfensis* fosilleri.
- Türlerin yaş aralıkları, farklı araştırmalarda küçük değişiklikler gösterebilir.

Sahelanthropus tchadensis'in Keşfi

- Yanda gösterilen *Sahelanthropus tchadensis*, 2001 yılında Çad'ın Djurab Çölü'nde keşfedilmiştir.
- Yaklaşık 6–7 milyon yıl yaşındaki bu kafatası, paleoantropologları şaşkına çevirmiştir.
- Çünkü bu fosil, insan ve şempanze ayrımının gerçekleştiği döneme tarihlenmektedir.
- Ayrıca, hem şempanzeyi hem de insanı andıran morfolojik özellikler göstermektedir.



Sahelanthropus'un Özellikleri

- Kafatası hacmi oldukça küçüktür (yaklaşık 320–380 cm³) ve arkadan bakıldığında şempanzeyi andırır.
- Ancak yüz kısmı düz ve geniştir, bu da onu *Australopithecus* veya *Homo* türlerine benzettir.
- Bu karışık yapı, *Sahelanthropus*'u insanların yakın akrabası konumuna yerleştirir.
- Bazı araştırmacılar, bu türün insan–şempanze ortak atasına çok yakın bir form olabileceğini öne sürmektedir.

Farklı Görüşler ve Alternatif Adaylar

- Brunet ve ekibi, *Sahelanthropus tchadensis*'i insan soy hattında yer alan erken bir hominin olarak değerlendirmiştir.
- Ancak Brigitte Senut ve Martin Pickford, bu türün şempanze ya da goril soyuna ait olabileceğini ileri sürmüştür.
- Onların keşfettiği *Orrorin tugenensis*, yaklaşık 6 milyon yıl önce Kenya'da yaşamıştır.
- *Orrorin*, insan soyuna ait olabilecek alternatif bir aday olarak tartışılmıştır.

Sahelanthropus'un Yeniden İncelenmesi

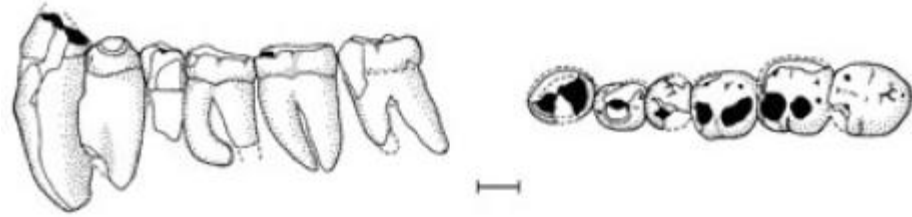
- *Sahelanthropus* kafatası oldukça ezilmiş ve deforme olmuş durumdaydı; bu da yorumları zorlaştırmıştır.
- Sorunu çözmek için Brunet, Christoph Zollikofer ve Marcia Ponce de León ile iş birliği yapmıştır.
- Fosil, BT (CT) tarama yöntemiyle üç boyutlu olarak yeniden yapılandırılmıştır.
- Yeniden inşa edilen örnek, goril veya şempanzeden çok bir erken insan formuna benzemektedir.

Sonuç ve Geleceğe Bakış

- Yeniden yapılandırılmış kafatası, Brunet'in insan soyuna ait olduğu yönündeki görüşünü güçlendirmiştir.
- Ancak bu yorum tüm araştırmacılarca kabul edilmemiştir; tartışmalar sürmektedir.
- Farklı ekoller, bu fosilin hangi soya ait olduğunu kanıtlamak için yeni bulgular beklemektedir.
- Kesin sonuç, muhtemelen post-kraniyal (kafatası dışı) fosillerin keşfiyle netleşecektir.

Ardipithecus ramidus: Erken Hominin Adayı

- Aşağıdaki figür, *Ardipithecus ramidus*'un erken hominin adayları arasındaki yerini göstermektedir.
- İlk olarak dişler gibi parçalı kalıntılardan tanımlanan bu tür, günümüzde daha ayrıntılı iskelet verileriyle bilinmektedir.
- Yaklaşık 120 cm boyunda, küçük yüzlü ve şempanze büyüklüğünde beyne sahipti.
- İskelet özellikleri, iyi bir tırmanıcı olduğunu ve aynı zamanda yerde dik yürüyebildiğini düşündürmektedir.



Ardipithecus'un Konumu Üzerine Tartışmalar

- *Ardipithecus ramidus*'u tanımlayan ekip, bu türün şempanzelerden çok insanlara yakın olduğunu savunmaktadır.
- Eğer *A. ramidus* bir hominin ise, daha yaşlı olan *Ardipithecus kadabba*'nın da hominin olması olasıdır.
- Ancak bazı araştırmacılar, *Ardipithecus*'un insan mı yoksa şempanze soyuna mı daha yakın olduğu konusunda temkinli yaklaşmaktadır.
- Bu nedenle türün kesin konumu için daha fazla kanıta ihtiyaç duyulduğu vurgulanmaktadır.

Kesin Erken Homininler: *Gracile Australopithecus* ve *Kenyanthropus*

- Figür a ve b, *Australopithecus africanus* ve *Australopithecus afarensis* kafataslarını örnelemektedir.
- Bu türlerin beyin hacmi 400 ile 500 cm³ civarında olup, yüzleri görece büyük ve öne doğru çıkıktır.
- Dişiler yaklaşık 1.1 m, erkekler ise yaklaşık 1.4–1.5 m boya ulaşmıştır.
- Birçok iskelet bölgesindeki uyarlamalar, her iki türün de iki ayak üzerinde yürüdüğünü göstermektedir.



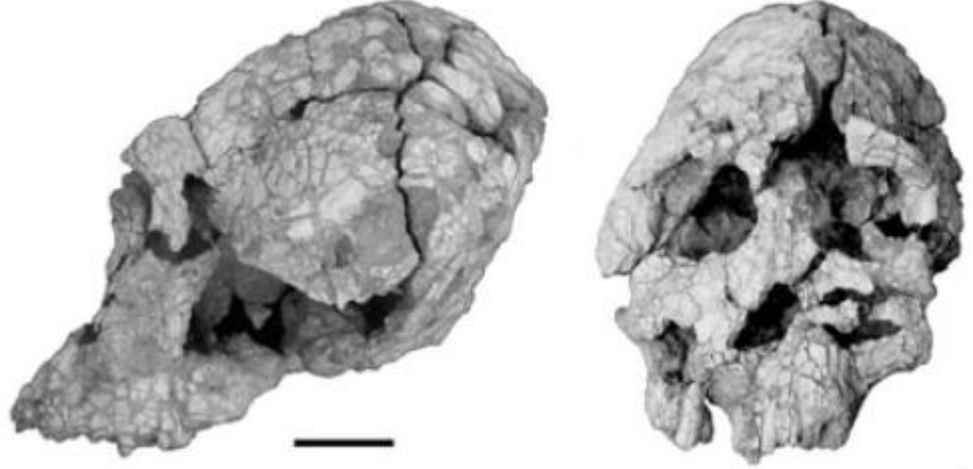
Laetoli Ayak İzleri: İki Ayak Üzerinde Yürüyüşün Kanıtı

- Yandaki figür, Tanzanya Laetoli'deki fosilleşmiş *A. afarensis* ayak izlerini göstermektedir.
- Bu izler, 3.6 milyon yıl önce taze volkanik kül üzerinde yan yana yürümüş iki bireye aittir.
- Ayak izlerinin şekli, vücut ağırlığının iki ayak üzerine taşındığını açıkça ortaya koymaktadır.
- Bu bulgu, erken homininlerde bipedal (iki ayak üzerinde) yürüyüşün güçlü bir kanıtı olarak kabul edilmektedir.



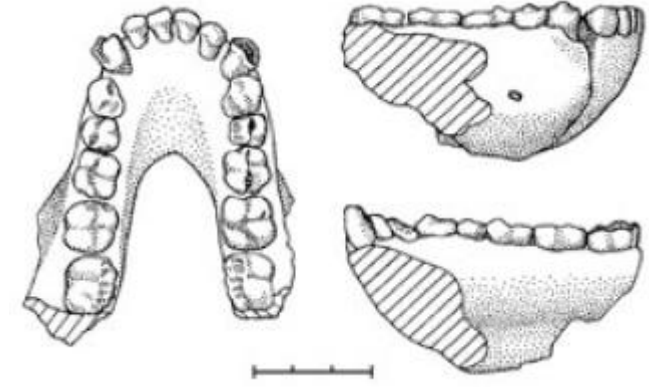
Kenyanthropus platyops: Yeni Bir Yüz

- Yandaki figür, 3.5 milyon yıl yaşındaki *Kenyanthropus platyops* kafatasını göstermektedir.
- Beyin hacmi, aynı dönemden *A. afarensis* ile benzerdir ve bazı atasal kafatası özellikleri taşır.
- Buna karşın daha küçük dişleri ve daha düz, insana benzeyen bir yüzü vardır.
- Bu nedenle bazı araştırmacılar onu yeni bir cins olarak *Kenyanthropus*'a yerleştirirken, diğerleri bunun kafatası bozulmalarından kaynaklanan bir yanılsama olabileceğini savunmaktadır.



Australopithecus anamensis: Erken İki Ayaklılar

- Yanda gösterilen *Australopithecus anamensis*, diğer türlere göre daha az bilinen bir erken hominindir.
- Tibia yapısı, sahibinin iki ayak üzerinde yürüyen bir birey olduğunu göstermektedir.
- Bu birey, *A. afarensis*'ten biraz daha büyük yapılı görünmektedir.
- Tür, erken hominin soy hattında önemli bir basamak olarak değerlendirilir.



Australopithecus sediba: Malapa Bireyleri

- Arkaik *Australopithecus* türleri, 2 milyon yıldan daha yakın bir zamana dek varlığını sürdürmüştür.
- Yanda, ergen bir erkek *Australopithecus sediba*'nın kafatasını gösterilmektedir.
- Bu bireyin iskeleti, aynı bölgede bulunan yetişkin dişi “Malapa Hominin 2” ile birlikte keşfedilmiştir.
- Bulgular, iki bireyin bir çökükten düşerek mağara tabanına gömüldüğünü düşündürmektedir.



Paranthropus: Robust Australopithecus'ların Mirası

- Fügür a–c, eskiden “robust *australopithecus*” olarak bilinen, günümüzde *Paranthropus* adıyla anılan türleri göstermektedir.
- Bu türler küçük beyinli ve büyük yüzlü olup, çok büyük azı dişleri, güçlü çeneler ve belirgin çiğneme kaslarına sahiptir.
- Bazılarında kafatası üzerinde kas tutunmasına uygun kemik çıkıntısı bulunur.
- *Paranthropus boisei*, bu özellikleri nedeniyle “nutcracker man” (fındıkkıran adam) olarak adlandırılmış olsa da, izotop verileri aslında otlar ve sazlarla beslendiğini göstermektedir.

(a) Name: *Paranthropus robustus*
Also known as: *Australopithecus robustus*
Specimen: SK 48
Age: 1.5–2.0 million years
Found by: Fourie
Location: Swartkrans, South Africa

Species Time Range: ~1.0–2.0 mya



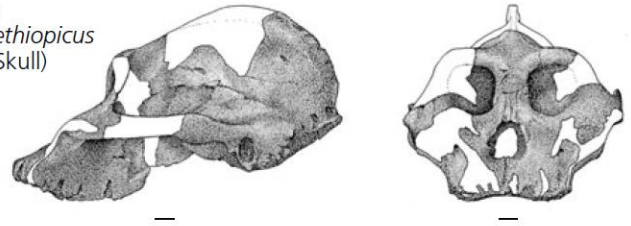
(b) Name: *Paranthropus boisei*
Also known as: *Australopithecus boisei*
Specimen: KNM-ER 406
Age: 1.7 million years
Found by: Richard Leakey and H. Mutua
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 54; 159; 160

Species Time Range: ~1.4–2.3 mya



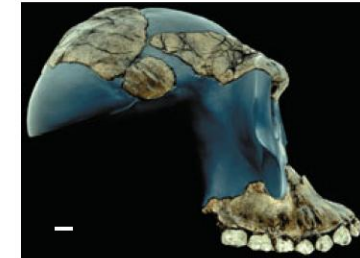
(c) Name: *Paranthropus aethiopicus*
Also known as: *Australopithecus aethiopicus*
Specimen: KNM-WT 17000 (Black Skull)
Age: 2.5 million years
Found by: Alan C. Walker
Location: Lake Turkana, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 153; 154

Species Time Range: ~1.9–2.7 mya



(d) Name: *Australopithecus garhi*
Specimen: BOU-VP-12/130
Age: 2.5 million years
Found by: Yohannes Haile-Selassie
Location: Bouri Formation, Ethiopia

Species Time Range: ~2.5 mya



Australopithecus garhi: Megadont Hominin

- Figür d'deki *Australopithecus garhi*, diğer *Australopithecus* türleriyle ortak özellikler taşımaktadır.
- Ancak bu türün dişleri, diğerlerine kıyasla belirgin biçimde daha büyüktür.
- Bu nedenle *A. garhi*, büyük dişli (megadont) arkaik homininler arasında değerlendirilmiştir.
- Türün konumu, erken *Homo* ile *Australopithecus* arasındaki geçiş tartışmalarına dâhil edilmektedir.

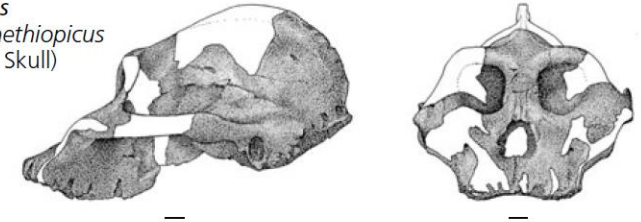
(a) Name: *Paranthropus robustus*
Also known as: *Australopithecus robustus*
Specimen: SK 48
Age: 1.5–2.0 million years
Found by: Fourie
Location: Swartkrans, South Africa
Species Time Range: ~1.0–2.0 mya



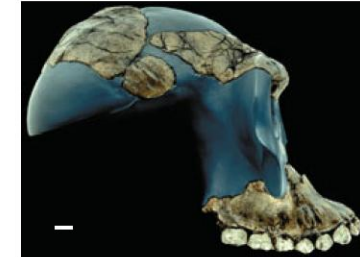
(b) Name: *Paranthropus boisei*
Also known as: *Australopithecus boisei*
Specimen: KNM-ER 406
Age: 1.7 million years
Found by: Richard Leakey and H. Mutua
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 54; 159; 160
Species Time Range: ~1.4–2.3 mya



(c) Name: *Paranthropus aethiopicus*
Also known as: *Australopithecus aethiopicus*
Specimen: KNM-WT 17000 (Black Skull)
Age: 2.5 million years
Found by: Alan C. Walker
Location: Lake Turkana, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 153; 154
Species Time Range: ~1.9–2.7 mya



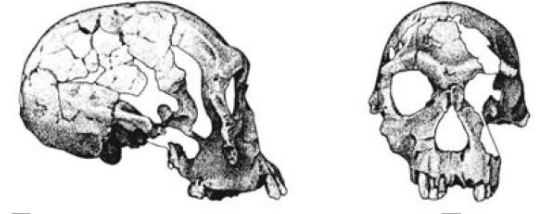
(d) Name: *Australopithecus garhi*
Specimen: BOU-VP-12/130
Age: 2.5 million years
Found by: Yohannes Haile-Selassie
Location: Bouri Formation, Ethiopia
Species Time Range: ~2.5 mya



Homo habilis ve *Homo rudolfensis*: Geçiş Formları

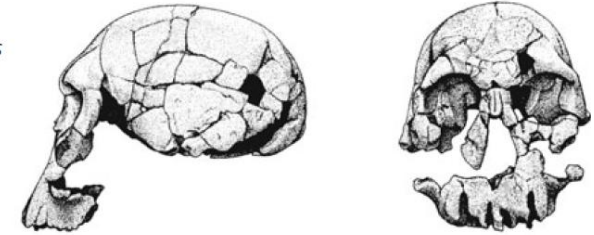
- Yandaki figür, *Homo habilis* ve *Homo rudolfensis* örneklerini göstermektedir.
- Her iki form da aynı dönemde ve aynı bölgede yaşamış, bu da tek tür mü yoksa iki ayrı tür mü oldukları tartışmasını doğurmuştur.
- Olduvai Gorge'da bulunan 1.8 milyon yıllık çene ve dişler, *H. habilis* olarak tanımlanmış ancak *H. rudolfensis*'e de benzerlik göstermektedir.
- Bu fosil, iki türü ayırmanın gerekliliği konusunda soru işaretleri yaratmış, ayrıca taş aletler ve kesik izli hayvan kemikleriyle birlikte bulunmuştur.

(a) Name: *Homo habilis*
Also known as: *Australopithecus habilis*
Specimen: KNM-ER 1813
Age: 1.9 million years
Found by: Kamoya Kimeu
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 6; 175



Species Time Range: ~1.6–1.9 mya

(b) Name: *Homo rudolfensis*
Also known as: *H. habilis*; *A. rudolfensis*; *K. rudolfensis*
Specimen: KNM-ER 1470
Age: 1.8–1.9 million years
Found by: Bernard Ngeneo
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 178; 179



Species Time Range: ~1.8–2.4 mya

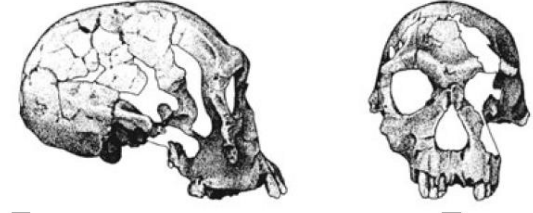
Homo mu *Australopithecus* mu?

- *H. habilis*'in beyin hacmi yaklaşık 510 cm³, *H. rudolfensis*'in ise 775 cm³ civarındadır.
- Her ikisi de *Australopithecus* türlerinden biraz daha büyük beyne ve daha düz bir yüze sahiptir.
- Ancak diş ve vücut boyutu bakımından *Australopithecus* aralığıyla büyük ölçüde örtüşürler.
- Bu nedenle bazı araştırmacılar, her iki formun da *Homo* yerine *Australopithecus* içine alınması gerektiğini savunmaktadır.

Kenyanthropus rudolfensis Önerisi

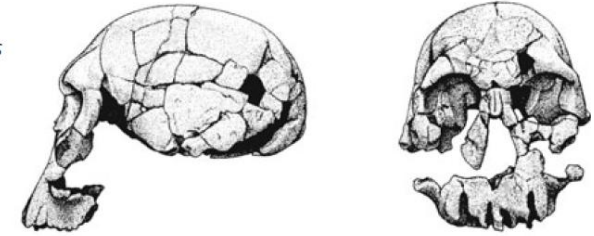
- Figür b'deki KNM-ER 1470 örneği, *Kenyanthropus platyops* ile benzerlikler göstermektedir.
- Bu benzerlik nedeniyle bazı araştırmacılar, fosilin *Kenyanthropus rudolfensis* olarak yeniden adlandırılmasını önermiştir.
- Öneri, paleoantropologlar arasında destekçiler kazanmış olsa da tam bir uzlaşıya ulaşmamıştır.
- KNM-ER 1470, sınıflandırma tartışmalarının odağında yer alan önemli bir örnek olmaya devam etmektedir.

(a) Name: *Homo habilis*
Also known as: *Australopithecus habilis*
Specimen: KNM-ER 1813
Age: 1.9 million years
Found by: Kamoya Kimeu
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 6; 175



Species Time Range: ~1.6–1.9 mya

(b) Name: *Homo rudolfensis*
Also known as: *H. habilis*; *A. rudolfensis*; *K. rudolfensis*
Specimen: KNM-ER 1470
Age: 1.8–1.9 million years
Found by: Bernard Ngeneo
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 178; 179



Species Time Range: ~1.8–2.4 mya



Erken Homo: *Homo ergaster* ve İnsan Özelliklerinin Belirliş

- Yandaki figür, Afrika, Avrupa ve Asya'dan erken fakat modern öncesi *Homo* örneklerini göstermektedir.
- *Homo ergaster* (d), tartışmasız biçimde *Homo* cinsine dâhil edilen en eski insan türlerindendir.
- Beyin hacmi yaklaşık 850 cm³ olup, önceki homininlerden belirgin biçimde büyüktür.
- Daha düz ve küçük yüz, daha küçük diş ve çeneler, daha uzun bacaklar ve azalmış eşeysel boyut farkı gibi modern insan benzeri özellikler sergiler.

(a) Name: *Homo neanderthalensis*
Specimen: Saccopastore 1
Age: ~120,000 years
Found by: Mario Grazioli
Location: Saccopastore quarry, Rome, Italy
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 213; 214



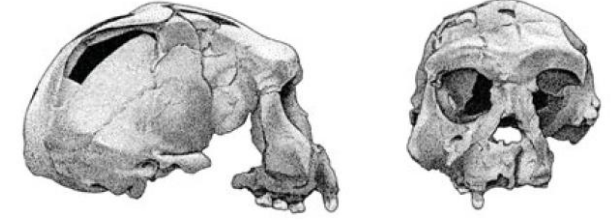
Species Time Range: ~0.03–0.3 mya

(b) Name: *Homo heidelbergensis*
Specimen: Broken Hill 1
Age: ~300,000 years
Found by: Tom Zwigelaar
Location: Kabwe, Zambia
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 209; 210



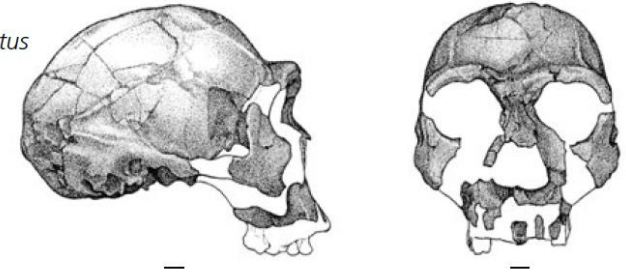
Species Time Range: ~0.2–0.6 mya

(c) Name: *Homo erectus*
Specimen: Sangiran 17
Age: ~800,000 years
Found by: Mr. Towikromo
Location: Sangiran, Java, Indonesia
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 192; 193



Species Time Range: ~0.4–1.2 mya

(d) Name: *Homo ergaster*
Also known as: (African) *Homo erectus*
Specimen: KNM-ER 3733
Age: 1.75 million years
Found by: Bernard Ngeneo
Location: Koobi Fora, Kenya
Color photo: Johanson et al. (1996), pages 180; 181



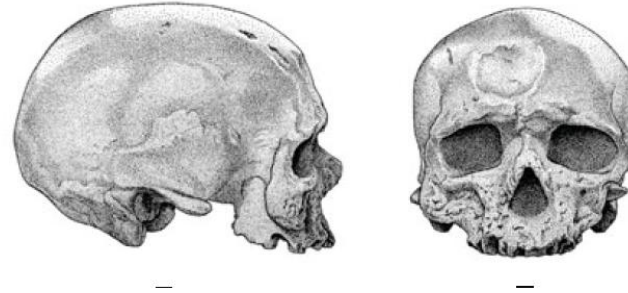
Species Time Range: ~1.5–1.8 mya

Anatomik Olarak Modern İnsan: Cro-Magnon I

- Aşağıdaki figür, anatomik olarak modern *Homo sapiens* örneği olan Cro-Magnon I'in kafatasını göstermektedir.
- Modern insanların beyin hacmi ortalama 1,200 cm³ iken, Cro-Magnon I'in kafatası hacmi 1,600 cm³'ün üzerindedir.
- Yüksek ve dik alın, kısa ve düz yüz, belirgin burun gibi özellikler modern insan morfolojisini yansıtır.
- Cro-Magnon I, yaklaşık 30,000 yıl önce ölmüş ve kemikleri, hayvan kemikleri, takılar ve taş aletlerle birlikte hazırlanmış bir mezarda bulunmuştur.

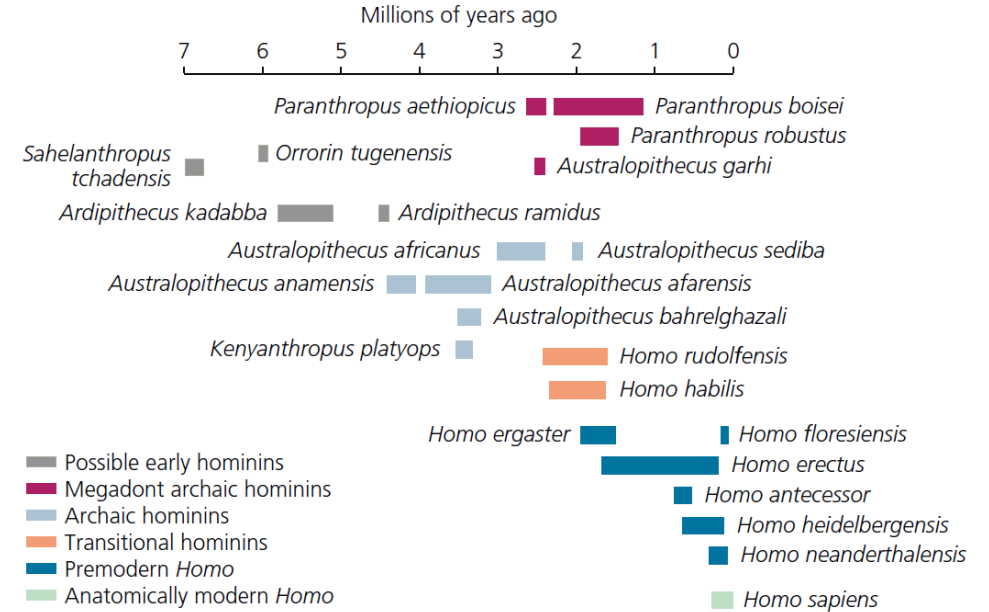
Name: *Homo sapiens*
Specimen: Cro-Magnon I
Age: 30,000 to 32,000 years
Found by: Louis Lartet and Henry Christy
Location: Abri Cro-Magnon,
Les Eyzies, France
Color photo: Johanson et al.
(1996), pages 245; 246

Species Time Range: ~0.2 mya–Present



Fosil Kanıtların Genel Özeti

- Yandaki figür, bugüne kadar ele alınan fosil kanıtları özetlemektedir.
- Sol üstte, şempanzeyle olan son ortak atamıza yakın türler yani erken homininler yer alır.
- Merkezde, çoğu zarif *Australopithecus* olan ve insana şempanzeden daha yakın arkaik homininler görülür.
- Bu gruptan iki ayrı soy dallanır: üstte megadont homininler, altta ise geçiş türleri ve modern insan.

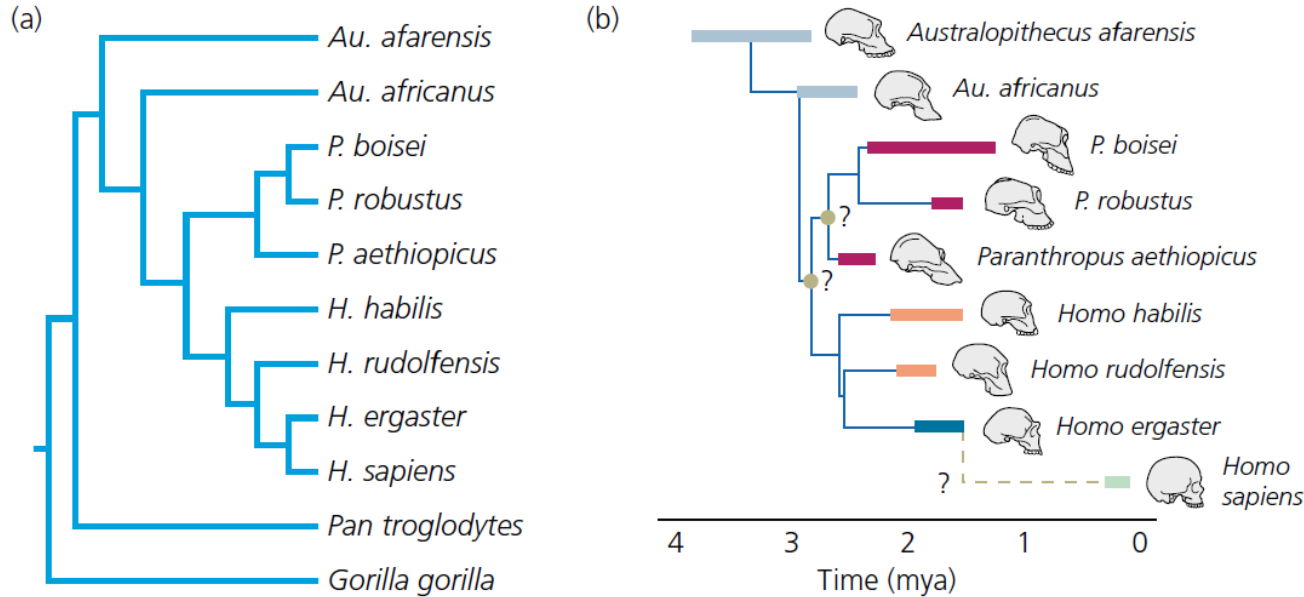


Evrim Ağacının Yeniden İnşası

- Paleoantropologlar, homininlerin evrimsel tarihini iki aşamada yeniden yapılandırmaya çalışmıştır.
- İlk adımda, fosil türler arasındaki akrabalık ilişkileri kladistik analiz yoluyla tahmin edilmiştir.
- Ardından, bazı fosillerin gerçek ataları mı yoksa yok olmuş yan dallar mı olduğunu belirlemeye çalışmışlardır.
- Bu yöntem, homininlerin evrimsel ağacını daha bütüncül bir şekilde düzenlemeyi amaçlar.

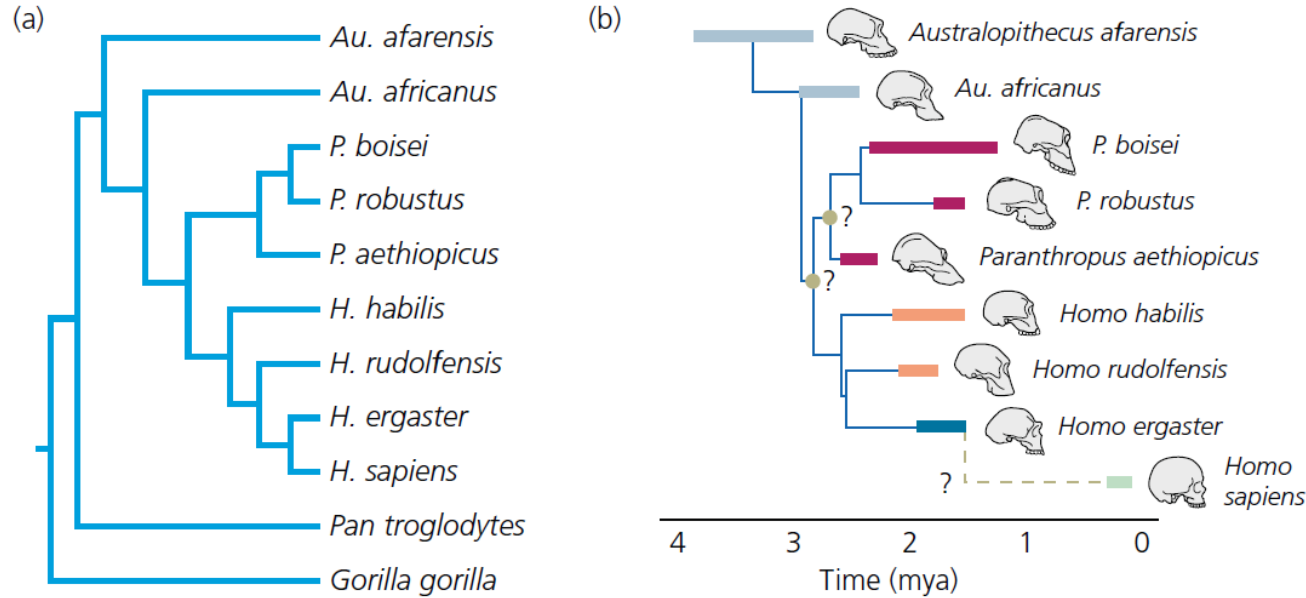
Kladogram ve Filogenetik Hipotezler

- Figür a, David S. Strait ve arkadaşlarının (1997) hazırladığı kladogramı ve buna dayalı filogenetik hipotezi göstermektedir.
- Kladogram, kafatası ve diş özelliklerine dayanmaktadır; dalların uzunlukları burada anlam taşımamaktadır.



Kladogram ve Filogenetik Hipotezler

- Buna karşın Figür b'deki filogenetik hipotez, dalların uzunluklarını tahmini olarak belirleyip evrimsel uzaklıklar hakkında fikir verir.
- Örneğin, *Paranthropus aethiopicus*'un *P. boisei* ve *P. robustus* ile kardeş tür mü yoksa ortak ata mı olduğu farklı senaryolarla tartışılmaktadır.



Kafatası ve Diş Verilerinin Sınırlılıkları

- Yapılan analizlerin çoğu, fosil kayıtlarda en iyi korunan kısımlar olan kafatası ve diş karakterlerine dayanır.
- Ancak bu karakterlerin evrimsel ilişkileri doğru yansıtıp yansıtmadığı tartışmalıdır.
- Bu durumu test etmek için Mark Collard ve Bernard Wood (2000), yaşayan büyük maymunların filogenisini aynı yöntemle yeniden kurmayı denemiştir.
- Amaç, bu yöntemin moleküler verilerle uyumlu bir “doğru” soy ağacını geri getirebilip getiremeyeceğini sınamaktır.

Beklenmedik Sonuç: Yöntemin Başarısızlığı

- Collard ve Wood'un morfolojik kladistik analizi şaşırtıcı bir sonuç üretmiştir.
- Analiz, goriller ile orangutanları en yakın akraba, şempanzeleri ise bunlara "ikinci derece akraba" olarak göstermiştir.
- Dahası, insanlar bu soy hattından ilk ayrılan grup olarak görünmüştür.
- Sonuç olarak, analiz gerçek moleküler filogeniyi yansıtmakta tamamen başarısız olmuştur.

Morfolojik Analizlerin Güvenilirliđi Üzerine

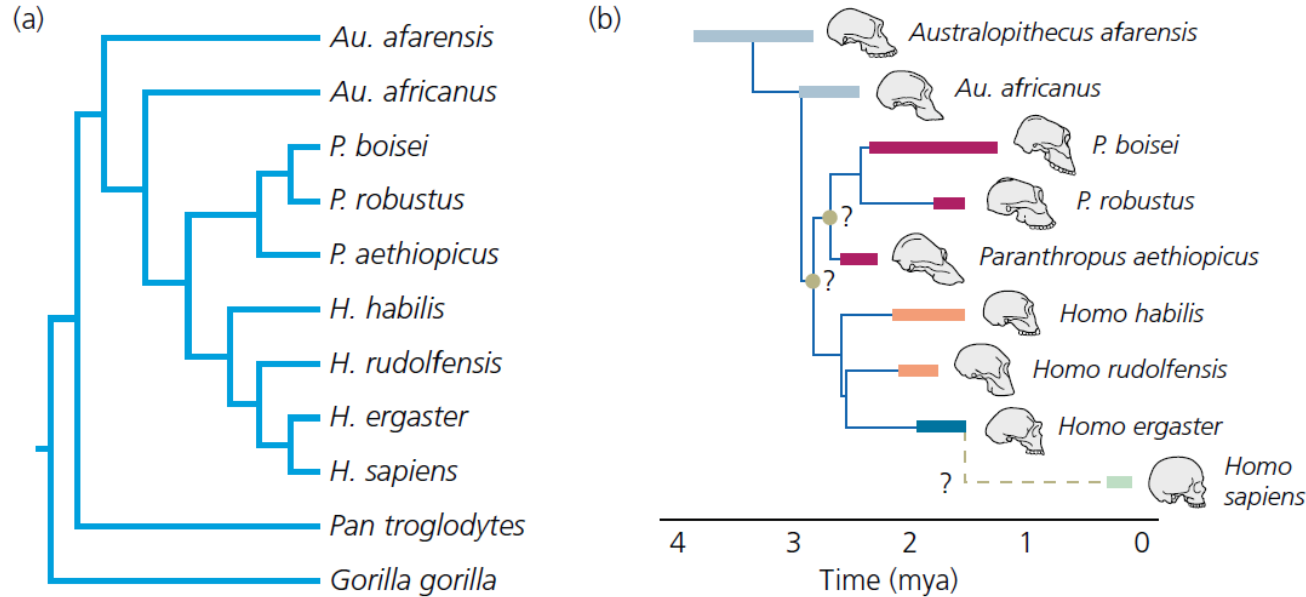
- Bu sonuç, kafatası ve diş karakterlerine dayalı kladistik analizlerin genel olarak güvenilirmez olduđu anlamına gelmez.
- Yumuşak doku karakterlerine dayanan kladistik analizler, maymunlarda moleküler filogeniyle birebir örtüşmektedir.
- Ayrıca, morfolojik analizler omurgalıların diğ er gruplarında başarılı sonuçlar verebilmektedir.
- Ancak homininlerde, sadece kafatası ve diş özelliklerine dayanmak yanıltıcı sonuçlar verebilir.

Strait ve Grine'in Alternatif Yaklaşımı

- David Strait ve Frederick Grine (2004), bu karamsar sonucun aşırı olduğunu düşünmüştür.
- Onlara göre, eğer analizlere soyu tükenmiş türler de dâhil edilirse, gerçek soy ağacı daha doğru şekilde ortaya çıkabilir.
- Bu nedenle hem yaşayan büyük maymunları hem de fosil homininleri içeren yeni bir kladistik analiz gerçekleştirmişlerdir.
- Sonuçlar umut verici olmuştur; yaşayan türler arasındaki ilişkiler moleküler soy ağacıyla tam uyumlu çıkmıştır.

Sonuç ve Genel Değerlendirme

- Yeni analizler, fosil türler arasındaki ilişkilerin de aşağıdaki modele büyük ölçüde paralel olduğunu göstermektedir.
- Bu durum, morfolojik verilerin tamamen reddedilmemesi gerektiğini, fakat dikkatle yorumlanması gerektiğini ortaya koymuştur.



Genel Değerlendirme

- Bulgular, daha fazla fosil ve veriye ulaşıldıkça daha sağlam sonuçlara ulaşılabileceğini göstermektedir.
- Paleontolog David Begun'un ifadesiyle: "Her paleontoloğun mantığı şudur — Daha fazla fosile ihtiyacımız var!"

Homininlerin Evrimsel Desenine Genel Bakış

- Fosil homininlerin kesin soy ilişkileri henüz tam olarak çözülememiştir.
- Ancak mevcut kanıtlar, insan evriminin basit bir doğrusal süreç olmadığını açıkça göstermektedir.
- Türleşme olayları sonucunda Afrika'da uzun süre boyunca birden fazla hominin türü aynı dönemde yaşamıştır.
- Bazı dönemlerde aynı anda beş farklı hominin türü bile bulunmuştur.

Ortak Dönemde Yaşamış Türler

- Örneğin *Paranthropus boisei* ile *Homo ergaster*, aynı yaşta ve aynı bölgede (Koobi Fora, Kenya) bulunmuştur.
- Bu iki tür, aşağıda da gösterildiği üzere, farklı soyları temsil etmektedir.



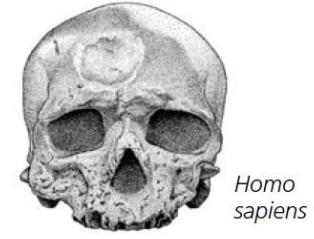
Ortak Dönemde Yaşamış Türler

- Her iki tür birbirini tanıyacak kadar çağdaştı, fakat yalnızca biri evrimsel olarak günümüze ulaşmıştır.
- Biz insanlar (*Homo sapiens*), Afrika'da ortaya çıkan bu iki ayaklı türlerin geniş evrimsel radyasyonundan hayatta kalan tek soyuz.

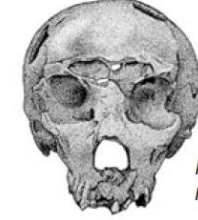


İnsan Türlerinin Evrimsel Çizgisi

- Yandaki figür, tartışmasız biçimde “insan” olarak kabul edilen beş örneği göstermektedir.
- Bu türler: *Homo ergaster*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* ve *H. sapiens*'tir.
- Ancak bu türlerin kaç ayrı türü temsil ettiği ve modern insanın bu gruplardan nasıl türediği hâlâ tartışmalıdır.
- Özellikle *H. ergaster* ve *H. erectus*'un taksonomik statüsü konusunda görüş birliği yoktur.



Homo sapiens



Homo neanderthalensis



Homo heidelbergensis



Homo erectus



Homo ergaster



Homo ergaster ve *Homo erectus* Üzerine Tartışmalar

- Bazı araştırmacılar, *H. ergaster* ve *H. erectus*'u tek bir türün bölgesel varyantları olarak görür.
- Diğerleri ise *H. erectus*'un, Afrika'daki *H. ergaster*'den türeyen bağımsız bir Asya türü olduğunu savunur.
- Benzer şekilde, *H. heidelbergensis* ve *H. neanderthalensis*'in konumu da farklı yorumlanmaktadır.
- Hatta bazı araştırmacılar, *Homo antecessor*'u Neandertaller ve modern insanın ortak atası olarak önermektedir.



Homo ergaster/erectus Grubunun Kökeni

- Modern insanın, *H. ergaster/erectus* grubundan türediği genel olarak kabul edilmektedir.
- Ancak geçişin nasıl ve nerede gerçekleştiği konusu hâlâ açık bir tartışma konusudur.
- Bu grubun öncüleri ve yakın akrabaları yalnızca Afrika'da yaşamıştır.
- Fakat en eski *H. ergaster/erectus* fosilleri, aynı anda Koobi Fora (Afrika), Dmanisi (Kafkasya), Longgupo (Çin) ve Sangiran (Java) bölgelerinde bulunmuştur.



Afrika ve Asya Arasındaki Köken Tartışması

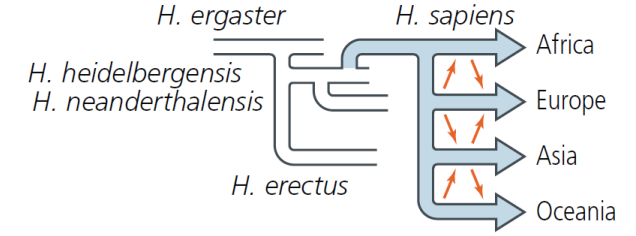
- Bu fosillerin yaşları 1.6 ila 1.9 milyon yıl öncesine dayanmaktadır.
- Bu nedenle, *H. erectus*'un Afrika'da evrimleşip Asya'ya göç ettiği görüşü uzun süre baskın olmuştur.
- Ancak Çin'deki Longgupo Mağarası'ndan elde edilen fosiller, Afrika türlerine çok benzer bulunmuştur.
- Bu benzerlik, *H. erectus*'un Asya'da daha erken göç eden bir popülasyondan evrimleşmiş olabileceği fikrini doğurmuştur.



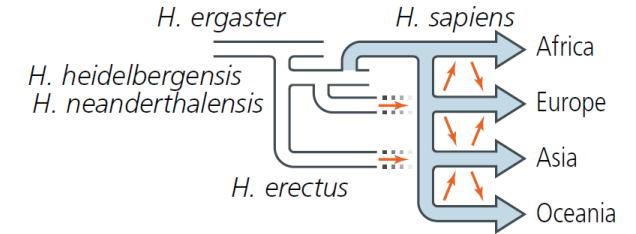
Modern *Homo sapiens*'in Ortaya Çıkışı

- Anatomik olarak modern *Homo sapiens*, fosil kayıtlarında 100.000 yıl önce Afrika ve İsrail'de görülür.
- Daha sonra Avrupa ve Asya'da da ortaya çıkmıştır.
- Bu geçişin nasıl gerçekleştiğini açıklamak için üç ana model önerilmiştir.
- Bu modeller, insanın kökenine ve genetik çeşitliliğine dair farklı evrimsel senaryolar sunar.

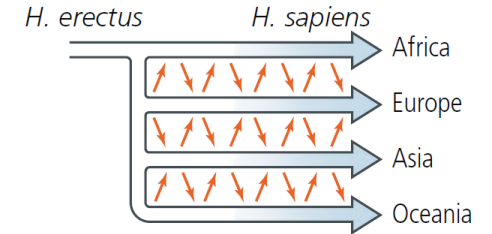
(a) African replacement



(b) Hybridization and assimilation



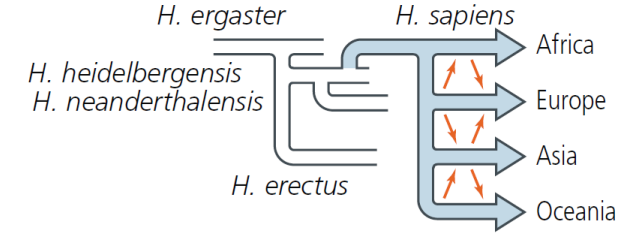
(c) Multiregional evolution



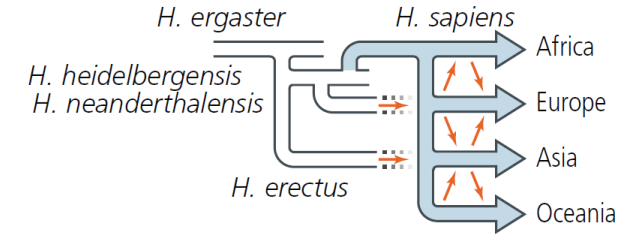
Afrika Kökenli (Out of Africa) Modeli

- Figür a, Afrika çıkışlı modeli göstermektedir.
- Bu modele göre, *H. sapiens* Afrika'da evrimleşmiş ve daha sonra Avrupa, Asya ve diğer bölgelere göç etmiştir.
- Yeni gelenler, daha önce var olan *H. erectus* ve *H. neanderthalensis* popülasyonlarının yerini almıştır.
- Bu süreçte, eski türlerden modern insanlara gen aktarımı gerçekleşmemiştir.

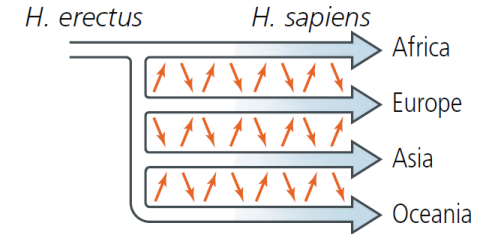
(a) African replacement



(b) Hybridization and assimilation



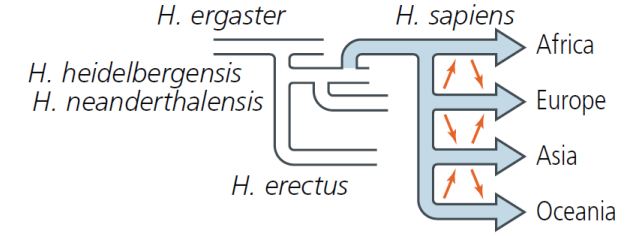
(c) Multiregional evolution



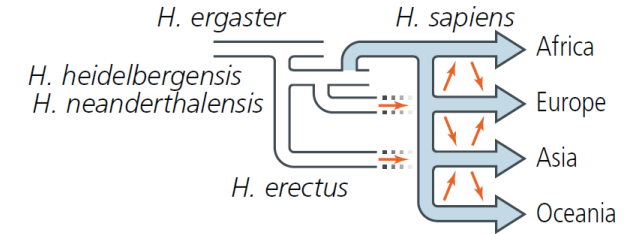
Multiregional (Çok Bölge) Evrim Modeli

- Figür c, çok bölgesel evrim modelini göstermektedir.
- Bu modele göre *H. sapiens*, Afrika, Avrupa ve Asya'da eşzamanlı olarak evrimleşmiştir.
- Farklı bölgelerdeki popülasyonlar arasında yeterli gen akışı gerçekleşmiştir.
- Böylece tüm insan toplulukları tek bir türün parçası olarak evrimsel sürekliliğini korumuştur.

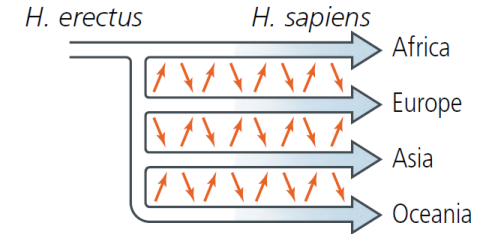
(a) African replacement



(b) Hybridization and assimilation



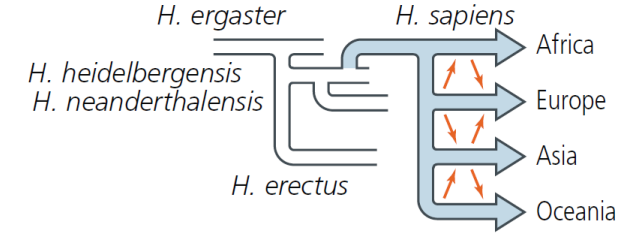
(c) Multiregional evolution



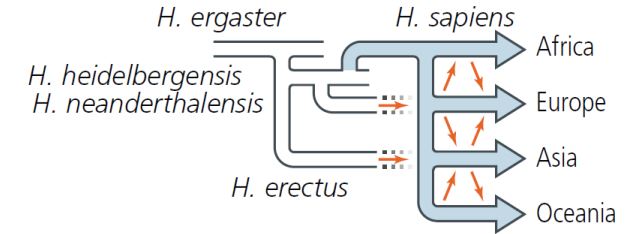
Melezleşme ve Asimilasyon Modeli

- Figür b, Afrika çıkışlı ama melezleşmeyi içeren bir orta yol modelini temsil eder.
- Buna göre modern insanlar Afrika'da evrimleşmiş, göç ettikleri yerlerdeki arkaik insanlarla kısmi gen alışverişi yapmıştır.
- Böylece eski popülasyonlardan bazı genler modern insanlarda varlığını sürdürmüştür.
- Bu model, iki uç yaklaşım arasında dengeleyici bir senaryo sunar.

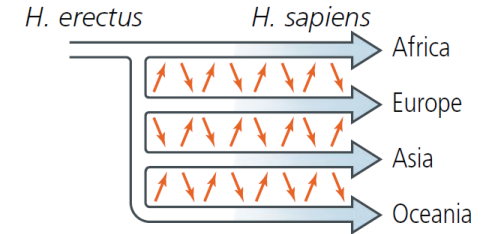
(a) African replacement



(b) Hybridization and assimilation



(c) Multiregional evolution



Modellerin Temel Farklılıkları

- Bu üç model, insan türlerinin evriminde zaman ve coğrafya bakımından farklı senaryolar öne sürer.
- Afrika kökenli model, modern insan çeşitliliğini son 100.000–200.000 yıl içinde açıklarken, çok bölgesel model, bazı genetik farklılıkların 1.5–2 milyon yıl öncesine kadar uzandığını savunur.
- Böylece günümüzdeki insan ırkları arasındaki farklılıkların ne kadar eski olduğu sorusu bu modellerin merkezinde yer alır.
- Arkeolojik, paleontolojik ve genetik veriler, bu modeller arasında karşılaştırmalı olarak değerlendirilmektedir.

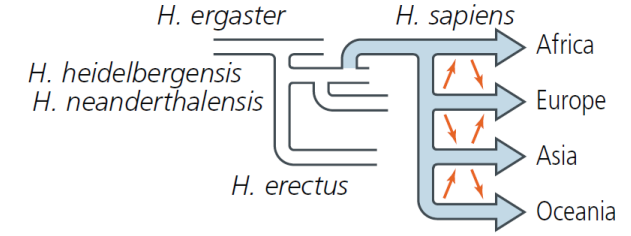
Genel Değerlendirme

- Afrika kökenli ve çok bölgesel modeller, aynı sürecin farklı uçlarını temsil eder.
- Gerçekte, insan evrimi büyük olasılıkla bu iki yaklaşımın ara bir formu olarak ilerlemiştir.
- Ancak hangi model tercih edilirse edilsin, sonuç değişmez: Tüm yaşayan insanlar birbirine son derece yakındır.
- Modern insan, geçmişteki tüm hominin çeşitliliğinin tek yaşayan temsilcisidir.

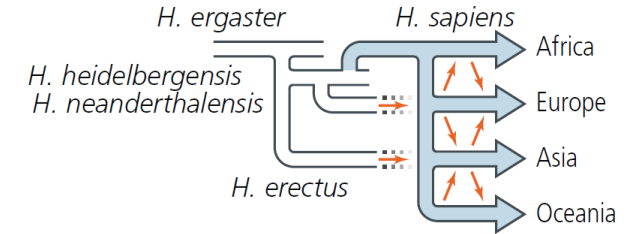
Afrika Kökenli Model ve Frayer'ın Eleştirisi

- David Frayer ve arkadaşları (1993), Figür a'da gösterilen Afrika'dan çıkış (African replacement) modeline arkeolojik ve paleontolojik kanıtlarla karşı çıkmıştır.
- Bu modele göre, Afrika'dan çıkan modern *Homo sapiens* popülasyonları Avrupa ve Asya'daki arkaik insan topluluklarının yerini tamamen almıştır.
- Ancak Frayer'e göre, bu tür bir "tam yer değiştirme" ancak yeni gelenlerin belirgin üstünlükleriyle açıklanabilir.
- Fosil kayıtlarda bu kadar ani bir değişimin olmaması, modelin geçerliliğini zayıflatmaktadır.

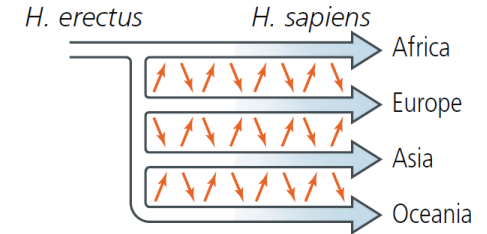
(a) African replacement



(b) Hybridization and assimilation



(c) Multiregional evolution



Morfolojik Süreklilik ve Bölgesel Özellikler

- Frayer ve ekibi, Afrika kökenli modelin tahminlerinin morfolojik verilerle uyuşmadığını ileri sürmüştür.
- Bu modele göre, modern insan geliştiğinde bölgesel arkaik türlerin yerini almalıydı; ancak birçok bölgedeki fosillerde süreklilik görülmektedir.
- Örneğin, Java'daki bir milyon yıllık *H. erectus* fosillerinde belirgin kaş çıkıntısı bulunur ve bu özellik günümüz Avustralya Aborjinlerinde de gözlenir.
- Benzer şekilde, Asyalı bireylerdeki “kürek biçimli ön dişler”, hem eski Asya *H. erectus*'lerinde hem de modern Asyalılarda ortak bir özelliktir.

Bölgesel Devamlılık Argümanı

- Frayer, bu tür bölgesel özelliklerin hem eski hem de modern popülasyonlarda görülmesini, yerel evrimsel devamlılık olarak yorumlamıştır.
- Buna göre, Afrika'dan çıkan bir nüfusun tüm eski popülasyonları “tamamen” değiştirmesi olasılığı düşüktür.
- Arkeolojik bulgular, bölgeler arası farklılıkların korunarak devam ettiğini göstermektedir.
- Bu nedenle Frayer ve meslektaşları, Afrika kökenli tam yer değiştirme modelini reddetmiştir.

Waddle ve Lieberman'ın İstatistiksel Yaklaşımı

- Diane Waddle (1994) ve Daniel Lieberman (1995), Afrika kökenli model ile çok bölgeli evrim modelini test etmek için istatistiksel ve kladistik yöntemler kullanmıştır.
- Afrika kökenli model, Figür a'da gösterildiği gibi, tüm modern insanların birbirine arkaik türlerden daha yakın akraba olmasını öngörür.
- Buna karşılık, Figür b'deki çok bölgeli model, her bölgedeki arkaik ve modern türlerin kendi aralarında en yakın akraba olacağını tahmin eder.
- Yani, Afrika modeli “tek merkezli”, çok bölgeli model ise “paralel bölgesel evrim” fikrine dayanır.

(a) Cladogram predicted by African replacement model



(b) Cladogram predicted by multiregional evolution model



İlk Bulguların Yorumu

- Lieberman'ın veri seti az sayıda karakter içerdiği için sonuçları sınırlı olsa da, her iki araştırmacı da benzer eğilimler bulmuştur.
- Bulgulara göre, tüm modern insanlar Afrika'daki arkaik türlere, kendi bölgelerindeki arkaik türlerden daha yakın görünmektedir.
- Bu durum, Frayer'in bahsettiği bölgesel özelliklerin genetik devamlılıktan değil, yakınsak (konvergent) evrimden kaynaklandığını düşündürmektedir.
- Yani benzer çevresel baskılar, farklı bölgelerde benzer morfolojik özelliklerin bağımsız olarak ortaya çıkmasına neden olmuş olabilir.

Yeni Fosiller: *Homo antecessor*'un Ortaya Çıkışı

- Daha sonraki araştırmalar, modern insanın kökeninin tek bir açıklamayla özetlenemeyeceğini göstermiştir.
- İspanya'daki Atapuerca bölgesinde bulunan Gran Dolina fosilleri (780.000–980.000 yıl önce) yeni bir tür olan *Homo antecessor* olarak tanımlanmıştır.
- Bu tür, hem modern insanlara hem de Neandertallere ait özellikler taşımaktadır.
- Bu bulgular, *H. antecessor*'un iki grubun da ortak atası olabileceğini düşündürmektedir.

Neandertal–Modern İnsan Melezleri

- Zaman ölçeğinin diğer ucunda, yaklaşık 30.000 yıl önceye ait iki farklı örnekte melez özellikler saptanmıştır.
- Bu örneklerden biri Fransa'dan, diğeri Portekiz'dendir ve her ikisi de hem Neandertal hem modern insan karakterleri taşır.
- Trinkaus ve ekibi, bu örnekleri melezleşmeye kanıt olarak yorumlamıştır.
- Bu iddia yoğun tartışmalara neden olsa da, Neandertaller ile modern insanlar arasında genetik etkileşim olabileceği fikrini güçlendirmiştir.

Çok Bölgele Modelin Canlı Kalışı

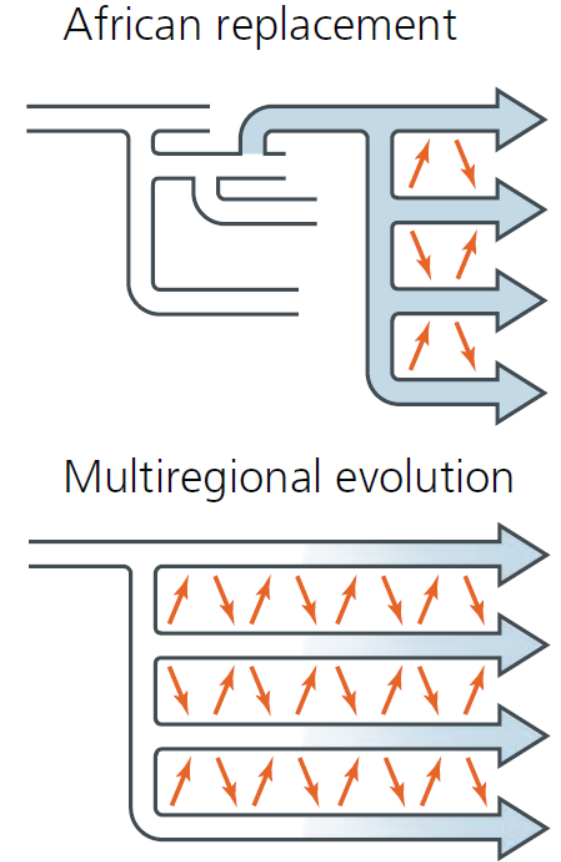
- *Homo antecessor* ve olası Neandertal–modern insan melezleri, özellikle Batı Avrupa’daki çok bölgele evrim modelini desteklemiştir.
- Bu bulgular, modern insanın kökeninin tek merkezli değil, karmaşık ve çok kaynaklı olabileceğini düşündürür.
- Paleoantropolojik kanıtlar, Afrika’dan çıkan modern insanın bazı bölgelerde yerel türlerle etkileşim içinde olabileceğini göstermektedir.
- Böylece, modern insanın ortaya çıkışı, yalnızca “yer değiştirme” değil, aynı zamanda asimilasyon ve genetik birleşim süreçlerini de içermiş olabilir.

Modelleri Genetik Verilerle Test Etme Fikri

- Waddle ve Lieberman'ın yaklaşımı, aslında DNA dizileriyle de uygulanabilecek bir mantığa sahiptir.
- Hem modern hem de arkaik insanlardan geniş çaplı gen dizileri elimizde olsaydı, soy ağacını çıkarıp hangi modele daha uygun olduğunu görebilirdik.
- Ancak on binlerce yıldır ölü olan arkaik insanlardan güvenilir DNA elde etmek uzun süre mümkün olmamıştır.
- Bu nedenle ilk çalışmalar yalnızca yaşayan insan populasyonlarının genetik verileriyle sınırlı kalmıştır.

Modellerin Genetik Açıdan Benzeşmesi

- Yalnızca modern insan DNA'sına bakıldığında, Afrika kökenli ve çok bölgesel modelleri ayırt etmek başlangıçta oldukça zordur.
- Çünkü her iki model de türün kökenini Afrika'ya dayandırır ve gen akışıyla bağlantılı bölgesel farklılaşmayı kabul eder.
- Temel fark, bu sürecin başlangıç zamanındadır: Afrika kökenli modelde 200.000 yılın altında, çok bölgesel modelde 1.8 milyon yılın üzerinde.
- Bu yüzden modeller arasındaki farkı gösterecek genetik kanıtlar, niteliksel değil, daha çok niceliksel olacaktır.

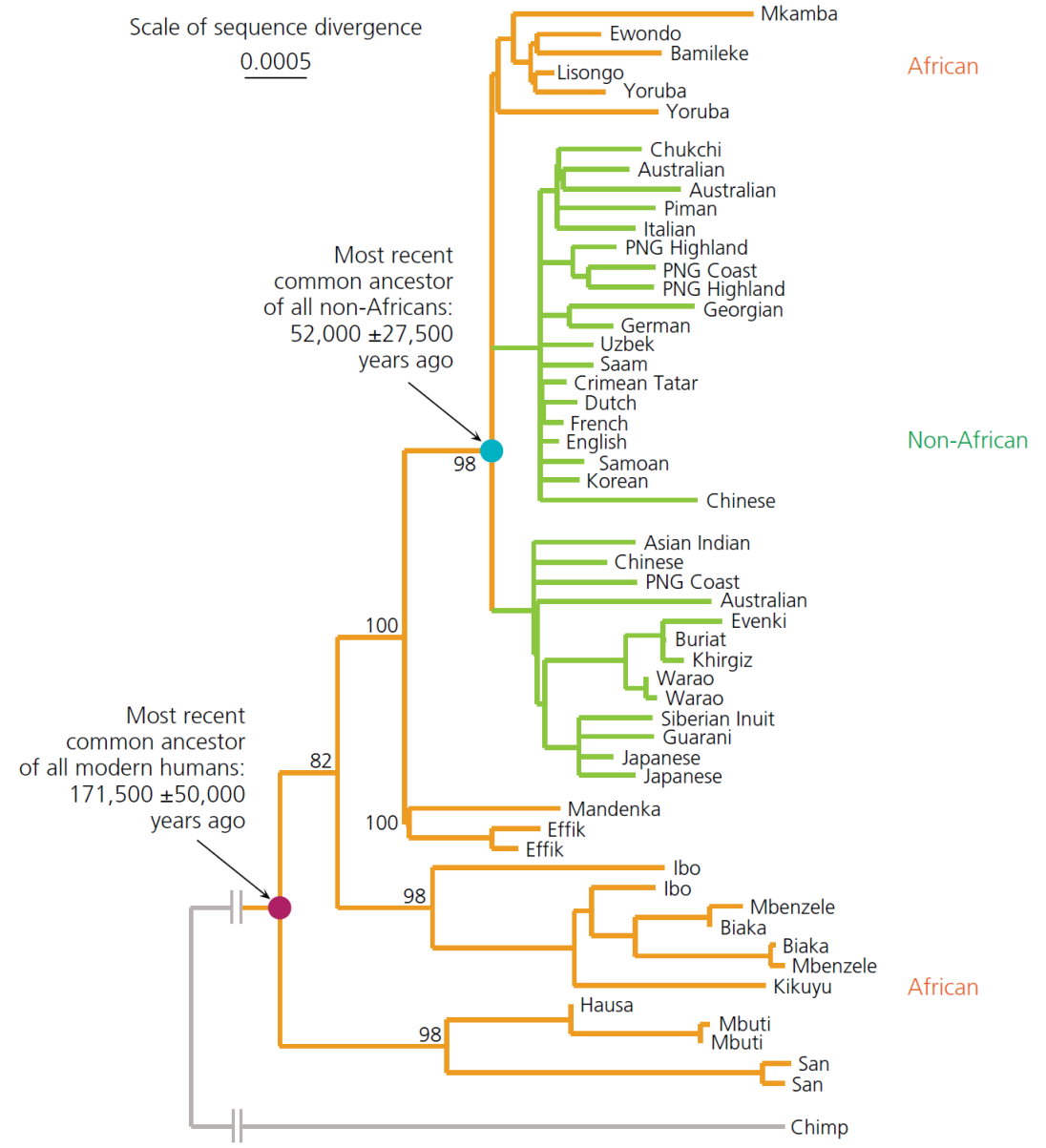


Test Kriterleri

- İki modeli ayırt etmek için dört temel genetik kriter kullanılmıştır:
 - Nötral allellerin atasının konumu
 - Afrikan ve non-Afrikan'ların ayrışma zamanı
 - Genetik çeşitlilik
 - Nötral allel setleri
- Bu kriterler, ortak atanın konumu ve zamanı, populasyonlar arası ayrışma derinliği ve genetik çeşitlilik düzeni gibi ölçütlere dayanır.
- İzleyen çalışmalarda bu kriterler, farklı veri setleriyle tekrar tekrar sınanmaktadır.

Mitokondriyal DNA ve Afrika'daki Ortak Ata

- Max Ingman ve arkadaşları, dünyanın farklı bölgelerinden 53 bireyin tüm mitokondriyal genom dizilerini analiz etmiştir.
- Elde edilen filogeni, tüm Afrika dışı dizilerin Afrika dizileri içinden dallandığını göstermektedir.
- Bu desen, tüm modern insan mtDNA'larının ortak atasının Afrika'da yaşadığını düşündürmektedir.
- Ancak bu bulgu tek başına hangi modelin tümüyle doğru olduğunu net bir şekilde ortaya koymaz.



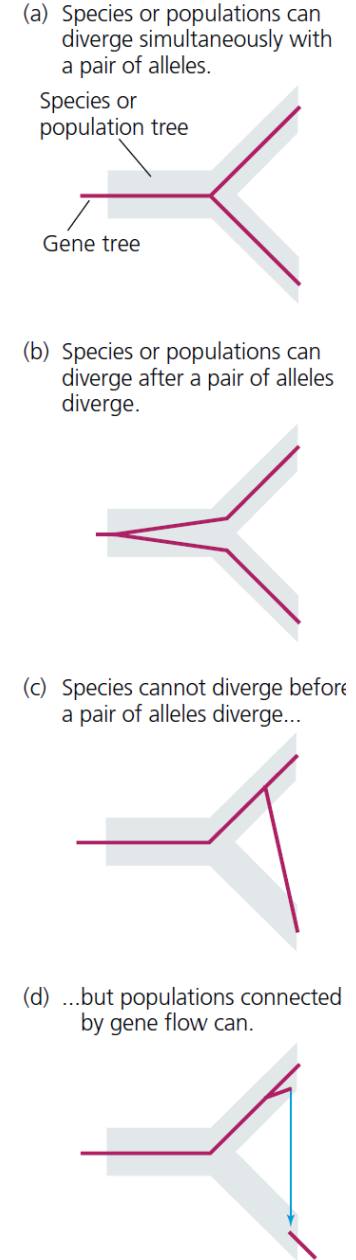
Mitokondriyal Saat ve Tarih Tahminleri

- Ingman ve ekibi, mtDNA mutasyon hızının saat benzeri sabitliğini test ederek moleküler saat yaklaşımını kullanmıştır.
- İnsan-şempanze ayrımını 5 milyon yıl varsayarak, tüm modern mtDNA'ların ortak atasının 120.000–220.000 yıl önce yaşadığını tahmin etmişlerdir.
- Afrika dışındaki tüm mtDNA soylarının ortak atası içinse 25.000–80.000 yıl önceye tarihlenen bir düğüm hesaplanmıştır.
- İlk bakışta bu tarihler, Afrika kökenli modelle uyumlu ve çok bölgeli modeli dışlayıcı görünmektedir.



Gen Ağacı – Tür Ağacı Ayrımı

- Yandaki figür, gen ağacı ile tür veya populasyon ağacı arasındaki farkları dört senaryo üzerinden göstermektedir.
- Bazı durumlarda gen ağacı, türlerin ayrım zamanını doğru yansıtabilir, bazı durumlarda ise daha eski görünmesine neden olabilir.
- Özellikle populasyonlar arasında gen akışı olduğunda, gen ağacı ayrılmayı olduğundan daha yakın göstermeye başlayabilir.
- Bu nedenle yalnızca tek bir mtDNA soyuna bakarak populasyonların gerçek ayrışma zamanını kesinleştirmek risklidir.

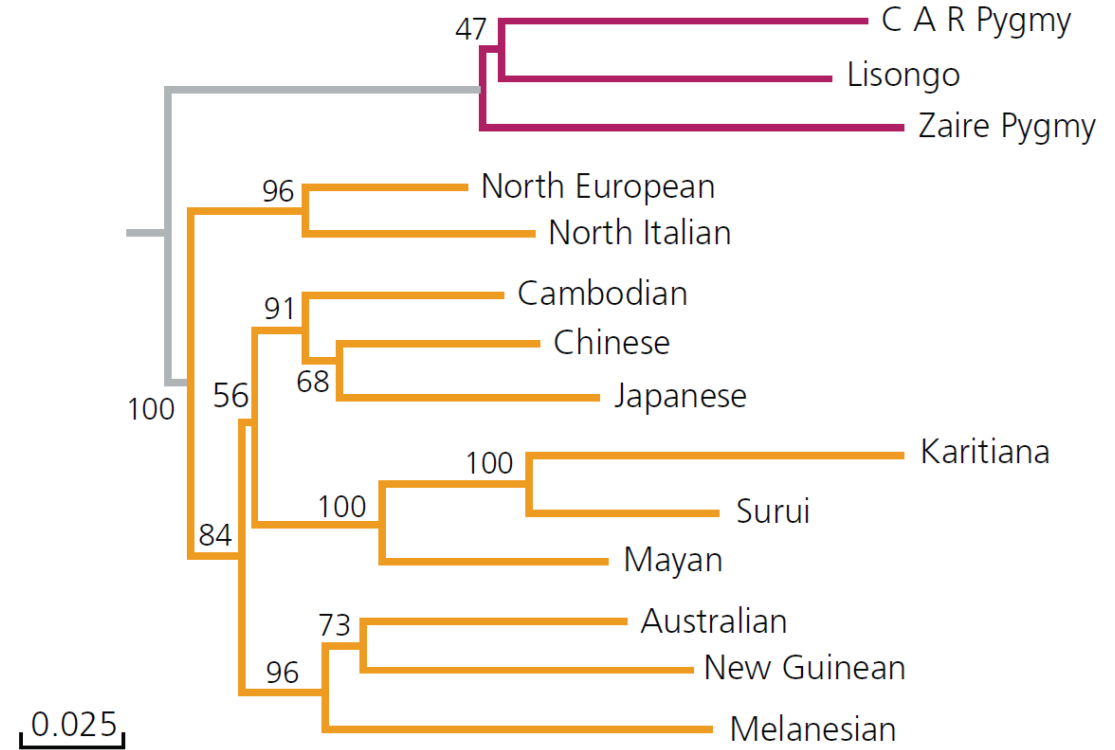


Mitokondriyal Verinin Sınırları

- Mitokondriyal genom, tek bir kalıtım hattını temsil ettiği için, Afrika–Afrika dışı ayrımını olduğundan genç gösterebilir.
- Yeni bir mtDNA tipi Afrika’dan çıktıktan sonra göçlerle yayılıp eski tiplerin yerini almış olabilir.
- Bu durumda gen ağacı, populasyonların gerçek ayrışma zamanından daha genç bir tarih verecektir.
- Bu nedenle, modelleri test etmek için çok sayıda bağımsız lokus birlikte değerlendirilmelidir.

Nükleer Mikrosatellitler

- A. M. Bowcock ve arkadaşları, 14 popülasyondan 30 nükleer mikrosatellit lokusunu incelemiştir.
- Mikrosatellitler, tekrar sayıları değişken olduğu için çok sayıda allele sahip, yüksek çözünürlüklü belirteçlerdir.
- Elde edilen popülasyon filogenisi, coğrafi olarak yakın popülasyonların birbirine yakın kümelendiğini göstermektedir.
- En derin ayrım, Afrika popülasyonları ile Afrika dışı popülasyonlar arasında gözlenmiştir.



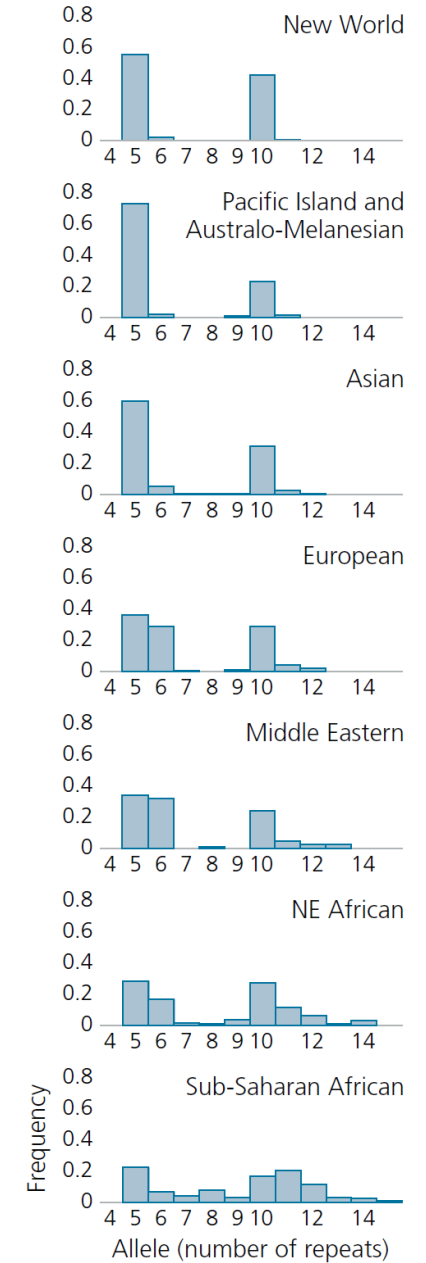
Afrika – Afrika Dışı Ayrımının Zamanı

- Aynı veriler üzerinden Goldstein ve ekibi, Afrika ve Afrika dışı popülasyonların ayrışmasını 75.000–287.000 yıl aralığına yerleştirmiştir.
- Bu geniş ama anlamlı aralık, Afrika kökenli modelle uyumlu kabul edilmektedir.
- Çok bölgeli model altında bu kadar genç bir ayrışmayı açıklamak için aşırı derecede güçlü ve sürekli gen akışı varsaymak gerekir.
- Ancak bu kadar güçlü gen akışı, milyonlarca yıl süren belirgin bölgesel farklılıkları korumayı zorlaştırır.



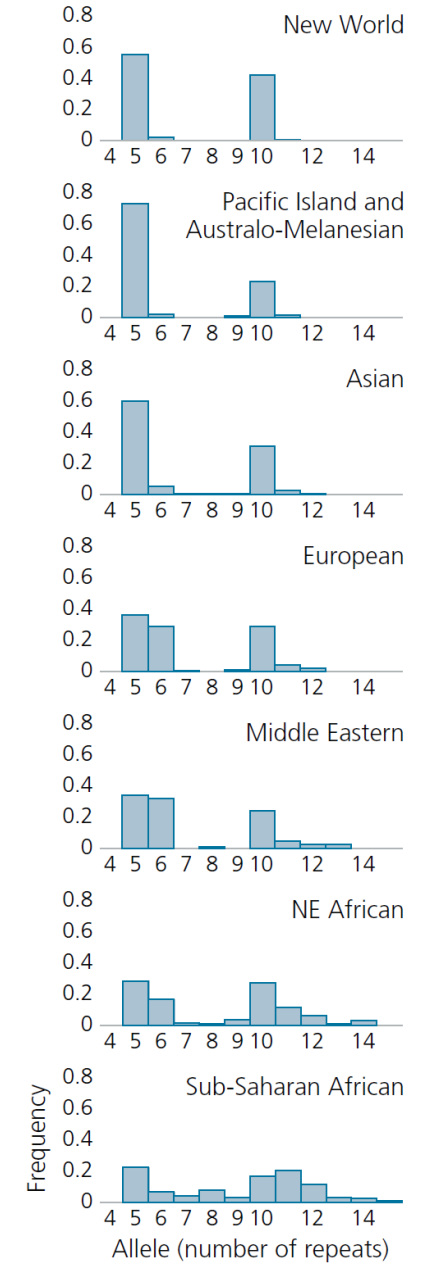
Tishkoff'un Çalışması

- Sarah Tishkoff ve ekibi, kromozom 12 üzerinde kısa tekrar dizileri içeren bir STR bölgesindeki 12 allelin dağılımını incelemiştir.
- 1.600'den fazla bireyde, yedi coğrafi bölge için allel frekansları belirlenmiştir.
- Afrika popülasyonlarında, Afrika dışına göre çok daha yüksek allel çeşitliliği bulunmuştur.
- Bu desen, Afrika dışı popülasyonların küçük kurucu topluluklar tarafından oluşturulduğunu öngören Afrika kökenli modelle uyumludur.



Kurucu Etkisi ve Kademeli Azalan Çeşitlilik

- Yandaki grafikler, Sahra altı Afrika'dan uzaklığa göre sıralanmıştır.
- Afrika'dan uzaklaştıkça her bölgedeki allel seti, bir önceki bölgedeki allellerin alt kümesi şeklinde karşımıza çıkar.
- Bu, ardışık göç ve küçük kurucu gruplarla yeni bölgelerin yerleşildiği bir senaryoya işaret eder.
- Bu örüntü, Afrika kökenli modeli destekler ve çok bölgeli modeli zayıflatır.



Afrika'dan Çıkışın Tarihi

- Tishkoff ve arkadaşları, kendi genetik verilerini kullanarak Afrika dışı popülasyonların yaşını hesaplamıştır.
- Sonuçlar, modern insanların Afrika'dan yaklaşık 100.000 yıl önce ayrıldığını göstermektedir.
- Hata payları dikkate alındığında bile bu tarih, Afrika kökenli modeli desteklemekte ve çok bölgeli modele karşı durmaktadır.
- Böylece hem mtDNA hem nükleer DNA verileri, yakın dönemli bir “out-of-Africa” senaryosuna işaret eder.

Genel Sonuç: Hangi Model Daha Güçlü?

- Tüm genetik kanıtlar bir arada değerlendirildiğinde, Afrika kökenli modelin daha güçlü destek aldığı görülmektedir.
- Yine de hiçbir test tek başına kesin değildir; ara bir model olan melezleşme ve asimilasyon senaryosu tamamen dışlanamaz.
- Yine de veriler, günümüz insanların tamamının Afrika kökenli atalara dayandığını güçlü biçimde göstermektedir.
- Ayrıca tüm Afrika dışı populasyonların, son birkaç yüz bin yıl içinde Afrika'dan ayrılan *H. sapiens* topluluklarının torunları olduğu sonucuna varılmaktadır.

Kritik Hatırlatma

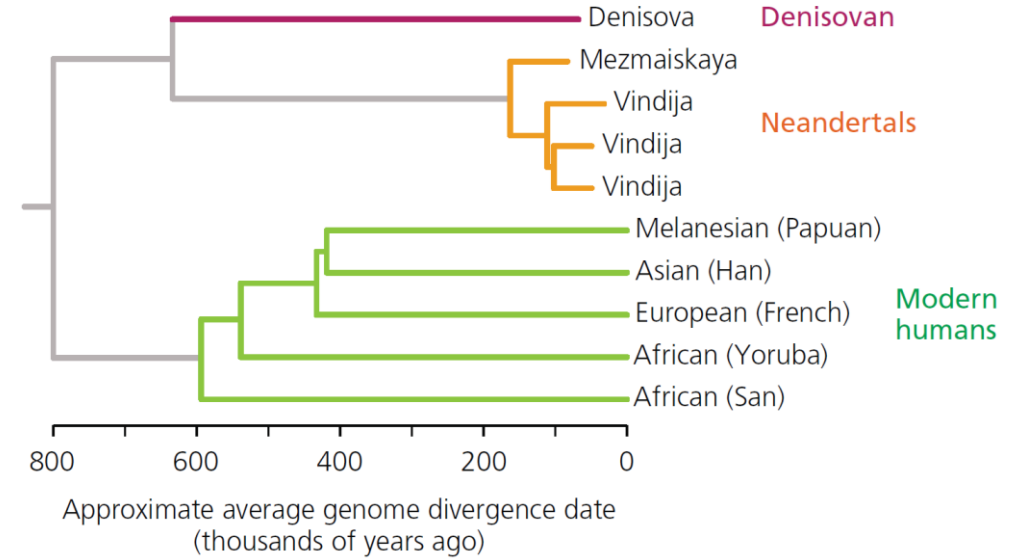
- Farklı ırk ve bölgeler arasındaki genetik farklılıklar, bu görece yakın dönemde ortaya çıkan varyasyonlardan kaynaklanmaktadır.
- İnsan türü içindeki çeşitlilik, geniş bir ortak geçmiş zemininde şekillenmiş ince farklılıklardır.
- Tüm yaşayan insanlar genetik olarak birbirine son derece yakındır.
- Şu cümle, siz öğrencilerin aklında kalabilir: Ayrıntılar tartışmalı olsa da, hepimiz aynı hikâyenin çok yakın akrabalarıyız.

Premodern İnsanların Genomlarının Ortaya Çıkışı

- 2010 yılında Svante Pääbo liderliğindeki ekipler, iki premodern insan grubuna ait taslak genom dizilerini yayımlamıştır.
- İlk grup, yaklaşık 40.000 yıl önce yaşamış üç bireyin kemiklerinden elde edilen Neandertal genomudur (Vindija Mağarası, Hırvatistan).
- İkinci grup, Sibirya'daki Denisova Mağarası'nda bulunan iki azı dişi ve bir parmak kemiği ile temsil edilen Denisovanlardır.
- Parmak kemiğinden elde edilen genom, bu grubun ne Neandertal ne de modern insan, ayrı bir insan soyu olduğunu göstermiştir.

Denisovan ve Neandertal Soy İlişkileri

- Yandaki figür, Denisovan kadını, dört Neandertal ve beş modern insanın genom verilerine dayalı soy ağacını göstermektedir.
- Ağaç, yaklaşık 56 Mb otozomal DNA dizisi arasındaki ikili farklılıklara dayanarak neighbor joining yöntemiyle oluşturulmuştur.
- Zaman ölçeği, insan-şempanze ayrımının 6.5 milyon yıl önce gerçekleştiği varsayımı ile kalibre edilmiştir.
- Sonuç olarak, Denisovanlar ve Neandertaller birbirlerine, her ikisinin de modern insanlara olduğundan daha yakındır.

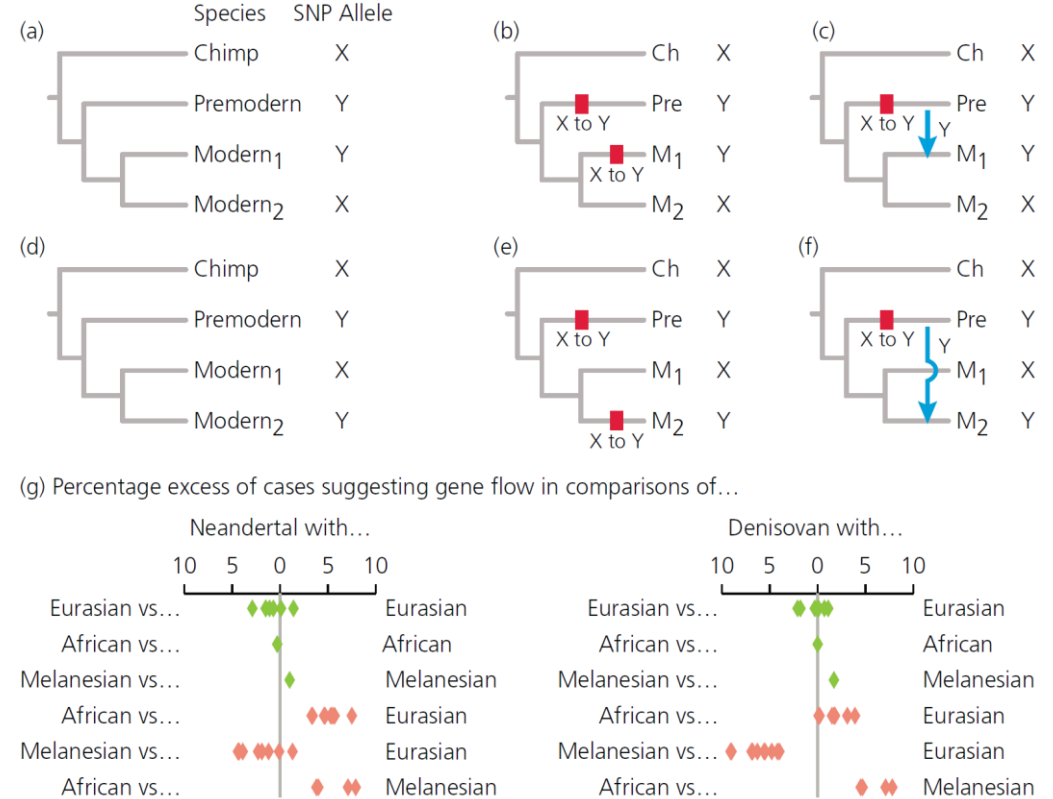


Yeni Bir Test İmkânı: Premodern Genomlarla Modelleri Sınamak

- Premodern insan genomlarının elde edilmesi, Afrika kökenli yer değiştirme modeli ile melezleşme/asimilasyon modellerini doğrudan test etmeyi mümkün kılmıştır.
- Green ve ekibi, premodern ve modern insanlar arasındaki gen akışını tespit etmeye yönelik özel bir yöntem geliştirmiştir.
- Bu yöntem, şempanze, premodern insan ve iki modern insan genomu arasında tek nükleotid farklılıklarını incelemeye dayanır.
- Amaç, belirli desenlerde paylaşılan alleller üzerinden olası melezleşme izlerini saptamaktır.

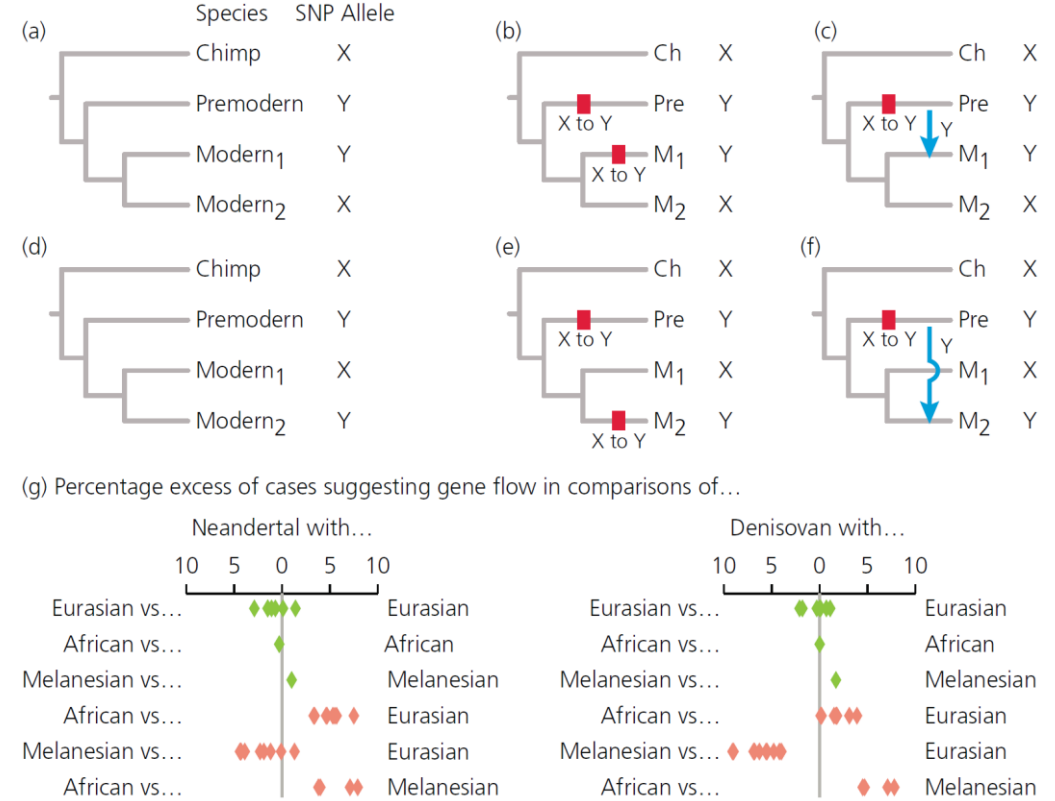
Gen Akışı Olmadan ve Gen Akışı ile Olası Desenler

- Figür a ve d, premodern insan ile sadece bir modern insan soyunun aynı alleli paylaştığı iki temel SNP desenini gösterir.
- Gen akışı yoksa, bu desenlerin her biri için açıklama en az iki ayrı mutasyon gerektirir (Figür b, e).
- Gen akışı varsa, premodern soy ile belirli bir modern soy arasında allel paylaşımı tek bir ek evrimsel yol ile açıklanabilir (Figür c, f).
- Bu nedenle, iki desenin frekansları arasındaki fark, hangi modern soya doğru gen akışı olduğunu gösterebilir.



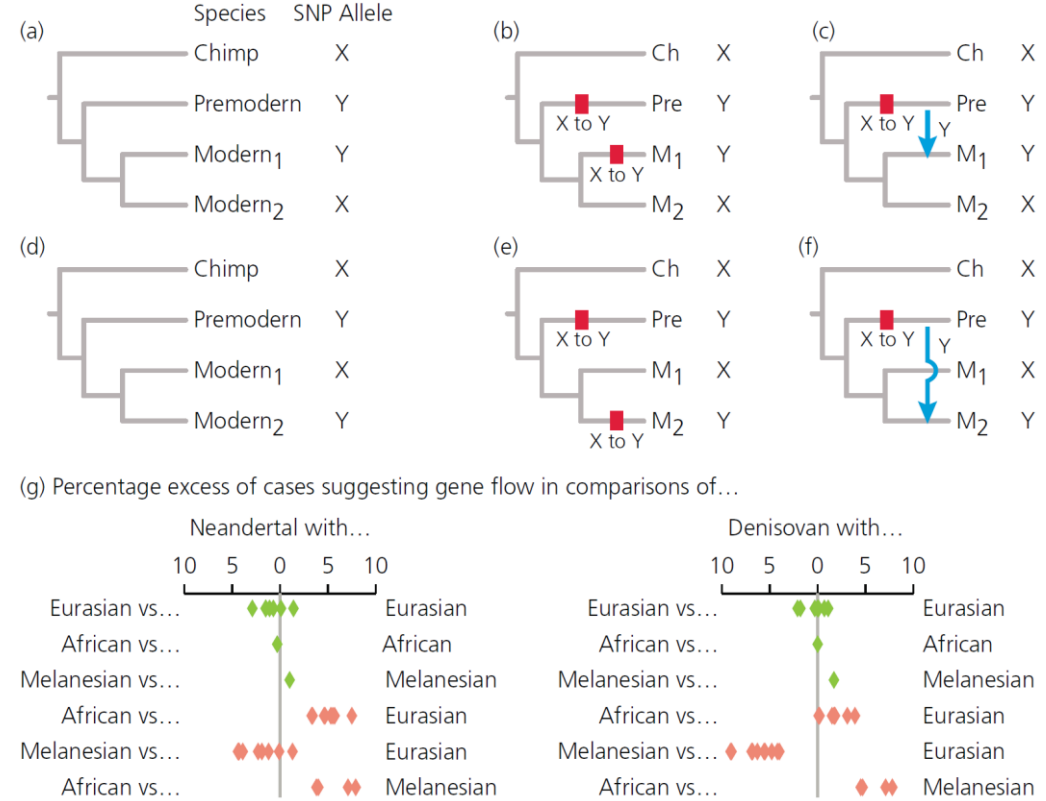
Neandertal ve Denisovan Gen Akışı Sinyalleri

- Figür g, Neandertal veya Denisovan genomu içeren dörtlülerde, iki modern soy arasında gen akışını işaret eden SNP fazlalıklarını göstermektedir.
- Üstteki yeşil semboller, kontrol gruplarıdır ve Neandertallerin belirli bir Avrupa soyu arasında ya da Denisovanların Afrika soyları arasında tercihli gen akışı göstermediğini ortaya koyar.
- Alttaki turuncu ve pembe semboller ise belirli modern gruplara yönelik farklılaşmış gen akışı sinyallerini gösterir.
- Bu sonuçlar, bazı modern populasyonların premodern insanlarla sınırlı düzeyde melezleştiğini düşündürmektedir.



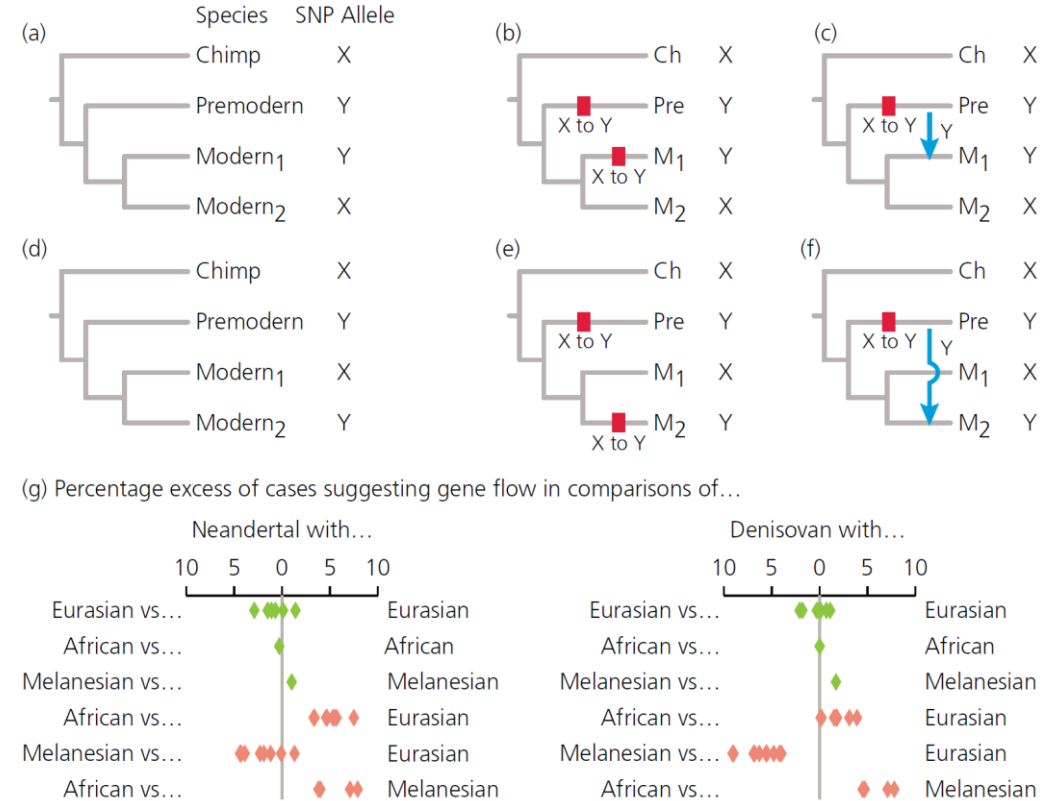
Neandertal Gen Akışının Yorumu

- Turuncu semboller, Neandertal genomunun Afrikalılara kıyasla Avrasya ve Melanezya popülasyonlarıyla daha fazla allel paylaştığını göstermektedir.
- Avrasya soyları arasında belirgin bir fark olmaması, Neandertal katkısının Afrika dışına çıkan erken insan gruplarında yaygınlaştığını düşündürür.
- Bu desen, modern insanların Afrika'dan çıktıktan kısa süre sonra Neandertallerle melezleştiği yorumuyla uyumludur.
- Böylece Neandertal DNA'sı, Afrika dışı popülasyonların genomlarına küçük bir oranla karışmıştır.



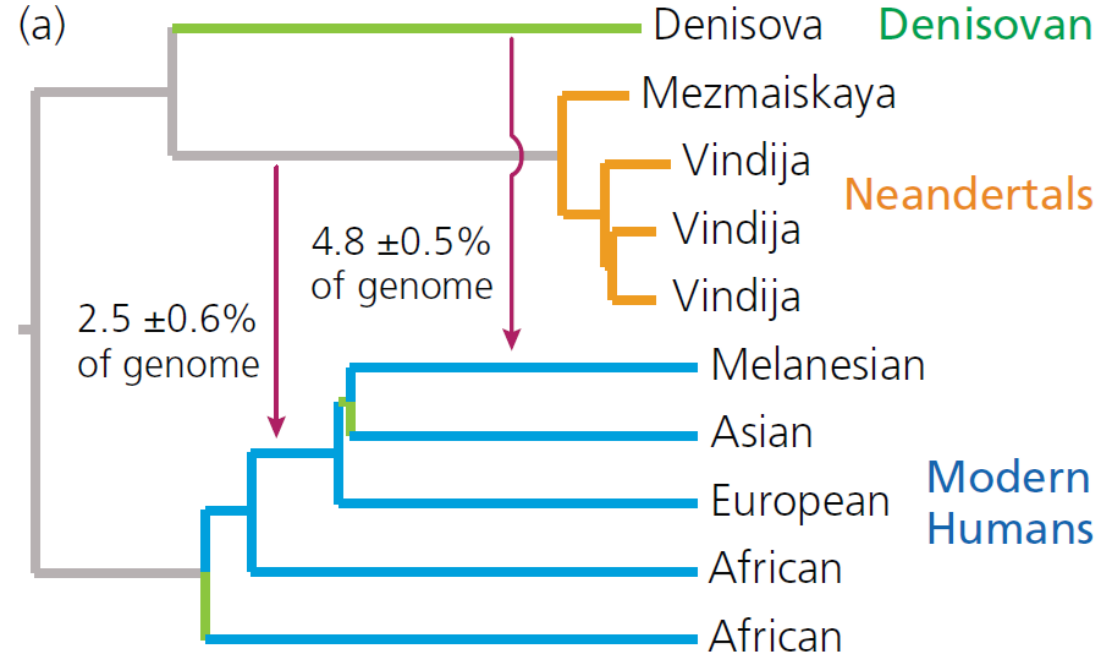
Denisovan Gen Akışının Yorumu

- Pembe semboller, Denisovanların özellikle Melanezya populasyonları ile diğer modern gruplara kıyasla daha fazla allel paylaştığını göstermektedir.
- Denisovan–Melanezya yakınlığı, Asya üzerinden geçen ataların Denisovanlarla karşılaşp melezleştğini düşündürmektedir.
- Bazı veriler, Denisovanlardan Avrupa populasyonlarına daha zayıf düzeyde gen akışı olabileceğini de ima etmektedir.
- Genel tablo, Denisovan genlerinin seçili coğrafi bölgelerde modern insan genomuna sınırlı oranda katıldığını göstermektedir.



Genomik Katkının Niceliği

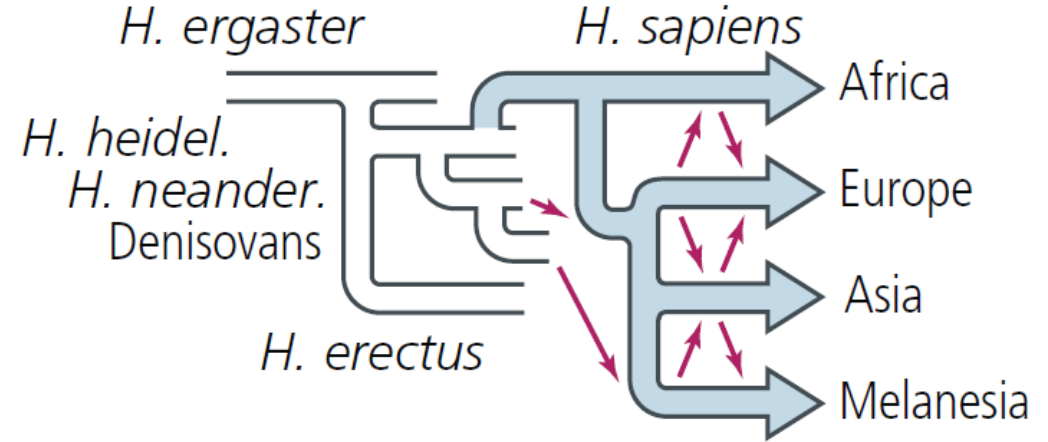
- Reich ve arkadaşları, Afrika dışı modern insanların genomlarının yaklaşık %2.5'inin Neandertal kökenli olduğunu tahmin etmektedir.
- Melanezyalılarda buna ek olarak yaklaşık %4.8'lik bir Denisovan katkısı bulunduğu öne sürülmüştür.
- Bu oranlar, katkının sınırlı ama anlamlı olduğunu göstermektedir.
- Yani modern insan genomu, yalnızca tek bir saf kökenden değil, düşük oranlı arkaik katkıların da dahil olduğu bir bileşimden oluşmaktadır.



Leaky Replacement: Modeller Arasında Bir Senaryo

- Bu bulgular, tam Afrika kökenli yer değiştirme modelinin (hiç melezleşme olmadan tam ikame) doğru olmadığını göstermektedir.
- Ancak sonuçlar, çok bölgesi modelin öne sürdüğü uzun süreli ve kapsamlı bölgesel sürekliliği de desteklememektedir.
- Yandaki figür, “leaky replacement” olarak adlandırılan, yer değiştirme ile sınırlı melezleşmenin birlikte görüldüğü ara bir senaryoya işaret eder.
- Bu senaryoda modern insanlar Afrika’dan çıkar, arkaik formların çoğunu yer değiştirir, ancak onlarla kısmen gen alışverişinde bulunur.

(b) Leaky replacement



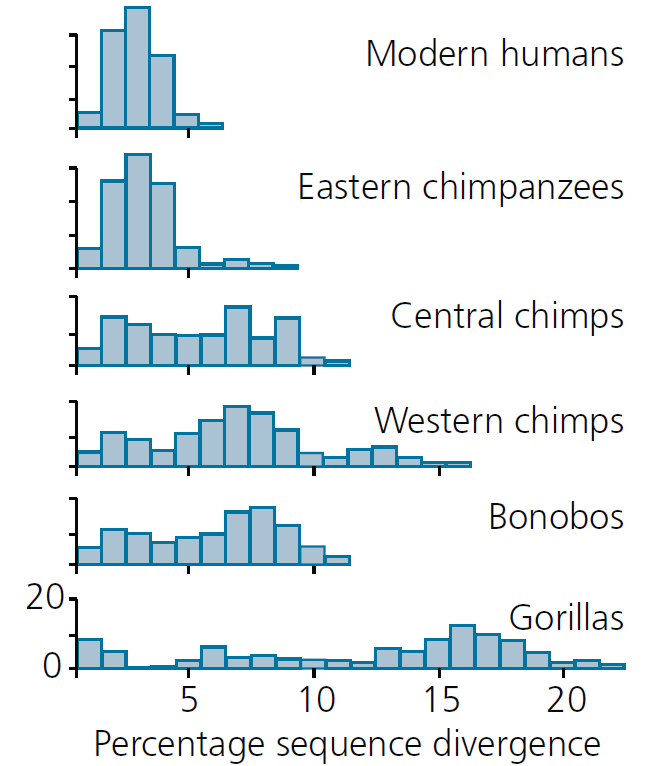
Değerlendirme: Karışık Köken, Yakın Akrabalık

- Arkaik karışımın varlığına rağmen, tüm modern insanlar birbirine son derece yakındır.
- Genomik farklılıklar, arkaik katkıların sınırlı olması ve yakın ortak köken nedeniyle oldukça düşüktür.
- Güncel veriler, tüm modern insanların Afrika kökenli *Homo sapiens* atalarına dayandığını ve aradaki farkların genç ve yüzeysel olduğunu göstermektedir.

İnsanlar Arasındaki Genetik Çeşitliliğe Genel Bakış

- Yaşayan insanlar arasındaki genetik çeşitliliği anlamamanın bir yolu, bu çeşitliliği diğer büyük insansı maymunlarla karşılaştırmaktır.
- Pascal Gagneux ve ekibi (1999), insan, şempanze, bonobo ve goril mitokondriyal DNA dizilerini analiz etmiştir.
- Her tür için, birey çiftleri arasındaki nükleotid farkları hesaplanmış ve bunların dağılımları yanda gösterilmiştir.
- Rastgele seçilen iki insanın genetik farkı, genellikle iki doğu şempanzesi arasındaki fark kadar, fakat diğer şempanze alt türleri veya gorillerden belirgin biçimde daha azdır.

Percentage of total pairwise comparisons



İnsanların Diğer Büyük Maymunlara Göre Yakın Akrabalığı

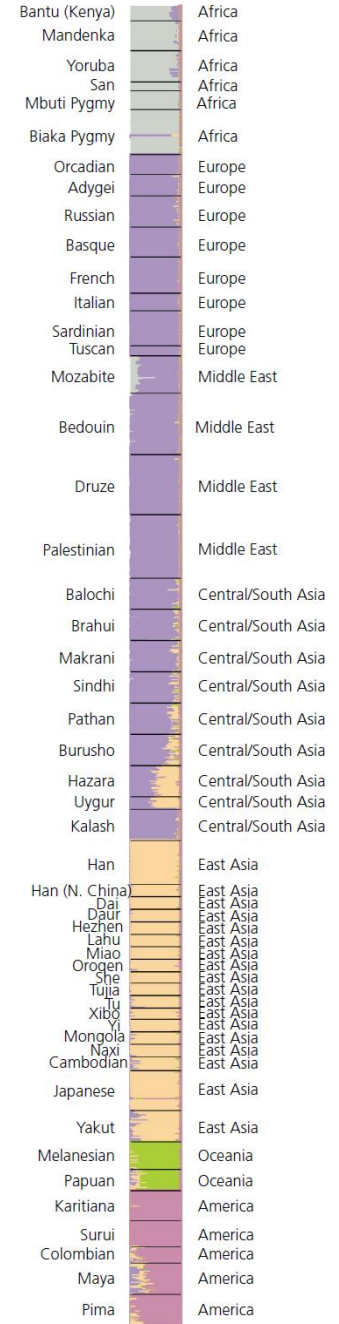
- Aynı sosyal grupta yaşayan bonobo veya batı şempanzeleri, bazen dünyanın farklı yerlerinden iki insandan daha fazla genetik farklılık gösterebilir.
- Bu bulgular, yaşayan tüm insanların genetik açıdan birbirine oldukça yakın olduğunu ortaya koymaktadır.
- Ayrıca, genetik çeşitliliğin büyük bölümü, populasyonlar arası farklılıklardan çok, populasyon içindeki bireyler arasındaki farklılardan kaynaklanır.
- Jorde ve ekibinin (2000) bulguları da, insanların genetik olarak büyük ölçüde birbirine benzediğini desteklemektedir.

Popölasyonlar Arasında Genetik Farklar Var mı?

- Noah Rosenberg ve arkadaşları (2002), 52 popölasyondan 1.056 bireyin 377 STR lokusundaki genotiplerini analiz etmiştir.
- Bilgisayar programı, yalnızca bu genotip verilerine dayanarak farklı allel frekanslarına sahip beş grup tanımlamıştır.
- Her birey, genetik profilinin bu gruplardan hangisine ne kadar uyduğuna göre kısmen birden fazla gruba atanmıştır.
- Eğer popölasyonlar arasında genetik farklar varsa, aynı coğrafi bölgeden gelen bireylerin grup üyelik profilleri benzer olmalıdır.

İnsan Popülasyonlarının Genetik Profili

- Yanda, her birey bir yatay çizgiyle temsil edilmiştir; beş farklı renk, bireyin beş genetik gruba olan kısmi üyeliğini gösterir.
- Bulgular, farklı coğrafi bölgelerden gelen bireylerin gerçekten de benzer grup profilleri taşıdığını ortaya koymuştur.
- Bu sonuç, popülasyonlar arasında zayıf ama tespit edilebilir genetik farkların bulunduğunu göstermektedir.
- Ancak bu farklar o kadar incedir ki, bunları tespit etmek için çok geniş veri setleri ve güçlü hesaplama yöntemleri gerekir.



Diğer Araştırmalardan Benzer Bulgular

- Richard Redon ve ekibi (2006), 210 bireyin 67 genetik bölgesinde insersiyon, delesyon ve duplikasyon polimorfizmlerini analiz etmiştir.
- Bilgisayar, bu verilerden bireyleri üç atasal popülasyondan türeyen gruplara ayırmıştır.
- Neredeyse tüm bireyler, köken aldıkları kıta grubuna doğru şekilde yerleştirilmiştir.
- Benzer şekilde, Bamshad ve arkadaşlarının (2003) yaptığı analizde bireylerin kıtasal kökeni yalnızca genotiplere dayanarak %99 doğrulukla tahmin edilmiştir.

İnsan Popölasyonları Arasındaki Farkların İncelięi

- Bu alıřmalar, modern insan popölasyonları arasında genetik farkların var olduęunu ancak bu farkların olduka ince olduęunu göstermektedir.
- Farklı popölasyonlar arasındaki ayırım, ok sayıda genetik belirte ve ileri istatistiksel analiz olmadan kolayca saptanamaz.
- Bununla birlikte, artan veri hacmi ve gelişen hesaplama gücü sayesinde bu ince farklar giderek daha net tanımlanmaktadır.
- Arařtırmalar, bazı allel frekanslarının evresel faktörlerle, özellikle de iklim koşullarıyla ilişkili olabileceęini göstermektedir.

KRT77 Geni ve Çevresel Uyum

- Angela Hancock ve ekibi (2011), KRT77 geninde, yaz aylarındaki güneş radyasyon şiddetiyle ilişkili bir amino asit değişimi saptamıştır.
- KRT77, ter bezi kanallarında üretilen keratin 77 adlı proteini kodlar.
- Bu bulgu, bazı genetik varyasyonların çevresel uyum süreçlerinde rol oynayabileceğini göstermektedir.
- Böylece genetik çeşitlilik, yalnızca rastlantısal değil, yerel çevre koşullarıyla da şekillenmiş olabilir.

Nadir Allellerin Rolü

- Jacob Tennessen ve ekibi (2012), 1.300 Avrupalı ve 1.100 Afrikalının 15.000'den fazla protein kodlayan genini dizilemiştir.
- Analizler, yarım milyondan fazla tek nükleotid varyantı ortaya koymuş; bunların büyük çoğunluğu daha önce bilinmeyen varyantlardır.
- Varyantların %86'sı çok düşük frekanslı (0.005'in altında) ve %82'si yalnızca bir bölgesel grupta (ya Avrupa'da ya da Afrika'da) görülmüştür.
- Her bireyin, protein işlevini etkileyebilecek nadir varyantları yaklaşık 300 geninde taşıdığı tahmin edilmektedir.

İnsan Genetik Çeşitliliğinin Devam Eden Keşfi

- Matthew Nelson ve ekibinin (2012) yürüttüğü benzer bir proje de bu sonuçları desteklemiştir.
- Bulgular, insan genomundaki çeşitliliğin sanılandan çok daha yüksek ve büyük ölçüde “nadir varyantlar” biçiminde olduğunu göstermektedir.
- Bu nadir varyantlar, bireyler arasındaki biyolojik farklılıkların önemli bir kısmını açıklayabilir.
- Ancak insan genetik çeşitliliği hâlâ büyük ölçüde keşfedilmemiştir ve araştırmalar hızla devam etmektedir.

İnsanlara Özgü Özelliklerin Evrimi

- İnsanlar, günümüzde yaşayan diğer primatlardan ayıran birçok özgün özelliğe sahiptir.
- Dik yürürüz, büyük bir beyne ve kültüre sahibiz, ateşi kullanırız, vücut tüylerimiz azalmıştır ve karmaşık aletler üretiriz.
- Ayrıca dil kullanarak iletişim kurarız; bu, insan davranışını diğer primatlara göre en belirgin şekilde ayıran özelliktir.
- Ateşin kontrollü kullanımı yalnızca insanlara özgüdür ve en az 1 milyon yıl öncesine kadar uzanır.

Kültür ve Karmaşıklık Derecesi

- Kültür yalnızca insanlara özgü değildir; orangutanlar ve şempanzeler de kültürel davranışlar sergiler.
- Ancak insan kültürü, kapsamı, sembolik yönü ve karmaşıklığı bakımından diğerlerinden çok daha gelişmiştir.
- Bu kısımda, insanların diğer primatlardan ayrıldığı iki önemli özelliğe odaklanacağız: alet kullanımı ve dil.
- Bu iki kapasite, beyinde örtüşen sinirsel devrelerini kullanır ve birbirleriyle yakından ilişkilidir.

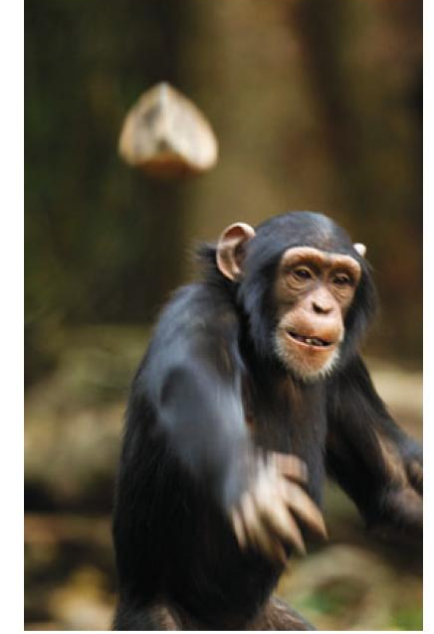
Alet Kullanımı ile Dil Arasındaki Bağlantı

- Sinirbilimsel veriler, alet kullanımı ve dilin beyindeki benzer bölgeleri etkinleştirdiğini göstermektedir.
- Bu bağlantı, şempanzelerde yapılan karşılaştırmalı çalışmalarla da desteklenmiştir.
- Şempanzeler, doğada çeşitli aletler üretir ve kullanırlar: örneğin, termitleri çıkarmak için dalları soyarlar.
- Ayrıca yaprakları sünger, şemsiye veya mendil gibi işlevlerle kullanabilirler.

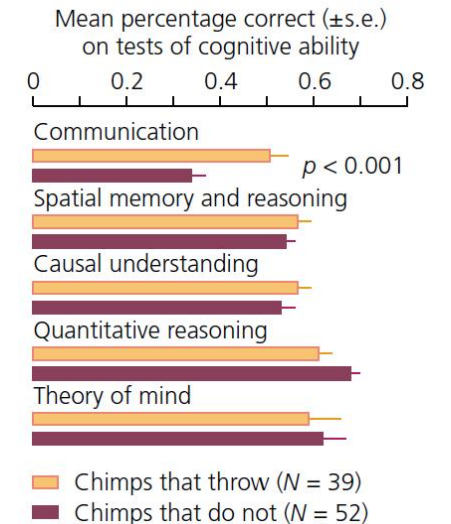
Şempanzelerde Alet Kullanımı ve İletişim

- William Hopkins ve ekibi, esaret altındaki şempanzelerde taş veya benzeri nesneleri hedefe fırlatma davranışını incelemiştir (a).
- Fırlatma davranışı gösteren bireylerde, el hareketiyle ilişkili beyin bölgelerinde daha fazla miyelinli nöron bulunmuştur.
- Ayrıca bu şempanzeler, iletişimsel becerilerde diğerlerine göre daha yüksek puan almıştır (b).
- Bu sonuçlar, alet kullanımı ve dilin ortak bilişsel kökenlere sahip olabileceğini düşündürmektedir.

(a) A wild chimp throwing a rock at another chimp



(b) Cognitive abilities of chimps that reliably throw versus chimps that do not



Taş Aletlerin Ortaya Çıkışı

- İnsanların yaptığı aletleri, şempanzelerin kullandıklarından ayıran şey, yapım sürecinin karmaşıklığıdır.
- Arkeolojik kayıtlarda görülen ilk gelişmiş aletler, keskin taş yongalar ve elle tutulan yontma aletlerdir.
- Bu tür aletler “Oldowan endüstriyel kompleksi” olarak adlandırılır; ilk olarak Tanzanya’daki Olduvai Gorge’da bulunmuştur.
- Oldowan tipi aletleri yapmak, deneyim, dikkat ve el becerisi gerektiren karmaşık bir süreçtir.



Bonoboların Oldowan Aletleri Öğrenmesi

- Bonobolar, denetimli koşullarda Oldowan tipi taş aletleri üretip kullanmayı öğrenmişlerdir.
- Ancak doğada bu tür karmaşık taş aletleri yapmazlar.
- Uzun süreli eğitim alsalar bile, yaptıkları aletler arkeolojik örneklerden daha düşük kalitededir.
- Bu da, taş alet yapımında insan soyunun bilişsel üstünlüğünü göstermektedir.

Gona'daki En Eski Taş Aletler

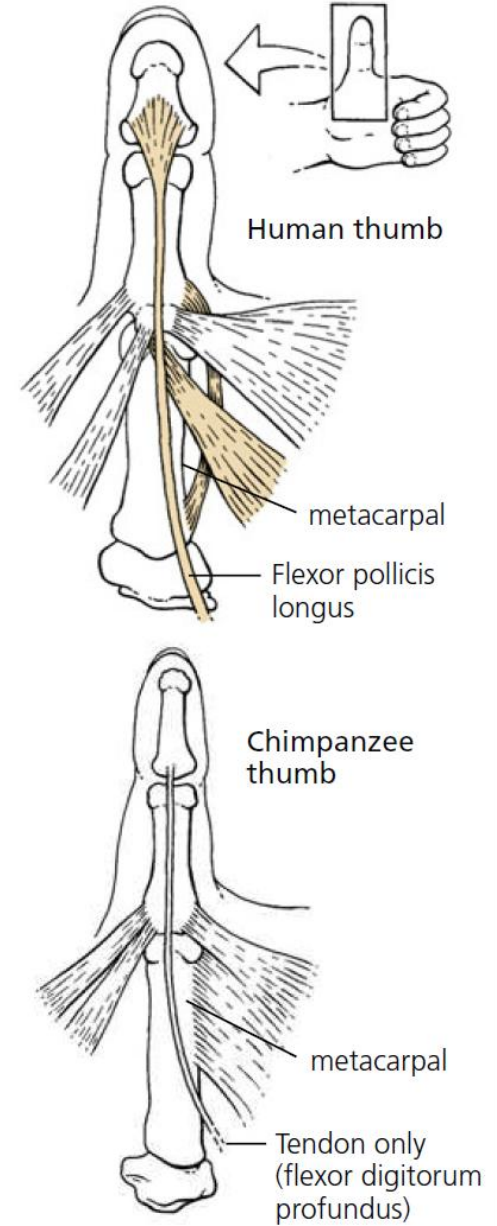
- En eski Oldowan aletleri, Etiyopya'daki Gona bölgesinde bulunmuştur ve 2.6 milyon yıl öncesine tarihlenmektedir.
- Bu aletleri kimin yaptığı tam olarak bilinmemektedir.
- İlk akla gelen aday erken dönem *Homo* türleridir, ancak 2.6 milyon yıl öncesine ait *Homo* fosilleri kesin olarak bilinmemektedir.
- En eski güvenilir *Homo* fosili, 2.3 milyon yıl öncesine ait bir üst çene kemiğidir (Hadar, Etiyopya).

Homo mu, *Paranthropus* mu?

- Hadar'daki *Homo* fosili, coğrafi ve jeolojik olarak Gona'daki taş aletlerle yakından ilişkilidir.
- Bu durum, aynı türün her iki bölgede de yaşamış olabileceğini düşündürür.
- Ancak bu sadece dolaylı bir kanıttır; aynı dönemde başka hominin türleri de bölgede yaşamıştır.
- Bu nedenle hem *Homo* hem de *Paranthropus* potansiyel alet üreticileri olarak değerlendirilmektedir.

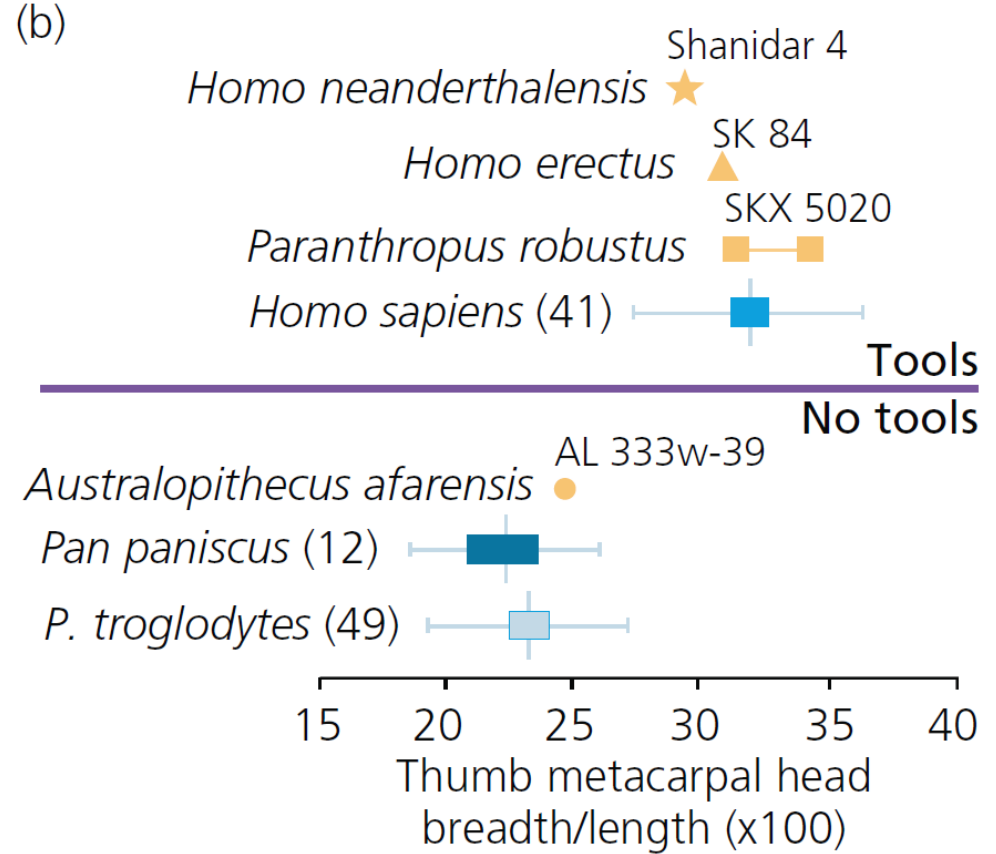
Başparmak Anatomisi Üzerinden Kanıtlar

- Randall Susman (1994), başparmak anatomisinin alet yapımıyla ilişkili olduğunu öne sürmüştür.
- İnsan başparmağı, şempanzeninkinden daha kalın metakarpallara ve daha karmaşık kas sistemine sahiptir.
- Bu yapı, hassas kavrama yeteneğini artırır ve taş alet üretiminde büyük avantaj sağlar.
- Susman, bu özelliklerin karmaşık alet yapımına yönelik seçim baskısıyla evrimleştiğini savunmuştur.



Fosil Türlerinde Başparmak Farklılıkları

- Susman, başparmak kemiklerinin kalınlık oranlarını insan, şempanze ve çeşitli fosil homininlerde karşılaştırmıştır.
- *Homo erectus*, *H. neanderthalensis* ve *Paranthropus robustus*, modern insanlara benzer kalın başparmak metakarpallerine sahiptir.
- Buna karşılık *Australopithecus afarensis*, şempanzelere benzer şekilde daha ince metakarpallara sahiptir.
- Susman, bu nedenle hem *Homo erectus* hem de *P. robustus*'un taş alet üreticileri olduğunu öne sürmüştür.



Tartışmalar ve Alternatif Görüşler

- Susman'ın bu görüşü bilim dünyasında tartışma yaratmıştır.
- Hamrick ve ekibi (1998), bazı *Australopithecus* türlerinin güçlü kavrama başparmaklarına sahip olduğunu ileri sürmüştür.
- Bu, onların en azından işlenmemiş taşları basit alet olarak kullanabilmiş olabileceğini gösterir.
- Dolayısıyla alet yapımı yeteneği, birden fazla hominin soyunda bağımsız olarak gelişmiş olabilir.

Oldowan Aletlerini Kim Yaptı?

- Gona'daki Oldowan aletlerinin kim tarafından yapıldığına dair kesin bir kanıt bulunmamaktadır.
- Bu aletler, *Homo* veya *Paranthropus* tarafından —ya da her ikisi tarafından— üretilmiş olabilir.
- Eğer her iki soy da alet yapabiliyorsa, bu davranış ortak bir atada ortaya çıkmış veya bağımsız olarak evrimleşmiş olabilir.
- Ancak kanıtların büyük kısmı, aletlerin erken dönem *Homo* türlerine ait olma olasılığını desteklemektedir.

Oldowan Endüstrisinin Zaman Çizgisi

- Oldowan aletleriyle birlikte *Homo* fosilleri sıkça bulunurken, *Paranthropus* fosilleri çoğunlukla yoktur.
- *Homo habilis*'in 2.3 milyon yıl önce Hadar'da var olması, bu endüstrinin zaman aralığıyla uyumludur.
- Üç farklı *Paranthropus* türü, 2.5 ila 1.0 milyon yıl arasında yaşamıştır.
- Oldowan aletlerinin ise yaklaşık 1.5 milyon yıldan sonra ortadan kaybolduğu bilinmektedir.

İnsan Dili Neden Zor Bir Evrim Sorusu?

- Alet kullanımı gibi dil de doğrudan fosilleşmeyen bir davranıştır ve bu nedenle geçmişine dair doğrudan kanıtımız yoktur.
- Yazının ortaya çıkışından önce dil, arkeolojik kayıta neredeyse hiç iz bırakmamıştır.
- Bu yüzden, hominin dilinin tarihini yalnızca dolaylı fosil ve arkeolojik ipuçları üzerinden anlamaya çalışıyoruz.
- Dilin evrimi, insan evrimi içindeki en “bulanık” alanlardan biridir.

Dil Yetisinin Biyolojik Temeli

- Dil, beynin sinirsel devrelerine yerleşmiş karmaşık bir biyolojik uyumdur.
- Her toplumun konuştuğu dil kültürel olarak aktarılır, fakat dil kapasitesi ve temel dilbilgisel yapı günümüz insanlarında doğuştan ve evrenseldir.
- Sağır çocuk topluluklarının, maruz kalmadıkları hâlde kendi işaret dillerini geliştirmesi bu biyolojik kapasiteyi destekler.
- İki kuşak içinde bu yeni işaret dilleri, kelime haznesi ve dilbilgisiyle tam bir doğal dil düzeyine ulaşmaktadır.

Beyinde Dil Bölgeleri ve Primatlarla Karşılaştırma

- İnsanlarda dil ağlarının önemli bir kısmı sol yarımkürede yer alan perisylvian kortekste toplanır.
- Bu ağlar, Broca alanı ve Wernicke alanını içerir ve konuşma üretimi ile anlamada kritik rol oynar.
- Maymun beyinde bu bölgelere karşılık gelen yapılar vardır ancak işlevleri esas olarak ses tanıma ve yüz–ağız kas kontrolü ile sınırlıdır.
- Maymunlarda vokal çağrılar, üst beyin bölgelerinden çok beyin sapı ve limbik sistem tarafından kontrol edilir.

İnsan Dil Organının Evrimsel Konumu

- İnsan dil sistemi, tüm primatlarda bulunan sinirsel devrelerin türetilmiş ve uzmanlaşmış bir versiyonudur.
- Günümüzde yaşayan türler arasında bu düzeyde dilsel uzmanlaşma yalnızca insanda görülmektedir.
- Bu durum, “dil organı”nın, insan soyu şempanze ve bonobolardan ayrıldıktan sonra evrimleştiğini düşündürür.
- ‘Peki bu kapasite, insan soyunda tam olarak ne zaman ortaya çıktı?’ sorusuna kesin değil, ancak sınırlandırılmış cevaplar verebiliyoruz.

Noble ve Davidson'un Sembolik Kanıt Görüşü

- Noble ve Davidson'a göre, dilin güvenilir işareti kültürdeki keyfi sembollerdir.
- Bu nedenle dili arkeolojik kayıta ararken, anlam taşıyan ve standartlaşmış sembolik izlere bakmak gerekir.
- İlk tartışmasız keyfi semboller, Almanya ve Fransa'daki yaklaşık 32.000 yıllık mağara resimlerinde görülür.
- Onlar, buna rağmen, Avustralya'nın 40.000–60.000 yıl önce kolonizasyonunu düşünerek dili en azından 40.000 yıl öncesine yerleştirir ve dilin yalnızca *Homo sapiens*'e ait olduğunu savunur.

Tobias'ın Erken *Homo* Dili Önerisi

- Phillip Tobias, *Homo habilis* beyin kalıplarını inceleyerek dilin kökenini çok daha geriye taşımıştır.
- Endokastlarda Broca ve Wernicke bölgelerine benzer yapısal genişlemeler gözlediğini belirtmiştir.
- Bu bulguları, dilin en azından ilkel bir formunun erken *Homo* türlerinde ortaya çıktığı şeklinde yorumlamıştır.
- Ancak bu yorumlar, daha sonraki çalışmalar ışığında sorgulanmıştır.

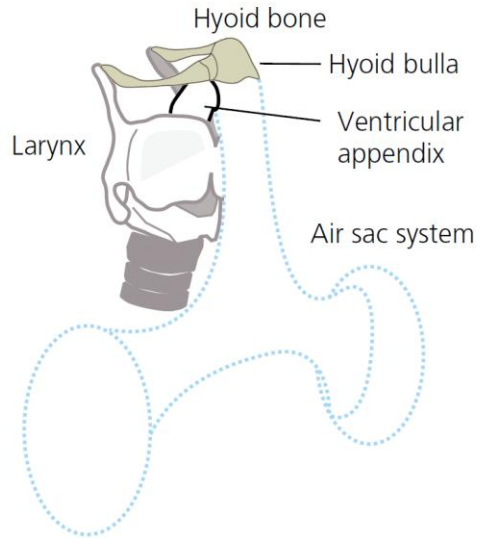
Endokastlar ve Kafatası Özelliklerinin Sınırlılığı

- Son çalışmalar, endokast yüzeyindeki şekil özelliklerinin dil kapasitesini güvenilir biçimde göstermediğini ortaya koymuştur.
- Aynı şekilde, kafatası taban açısı ya da dil sinirlerinin geçtiği kanal genişliği gibi özellikler de tek başına dil göstergesi değildir.
- Bu nedenle, yalnızca beyin izi veya kafatası şekline bakarak bir türün konuşma yetisine sahip olduğunu söyleyemiyoruz.
- Dilin evrimsel tarihini anlamak için başka tür fosil kanıtlara yönelmek gerekmektedir.

Hyoid Kemiği ve Ses Üretimi

- Ses üretim sistemimizde fosilleşebilen nadir yapı, boğazda yer alan hyoid kemiğidir.
- Hyoid, dil ve gırtlak kaslarının tutunma noktasıdır ve yapısı vokal mekanizmalarla ilişkilidir (a).

(a) Larynx, hyoid bone, and air sacs



(b) Chimpanzee hyoid bone



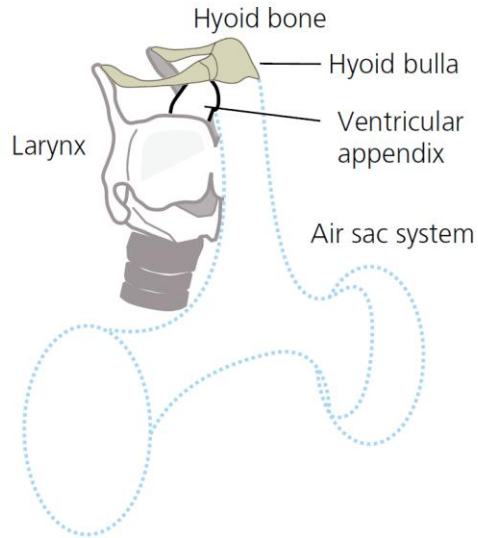
(c) Neandertal hyoid bone



Hyoid Kemiği ve Ses Üretimi

- Şempanzede hyoid gövdesi, içi boş bir “hyoid bulla” yapısı şeklindedir (b).
- Modern insanda ve Neandertal’de ise hyoid daha çok çubuk biçimindedir (c).

(a) Larynx, hyoid bone, and air sacs



(b) Chimpanzee hyoid bone



(c) Neandertal hyoid bone



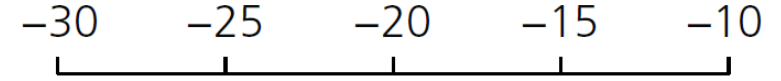
Hyoid ve Hava Keseleri Arasındaki Bağlantı

- Hyoid şekli, ses yoluyla bağlantılı hava keselerinin varlığıyla ilişkilidir.
- Şempanze ve diğer büyük insansı maymunlarda hava keseleri bulunur ve bunların giriş kısmı hyoid bulla altından geçer.
- İnsanlarda hava keseleri yoktur ve bu durum türetilmiş bir özellik olarak görülür.
- Hava keselerinin kaybının, düşük frekanslı, “daha iri” sesler yerine daha anlaşılır sesli iletişimi kolaylaştırmış olabileceği öne sürülmektedir.

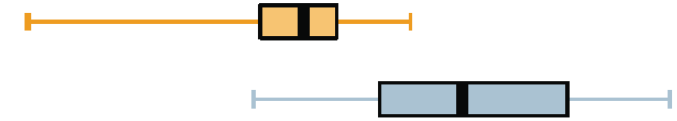
de Boer Deneyi

- Bart de Boer, hava keseli ve havasız insan benzeri ses yolu modelleri kullanarak deneysel testler yapmıştır.
- Gönüllüler, hava keseli modelden çıkan sesli harfleri ayırt etmek için daha temiz (daha az gürültülü) sinyallere gerek duymuştur.
- Bu sonuç, hava keselerinin varlığının sesli iletişimi daha zor anlaşılır hâle getirebileceği fikriyle uyumludur.
- Dolayısıyla hava keselerinin kaybı, atalarımızda daha net konuşmaya elverişli bir sistem sağlamış olabilir.

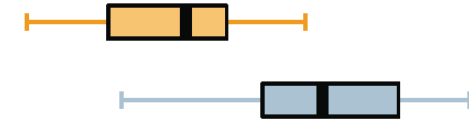
Signal/noise ratio (dB) at which volunteers can distinguish vowels in at least 75% of trials



[a] as in “father” vs. [ə] as in “the”



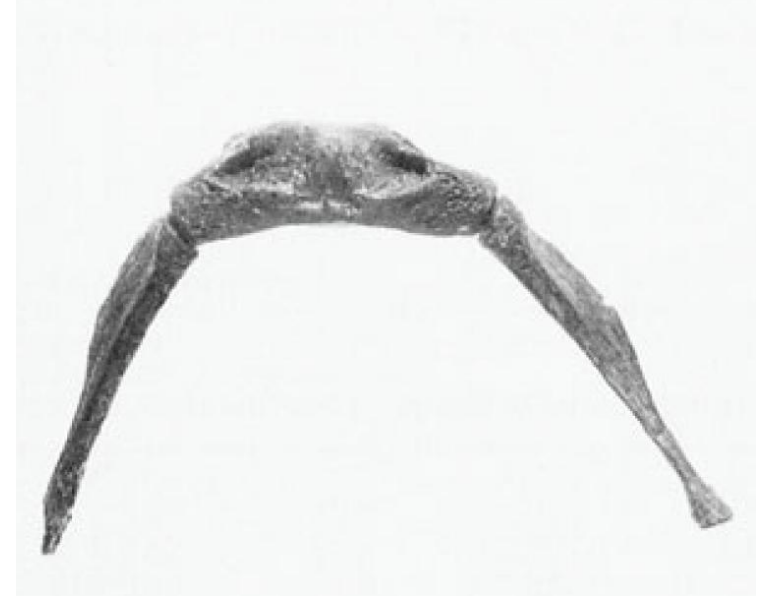
[a] as in “father” vs. [y] as in “tu”



Without air sacs With air sacs

Hyoid Kanıtlarıyla Dilin Zaman Aralığı

- İsrail'den bilinen 60.000 yıllık bir Neandertal hyoidi, modern insan hyoidine benzer şekilde bulla içermemektedir.
- İspanya'dan iki adet 530.000 yıllık *Homo heidelbergensis* hyoidi de benzer biçimde bulla olmadan modern tipe yakındır.
- Buna karşılık, Etiyopya'dan 3.3 milyon yıllık *Australopithecus afarensis* hyoidi belirgin bir bulla taşımaktadır.
- Bu karşılaştırma, hava keselerinin ve bulla yapısının kaybına bağlı olarak konuşmaya elverişli bir sistemin 3.3 milyon ile 530.000 yıl önce bir zamanda ortaya çıktığını düşündürür.



Dilin Kökeni İçin Olası Sonuç

- Hyoid verileri, tam tarih vermese de, konuşmaya uygun vokal yapının muhtemelen *Homo* cinsi içinde evrimleştiğini göstermektedir.
- Bu, dilin yalnızca çok geç bir yenilik olmadığı, fakat *Australopithecus* gibi erken formlardan sonra, daha gelişmiş *Homo* türlerinde belirdiği fikrini destekler.
- Yine de hiçbir fosil, bir homininin gerçekten dilsel iletişim kurduğunu doğrudan kanıtlamamaktadır.
- Bu nedenle dilin evrimi konusunda, eldeki kanıtlarla dikkatli ve olasılıklar üzerinden konuşmak zorundayız.

Teşekkür ederim

Prof. Dr. Bektaş TEPE

