

Filogeni ve Yaşam Ağacı

Prof. Dr. Bektaş TEPE

Genel Biyoloji

Bölüm 26



Yılan Gibi Görünen Bir Kertenkele

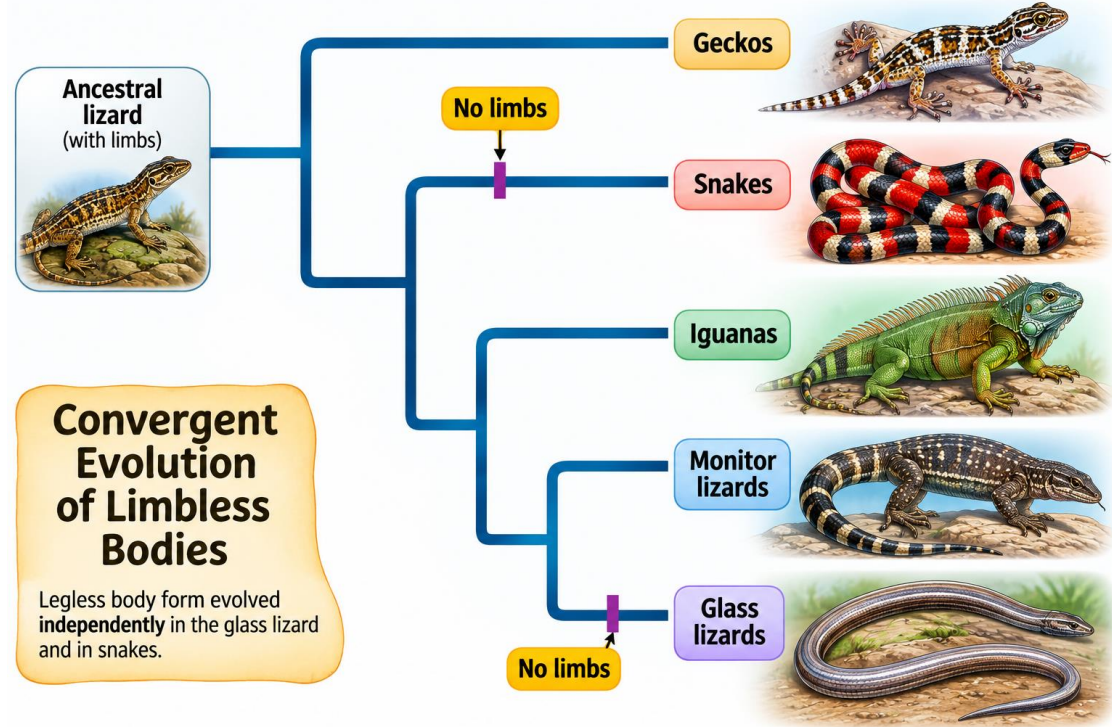
- Avrupa cam kertenkelesi (*Ophisaurus apodus*), dış görünüşü nedeniyle yılan benzeyen ancak aslında bacaksız bir kertenkele türüdür.
- Bu canlıda yılanlarda bulunan hareketli çene yapısı, çok sayıdaki omur ve anüsün arkasında yer alan kısa kuyruk gibi özellikler bulunmaz.
- Benzer görünüş her zaman yakın akrabalık anlamına gelmez; evrimsel ilişkileri belirlemek için ortak özelliklerin birlikte değerlendirilmesi gerekir.
- Yandaki figür, cam kertenkelesinin görünüşü ile sınıflandırılması arasındaki ilişkiyi sorgulayan başlangıç örneğini sunmaktadır.





Evrimsel İlişkileri İzlemek: Filogeni ve Sistematik

- Filogeni, bir türün veya türler grubunun evrimsel tarihini ve diğer canlılarla olan evrimsel ilişkilerini ifade eder.
- Canlı çeşitliliğini anlamak için yalnızca türlerin günümüzdeki özelliklerine değil, bu özelliklerin evrimsel geçmişine de bakılır.
- Yandaki figür, cam kertenkeleleri ve yılanlara giden evrimsel soylarda bacak kaybının bağımsız olarak gerçekleştiğini göstermektedir.
- Evrimsel ilişkilerin yeniden oluşturulmasıyla ilgilenen bilim dalına sistematik adı verilir.





Filogeniler Evrimsel Akrabalığı Nasıl Gösterir?

- Canlılar ortak bir atadan geldikleri için yakın akrabalar genellikle birçok ortak özelliği paylaşır.
- Yakın akraba türlerin genleri, metabolik yolları ve yapısal proteinleri arasında da önemli benzerlikler bulunabilir.
- Bu nedenle evrimsel tarih, bir organizmanın hangi canlılarla daha yakın ilişkili olduğunu anlamada önemli bir temel oluşturur.
- Filogenetik ilişkiler, canlıların adlandırılması ve sınıflandırılmasının yanı sıra evrimsel geçmişlerinin yorumlanmasını da sağlar.





Bilimsel Adlandırma ve Binominal Sistem

- Yaygın adlar farklı türleri ifade edebildiği veya farklı dillerde değişebildiği için bilimsel iletişimde belirsizlik oluşturabilir.
- Bu belirsizliği azaltmak amacıyla canlılar iki bölümden oluşan bilimsel adlarıyla, yani binominal adlandırma sistemiyle, tanımlanır.
- Bilimsel adın ilk bölümü cins adına, ikinci bölümü ise aynı cins içindeki türü tanımlayan özgül epitete karşılık gelir.
- Örneğin *Panthera pardus* adında *Panthera* cins adıdır ve büyük harfle başlar; bilimsel adın tamamı italik yazılır.





Linnaeus ve Hiyerarşik Sınıflandırma

- Linnaeus, türlerin adlandırılmasının yanında canlıları giderek daha kapsayıcı kategoriler içerisinde sınıflandıran hiyerarşik bir sistem geliştirmiştir.
- Bu sistemde cinsler familyalarda, familyalar takımlarda, takımlar sınıflarda, sınıflar filumlarda ve filumlar âlemlerde bir araya getirilir.
- Daha sonra bu hiyerarşiye âlemlerin üzerinde yer alan domain düzeyi de eklenmiştir.
- Hiyerarşideki her adlandırılmış sınıflandırma birimine takson adı verilir.





Sınıflandırma Hiyerarşisini Anlamak

- Örneğin leoparın bilimsel adı *Panthera pardus* olup *Panthera* cinsinde yer alır ve bu cins aslan, kaplan ve jaguar gibi türleri de içerir.
- Cinslerin daha kapsayıcı gruplar altında birleştirilmesi, canlı çeşitliliğinin hiyerarşik biçimde düzenlenmesini sağlar.
- Yandaki figür, domain düzeyinden türe kadar uzanan Linnaean sınıflandırma hiyerarşisini göstermektedir.
- Bununla birlikte, sınıflandırma basamaklarının kapsamı farklı canlı gruplarında aynı düzeyde biyolojik çeşitliliği temsil etmek zorunda değildir.





Linnaean Sınıflandırmasının Sınırları

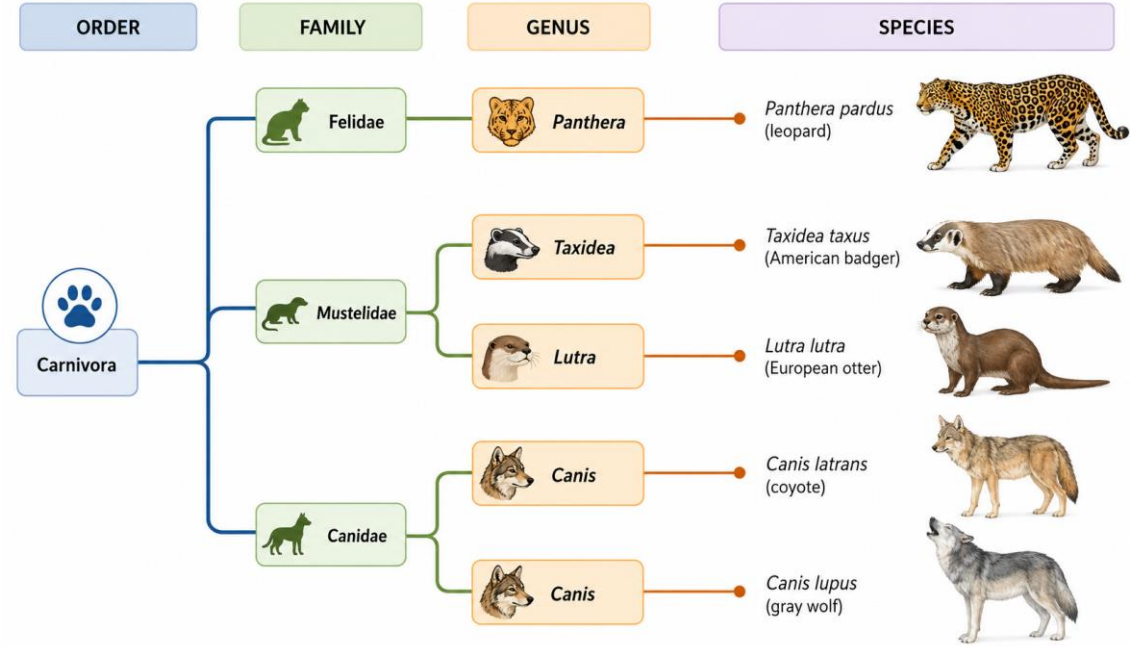
- Geleneksel sınıflandırmada grupların belirlenmesinde kullanılan özellikler, farklı organizma gruplarında aynı ölçüde anlamlı olmayabilir.
- Bu nedenle bir takımdaki morfolojik veya genetik çeşitlilik, başka bir takımdaki çeşitlilikle doğrudan karşılaştırılamaz.
- Daha önemlisi, bir türün belirli bir sınıflandırma grubunda bulunması her zaman onun gerçek evrimsel ilişkilerini tam olarak yansıtmayabilir.
- Yeni DNA verileri veya başka kanıtlar, daha önce yapılmış bir sınıflandırmanın değiştirilmesini gerektirebilir.





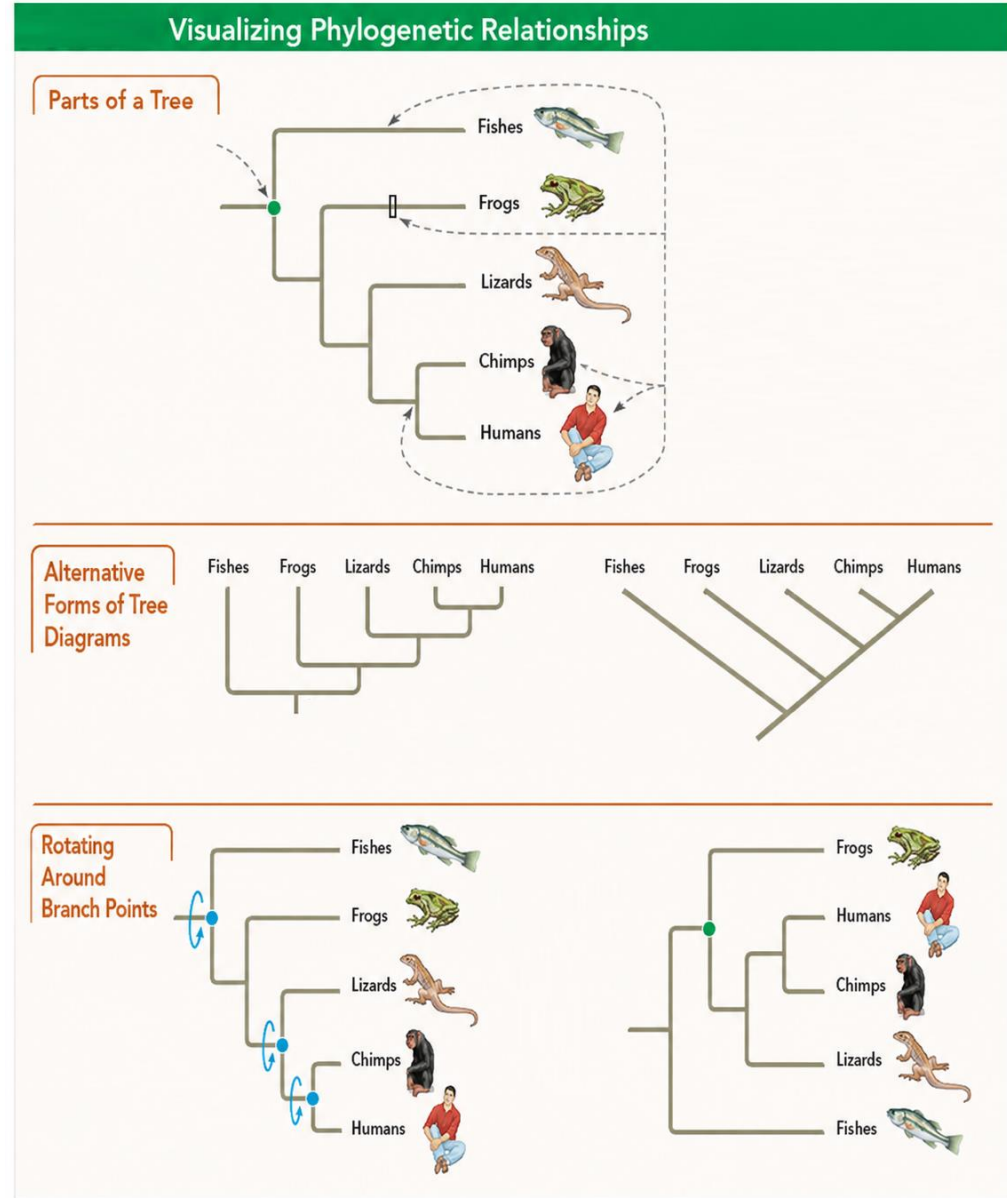
Sınıflandırma ile Filogeninin Birleştirilmesi

- Bir organizma grubunun evrimsel tarihi, dallanarak ilerleyen bir filogenetik ağaç ile görsel olarak ifade edilebilir.
- Filogenetik ağacın dallanma modeli, bazı durumlarda taksonomik sınıflandırmadaki grupların iç içe geçmiş yapısıyla örtüşür.
- Yandaki figür, Carnivora takımını içerisindeki bazı taksonların sınıflandırılması ile evrimsel ilişkileri arasındaki bağlantıyı göstermektedir.
- Evrimsel ilişkiler esas alındığında, grupların ortak bir atayı ve onun bütün torunlarını içerecek biçimde tanımlanması amaçlanabilir.



Filogenetik Ağaç Bir Evrimsel İlişki Hipotezidir

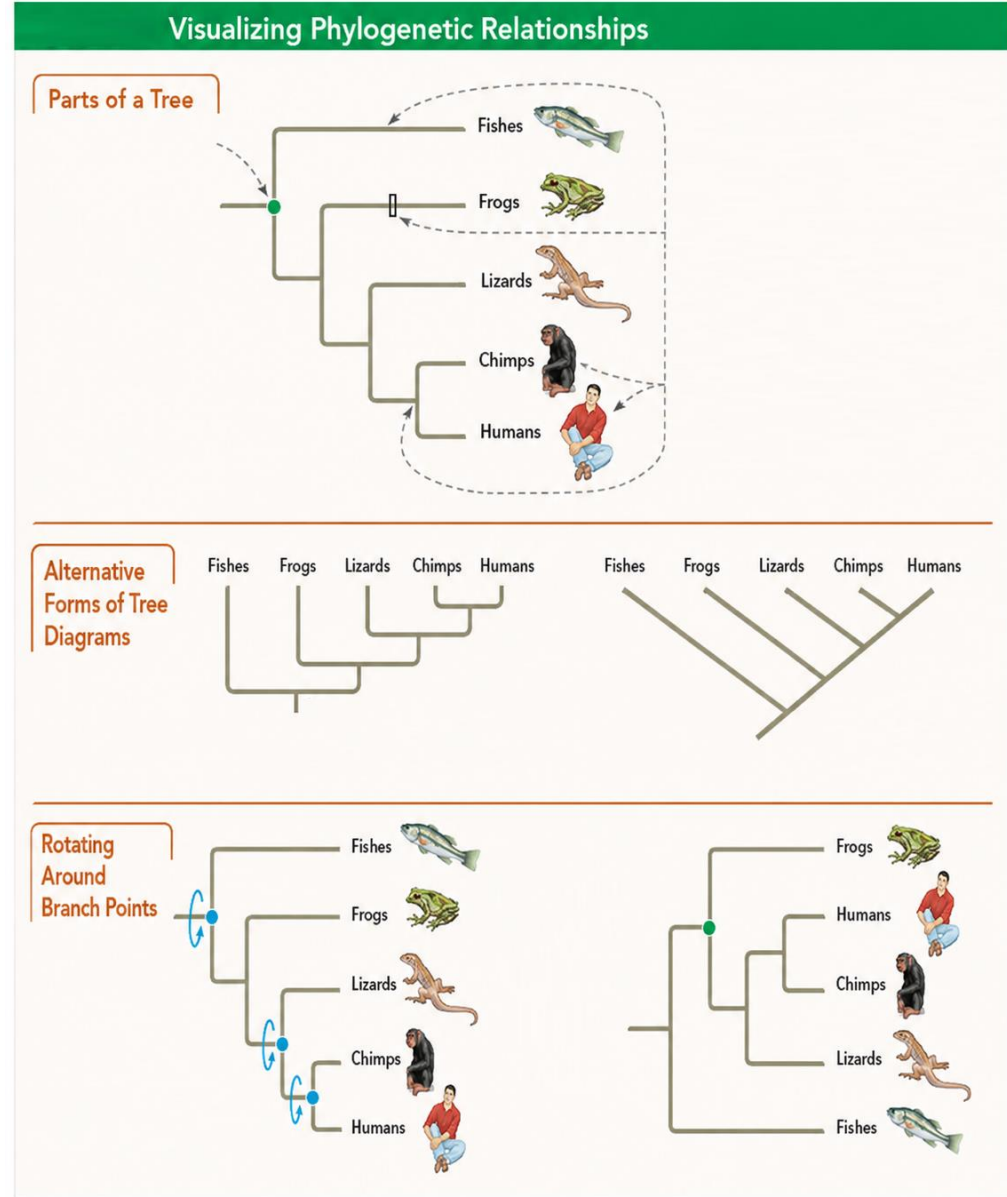
- Filogenetik ağaç, organizma gruplarının birbirleriyle olan evrimsel ilişkileri hakkındaki bir hipotezi görsel olarak temsil eder.
- Ağaç üzerindeki her dallanma noktası, buradan ayrılan iki evrimsel soyun ortak atasını temsil eder.
- Birbirine en yakın iki soy, başka hiçbir grubun paylaşmadığı yakın bir ortak atayı paylaşıyorsa bu gruplara kardeş taksonlar denir.
- Yandaki figür, filogenetik ağaçların dallanma yapısının evrimsel ilişkiler hakkında nasıl bilgi verdiğini göstermektedir.





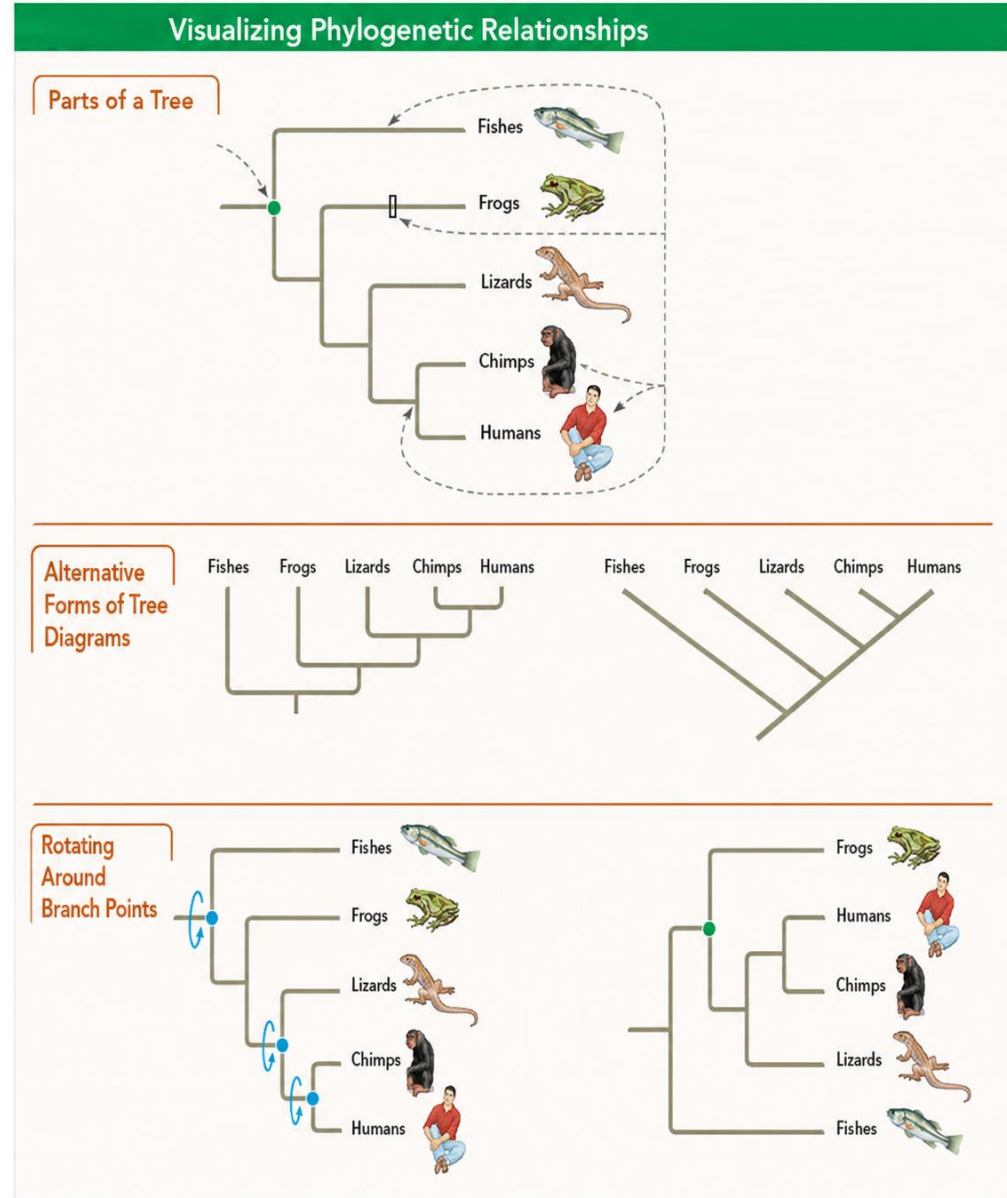
Filogenetik Ağacın Temel Bölümleri

- Ağacın uçlarında bulunan taksonlar, dallanma noktalarından ayrılan evrimsel soyların günümüzdeki temsilcileridir.
- Dallanma noktaları, farklı soyların birbirinden ayrıldığı ortak ata noktalarını temsil eder.
- Bir dal üzerindeki yatay uzunluk, ayrıca belirtilmedikçe belirli bir zaman veya genetik değişim miktarı anlamına gelmez.
- Yandaki figür, dallanma noktaları, dallar ve uçlarda yer alan taksonlar arasındaki ilişkiyi ayrıntılı biçimde göstermektedir.



Bir Filogenetik Ağacın Çiziliş Biçimi İlişkileri Değiştirmez

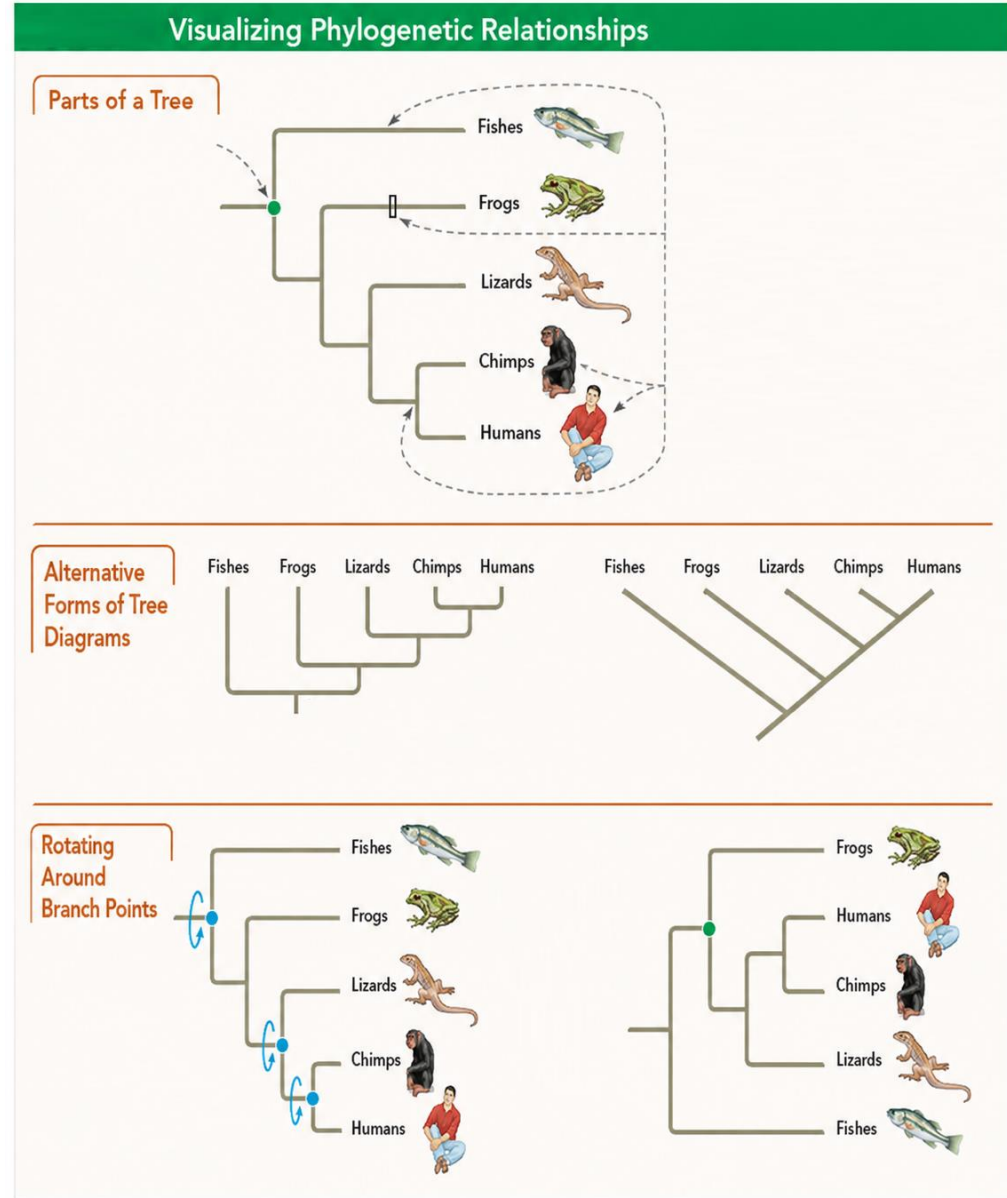
- Aynı filogenetik ilişki, yatay, dikey veya çapraz biçimde çizilmiş farklı ağaçlarla gösterilebilir.
- Yandaki figürde aynı ilişkiler alternatif ağaç biçimleriyle gösterilmektedir.
- Bir ağacın dallanma noktaları çevresinde döndürülmesi, taksonlar arasındaki evrimsel ilişkileri değiştirmez.
- Bu nedenle ağacın uçlarında taksonların hangi sırayla görünmesi değil, dallanma örüntüsü önem taşır.





Kardeş Taksonlar ve Bazal Takson

- Kardeş taksonlar, başka hiçbir grubun paylaşmadığı en yakın ortak atayı paylaşan gruplardır.
- Yandaki figürde şempanzeler ve insanlar kardeş taksonlar olarak gösterilmektedir.
- Kertenkelelerin oluşturduğu soy, şempanze ve insan soylarının oluşturduğu grupla ortak bir atayı paylaşmaktadır.
- Ortak atadan grubun diğer üyelerinden daha erken ayrılan soy ise bazal takson olarak adlandırılır.



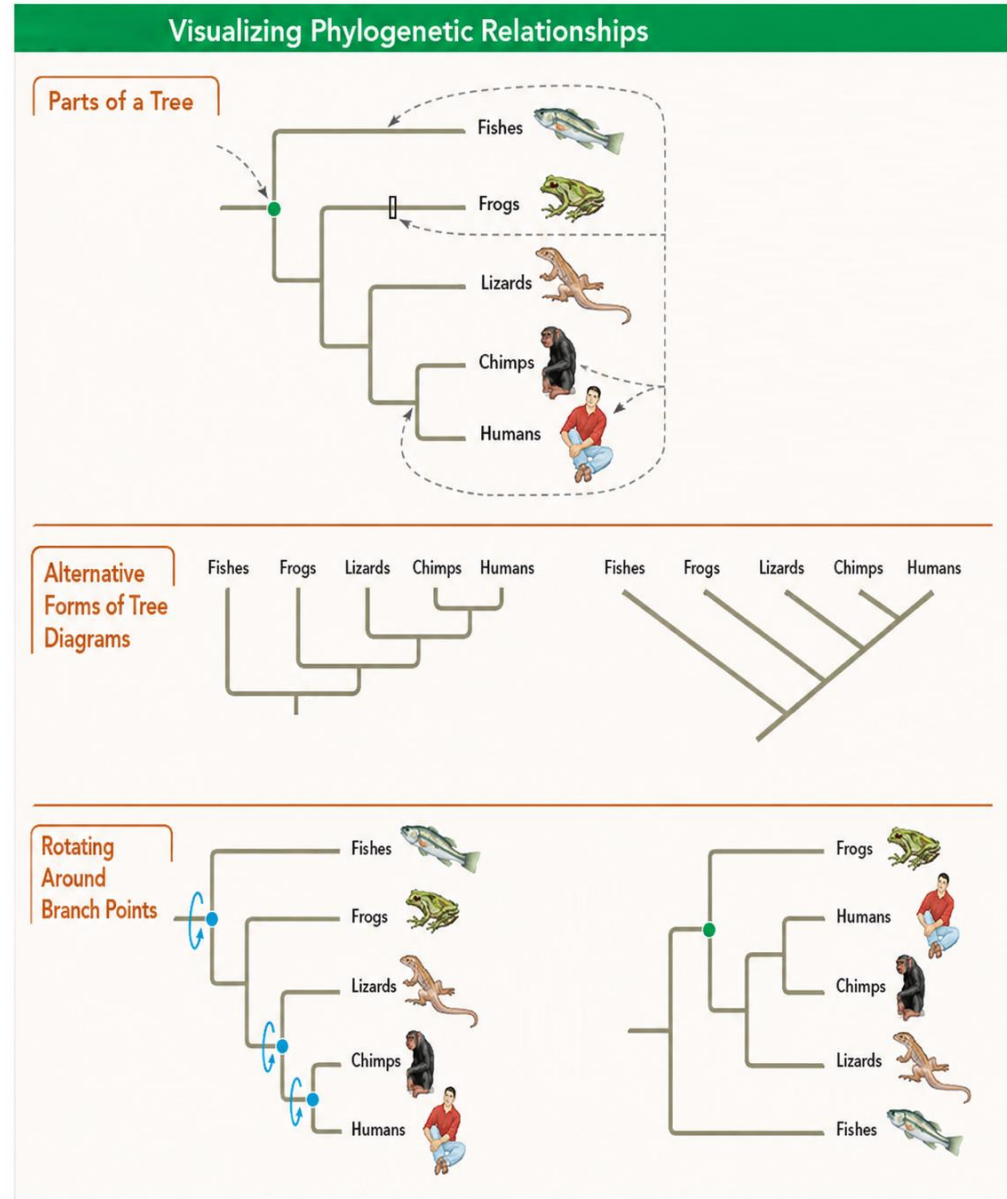


Filogenetik Ağaçlar Ne Söyler?

- Filogenetik ağaçlar temel olarak organizmaların ortak atalardan türeyen soylarını ve bu soyların birbirinden ayrılma örüntüsünü gösterir.
- Yakın akraba organizmalar çoğu zaman benzer özelliklere sahip olsa da evrimsel değişim hızlarının farklı olması bu benzerliği azaltabilir.
- Bu nedenle filogenetik ilişkiler yalnızca dış görünüme veya fenotipik benzerliğe dayanarak değerlendirilmemelidir.
- Örneğin timsahlar kuşlara kertenkelelerden daha yakın akraba olmalarına rağmen görünüş açısından kertenkelelere daha fazla benzeyebilir.

Filogenetik Ağaçlar Zamanı Her Zaman Göstermez

- Bir filogenetik ağaçtaki taksonların veya dallanma noktalarının yaşları, ayrıca belirtilmedikçe ağaçtan çıkarılamaz.
- Yandaki figür, şempanzelerin insanlardan önce evrimleştiğini göstermemektedir.
- Ağaç yalnızca insan ve şempanze soylarının yakın bir ortak atadan ayrıldığını göstermektedir.
- Dal uzunluklarının zamanla orantılı olduğu açıkça belirtilmediği sürece, ağaç yalnızca evrimsel soyların dallanma örüntüsü açısından yorumlanmalıdır.



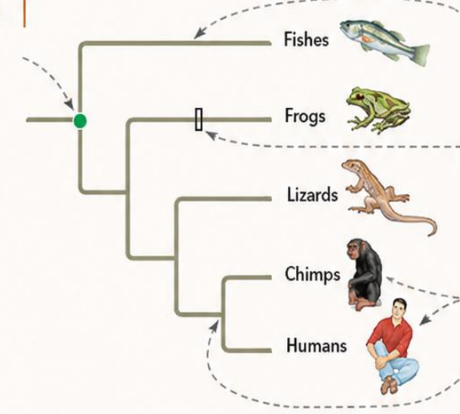


İnsanlar Şempanzelerden Evrimleşmemiştir

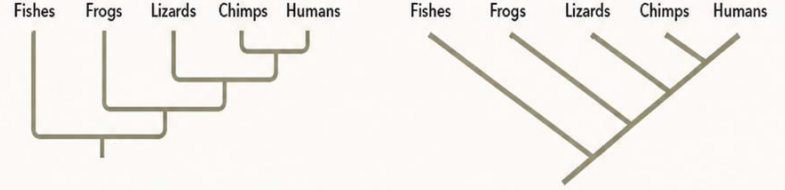
- Bir filogenetik ağaçta yan yana bulunan iki taksondan birinin diğerinden evrimleştiği sonucuna varılamaz.
- İnsan ve şempanze soyları, geçmişte yaşamış ortak bir atadan ayrılan iki farklı evrimsel soy oluşturur.
- Bu ortak ata günümüzde yaşamamaktadır ve ne insan ne de şempanze olarak tanımlanabilir.
- Dolayısıyla yandaki figür, insanın şempanzeden veya şempanzenin insandan evrimleştiğini değil, iki soyun ortak bir ataya sahip olduğunu göstermektedir.

Visualizing Phylogenetic Relationships

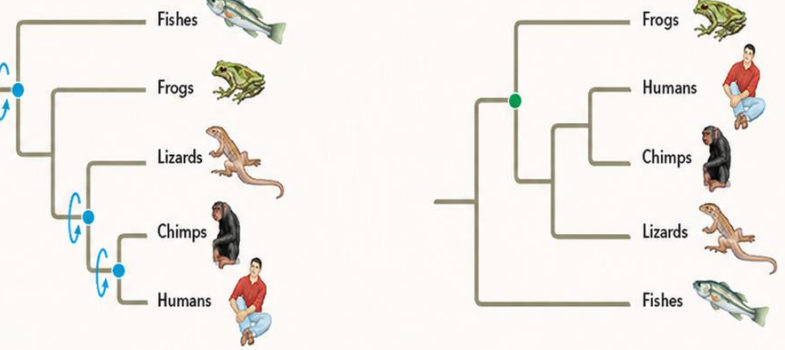
Parts of a Tree



Alternative Forms of Tree Diagrams



Rotating Around Branch Points





Filogeninin Uygulaması: Mısırın Yabani Akrabaları

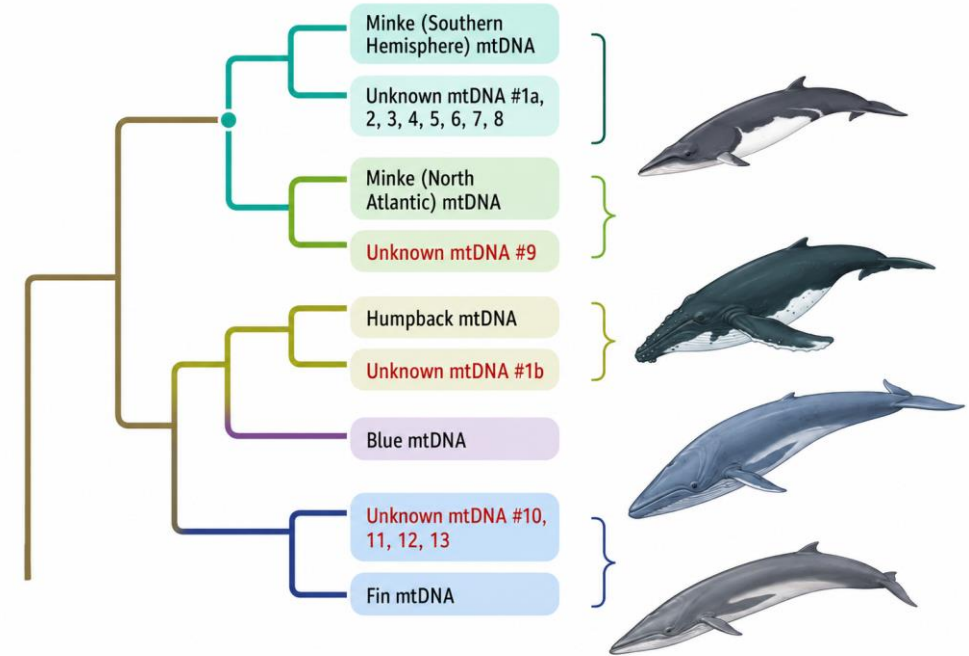
- Filogenetik analizler yalnızca evrimsel ilişkileri açıklamak için değil, tarımsal açıdan önemli uygulamalar için de kullanılabilir.
- DNA verilerine dayalı mısır filogenileri, mısırın yaşayan en yakın akrabaları olabilecek iki yabani ot türünün belirlenmesine yardımcı olmuştur.
- Bu yakın akrabalar, kültür bitkilerine aktarılabilecek yararlı alleller için potansiyel bir genetik kaynak oluşturabilir.
- Yararlı alleller, melezleme veya genetik mühendislik yoluyla kültür mısırına aktarılabilir.





DNA Dizileriyle Tür Kimliğinin Belirlenmesi

- Filogenetik ağaçlar, farklı organizmalardan elde edilen DNA dizilerinin akrabalık ilişkilerini karşılaştırarak tür kimliğinin belirlenmesinde kullanılabilir.
- Bu yaklaşım, piyasada satılan bir gıda ürününün hangi türe ait olduğunu araştırmak için de uygulanabilir.
- Yandaki figür, Japonya'da satılan balina eti örneklerinin mitokondriyal DNA dizileri kullanılarak incelendiği çalışmayı göstermektedir.
- Analiz sonucunda bazı bilinmeyen örneklerin, avlanması yasal olmayan balina türleriyle yakın ilişkili olduğu belirlenmiştir.





Filogeniden Yeni Verilere

- Filogenetik ağaçlar, canlıların sınıflandırılmasını yalnızca mevcut görünüşlerine göre değil, ortak atalarına ve evrimsel ilişkilerine göre değerlendirmeye yardımcı olur.
- Morfolojik özellikler, DNA dizileri ve diğer biyolojik veriler birlikte kullanıldığında evrimsel ilişkiler daha ayrıntılı biçimde araştırılabilir.
- Yeni veriler elde edildikçe daha önce oluşturulmuş filogenetik hipotezler yeniden değerlendirilebilir.
- Böylece yaşam ağacına ilişkin anlayış, yeni kanıtlarla birlikte sürekli olarak geliştirilebilir.





Filogenileri Oluşturmada Morfolojik ve Moleküler Veriler

- Filogenilerin oluşturulmasında morfolojik özelliklerin yanı sıra genetik, biyokimyasal ve diğer moleküler veriler de değerlendirilir.
- Ortak atadan kaynaklanan benzer özellikler homoloji olarak adlandırılır ve evrimsel akrabalıkların belirlenmesinde önem taşır.
- Hem morfolojik hem de moleküler özelliklerin birlikte incelenmesi, organizmalar arasındaki evrimsel ilişkilerin daha kapsamlı biçimde değerlendirilmesini sağlar.





Homolog Özellikler Ortak Atadan Miras Alınır

- Ortak atadan kaynaklanan fenotipik ve genetik benzerlikler homolog özellikler olarak tanımlanır.
- Örneğin memelilerin ön üyelerindeki kemiklerin sayısı ve dizilişindeki benzerlikler, ortak bir atadan miras kalan temel yapıyla ilişkilidir.
- Benzer şekilde, farklı organizmalardaki aynı gen veya DNA dizileri de ortak bir atadan kalıtılmışsa homolog kabul edilir.
- Bir özelliğin homolog olarak değerlendirilmesi, onun ortak bir atadan türemiş olmasına dayanır.





Morfolojik Benzerlikler Evrimsel Yakınlığı Her Zaman Göstermez

- Yakın akraba organizmalar genellikle birbirine benzeyen morfolojik özelliklere veya DNA dizilerine sahip olur.
- Bununla birlikte, yakın akraba türler zaman içinde önemli morfolojik farklılıklar geliştirebilir.
- Örneğin Hawaii gümüş kılıç bitkileri, farklı büyüme biçimlerine ve yapısal özelliklere sahip olmasına rağmen genomlarındaki benzerlikler yakın akrabalıklarını ortaya koymaktadır.
- Bu nedenle belirgin morfolojik farklılıklar, tek başına uzak evrimsel akrabalık anlamına gelmez.





Genetik Veriler Evrimsel Uzaklığı Ortaya Çıkarabilir

- Gümüş kılıç bitkilerindeki morfolojik farklılıklara rağmen genetik benzerliklerin yüksek olması, bu türlerin yakın bir ortak atadan türediğini desteklemektedir.
- Moleküler veriler, görünüşleri oldukça farklı olan organizmalar arasındaki evrimsel ilişkilerin belirlenmesine yardımcı olabilir.
- Benzer şekilde, genetik farklılıkların birikimi türlerin ortak atalarından ne ölçüde ayrıştığını araştırmak için kullanılabilir.
- Böylece morfolojik ve moleküler kanıtlar birbirini tamamlayan bilgiler sağlar.





Homoloji ve Analoji Birbirinden Ayrılmalıdır

- Ortak atadan kaynaklanan benzerlikler homoloji, farklı atalardan gelen soyların benzer çevresel koşullara uyum sağlamasıyla ortaya çıkan benzerlikler ise analoji olarak adlandırılır.
- Benzer çevresel baskılar, akraba olmayan organizmalarda benzer özelliklerin bağımsız olarak evrimleşmesine yol açabilir.
- Bu süreç yakınsak evrim olarak adlandırılır ve ortaya çıkan benzer özellikler filogenetik analizlerde homolog özelliklerle karıştırılmamalıdır.
- Yandaki figür, Avustralya köstebeği ile Afrika altın köstebeğinde benzer yaşam biçimine bağlı olarak ortaya çıkan yakınsak özellikleri göstermektedir.



Convergent evolution in burrowers

A long body, large front paws, small eyes, and a pad of thick skin that protects the nose all evolved independently in these species.

Australian "mole"



Long body



Large front paws



Small eyes



Thick skin pad protecting the nose

African golden mole



Long body



Large front paws



Small eyes



Thick skin pad protecting the nose





Yakınsak Evrim Ortak Atalık Kanıtı Değildir

- Avustralya köstebeği ile Afrika altın köstebeği dış görünüş açısından birbirine benzese de iç anatomileri, fizyolojileri, üreme sistemleri ve gelişimleri birbirinden farklıdır.
- Genetik ve fosil kanıtlar, bu iki hayvanın yaklaşık 100 milyon yıl önce yaşamış ortak atasının köstebek benzeri olmadığını göstermektedir.
- Benzer özellikler, her iki soyda da benzer çevresel koşullara uyum sağlama sonucunda bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.
- Bu nedenle benzer yaşam biçimleri veya benzer görünüşler, tek başına yakın evrimsel akrabalık kanıtı olarak kabul edilmez.



Convergent evolution in burrowers

A long body, large front paws, small eyes, and a pad of thick skin that protects the nose all evolved independently in these species.

Australian "mole"



Long body



Large front paws



Small eyes



Thick skin pad protecting the nose

African golden mole



Long body



Large front paws



Small eyes



Thick skin pad protecting the nose





Karmaşık Yapılar Homolojiyi Destekleyebilir

- İki organizmadaki karmaşık yapıların çok sayıda ayrıntıda benzer olması, bu yapıların ortak bir atadan miras kalmış olma olasılığını güçlendirir.
- İnsan ve şempanze kafataslarında çok sayıda kemiğin birbirine kaynaşması gibi ayrıntılı benzerlikler, ortak bir kökene işaret eden güçlü özellikler oluşturur.
- Bu tür karmaşık yapıların çok sayıda ayrıntısının bağımsız olarak aynı biçimde ortaya çıkması daha düşük olasılıklıdır.
- Bu nedenle karmaşık yapıların ayrıntılı karşılaştırılması, homoloji ile analojinin ayırt edilmesine yardımcı olur.



Gen Düzeyinde Homoloji

- Homoloji yalnızca morfolojik özellikler için değil, genler ve DNA dizileri için de değerlendirilebilir.
- Genler, dört bazdan oluşan binlerce nükleotidin belirli bir sırayla dizilmesiyle oluşur ve bu diziler proteinlerin yapısını belirleyen kalıtsal bilgiyi taşır.
- İki organizmadaki bir genin nükleotid dizilerinin büyük bölümü benzerse, bu genlerin homolog olma olasılığı yüksektir.
- Moleküler homolojinin değerlendirilmesinde DNA dizilerindeki benzerliklerin rastlantısal olarak ortaya çıkma olasılığı da dikkate alınır.



Moleküler Homolojileri Karşılaştırmanın Zorluğu

- DNA moleküllerinin karşılaştırılması, özellikle farklı uzunluklara sahip diziler söz konusu olduğunda teknik güçlükler içerir.
- Türler evrimleştikçe DNA dizilerinde insersiyonlar, delesyonlar ve baz değişimleri birikir.
- Bu değişiklikler homolog DNA bölgelerinin doğrudan karşılaştırılmasını zorlaştırabilir.
- Bu nedenle farklı uzunluktaki DNA dizilerini uygun biçimde hizalamak için bilgisayar programlarından yararlanılır.





DNA Dizilerinin Hizalanması

- Yandaki figür, iki türdeki homolog DNA dizilerinin hizalanması sırasında insersiyon ve delesyonların nasıl dikkate alındığını göstermektedir.
- Öncelikle iki türdeki homolog dizilerin başlangıç bölgeleri ortak atadan gelen dizilerle eşleştirilir.
- Bir türdeki DNA dizisinde meydana gelen delesyon veya insersiyonlar nedeniyle diziler aynı konumlarda eşleşmeyebilir.
- Eşleşen bölgeler bilgisayar programlarıyla hizalandığında, iki dizinin evrimsel olarak karşılaştırılacak bölgeleri belirlenebilir.

1 These homologous DNA sequences are identical as species 1 and species 2 begin to diverge from their common ancestor.

1 C C A T C A G A G T C C
2 C C A T C A G A G T C C

2 Deletion and insertion mutations shift what had been matching sequences in the two species.

1 C C A T C A G A G T C C
2 C C A T C A G A G T C C
G T A Insertion

3 Of the regions of the species 2 sequence that match the species 1 sequence, those shaded orange no longer align because of these mutations.

1 C C A T C A G A G T C C
2 C C A T G T A C A G A G T C C

4 The matching regions realign after a computer program adds gaps in sequence 1.

1 C C A T - - - C A - A G T C C
2 C C A T G T A C A G A G T C C



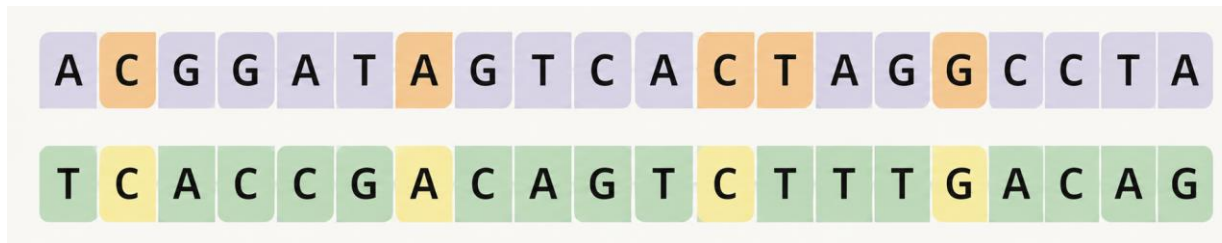
DNA Dizilerindeki Farklılıklar Evrimsel Ayrışmayı Yansıtır

- Moleküler karşılaştırmalar, Avustralya köstebeği ile Afrika altın köstebeğinin karşılık gelen genlerinde çok sayıda baz değişikliği bulunduğunu ortaya koymaktadır.
- Bu farklılıkların birikmesi, iki soyun ortak atalarından ayrılmasından sonra gerçekleşen evrimsel değişimleri yansıtır.
- Buna karşılık gümüş kılıç bitkilerinde morfolojik farklılıklar belirgin olmasına rağmen genetik benzerliklerin yüksek olması yakın akrabalığı desteklemektedir.
- Böylece moleküler veriler, yalnızca görünüşe dayanarak yapılamayacak evrimsel karşılaştırmaların yapılmasını sağlar.



Moleküler Homoplazi: Benzerlik Her Zaman Homoloji Değildir

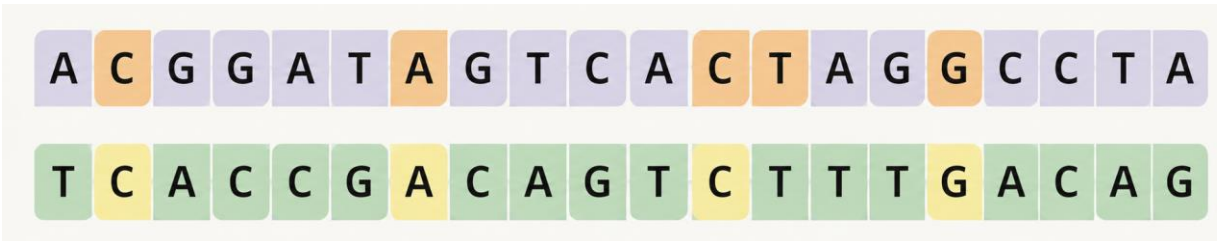
- Bir DNA dizisindeki bazı benzerlikler ortak atadan miras kalmak yerine bağımsız olarak ortaya çıkabilir.
- Farklı organizmalara ait diziler, aralarında evrimsel homoloji bulunmasa bile bazı nükleotidleri rastlantısal olarak aynı konumlarda taşıyabilir.
- Aşağıdaki figür, farklı organizmalardan gelen DNA dizilerinde rastlantısal benzerliklerin nasıl moleküler homoplazi oluşturabileceğini göstermektedir.
- Bu nedenle yalnızca birkaç ortak bazın bulunması, iki DNA dizisinin homolog olduğunu göstermek için yeterli değildir.





DNA Benzerliğinin Anlamlı Olup Olmadığı Nasıl Değerlendirilir?

- İki DNA dizisi çok sayıda nükleotid konumunda benzerlik gösteriyorsa, bu benzerliğin yalnızca rastlantı sonucu ortaya çıkmış olma olasılığı değerlendirilmelidir.
- Aşağıdaki figürde verilen örnekte, iki DNA dizisindeki bazların yaklaşık yüzde 23'ünün rastlantısal olarak eşleşebileceği hesaplanmaktadır.
- İstatistiksel araçlar, gözlenen DNA benzerliğinin rastlantısal olarak beklenenden daha yüksek olup olmadığını belirlemek için kullanılabilir.
- Böylece DNA dizileri arasındaki benzerliğin gerçek bir evrimsel ilişkiyi yansıtıp yansıtmadığı araştırılabilir.





Homoloji ve Analoji Moleküler Verilerde de Önemlidir

- Morfolojik özelliklerde olduğu gibi moleküler özelliklerde de homoloji ile bağımsız olarak ortaya çıkan benzerliklerin birbirinden ayrılması gerekir.
- Uzun DNA dizilerinin çok sayıda konumda birbirine benzemesi, homolog bir kökene ilişkin güçlü kanıt sağlayabilir.
- Buna karşılık yalnızca birkaç ortak bazın bulunması, özellikle farklı türlerde rastlantısal benzerlik olasılığı nedeniyle dikkatli yorumlanmalıdır.
- Bu nedenle filogenetik analizlerde DNA dizilerinin uzunluğu, dizilim örüntüsü ve benzerliklerin istatistiksel anlamlılığı birlikte değerlendirilir.





Morfolojik ve Moleküler Kanıtları Birlikte Değerlendirmek

- Filogenilerin oluşturulmasında morfolojik özellikler ile moleküler veriler birbirini tamamlayan kanıtlar sağlar.
- Morfolojik benzerliklerin homolog mu yoksa yakınsak evrim sonucu oluşmuş analog özellikler mi olduğu dikkatle belirlenmelidir.
- Moleküler verilerde de benzer dizilerin gerçekten ortak atadan mı miras kaldığı, yoksa rastlantısal benzerliklerden mi kaynaklandığı araştırılmalıdır.
- Bu ayrımlar doğru yapıldığında filogenetik ağaçlar, organizmalar arasındaki evrimsel ilişkileri daha güvenilir biçimde yansıtabilir.



Filogenetik Ağaçların Temelinde Paylaşılan Karakterler

- Filogenetik ağaçların oluşturulmasında ilk adımlardan biri, homolog özellikleri analog özelliklerden ayırmaktır.
- Homolog özellikler ortak evrimsel geçmişi yansıtırken, analog özellikler farklı soyların benzer çevresel koşullara uyum sağlamasıyla bağımsız olarak ortaya çıkabilir.
- Kladistik, homolog özelliklerden yararlanarak organizmaların evrimsel ilişkilerini ortaya çıkarmaya yönelik sistematik bir yaklaşımdır.
- Kladistikte temel amaç, canlıları ortak ataları ve bu atalardan türeyen tüm soyları temelinde gruplandırmaktır.

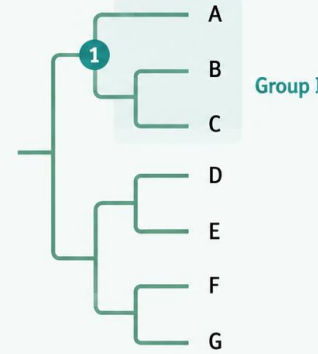
Kladlar ve Ortak Atalar

- Kladistik yaklaşımda klad, bir ata tür ile bu atadan türeyen bütün soyları içeren bir organizma grubudur.
- Kladlar, daha büyük kladların içerisinde yer alabilen iç içe geçmiş gruplar oluşturur.
- Örneğin kedigiller, Carnivora takımı içerisinde yer alan ve ortak bir atadan türeyen türleri kapsayan bir klad oluşturur.
- Bu yaklaşımda bir grubun evrimsel bütünlüğü, ortak atasının ve onun tüm torunlarının birlikte değerlendirilmesine dayanır.

Monofiletik, Parafiletik ve Polifiletik Gruplar

- Monofiletik grup, ortak bir atayı ve o atadan türeyen bütün torunları içerir; bu tür gruplara klad da denir.
- Parafiletik grup, ortak atayı ve bazı torunları içerirken o atadan türeyen bütün torunları kapsamaz.
- Polifiletik grup, ortak bir atayı ve onun bütün torunlarını birlikte içermeyen, farklı soyların bir araya getirilmesiyle oluşan gruptur.
- Yandaki figür, monofiletik, parafiletik ve polifiletik gruplar arasındaki farkları karşılaştırmalı olarak göstermektedir.

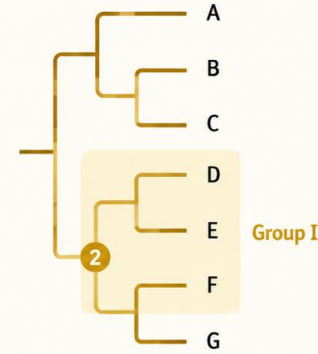
(a) Monophyletic group (clade)



Group I, consisting of three species (A, B, C) and their common ancestor ①, is a monophyletic group (clade), meaning that it consists of an ancestral species and *all of* its descendants.



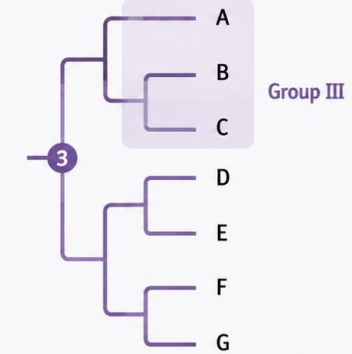
(b) Paraphyletic group



Group II is paraphyletic, meaning that it consists of an ancestral species ② and some of its descendants (species D, E, F) but not all of them (does not include species G).



(c) Polyphyletic group



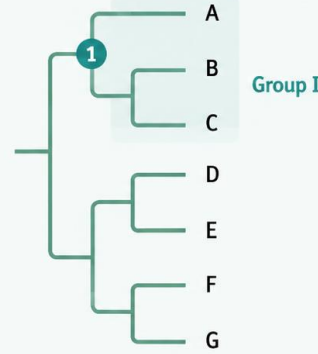
Group III, consisting of four species (A, B, C, D), is polyphyletic, meaning that the most recent common ancestor ③ of its members is *not* part of the group.



Monofiletik Grup Nasıl Tanımlanır?

- Figür a'daki Grup I; A, B ve C türlerini ve bunların ortak atasını içermektedir.
- Bu grup aynı zamanda ortak atadan türeyen bütün torunları kapsadığı için monofiletik bir grup, yani bir klad oluşturur.
- Monofiletik gruplarda ortak ata grubun içinde bulunur ve bu atadan türeyen bütün üyeler gruba dahildir.
- Bu özellik, monofiletik grupları evrimsel soyların bütününe temsil eden gruplar haline getirir.

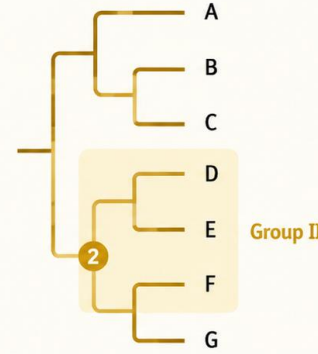
(a) Monophyletic group (clade)



Group I, consisting of three species (A, B, C) and their common ancestor ①, is a monophyletic group (clade), meaning that it consists of an ancestral species and *all of* its descendants.



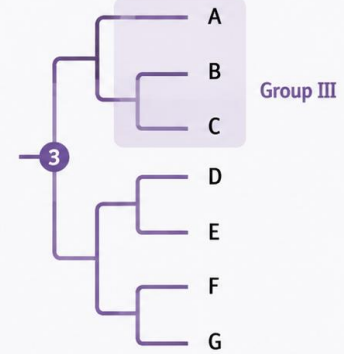
(b) Paraphyletic group



Group II is paraphyletic, meaning that it consists of an ancestral species ② and some of its descendants (species D, E, F) but not all of them (does not include species G).



(c) Polyphyletic group

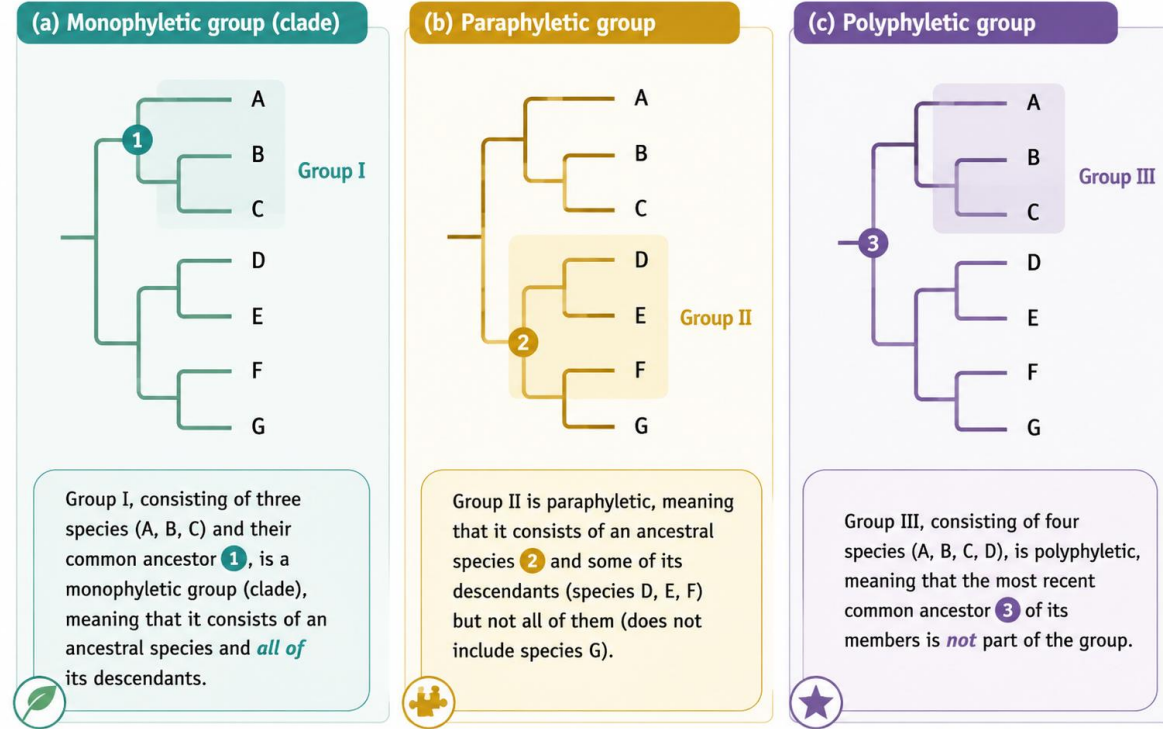


Group III, consisting of four species (A, B, C, D), is polyphyletic, meaning that the most recent common ancestor ③ of its members is *not* part of the group.



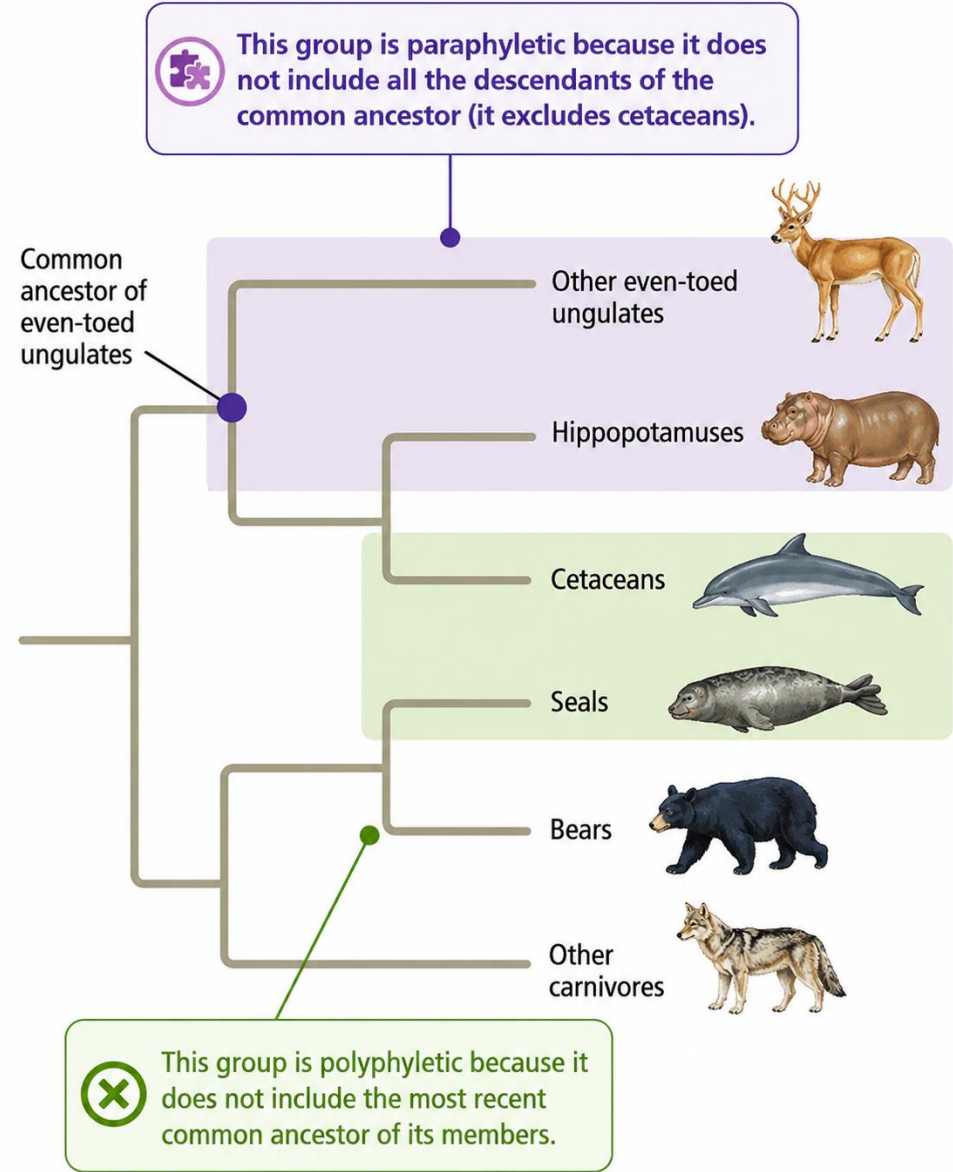
Parafiletik ve Polifiletik Gruplar

- Figür b'deki Grup II, ortak atayı ve bazı torunları içerir ancak bu atadan türeyen bütün türleri kapsamadığı için parafiletiktir.
- Figür c'deki Grup III ise ortak atanın bütün torunlarını içermediği gibi, grup üyelerinin en yakın ortak atasını da grubun dışında bırakmaktadır.
- Bu nedenle Grup III polifiletik bir gruptur ve farklı evrimsel soyları ortak bir grup altında birleştirir.
- Filogenetik sınıflandırmada bu üç grup tipinin ayırt edilmesi, evrimsel ilişkilerin doğru yorumlanması açısından önemlidir.



Parafiletik ve Polifiletik Gruplara Örnekler

- Yandaki figür, parafiletik ve polifiletik grupların gerçek organizmalar üzerinden nasıl tanımlandığını göstermektedir.
- Su aygırları ve akrabalarını içeren ancak balinaları dışarıda bırakan grup, ortak atanın bütün torunlarını kapsamadığı için parafiletiktir.
- Foklar ve balinaları bir araya getiren grup ise bu canlıların en yakın ortak atasını içermediği için polifiletiktir.
- Bu örnekler, canlıların yalnızca benzer özelliklerine göre gruplandırılmasının evrimsel ilişkileri her zaman doğru yansıtmayabileceğini göstermektedir.



Paylaşılan Atasal ve Türetilmiş Karakterler

- Organizmalar değişerek evrimleştiği için bazı özellikler hem günümüzdeki canlılarda hem de onların atalarında bulunabilir.
- Bir grubun ortak atasında bulunan ve grubun üyeleri tarafından paylaşılan özellik paylaşılan atasal karakter olarak adlandırılır.
- Örneğin omurga, omurgalıların ortak atasında bulunmuş ve daha sonra bu grubun üyelerine aktarılmış bir karakterdir.
- Buna karşılık yalnızca belirli bir soyda ortaya çıkan yeni bir özellik, o soy açısından paylaşılan türetilmiş karakter olarak değerlendirilir.

Türetilmiş Karakterler Filogeniyi Ayırt Etmeye Yardımcı Olur

- Paylaşılan türetilmiş karakterler, belirli bir organizma grubunu diğer gruplardan ayırt etmek için kullanılabilir.
- Bir karakterin yalnızca grubun bazı üyelerinde bulunması, o karakterin grubun daha sonraki bir bölümünde ortaya çıktığını gösterebilir.
- Bir karakterin kaybı da evrimsel ilişkilerin değerlendirilmesinde dikkate alınabilir; örneğin bazı soylar atasal bir özelliği daha sonra kaybedebilir.
- Bu nedenle bir karakterin yalnızca bulunup bulunmadığı değil, evrimsel soy ağacının hangi noktasında ortaya çıktığı da önem taşır.

Türetilmiş Karakterlerle Filogeni Çıkarmak

- Paylaşılan türetilmiş karakterler belirli taksonlara özgü oldukları için filogenetik ilişkilerin belirlenmesinde özellikle kullanışlıdır.
- Bu yöntemde incelenen grubun üyeleri birbirleriyle karşılaştırılır ve hangi karakterlerin hangi dallanma noktalarında ortaya çıktığı belirlenir.
- İncelenen organizma grubuna ingroup, bu grupla yakın ilişkili ancak grubun dışında bulunan karşılaştırma grubuna ise outgroup adı verilir.
- Outgroup, karakterlerin atasal mı yoksa türetilmiş mi olduğunu belirlemeye yardımcı olur.

Ingroup ve Outgroup Karşılaştırması

- Bir filogenetik analizde outgroup, incelenen gruptan daha geniş bir akrabalık grubunun üyesi olan ancak doğrudan ingroup içinde yer almayan bir organizmadır.
- Örneğin omurgalılar ingroup olarak inceleniyorsa, mızrak balığı uygun bir outgroup olarak kullanılabilir.
- Outgroup'ta bulunan bir karakterin ingroup üyelerinde de bulunması, bu karakterin daha eski ve atasal olabileceğini düşündürür.
- Buna karşılık karakter yalnızca ingroup'un belirli bir bölümünde bulunuyorsa, bu karakterin ilgili soyda türemiş olabileceği değerlendirilir.

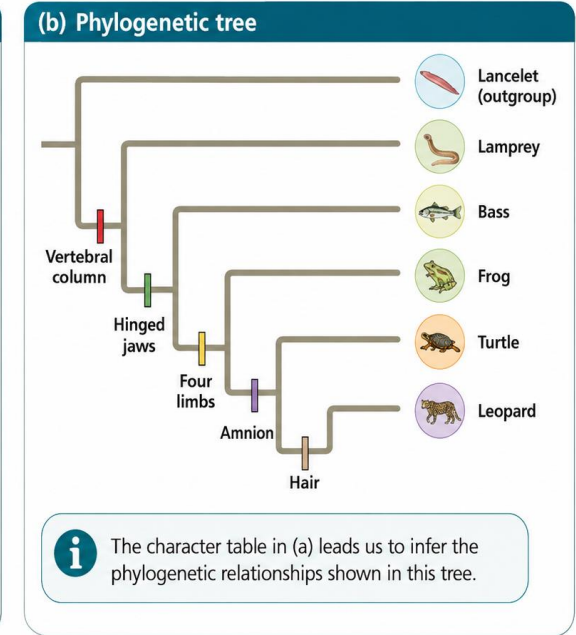
Karakter Tablosundan Filogenetik Ağaca

- Figür a, mızrak balığı, taşemen, levrek, kurbağa, kaplumbağa ve leoparı farklı karakterlerin varlığı veya yokluğuna göre karşılaştırmaktadır.
- Karakter tablosunda 0, karakterin bulunmadığını; 1 ise karakterin bulunduğunu ifade etmektedir.
- Omurga, çeneler, dört üye, amniyon ve kıl gibi karakterlerin farklı taksonlarda dağılımı karşılaştırılarak evrimsel ilişkiler çıkarılabilir.
- Bu karakterlerin evrimsel dağılımı kullanılarak Figür b'deki filogenetik ağaç oluşturulmaktadır.

(a) Character table

CHARACTERS	TAXA					
	Lancelet (outgroup)	Lamprey	Bass	Frog	Turtle	Leopard
Vertebral column (backbone)	0	1	1	1	1	1
Hinged jaws	0	0	1	1	1	1
Four limbs	0	0	0	1	1	1
Amnion	0	0	0	0	1	1
Hair	0	0	0	0	0	1

i A 0 indicates that a character is absent; a 1 indicates that a character is present.



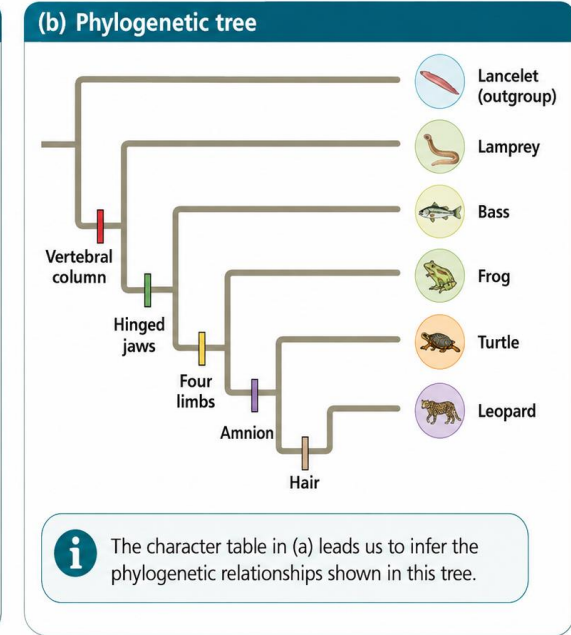
Karakterlerin Evrimsel Sırası

- Omurga, çeneler, dört üye, amniyon ve kıl gibi karakterler filogenetik ağaç üzerinde farklı dallanma noktalarıyla ilişkilendirilebilir.
- Örneğin omurga karakteri omurgalıların ortak atasından itibaren bulunurken, kıl daha sonra memelilere giden soyda ortaya çıkmıştır.
- Bu yaklaşım, organizmaların hangi özellikleri hangi evrimsel aşamada kazandığını görselleştirmeye yardımcı olur.
- Yandaki figür, karakterlerin dağılımından yararlanarak türler arasındaki evrimsel ilişkilerin nasıl çıkarıldığını göstermektedir.

(a) Character table

	TAXA					
	Lancelet (outgroup)	Lamprey	Bass	Frog	Turtle	Leopard
CHARACTERS						
Vertebral column (backbone)	0	1	1	1	1	1
Hinged jaws	0	0	1	1	1	1
Four limbs	0	0	0	1	1	1
Amnion	0	0	0	0	1	1
Hair	0	0	0	0	0	1

i A 0 indicates that a character is absent; a 1 indicates that a character is present.

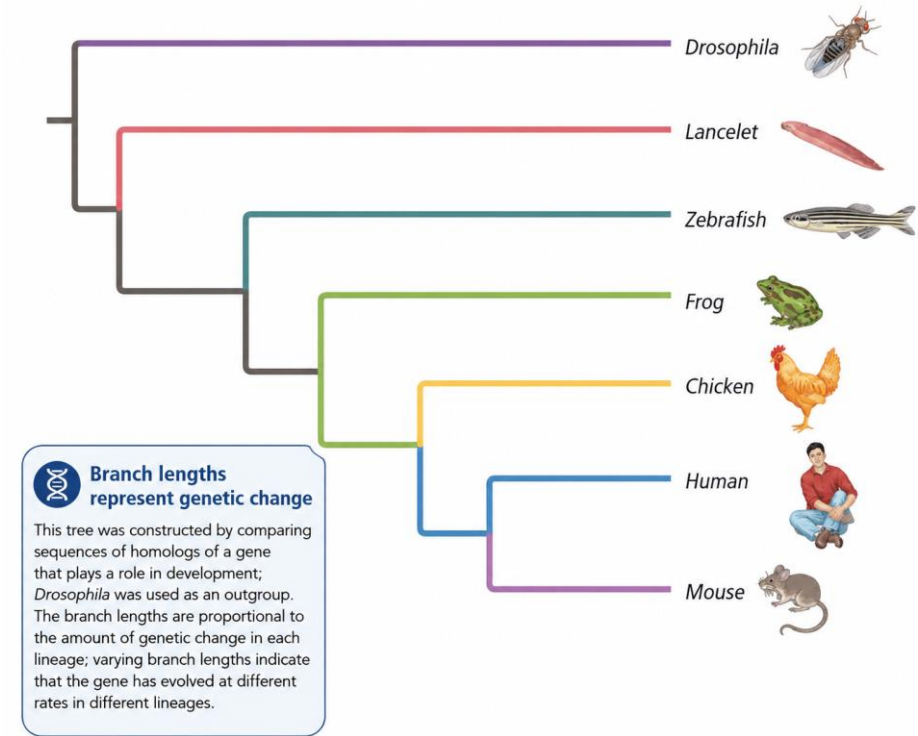


Bir Karakter Birden Fazla Kez Ortaya Çıkabilir

- Bir karakterin belirli bir soyda bulunması, onun mutlaka tek bir kez ortaya çıktığı anlamına gelmez.
- Aynı karakter farklı evrimsel soyların bağımsız evrimi sonucunda birden fazla kez ortaya çıkabilir.
- Benzer şekilde bir karakter atasal durumda bulunurken bazı soylar tarafından daha sonra kaybedilebilir.
- Bu nedenle filogenetik analizlerde karakterlerin dağılımını açıklayabilecek farklı evrimsel senaryolar karşılaştırılır.

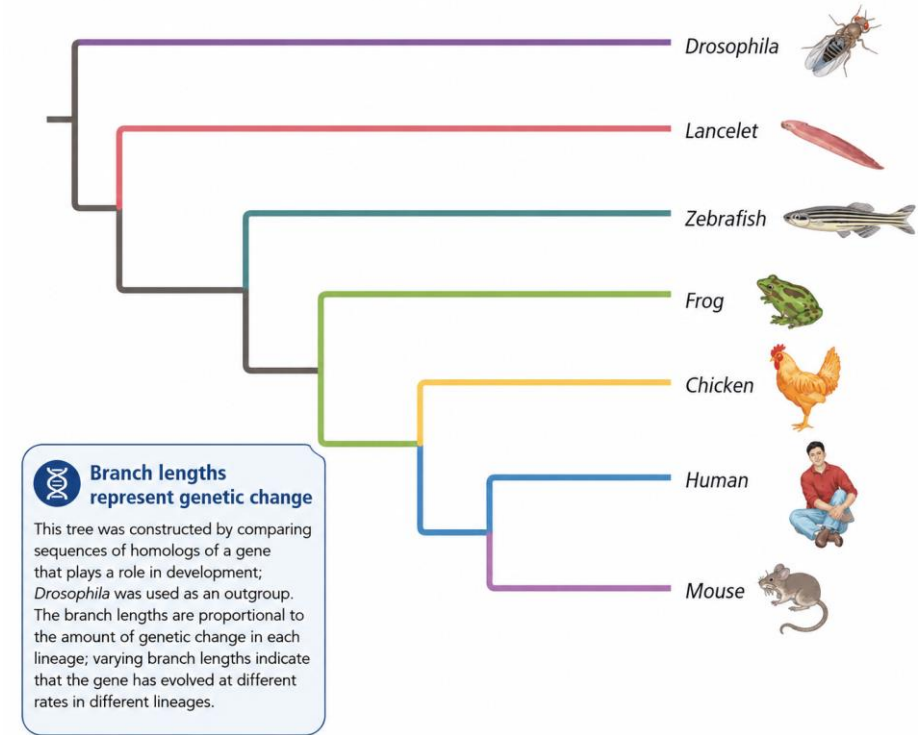
Filogenetik Ağaçlarda Dal Uzunlukları

- Şimdiye kadar kullanılan filogenetik ağaçlarda dal uzunlukları, çoğunlukla yalnızca dallanma ilişkilerini göstermek amacıyla çizilmiştir.
- Ancak bazı filogenetik ağaçlarda dal uzunlukları, her soyda gerçekleşen evrimsel değişim miktarını temsil edebilir.
- Yandaki figür, bir genin farklı soylarındaki genetik değişim miktarlarının dal uzunluklarıyla nasıl ifade edilebildiğini göstermektedir.
- Bu tür ağaçlarda daha uzun bir dal, ilgili soyda daha fazla genetik değişim gerçekleştiğini ifade edebilir.



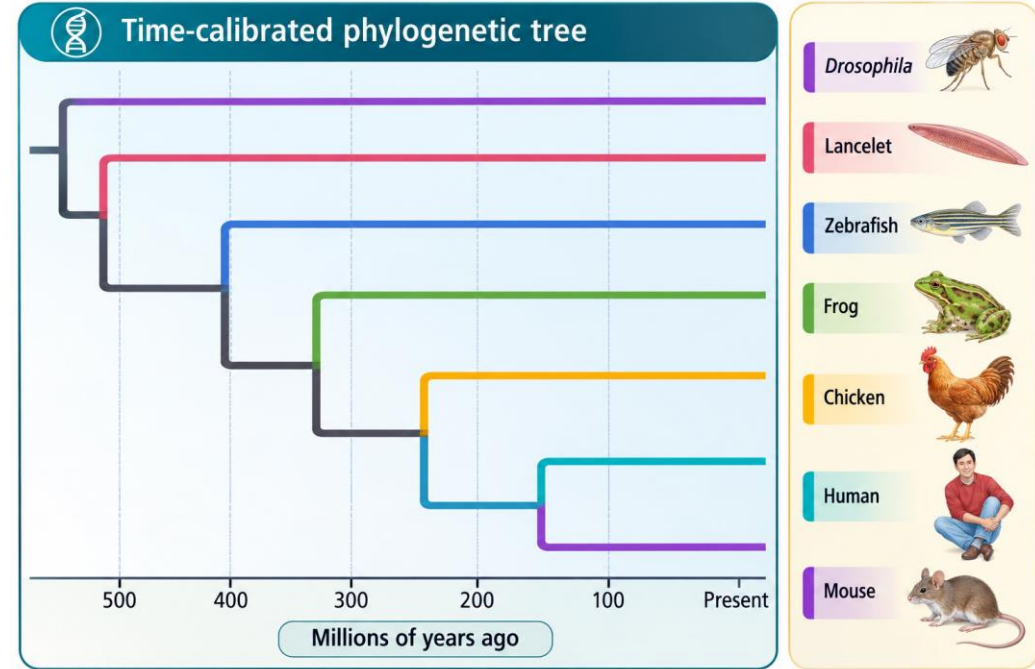
Dal Uzunluęu ve Evrimsel Deęişim

- Yandaki figürde farklı organizmaların soylarında incelenen DNA dizisindeki deęişim miktarları farklı dal uzunluklarıyla gösterilmektedir.
- Örneęin ağacın tabanından fareye ulaşan yatay toplam mesafe, meyve sineęine ulaşan mesafeden daha kısadır.
- Bu durum, incelenen gen bakımından fare soyunda daha az, *Drosophila* soyunda ise daha fazla genetik deęişim gerçekleştięini göstermektedir.
- Dolayısıyla dal uzunlukları, yalnızca ağacın görsel biçimini deęil, ölçülen evrimsel deęişimin miktarını da yansıtabilir.



Evrimsel Zaman Ölçeği

- Farklı soylar aynı yaşta ortak atalardan ayrılmış olsa bile, zaman içerisinde biriken genetik değişim miktarı aynı olmak zorunda değildir.
- Milyarlarca yıl boyunca evrimleşen organizmalarda morfolojik değişimin miktarı da soylar arasında farklılık gösterebilir.
- Fosil kayıtlar ve genetik kanıtlar, dallanma noktalarının jeolojik zaman içerisindeki konumlarının belirlenmesine yardımcı olabilir.
- Yandaki figür, dallanma noktalarının zaman eksenini üzerine yerleştirildiği ve dal uzunluklarının zamana göre ölçeklendirildiği bir filogenetik ağacı göstermektedir.



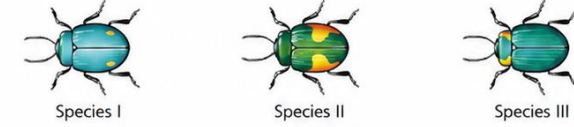
Maksimum Parsimoni İlkesi

- Birden fazla olası filogenetik ağaç aynı verilerle uyumlu olduğunda, olası açıklamalar karşılaştırılabilir.
- Maksimum parsimoni, gözlenen özellik farklılıklarını açıklamak için en az sayıda evrimsel değişiklik gerektiren ağacın tercih edilmesine dayanan yaklaşımdır.
- Bu yaklaşım, daha az varsayım gerektiren açıklamayı tercih eden Occam'ın usturası ilkesiyle ilişkilidir.
- Morfolojik verilere dayalı filogenilerde en parsimonik ağaç, gözlenen özellikleri açıklamak için en az sayıda evrimsel değişiklik gerektiren ağaçtır.

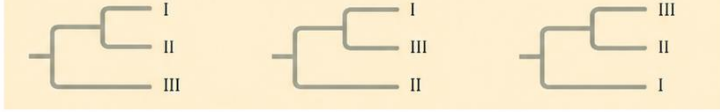
Maksimum Parsimoni ile Moleküler Verilerin Analizi

- DNA dizilerinde de farklı filogenetik ağaçlar aynı verilerle uyumlu olabilir ve bunlar içinden en az sayıda baz değişikliği gerektiren ağaç araştırılabilir.
- Yandaki figür, üç türden oluşan basitleştirilmiş bir moleküler filogenetik problemde maksimum parsimoni yaklaşımının nasıl uygulandığını göstermektedir.
- İlk olarak olası filogenetik ağaçlar oluşturulur ve türlere ait DNA dizileri karşılaştırılır.
- Daha sonra her ağacı açıklamak için gereken toplam baz değişikliği sayısı hesaplanır.

1 Draw the three possible trees.



Three phylogenetic hypotheses:

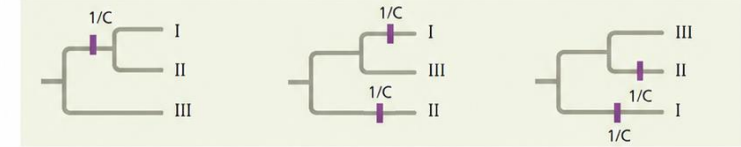


2 Tabulate the molecular data for the species.

	Site			
	1	2	3	4
Species I	C	T	A	T
Species II	C	T	T	C
Species III	A	G	A	C
Ancestral sequence	A	G	T	T

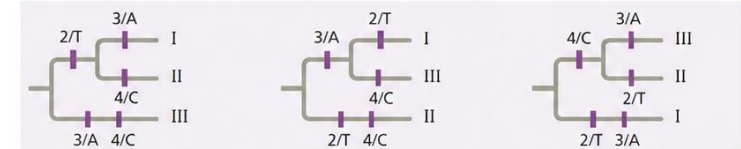
3 Analyze site 1.

■ = one base-change event



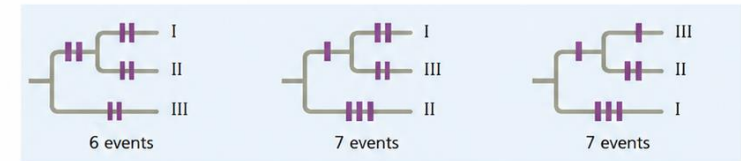
4 Analyze sites 2, 3, and 4.

■ = one base-change event



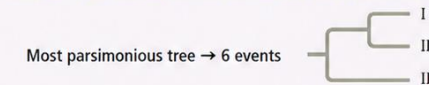
5 Total base-change events.

■ = one base-change event



RESULTS

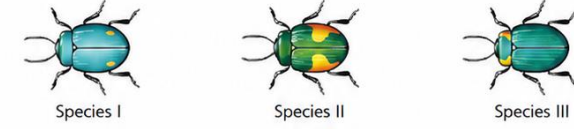
The first tree is the most parsimonious (requires the fewest molecular changes).



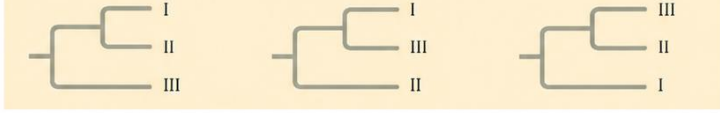
Parsimoni ile Olası Ağaçları Karşılaştırmak

- Yandaki figürde ilk olarak üç tür için mümkün olan üç farklı filogenetik hipotez oluşturulmaktadır.
- Daha sonra DNA dizisinin her konumundaki bazlar, her bir ağaç üzerinde ortaya çıkması gereken değişiklikler açısından değerlendirilir.
- Birinci bölgede tek bir baz değişikliği yeterli olabilirken, diğer bölgelerde ek değişiklikler gerekebilmektedir.
- Son aşamada her ağaç için toplam evrimsel değişiklik sayısı karşılaştırılarak en az değişiklik gerektiren ağaç belirlenmektedir.

1 Draw the three possible trees.



Three phylogenetic hypotheses:

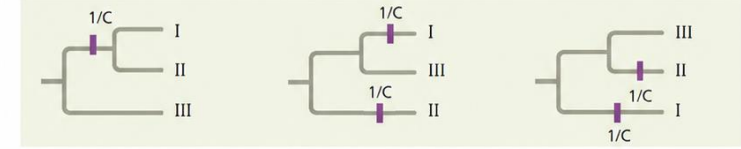


2 Tabulate the molecular data for the species.

	Site			
	1	2	3	4
Species I	C	T	A	T
Species II	C	T	T	C
Species III	A	G	A	C
Ancestral sequence	A	G	T	T

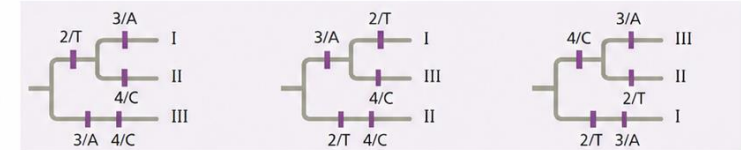
3 Analyze site 1.

■ = one base-change event



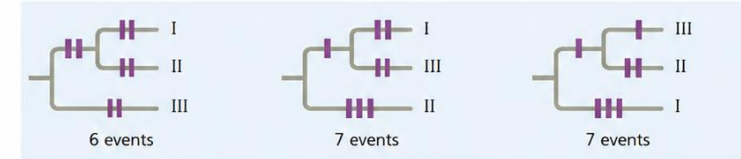
4 Analyze sites 2, 3, and 4.

■ = one base-change event



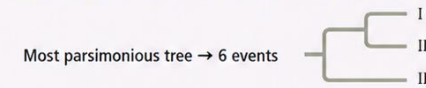
5 Total base-change events.

■ = one base-change event



RESULTS

The first tree is the most parsimonious (requires the fewest molecular changes).



Maksimum Parsimoni ve Maksimum Olasılık

- Maksimum parsimoni, evrimsel deęişikliklerin en az sayıda gerçekleştięi açıklamayı araştırır.
- Maksimum olasılık yaklaşımı ise belirli bir evrimsel model altında gözlenen DNA dizilerinin ortaya çıkma olasılıęını en yüksek düzeyde açıklayan ağacı belirlemeye çalışır.
- Maksimum olasılık yönteminde farklı nükleotid deęişimlerinin eşit olasılıklı olması gibi varsayımlar kullanılabilir.
- Ancak bu varsayımların uygun olmadığı durumlarda, farklı nükleotid deęişim hızlarını dikkate alan daha karmaşık modeller kullanılabilir.

Bilgisayarlar Çok Sayıda Filogenetik Ağacı Karşılaştırabilir

- Tür sayısı arttıkça mümkün olan filogenetik ağaçların sayısı çok hızlı biçimde artar.
- Örneğin 50 tür için yaklaşık 3×10^{76} farklı ağaç oluşturulabilir.
- Bu kadar büyük bir olasılık uzayının tamamını elle incelemek mümkün olmadığından filogenetik analizlerde bilgisayar programlarından yararlanılır.
- Bu programlar çok sayıda olası ağacı değerlendirerek verileri en iyi açıklayan filogenetik hipotezlerin belirlenmesine yardımcı olur.

Filogenetik Ağaçlar Birer Hipotezdir

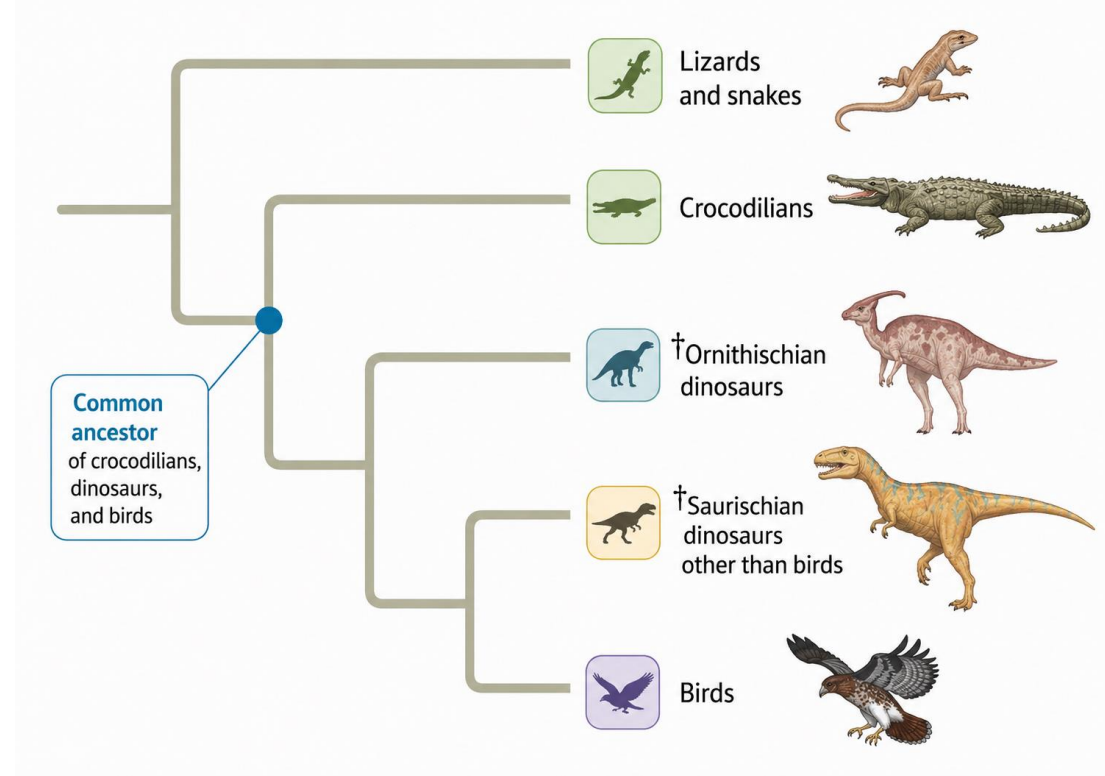
- Her filogenetik ağaç, incelenen organizmaların evrimsel ilişkileri hakkında bir hipotezi temsil eder.
- En iyi filogenetik hipotez, mevcut verilerin tamamıyla en iyi uyumu sağlayan hipotezdir.
- Yeni morfolojik veya moleküler kanıtlar elde edildiğinde daha önce oluşturulmuş filogenetik ağaçlar yeniden değerlendirilebilir.
- Bu nedenle filogenetik ağaçlar değişmez şemalar değil, yeni kanıtlarla test edilebilen ve geliştirilebilen bilimsel hipotezlerdir.

Filogenetik Braketing ile Öngörü Yapmak

- Bir filogenetik hipotez yalnızca geçmişteki evrimsel ilişkileri açıklamak için değil, bilinmeyen özellikler hakkında öngörü oluşturmak için de kullanılabilir.
- Filogenetik braketing, yakın akraba organizmalarda ortak bulunan bir özelliğin onların ortak atasında da bulunmuş olabileceği varsayımına dayanır.
- Bu yaklaşım, fosil veya yaşayan organizmalarda doğrudan gözlenemeyen özellikler hakkında test edilebilir öngörüler oluşturabilir.
- Öngörü, daha sonra yeni fosil veya anatomik kanıtlarla sınanabilir.

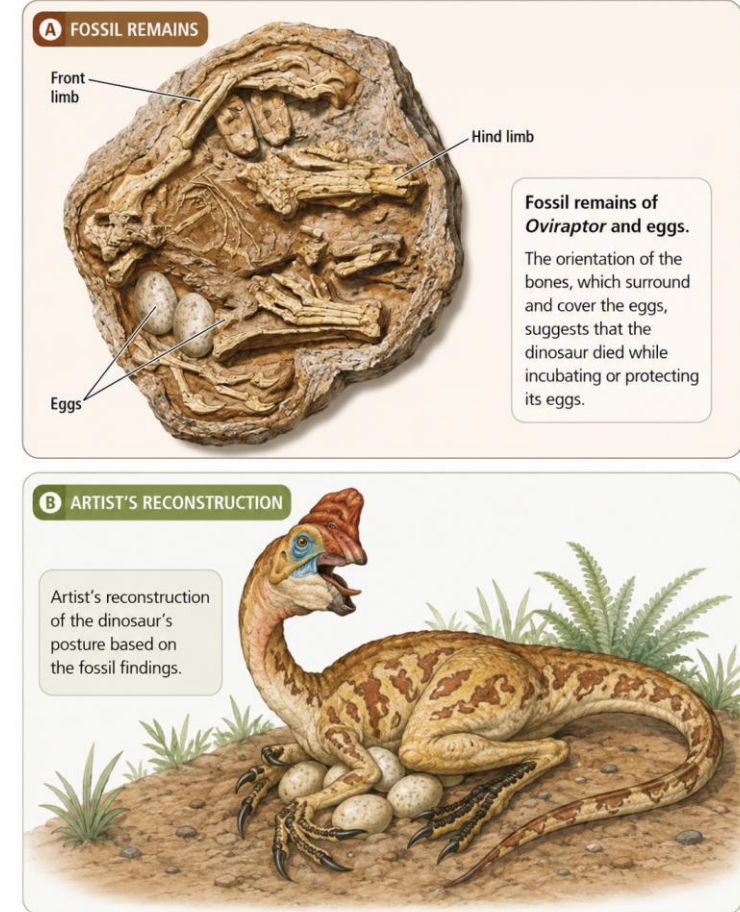
Kuşlar ve Timsahlar Arasındaki Yakın İlişki

- Yandaki figür, kuşların timsahlarla olan evrimsel ilişkisini diğer sürüngen gruplarıyla karşılaştırmaktadır.
- Kuşlar ve timsahlar, kertenkele ve yılanlara göre birbirlerine daha yakın bir evrimsel ilişki paylaşmaktadır.
- Her iki grup da dört odacıklı kalp, ses üretimi ve yuva yapımı gibi bazı özellikleri paylaşmaktadır.
- Bu özelliklerin ortak atada bulunmuş olabileceği düşüncesi, filogenetik ilişkiler temelinde yeni öngörülerin oluşturulmasına olanak sağlar.



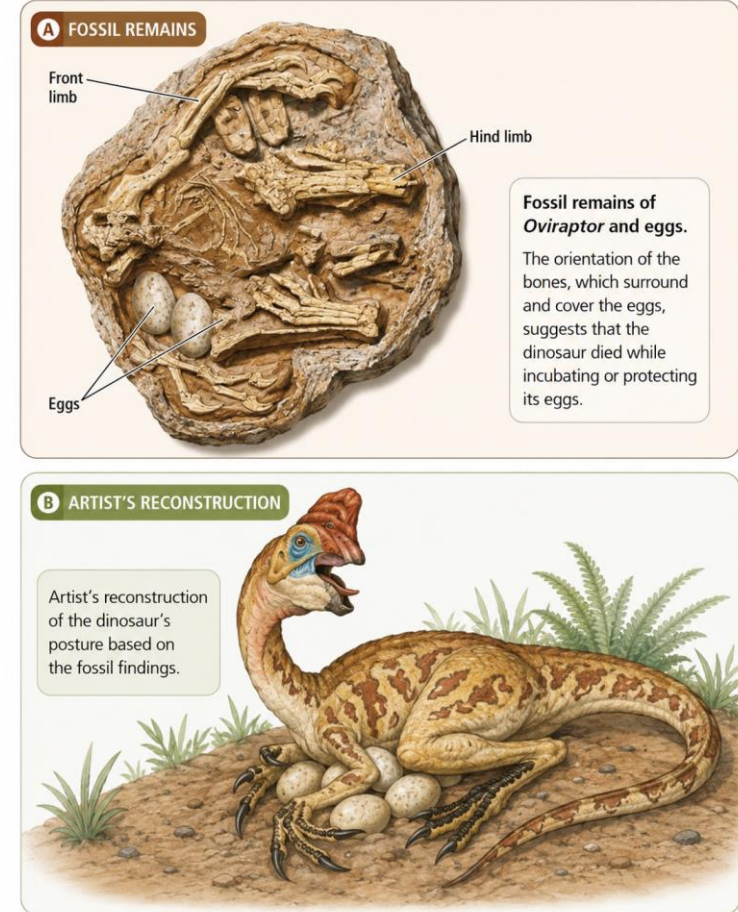
Filogenetik Öngörü Fosillerle Test Edilebilir

- Kuşlar ve timsahlar arasındaki evrimsel ilişkiye dayanarak, bu iki grubun ortak atasının belirli özelliklere sahip olmuş olabileceği öngörülebilir.
- Bu yaklaşıma göre bazı dinozorların da kuşlara ve timsahlara benzer biçimde dört odacıklı kalbe, yuva yapma davranışına ve yumurtalarını korumaya sahip olması beklenebilir.
- Fosilleşmiş yuvalar ve yumurtalar, bu tür öngörülerini test etmek için bağımsız kanıtlar sağlayabilir.
- Yandaki figür, yumurtaları üzerinde kuluçkaya yattığı düşünülen *Oviraptor* fosilini ve fosile dayanarak yapılan canlandırmayı göstermektedir.



Oviraptor Fosili Filogenetik Öngörüyü Destekler

- Figür a, bir *Oviraptor* fosili ile ilişkili yumurtaların ve hayvanın vücut konumunun korunmuş olduğunu göstermektedir.
- Fosilin yumurtaları örten bir pozisyonda bulunması, hayvanın yumurtalarının üzerinde kuluçkaya yatmış olabileceğini düşündürmektedir.
- Bu bulgu, kuşlarla yakın akraba olan bazı dinazorların da yumurtalarını koruyarak kuluçkaya yatmış olabileceği öngörüsünü desteklemektedir.
- Figür b, fosil bulgularına dayanarak oluşturulan *Oviraptor* canlandırmasını göstermektedir.



Filogenetik Hipotezler Bağımsız Kanıtlarla Sınanabilir

- Filogenetik bir hipoteze dayanarak oluşturulan öngörüler, daha sonra fosil, morfolojik veya başka bağımsız verilerle test edilebilir.
- Dinozor yuvaları ve kuluçkaya yatma davranışına ilişkin fosil bulguları, kuşlarla olan evrimsel ilişkiden türetilen öngörüler için bağımsız kanıt sağlamaktadır.
- Böylece filogenetik analiz yalnızca geçmişteki ilişkileri açıklayan bir yöntem olmaktan çıkar ve yeni bilimsel soruların test edilmesine de olanak verir.
- Bu yaklaşım, evrimsel biyolojide hipotez → öngörü → bağımsız kanıt bağlantısının kurulmasını sağlar.

Genom, Evrimsel Tarihin Bir Kaydıdır

- Bir organizmanın evrimsel geçmişi yalnızca morfolojik özelliklerden değil, genomunda bulunan nükleik asit dizilerinden de araştırılabilir.
- Moleküler karşılaştırmalar, anatomik özelliklerle belirlenemeyen bazı filogenetik ilişkilerin ortaya çıkarılmasını sağlar.
- Özellikle fosil kayıtların yetersiz olduğu veya tamamen bulunmadığı gruplarda genomik veriler önemli bir evrimsel kanıt oluşturur.

Farklı Genler Farklı Hızlarda Evrimleşir

- Aynı evrimsel soy içerisinde bulunan farklı genler, zaman içinde aynı hızda değişmek zorunda değildir.
- Bazı genler çok yavaş değiştiği için yüz milyonlarca yıl önce ayrılmış canlıların ilişkilerini araştırmada kullanılabilir.
- Örneğin ribozomal RNA'yı kodlayan DNA dizileri oldukça yavaş evrimleşir ve çok eski soyların karşılaştırılmasına olanak sağlar.
- Buna karşılık mitokondriyal DNA daha hızlı evrimleştiği için daha yakın dönemlerde gerçekleşen evrimsel olayların araştırılmasında kullanılabilir.

Farklı Moleküler Saatler Farklı Sorulara Yanıt Verir

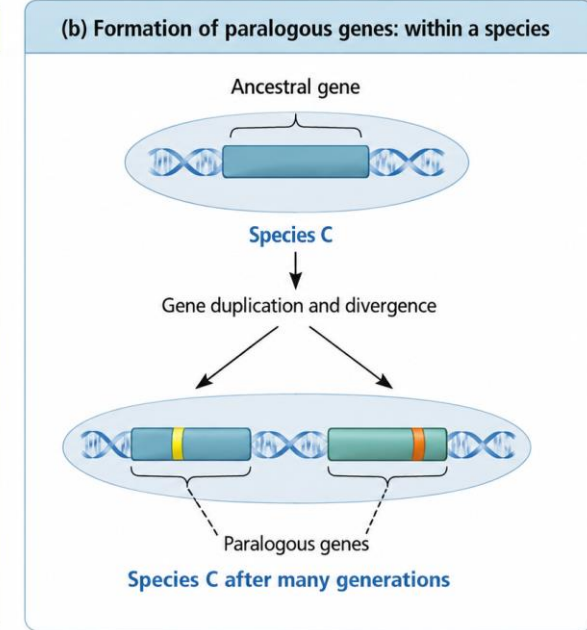
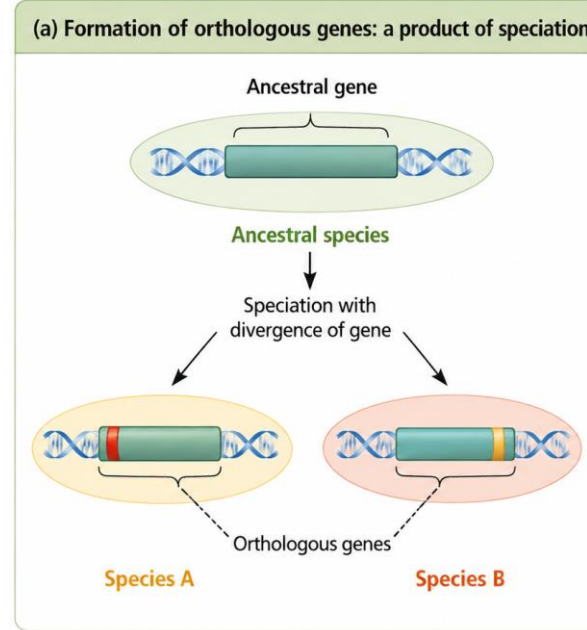
- Yavaş evrimleşen genler, çok uzun zaman önce birbirinden ayrılmış organizmalar arasındaki ilişkilerin araştırılmasında daha kullanışlı olabilir.
- Hızlı evrimleşen DNA bölgeleri ise daha yakın zamanda gerçekleşen ayrışmalar arasındaki farklılıkların belirlenmesinde daha fazla bilgi sağlayabilir.
- Bu nedenle filogenetik analizlerde kullanılacak gen veya DNA bölgesi, araştırılan evrimsel zaman ölçeğine göre seçilir.
- Mitokondriyal DNA kullanılarak Amerika kıtasındaki farklı insan toplumlarının evrimsel ilişkileri gibi daha yakın dönemli ilişkiler de araştırılabilir.

Gen Duplikasyonları Yeni Genlerin Kaynağıdır

- Gen duplikasyonu, bir genin genom içerisinde birden fazla kopyasının oluşmasıdır ve evrimsel çeşitliliğin önemli kaynaklarından biridir.
- Gen kopyalarının oluşması, kopyalardan birinin başlangıçtaki işlevini korurken diğer kopyanın yeni değişiklikler biriktirmesine olanak sağlayabilir.
- Bu nedenle gen duplikasyonları, genomdaki gen sayısının artmasına ve yeni evrimsel olanakların ortaya çıkmasına katkıda bulunur.
- Tekrarlanan gen duplikasyonları sonucunda aynı kökenden gelen gen grupları gen aileleri oluşturabilir.

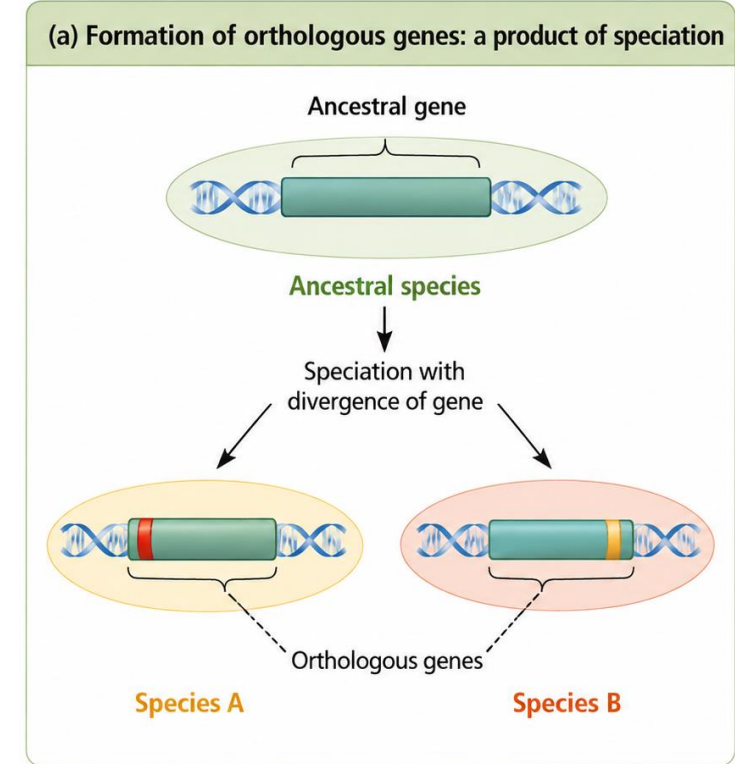
Ortolog ve Paralog Genler

- Gen duplikasyonlarının dikkate alınması, homolog genlerin iki farklı biçimde sınıflandırılmasını sağlar.
- Ortolog genler, bir atasal türdeki genin türleşme olayı sonucunda farklı türlerde bulunan karşılıklarıdır.
- Paralog genler ise bir türün genomunda gerçekleşen gen duplikasyonu sonucunda ortaya çıkan homolog genlerdir.
- Yandaki figür, türleşme ile oluşan ortolog genler ile gen duplikasyonu sonucunda oluşan paralog genlerin oluşumunu karşılaştırmaktadır.



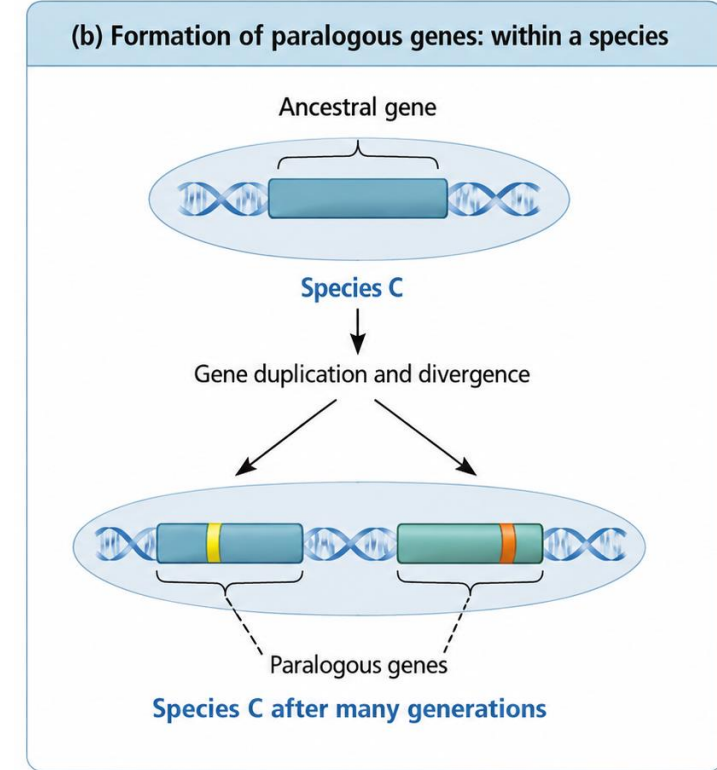
Ortolog Genler Türleşmeyle Ayrılır

- Yandaki figürde atasal türde bulunan bir gen, türleşme sonrasında iki farklı türde karşılık gelen genlere ayrılmaktadır.
- Bu iki gen ortak bir atasal genden türediği için homologdur ve farklı türlerde bulundukları için ortolog genler olarak adlandırılır.
- Ortolog genler türleşme sonrasında farklı soyların genomlarında bağımsız olarak değişmeye devam eder.
- Örneğin sitokrom c geninin insan ve köpekte bulunan kopyaları ortolog genlerdir.



Paralog Genler Duplikasyonla Oluşur

- Yandaki figürde tek bir atasal gen, aynı tür içerisinde gerçekleşen gen duplikasyonu sonucunda iki kopyaya ayrılmaktadır.
- Bu kopyalar daha sonra birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşerek paralog genleri oluşturur.
- Paralog genler aynı genom içerisinde birden fazla kopya halinde bulunabilir ve zaman içinde farklı işlevler kazanabilir.
- Örneğin omurgalılarda çok sayıda gen duplikasyonu gerçekleşmiş ve bazı gen aileleri çok sayıda paralog gen içerecek şekilde genişlemiştir.



Ortolog ve Paralog Genlerin Evrimsel Farkı

- Ortolog genlerde farklılaşmanın temelinde türleşme, paralog genlerde ise gen duplikasyonu bulunur.
- Ortolog genler farklı türlerde yer alırken, paralog genler aynı türün genomunda birden fazla kopya halinde bulunabilir.
- Ortolog genlerin farklı türlerdeki dizileri karşılaştırılarak bu türler arasındaki evrimsel ilişkiler araştırılabilir.
- Paralog genler ise aynı genom içerisindeki gen ailesinin oluşumunu ve genlerin zaman içinde farklı işlevler kazanmasını anlamada önem taşır.

Genom Evrimi Ortak Biyolojik Özellikleri Açıklar

- Farklı organizmaların genomları karşılaştırıldığında, çok uzak akraba canlıların bile önemli sayıda homolog gene sahip olduğu görülmektedir.
- Örneğin insan ve fare soylarındaki çok sayıda gen ortak bir atadan türemiştir ve bu genlerin büyük bölümü farklı türlerde benzer işlevler üstlenir.
- İnsan ve maya gibi oldukça farklı organizmalar arasında bile çok sayıda ortak gen bulunması, bazı biyokimyasal ve gelişimsel yolların evrim boyunca korunabildiğini göstermektedir.
- Bu ortaklıklar, farklı organizmalarda benzer temel hücresel süreçlerin bulunmasını açıklamaya yardımcı olur.



İnsan Genomunun Evrimsel Karmaşıklığı

- Genomlar arasındaki karşılaştırmalar, organizmanın karmaşıklığının yalnızca sahip olduğu gen sayısıyla açıklanamayacağını göstermektedir.
- İnsan genomunda yaklaşık dört kat daha fazla gen bulunmasına rağmen, gen sayısı bakımından insan ile maya arasındaki fark beklenenden daha büyük değildir.
- İnsanların daha karmaşık yapısının açıklanmasında genlerin düzenlenme biçimleri, gen ürünlerinin çeşitliliği ve genlerin farklı dokularda farklı biçimlerde kullanılması önem taşır.
- Bu nedenle genom evriminin anlaşılması, yalnızca genlerin sayısını değil, genlerin nasıl işlediğini ve birbirleriyle nasıl etkileştiğini de incelemeyi gerektirir.

Aynı Gen Farklı Proteinler Üretebilir

- İnsan genlerinin önemli bir bölümü, tek bir genin birden fazla protein ürünü oluşturmaya olanak sağlayan mekanizmalara sahiptir.
- Böylece sınırlı sayıdaki gen, farklı hücre ve dokularda çok daha geniş bir protein çeşitliliğinin oluşmasına katkıda bulunabilir.
- Bu durum, organizmalar arasındaki biyolojik karmaşıklığın yalnızca genomdaki toplam gen sayısı ile açıklanamayacağını gösterir.
- Genlerin farklı biçimlerde kullanılması, aynı genomun farklı hücre tiplerinde farklı işlevsel sonuçlar oluşturmaya olanak sağlar.

Genom Karşılaştırmaları Evrimsel İlişkileri Ortaya Çıkarır

- Farklı organizmaların genomlarının karşılaştırılması, ortak atadan miras kalan genleri ve zaman içinde meydana gelen genetik değişimleri ortaya çıkarabilir.
- Yavaş veya hızlı evrimleşen genlerin farklı amaçlarla kullanılması, farklı zaman ölçeklerindeki evrimsel ilişkilerin araştırılmasına olanak sağlar.
- Gen duplikasyonları yeni gen kopyalarının ortaya çıkmasını sağlarken, bu kopyaların farklılaşması gen ailelerinin oluşmasına katkıda bulunur.
- Böylece genom, hem geçmişteki türleşme olaylarının hem de genlerin evrimsel değişiminin izlerini taşıyan önemli bir kayıt niteliği kazanır.

Moleküler Saatler Evrimsel Zamanı İzler

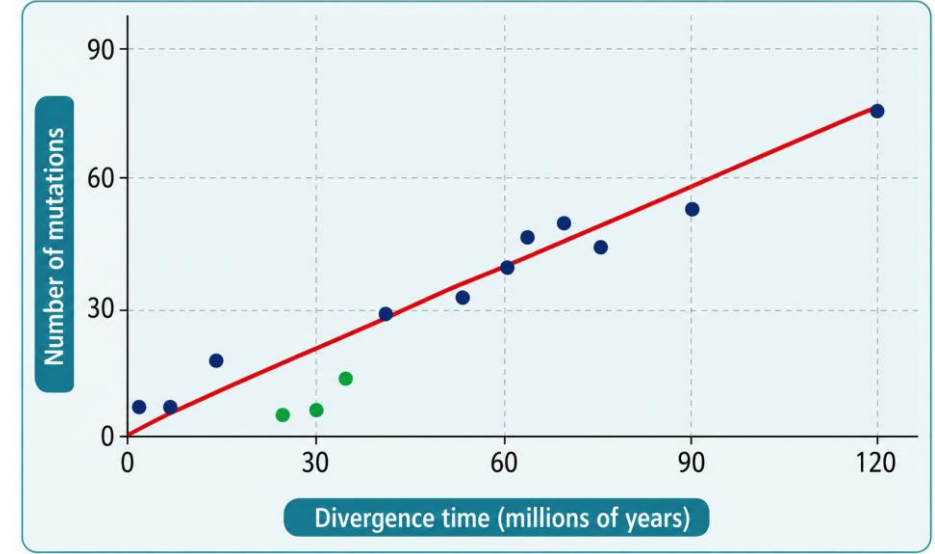
- Evrimsel biyolojinin önemli amaçlarından biri, organizmaların ne zaman birbirlerinden ayrıldığını ve aralarındaki evrimsel ilişkilerin ne kadar eski olduğunu belirlemektir.
- Fosil kayıtlar bazı evrimsel ayrışmaların zamanını belirlemeye yardımcı olsa da birçok soy için yeterli fosil kanıt bulunmayabilir.
- Moleküler saat, belirli DNA veya protein değişikliklerinin zaman içerisinde yaklaşık olarak belirli hızlarda birikmesi ilkesine dayanarak evrimsel zamanı tahmin etmeyi sağlar.

Moleküler Saatin Temel Mantığı

- Moleküler saat yaklaşımında, homolog genlerde zaman içinde biriken nükleotid değişikliklerinin miktarı ile ortak atadan ayrılma zamanı arasında ilişki kurulmaktadır.
- Eğer bir gen yaklaşık olarak sabit bir hızda evrimleşiyorsa, diziler arasındaki farklılıkların miktarı iki soyun ne kadar önce ayrıldığı hakkında bilgi sağlayabilir.
- Bir moleküler saatin oluşturulabilmesi için öncelikle genetik değişim miktarının bilinen evrimsel ayrılma tarihleriyle karşılaştırılması gerekir.
- Bu ilişki kullanılarak fosil kayıtlarda doğrudan gözlenemeyen evrimsel olayların zamanları tahmin edilebilir.

Moleküler Saat Nasıl Kalibre Edilir?

- Moleküler saat oluşturmak için genetik farklılıkların miktarı, fosil kayıtlardan bilinen evrimsel dallanma noktalarının tarihleriyle karşılaştırılır.
- Bu karşılaştırmadan elde edilen ortalama değişim hızı, daha sonra zamanı bilinmeyen evrimsel olayların tarihlendirilmesinde kullanılabilir.
- Yandaki figür, memelilerde protein dizisinde biriken mutasyon sayısı ile iki soyun ayrılma zamanı arasındaki ilişkiyi göstermektedir.
- Grafikteki ilişki, genetik farklılıkların miktarından yararlanarak evrimsel ayrışma zamanının tahmin edilebileceğini göstermektedir.



Moleküler Saat Kesin Bir Kronometre Değildir

- Moleküler saatler, evrimsel değişimin tamamen düzenli ve kusursuz bir hızda gerçekleştiği varsayımına dayanmaz.
- Genetik değişim oranları zaman içinde dalgalanabilir ve farklı organizma gruplarında aynı olmayabilir.
- Bu nedenle moleküler saatlerden elde edilen tarihler, kesin zaman noktaları yerine istatistiksel olarak tahmin edilen ortalama değişim hızlarına dayanır.
- Özellikle çok farklı genler veya organizma grupları karşılaştırıldığında, kullanılan moleküler saatin hızının değişebileceği dikkate alınmalıdır.

Moleküler Saatlerin Çalışma Hızı Neden Farklıdır?

- Genlerin farklı hızlarda evrimleşmesinin önemli nedenlerinden biri, genlerin işlevsel önemlerinin birbirinden farklı olmasıdır.
- Bir proteinin amino asit dizisinin belirli bölümleri yaşamsal açıdan kritikse, bu bölgelerde meydana gelen zararlı değişiklikler doğal seçim tarafından elenebilir.
- Buna karşılık seçim açısından daha az önemli bölgelerdeki nötr değişiklikler daha kolay korunabilir ve zaman içerisinde birikebilir.
- Bu nedenle bir genin evrimsel değişim hızı, taşıdığı bilginin organizma açısından ne kadar önemli olduğuyla ilişkili olabilir.

Doğal Seçilim Moleküler Saat Hızını Değiştirebilir

- Bir proteinin belirli amino asitlerinin işlev açısından kritik olması, bu bölgelerdeki değişikliklerin güçlü doğal seçimle elenmesine neden olabilir.
- Böyle durumlarda ilgili gen daha yavaş evrimleşir ve moleküler saat olarak kullanıldığında daha az değişiklik biriktirir.
- İşlevsel açıdan daha az kısıtlı bölgelerde ise değişiklikler daha kolay birikebilir ve evrimsel değişim hızı daha yüksek olabilir.
- Bu nedenle farklı genlerin moleküler saat olarak aynı hızda çalıştığı varsayılmamalıdır.

Moleküler Saatlerde Doğal Seçilimin Etkisi

- Bazı DNA değişiklikleri zararlı olduğu için doğal seçim tarafından zaman içerisinde ortadan kaldırılırken, bazı değişiklikler seçim açısından nötr kalabilir.
- Nötr değişiklikler uzun zaman boyunca birikebildiği için moleküler saatlerin oluşturulmasında özellikle yararlı olabilir.
- Ancak doğal seçim bazı genlerdeki değişikliklerin birikme hızını değiştirebildiğinden, bütün genler aynı güvenilirlikte moleküler saat olarak kullanılamaz.
- Bazı çalışmalarda farklı genlerin evrimsel hızlarının karşılaştırılması, moleküler saatlerin uygun biçimde kalibre edilmesinin önemini ortaya koymaktadır.

Moleküler Saatlerin Zaman Sınırları

- Fosil kayıtlar yaklaşık 550 milyon yıl öncesine kadar uzanabilse de moleküler saatler daha eski evrimsel olayların zamanını tahmin etmek için de kullanılabilir.
- Ancak bu tür tahminler, moleküler saatin geçmiş boyunca sabit bir hızda çalıştığı varsayımına daha fazla bağlıdır.
- Evrimsel değişim hızının zaman içerisinde veya farklı soylar arasında değişmesi, özellikle çok eski olayların tarihlendirilmesinde belirsizliği artırabilir.
- Bu nedenle fosil veriler ile moleküler saat tahminleri mümkün olduğunda birlikte değerlendirilir.

Moleküler Saatler Farklı Verilerle Kalibre Edilebilir

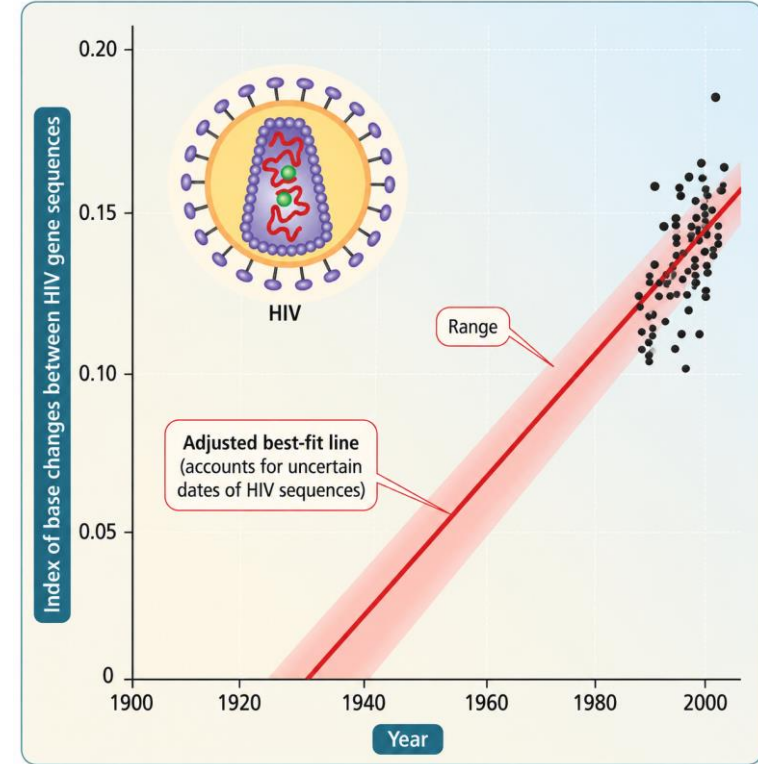
- Moleküler saatlerin güvenilirliğini artırmak için farklı genlerin veya farklı organizma gruplarının evrimsel değişim hızları ayrı ayrı değerlendirilebilir.
- Bazı problemlerde tek bir gen yerine daha fazla gen kullanılması, evrimsel değişim hızlarındaki farklılıkların etkisini azaltabilir.
- Omurgalıların evrimini inceleyen çalışmalarda yüzlerce gen üzerinden oluşturulan moleküler saatler, yüz milyonlarca yıllık zaman aralıklarını kapsayabilir.
- Ancak doğal seçim gibi faktörlerin bazı genlerin değişim hızlarını etkilemesi, bu tahminlerin yorumlanmasında dikkatli olunmasını gerektirir.

Moleküler Saatlerin Uygulaması: HIV'in Kökenini Tarihlendirmek

- Moleküler saat yaklaşımı, yalnızca çok eski evrimsel olayların değil, yakın geçmişte meydana gelen evrimsel olayların tarihlendirilmesinde de kullanılabilir.
- HIV'in insanlara ne zaman geçtiği ve insan popülasyonlarında ne zaman yayılmaya başladığı, viral DNA dizilerinin karşılaştırılmasıyla araştırılmıştır.
- HIV'in insanlardaki kökeni tek bir olayla açıklanmaz; virüsün farklı suşlarında birden fazla köken bulunması, farklı geçiş olaylarının gerçekleştiğini göstermektedir.
- HIV'in genetik materyali RNA olduğundan, virüslerin evrimsel ilişkilerinin araştırılmasında RNA virüslerine özgü moleküler verilerden yararlanılır.

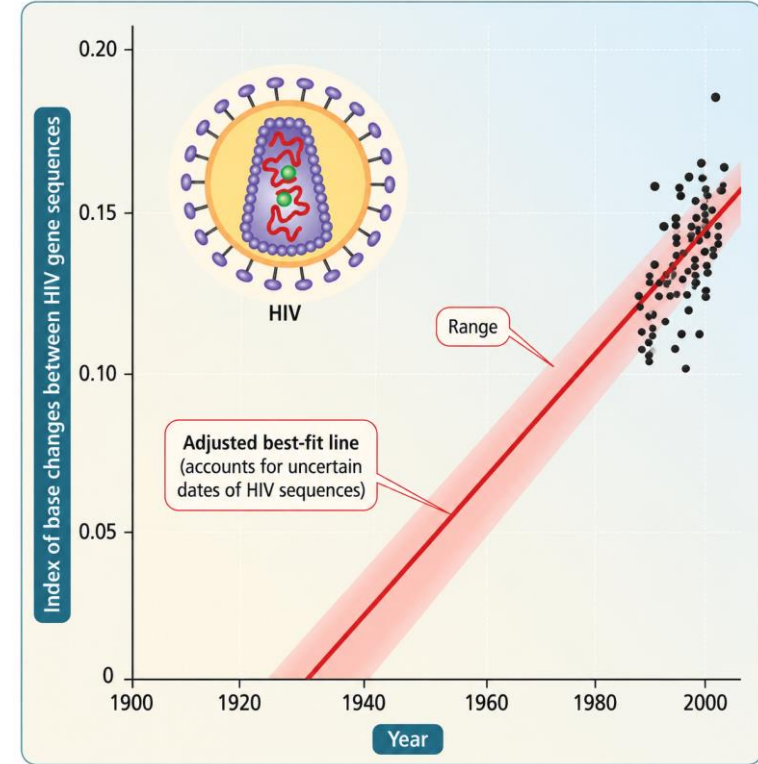
HIV-1 M'nin İnsanlara Yayılım Zamanı

- HIV-1 M'nin insanlara ne zaman yayıldığını belirlemek amacıyla farklı dönemlerde hastalardan alınan virüs örneklerinin gen dizileri karşılaştırılmıştır.
- Bu örnekler arasında 1959 yılına ait bir örnek de bulunmaktadır ve dizilerde zaman içerisinde meydana gelen değişimler izlenebilmektedir.
- Moleküler saat yaklaşımı, gözlenen genetik değişimlerin geçmişe doğru ekstrapolasyonu yoluyla virüsün daha erken dönemlerdeki evrimsel durumunun tahmin edilmesini sağlar.
- Yandaki figür, HIV-1 M'nin kökeninin tarihlendirilmesinde kullanılan genetik veriler ile zaman arasındaki ilişkiyi göstermektedir.



HIV-1 M İçin Moleküler Saat Tahmini

- Yandaki figürde siyah noktalar, hastaların kan örneklerinden elde edilen HIV gen dizilerindeki baz değişikliklerini göstermektedir.
- Günümüzdeki HIV dizilerinin değişim hızından geriye doğru yapılan hesaplama, HIV-1 M'nin insanlara yayılımının yaklaşık 1930 civarında başladığını göstermektedir.
- Daha gelişmiş bir moleküler saat yaklaşımıyla yapılan sonraki bir çalışma ise HIV-1 M'nin insanlara yayılımını yaklaşık 1912 yılına tarihlendirmiştir.
- Bu farklı tahminler, moleküler saat sonuçlarının kullanılan model ve varsayımlara bağlı olarak değişebileceğini de göstermektedir.



Moleküler Saatlerin Gücü ve Sınırları

- Moleküler saatler, fosil kaydında doğrudan belgelenmeyen evrimsel olayların yaklaşık zamanlarını araştırmak için güçlü bir araçtır.
- Ancak genlerin farklı hızlarda evrimleşmesi, doğal seçim ve zaman içerisindeki hız değişimleri moleküler saatlerin doğruluğunu etkileyebilir.
- Bu nedenle moleküler saatlerden elde edilen tarihler, kullanılan genetik veriler, fosil kalibrasyonları ve evrimsel modeller dikkate alınarak yorumlanmalıdır.
- Moleküler ve fosil kanıtların birlikte değerlendirilmesi, evrimsel zaman çizelgesinin daha kapsamlı biçimde oluşturulmasına yardımcı olur.

Yaşam Ağacına Bakışımız Yeni Verilerle Değişir

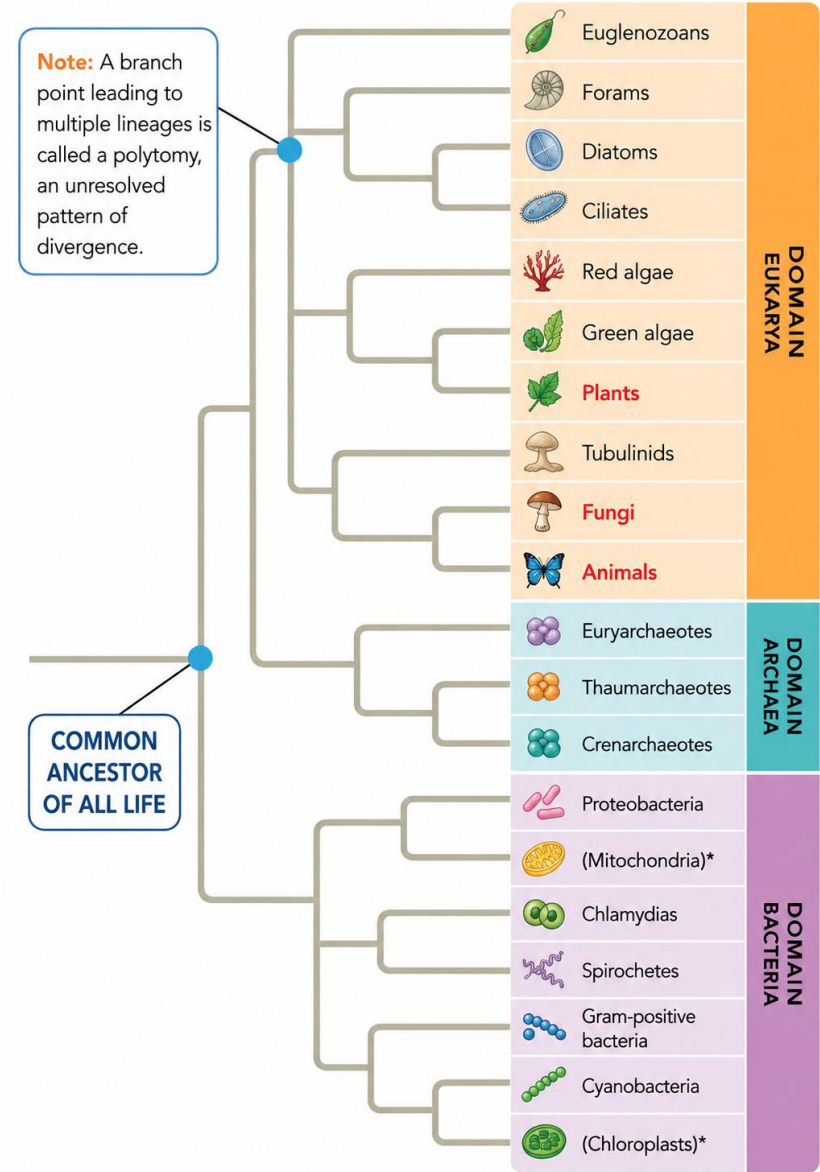
- Yeni moleküler veriler, canlıların evrimsel ilişkilerine ilişkin daha önceki görüşlerin yeniden değerlendirilmesini sağlayabilir.
- Özellikle DNA dizilerinin karşılaştırılması, yaşam ağacının çok eski dalları hakkında önemli bilgiler ortaya koymaktadır.
- Günümüzde kullanılan sınıflandırma sistemleri, yeni genetik kanıtlar elde edildikçe değişebilir.

İki Âlemden Üç Domain Sistemine

- Canlılar geçmişte temel olarak bitkiler ve hayvanlar olmak üzere iki âlem altında sınıflandırılmıştır.
- Daha sonra prokaryot ve ökaryot hücreler arasındaki temel farklılıklar dikkate alınarak beş âlemlî sınıflandırma sistemi yaygınlaşmıştır.
- Genetik veriler, prokaryotların tamamının birbirine yakın akraba olmadığını ve bazı prokaryot gruplarının ökaryotlarla daha yakın ilişkili olduğunu ortaya koymuştur.
- Bu bulgular sonucunda Bacteria, Archaea ve Eukarya olmak üzere üç domainli sistem benimsenmiştir.

Üç Domain Sistemi

- Bacteria domaini, çok çeşitli prokaryotik organizmaları kapsar.
- Archaea domaini de prokaryotlardan oluşur ancak Bacteria'dan farklı birçok özellik taşıyan geniş bir organizma grubunu içerir.
- Eukarya domaini, çekirdek içeren tüm organizmaları kapsar ve tek hücreli ökaryotların yanı sıra bitkileri, mantarları ve hayvanları da içerir.
- Yandaki figür, üç domain arasındaki olası filogenetik ilişkileri ve bu domainlerde yer alan başlıca grupları göstermektedir.

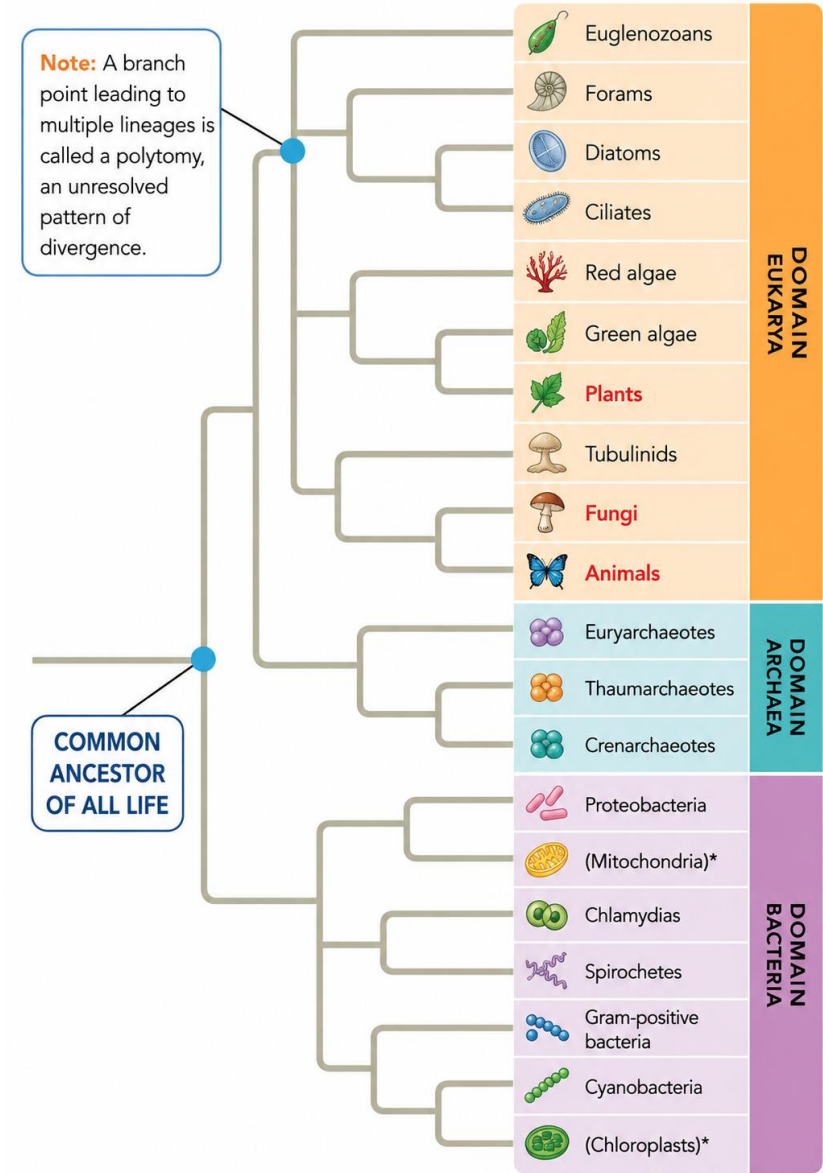


Üç Domain Sistemi Beş Âlem Sistemini Nasıl Değiştirdi?

- Üç domainli sınıflandırma, daha önce kullanılan beş âlemin bazı gruplarının evrimsel açıdan aynı düzeyde olmadığını ortaya koymuştur.
- Eski sistemde yer alan Monera grubu, üyelerinin iki farklı domain olan Bacteria ve Archaea içerisinde bulunması nedeniyle tek bir evrimsel grup olarak değerlendirilemez.
- Protista âlemi de birbirinden oldukça farklı ökaryotik soyları bir araya getirdiği için evrimsel açıdan tek bir bütün oluşturmamaktadır.
- Bu nedenle yeni genetik veriler, sınıflandırmanın yalnızca hücresel özelliklere değil, evrimsel ilişkilere de dayanması gerektiğini göstermektedir.

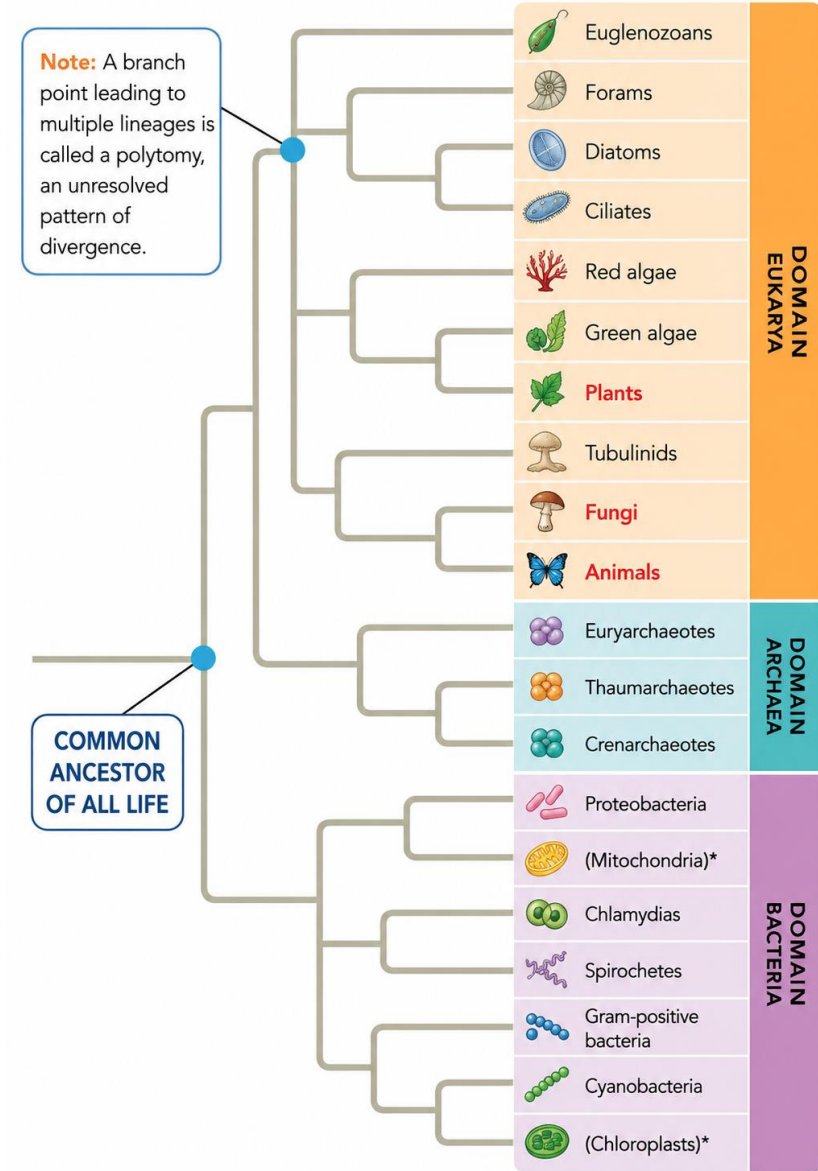
Üç Domain İçindeki Büyük Gruplar

- Yandaki figürde Eukarya domaini içerisinde Euglenozoa, foraminiferler, diyatomlar, siliatlar, kırmızı algler, yeşil algler, bitkiler, tübülidler, mantarlar ve hayvanlar gibi farklı soylar gösterilmektedir.
- Archaea domaininde Euryarchaeota, Thaumarchaeota ve Crenarchaeota gibi başlıca gruplar yer almaktadır.
- Bacteria domaini ise Proteobacteria, klamidyalar, spiroketler, Gram-pozitif bakteriler ve siyanobakteriler gibi çeşitli soyları kapsamaktadır.
- Mitokondri ve kloroplastların kökenleri de bu evrimsel ilişkiler içerisinde bakteriyel soylarla bağlantılı olarak gösterilmektedir.



Ökaryotlar Archaea ile Yakın İlişkili Olabilir

- Yandaki figürde yer alan filogenetik ağaç, Eukarya ile Archaea'nın birbirine Bacteria'dan daha yakın olabileceğini göstermektedir.
- Bu sonuçlar, farklı domainlerdeki organizmaların ribozomal RNA genlerini kodlayan DNA dizilerinin karşılaştırılmasına dayanan çalışmalardan elde edilmiştir.
- Daha kapsamlı genom karşılaştırmaları da ökaryotların Archaea ile bakterilerden daha yakın ilişkili olabileceğini destekleyen sonuçlar sağlamıştır.
- Bu tür bulgular, yaşam ağacındaki çok eski dallanma noktalarının yeniden değerlendirilmesine yol açmaktadır.



Genomlar Arasındaki Beklenmedik Benzerlikler

- Farklı domainlerde bulunan organizmaların tüm genomlarının karşılaştırılması, genlerin organizmalar arasında sanıldığından daha fazla hareket edebildiğini ortaya koymaktadır.
- Bazı genler, bir organizmanın genomunda başka bir domainin üyelerinde bulunan genlere daha fazla benzeyebilir.
- Bu durum, genlerin yalnızca ebeveynden yavruya aktarıldığı dikey gen aktarımı ile açıklanamayabilir.
- Genlerin organizmalar arasında doğrudan aktarılması, yaşam ağacının bazı bölümlerindeki karmaşık örüntülerin açıklanmasına yardımcı olmaktadır.

Yatay Gen Transferi

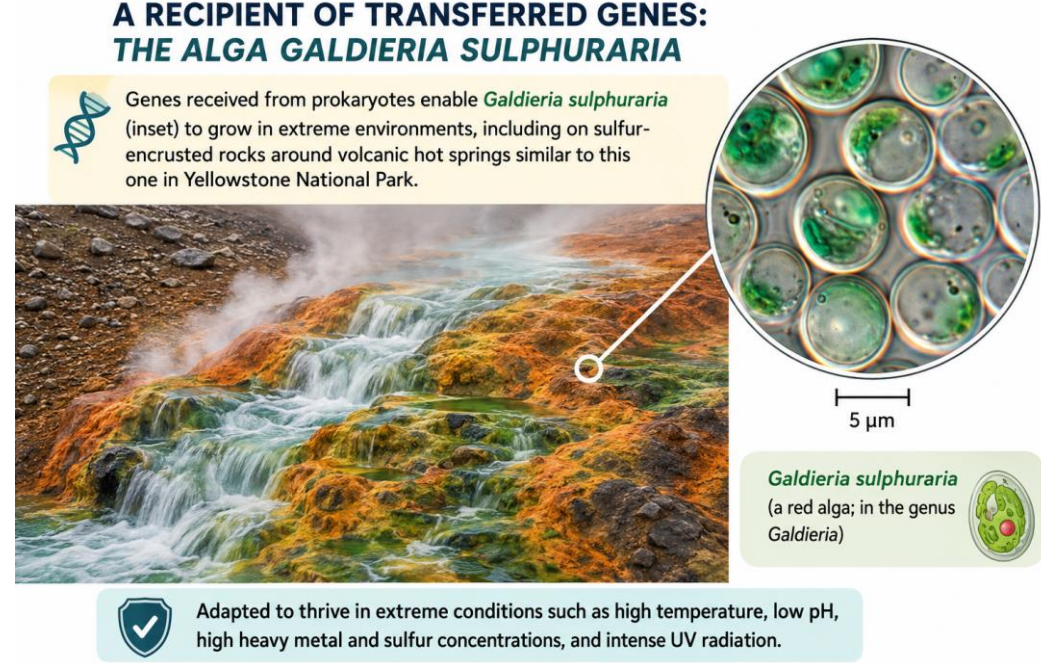
- Yatay gen transferi, genetik materyalin bir organizmadan başka bir organizmaya, nesiller arasındaki normal aktarımın dışında taşınmasıdır.
- Bu süreç, farklı organizmaların genomlarına yeni genlerin eklenmesine ve daha önce sahip olmadıkları özelliklerin kazanılmasına yol açabilir.
- Yatay gen transferi; transpozonlar, plazmitler, viral enfeksiyonlar ve bazı durumlarda organizmalar arasındaki simbiyotik ilişkiler gibi mekanizmalarla gerçekleşebilir.
- Günümüzde yatay gen transferinin evrimsel tarihte önemli bir rol oynadığı kabul edilmektedir.

Yatay Gen Transferi Yaşam Ağacını Karmaşıktırır

- Geleneksel bir filogenetik ağaç, genlerin temel olarak bir nesilden sonraki nesle dikey olarak aktarıldığı varsayımına dayanır.
- Ancak yatay gen transferi gerçekleştiğinde bir genin evrimsel geçmişi, onu taşıyan organizmanın evrimsel geçmişinden farklı olabilir.
- Örneğin bir bakteride bulunan bir genin başka bir bakteriden yatay olarak aktarılması, yalnızca türlerin ortak atalarına dayanan basit bir soy ilişkisi oluşturmaz.
- Bu nedenle bazı genlerin farklı organizmalardaki dağılımını açıklamak için yatay gen transferinin de dikkate alınması gerekir.

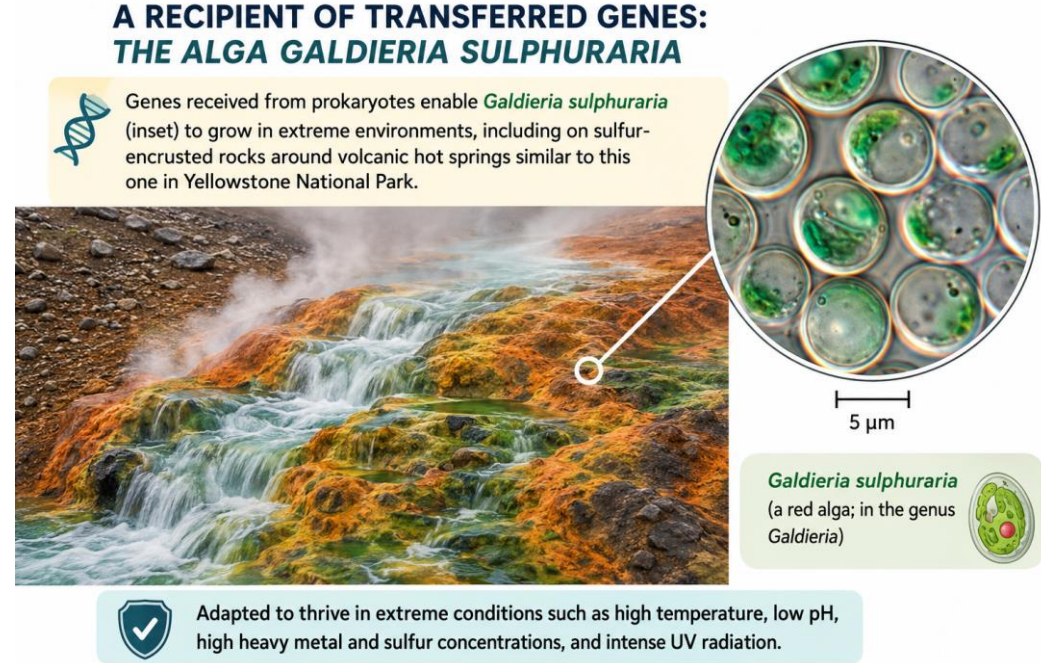
Ökaryotlarda da Yatay Gen Transferi Görülür

- Yatay gen transferi yalnızca bakteriler ve arkelerde gerçekleşen bir süreç değildir; ökaryotlar arasında da meydana gelebilir.
- Örneğin bazı transpozonların ökaryotik organizmalar arasında yatay olarak aktarıldığına ilişkin kanıtlar bulunmaktadır.
- Bu tür gen transferleri, farklı ökaryotik soyların genomlarında benzer genetik dizilerin ortaya çıkmasına neden olabilir.
- Yandaki figür, gen transferi sonucunda ekstrem koşullarda yaşayabilme özelliği kazanan bir alg örneğini göstermektedir.



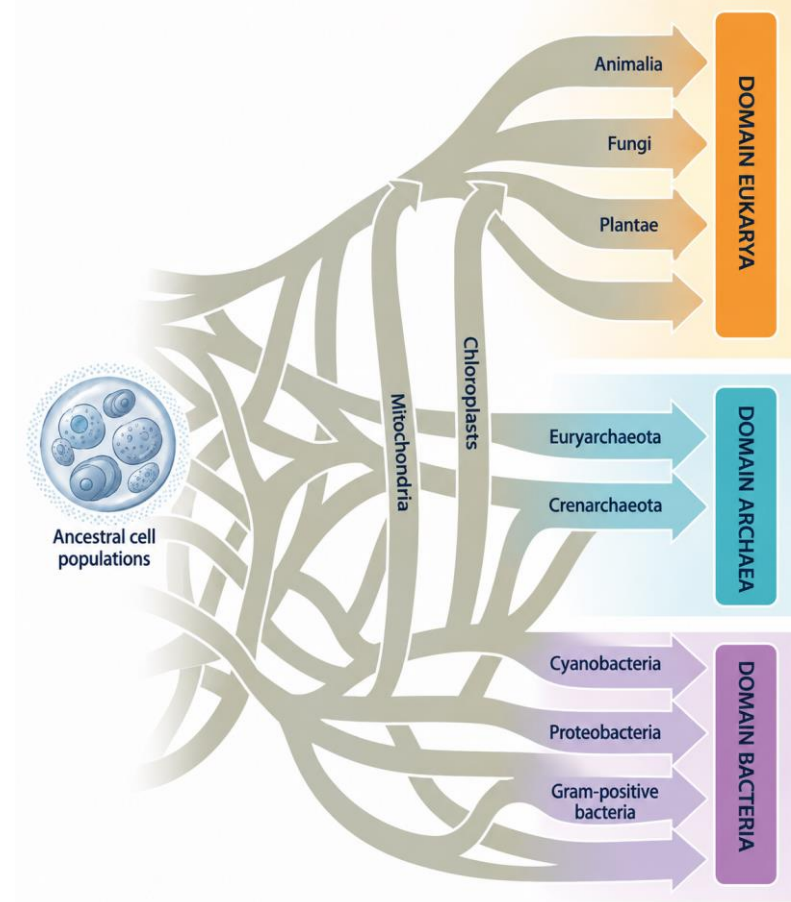
Galdieria sulphuraria ve Gen Transferi

- Kırmızı alg *Galdieria sulphuraria*, yüksek sıcaklık ve yüksek asitlik gibi ekstrem koşullarda yaşayabilmektedir.
- Genom analizleri, bu algın genomunda bakterilerden ve arkealardan gelen bazı genlerin bulunduğunu ortaya koymuştur.
- Bu genlerden bazıları, *G. sulphuraria*'nın aşırı sıcak, asidik ve ağır metal içeren ortamlarda yaşamını sürdürmesine katkı sağlayan özelliklerle ilişkilendirilmiştir.
- Yandaki figür, *G. sulphuraria*'nın Yellowstone Millî Parkı'ndaki sıcak ve asidik ortamını ve alg hücrelerini göstermektedir.



Yatay Gen Transferinin Evrimsel Önemi

- Yatay gen transferi, yaşamın evrimsel tarihi boyunca genetik özelliklerin farklı organizmalar arasında yayılmasına katkıda bulunmuş olabilir.
- Bu süreç, farklı domainlerde bulunan organizmalar arasında beklenmedik genetik benzerliklerin ortaya çıkmasını açıklayabilir.
- Yatay gen transferinin yaygın olması, yaşam ağacının erken dönemlerini yalnızca dallanarak ayrılan basit bir ağaç biçiminde temsil etmenin bazı durumlarda yetersiz kalabileceğini düşündürmektedir.
- Bu nedenle yeni genomik veriler, yaşam ağacının bazı bölümlerinin dallardan çok genetik alışverişlerin oluşturduğu karmaşık ilişkiler ağı şeklinde değerlendirilmesini gerektirebilir.



Teşekkür ederim

Prof. Dr. Bektaş TEPE

