

# MODERN AMFİBİLERİN BİRBİRLERİYLE AKRABALIK İLİŞKİLERİ\*

## THE RELATIONSHIPS OF THE MODERN AMPHIBIA

Doç. Dr. Neclâ ÖZETİ

Ege Üniversitesi Sistemantik Zooloji Kürsüsü

Bilindiği gibi *Vertebrata* alt filumuna mensup olan *Amphibia* sınıfının bugün yaşayan üç takımı vardır.

- Takım : 1. *Gymnophiona* (Apoda) = Bacaksızlar,  
» 2. *Urodela* = Kuyruklu kurbağalar } Bacaklılar  
» 3. *Anura* = Kuyuksuz kurbağalar }

Bu ordoların coğrafik dağılışları şöyledir : *Apoda* esas itibariyle, tropikal bir dağılış gösterir (Asya'nın güney kısımları, Afrika'nın merkezî kısmı, Amerika'nın merkezî kısımları ile güney kısımları). *Urodela* coğrafik dağılış bakımından enteresandır. Arzın bilhassa kuzey taraflarında yaşarlar; güneyde pek nadirdir. Kuzey Avrupa'da ve Asya'nın kuzey küresine dahil yerlerinde bulunurlar. *Anura*'ya mensup olanlar ise olup dünyanın hemen her tarafında mevcuttur.

Bugün yaşayan bu üç amfibi ordosunun tabii bir monofiletik grup mu, yoksa polifiletik mi olduğuna dair çeşitli fikirler ileri sürülmüştür. Fosil kayıtları, modern *Amphibia*'nın meydana gelişi hakkında o kadar az delil sağlayabilmektedir ki, bu üç ordo arasında akrabalık olduğuna veya olmadığına dair teorik olarak ortaya atılan muhtemel hipotezlerin her biri, kendine göre taraftar bulmaktadır. Bu şekilde 5 muhtemel hipotez mevcuttur :

1. Üç ordo tamamen ayrı orijinlere sahiptir
2. *Urodela* ve *Apoda* ortak orijine sahiptirler ; *Anura* ayrı bir gruptur.
3. *Urodela* ve *Anura* yakın akrabadırlar; *Apoda* ayrı bir atadan gelmektedir (Eaton 1959).

\*) Bu makale, Parsons ve Williams (1963)\*'ın derlemesi esas alınarak hazırlanmıştır.

4. *Apoda* ve *Anura* akrabadır; *Urodela* ayrı bir orijine sahiptir. Bugüne kadar bildiğimiz kadarı ile bu görüşü kabul eden kimse mevcut değildir. Bunun sebebi, muhtemelen primer adaptasyonu sıçrama olan formlarla, bacaklara sahip olmayan formlar arasında akrabalık kurmanın ilk bakışta bile uygun görünmemesidir.

5. Üç ordo yakından akrabadırlar (Parsons ve Williams 1963).

Hipotez 1'in ciddi olarak mütalâa edilmesi güçtür. Hernekadar modern *Amphibia*'nın üç ordosunun her birinin bağımsız olarak balıklardan geldiği iddia edilmişse de, bu fikrin dökümanlarla ispatına gidilmemiştir. Hipotez 4'e de ciddi olarak kimse inanmamaktadır.

Hipotez 1 ve 4'ü elimine edince geriye 2, 3 ve 5 kalır. Son zamanlara kadar oldukça hakim görünen hipotez 2 ve yalnız Eaton (1959) tarafından savunulan hipotez 3, bu yazarlar tarafından münakaşa edildiği için burada bunları tekrar ele almayacağız. Yalnız kısaca şu kadarını söyleyelim :

Hipotez 2'ye göre *Anura Crossopter*'lerden, *Urodela Dipnoid*'lerden neşet etmiştir. Bu, ekstremiteler iskeletinin embriyolojisine dayanılarak söylenmiş olduğundan tabii ki bacaksız olan *Apoda* için bir izah şekli yoktur. Yalnız rostrum yapısı ve nasal saklara göre durumun izahına çalışılmıştır. Diğer bazı düşünceler ise şöyledir : Bütün tetrapodlar bir *Crossopter* atadan meydana gelmiş fakat çok geçmeden iki ana hatta bölünmüş olan monofiletik bir gruptur. Bir tarafta *Anura* ve *Amniota*, diğer tarafta *Urodela* ve *Apoda*. *Anura* kafatası yapısı bakımından *Labyrinthodont*'lerle, *Urodela* ve *Apoda* ise omur yapısı ile *Lepospondyl*'lerle birleştirilmiştir.

Hipotez 3'te Eaton (1959), *Urodela* ve *Anura*'nın sadece kafatası yapısına dayanarak akrabalığını belirtmeğe çalışmış, *Apoda*'dan ise çok sathi olarak bahsetmiştir. İki ordo arasındaki yakın akrabalığı belirtmek için bazı ilâve karakterler (mesela orta kulak, omuz kemeri ve omurlar) zikredilmişse de bunlar yeterli değildir.

Her iki teori için ileri sürülen delillerin hemen hepsi münakaşaya açıktır. Diğer taraftan ise üç ordoyu birbirine yaklaştıran kuvvetli deliller vardır. Bu deliller arasında şunlar sayılabilir : Dişlerin yapısı, kafatası yapısı, özellikle damak yapısı, omurların embriyolojisi, orta kulak kemikleri, solunum tarzı ve diğer çeşitli yapılar. İşte biz burada, en makul görünen bu en son görüşü savunan yani amfibilerin monofiletik orijinli olduklarına inananların hipotezlerinin ne gibi delillere istinad ettiğini göreceğiz. Bunun için de bu üç ordoda bulunan müşterek özellikler üzerinde durmamız gerekmektedir. Diğer taraftan, bugün yaşayan gruplar arasında yakın akrabalık kurabilmek için bu grupların özelliklerinin daha önce yaşamış fosil gruplarında ve diğer yaşayan akrabalarında bulunup bulunma-

dığının da araştırılması lâzımdır. Bunun için üç modern amfibi ordosu arasındaki benzerlik ve farkları incelerken bu karakterlerin fosil amfibi gruplarında ve diğer tetrapodlarda ortaya çıkıp çıkmamış olmalarına da bilhassa dikkat etmemiz gerekecektir. Mukayese edilen fosil amfibilerde gözönüne alınmaları gereken başlıca 4 grup vardır : 1. *Temnospondyl*, 2. *Anthracosaur*, 3. *Nectridean*, 4. *Microsaur*lar. Bunlardan 1 ve 2 *Labyrinthodont*; 3ve 4 *Lepospondyl* alt sınıfları altında mütalaa edilir.

Amfibilerdeki dişlerin yapısı üzerinde yapılan çalışmalar neticesinde üç modern ordonun tabii bir ünit teşkil ettiği kanaatine varılır. Amfibi diş yapısının bu bakımdan önem taşıdığına temas edilmişse de çok sathi bir şekilde bunun üzerinde durulmuştur. Bütün modern amfibilerde dişler birbirinden farklı iki kısımdan meydana gelmiş olup bir basal pedisel ve bir distal taç (crown) tan ibarettir. Dişin bu segmentlerinin her ikisi de dişin kısımları olarak meydana gelirler (eski den zannedildiği gibi pedisel çene kemiğinin bir çıkıntısı değildir). Hem pedisel hem de taç esas olarak dentinden yapılmıştır, taç ince bir mine tabakası ile pedisel ise buna benzer bir tabaka (cement) ile kaplanmıştır. Bu iki kısmı birbirinden ayıran yapının gerçek mahiyeti sadece birkaç formda bilinmekte olup çok değişkendir. Kalkerleşmemiş dentin tabakasının meydana getirdiği dar bir halka veya lifli bir dokudan meydana gelmiş bir dayanak noktası (menteşe gibi oynak) olabilir.

Çok sayıdaki fosil amfibi ve *Crossopter*'lerde yapılan incelemelerde bu şekilde bölünmüş bir diş yapısına ait herhangi bir iz bulunamamıştır.

Modern amfibilerin üç ordosunda da yapı ve orijin bakımından birbirine bu kadar benzerlik gösteren "pedisellat diş"lerin mevcudiyeti çok ilgi çekici bir husustur. Ayrıca, fosil kayıtları bu durumun muhafaza edilmiş ilksel bir tetrapod özelliği olmadığını açıkça gösterdiği için durum daha da ilgi çekici olmaktadır. Gerçekten canlı veya fosil diğer bütün tetrapodlarda, modern amfibilerdeki bu duruma yaklaşan herhangi bir örnek şimdiye kadar bulunamamıştır. Bundan dolayı bu durum üç modern ordonun hepsinde meydana gelmiş bir özelleşme bulunduğunu gösterir. Buna göre üç ihtimal vardır: (1) "Pedisellat diş" ler üç ordonun ortak atasında mevcuttu. (2) Modern amfibilerin ortak atasında bu durumu meydana getirecek bir temayül vardı. (3) Bu durum modern ordolarda bağımsız olarak iki veya üç defa meydana geldi. Bu üç ihtimalden birinci ve ikincisi modern amfibileri tabii bir monofiletik grup yapmaktadır. Üçüncü ihtimal ise polifiliye işaret etmektedir.

Eğer modern *Amphibia* monofiletik ise bunları infraklassis *Lissamphibia*'da toplamak uygun olur mu? Yoksa bunlar, bugünkü otoritelerin çoğunun farzettığı

gibi eski bir amfibi yayılmasından bugüne kadar hayatta kalmış olup birbirleriyle sadece uzaktan akraba olan formlar mıdır ?

Görüldüğü gibi oldukça karışık olan bu mesele sadece dişler hakkında elde edilen delillerle çözümlenemez. Modern *Amphibia*'nın üç ordosunun aynı atadan geldiklerine dair deliller tek bir karaktere dayandırılmaz. *Lissamphibia*'nın monofilişi gösterilmelidir.

Bu bakımdan *Amphibia*'nın hayattaki bu üç ordosu arasında dişlerden başka yapılarındaki benzerlik ve farkların da araştırılması gerekir.

#### BUGÜNKÜ AMFİBİLERİN ORTAK ATADAN GELDİKLERİNE DAİR DELİLLER

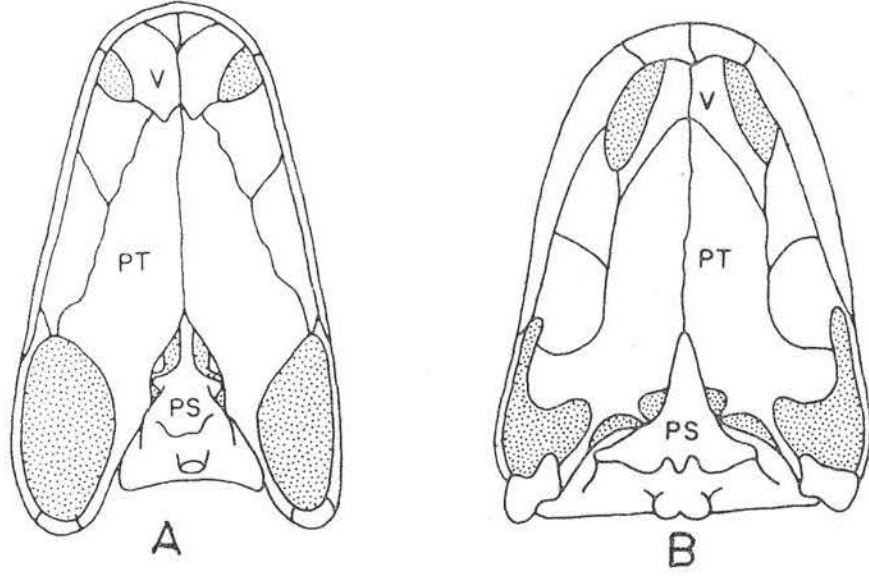
##### A. İskelet

Önce iskelete ait özellikleri inceliyoruz. Çünkü burada benzerlik ve farkları fosil kayıtları ile mukayese etme imkânını bulabildiğimiz gibi, hangi karakterlerin ilksel olduklarını bilme imkânına da daha fazla sahibiz ve ekseriya bir karakterin bağımsız olarak kaç defa kazanıldığına veya kaybedildiğine dair deliller de elde edebiliyoruz.

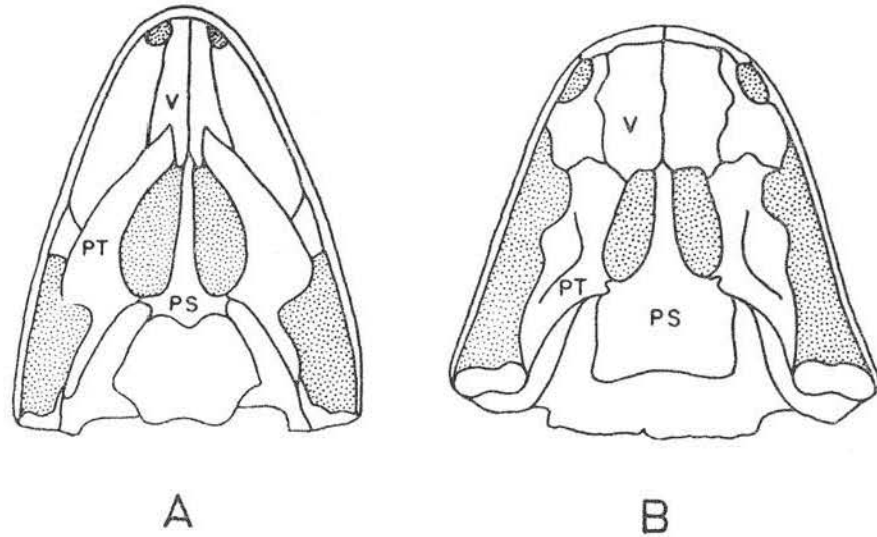
D a m a k : Modern amfibilerin damağını anlamak için paleozoik *Amphibia*'da palatal yapıdaki temel dikotomiye inmek gerekir. Bu en eski tetrapodlarda biri ilksel ,diğeri gelişmiş olmak üzere birbirinden çok farklı ve kolayca fark edilebilen iki damak tipi mevcuttur. İlksel tetrapod damağında (mesela *Ichthyostega*'da) pterigoid'ler anteriorda birbirlerine çok sıkı temasta veya çok yaklaşmış haldedirler. Bunlar posteriorda bir taraftan parasfenoid ile basipterigoid bir eklem yaparlar; diğeri taraftan kuadrat ile vertikal bir lamina vasıtasıyla lateral temas ederler. Beyin kapsülü ile kaynaşma yoktur. Ayrıca parasfenoid'in kültriform çıkıntısı ileri doğru nazik ve gittikçe incelenen bir çubuk şeklinde uzanarak pterigoidlerin üzerinde serbest halde bulunur ve vomerle asla birleşmez (Şekil 1). Gelişmiş damak durumunda ise pterigoidler anteriorda birbirlerinden çok ayrık ve posteriorda basipterigoid eklem ortadan kalkmış olup beyin kapsülü ile kaynaşma görülür. Parasfenoidin kültriform çıkıntısı ileri doğru genişler ve anteriorda vomerle birleşerek bir bütün meydana getirir (Şekil 2).

İlksel durum *Anthracosaur* ve modern reptillerde de devam eder. *Sphenodon* (Şekil 3) ve birçok kertenkelelerde bu durum kolaylıkla görülebilir. Kaplumbağa, timsah ve yılanlarda değişiklikler vardır, fakat bunlar paleozoik *Amphibia*'daki gelişmiş palatal yapıyı meydana getiren değişikliklere hiç benzemez. Özel tipte damak bütün gelişmiş *Temnospondyl*'lerde karakteristiktir.

Modern amfibilerin üç ordosunda da gelişmiş damak tipi olduğu açıkça görülmektedir (Şekil 4). *Pterigoid*'ler birbirinden çok ayrık ve indirgenmiş olup

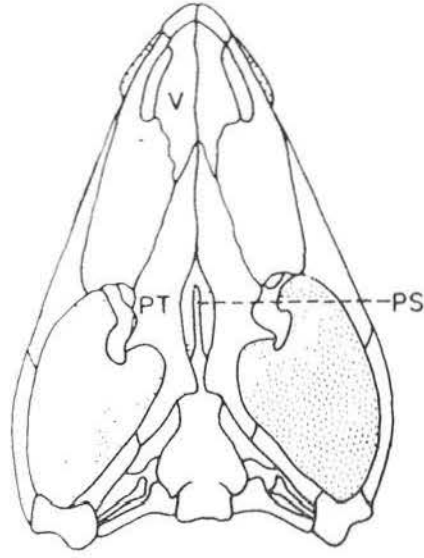


Şekil 1 : Fossil amfibilerde (Labyrinthodont) kafatasının alttan görünüşü (İlksel damak tipi).  
 a) *Macrerpeton* (Temnospondyl), b) *Seymouria* (Anthracosauria). V : vomer, PT: pte-  
 rigoid, PS : parasfenoid. (Parsons ve Williams'dan)

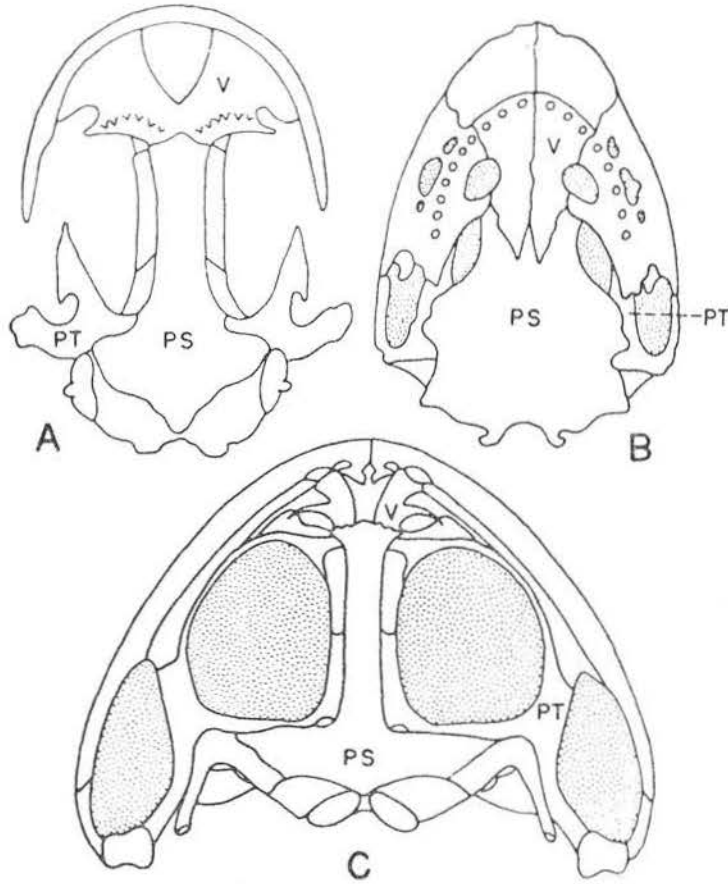


Şekil 2 : Fossil amfibilerde (Lepospondyl) kafatasının alttan görünüşü (Gelişmiş damak tipi).  
 a) *Hyloplezion* (Microsauria), b) *Scincosaurus* (Nectridea). (Parsons ve Williams'dan)





Şekil 3 : *Sphenodon* (reptil) da kafatasının alttan görünüşü (ilksel damak tipi).  
(Parsons ve Williams'dan).



Şekil 4 : Modern Amphibia'da kafatasının alttan görünüşü (gelişmiş damak tipi).  
a) *Urodela*, b) *Apoda*, c) *Anura*. (Parsons ve Williams'dan)

beyin kapsülü ile kuvvetli bir birleşme gösterirler. Kültriform çıkıntı fazla genişlemiştir.

**K a f a t a s ı ç a t ı s ı :** Bu kısmın evolusyonu damağın evolusyonundan daha zor değerlendirilmektedir. Burada ana fenomen kayıplardır. *Amphibia*'nın üç modern ordosunda da supratemporal, intertemporal, tabular ve postparietal gibi ilksel serideki posterior elementler hiçbir zaman bulunmadıkları gibi, daha anteriorda olan jugal ve postorbital de mevcut değildir. Posterior elementlerin ortadan kalkışı pek çok kereler vuku bulmuştur. Jugalın bulunmayışı daha önemlidir. Jugal, *Amphisbaenid*'lerde ve yılanlarda ortadan kalkmıştır ve bu formlarda bunun kaybı, geçmişteki veya şimdiki toprağı kazma adaptasyonları ile ilgili olabilir. Bu izah tarzı *Apoda*'ya tatbik edilebilir, fakat *Urodela* için veya bilhassa *Anura* için geçerli değildir.

**O r t a k u l a k k e m i k l e r i :** Stapes=Plektrum'a ilâveten modern amfibilerde ses nakleden ikinci bir kemik veya kıkırdak vardır. Bu fenestra ovaliste stapesin taban düzeyinin posteriorunda bir iskelet elementi olan operkulumdur. Karakteristik olarak, omuz kemerinden gelen bir kasın (m. opercularis) orijinini teşkil eden bu elementin, ortamdan titreşimleri ön bacak, kemer ve gergin kas vasıtasıyla alarak nakletmek fonksiyonuna sahip olduğuna inanılmaktadır.

Eaton (1959), *Anura* ve *Urodela* arasında yapı bakımından bu benzerlikleri incelemiş, fakat bu yapının *Apoda*'da mevcut olduğuna dair bilgi olmadığını belirtmiştir. Halbuki *Apoda*'nın da stapes'in hyoid kısmı ile kaynaşmış olsa dahi bir operkulum'a sahip olduğu beyan edilir.

Modern amfibilerin dışında (ne fosil ne de canlı) herhangi bir formda operkulum mevcudiyetine dair kat'i bir delil yoktur. O halde bu yapının sadece bugünkü amfibilerde bulunması, bu üç ordonun müstakil bir opekuluma sahip ortak bir atadan geldiklerini gösterir.

**O k s i p i t a l b ö l g e :** Üç ordoda da birbirlerine çok benzerler. Art kafadaki iki kondil ile omurgaya bağlanır, fakat bu özellik birkaç defa meydana gelmiş bir olaydır. Bu durum üç ordonun akrabalığına işaret ederse de, aynı atadan geldiklerini kat'i olarak gösteren bir karakter olamaz. *Temnospondyl* ve *Nectridler*de de oksipital bölgenin durumu aynı idi.

**O m u r g a :** Yaşayan ve fosil amfibilerdeki omurların mahiyeti henüz yeterli bir şekilde anlaşılmamış olmasına rağmen, uzun müddet bunlar amfibi filogenisi çalışmalarını aydınlatmak için kullanılmışlardır. Bu husustaki son durum şöyledir: Üç yeni amfibi ordosu erginlerde basit, makara şeklinde bir sentruma sahiptirler; bunun embriyonik intersegmental durumundan dolayı bir plevrosentrum olarak mütaala edilmesi gerekir.

Gerçekte modern amfibi omurları, sentrumları plevrosentra olan amniotanıninkine az çok benzer. Fosil amfibilerden *Anthracosaur*'larda da plevrosentra tipte omur bulunur.

Üç modern ordoda ilk omur (atlas) karakteristik olup kendilerine has bir şekildedir; iki faset ile iki oksipital kondile bağlanır. Bu çok özel bir durum olup diğer tetrapodların atlasından oldukça farklıdır. Fakat buna çok benzeyen bir durum *Microsaur*'larda da görülmüştür.

**Ekstremiteler iskeleti:** Üç ordo bu bakımdan birbirinden oldukça farklıdır. *Apoda* bacaklarını kaybetmiş, *Anura* ise bir tetrapod kadar yüksek özellik gösteren bir lokomotor sisteme sahiptir. Bu bakımdan *Anura* diğer iki ordodan çok ayrıdır.

#### B. Yumuşak kısımların anatomisi

*Amphibia*'nın yaşıyan üç ordosu yumuşak anatomilerindeki birçok özellikler bakımından birbirlerine benzerler. Yaşıyan reptillere benzemezler, ekseriya onlardan daha ilksel oldukları düşünülür. Mamafih yumuşak anatomiye ait özelliklerin ilkselliği hakkında karar vermek güçtür, zira bu özelliklerin bir çoğu fosillerde mevcut değildir. Bununla beraber iskelete ait bir çok özellikleri ilksellikten çok uzak olan hayvanların yumuşak anatomilerinin de büyük modifikasyonlar geçirmiş olması çok muhtemeldir.

**Duyu organları:** Modern amfibilerin duyu organları arasında bazı önemli benzerlikler mevcuttur.

Amfibi iç kulağı, yukarda incelenen orta kulak gibi, başkalarında olmayan en az bir müşterek karaktere sahiptir. Yaşıyan üç ordonun bütün temsilcilerinde papilla amfibiorum denilen ve diğer hiçbir grupta bulunmayan özel bir duyu sahası mevcuttur. Bu konuda literatürde birçok karışıklıklar mevcuttur, çünkü papilla amfibiorum ekseriya, bütün omurgalı sınıflarının hiç olmazsa bazı temsilcilerinde bulunan diğer bir duyu alanı olan "papilla neglecta" ile karıştırılmaktadır. Papilla neglecta tipik olarak utrikulusun duvarında ve utriculusun sakkulusa bağlandığı yerin yakınında bulunur; halbuki papilla amfibiorum sakkulusun duvarındadır. Bu iki alan birbirine çok yakın olduğu ve amfibilerin çoğunda papilla neglecta bulunmadığı için bu papillalar birbirleriyle karıştırılmışlardır.

*Anura* ve *Urodela* arasında gözlerin yapısı bakımından da bazı benzerlikler mevcuttur. Bunların en önemlisi, sadece bu iki grupta bulunan ve başka hiç bir yerde bulunmayan "yeşil çubuklar" denilen özel tipte bir görme hücresinin retinada bulunmasıdır. *Apoda*'da bunların bulunmayışı önemli değildir. Çünkü genellikle bu ordoda gözler çok fazla indirgenmiştir.

Larva ve akuatik *Anura* ve *Urodela*'da yanal çizgi sistemleri birbirine çok benzer. Benzeyen noktalar arasında şunları zikredebiliriz : Kanallar yoktur, bunların yerini serbest neuromast organları almıştır ve gövdenin her iki tarafında üç neuromast çizgisi mevcuttur. Ciğerli balıklar da kanalları kaybetme yönünde kuv-



vetli bir temayül gösterdikleri ve vücudun her iki yanında üç çizgiye sahip oldukları için bu karakterler modern amfibilerin yakın akrabalıkları konusunda çok ikna edici delil olamamaktadırlar.

**Ürogenital sistem:** Böbreğin yapısı ve gelişmesi bazan modern ordolar arasında geniş filetik ayırımların delili olarak kullanılmaktadır. Pronefri tübüllerin sayısına ve segmental pozisyonuna dayanarak *Urodela*'yı *Dipnoi*'ye, *Anura*'ya olduğundan daha yakın mütalaa etmiştir. Fakat bu husustaki yeni bir çalışma, *Anura*'nın ve *Urodela*'nın, balıklara benzediklerinden çok daha fazla birbirlerine benzediklerini göstermektedir. Ayrıca, pronefrik tübül sayısı ve pozisyonu esasına göre *Apoda*, ciğerli balıklardan veya diğer modern amfibilerde ziyade *Actinopterygi*'ye yakındırlar.

Uzun zamandanberi bilinen bir benzerlik de bütün modern amfibilerde gonatlarla sıkı ilişkileri olan "yağ cisimcikleri"nin mevcudiyetidir. Bunlar değişik ordolarda çok değişik şekillerde bulunurlar; fakat buna rağmen hepsi de geminal kabartıdan veya onun bir kısmı olarak meydana gelirler. Bunun için üordoda da bu yapılar homologtur. Her nekadar bazı reptiller yağ cisimcikleri ihtiva etmekte iseler de bunlara yakın bir benzerlik göstermedikleri gibi özellikli çoğalma sistemiyle de yakın ilişkiye sahip değillerdir.

**Vaskular sistem:** Genel olarak, modern amfibilerde vaskular sistemin temel kalıbının daima ilksel olduğu ve bundan birkaç amniot kalıbının tüvelendiği kabul edilir. Mamafih modern amfibilerde müşterek bir özellik vardı ki bunu ilksel olarak değerlendirmek zordur. Bu derinin çok geniş vaskularizasyon göstermesidir. Bu özellik, önemli bir ortak fizyolojik karakter olarak deri solunumunun bu hayvanlarda çok fazla kullanılmasıyla yakından ilişkilidir. Deri solunumunun ilksel bir karakter olmayıp bir spesializasyon olması muhtemel görülmektedir.

**Bezler:** Üç ordoda da deri bezleri birbirine çok benzer. İki esas tip beyardır: Mukoz ve zehir bezleri. Aralarında çok az varyasyon varsa bile esas yapı hepsinde aynıdır. Deri bezlerinden gayri bir diğer bez grubu da "bukkal kavite"yi açılan bezlerdir. Yine bunlar üç ordoda da müşterektir.

#### ÖZET

Bugün yaşayan üç amfibi ordosunu birbirine açıkça bağlayan karakterler kısaca şöyle özetlenebilir: Pedisellat dişler, operkulum-stapes kompleksi, papillae amfibiorum, yeşil çubuklar, yağ cisimcikleri, deri bezlerinin yapısı, deri solunumu. Bu özellikler yalnız üç ordoda müşterek olup diğer hiç bir formda (ne canlı ne de fosil) bulunmaz. Bunlardan başka daha birçok müşterek özellikler varsa da (meselâ gelişmiş damak tipi, iki "oksipital kondil", karakteristik atlas v.s.)

bunlar ya fosil veya yaşıyan diğer tetrapodlarda da aynı şekilde yahutta yaklaşık durumda ortaya çıktıklarından, bu karakterlere akrabalığın kat'i demonstrasyon delilleri olarak bakılamaz.

Yukarıda verilen müşterek karakterler üç yaşıyan amfibi ordosu için grup birliği hipotezini, literatürde bulunan diğer görüşlerin çok makul bir alternatifi durumuna getirmektedir. Bununla beraber bu bakımdan ileri sürülen hususlarda daha fazla araştırma yapılması gerektiğine de inanılmaktadır.

#### BİBLİYOGRAFYA

1. EATON, T. H. (1959) : The ancestry of the modern Amphibia : A review of the evidence. Univ. Kansas Publ., Museum Natl. Hist., 12 : 155-180.
2. PARSONS, T. and E. WILLIAMS (1963) : The relationships of the modern Amphibia : A re-examination. The quarterly review of biology. 38, (1) : 26-53.