

Makale Bilgisi

Gönderildiği tarih: 27.05.2025
Kabul edildiği tarih: 20.06.2025

Article Info

Date submitted: 27.05.2025
Date accepted: 20.06.2025

İNSAN DENTAL VARYASYONUNDA EVRİMSEL SÜREÇLER: NÖTRALİZM VE ADAPTASYONUN ROLÜ

EVOLUTIONARY PROCESSES IN HUMAN DENTAL
VARIATION: THE ROLE OF NEUTRALISM AND ADAPTATION

Fatma Nur ERBİL 

Öğr. Gör. Dr., Burdur Mehmet Akif Ersoy Üniversitesi,
Fen Edebiyat Fakültesi Antropoloji Bölümü,
E-posta: fnerbil@mehmetakif.edu.tr

Anahtar sözcükler

Ölçülemeyen diş özellikleri; Nötral
evrim; Biyolojik uzaklık;
Adaptasyon; Doğal seçim

Keywords

Dental nonmetric traits; Neutral
evolution; Biodistance;
Adaptation; Natural selection

Öz

Popülasyonlar arasındaki biyolojik ilişkileri ve göç hareketlerini belirlemek için dişin morfolojik özelliklerini kullanan antropolojik çalışmalar, bu özelliklerin nötral evrimsel süreçlerle oluştuğu varsayımıyla yola çıkmaktadır. Nötral evrim yaklaşımına göre, gözlemlenen varyasyonlar, genetik sürüklenme ve kurucu etkisi gibi şansa bağlı olaylar tarafından şekillenmiştir. Nötral yaklaşımın zıttı olarak kabul edilen adaptif (uyumsal) yaklaşıma göre ise, diş özellikleri doğal seçim baskısı sebebiyle çevre şartlarına uyum sağlamış özelliklerdir. Adaptif yaklaşım, diş özelliklerinin tesadüfi olarak oluşmadıklarını, bireye fonksiyonel avantaj sağladıkları için pozitif seçilime uğradıklarını ileri sürmektedir. İnsan dışında gözlenen morfolojik varyasyonun çevresel baskılarla mı yoksa nötral bir şekilde mi evrimleştiğinin aydınlatılması önem arz etmektedir. Bu varyasyonun nötral olmadığı ve çevresel baskılarla şekillendiği varsayımı doğru ise, bu çalışmalar popülasyonlar arasındaki genetik ilişkiler yerine diyet ve iklim gibi etkileri yansıtacağından yanıltıcı sonuçlar verebilir. Bunun sonucu olarak, antropolojide geleneksel olarak kullanılan diş özelliklerinin biyolojik ilişkileri belirlemede güvenilirliği tehlikeye girecektir. Bu makalede, adaptif ve nötral evrim yaklaşımları ile ilgili literatür diş özellikleri bağlamında değerlendirilmiştir.

Abstract

Anthropological studies that use dental morphological traits to determine biological relationships and population movements rely on the assumption that these traits are formed by neutral evolutionary processes. According to the neutral evolutionary approach, observed variations are shaped by random events such as genetic drift and founder effects. In contrast to the neutral approach, the adaptive approach assumes that dental traits are traits adapted to environmental conditions due to natural selection pressure. The adaptive approach argues that dental traits do not occur by chance, but are subject to positive selection because they confer a functional advantage to the individual. It is important to clarify whether the morphological variation observed in human teeth is due to environmental pressures or whether it evolved neutrally. If the assumption that this variation is not neutral and is shaped by environmental pressures is correct, these studies may yield misleading results by reflecting influences such as diet and climate rather than genetic relationships between populations. Consequently, the reliability of dental traits traditionally used in anthropology to determine biological relationships would be compromised. In this article, the literature on adaptive and neutral evolutionary approaches in the context of dental traits is reviewed.

Giriş

Memeli evriminde, postkanin dişler morfolojik olarak gittikçe daha karmaşık bir yapıya ulaşmıştır. Memeli molar dişleri, mevcut üç dişin doğrusal konfigürasyonundan (trikonodont) üçgen konfigürasyona (tribosfenik) geçiş yaşamıştır. Tribosfenik diş konfigürasyonunun memelilerin yiyecekleri daha verimli bir şekilde ezmesini ve öğütmesini sağladığına ve çiğneme verimliliğini artırdığına inanılmaktadır (Koussoulakou vd., 2009). Zaman içinde, memeli dişlerinin morfolojisi yeni diş uçları ve özelliklerin eklenmesiyle daha da karmaşıklaşmıştır (Constantino vd., 2016). Dişin metrik ve ölçülemeyen özellikleri olarak adlandırılan bu özellikler antropolojik çalışmalarda popülasyon belirteci olarak sıklıkla kullanılmaktadır (Hanihara, 2008).

Ölçülemeyen diş özellikleri (nonmetric dental traits) güçlü genetik kontrol altında olduğu düşünülen dişlerin morfolojik özellikleridir. Bu özellikler, ekstra diş ucu (cusp) veya tüberkül gibi dişe hacim olarak katkısı olan pozitif özellikler olabileceği gibi oyuk veya girinti gibi negatif özellikler de olabilir (Marado and Campanacho, 2013). Tuberculum dentale, kürek biçimli kesici dişler (shovel-shaped incisors), hipokon, Carabelli tüberkülü ve parastil yaygın olarak çalışılan diş özelliklerine örnek olarak sayılabilir. Bu özelliklerin popülasyonlar arası frekansları karşılaştırılarak Sinodonty, Sundadonty, Afridonty ve Eurodonty gibi büyük diş kompleksleri önerilmiştir (Scott vd., 2018a, 2018b).

Diş morfolojisinde meydana gelen evrimsel değişimler her zaman açık ve net değildir. Hominin fosil kayıtlarında görüldüğü gibi genellikle çok yavaş meydana gelen değişiklikleri içerir (Jernvall vd., 2000). Bu durum, bir diş özelliğinin kökenini ve işlevini aydınlatmaya çalışan evrimsel çalışmalar için bir zorluk teşkil etmektedir. Bir özelliğin, hayatta kalma üzerindeki etkisi nedeniyle doğal seçim tarafından tercih edildiği için mi evrimleştiğini yoksa rastgele mi oluştuğunu belirlemek zordur. Yiyeceklerini işlemek için dişlerini kullanmak zorunda olan hayvanlar için dişlerin hayati önem taşıdığı bilinen bir gerçektir. Bu bağlamda, dişler, taç ve kökten oluşan bir bütün olarak düşünüldüğünde hayvanın hayatta kalabilmesi için gerekli temel elementlerse diş üzerinde gözlemlediğimiz morfolojik varyasyonların da hayatta kalma ve uyum başarısı üzerine etkisi olduğunu düşünmek mümkün müdür? Diğer bir deyişle, dişin taç ve kök özellikleri yaşanan çevreye uyum sonucu oluşan adaptif özellikler midir? (Scott vd., 2018b).

Popülasyonların kendine özgü dental karakterler taşıdığı daha önce yapılmış antropolojik çalışmalar sayesinde bilinmektedir (Hanihara, 2008; Scott vd. 2018a, 2018b). Bazı diş özellikleri belli popülasyonlarda oldukça yüksek frekanslara ulaşırken, aynı diş özellikleri diğer

popülasyonlarda düşük frekanslarda gözlenebilir. Bu farklılıkların kökenini anlamaya ve açıklamaya çalışan iki görüş karşımıza çıkmaktadır. İlki, bu özelliklerin bireylerin yaşadığı ortama uyumunu kolaylaştırmak amacıyla meydana gelen özellikler olduğunu savunan adaptif (uyumsal) evrim yaklaşımıdır (Mayr, 1983). Adaptif evrim anlayışına göre bu özellikler sağladıkları fonksiyonel avantajlar bakımından bireylerin uyum başarısını artırmaktadır. Diğer bir yaklaşım ise ölçülemeyen diş özelliklerinin bireye herhangi bir avantaj veya dezavantaj sağlamadığını ve dolayısıyla bireyin uyum başarısı ile bağlantısının olmadığını savunan nötral evrim yaklaşımıdır (Kimura, 1968). Bu yaklaşıma göre genetik sürüklenme ve kurucu etkisi gibi şans olayları bu özelliklerin popülasyon içi frekans artışına sebep olan temel mekanizmalardır.

Biyolojik mesafeyi belirlemek için diş morfolojisini kullanan çok sayıda çalışma, bu özelliklerin nötral süreçlerle şekillendiğini ve popülasyonlar arası demografik ilişkileri yansıttığını varsaymaktadır (Hubbard vd., 2015; Irish vd., 2020). Bu sebeple, diş özelliklerinin doğal seçim açısından adaptif mi yoksa nötral mi olduğu sorusunun cevaplanması önem teşkil etmektedir. Özelliklerin nötral süreçlerle şekillendiği varsayımının yanlış olması durumunda bu çalışmalar popülasyonlar arasındaki genetik ilişkilerden ziyade çevresel etkileri yansıtacağından yanıltıcı olabilir. Bu makalede, bahsedilen iki yaklaşım ile ilgili literatür değerlendirilmiştir.

Adaptif (Uyumsal) Evrim Yaklaşımı

Ölçülemeyen diş özelliklerinin adaptif olduğunu savunan görüşler bu özelliklerin fonksiyonel avantajlarının olduğunu ileri süren yaklaşımlardır. Bazı araştırmacılar, diş özelliklerinin hepsinin olmasa da bir kısmının adaptif olduğunu ve doğal seçilimin bu özelliklerin popülasyon içi artışını desteklediğini öne sürmüştür. Bu yaklaşıma göre bazı özellikler dişe ekstra kuvvet ve dayanıklılık sağlayarak dişi destekler (Scott vd., 2018b).

Ölçülemeyen diş özelliklerinin fonksiyonel avantajı söz konusu olduğunda kürek biçimli kesici dişler en çok tartışılan diş özelliklerinden biri olmuştur. Kürek biçimli dişler, alt ve üst ön dişlerin (kesici ve kanin dişler) lingual yüzeyindeki mesial ve distal çıkıntılar olarak tanımlanabilir (Turner vd., 1991). Bu özellik Asya ve Asya kökenli popülasyonları diğer dünya popülasyonlarından ayırt etmek için sıkça kullanılmaktadır. Dahlberg (1963)'e göre bu özellik kesici ve kanin dişlere dayanıklılık vermesi bakımından avantaj sağlamaktadır. Araştırmacıya göre, kürek biçimli kesici dişlerin sıklıkla görüldüğü Japon çocukların üst kesici dişlerinde kırılmalar bu özelliğin görüldüğü Avrupalı ve Amerikalı çocuklarla karşılaştırıldığında daha nadir yaşanmaktadır.

Kürek biçimli diş varyasyonunun dünya çapındaki yayılımının iklimsel, kültürel ve antropometrik değişkenlerle ilişkisini araştıran Mizoguchi (1985), kürek biçimli dişlerin enleme pozitif, yıllık sıcaklıkla negatif ilişki içinde olduğunu bulmuştur. Ayrıca, bu özelliğin süt sağma pratiği ile ters korelasyonda olduğunu tespit etmiştir. Bu sonuçlardan yola çıkan yazar, yüksek enlemlerde avcı toplayıcı yaşam tarzına sahip topluluklarda yüz yapısının bir parçası olan kürek biçimli dişlerin güçlü ısırma kuvveti sağlaması bakımından avantaj sağladığı çıkarımını yapmıştır. Yazara göre, et ağırlıklı beslenen bu topluluklarda böylesine güçlü ısırma kuvveti aranan bir özellik olmalıdır.

Kürek biçimli dişlerin yanı sıra Carabelli özelliği veya tüberkülü de sıkça çalışılan diş özelliklerindendir. Carabelli özelliği, üst molar dişlerin mesiolingual diş ucu (protokon) üzerinde görülen bir özelliktir. Bu özellik oyuk, çöktüntü gibi diş minesinin içine doğru giren negatif bir form alabileceği gibi molar dişin dört ana ucunun (protokon, parakon, metakon ve hipokon) büyüklüğüne de ulaşabilir. Mizoguchi (1993) yaptığı çalışmada Carabelli özelliğinin belirli çevresel ve kültürel bağlamlarda adaptif bir öneme sahip olduğunu öne sürmüştür. Dünya popülasyonları arasında gözlemlenen Carabelli özelliği frekans farklılıklarının sebebinin yerel çevresel seçici faktörler sebebiyle meydana gelip gelmediğini bulmaya çalışmıştır. Yazarın gözlemine göre, Carabelli özelliği, kuru ve soğuk iklimlerde yaşayan ve ağırlıklı olarak süt tüketen topluluklarda sıklıkla görülmektedir. Çalışmaya göre, Avrupa ve Orta Doğu popülasyonları tarımın başlamasıyla birlikte diş boyutlarında küçülme yaşamıştır. Yoğun süt tüketiminin başlaması büyük dişlere olan talebi azaltmış ve dolayısıyla diş boyutunun küçülmesine yol açmıştır. Öte yandan, üst birinci molar diş üzerinde devam eden biyomekanik talep nedeniyle, bu dişe ekstra bir yapı eklenerek güçlendirilmesini, yani Carabelli özelliğini gerektirmiştir.

Benzer şekilde, Dahlberg (1963), modern insan diş boyutunun (buccolingual çap) Pleistosen boyunca önemli ölçüde azaldığını öne sürmektedir. Ayrıca, Avrupalılar ve Orta Doğulular gibi bazı popülasyonların, dünyanın geri kalan popülasyonlarına göre boyut ve biçim açısından daha fazla küçülme yaşadığını savunmaktadır. Yazar, Pleistosen'de yaşanan diş küçülmesinin, dişler üzerindeki baskının azalmasının bir sonucu olduğunu savunmaktadır. Ateşin keşfi ve kontrol altına alınmasıyla birlikte dişler üzerindeki baskı azalmıştır. Ayrıca, aletin icadı ve kullanımı yiyecek hazırlamayı kolaylaştırmış ve bu da dişler üzerindeki baskıyı azaltmıştır. Dahlberg, diş boyutu küçülmesinin farklı popülasyonlarda farklı oranlarda görülmesinin evrimsel bir öneme sahip olduğunu ileri sürmektedir. Örneğin, Avrupalılar, Yerli Amerikalılara kıyasla en fazla diş küçülmesi yaşamıştır çünkü

Avrupalılar için daha büyük dişler hayatta kalmak için gerekli değildir. Bu bağlamda, Yerli Amerikalılar'ın daha büyük dişlere ve kürek şeklinde kesici dişlere sahip olması bu özelliklerin zorlu ortamlara uyum sağlamalarına yardımcı olması açısından önemlidir. Bunlara ek olarak Dahlberg, birçok diş özelliğinin genetik sürüklenmenin bir sonucu olabileceğini, ancak Carabelli özelliği, kürek biçimli kesici dişler ve diş boyutu gibi özelliklerin genetik sürüklenme gibi tesadüfi mekanizmaların sonucu oluşmadığını, aksine adaptasyon sonucu oluştuğunu savunmaktadır.

Dobzhansky (1956)'ye göre bir özellik organizmanın tüm gelişimsel sisteminden ayrı düşünülemez. Araştırmacı bir özelliği, organizmanın genotipi ve maruz kaldığı ortamlar tarafından belirlenen tüm gelişimsel yörüngenin yalnızca bir yönü olarak tanımlar. Genler bir özelliği tek başına belirlemez, bunun yerine genler, çevrenin de etkisiyle, nihai fenotiple sonuçlanan gelişimsel modellerin yörüngesini veya yolunu belirler. Bu nedenle, doğal seçilime tabi olan, tek başlarına özellikler değil, genotipler ve bütün sistemlerdir. Belirli bir ortamda daha iyi üreme başarısı avantajı sağlayan genotipler, daha iyi bir adaptif değere sahip olacaktır. Genotipler tüm sistemi belirlediğinden, doğal seçim tek tek özellikler üzerinde değil, tüm sistemler üzerinde etkili olacaktır. Dolayısıyla, bir organizmanın özelliklerini bir mozaığın taşları ya da bir yapbozun parçaları gibi tekil birimler ya da karakterler olarak göremeyiz. Bu açıdan bakıldığında, bazı özelliklerin adaptif öneminin belirsiz olması normaldir çünkü *“çoğu özelliğin adaptif önemini göremememiz sadece bilgisizliğimizin bir ölçüsüdür”* (Dobzhansky, 1956:339). Bir özelliğin adaptif değerinin ilk bakışta bizim için açık olmaması, o özelliğin adaptif olmadığı anlamına gelmez.

Dobzhansky (1956) gibi Mizoguchi (2013) de çevrenin genotipe ve nihai fenotipe olan önemine vurgu yapmaktadır. Mizoguchi (2013), genlerin popülasyonda nasıl ortaya çıktığı ve yaygınlaşarak sabitlendiği sorusunun sadece genlere bakılarak yanıtlanamayacağını savunmaktadır. Bunun yerine, bir genin ve ardından bir fenotipin popülasyonda yaygınlaşmasına neden olan faktörleri anlamak için insanların yaşadığı çevre şartlarına bakmamız gerektiğini söylemiştir. Mizoguchi çalışmasında, taç büyüklüğü, kürek biçimli kesici dişler ve Carabelli tüberkülü özelliklerinin coğrafi yayılımının bazı çevresel faktörler ile olan ilişkisini değerlendirmektedir. Bu çalışmada bulunan ilişkilerin, diş karakterlerinin son derece uyarlanabilir olduğunu ve genetik sürüklenme gibi rastgele bir olayın sonucu olmaktan ziyade çevresel faktörlerden etkilendiğini göstermiştir.

Genetik Varyantlarda Pozitif Seçilim

Günümüzde belirli diş morfolojilerine ve patolojilerine neden olan birçok gen tanımlanmıştır. Genetik analizler, bu genlerde bulunan bazı varyantların spesifik toplumlarda pozitif seçilime uğradığı ve popülasyon içi görülme sıklıklarında ciddi artışlar yaşandığını göstermektedir. Ancak, bu varyantların popülasyonda nasıl ortaya çıktığı ve sabitlendiği sorusu hala netlik kazanamamıştır. Adaptif yaklaşıma göre, bu varyantların yayılması tesadüfi değildir; fonksiyonel avantaj sağlamaları bakımından önemlidir. Bu varyantların seçilmelerinde çevresel ve kültürel etmenler ve beslenme alışkanlıklarının etkili olduğu tahmin edilmektedir.

Bir varyantın pozitif seçilimine EDAR (Ectodysplasin A Receptor) geni iyi bir örnektir. Bu gen, diş, saç, ter ve meme bezleri gibi ektodermal organların oluşumundaki rolüyle bilinir (Mustonen vd., 2003; Tucker vd., 2000). EDAR genindeki mutasyonların diş, saç ve ter bezlerinin anormal gelişimine neden olan hipohidrotik ektodermal displaziye (HED) neden olduğu da bildirilmiştir (Tucker vd., 2004). EDAR'da bulunan V370A (T1540C veya rs3827760) varyantının Doğu Asya ve Yerli Amerikalı popülasyonlarında güçlü bir pozitif seçilim altında olduğu kaydedilmiştir. T1540C'nin diş morfolojisiyle olan bağlantısını araştıran Kimura vd. (2009), bu varyantın Japon bireylerde kürek biçimli kesici dişler (shoveling) ve çift taraflı kürek biçimli kesici dişler (double shoveling) ile ilişkili olduğunu tespit etmiştir. Çalışmanın sonuçlarına göre bu alel, popülasyonda kürek biçimli diş ifadesindeki toplam varyansın %18,9'unu açıklamıştır. Bu özelliğin kalıtsallığı (heritability) daha önce 0,75 olarak hesaplanmıştır. Dolayısıyla, %18,9'luk oran bu özellik için kalıtsallığın neredeyse %25'ini açıklamaktadır.

EDAR 370A varyantının kökenini ve fenotipik etkilerini araştırdıkları çalışmalarında Kamberov vd. (2013), varyantın yaklaşık 30.000 yıl önce Çin'de tek bir kökene sahip olduğunu bulmuşlardır. Varyantın neden olduğu fenotipik etkileri izole etmek için knockin fareleri kullanarak yaptıkları deneylerde 370A varyantına sahip farelerde, saç kalınlığının arttığını gözlemlemişlerdir. Ayrıca varyant, meme bezi yoğunluğunun artmasına ve ekrin bezlerinin sayısının artmasına neden olmuştur. Elde ettikleri sonuçlardan yola çıkan yazarlar, 370A varyantının kıl kalınlığı, diş şekli, meme ve ekrin bezleri üzerindeki pleiotropik etkileriyle birlikte yayılmasının bu popülasyonlarda evrimsel olarak avantajlı olabileceğini öne sürmektedir.

Bahsedilen özelliklere ek olarak, Park vd. (2012)'nin yaptığı çalışmaya göre EDAR 370A, ön dişlerin mesiodistal çapı ve alt molar dişlerde hipokonülidin varlığıyla ilişkilidir. Genel olarak, bu sonuçlar EDAR 370A'nın Asya popülasyonlarında birden fazla diş özelliğini

etkilediğini ve Sinodonty-Sundadonty dentisyon farklılaşmasına yol açan faktörlerden biri olabileceğini göstermektedir. Bu genetik varyantın asıl hedefinin hangi özellik olduğu henüz aydınlatılmamıştır. Park vd. (2012)'ye göre, 'genetik otostop' (genetic hitchhiking) mekanizması sebebiyle bazı fenotipler doğal seçilimin asıl hedefi olmadığı halde seçilimin asıl hedefi olan fenotiplerle birlikte kalmış olduğu için varyantla bağlantılıymış gibi görünüyordur olabilir.

Arkeolojik ve genetik kanıtlar, Amerikan yerlilerinin 28.000-18.000 yıl önce Son Buzul Çağı'nda Bering bölgesini işgal ettiğini göstermektedir (Hlusko vd., 2018). Bu bölgede düşük UV ışını sebebiyle D vitamini sentezi tehlikeli seviyelere inmektedir. Düşük D vitamini oranlarının ise bağışıklık sistemi üzerinde birçok olumsuz etkisi vardır. Bu sorunun üstesinden gelmek için, Bering bölgesi gibi yüksek enlemlilerde yaşayan insan topluluklarında D vitamini sentezini kolaylaştırdığı için açık deri rengi pozitif seçilime uğramıştır. Ayrıca, D vitamininden zengin diyetlerle düşük D vitamini seviyelerini yükseltmek mümkündür. Bunlara rağmen, hamile ve emziren kadınlar için bu tür ekstrem koşullar yeterli miktarda D vitamini sağlamayacaktır. Bu nedenle, Bering bölgesine yerleşmek Amerikan yerlileri için yeni adaptasyonlar gerektirmiştir. Hlusko vd. (2018)'ne göre, bu popülasyonlarda EDAR V370A varyantı pozitif seçilime uğramıştır. Bunun sebebi ise V370A varyantının, meme süt kanalını artırması, daha fazla süt üretimini ve dolayısıyla anneden bebeğe daha fazla besin sağlanmasını kolaylaştırmasıdır.

Pozitif seçilime uğradığı düşünülen bir diğer gen ise PAX9 genidir (Pereira vd., 2006). PAX9 evrimsel olarak oldukça korunmuş ve diş gelişimi için önemli bir genidir. Bu genin odontogenez sırasında silinmesinin diş gelişiminde duraklamaya neden olduğu fareler üzerinde yapılan deneylerle gösterilmiştir (Peters vd., 1998). Ayrıca, PAX9 insanlarda hipodonti ve oligodonti ile ilişkilendirilmiştir (Nieminen vd., 2001). Yapılmış çalışmalar, bu genin hem kodlayan hem de kodlamayan bölgelerinde düşük genetik çeşitlilik olduğunu bulmuşlardır. Pereira vd. (2006) yaptığı çalışmada, bu gende en fazla genetik çeşitliliğin ekzon 3'te yer aldığını tespit etmiştir. Buldukları mutasyonlardan birinin (Ala240Pro) PAX9 protein yapısını ve protein etkileşimlerini etkileyebileceğinden nötral olmayabileceğini savunmaktadırlar. Pereira vd. (2006), bu mutasyonun üçüncü molar agenezisi ile ilişkili olabileceğini ve bu özelliğin pozitif seçilime uğradığını düşünmektedir. Evrimsel açıdan bakıldığında, ateşin keşfinden bu yana insanların yiyecek hazırlama ve yaşam tarzlarındaki değişiklikler nedeniyle insanlarda diş sayısının azalması ve üçüncü azı dişlerine giderek daha az ihtiyaç duyulması yönünde bir eğilim olduğu bilinmektedir. Bu nedenle, çalışmaya göre, PAX9 genindeki mutasyonlara bağlı

üçüncü molar agenezisi insanlar için avantajlı olabileceğinden bu gende bulunan mutasyon pozitif seçim altında olabilir.

Nötral Evrim Yaklaşımı

Motoo Kimura 1968 yılında memelilerdeki mutasyon oranları üzerine yaptığı gözlemlerden yola çıkarak nötral evrim teorisini ortaya atmıştır. Genetik veriler üzerinde yaptığı matematiksel hesaplamalar sonucunda, memelilerin daha önce öne sürülenden çok daha hızlı mutasyona uğradığını tespit etmiştir. Bu nedenle Kimura, mutasyon oranının çok yüksek olması ve çok hızlı gerçekleşmesi sebebiyle, bu mutasyonların çoğunun doğal seçim bakımından nötral olması gerektiğini, diğer bir deyişle, herhangi bir adaptif değere sahip olmadıklarını savunmuştur. Bu nedenle, popülasyonların genetik yapısını şekillendiren mekanizmanın doğal seçim değil, rastgele genetik sürüklenme olduğuna dikkat çekmiştir (Kimura, 1968).

Kimura 1968'de nötral teoriyi ortaya attığında elinde teorisini destekleyecek yeterli genetik data mevcut değildi. İlerleyen yıllarda, DNA dizileme tekniklerinin ilerlemesiyle birlikte, Kimura 1991'de yayınladığı çalışmasında nötral evrim teorisini destekleyen güçlü kanıtları bir araya getirmiştir. Örneğin, bir amino asit kodonunda baz değişikliğine neden olan ancak amino asidi ve nihai protein ürününü etkilemeyen mutasyonlar olan eş anlamlı mutasyonların keşfi nötral teoriye ciddi kanıt sağlamıştır. Bir başka bulgu da genomun "sessiz" bölgeleri olarak adlandırılan protein üretmeyen intron bölgelerinde çok sık mutasyonun meydana geldiği gerçeğidir. Bu tür mutasyonlar büyük olasılıkla zararsızdır ve nötral oldukları için doğal seçilime tabi değildir. Sonuç olarak, Kimura (1991)'ya göre, evrimsel çalışmalar neo-Darwinist evrim teorisi ile kısıtlanmak yerine rastgele genetik sürüklenmenin etkilerini dikkate almalıdır.

Nötral evrim teorisi, popülasyon içindeki birçok genetik varyasyonun, organizmanın uyum başarısını önemli ölçüde etkilemeyen rastgele mutasyonların sonucu olduğunu ileri sürer. Bu mutasyonlar nötraldir çünkü meydana gelen mutasyonlar amino asit kodon dizisinde değişime yol açsa da protein düzeyinde değişime sebep olmayacağından organizmanın uyum başarısı üzerine etkisi yoktur (Kimura, 1991). Buna karşılık, nötral mutasyonlar uzun vadede birikip bir araya gelerek evrimsel değişimlere sebep olabilirler. Nötral evrim teorisi, belirli özelliklerin hayatta kalma ve üreme açısından avantaj veya dezavantajlarına bağlı olarak bir popülasyonda daha fazla veya daha az yaygın hale geldiğini öne süren Neo-Darwinci evrim teorisine tezat oluşturmaktadır. Doğal seçim özelliklerin adaptif önemini vurgularken, nötral evrim genetik çeşitliliğin şekillenmesinde şansın rolünü vurgular ve evrimsel değişimin çoğunun avantajlı özelliklerden

bağımsız olarak gerçekleşebileceğini öne sürer (Holderegger vd., 2006; Scott vd., 2018b).

Bu bağlamda, diş morfolojisinde gözlemlenen morfolojik varyasyonun nötral mekanizmalarla mı yoksa doğal seçilimin etkisiyle mi meydana geldiği sorusu gündeme gelmektedir. Primat dişlerinin milyonlarca yıllık evrimsel sürecini incelediğimizde bu süreçte parakonid gibi bazı diş uçlarının ortaya çıkıp yok olduğuna şahit oluruz (Blankenship-Sefczek, 2019). Scott vd. (2018b)'ne göre, bu denli büyük değişimler yüzlerce jenerasyon boyunca birbirinden izole kalmış grupların seçim baskısı sebebiyle çevreye adapte olmalarının sonucu olarak meydana gelmektedir. Buna karşılık, popülasyonların alt popülasyonlarında daha kısa vadede meydana gelen daha küçük çaplı morfolojik varyasyon, kurucu etkisi ve genetik sürüklenme gibi şans olayları sonucu oluşur. Morfolojik bir özelliğin doğal seçim mi yoksa genetik sürüklenme sonucu mu ortaya çıktığının tespit edilmesi oldukça zor olsa da bu konuda geliştirilmiş bazı yöntemler mevcuttur. Genetik uzaklık analizi, genetik sürüklenmenin diş varyasyonlarına olan etkisini tespit etmenin yollarından birisidir.

Popülasyonlar arası biyolojik mesafeyi tespit etmek için diş özellikleri frekanslarının karşılaştırılması sıklıkla kullanılan bir yöntemdir. Arizona State University Dental Anthropology System (ASUDAS) diş özelliklerini kaydetmek için kullanılan standart bir prosedür haline gelmiştir (Turner vd., 1991). ASUDAS'ta kırkın üzerinde diş ve kök özelliği detaylı bir şekilde tanımlanmış ve referans plaklarla üç boyutlu görselleştirmeleri yapılmıştır. ASUDAS özelliklerinin nötral evrimsel süreçler sonucu oluştuğu, yüksek oranda kalıtsal olduğu ve bu sebeple, genetik bilgiye ulaşamadığı durumlarda popülasyonlar arası genetik uzaklığın tespit edilmesinde iyi bir araç olduğu varsayılmıştır (Scott vd., 2018b). Bu varsayımın doğruluğunu test eden çalışmalar, aynı popülasyona ait nötral genetik belirteçler ve dental morfolojik verinin birbiri ile korelasyon halinde olup olmadığını incelemiştir.

Diş morfolojisi verilerinin nükleer DNA verileriyle bölgesel ölçekte örtüşüp örtüşmediğini test etmek için yaptıkları çalışmada Hubbard vd. (2015) Kenya'daki dört etnik popülasyonu karşılaştırmıştır. Bu çalışma, aynı bireylere ait mikrosatelit genetik ve morfolojik verileri kullanması ve standartlaştırılmış bir diş skorlama yöntemi (ASUDAS) kullanması bakımından önceki çalışmalardan farklıdır. Araştırmacılar, arkeolojik bir örneklem yerine, nüfus geçmişleri bilinen yaşayan grupları seçmiş ve hesaplanan biyolojik mesafelerin grupların nüfus geçmişleriyle eşleşip eşleşmediğini test etmişlerdir. Elde ettikleri sonuçlar, genetik ve dental mesafe matrisleri arasında orta ila güçlü ancak anlamlı olmayan bir korelasyon olduğunu göstermektedir. Çalışmanın sonuçlarından yola çıkarak araştırmacılar, genetik ve

morfolojik verilerin birbiriyle korelasyon içinde olduğunu ve her iki verinin de dört grup arasında zaten bilinen etnik farklılıkları tahmin etme konusunda etkili olduğunu savunmaktadır. Genetik verinin erişilemediği durumlarda, diş özelliklerinin bölgesel ve yerel popülasyonların popülasyon geçmişlerini aydınlatmak için kullanılabileceğini belirtmişlerdir. Ancak genetik verinin, popülasyonlar arası mesafeyi tespit etmede dental veriden daha ayrıntılı bilgi verdiğini de eklemişlerdir.

Hubbard vd. (2015)'in çalışmasına benzer şekilde ancak bölgesel ölçek yerine küresel ölçekte gerçekleştirdikleri çalışmalarında Rathmann vd. (2017), diş özelliklerinin genetik olarak nötral olup olmadıklarını test etmişlerdir. Araştırmacılar, metrik ve ölçülemeyen diş özellikleri ile nötral genetik lokusları (SNP'ler ve STR'ler) kullanarak biyolojik mesafelerin korelasyonlarını karşılaştırmışlardır. Dünyanın dört bir yanındaki popülasyonlardan mevcut genomik ve dental fenotipik veri tabanlarını kullanmışlardır. 19 popülasyon için eşleşmiş SNP ve diş verilerini, 13 popülasyon için eşleşmiş STR ve diş verilerini kullanmışlardır. Burada eşleşmeden kasıt, aynı bireylerden hem genetik hem de dental veri elde etmek değil, aynı popülasyona ait farklı bireylerden genetik ve dental veriler elde etmektir. Çalışmada, genetik (nötral genetik lokuslar) ve fenotipik (metrik ve ölçülemeyen özellikler) verilerden elde edilmiş biyolojik mesafe korelasyonlarını karşılaştırmak için R-matris yöntemi kullanılmıştır. Çalışmanın sonuçları hem metrik hem de ölçülemeyen diş fenotiplerinin, küresel olarak popülasyonlar arasındaki biyolojik mesafeyi tahmin etmede başarılı olduğunu göstermektedir. Bu nedenle çalışma, diş özelliklerinin insan popülasyonlarının akrabalık ilişkilerini ortaya çıkarmak için yararlı araçlar olduğunu kanıtlamaktadır. Ancak yazarlar, korelasyon katsayılarından yola çıkarak dental fenotipik varyasyonun büyük çoğunluğunun nötral genetik farklılıklar olarak açıklanamayacağını, doğal seçim gibi stokastik olmayan bazı faktörlerin bu varyasyondan sorumlu olduğunu düşünmektedirler. Bu sebeple, biyomesafe çalışmalarında kullanılacak diş özelliklerinin dikkatli bir şekilde seçilmesi konusunda uyarılmaktadırlar.

Bahsedildiği gibi, ASUDAS diş özelliklerinin seçim bakımından nötral özellikler olduğu varsayılmış ve bu sebeple bu özellikler insan popülasyonlarının göç geçmişini başarılı bir şekilde yansıttıkları için biyolojik mesafe çalışmalarında sıklıkla tercih edilmişlerdir. Bu varsayımı test etmek için birçok girişimde bulunulmuş ancak ASUDAS diş özelliklerinin genetik ilişkileri ortaya çıkarmak için kullanılabileceği iddiası konusunda karışık sonuçlar elde edilmiştir. Irish vd. (2020) yaptıkları çalışmada ASUDAS özellikleri hakkındaki bu karışıklığı gidermeyi ve insan popülasyonlarının genetik akrabalığını doğru bir şekilde tahmin etme kapasitelerini açıklığa kavuşturmayı

amaçlamışlardır. Çalışmada 12 Afrika ve 32 küresel insan popülasyonu incelenmiş ve ölçülemeyen diş özellikleri ile nötral genomik belirteçler karşılaştırılmıştır. Sonuçlara göre, 36 ASUDAS diş özelliğinden elde edilen Mean Measure of Divergence (MMD) değerleri ile 350.000'den fazla tek nükleotit polimorfizminden (SNP) elde edilen F_{st} değerleri anlamlı pozitif korelasyonlar göstermiştir. Irish vd. (2020), genetik analizlerin maliyeti ve gerektirdiği vakit göz önünde bulundurulduğunda, ASUDAS özelliklerinin genetik verilerin yokluğunda popülasyonlar arası genetik mesafeyi ölçmekte kullanılabileceği kararını vermişlerdir.

Birçok çalışma, dişlerin dış mine yüzey (Outer Enamel Surface - OES) özelliklerinin yüksek oranda kalıtsal olduğunu ve nötral olarak evrimleştiğini göstermiştir. Bununla birlikte, OES'in altındaki destekleyici doku olan mine-dentin birleşimi (Enamel-Dentin Junction - EDJ), OES'e kıyasla daha az çalışılmıştır. EDJ, genetik süreçleri daha iyi yansıtmayı, çevresel faktörlerden daha az etkilenmesi ve OES'e göre daha az aşınmaya maruz kalması sebebiyle diş gelişimi, evrimi ve popülasyon hareketleri hakkında önemli bilgiler sağlamaktadır. Yaptıkları çalışmada Monson vd (2020) küresel EDJ varyasyonlarının dünya genelinde nötral genetik varyasyonlarla ilişkili olup olmadığını araştırmaktadır. Ayrıca, küresel EDJ morfolojik varyasyonlarının Afrika'dan çıkış hipotezi ile uyumlu olup olmadığını da incelemektedirler. Tüm kıtalardan 161 Holosen modern insanın birinci molar dişlerinin EDJ'sini micro-CT ile incelemişlerdir. Elde ettikleri sonuçlar, EDJ varyasyonunun global dağılımı ile nötral genetik belirteçlerin global dağılımı arasında önemli bir korelasyon olduğunu göstermekte ve bu da diş özelliklerinin adaptasyondan ziyade genetik sürüklenme ve göçün bir sonucu olduğunu ortaya koymaktadır. Ancak çalışmanın sonuçları, popülasyonların Afrika'dan uzaklaştıkça genetik olarak da uzaklaştığını ve Afrika'nın en yüksek varyasyonu gösterdiğini öngören Afrika'dan çıkış kuramıyla çelişmektedir. Monson vd. (2020) bu sonucun muhtemel sebebinin Afrika dışındaki insan popülasyonları arasında gerçekleşmiş yüksek karışım olayları ve soyu tükenmiş hominid gruplarından gelen potansiyel genetik girdi sebebiyle çeşitliliğin yükselmiş olabileceğini düşünmektedir. Bu çalışmada bazı Asya popülasyonlarının Afrika popülasyonlarından daha fazla genetik çeşitliliğe sahip olduğu bulunmuştur ki bu da kuramın beklentilerine ters düşmektedir.

Birçok araştırmacının yaklaşımına göre, nötral genetik varyasyonu tespit etmek amaçlı yapılan çalışmalara ne kadar çok diş özelliği dahil edilirse çalışma o kadar güvenilir sonuçlar verecektir. Ancak Rathmann ve Reyes-Centeno (2020), doğal seçim ve adaptasyon gibi nötral olmayan ve tesadüfi olmayan evrimsel mekanizmaları yansıttıkları için bazı diş özelliklerinin

popülasyonlar arası genetik mesafeyi belirlemeyi amaçlayan çalışmalar için uygun olmadığını savunmaktadır. Rathmann ve Reyes-Centeno (2020), bu tür çalışmalar için hangi özelliklerin veya özellik kombinasyonlarının en uygun olduğunu belirlemek için 27 diş özelliğini ve 134 milyon olası kombinasyonun tamamını test etmişlerdir. Çalışmanın sonuçlarına göre, tek tek diş özellikleri yerine birden fazla diş özelliğinin kombinasyonu nötral genetik varyasyonu en iyi şekilde yansıtmaktadır. Çalışmada nötral genetik varyasyonla en iyi korelasyon gösteren 267 özellik kombinasyonu tespit edilmiştir. 267 özellik kombinasyonunda ortak olan beş özelliğin ise kanin mesial sırt (canin mesial ridge), kanin distalinde fazladan sırt oluşumu (distal accessory ridge), protostilid (protostylid), lingual tüberkül sayısı (lingual cusp number) ve alt molar tüberkül 6 (cusp 6) olduğunu tespit etmişlerdir. Antropolojik çalışmalarda sıklıkla kullanılan kürek şeklindeki kesici dişler, Carabelli özelliği ve alt molar kök sayısı gibi 267 özellik kombinasyonuna dahil edilmeyen bazı özelliklerin büyük olasılıkla doğal seçim veya hominin karışımının sonucu olduğu çıkarımını yapmışlardır.

Sonuç

Ölçülemeyen diş özellikleri uzun yıllar insan evrimi ile ilgili önemli soruların aydınlatılmasında bir araç olarak kullanılmıştır. Bu özellikler, popülasyon hareketleri, akrabalık ilişkileri, filogenetik sınıflandırmalar gibi antropolojide önemli konularda önemli bilgiler sunmuştur (Bailey, 2006; Hanihara, 2008). Ölçülemeyen diş özelliklerinin bu çalışmalarda kullanılmasına olanak sağlayan en önemli yanı ise bu özelliklerin yüksek derecede kalıtsal olması ve nötral bir şekilde evrimleştiği varsayımı olmuştur. Bu sebeple, bütçe problemleri veya genetik analizler için antik örneklerin tahrip edilmek istenmemesi gibi çeşitli sebeplerle genetik veriye erişilemediği durumlarda bireylerin ve popülasyonların genetik bilgisini yansıtmaları açısından diş özellikleri önemli bir araç olmuştur. Bu bağlamda, bu özelliklerin primatlarda ne tür evrimsel mekanizmalar tarafından şekillendiği sorusunun cevaplanması antropolojik çalışmalar açısından büyük önem teşkil etmektedir.

Yiyecekleri çiğneme görevi gören dişlerin bireyin uyum başarısını artırdığı bilinen bir gerçektir. Ancak insan dişlerinde gözlemlenen morfolojik varyasyonun bireyin uyum başarısına etkisi merak edilmiş ancak henüz aydınlatılamamıştır. Bu varyasyonun nötral olarak evrimleştiği varsayımının doğru olması durumunda bu özellikler popülasyonlar arası biyolojik/genetik mesafeyi ve göç hareketlerini doğru bir şekilde yansıtabilecektir. Bu sayede, Afrika'dan çıkış teorisi gibi antropolojide uzun yıllardır araştırılan konulara diş özelliği varyasyonu bilgi sağlayabilecektir (Monson vd., 2020). Öte yandan, diş özelliklerinin doğal seçim mekanizması sonucu yaşanan çevreye uyum olarak geliştirilmiş adaptasyonlar olduğu,

diğer bir deyişle nötral olmadıkları varsayımı doğru ise bu özelliklerinin popülasyonlar arası biyolojik/genetik mesafe ve göç hareketleri çalışmalarında kullanılması sakınca teşkil edecektir. Bu durumda, insanın kökeni ve biyolojik çeşitliliğinin evrimi gibi konularda daha yararlı bilgiler sunabilecektir (Monson vd., 2020).

Bu çalışmada, insan diş özelliklerinin evrimsel kökenini açıklamaya çalışan adaptif ve nötral evrim yaklaşımları değerlendirilmiştir. Geçmişte yapılmış çalışmalar kürek biçimli kesici dişler ve Carabelli tüberkülü gibi bazı diş özelliklerinin dişin dayanıklılığını artırmak gibi işlevsel avantajlar sağladığını düşündürmektedir. Kürek biçimli kesici dişler ile EDAR geninde bulunan bir varyantın ilişkilendirilmesi ve bu varyantın Asya ve Yerli Amerikalı popülasyonlarda pozitif seçim altında olduğunun belgelenmesi de bu özelliğin adaptif olduğu görüşünü desteklemektedir. Öte yandan, diş morfolojisinin adaptif olmadığını, herhangi bir işlevinin olmadığını ve tamamen tesadüfi olaylar sonucu oluştuğunu kanıtlayan çalışmalar da yapılmıştır. Bu çalışmalar dental morfolojik varyasyon ile nötral genetik varyasyonun pozitif bir korelasyon içinde olduğunu göstermiştir. Ancak bazı çalışmalar bu korelasyonun her diş özelliği için geçerli olmadığını, bazı diş özelliklerinin doğal seçim sonucu yaşanan çevreye adaptasyon sonucu oluştuğunu ve bu sebeple de bu özelliklerin popülasyon hareketlerini yansıtmadığını ortaya koymuştur.

Elimizdeki bulgular ışığında her diş özelliğinin aynı evrimsel süreçle şekillendiğini iddia etmek olanaksızdır. Her morfolojik özellik kendi evrimsel geçmişi, kalıtım şekli ve çevre şartları bağlamında değerlendirilmelidir. Onlarca diş özelliği ayrı ayrı incelendiğinde seçilimsel ya da adaptif öneminin anlaşılması kolay olmayabilir. Morfolojik bir özelliğin adaptif mi nötral mi olduğu sorusunun cevaplanabilmesi için özelliğin ne tür genetik süreçler sonucu oluştuğunun belirlenmesi gereklidir. EDAR V370A örneğinde olduğu gibi, pleiotropik etkisi sebebiyle bir gen ilk bakışta birbiriyle alakasız gibi görünen birden fazla özelliğe sebep olabilmektedir. Bunun yanı sıra, aynı kromozomda fiziksel olarak birbirine yakın bulunan bazı alellerin rastgele olmayan çiftleşme veya seçim gibi sebeplerle tesadüfi olmayan bir şekilde birlikte kalıtılması olarak tanımlanan bağlantı dengesizliği (linkage disequilibrium), birden fazla fenotipik özelliğin birlikte kalıtılmasına sebep olabilmektedir (Bush ve Moore, 2012). Birbirinden bağımsız olduğu varsayılarak biyolojik mesafe çalışmalarında kullanılan diş özelliklerinin aslında birbiriyle bağlantılı olması, bu özelliklerin popülasyonlar arası genetik/biyolojik mesafeyi belirlemede güvenilir ölçütler olmaktan çıkaracaktır. Bu sebeple, biyolojik mesafe çalışmalarında kullanılan diş özelliklerinin seçimi dikkatlice yapılmalıdır. Sonuç olarak, insan dişlerinde gözlenen morfolojik varyasyonun karmaşık süreçlerle

şekillendiği açıktır. Hangi diş özelliklerinin adaptif ve hangilerinin nötral olduklarının tespit edilebilmesi için arka planda işleyen genetik süreçlerin aydınlatılması önem arz etmektedir.

Kaynakça

- Bailey, S. E. (2006). The evolution of non-metric dental variation in Europe. *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte*, 15, 9-30.
- Blankenship-Sefczek, E. C. (2019). Expression of two near absent dental traits, mesial cusplule and paraconid, on one Archaic period modern human from the Ohio Valley: Rare molar traits in the Ohio Valley. *Dental Anthropology Journal*, 32(1), 3-7. <https://doi.org/10.26575/daj.v32i1.16>
- Bush W. S., ve Moore J. H. (2012). Chapter 11: Genome-Wide Association Studies. *PLoS Computational Biology*, 8(12), e1002822. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002822>
- Constantino, P. J., Bush, M. B., Barani, A. ve Lawn, B. R., (2016). On the evolutionary advantage of multi-cusped teeth. *Journal of The Royal Society Interface*, 13, 20160374. <https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0374>
- Dahlberg, A. A., (1963). Dental evolution and culture. *Human Biology*, 35(3), 237-249. <https://www.jstor.org/stable/41448607>
- Dobzhansky, T., (1956). What is an adaptive trait?. *The American Naturalist*, 90(855), 337-347. <https://www.jstor.org/stable/2458484>
- Hanihara, T., (2008). Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(2), 169-182. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20792>
- Hlusko, L. J., Carlson, J. P., Chaplin, G., Elias, S. A., Hoffecker, J. F., Huffman, M., Jablonski, N. G., Monson, T. A., O'Rourke, D. H., Pilloud, M. A., ve Scott, G. R. (2018). Environmental selection during the last ice age on the mother-to-infant transmission of vitamin D and fatty acids through breast milk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(19), E4426-E4432. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711788115>
- Holderegger, R., Kamm, U. ve Gugerli, F., (2006). Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, 21, 797-807. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5245-9>
- Hubbard, A. R., Guatelli-Steinberg, D. ve Irish, J. D., (2015). Do nuclear DNA and dental nonmetric data produce similar reconstructions of regional population history? An example from modern coastal Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(2), 295-304. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22714>
- Irish, J. D., Morez, A., Flink, L. G., Phillips, E. L. W., ve Scott, G. R. (2020). Do dental nonmetric traits actually work as proxies for neutral genomic data? Some answers from continental-and global-level analyses. *American Journal of Physical Anthropology*, 172(3), 347-375. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24052>
- Jernvall, J., Keränen, S. V. E., ve Thesleff, I. (2000). Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26), 14444-14448. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.26.14444>
- Kamberov, Y. G., Wang, S., Tan, J., Gerbault, P., Wark, A., Tan, L., Yang, Y., Li, S., Tang, K., Chen, H., ve Powell, A. (2013). Modeling recent human evolution in mice by expression of a selected EDAR variant. *Cell*, 152(4), 691-702. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.01.016>
- Kimura, M., (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217, 624-626. <https://doi.org/10.1038/217624a0>
- Kimura, M., (1991). Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88(14), 5969-5973. <https://doi.org/10.1073/pnas.88.14.5969>
- Kimura, R., Yamaguchi, T., Takeda, M., Kondo, O., Toma, T., Haneji, K., Hanihara, T., Matsukusa, H., Kawamura, S., Maki, K. and Osawa, M., Ishida, H., ve Oota, H. (2009). A Common Variation in EDAR Is a Genetic Determinant of Shovel-Shaped Incisors. *The American Journal of Human Genetics*, 85:528-535. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2009.09.006>
- Koussoulakou, D. S., Margaritis, L. H. ve Koussoulakos, S. L., (2009). A Curriculum Vitae of Teeth: Evolution, Generation, Regeneration. *International Journal of Biological Sciences*, 5(3), 226-243. <https://doi.org/10.7150/ijbs.5.226>
- Marado, L. M. ve Campanacho, V., (2013). Carabelli's trait: Definition and review of a commonly used dental non-metric variable. *Cadernos do GEEvH*, 2(1), 24-39. <https://doi.org/10.10316/23910>
- Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program?. *The American Naturalist*, 121(3), 324-334. <https://www.jstor.org/stable/2461153>

- Mizoguchi, Y. (1985). Shovelling: A statistical analysis of its morphology. Tokyo: University of Tokyo Press.
- Mizoguchi, Y., (1993). Adaptive significance of the Carabelli trait. Bulletin of the National Science Museum, Series D (Anthropology), 19, 21-58.
- Mizoguchi, Y., (2013). Significant among-population associations found between dental characters and environmental factors. G. R. Scott ve J. D. Irish (Ed.) içinde, Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation (s. 108-125). Cambridge: Cambridge University Press.
- Monson, T. A., Fecker, D. ve Scherrer, M., (2020). Neutral evolution of human enamel-dentine junction morphology. Proceedings of the National Academy of Sciences, <https://doi.org/10.1073/pnas.2008037117>
- Mustonen, T., Pispä, J., Mikkola, M. L., Pummila, M., Kangas, A. T., Pakkasjärvi, L., Jaatinen, R., ve Thesleff, I. (2003). Stimulation of ectodermal organ development by Ectodysplasin-A1. Developmental Biology, 259(1), 123-136. [https://doi.org/10.1016/S0012-1606\(03\)00157-X](https://doi.org/10.1016/S0012-1606(03)00157-X)
- Nieminen P, Arte S, Tanner D, Paulin L, Alaluusua S, Thesleff I, Pirinen S. (2001). Identification of a nonsense mutation in the PAX9 gene in molar oligodontia. European Journal of Human Genetics, 9(10):743-6. <https://doi.org/10.1038/sj.ejhg.5200715>. PMID: 11781684.
- Park, J. H., Yamaguchi, T., Watanabe, C., Kawaguchi, A., Haneji, K., Takeda, M., Kim, Y. I., Tomoyasu, Y., Watanabe, M., Oota, H., Hanihara, T., Ishida, H., Maki, K., Park, S. B., ve Kimura, R. (2012). Effects of an Asian-specific nonsynonymous EDAR variant on multiple dental traits. Journal of Human Genetics, 57, 508-514. <https://doi.org/10.1038/jhg.2012.60>
- Pereira, T. V., Salzano, F. M., Mostowska, A., Trzeciak, W. H., Ruiz-Linares, A., Chies, J. A. B., Saavedra, C., Nagamachi, C., Hurtado, A. M., Hill, K. and Castro-de-Guerra, D., Silva-Júnior, W. A., ve Bortolini, M. (2006). Natural selection and molecular evolution in primate PAX9 gene, a major determinant of tooth development. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(15), 5676-5681. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509562103>
- Peters H, Neubüser A, Kratochwil K, Balling R. (1998). Pax9-deficient mice lack pharyngeal pouch derivatives and teeth and exhibit craniofacial and limb abnormalities. Genes & Development, 12(17):2735-47. <https://doi.org/10.1101/gad.12.17.2735>
- Rathmann, H. ve Reyes-Centeno, H., (2020). Testing the utility of dental morphological trait combinations for inferring human neutral genetic variation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117(20), 10769-10777. <https://doi.org/10.1073/pnas.1914330117>
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T. ve Harvati, K., (2017). Reconstructing human population history from dental phenotypes. Scientific Reports, 7(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12621-y>
- Scott, G. R., Schmitz, K., Heim, K. N., Paul, K. S., Schomberg, R., ve Pilloud, M. A. (2018a). Sinodonty, Sundadonty, and the Beringian Standstill model: Issues of timing and migrations into the New World. Quaternary International, 466, 233– 246. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.04.027>
- Scott, G. R., Turner II, C. G., Townsend, G. C., ve Martínón-Torres, M. (2018b). The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent and Fossil Homo sapiens. (2nd ed.). Cambridge University Press.
- Tucker, A. S., Headon, D. J., Schneider, P., Ferguson, B. M., Overbeek, P., Tschopp, J., ve Sharpe, P. T. (2000). Edar/Eda interactions regulate enamel knot formation in tooth morphogenesis. Development, 127(21), 4691-4700. <https://doi.org/10.1242/dev.127.21.4691>
- Tucker, A. S., Headon, D. J., Courtney, J. M., Overbeek, P. ve Sharpe, P. T., (2004). The activation level of the TNF family receptor, Edar, determines cusp number and tooth number during tooth development. Developmental Biology, 268(1), 185-194. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2003.12.019>
- Turner II, C. G., Nichol, C. R., ve Scott, G. R. (1991). Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology system. Advances in Dental Anthropology, 13-31.

Extended Abstract

Morphological variation in human dentition has long been utilized to inform anthropological inquiries regarding the evolutionary history and population dynamics of human groups. Previous biodistance studies have typically assumed that the traits observed in human teeth are genetically controlled and evolve in a neutral manner. However, recent studies indicate that neutral processes like founder effect and genetic drift might not be the only sources of dental morphological variation. Instead, certain dental traits might have evolved as a result of natural selection due to the advantages they provide. This suggests that the dental morphological traits that we observe might be beneficial to

the individual in terms of the success of adaptation and survival.

Previous anthropological studies have documented that populations have unique dental characteristics. Some dental traits may reach very high frequencies in certain populations, while the same dental traits may appear at low frequencies in other populations. Two prevalent views attempt to understand and explain the origin of these differences: neutral and adaptive evolution approaches to dental morphological variation. This study evaluates both adaptive and neutral evolutionary approaches in order to comprehend the origins of human dental traits. A critical comparison of the two perspectives is part of the methodology used in this investigation.

According to the literature reviewed in this study, human dental trait evolution is more complex than previously thought. Certain dental traits, such as shovel-shaped incisors and the Carabelli tubercle, are believed to be adaptive and provide functional advantages by increasing the strength of the tooth. For example, Carabelli's trait is thought to have an adaptive significance in certain life styles and climates. This trait is frequently observed in populations living in dry and cold climates and consuming predominantly milk. In addition, the association of shovel-shaped incisors with a variant in the EDAR gene and the documentation that this variant is under positive selection in Asian and Native American populations also support the view that this trait is adaptive.

On the other hand, there have also been studies that prove that dental morphology is not adaptive, has no functional significance, and is the result of purely random events. According to the neutralist view, most of the mutations that occur in our genome are not harmful and do not affect the phenotype. Neutral mutations are not the result of natural selection and do not affect the fitness and survival of an individual. Studies that investigate the relationship between dental morphological variation and neutral genetic markers have shown a positive correlation between the two. Nonetheless, selectionist view indicate that this correlation does not apply to all dental traits, suggesting that certain dental features are indeed the result of environmental adaptation through natural selection, rather than reflecting population movements.

It is important to answer the question of whether dental traits are adaptive or neutral in terms of natural selection. Many studies that use dental morphology to determine biodistance operate under the assumption that these traits are shaped by neutral processes and overlook factors such as environmental adaptation. If the assumption that traits are shaped by neutral processes is incorrect, then these studies may lead to misinterpretations as they reflect

environmental influences rather than genetic relationships between human populations.

In the light of the available evidence, it is not possible to claim that every dental feature was shaped by the same evolutionary process. Each morphological feature must be evaluated in the context of its evolutionary history, mode of inheritance and environmental conditions. In order to answer the question of whether a morphological trait is adaptive or neutral, it is necessary to determine the genetic processes by which the trait was formed. Anthropological studies that use dental traits to assess genetic distance between populations should employ integrative methodologies such as genetic, developmental, cultural, and environmental approaches in order to gain a better understanding of human dental evolution.