

TERMOREGÜLASYONUN EVRİMİ

Sertaç Üstün

Dr. Öğr. Üyesi, Fizyoloji Anabilim Dalı
Tıp Fakültesi, Ankara Üniversitesi, Ankara
ustun.sertac@gmail.com

ÖZET

Canlılarda vücut sıcaklığının çeşitli fizyolojik mekanizmalar tarafından kontrol edilerek belirli sınırlar içerisinde tutulması termoregülasyon olarak adlandırılır ve hayati işlevlerin sürdürülebilmesi için kritiktir. İlk canlılardan itibaren vücut sıcaklığının -ortam sıcaklığı ile ilişkili bir biçimde- düzenlenebilmesi için çeşitli termoregülasyon mekanizmaları evrimleşmiştir. Canlıların uygun sıcaklığa sahip ortamlara hareketi şeklindeki basit davranışsal termoregülasyon çözümleri, omurgalı evrimindeki en büyük değişimlerden biri olan endotermiye kadar evrimleşerek kuş ve memeli gruplarının ekolojik uyumsal çeşitlenmesinin temellerini atmıştır. Aerobik kapasitede artış, yavru bakımı, kürkün ortaya çıkması/kaybolması, iki ayak üzerinde dik durma, beyin büyüklüğü ve hatta sosyalleşme gibi birçok evrimsel değişim, literatürde termoregülasyon evrimi ile birlikte tartışılan konulardandır. Makale, farklı canlı gruplarında termoregülasyon mekanizmalarının nasıl değiştiğini, endotermi evrimi ile ilgili farklı hipotezleri ve genel olarak termoregülasyonun evrimi ile ilişkilendirilen çeşitli evrimsel değişimleri derlemeyi amaçlamıştır. Bu sayede, evrimsel süreç içerisinde farklı değişimlerin birbirleriyle nasıl kompleks bir etkileşim içerisinde olduklarına termoregülasyon örneği üzerinden ışık tutulması hedeflenmiştir.

Anahtar Kelimeler: Bipedalizm, Endotermi, Evrim, Ter Bezleri, Termoregülasyon.

EVOLUTION OF THERMOREGULATION

ABSTRACT

Regulating the body temperature within certain limits by various physiological mechanisms is called thermoregulation and is critical for maintaining vital functions. Starting from early life, thermoregulation mechanisms have evolved to regulate body temperature in relation to the ambient temperature. Simple behavioral thermoregulation solutions, such as moving to different environments with suitable temperatures, has evolved to endothermy which is one of the major changes in the evolution of vertebrates and laid the foundations of the ecological adaptive diversification of avian and mammal groups. Many evolutionary changes such as the increase in aerobic capacity, offspring care, appearance/disappearance of fur, upright posture, brain size, and even socialization are among the topics discussed with the evolution of thermoregulation in the literature. This article aimed to review how the mechanisms of thermoregulation change in different species, different hypotheses about the evolution of endothermy, and various evolutionary changes associated with the evolution of thermoregulation in general. In this way, through the example of thermoregulation, the article aims to explain how different evolutionary changes interact with each other in the evolutionary process.

Keywords: Bipedalism, Endothermy, Evolution, Sweat Glands, Thermoregulation.

Organizmanın yaşamsal işlevlerini etkin bir biçimde sürdürebilmesi için çeşitli fizyolojik değişkenlerin sabit sınırlar içinde tutulması birçok evrimsel grup için zorunludur. Vücut sıcaklığı, en katı biçimde kontrol edilen fizyolojik değişkenlerden biridir (Kurz, 2008). Örneğin insanlarda terleme, titreme, kan damarlarında gerçekleşen genişleme/daralma vücut sıcaklığını kontrol eden termoregülasyon mekanizmalarındandır. Terleme deri üzerinden buharlaşmayı artırarak vücut yüzeyinde sıcaklığın düşmesini sağlar. Benzer şekilde deride bulunan kan damarlarında genişleme iç vücut sıcaklığının deri üzerinden kaybına yol açarak vücut sıcaklığını düşürür. Bununla birlikte titreme kas kasılması yoluyla, bazı hormonlar metabolizmayı hızlandırarak vücut sıcaklığını yükseltir. Deride bulunan kan damarlarında daralma, iç sıcaklığın deri üzerinden kaybını en aza indirerek vücut sıcaklığının korunmasına yardımcı olur (Silva, 2006).

Bunlar ve benzeri birçok mekanizma insanda vücut sıcaklığını düzenleyerek belirli sınırlar içinde kalmasını sağlar. Farklı canlı gruplarında vücut sıcaklığının düzenlenmesini sağlayan çok çeşitli termoregülasyon mekanizmaları bulunmaktadır.

Sıcaklığın canlı vücudunda belirli sınırlar içinde tutulması, vücutta her an gerçekleşen tepkimelerin etkinliği için önemlidir. Sıcaklık alt ya da üst sınırları aştığında, bu tepkimelerin gerçekleşebilmesi için gereken uygun ortam kaybolur ve canlının ölümüne kadar giden bozukluklar görülmeye başlar (Kurz, 2008). Diğer bütün değişkenlerde olduğu gibi, sıcaklığın da belirli sınırlar içinde tutulmasını sağlayan çeşitli homeostatik mekanizmalar evrim sürecinde ortaya çıkmıştır.

Dünyada hayatın nasıl başladığına ilişkin netlik olmamakla birlikte, "ilkel çorba (primordial soup)" teori-

si bu konuda öne çıkan bir modeldir. Bu teoriye göre, sıcaklığın veya güneş enerjisinin yol açtığı kimyasal reaksiyonların sonucu ortaya çıkan azot, amonyak, metan ve hidrojen molekülleri suya geçiş yaparak sıcak su içerisinde aminoasitleri, başka bir deyişle yaşamın temel yapıtaşlarını oluşturmuştur. İlkel çorba teorisi hayatın başlangıcıyla ilgili tek teori olmasa da, sıcaklığın bu süreçte temel faktörlerden biri olduğu konusunda fikir birliği vardır (Miller, 1953).

Sıcaklığın hayatın başlangıcında, ilk canlılarda bile önemli olabileceğine ilişkin hipotez, bir protist olan terliksi hayvan (*Paramecium*) üzerinde test edilmiştir. Çalışmada terliksi hayvan popülasyonundaki bireylerin çevre sıcaklığındaki değişimlere, birbirlerinden uzaklaşarak ya da bir araya toplanarak yanıt verdiği gösterilmiştir. Dahası bu tek hücreli canlıların ‘tercih ettikleri’ sıcaklık aralıkları olduğu bulunmuştur. Farklı sıcaklık derecelerinin olduğu bir yüzeyde hayvanlar soğuk (12°C) ve sıcak (36°C) bölgelerden 24-28°C sıcaklığına sahip bölgeye hareket etmiştir. Dolayısıyla mevcut koşullarda bu sıcaklık aralığının canlı için elverişli olduğu düşünülebilir. Bu bulgu tek hücreli ökaryot bir canlının bile uygun iç ortam sıcaklığına ulaşmak için bir davranış (uygun sıcaklığa hareket) gösterdiğine işaret etmektedir (Marino, 2008; Mendelssohn, 1895). Bu kaçınma davranışı, termoregülasyon için en ilkel yöntem olan “davranışsal termoregülasyon” olarak sınıflandırılır. Bu termoregülasyon mekanizmasında canlılar sıcak ya da soğuğa cevaben motor yanıt oluşturarak termotaksi gerçekleştirirler. Kaçınma temelli davranışsal termoregülasyon, günümüz omurgalılarında görülen kompleks termoregülasyon mekanizmalarının gelişimi için ilk basamak olabilir (Nelson ve ark., 1984).

Çoğu sucul canlıda davranışsal termoregülasyon mekanizmaları varlığını sürdürmüştür. Sucul canlılarda içsel sıcaklık çoğunlukla dış ortam sıcaklığı ile aynıdır. Bir sıcaklıktan diğerine geçildiğinde ya da sıcaklık değişimi gerçekleştiğinde, içsel sıcaklık saniyeler/dakikalar içerisinde değişir. İstisna olarak bazı aktif büyük balıklarda kaslar tarafından ısı üretilebildiği bilinse de sucul canlıların kendi vücut sıcaklıkları üzerinde içsel değil, davranışsal bir kontrole sahip oldukları ve uygun sıcaklıklarda yüzdükleri söylenebilir. Suyun içinde gerçekleşen sıcaklık değişimlerinin (gece-gündüz, mevsimler arası vb.) görece küçük olduğu göz önüne alınarak sucul canlılarda kompleks termoregülasyon mekanizmalarına ihtiyaç duyulmadığı düşünülmektedir (Nelson ve ark., 1984).

Canlılığın sudan karaya geçişi, termoregülasyon mekanizmaları konusunda önemli değişimler gerektirmiştir. Karada büyük günlük ve mevsimlik sıcaklık dalgalanmalarına maruz kalan canlılarda vücut sıcaklıklarını canlılığını sürdürdürebilecekleri seviyede tutabilmek için daha etkin termoregülasyon mekanizmalarının gelişimi zorunlu hale gelmiştir (Demirsoy, 2005a).

Karada, güneş battığında sıcaklığın düşmesi, başka bir deyişle gecelerin daha soğuk olması, vücut sıcaklıkları dış ortam sıcaklığına bağlı olan kara canlılarının geceleri etkin olmasını engellemiştir. Fazladan ısı üretimi sağlayacak ve bu ısının izolasyonunu düzenleyecek fizyolojik mekanizmalara sahip olmadıkları için kendi vücut sıcaklıklarını düzenleyemeyen, vücut sıcaklıkları, dolayısıyla metabolizmaları dış ortam sıcaklığına bağlı olan, sadece sıcak dış ortamlarda aktif olabilen bu canlılara poikiloterm ya da ektoterm canlılar denmektedir. Poikilotermin ve ektotermin aynı kavramın farklı özelliklerine vurgu yapan iki terimdir. Poikilotermin terimi vücut sıcaklığının değişken olduğunu vurgularken; ektotermin terimi dış ortamın vücut sıcaklığını belirlediğini, içsel bir ısı üretilmediğini vurgular (Hill ve ark., 2004). Ektotermik canlılar sadece gündüzleri, hava yeterince sıcakken aktif olabildiği gibi, aynı şekilde sadece sıcak habitatlarda yaşayabilmekte; soğuk habitatlara yayılamamaktadır. Geceleri işlevlerini büyük oranda kaybederek bazal metabolizma ile yaşamaları durumu günümüzde kertenkele, amfibi gibi vücut sıcaklıkları dış ortama göre değişen, ektoterm canlılarda da gözlenebilmektedir (Demirsoy, 2005b).

Ektoterm omurgalılarından amfibiler, nemli bir deriye sahip olduklarından bu canlılarda termoregülasyon diğer canlı gruplarına kıyasla daha zordur. Çünkü termoregülasyon su kaybı tehlikesini beraberinde getirmektedir. Amfibiler, sucul canlılara benzer şekilde davranışsal termoregülasyon mekanizmaları ile vücut sıcaklıklarını düzenlerler. Bu mekanizmalardan bir tanesi uygun sıcaklığa sahip ortama hareket etmektir. Örneğin su kurbağası (*Rana catesbeiana*) güneşli bölgeleri ısı kaynağı olarak; su birikintilerini ise serinleme amaçlı kullanabilir. Buna ek olarak amfibiler ortam sıcaklığına göre postürel ayarlama yaparak vücut sıcaklıklarını düzenleyebilmektedir. Su kurbağaları sıcak ortamlarda daha dik bir postüre geçerek buharlaşmanın gerçekleşebileceği vücut alanını artırmakta; böylece vücut soğumasını hızlandırmaktadır (Lillywhite, 1970).

Bir diğer ektoterm canlı grubu olan sürüngenlerde de postürel/oryantasyonel değişimler ve uygun sıcaklığa hareket şeklinde benzer davranışsal termoregülasyon mekanizmaları görülebilmektedir (DeWitt, 1979). Bazı sürüngen türlerinde açık ağızla hızlı soluma (panting) buharlaşma şeklinde sıvı kaybına yol açarak vücut sıcaklığını düzenlemek için kullanılmaktadır. Bunların yanında, sürüngenler kan akımının dağılımını kontrol ederek ısı transferini yönlendirebilir. Isınma sırasında dermal kan akımı artırılırken, ortam soğuduğunda sınırlandırılır. Bu sayede ısı alımı ve alınan ısının korunması sağlanmış olur (Nelson ve ark., 1984).

Sürüngenler başta olmak üzere bazı ektoterm canlılarda renk değişimi bir termoregülasyon mekanizması olarak işlev görebilmektedir. Koyu renkli yüzeyler, açık renkli yüzeylere kıyasla güneş enerjisini daha fazla soğurabildiğinden sıcaklık artışına neden olurlar. Bazı

canlılar deri renklerinde bu şekilde hızlı bir değişim gerçekleştirerek güneş ışınlarının emilimini artırıp azaltabilme ve dolayısıyla vücut sıcaklıklarını renk değişimi ile düzenleyebilme yeteneğine sahiptir (Stuart-Fox ve ark., 2017). Örneğin yapılan bir çalışmada sakallı ejder isimli bir kertenkele türünde (*Pogona vitticeps*) deri renginin kamuflaja ek olarak ortam sıcaklığıyla ilişkili olarak değiştiği gösterilmiştir. Çalışmada kertenkelenin özellikle sırt bölgesindeki deri renginin sıcaklıkta yükselme ile birlikte açıldığı (daha yansıtıcı, sarıya yakın renklere dönüştüğü); sıcaklıkta düşme ile birlikte koyulaştığı (kahverengiye yakın renklere dönüştüğü) ortaya konmuştur. Renkteki koyulaşmanın hayvanın aktif olduğu vücut sıcaklığına ulaşmasını hızlandırdığı ve bu sıcaklığa ulaştıktan sonra davranışsal termoregülasyon mekanizmalarını daha çok kullandığı ileri sürülmüştür (Smith ve ark., 2016). Deri rengi avcılar tarafından fark edilmeyi artırabileceğinden renk değişimlerinde kamuflajın öncelikli belirleyici faktör olduğu, termoregülasyonun daha az ilişkili olduğu düşünülmektedir (Stuart-Fox ve ark., 2017; Smith ve ark., 2016)

ENDOTERMINİN EVRİMİ

Kuş ve memeliler termoregülasyon mekanizmaları bakımından ektoterm canlılardan ayrılırlar. Vücut sıcaklıklarını içsel fizyolojik mekanizmalarla ısı üreterek yükseltebilen bu canlılara endoterm canlılar adı verilir. Çeşitli termoregülasyon mekanizmalarıyla sabit vücut sıcaklığını sürdürebildikleri için bu canlılar homoiterm canlılar olarak da kategorize edilebilmektedir (Hill ve ark., 2004; Koteja, 2004).

Endotermi, omurgalıların evrimindeki en önemli evrimsel değişimlerden bir tanesidir. Yüksek ve sabit vücut sıcaklığına ulaşmak ve korumak için gereken metabolik ısı üretimi kompleks bir koordinasyona ihtiyaç duymaktadır. Buna rağmen, bu evrimsel değişimin kuş ve memelilerde bağımsız bir şekilde ortaya çıktığı düşünülmektedir (Polymeropoulos ve ark., 2018).

Endotermi, canlılara büyük ekolojik ve fizyolojik avantajlar sağlamıştır. Kuşların ve memelilerin günümüzdeki evrimsel çeşitlenmesinin endotermi kaynaklı olabileceği ileri sürülmektedir (Ruben ve Jones, 2000). Çünkü endotermimin evrimi ile, kuş ve memeliler, sıcaklık özellikleri bakımından ektotermiler için ulaşılabilir olmayan farklı termal nişlere ve nokturnal habitatlara yayılabilmişlerdir. Bu nedenle endotermimin kritik bir evrimsel avantaj sağladığı söylenebilir (Hedrick ve Hillman, 2016).

Avantajlarına rağmen endotermi enerji anlamında masraflı bir mekanizma olarak kabul edilmektedir. Kuş ve memeliler sürüngenlere kıyasla 20 kat daha fazla enerji harcamaktadır. Enerjinin %30 kadarı bazal metabolizma için kullanılmakta; başka bir deyişle herhangi bir aktiviteye değil, canlıyı temel olarak hayatta tutmaya harcanmaktadır. Soğuk olmayan çevrelerde, vücutta ekstra ısı üretilmesine ihtiyaç duyulmadığında bile en-

dotermik canlıların metabolizma hızını yüksek tutmaları gerekmektedir (Nagy ve ark., 1991). Yüksek enerjiyi sağlayabilmek adına endotermilerin, benzer boyutlarda ektotermilere kıyasla çok yüksek miktarlarda besin tüketmeleri gerekmektedir. Bu anlamda endotermi, savurgan bir strateji olarak nitelendirilebilir (Nagy ve ark., 1991; Hedrick ve Hillman, 2016).

Endotermimin bariz avantajlarına rağmen, enerji kullanımı bakımından bu denli masraflı bir mekanizma olması ve büyük fosil kayıtlar bırakamaması nedeniyle endotermimin gelişmesine yol açan evrimsel mekanizmalar, endotermimin evriminin genel anlamda temposu ve şekli henüz netlik kazanamamıştır (Polymeropoulos ve ark., 2018; Rezende ve ark., 2020).

Endotermimin ortaya çıkışıyla ilgili 3 temel hipotez ortaya atılmıştır:

Birinci hipotez, direkt olarak endotermimin evrimsel avantajlarının (ektotermilerin yayılamadığı habitatlara uyum sağlayabilme, dış ortam sıcaklığından bağımsız kalabilme, nokturnal habitatlarda yaşayabilme vb.), yüksek metabolik hıza, dolayısıyla endotermiye yol açtığını öne sürmektedir (Heinrich, 1977).

İkinci hipotez, 1979'da Bennet ve Ruben tarafından ortaya atılmış ve "aerobik kapasite modeli" şeklinde isimlendirilmiştir. Bennet ve Ruben, ektotermik canlılığın düşük enerji gereksinimleri ve sahip olunan enerjinin büyüme ve üremeye yönlendirilebilmesi nedeniyle avantajlı olduğunu; dolayısıyla endotermimin tek başına bir avantaj oluşturup seçilemeyeceğini belirtmiş ve buradan hareketle endotermimin bir yan ürün olarak evrimleşmiş olabileceğini ileri sürmüştür. Buna göre, endotermi, uzun süre sürdürülebilen yüksek seviye aerobik metabolizmanın seçilmesi sonucunda evrimleşmiştir. Yüksek metabolik hız termoregülasyon yeteneklerinin gelişmesi için değil, artan fiziksel aktivite ihtiyacı sonucu ortaya çıkmış; beraberinde yan ürün olarak endotermiyi getirmiştir (Bennet ve Ruben, 1979). Aerobik kapasite modeli endotermimin evrimini açıklayabilme konusunda önemli bir nokta olmuştur. Bu hipotez, termoregülasyonun evrimi ile ilgili klasik modelin tam karşısında yer almaktadır. Aerobik kapasite modeli, temelde yüksek seviyede lokomotor aktivitenin (canlıyı bir noktadan başka bir noktaya taşıyan hareket) seçildiğini öne sürmektedir. Anaerobik metabolizma patlama şeklindeki aktiviteler için uygun olmakla birlikte uzun süreli aktiviteler için yetersiz kalmaktadır. Ektotermiler yoğun fiziksel aktiviteler yapabilme yetenekleri olsa da genellikle hızlı yorulduklarından bu aktiviteleri kısa sürede sonlanmaktadır. Aerobik kapasite ise, canlılara yoğun fiziksel aktiviteyi uzun süre sürdürebilecek dayanıklılık kazandırmıştır. Hareket yeteneği ve dayanıklılık konusunda bu değişim, avcılardan kaçabilme, avı yakalayabilme, alan savunması vb. konularda iyileşmeye yol açacağı için önemli bir evrimsel avantaj sağlamaktadır. Hareket kapasitesindeki artış yüksek metabolizma ih-

tiyacını beraberinde getirmiş; yüksek metabolizmanın ortaya çıkardığı ek ısı enerjisi termoregülasyon için kullanılmıştır. Başka bir deyişle, vücut sıcaklığındaki artış, evrimsel seçilimin temel itici gücü, dolayısıyla esas sonuçlarından biri değil; yan sonuçlarından bir tanesi olmuştur (Bennett ve Ruben, 1979; Koteja, 2004).

Bu hipotez alanda önemli destek bulmakla birlikte, yetişkinlerin hayatta kalma yetenekleri üzerindeki doğal seçilime odaklanmaktadır. Ancak ölüm oranlarına bakıldığında, ölüm riskinin hayatın başlarında yüksek olduğu görülmektedir. Hayatın başlarında ölüm oranının azalması tür için daha büyük bir kazanç olacağından, bunu sağlayan bir özelliğin seçilmesi daha mantıklı olacaktır. Özellikle endotermi gibi, canlı için maliyetli bir özelliğin evrimleşmesi için gereken seçici gücün, genç bireyler üzerinde aranmasının daha doğru olacağı ileri sürülmüştür. Buradan yola çıkan üçüncü hipotez, endotermi evrimi konusunda yavru bakıma odaklanır. Genç bireylerde ölüm oranını azaltacak en temel mekanizma yavru bakımıdır ve yavru bakımı –tıpkı endotermi gibi- kuşlar ve memelilerde görülmektedir. Hipoteze göre, yüksek metabolik hızlar, gerçekten termoregülasyon amacıyla vücutta ısı üretmek için seçilmiş ancak üretilen ısı, vücut sıcaklığını yüksek tutma amacıyla değil de yumurtaların inkübasyonunda ve direkt olarak yavruların sıcak tutulmasında kullanılmıştır. Bu sayede yavruların büyümesi hızlanmış; gelişimsel sabitlik gelmiş ve yavru ölümlerinde azalma görülmüştür. Özetle, hipoteze göre endotermi yavruların büyümesini kolaylaştırıp ölüm oranlarını düşürdüğünden evrimleşmiştir (Farmer 2000; Koteja, 2000). Yavru bakımı hipotezinin alternatif versiyonunda bu hipotez, aerobik kapasite hipotezi ile birleştirilerek en kapsamlı açıklamayı sağlayacak hale getirilmiştir. Buna göre, yüksek metabolik hız termoregülasyon için değil; hareket kapasitesinin artırılması yönünde seçilmiş ancak hareket yeteneğinin iyileştirilmesinde temel itici güç yeni doğan bireylere besin sağlamak olmuştur. Başka bir deyişle yine yavru bakımını iyileştirmek için hareket kapasitesinde, dolayısıyla aerobik kapasitede artış evrimleşmiş; bu da endotermi evrimini beraberinde getirmiştir (Koteja, 2004).

Yukarıda da bahsedildiği üzere endotermi evrimini netleştirebilmek amacıyla kullanılacak yüksek miktarda fosil kayıt bulunmamaktadır. Endotermi evrimini iyi fosil kayıt bırakmamasının en temel nedeni, bu özelliğin neredeyse tamamen fosil bırakmayan yumuşak dokularda farklılaşmalarla ilişkili olmasıdır. Endotermik canlılarda, temelde gereken yüksek metabolizma hızını sağlamak için oksijen alımını artıracak yapısal ve fonksiyonel farklılaşmalar gerçekleşmiştir. Örneğin kuş ve memelilerde, ventilasyon oranında önemli miktarlarda artış görülmektedir. Bu canlılarda pulmoner ve sistemik dolaşım birbirinden tamamen ayrılmış; kalp debisi artmıştır. Bununla birlikte kan hacmi, kanın oksijen taşıma kapasitesi ve dokulardaki aerobik enzimlerin kapasitesinde de artış görülmektedir. Endotermi evrimini bu temel

fizyolojik özellikleri fosillerde korunması çok zor olan özelliklerdir (Ruben, 1995). Sadece endotermik canlıların burunlarında yer alan konkalar¹, fosil kayıt bırakan ve endotermiyle direkt olarak ilişkilendirilebilecek özellik olarak kabul edilmektedir. Endotermi evriminin yüksek seviye oksijen tüketimi ile yakın ilişki içerisinde olması, dolayısıyla yüksek solunum oranını gerektirmesi solunum sırasında su ve ısı kaybının artışına yol açmaktadır. Konka yapıları, soluk verirken çıkartılan havadan nemi alıp, soluk alırken havaya tekrar nem kazandırır. Bu yapıların olmaması endotermik canlıların vücutlarına aldıkları günlük suyun %75 kadarını soluk alıp verme işlemi sırasında kaybetmesine neden olurdu. Dolayısıyla konkalar yüksek miktarda solunumda bile sıvı ve ısı kaybını büyük oranda azaltmaktadır (Ruben ve Jones, 2000; Rubben, 1995).

Fosil kayıtlarındaki konka yapıları kuşlarda ve memelilerde, endotermiyi ve endotermi evrimini anlamamız için önemli bir yol haritası sağlamaktadır (Ruben ve Jones, 2000).

Endotermi evriminde, ilk olarak memelilerin atası olan, “memeli benzeri sürüngenler” olarak da sınıflandırılan *therapsid*’lerde görüldüğü düşünülmektedir (Brink, 1956). Bu canlıların fosillerinde görülen konka yapılarına dayanarak yüksek oksijen tüketimine sahip olduğu anlaşılmaktadır (Hillenius, 1994). *Therapsid*’de endotermiye ilişkin bir başka kanıt da canlının damak çatısına sahip olmasıdır. Damak çatısının canlılarda vücuda oksijen alımını artırmak adına bir avantaj olduğu; solunum ve ağız boşluğunu ayırarak, beslenirken de solunum yapma özelliği sağladığı düşünülmektedir. Endotermi için yüksek oksijen gerekliliği düşünüldüğünde bu yapının *therapsid*’de endotermiye ilişkin bir kanıt olabileceği anlaşılmaktadır (Demirsoy, 2005b).

Bir diğer endotermik canlı grubu olan kuşlarda sürüngenlere benzer şekilde davranışsal termoregülasyon mekanizmaları olan postürün kontrolü ve uygun ortamlara hareket etme yetenekleri iyi gelişmiştir. Bunlara ek olarak kuşlar ısı üreten ve vücut izolasyonu sağlayan mekanizmalara (fiziksel aktivite, titreme, tüyleri dikleştirme) sahiptir; bu nedenle endotermik canlılar olarak sınıflandırılırlar (Nelson ve ark., 1984). Endotermi evriminde kuşlarda, memelilerden bağımsız olarak evrimleştiği ileri sürülmektedir. Bu bağlamda endotermi, yakınsak (konvergent) evrim olarak adlandırılan türemiş bir özelliğin iki ya da daha fazla canlı grubunda bağımsız olarak evrimleşmesi durumuna bir örnektir. Endotermi evriminde bağımsız olarak evrimleştiği fikrinin en büyük kanıtlarından biri memelilere benzer şekilde, kuşlarda da bulunan konka yapılarıdır. Konkaların kuş ve memeli

¹ Nazal kıvrımlar ya da diğer adıyla konkalar burun boşluğu içinde yer alan ve kıvrımlı kemiklerin oluşturduğu hava yollarına verilen isimdir. Kan damarları bakımından oldukça zengin olan bu yapılar solunan havayı ısıtma, nemlendirme ve filtreleme görevini üstlenirler. Konkalar solunumsal sıvı kaybını azaltma fonksiyonu ile ilişkilidir ve yüksek solunum oranı ile birlikte evrimleştikleri düşünülmektedir (Hillenius, 1992).

embriolarında farklı yapılardan köken alıyor olması, kuş ve memeli gruplarında bu yapıların, dolayısıyla homioiterminin bağımsız evrimleştiği görüşünü desteklemektedir (Pawel, 2004).

Kuşlarda endoterminin kazanılmasının uçma yeteneğinin kazanılmasına ek olarak ortaya çıktığı düşünülmektedir. Yeni kanıtlara göre endoterminin, uçma yeteneğinden ve tüylerden çok sonra evrimleştiği anlaşılmaktadır (Nelson ve ark., 1984). Bu nedenle tam gelişmiş uçma yeteneği, vücut yapıları ve tüyler kuşlarda endoterminin varlığını göstermemektedir. Günümüzde bile, bazı kuş türleri daha çok davranışsal termoregülasyon mekanizmaları ile vücut sıcaklıklarını düzenlemektedir. Örneğin *Geococcyx californius* türü (roadrunner kuşu) gece vücut sıcaklığını 4°C civarında düşürmekte; gün doğumundan sonra derisini güneş ışınlarına maruz bırakarak vücudunu ektotermik olarak ısıtarak normal vücut sıcaklığına ulaşmaktadır (Rubben ve Jones, 2000).

KILLAR VE TER BEZLERİNİN EVRİMİ

Evrimsel süreçte kılların ortaya çıkışının nedeni tam olarak anlaşılabilmiş olmamakla birlikte ilk olarak duyusal fonksiyon için ortaya çıktığı düşünülmektedir. Bu nedenle izole edici bir katman haline gelmeden çok önce evrimleştiği düşünülebilir (Maderson, 1972). Kılların, kürk şeklinde, vücudu izole edici biçimde kaplamasının erken memeli atalarına kadar görülmediği ileri sürülmüştür. Kürklü derinin vücudu kaplamasının therapsid-memeli çizgisi çok küçük vücut boyutlarına evrimleşip, noktürnal yaşam tarzına geçtikten sonra ortaya çıktığı düşünülmektedir (Rubben ve Jones, 2000). Bu noktada kıllar, vücut içi sıcaklığı koruyabilmek adına canlıya dış ortamdan yalıtım sağlayan birincil özellik haline gelmiştir (Rubben ve Jones, 2000; Hippel, 1995).

Canlının vücudunu kaplayan kürk, hem soğuk havaya karşı bir yalıtım katmanı görevi görmektedir, hem de güneş ışınlarının deriye direkt etkisini önlemektedir. Ayrıca uzun veya kısa dönemdeki değişimleriyle de yalıtımın seviyesi ayarlanabilmektedir. Bazı hayvanlarda yazın tüylerin dökülmesi, kışın yeniden uzaması uzun dönem değişimlere; piloereksiyon² mekanizması da kısa dönem değişimlere örnektir (Hippel, 1995).

İnsanları diğer primatlardan ayıran en temel özellik kürksüz bir vücuda sahip olmasıdır. Yapılan bir çalışmada makak maymunları, şempanzeler ve insanlarda kıl foliküllerinin yoğunluğu ve ter bezlerinin sayısı derideki 5 bölgede ayrı ayrı ölçülmüştür. Bulgular;

2 Piloereksiyon birçok memeli için deriden ısı değişimini düzenlemeye yarayan en temel mekanizmadır. Piloereksiyondan sempatik sinir sistemi kontrolü altında olan, dolayısıyla istemsiz kasılan her bir kıla bağlı küçük kas grupları sorumludur. Bu kasların kasılmasıyla kıl dışarıdan görülebilir biçimde dikleşir ve derinin epidermis tabakasında küçük şişlikler (goose bumps) görülür. Kılırdaki dikleşme kürkün hacmini büyütür, kürkün içinde, kılların arasında tutulan hava miktarını artırır ve yüksek izolasyon sağlar. Piloereksiyon bir termoregülasyon mekanizması olsa da soğuk uyarısına ek olarak güçlü duygusal uyarılara yanıt olarak da gerçekleşebilir. Ayrıca kedi, köpek gibi birçok canlıda agresyona işaret eden bir sosyal uyarı niteliği taşır (Chaplin ve ark., 2014).

insanlardaki kılsız görünümün kıl foliküllerinin azalmasından değil; kıl foliküllerindeki morfolojik değişimlerden kaynaklandığına işaret etmiştir (Kamberov ve ark., 2018).

İnsan derisi kıl foliküllerinin yanında, su bazlı ter salgılayan eklin ve apokrin³ ter bezleri ile doludur. Ter bezleri ilk olarak kılsız deri yüzeyinde sürtünmeyi artırmak adına el ve ayak içlerinde ortaya çıkmıştır (Adelman ve ark., 1975). Kılı deriye yayılımları eski dünya maymunlarında görülmeye başlanmıştır (Montagna, 1972). Yukarıda bahsedilen çalışmada, insan derisindeki ter bezlerinin sayısı, şempanze ve makak maymunlarına kıyasla 10 kat fazla bulunmuştur (Kamberov ve ark., 2018). Eklin ter bezlerinden salgılanan su bazlı sıvının yüzeyden buharlaşması, insanın sahip olduğu temel soğuma mekanizmasını oluşturmaktadır. (Wheeler, 1984). Kürklü hayvanlarda eklin ter bezlerine kıyasla, apokrin ter bezlerine daha sık rastlanmaktadır. Yapılan bir çalışmada, şempanzelerde terin yine termoregülasyon amacıyla, deri üzerinden ısı kaybını sağlamak için apokrin ter bezlerinden salgılandığı gösterilmiştir (Whittford, 1976). Bu şekilde termoregülasyon amaçlı apokrin terleme çeşitli maymun türlerinde görülsede insanda terleme eklin-bağımlı bir sisteme evrimleşmiş; terleme kapasitesi dramatik bir şekilde artmıştır (Folk ve Semken, 1991). Kürkün kaybolması deri üzerinden su bazlı terin buharlaşma kapasitesinde artışa yol açan bir değişim olmuştur. Başka bir deyişle, insanın kılsız görünlü vücudu, eklin terlemenin bir serinleme mekanizması olarak etkinliğini büyük oranda artırmıştır (Wheeler, 1984).

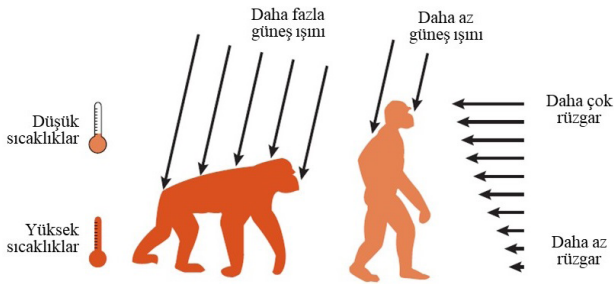
TERMOREGÜLASYONUN EVRİMİ VE BİPEDALİZM

Bipedalizm, diğer bir deyişle iki ayak üstünde durma insan evrimindeki bir diğer temel değişimdir. Canlılarda çok sık rastlanmayan bu postür biçiminin evrimini açıklamayı amaçlayan çok sayıda hipotez bulunmaktadır. Ellerin alet kullanımı ve taşınması amacıyla serbestleşmesi; daha tehdit edici bir görüntüye sahip olma; daha etkin bir şekilde besin toplama; ormandan savanlara geçiş ile birlikte çevreyi daha iyi görebilme vb. açıklamalar bipedalizmin olası seçilme nedenleri arasında kabul edilmektedir (Kwang Hyun, 2015).

Bununla birlikte bipedalizmin termoregülasyon mekanizması olarak evrimleştiğini ileri süren bir model de ortaya atılmıştır. Buna göre hominidler, Afrika savanlarında iki ayak üstünde durarak daha uygun rüzgâr ve güneş ışını seviyelerine maruz kalmıştır. Dik postürün en belirgin termoregülatuar avantajı, dört ayak üzerinde durulan postüre göre güneş ışınlarına maruziyet bakımından dramatik bir azalmaya sebep olmasıdır.

3 İnsanlarda eklin ve apokrin olmak üzere iki ana tip ter bezi bulunur. Apokrin ter bezlerinin gelişimi, cinsiyet hormonları ile ilişkilidir. Koltuk altı ve genital bölgede bulunan apokrin ter bezlerinin salgısı vücut kokusunu oluşturur. İnsanlarda bu bezlerin termoregülasyona katkısı çok küçüktür. Eklin ter bezleri ise vücudun tamamına yayılmış temel ter bezleridir. Emosyonel ve termal uyarılarla aktive olan eklin ter bezleri su ve tuzdan oluşan bir salgı yapar. Bu bezler insanlarda termoregülasyon fonksiyonundan esas sorumludur (Folk ve Semken, 1991).

Dört ayak üzerinde durulan postürde güneşe maruziyet %21 iken dik postürde yaklaşık %7'ye düşerek ciddi ölçüde azalmaktadır. Ayrıca yerden yükseğe çıkıldıkça rüzgâr hızının artıp hava sıcaklığının azaldığı bilinmektedir. Buna göre dik postür ile boyun uzaması daha yüksek ve daha soğuk hava akımlarına maruziyet sağladığından, vücudun, özellikle de beynin daha etkin soğumasına yardımcı olmuştur (Şekil 1). İlk bipedal hominidler, bu termoregülasyon avantajı sayesinde örneğin besin aramak için gün ortasında bile geniş alanları kullanabilmiştir (Wheeler, 1984). Bipedalizmin bir termoregülasyon mekanizması olarak evrimleştiğini öne süren hipotezlere karşın, termoregülasyonun dik postürün evrimleşmesini açıklamakta tek başına yetersiz olduğunu, bipedalizm için ilk neden olamayacağını savunan araştırmacılar da bulunmaktadır (Chaplin ve ark., 1994).



Şekil 1. Dik postürün vücut sıcaklığını düşürücü etkisi (Boyd ve Silk, 2014).

TERMOREGÜLASYONUN BEYİN BÜYÜKLÜĞÜ VE SOSYALLİK İLE İLİŞKİLENDİRİLMESİ

Termoregülasyonun evrimi, metabolik kapasite artışı üzerinden incelenirken (aerobik kapasite modeli) organ büyüklüğü ile ilişkisi de ayrıca ele alınmıştır. İç organlar, genellikle metabolik olarak yüksek gereksinimlere sahip olduklarından, bu organlarda büyüklük artışının metabolik hızı artıracığı, dolayısıyla termoregülasyon için iyi bir çözüm olabileceği öne sürülmüştür (Naya, 2013). Bu hipoteze göre soğuk iklimlere yerleşen endotermik türlerde, iç organları daha büyük olan bireyler, daha yüksek metabolizma hızına sahip olacağından, daha fazla içsel ısı üreterek türün geri kalan bireylerinden daha başarılı olmaktadır. Bu bağlamda, ortam sıcaklığı düştükçe metabolik olarak masraflı organların büyüklüğünün evrimsel bakımdan avantajlı olacağı düşünülebilir. Buradan hareketle araştırmacılar, son birkaç milyon yıldır dünyada devam eden küresel soğuk iklimin, hominidlerin vücut ve iç organlarının büyüklüğünde genel bir artışa neden olduğunu; yüksek metabolizmaya sahip bir organ olan beynin de bu itici güçten etkilenmiş olabileceğini ileri sürmüştür (Naya, 2016).

Sosyal ilişkiler kurmak bireyleri yemek arama gibi önemli aktivitelerden alıkoyacak bir süreç olmasına rağmen bu özelliğin evrimsel süreçte ortaya çıkmış olması, sosyallığın adaptif bir değerinin olduğuna işaret etmektedir. Yapılan çalışmalarda birçok farklı türde daha güçlü ve daha çok sayıda sosyal ilişkilere sahip

bireylerde hayat uzunluğunda, olumsuz koşullarda hayatta kalma şansında, üreme oranında artış ve yavruların hayatta kalma oranında artış olduğu gösterilmiştir (Campbell ve ark., 2018). Sosyalleşmenin evrimi konusunda da, tıpkı bipedalizmin evrimi gibi, farklı faktörlerin etkisi ve itici gücü hipotezlenmiştir. Sosyalleşebilen gruplar hem avcılardan korunma, hem alan korunması yapabilme konusunda daha avantajlı olacaktır. Bu gibi nedenlerden daha güçlü sosyal etkileşimlere sahip bir grubun varlığını sürdürme şansının daha yüksek olacağı söylenebilir (Nalçacı, 2020). Canlılarda sosyal davranışın evrimsel süreçte ortaya çıkmasına neden olan faktörlerden birinin de termoregülasyon olabileceği öne sürülmüştür (Ijzerman ve ark., 2015; Campbell ve ark., 2018). Termoregülasyonun ilginç özelliklerinden bir tanesi sosyal bir doğaya sahip olmasıdır. Birçok canlı türünde, bireyler birbirlerine sıcak kalabilmek için yardımcı olmaktadır. Buna “sosyal termoregülasyon” denir ve en temelde bireylerin birbirlerini dokunma yoluyla sıcak tutması şeklinde tanımlanabilir. Bireyler vücutlarıyla birbirine temas ettiklerinde total termoregülasyon için gereken net enerji miktarı düşmektedir. Buradan hareketle, araştırmacılar sosyal biliş ve sosyal davranışların bu temel sosyal fonksiyonun üzerine kurulmuş olabileceğini, başka bir deyişle sosyal bilişin, bir termoregülasyon mekanizması olan sosyal termoregülasyonun sonucu olarak gelişmiş olabileceğini iddia etmiştir (Ijzerman ve ark., 2015).

SON SÖZ

Ortam sıcaklığı ve vücut sıcaklığı ilişkisi tek hücrelilerden itibaren canlılar için önemli bir fizyolojik problem olmuş; bu problemin çözümü için evrim süreci boyunca farklı canlılarda çok çeşitli mekanizmalar evrimleşmiştir. Görece erken canlılarda, daha basit mekanizmalarla başlayan termoregülasyon, evrimsel sürecin en önemli değişimlerinden biri olan endotermiğin evrimiyle devam etmiş; vücut sıcaklığını ortam sıcaklığından ayırmasını sağlayarak kuş ve memeli gruplarının bugünkü ekolojik başarılarına yol açmıştır. Hominidlerin evrimleşme sürecinde önemli değişimler (ter bezleri, kürksüz görüntü, iki ayak üstünde yürüme vb.) termoregülasyonun evrimi ile direkt ilişkiliyken; beyin büyüklüğü, sosyal biliş gibi insan evrimindeki en kritik konular da çeşitli araştırmacılar tarafından termoregülasyonun evrimi ile ilişkilendirilmiştir. Ayrıca bu yazıda değinilemeyen çok sayıda başka evrimsel değişim de birçok çalışmada termoregülasyonun evriminde neden ya da sonuç olarak tartışılmaktadır.

Evrimsel süreçte seçilen yeni bir mekanizma, çoğunlukla birçok değişimin sonucu olarak gerçekleşip başka bir seri değişimi de tetiklemektedir. Bu durum, termoregülasyonun evrimi konusunda da açıkça gözlemlenmektedir. Yukarıda anlatılan termoregülasyon mekanizmalarıyla ilgili değişimlerin oluşturduğu evrimsel devrelerden de anlaşılacağı gibi, evrim ağacındaki değişimleri birbirinden bağımsız olarak ele almak oldukça zordur. Her değişimi, bu değişime neden olan ve

bu değişimin sonucunda gerçekleşen gelişmelerle birlikte incelemek, değişimi bütünüyle kavrayabilmemiz için zorunlu olmakla birlikte, evrimin işleyişini anlayabilmemiz için de oldukça önemlidir.

KAYNAKLAR

- Adelman, S., Taylor, C.R., Heglund, N.C. (1975). Sweating on paws and palms: what is its function? *The American Journal of Physiology*, 229, 1400e1402.
- Bennett, A.F. ve Ruben, J.A. (1979). Endothermy and activity in vertebrates. *Science* 206, 649–654. doi: 10.1126/science.493968.
- Boyd, R. ve Silk, J. B. (2014). *How humans evolved*. WW Norton & Company.
- Brink, A.S. (1956). Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. *Palaeontol. Afr.* 4:77-96.
- Campbell, L. A., Tkaczynski, P. J., Lehmann, J., Mouna, M. ve Majolo, B. (2018). Social thermoregulation as a potential mechanism linking sociality and fitness: Barbary macaques with more social partners form larger huddles. *Scientific Reports*, 8(1), 1-8.
- Chaplin, G., Jablonski, N. G. ve Cable, N. T. (1994). Physiology, thermoregulation and bipedalism. *Journal of Human Evolution*, 27(6), 497-510.
- Chaplin, G., Jablonski, N. G., Sussman, R. W. ve Kelley, E. A. (2014). The role of piloerection in primate thermoregulation. *Folia primatologica*, 85(1), 1-17.
- Demirsoy, A. (2005a). "Sudan Çıkışı" *Kalıtım ve Evrim (13. Baskı)* içinde. Ankara, Meteksan Anonim Şirketi, 163-169.
- Demirsoy, A. (2005b). "Sıcakkanlılığın Ortaya Çıkışı" *Kalıtım ve Evrim (13. Baskı)* içinde. Ankara, Meteksan Anonim Şirketi, 170-178.
- DeWitt, C.B. (1979). Significance of skewness in ectotherm thermoregulation. *Amer. Zool.* 19:195- 209.
- Farmer, C.G. (2000). Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. *Am. Nat.* 155, 326–334. doi: 10.1086/303323.
- Folk, E.G. Jr ve Semken, H.A. (1991). The evolution of sweat glands. *Int J Biometeorol*, 35:180–186.
- Hedrick, M. S. ve Hillman, S. S. (2016). What drove the evolution of endothermy?. *Journal of Experimental Biology*, 219(3), 300-301.
- Heinrich, B. (1977). Why have some animals evolved to regulate a high body temperature? *Am. Nat.* 111, 623–640. doi: 10.1086/283196.
- Hill, R. W., Wyse, G. A., Anderson, M. ve Anderson, M. (2004). Thermal Relations. *Animal Physiology* (Vol. 3). Massachusetts: Sinauer associates.
- Hillenius, W.J. (1992). The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. *Paleobiology*, 18(1), 17-29.
- Hillenius, W.J. (1994). Turbinates in therapsids: Evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution* 48:207-229.
- Hippel AV. (1995). "Skin". *Human Evolutionary Biology, Human Anatomy and Physiology from an Evolutionary Perspective*. Anchorage, Stone Age Press, 117-132.
- IJzerman, H., Coan, J. A., Wagemans, F., Missler, M. A., Beest, I. V., Lindenberg, S. ve Tops, M. (2015). A theory of social thermoregulation in human primates. *Frontiers in Psychology*, 6, 464.
- Kamberov, Y. G., Guhan, S. M., DeMarchis, A., Jiang, J., Wright, S. S., Morgan, B. A., ... & Lieberman, D. E. (2018). Comparative evidence for the independent evolution of hair and sweat gland traits in primates. *Journal of Human Evolution*, 125, 99-105.
- Koteja, P. (2000). Energy assimilation, parental care and the evolution of endothermy. *Proc. Biol. Sci.* 267, 479–484. doi: 10.1098/rspb.2000.1025.
- Koteja, P. (2004). The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. *Physiological and biochemical zoology*, 77(6), 1043-1050.
- Kurz, A. (2008). Physiology of thermoregulation. *Best Practice & Research Clinical Anaesthesiology*, 22(4), 627–644. 10.1126/science.117.3046.528.
- Kwang Hyun, K. (2015). Origins of Bipedalism. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 58(6), 929-934.
- Lillywhite, H. (1970). Behavioral Temperature Regulation in the Bullfrog, *Rana catesbeiana Copeia*, 1970(1), 158-168. doi:10.2307/1441983.
- Maderson, P.F.A. (1972). When? Why? And How?: Some speculations on the evolution of the vertebrate integument. *Amer. Zool.* 12:159-171.
- Marino, F.E. (2008). "The Evolutionary Basis of Thermoregulation and Exercise Performance" *Thermoregulation and Human Performance, Physiological and Biological Aspects* içinde. *Med Sport Sci*, 53, 26–38.
- Mendelssohn, M. (1895). Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen. *Pflüger, Arch.* 60, 1-27. 10.1007/BF01661667.
- Miller, S.L. (1953). A production of amino acids under possible primitive Earth conditions. *Science* 1953; 117: 528–529. 10.1126/science.117.3046.528.
- Montagna, W. (1972). The skin of nonhuman primates. *American Zoologist* 12, 109e124.
- Nagy K.A., Girard, I.A. ve Brown, T.K. (1999). Energetics of free-ranging mammal, reptiles, and birds. *Annu Rev Nutr* 19: 247–277.
- Nalçacı, E. (2020). Primatlarda sosyalliğin toplumsal harekete dönüşümü. *Madde, Diyalektik ve Toplum*, 3(2), 125-132.
- Naya, D. E., Naya, H. ve Lessa, E. P. (2016). Brain size and thermoregulation during the evolution of the genus Homo. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 191, 66-73.
- Naya, D.E., Spangenberg, L., Naya, H., Bozinovic, F. (2013). How does evolutionary variation in basal metabolic rates arise? A statistical assessment and a mechanistic model. *Evolution* 67, 1463–1476.
- Nelson, D. O., Heath, J. E. ve Prosser, C. L. (1984). Evolution of temperature regulatory mechanisms. *American Zoologist*, 24(3), 791-807.
- Pawel, K. (2004). The Evolution of Concepts on the Evolution of Endothermy in Birds and Mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*; 77(6):1043–1050.
- Polymeropoulos, E. T., Oelkrug, R., & Jastroch, M. (2018). The Evolution of Endothermy—From Patterns to Mechanisms. *Frontiers in Physiology*, 9, 891.
- Rezende, E. L., Bacigalupe, L. D., Nespolo, R. F. ve Bozinovic, F. (2020). Shrinking dinosaurs and the evolution of endothermy in birds. *Science Advances*, 6(1) 1-8.
- Ruben, J. A. ve Jones, T. D. (2000). Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *American Zoologist*, 40(4), 585-596.
- Ruben, J.A. (1995). The evolution of endothermy: From physiology to fossils. *Ann. Rev. Physiol.* 57:69- 95.
- Silva, J. E. (2006). Thermogenic mechanisms and their hormonal regulation. *Physiological Reviews*, 86(2), 435-464.
- Smith, K. R., Cadena, V., Endler, J. A., Kearney, M. R., Porter, W. P. ve Stuart-Fox, D. (2016). Color change for thermoregulation versus camouflage in free-ranging lizards. *The American Naturalist*, 188(6), 668-678.
- Stuart-Fox, D., Newton, E. ve Clusella-Trullas, S. (2017). Thermal consequences of colour and near-infrared reflectance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1724), 20160345.
- Wheeler, P.E. (1984). The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids. *Journal of Human Evolution* 13, 91-98.
- Whitford, W. (1976). Sweating responses in the chimpanzee (Pan troglodytes). *Comparative Biochemistry and Physiology* 53, 333-336.