Evrimin Dört Boyutu

Yaşam Tarihinde Genetik, Epigenetik, Davranışsal ve Simgesel Değişimler

Eva Jablonka, Marion J. Lamb

Anna Zeligowski'nin illüstrasyonlarıyla

2. Baskı



BOĞAZİÇİ ÜNİVERSİTESİ YAYINEVİ

EVRİMİN DÖRT BOYUTU

YAŞAM TARİHİNDE GENETİK, EPİGENETİK, DAVRANIŞSAL VE SİMGESEL DEĞİŞİMLER

EVRİMİN DÖRT BOYUTU

Yaşam Tarihinde Genetik, Epigenetik, Davranışsal ve Simgesel Değişimler

EVA JABLONKA, MARION J. LAMB

Anna Zeligowski'nin illüstrasyonlarıyla

Çeviren: Mehmet Doğan

BOĞAZİÇİ
ÜNİVERSİTESİ
YAYINEVİ

Eva Jablonka ve Marion J. Lamb
Evolution in Four Dimensions
Genetic, Epigenetic, Behavioral and Symbolic Variation in the History of Life
© MIT Press, 2006. All rights reserved.

Evrimin Dört Boyutu
Yaşam Tarihinde Genetik, Epigenetik, Davranışsal ve Simgesel Değişimler

© BÜTEK A.Ş. 2007. Tüm hakları saklıdır.

Bu kitabın yayın hakları
Kayı Telif ve Lisans Hakları Ajansı aracılığıyla alınmıştır.

BÜTEK Boğaziçi Eğitim Turizm Teknopark Uygulama
ve Dan. Hiz. San. Tic. A.Ş.
Boğaziçi Üniversitesi Güney Kampüs, 7. Lojman,
3. Kat, P.K. 34342, Bebek-Beşiktaş/İstanbul
Telefon: 0212 359 46 30

Yönetim Yeri:
Boğaziçi Üniversitesi Yayınevi
Boğaziçi Üniversitesi Uçaksavar Kampüsü
Garanti Kültür Merkezi, Arka Giriş
Etiler/İstanbul

bupress@boun.edu.tr
www.bupress.org
Telefon ve faks: (90) 212 257 87 27
Sertifika No: 10821

Kapak tasarımı uyarlaması: Kerem Yeğin
Yayıma Hazırlayan: Çetin Şan
Baskı: G.M. Matbaacılık ve Ticaret A.Ş.,
100 Yıl Mah. MAS-SİT, 1. Cadde, No: 88, Bağcılar/İstanbul
Telefon: 0212 6290024-25
Sertifika No: 12358

Birinci Basım: Şubat 2011
İkinci Basım: Mart 2013

Boğaziçi University Library Cataloging in Publication Data

Jablonka, Eva.

Evrimin dört boyutu : yaşam tarihinde genetik : epigenetik : davranışsal ve simgesel değişimler / Eva Jablonka and Marion J. Lamb; çev. Mehmet Doğan
400 p.; ill.; 23 cm.

Includes bibliographical references and index
ISBN 978-605-4238-37-8
1. Evolution (Biology) I. Title II. Doğan, Mehmet.
QH366.2

Genetik, epigenetik ve kültürel
ana babalarımıza ve çocuklarımıza

İÇİNDEKİLER

Teşekkür, 9

Önsöz, 11

I
BİRİNCİ BOYUT, 15

1. DARVİNCİLİĞİN YAŞADIĞI DÖNÜŞÜMLER, 19

Darwin'in Darvinciliği, 20 ❖ Weismann'ın Yeni Darvinci Kuramı: Edinilmiş Karakterlerden Vazgeçilmesi, 26 ❖ Darvinciliğe Dair Şüpheler, 31 ❖ Modern Sentez: Gelişimin Gözden Kayboluşu, 35 ❖ Moleküler Yeni Darvincilik: DNA'nın Egemenliği, 40 ❖ Bencil Genler ve Bencil Eşleyiciler, 45 ❖ Darvinciliğin Dönüşümleri, 50 ❖ Söyleşi, 51

2. GENLERDEN KARAKTERLERE, 57

DNA'dan Proteinlere, 58 ❖ Bilgi Nedir?, 63 ❖ Genler, Karakterler ve Genetik Astroloji, 66 ❖ Etkileşimlerin Dolaşık Ağı, 70 ❖ Parçalanmış Genler, 75 ❖ Gelişim Sırasında DNA'nın Değişimi, 77 ❖ Söyleşi, 80

3. GENETİK VARYASYON: KÖRLEMESİNE Mİ, GÜDÜMLÜ MÜ, YORUMLAYICI MI?, 88

Cinsellik Aracılığıyla Genetik Varyasyon, 89 ❖ Mutasyonlar Sayesinde Varyasyon, 94 ❖ Rasgeleliğin Sorgulanması, 96 ❖ Edinilmiş, Gerekli, Yorumlayıcı Mutasyonlar?, 100 ❖ Evrimleşmiş Genetik Tahminler, 109 ❖ Söyleşi, 110

II
DİĞER ÜÇ BOYUT, 115

4. EPİGENETİK KALITIM SİSTEMLERİ, 117

Jaynus'ta Evrim, 118 ❖ Kendini Sürdüren Döngüler: Gen Faaliyetinin Belleği, 123 ❖ Yapısal Kalıtım: Mimari Bellek, 125 ❖ Kromatin İşaretleme Sistemleri: Kromozom Belleği, 131 ❖ RNA Müdahalesi: Genleri Susturmak, 137 ❖ Epigenetik Varyasyonları Yavruya Aktarmak: Canavar Çiçekler ve Sarı Fareler, 142 ❖ Söyleşi, 151

5. DAVRANIŞSAL KALITIM SİSTEMLERİ, 160

Tarbutniklerin Evrimi, 161 ❖ Toplumsal Öğrenme Yoluyla Bilgi Aktarmak, 166 ❖ Davranışları Etkileyen Maddelerin Aktarımı Aracılığıyla Kalıtım: Ardıç Yemişi ve Havuç Suyu Tercih Etmek, 166 ❖ Taklitçi Olmayan Toplumsal

Öğrenme Aracılığıyla Kalıtım: Süt Şişelerini Açmak ve Çam Tohumlarına Ulaşmak, 170 ❖ Taklitçi Öğrenme: Şarkı Söyleyen Balinalar ve Cıvıldayan Kuşlar, 176 ❖ Gelenekler ve Birikimli Evrim: Yeni Yaşam Tarzlarının Evrimi, 180 ❖ Söyleşi, 184

6. SİMGESEL KALITIM SİSTEMİ, 196

Bay Crusoe'nun Büyük Deneyi, 197 ❖ Bir Kalıtım Sistemi Olarak Simgesel İletişim, 204 ❖ Kültürel Evrim ve Simgesel İletişim, 207 ❖ Kültürel Evrimde "Bencil Mem" Görüşü, 209 ❖ Evrimsel Psikoloji ve Zihin Modülleri, 215 ❖ Okuryazarlık Modülü, 216 ❖ Evrimden Tarihe, 222 ❖ Söyleşi, 226

PERDE ARASI: ÖZET, 235

III
PARÇALARI BİR ARAYA GETİRMEK, 241

7. ETKİLEŞİM İÇİNDEKİ BOYUTLAR: GENLER VE EPİGENETİK SİSTEMLER, 245

Genetik Varyasyonun Yaratılmasında Epigenetik Sistemlerin Etkileri, 246 ❖ Epigenetik Kalıtım Sistemleri (EKS'ler) Gelişimin Evrimini Nasıl Biçimlendirdi?, 251 ❖ Genom Damgaları ve Gen Seçilimi, 254 ❖ Tetiklenmiş Epigenetik Varyasyonlar ile Genlerin Seçilimi, 259 ❖ Genetik Asimilasyon: Parçanın Yorumu Partisyonun Seçilimini Nasıl Etkiler, 261 ❖ Genetik Asimilasyon Moleküler Biyoloji ile Tanıştığında, 266 ❖ Mayalardaki Prionun İfşası, 271 ❖ Epigenetik İfşalar, 273 ❖ Söyleşi, 277

8. GENLER VE DAVRANIŞLAR, GENLER VE DİL, 284

Genler, Öğrenme ve İçgüdüler, 285 ❖ Repertuvarı Genişletmek: Asimilasyon-Esnekliği İlkesi, 289 ❖ Kültürel Niş İnşası, 292 ❖ Dil Nedir?, 297 ❖ Dil Genleri Nasıl Değiştirdi, 305 ❖ Söyleşi, 309

9. EVRİMLEŞEN LAMARCKÇILIK: BİLİNÇLİ TAHMİNİN EVRİMİ, 316

Yorumlayıcı Mutasyonları Kökeni ve Genetiği, 318 ❖ Epigenetik Kalıtım Sistemlerinin Kökeni ve Epigenetiğin Genetiği, 320 ❖ Kendini Sürdüren Döngüler, 323 ❖ Yapısal Kalıtım, 324 ❖ Kromatin İşaretleri, 326 ❖ RNA Müdahalesi, 329 ❖ Hayvan Geleneklerinin Kökeni: Toplumsal Dikkat ve Toplumsal Öğrenmenin Seçilimi, 331 ❖ Simgeler Aracılığıyla İletişimin Evrimi İçin Gereken Nedir?, 333 ❖ Evrim Dağında Geçişler, 337 ❖ Söyleşi, 341

10. SON BİR SÖYLEŞİ, 351

Kaynakça, 381

Dizin, 405

TEŞEKKÜR

Arkadaşlarımızın, ailelerimizin, öğrencilerimizin, meslektaşlarımızın yardımları ve teşvikleri olmasaydı bu kitap yazılamazdı. Hepsine minnettarız.

Kitabın bir kısmı E. J. Omurgalılar Zooloji Müzesi'nde (Berkeley, California Üniversitesi) misafirken yazıldı. Sağladıkları rahat çalışma ortamını için David ve Marvalee Wake ile meslektaşlarına; arkadaşlıkları ve düzenledikleri o harika doğa gezileri için Martha Breed ile WW grubuna teşekkür ederiz.

Tel Aviv Üniversitesi, Cohn Bilim ve Fikirler Tarihi ve Felsefesi Enstitüsü'nde çalışan herkese yardım ve desteklerinden dolayı ayrıca teşekkür etmek istiyoruz. Cohn Enstitüsü öğrencilerine ve Avrupa Forumu Alpbach 2002 kapsamında düzenlenen "Evrimde Ağ Örgüleri" seminerinin katılımcılarına gönül borcumuz büyüktür. Onların bu kitaptaki bilgileri nasıl sunacağımızı bize uzun uzun düşündürten yorumları ve eleştirileri sayesinde birçok savımız ve fikrimiz kafamızda berraklaşırken, bazı düşüncelerimizden de vazgeçmeye karar verdik. Ortaya çıkan yapıtın hoşlarına gideceğini umuyoruz.

Birçok insanın bilgisinden ve tavsiyelerinden faydalandık, fakat kitabın taslaklarını okuyup yorumlarını iletenlere özellikle teşekkür ederiz. Eytan Avital, Daniel Dor, Fanny Doljanski, Yehuda Elkana, Yehudit Elkana, Evelyn Fox Keller, James Griesemer, Revital Katznelson, Jawed Iqbal, Lia Nirgad, Christine Queitsch, Richard Strohman, Iddo Tavory, Alan Templeton kitabımızdan çeşitli kısımlar ya da bölümler okuyup hatalarımızı veya anlaşılması güç ifadeleri bize gösterdiler. İşin cefasını çeken arkadaşlarımız Lia Ettinger, Simona Ginsburg, Joy Hoffman ise kitabın tamamını okudular; onların yorumları, eleştirileri, değerli önerileri sayesinde kitap aslında olacağından daha iyi hale geldi.

Tom Stone ile MIT Press'teki meslektaşları bütün bu süreç boyunca yardımlarını bizden esirgemediler, durmaksızın yüreklendirip yönlendirmeleri ve mükemmel editörlükleri için onlara teşekkür ediyoruz.

Ayrıca Kudüs'teki Ha'Shloshah lokantasından Rami'ye de teşekkür etmek isteriz. Pişirdiği hamousta çorbası uzun süren yorucu günlerde dayanmamızı sağladı ve birçok sorunu da lokantasının masalarında çözdük.

Son olarak Beauty-the-cat adlı kedimizin katkısını takdir etmemiz gerekir. Taslağın tüm sayfalarının üzerine otururak kitabın tamamlanmasını haftalarca geciktirmesinin yanı sıra eski bir yabani kedi olarak öğrenmenin gücünü, canlıların kendi bölgelerini biçimlendirmede etkin rol oynadığını ve insanlarla kedilerin birlikte evrimleştiğini bize sürekli hatırlatmaktan geri kalmadı.

ÖNSÖZ

Bu kitabın içeriği ve biçimi biraz sıra dışıdır, bu yüzden önce kitabın konusunu ve düzenini açıklamak istiyoruz. Temel iddiamız, kalıtım ve evrime dair biyolojik görüşlerin devrimsel bir değişim içinde olduğudur. Bunun sonucunda da ortaya yeni bir sentez çıkmıştır, ki bu görüş son elli yıldır biyolojik düşünce hayatına hükmeden Yeni Darvinciliğin gen merkezli uyarlamasına meydan okumaktadır.

Oluşan kavramsal değişimler biyolojinin neredeyse tüm dallarını kapsıyor, fakat biz bu kitapta kalıtıma odaklanıyoruz. Ele alacağımız konular:

- Kalıtımda genlerden başka etkenler de vardır.
- Kimi kalıtsal varyasyonlar kökeninde rastlantısal değildir.
- Edinilmiş bilgilerin bir kısmı kalıtımla aktarılır.
- Evrimsel değişim, seçilimin yanı sıra direktifli süreçler sonucunda da oluşabilir.

Darwin'in evrim kuramının alışılmış yorumuna göre, adaptasyonlar, şans eseri ortaya çıkan genetik değişim varyasyonlarının doğal seçilime uğramasıyla oluşur; o yüzden de yukarıdaki cümleler bu yorumun öğretildiği herhangi birine sapkınlık gibi gelebilir. Yine de bu söylem, yeni veriler ve yeni fikirlerle birlikte yere sağlam basıyor. Moleküler biyoloji, günümüzdeki Yeni Darvinci kuramın temelini oluşturan genetik sisteme dair eski varsayımların çoğunun yanlış olduğunu kanıtladı. Ayrıca hücrelerin, DNA'nın işe karışmadığı (epigenetik) kalıtım sistemleriyle de yavru hücrelere bilgi aktarabildiğini gösterdi; ki bu da bütün organizmalar en az iki kalıtım sistemine sahiptir anlamına gelir. Üstelik birçok hayvan, davranışlarıyla da diğerlerine bilgi aktarır ve üçüncü kalıtım sistemi budur. Biz insanlar ise dördüncü bir kalıtım sistemine, yani simgesel kalıtıma sahibiz ve özellikle lisan unsuru insanoğlunun evriminde büyük rol oynuyor. Bu yüzden kalıtım ve evrim hakkında sadece genetik sisteme dair terimlerle değerlendirme yapmak oldukça yanlıştır. Epigenetik, davranışsal ve simgesel kalıtımlar da doğal seçilimin sanatını gösterebileceği çeşitliliği sağlamaktadır.

Bu dört kalıtım sistemi ve aralarındaki etkileşimler dikkate alındığında, ortaya Darvinci evrime dair çok farklı bir görüş çıkıyor. Bu görüş sayesinde, onca insanın şimdiye dek hüküm süren gen merkezli yaklaşım yüzünden uğradığı hayal kırıklığı ortadan kalkmakta; çünkü insan davranışı da dahil her biyolojik yapı ve her biyolojik eylemin adaptif (uyumsal) evrimini, gelişigüzel ortaya çıkmış ve işlevleri belirsiz genetik varyasyonların seçilimlerine bağla-

mak artık gerekli değil. Her türlü kalıtsal varyasyon göz önüne alındığında, tetiklenmiş ve edinilmiş değişikliklerin de evrimde rol oynadığı açıklığa kavuşuyor. Dört boyutlu bir perspektiften bakıldığında, doğal seçilimin odaklandığı tek noktanın gen olmadığı, çok daha zengin ve karmaşık bir evrim kuramı inşa etmek mümkündür.

Kitabı üç kısma böldük ve her kısmın başına kısa bir giriş yazısı yerleştirdik. Birinci kısım evrimin ve kalıtımın ilk boyutuna, yani genetik sisteme ayrıldı. Bu kısımdaki 1. Bölüm'de Darwin kuramının tarihinden bahsediyor ve onun nasıl gen merkezli bir hale geldiğini gösteriyoruz. 2. Bölüm'deyse moleküler biyolojideki keşiflerin, biyologların genler ve karakterler arasındaki ilişkiye bakışını nasıl değiştirdiğini anlatıyoruz. 3. Bölüm'de tüm genetik değişikliklerin gelişigüzel ve şansa dayalı bir olay olarak görülmemesi gerektiğini destekleyen bulguları inceliyoruz.

Kitabımızın ikinci kısmındaysa kalıtımın diğer boyutları ele alınıyor. 4. Bölüm ikinci boyut olan epigenetik kalıtım hakkındadır, ki bu kalıtım sisteminde aynı DNA'ya sahip farklı hücreler, kendilerine has özellikleri yavru hücrelere aktarabilir. 5. Bölüm'de evrimin üçüncü boyutunu, hayvanların davranışlarını ve önceliklerini diğer bireylere toplumsal öğrenme yoluyla nasıl aktardığını inceliyoruz. 6. Bölüm'deki konumuz ise evrimin dördüncü boyutu, yani lisan ve diğer simgesel iletişim yolları sayesinde bilginin nasıl aktarıldığı.

Kitabın üçüncü kısmında dağılan parçaları bir araya getirip konuyu artık toparlıyoruz. 7. ve 8. bölümlerde dört boyutun her birini ayrı ayrı inceliyor, ardından da kalıtım sistemlerinin uzun vadede birbirlerine nasıl bağımlı ve etkileşim içinde olduklarını gösteriyoruz. 9. Bölüm'de bunların ortaya çıkışlarını ve evrim tarihini yönlendirişlerini tartışıyoruz. Son olarak 10. Bölüm'deyse kendi duruşumuzu özetliyor, ayrıca bazı politik ve ahlaki meselelerin yanı sıra dört boyutlu evrim görüşünün kimi felsefi içerimlerini de göz önüne alarak kendimizi daha geniş bir bakış açısının içine yerleştiriyoruz.

Her bölüm bir "söyleşi" ile sona eriyor ve 10. Bölüm'ün tamamı söyleşi biçimindedir. Bu söyleşileri, kafa karışıklığına yol açabilecek kimi noktaları tekrarladığımız, ihtilaflı meseleleri ve belirsizlikleri vurguladığımız bir araç olarak kullanıyoruz. Söyleşilere katılanlar M.E. (yazarları temsilen Marion ve Eva) ile şeytanın avukatı olarak nitelenebilecek biri. Fakat bu terimin akla getirebileceği olumsuz çağrışımlardan kaçınmak için o kişiyi Ifça Mistabra (kısaca I.M.) olarak adlandırmayı tercih ettik. *Ifça Mistabra* Aramicede "karşıt görüş" demektir ve Talmud'da kullanılan tartışmalı konuşma tarzını yapısında barındıran bir terimdir. Bu şekilde kimi savlara karşı çıkılıp bunların aksi iddia edilirken, bu diyalektik yaklaşım sayesinde konunun daha iyi anlaşılması da sağlanıyor. Elinizdeki kitap söyleşiler atlanarak da okunabilir, fakat okuyucunun bunları ilgi çekici ve faydalı bulabileceğini düşünüyoruz; çünkü bu söyleşiler, biz evrime dair görüşlerimizden bahsederken öğrencilerimizin ve diğer



Ifça Mistabra

insanların kafasında beliren soruları ve merak ettikleri noktaları yansıtıyor.

Kitabın sadece mesleki anlamda bilimle uğraşanlar tarafından değil aynı zamanda biyoloji görüşlerine ilgi duyan, özellikle de başta modern genetik olmak üzere günümüzdeki biyolojik düşünce akımlarından etkilenenler (zaman zaman da endişe duyanlar) tarafından da okunabileceğini umuyoruz. Görüşlerimizi netliğe kavuşturmak için çok sayıda örnek ve düşünce deneyinden faydalandık, fakat biyolog olmayanların bazı bölümleri (özellikle 3., 4. ve 7. bölümleri) okurken zorlanacağının farkındayız. Derdimizi şüpheci biyologlara iyice anlatmak için bu bölümlerde moleküllerle ilgili birçok ayrıntı verdik. Kitabın bu zor tarafına bulaşmak istemeyen okuyucular söz konusu bölümlerin teknik kısımlarını atlayıp genel tartışmaları okuyabilir. Bu durumda verileri kendileri değerlendirmek yerine, fikrî dürüstlüğümüze ve muhakeme gücümüze güvenmeleri gerekecektir.

Bu kitap hem bir sentez hem de bir meydan okuma olmayı amaçlıyor. Moleküler biyoloji, gelişim biyolojisi, hayvan davranışları ve kültürel evrim alanlarında son dönemlerde yapılan çalışmalarla oluşan kalıtım görüşlerinin bir sentezi olan bu kitabın ortaya koyduğu meydan okumaysa, Darwin'in doğal seçilim aracılığıyla evrim kuramına değil, bu kuramın gen temelli ve tek boyutlu yorumuna karşıdır. Kalıtımın dört boyutu vardır ve bunların diğer üçünü görmezden gelemeyiz. Eğer çok daha eksiksiz bir evrim anlayışına ulaşmak istiyorsak bunların dördü de dikkate alınmalıdır.

I. Kısım

BİRİNCİ BOYUT

Kalıtım ve evrimin birinci boyutu genetik boyuttur. Genetik, biyoloji dünyasındaki bilgi akışının temel sistemidir ve yerküredeki yaşamın evriminde merkezî bir yeri vardır. Genetik sistem son yüzyılda yoğun bir şekilde araştırılmış ve bu çalışmalar sayesinde önemli kazançlar elde edilmiştir. Öğrendiklerimiz yalnızca doğal dünyayı anlamamıza yardımcı olmakla kalmadı, aynı zamanda bu bilgilerin tıp ve tarımda da önemli etkileri de görüldü.

XX. yüzyılın ortalarına gelindiğinde, genetiğin moleküler temelinin sırlarının DNA'da ve onun kopyalama mekanizmasında bulunacağı açıkça anlaşılmıştı. Genetik mühendisliğinin 1970'lerin ortasından itibaren sahneye çıkmasıyla birlikte, genetiğe dair bilgiler benzersiz bir hızla artmaya başladı. Neredeyse her gün yeni bir teknoloji icat edilirken, 1990'ların başında insan genomuna ait DNA dizisinin yakın gelecekte tamamen bilineceği artık belli olmuştu. Moleküler biyologlar tıpkı kâhinler gibi kısa zaman içinde okuyacakları "hayat kitabı"ndan, yeniden keşfedilen "felsefe taşı"ndan, Kutsal Kâse'yi bulduklarından bahsediyorlardı ve tüm bu mecazlar insan genomu dizisinin okunmasına atfen yapılıyordu. İddialarına göre, genetikçiler genomun dizisini bireyin kalıtsal olarak sahip olduğu zayıflıkları ve güçlü yanları öğrenmek için kullanabilecek, böylece uygun anlarda yardımsever duygularla müdahale edebileceklerdi. Biyolojinin daha önce böylesine kudretli ve böylesine umut verici bir görüntü sergilediği görülmemiştir. 2001 kışının sonuna doğru nihayet zirveye ulaşıldı; insan genomunun taslak dizisi yayımlanmıştı. Yirmi üç çift insan kromozomuna karman çorman serpiştirilmiş 35.000 civarındaki gen tanımlanmış (bu sayı daha sonra değiştirilecektir), bunların dizisi okunmuş ve kromozom üzerindeki yerleri belirlenmişti. Gazeteler artık daha cesur ve daha sağlıklı bir dünyayı haber veren coşkulu kehanetlerle doluydu.

Fakat imrenilen "hayat kitabı"nın bu taslağını artık ellerinde tutan genetikçiler bile ulaşılan noktaya tuhaf, hatta neredeyse şizofrenik bir tepki verdiler. Bir yanda başarı duygusu ve bunun uyandırdığı heyecan öylesine güçlüydü ki, yeniden ortaya çıkarılan bu vaat edilmiş topraklarla ilgili kehanetler çok daha

cüretkârlaşmıştı. Diğer yandaysa yeni bir huşu duygusu oluştu ve işin ironik yanıysa bu huşu duygusunu ortaya çıkaran şey, moleküler biyolojinin ulaştığı başarılardı. Çünkü yapılan keşifler, varlığa dair her şeyin aslında ne kadar karmaşık olduğunu göz önüne sermekteydi. Tıpkı bir önceki yüzyılda teleskop, astronomlara yeni ufuklar açtığında ya da mikroskop, biyologların önüne yeni dünyalar serdiğinde yaşandığı gibi, moleküler biyolojinin ulaştığı keşifler de mevcut düşünce çerçevelerine pek de rahatlıkla sığdırılamıyordu. Aslında bu keşifler, genetiğe dair eski bilgilerin eksiklerini tamamlamak yerine, o ana dek öne sürülmüş varsayımların basitliğinin altını çiziyor ve insanların önüne asla öngörülememiş karmaşıklıkta yeni alanlar açıyor. Görünüşe göre, genlere ve genetiğe eski yöntemlerle bakmanın artık hiçbir yolu kalmamıştı.

Moleküler biyoloji çalışmalarının desteklediği görüşlerden biri, modern genetikçilerin çoktan kabullendiği bir görüştü: Genleri basit nedensel etkenler olarak gören popüler kavram artık geçerli değildir. Maceraperestlik, kalp hastalığı, aşırı şişmanlık, dindarlık, eşcinsellik, utangaçlık, aptallık ya da zihnin veya vücudun sergilediği herhangi bir özellik *için* ayrı bir genin var olduğu görüşünün genetik düzlemde yeri kalmamıştır. Psikiyatr, biyokimyacı ya da *genetikçi olmayan* (ama yine de genetikle ilgili meselelerde kendilerini dikkate değer bir rahatlıkla ifade edebilen) birçok bilimci hâlâ genleri basit nedensel etkenler olarak gösterseler ve kendilerini dinleyenlere her türlü sorun için hızlı çözüm vaadinde bulunsalar bile, bu insanlar aslında bilgisi veya niyeti şüpheli olan propagandacılardan başka bir şey değildir. Çünkü artık genetikçiler, birbirleriyle etkileşim içinde olup canlıda belirli bir özelliğin gelişimini birlikte etkileyen onlarca ya da yüzlerce genden ve gen ürününden oluşan genetik ağ örgüleri bağlamında düşünüp konuşuyorlar; çoğunlukla da sadece konuşuyorlar. Genetikçiler bir özelliğin (örneğin cinsel tercihin) ortaya çıkmasının genellikle tek bir gendeki farklılığa bağlı olmadığı fikrini benimsiyor. İncelenen olayların çoğundan da anlaşıldığı gibi, bu işin gerçekleşmesinde birçok genin, proteinin ya da diğer molekül tiplerinin arasındaki etkileşimin yanı sıra bireyin yetiştiği çevrenin payı da vardır. Şu an için, öngörülen bir gelecekte, birbirleriyle etkileşim içinde olan belirli bir gen grubunun, hangi şartlarda nasıl bir ürün ortaya çıkaracağını tahmin etmek mümkün değildir. Bütün bunlar bilindiği halde, genom projesinin büyük başarısından kaynaklanan güç duygusu, her şeye rağmen ihtiyatlı davranmak gerektiği gerçeğinin üstünü çoğunlukla örtüyor, hatta zaman zaman büyük ama gerçekçi olmayan umutlar veya korkular yaratıyor.

Bu gelişmelerle aşka gelen bilimciler ile iş çevrelerinin bulaşıcı tepkileri gerçekten büyüleyici ve aynı zamanda önemlidir, çünkü gelecekte paranın ve zamanın nereye yatırılacağını bu insanlar belirleyecek, fakat biz şimdi dikkatimizi, XX. yüzyılın son yirmi yıllık diliminde gerçekleştirilmiş moleküler keşiflerin sonuçlarına, etkileri çok daha doğrudan görülebilecek sonuçlarına yönelteceğiz. Bu keşifler, yalnızca genlerin ne yaptığı sorusunun daha derin düşünülmesini sağlamakla kalmamış, ayrıca genlerin ne olduğuyla ilgili eski

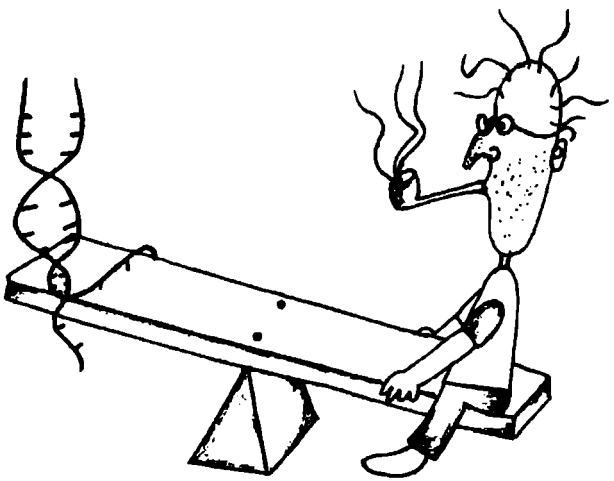
görüşlere de meydan okumuştur. Bu saatten sonra, genlerin kararlı bir doğaya sahip ve protein üretmeye yarayacak bilgiyi barındıran belirli bir DNA parçası olduğu, üstelik bir sonraki nesle aktarılmadan önce aslına sadık kalınarak kopyalandığı düşüncesi kabul edilemez. Çünkü DNA yapısının onarımının ve kopyalamasının doğru yapılması için bir sürü karmaşık mekanizmaya gereksinim duyulduğunu artık biliyoruz. Burada tek bir genin değil, bütün bir sistemin kararlılığından bahsedilmeli. Üstelik gen, kendi özerkliği bulunan bir birim ve her zaman aynı etkiyi üreten belirli bir DNA parçası olarak da görülemez. Bir DNA dizisinin herhangi bir şey üretmesi bir yana, neyi, nerede, ne zaman ürettiği bile, diğer DNA dizilerine ve çevreye bağlı olabilir. "Gen" diye tabir edilen DNA parçasının, yalnızca bir sistemin bütünü içine yerleştirildiğinde anlamı vardır. Ayrıca genin etkisi, içinde bulunduğu şartlara bağlı bulunduğu için tek bir gendeki değişimin, etkilediği özellikte istikrarlı bir tesiri de çoğunlukla olmaz. Bazı bireyler ve bazı koşullarda bu değişimin yararlı etkisi görülürken, başka bireyler ve başka koşullarda zararlıdır. Kimi zaman da hiçbir etkisi yoktur.

Yeni genetik bilgiler halka sunulurken genomun karmaşık ve dinamik bir sistem olduğu zaman zaman unutulsa bile, meslekten biyologlar arasında genomun bu özelliği tartışma konusu değildir. Yine de genler ve genomlar hakkındaki yeni görüşlerin, evrim düşüncesine çok sınırlı bir etkisi olmuştur. Eğer bir gen, ancak içinde bulunup bir parçası olduğu karmaşık sistemin şartlarında anlam taşıyorsa, alışılagelmiş evrim düşüncesi, yani evrimi yalıtılmış durumdaki bir veya daha fazla genin frekansındaki değişimler bağlamında düşünmek artık sorgulanmalıdır. Örneğin bireysel genlerin frekanslarını ele almak yerine aralarındaki etkileşim ağlarının frekanslarındaki değişime odaklanmak daha uygun olabilir.

Genler ve genomlar hakkındaki yeni bilgiler, geçerli evrim kuramının varsayımlarına başka bir şekilde de meydan okuyorlar. Eğer genom, sırf bir gen koleksiyonu olmanın ötesinde örgütlü bir sistemse, genom ile hücre tarafından denetlenip düzenlenen genetik varyasyon üretme süreçleri de sistemin evrimleşmiş bir özelliği olabilir. Çoğunluğun uzun süredir kabul ettiği görüşün aksine, bunun anlamı, tüm genetik varyasyonların tamamen gelişigüzel ve körlemesine olmadığıdır; bir kısmı kontrol altında, kısmen de yönlendirilmiş olabilir. Daha açık ifadeyle bu, "yumuşak kalıtım"ın, yani çevre şartları tarafından tetiklenen genom değişimlerinin kalıtımına olanak veren Lamarckçı mekanizmaların var olduğu anlamına gelebilir. Oysa kısa bir süre öncesine kadar, edinilmiş varyasyonların kalıtımla aktarılabileceği inancı, evrim kuramında yeri olmaması gereken ağır bir saplantılık olarak görülüyordu.

Genomun dinamik doğasını ve gen etkileşimlerinin karmaşıklığını ortaya çıkaran moleküler biyoloji, evrim kuramındaki genetik boyutun tekrar değerlendirilmesini zorunlu kılmaktadır. Kitabımızın bu birinci kısmında kalıtımın, kalıtımla aktarılan varyasyonların ve evrimin birimi olarak geni kabul eden

yaygın görüşün kökenlerini anlatarak (1. Bölüm) meselenin genetik boyutunu inceleyeceğiz. Ardından da genler ile gelişim süreçleri arasındaki karmaşık ilişkilerden bahsedecek (2. Bölüm) ve son olarak (3. Bölüm) genetik varyasyonun ortaya çıkma şekillerine, bunun evrim ve kalıtımla ilgili görüşlerimiz için ne anlam ifade ettiğine bakacağız.



1 | Darvinciliğin Yaşadığı Dönüşümler

Bilginin olduğu her yerde tartışmalar yaşanır ve bilim bu konuda bir istisna değildir. Bilimcileri mantığın sakin ve berrak ışığında, duygulardan arınmış halde kuram ve görüşleri tartışan, tutkusuz ve tarafsız insanlar olarak düşünen varsa, cidden yanılır. Tüm önemli bilimsel tartışmalara tutku ve coşku eşlik etmiştir. Özellikle evrim kuramı gibi insanlık tarihinin yanı sıra birbirimizle ve etrafımızdaki dünyayla olan ilişkilerimizi de doğrudan ilgilendiren konular üzerine yapılan tartışmalarda bu durum daha belirgindir. Bu tartışmalar "insan doğası"yla ilgili görüşleri kapsadığı, ahlaki değerleri ve meseleleri içerdiği için entelektüel heyecanlar uyandırmanın yanı sıra duyguları da harekete geçirebilir.

Bahsettiğimiz bu tartışmalar, evrim düşüncesini kabul edenler ile dünyanın Tanrı tarafından gerçekten veya mecazi olarak altı günde yaratıldığına inanmayı yeğleyenlerin arasındaki tartışmalar değildir. Böylesi savlar büyük çaplı toplumsal ve siyasal ilgi uyandırmıştır, fakat bu tür tartışmaların bilimde gerçekten yeri yoktur, yani bu konularda daha fazla konuşmaya gerek duymuyoruz. Bizim burada bahsedeceklerimiz, evrim biyologlarının arasında gerçekleşmiş ve daha da sürecek görünen ateşli tartışmalardır.

Biyoloji alanındaki keşiflere dair popüler yazıları okursanız "Darwin'in evrim kuramına göre...", "evrim biyologlarının açıklamalarına göre..." veya "evrimsel açıklamaya göre..." gibi cümlelerle sık sık karşılaşırsınız. Bunun sonucu olarak da tüm biyologların kabul edip aynı anlamda kullandığı düzenli ve oturmuş bir evrim kuramı –Darwin'in doğal seçilim kuramı– bulunduğu izlenimine kapılırsınız; ama gerçek elbette ki çok farklıdır. Darwin'in *Türlerin Kökeni* adlı kitabı 1859'da ortaya çıktığından beri bilimciler onun kuramını ve evrimin nasıl işlediği konularını tartışıyor: Hayatta kalma ve üreme becerilerinde kalıtımla aktarılabilir farklılıklar bulunan bireyler arasındaki rekabet, yeni özelliklerin ortaya çıkmasına yol açabilir mi? Her türlü evrimsel değişim doğal seçilimle açıklanabilir mi? Darwin kuramının dayanak noktası olan tüm o kalıtsal varyasyonların kaynağı nedir? Doğal seçilim gerçekten yeni türler meydana getirebilir mi? Darwin'in kitabı, kendi kuramını destekleyen gözlemlerle tıka basa doluydu, fakat bulgularında göze çarpan bazı boşluklar da vardı. En büyük boşluk ise kalıtsal varyasyonların doğasına ve bunlara yol açan etkenlere dair çok az şey söylemesiydi. Başlangıçtan itibaren, Darwin'in evrim kuramını kabul edenler bile kuramın bütünlüğü ve yeterliliğini sorgularken, kalıtım ve varyasyonlara dair akla getirdiği sorulara cevap bulmakta zorlanmışlardır. Sonraki yıllarda bir taraftan keşifler yapılıp yeni kuramsal yaklaşımlar geliştirilirken, bir taraftan da tartışmalar devam edecekti. Mevcut görüşlere sürekli

meydan okundu ve bunlar devamlı gözden geçirilip yenilendi. Sonuçta evrim ve kalıtım kavramlarının anlayışında büyük değişimler yaşandı.[1]

Günümüzde çoğu biyolog, kalıtımı genler ve DNA dizileri bağlamında düşünürken, evrimi ise birbirinin yerini alabilecek genlerin frekanslarındaki değişimler bağlamında görmekte. Bu durumun yirmi yıldır sürdüğünü sanıyoruz. Her geçen gün daha fazla biyolog, evrim düşüncesinde kullanılan kalıtım kavramının fazlasıyla dar olduğunu söylüyor, moleküler biyoloji ile davranış bilimleri sayesinde ulaşılan sonuç ve görüşlerin de dahil edilmesiyle kalıtım kavramı kapsamının genişletilmesi gerektiği konusunda ısrar ediyor. Biz de bu görüşü paylaşıyoruz ve ileriki bölümlerde bunun nedenini açıklayacağız. Fakat buna geçmeden önce, son yüz elli yılda evrim düşüncesi tarihinden örnekler vererek Darwin kuramının gen merkezli yorumunun nasıl şekillendiğini ve bu durumun günümüz evrim biyologları için anlamını göstermek istiyoruz. Bizi günümüzdeki konuma getiren düşünce patikasının tüm virajlarına ve dönüm noktalarına göz atmaya teşebbüs edemeyeceğimiz için; burada önemli dönüm noktalarından bazılarına ve kuramın aldığı yönü etkileyen savlara odaklanacağız.

DARWIN'İN DARVİNCİLİĞİ

Evrim görüşünü *Türlerin Kökeni* adlı eserinin son paragrafında özetleyen Darwin, kendisine göre sıra dışı bir şiirsellikle şöyle yazmıştır (1859, s. 489-490):

> Pek çok türde çeşit çeşit bitkilerle kaplanmış, çalılarında kuşların şakıdığı, türlü türlü böceğin etrafta uçuştuğu ve nemli toprağında solucanların süründüğü karmakarışık bir nehir kıyısını seyredip tefekküre dalmak, birbirlerinden çok farklı, ama yine de birbirlerine böylesine karmaşık yollarla muhtaç olan ve incelikli bir çabayla oluşturulmuş tüm bu yaşam biçimlerinin çevremizde işleyen yasalar tarafından üretildiğini görmek ilginç olacaktır. En geniş anlamıyla alınırsa bu yasalar: *Üreyerek Gelişim*; neredeyse üremeyi de ifade eden *Kalıtım*; kullanma ve kullanmamanın yanı sıra yaşamın dış şartların doğrudan ve dolaylı etkilerinden kaynaklanan *Değişkenlik*; bir *Yaşam Mücadelesi* vermeye yönelten çok yüksek bir Çoğalma Oranı ve sonuçta Özelliğin Iraksanması ile daha az gelişmiş yaşam biçimlerinin Yok Oluşunu gerektiren Doğal Seçilimdir. Bu yüzden doğadaki bu savaşın, kıtlığın ve ölümün hemen ardından tasavvur edebileceğimiz en yüce olay, yani daha üstün hayvanların ortaya çıkması gerçekleşir. Yaşama dair olarak, başlangıçta bir ya da birkaç forma nefesin çeşitli güçleriyle birlikte üflendiği şeklindeki bakış açısında bir görkem vardır; bu gezegen değişmez yerçekimi

[1] Evrim kuramlarıyla ilgili tartışmalara dair en iyi açıklamalar arasında Bowler'ınkiler vardır: *Evolution: The History of an Idea*, 1989. Bowler bu eserinde evrim hakkındaki görüşlerin değişen kaderlerinin tarihini özetlerken, meseleyi özellikle XIX. yüzyılın ortasından itibaren ele almıştır. Yaklaşımları daha felsefi olan Depew ve Weber ise *Darwinism Evolving* (1995) adlı kitaplarında karmaşık sistemlerin evrimine dair son zamanlarda ortaya çıkan görüşleri de anlatmışlardır.

> yasasına göre dönmeyi sürdürdükçe, böylesine basit bir başlangıçtan, en güzel ve en harika sonsuz formlar evrimleşmiştir ve evrimleşmeye devam etmektedir.

Paragrafın ortasında ve nispeten daha az şiirsel olan cümledeki italik harfleri Darwin değil, biz kullandık. Amacımız Darwin'in sıraladığı "yasaları" vurgulamaktı: üreme, kalıtım, bireyler arasında değişkenlik (varyasyonlar) ve var olma mücadelesi yasaları. Bu yasaları kullanarak kendi dünyamıza ya da aşina olduğumuz üreme, kalıtım, varyasyon ve rekabet çeşitlerine atıfta bulunmadan Darwin'in kuramını çok genel, hem de soyut bir biçimde formüle etmek mümkündür. Örneğin İngiliz evrim biyoloğu John Maynard Smith'in genellemesine göre, doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleşmesi için herhangi bir varlık grubu ile bunların yaşadığı dünyada bulunması gereken özellikler şöyledir:

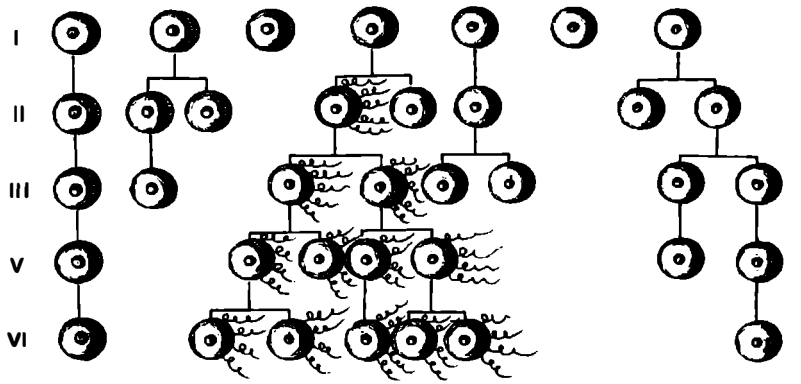
- *Çoğalma* – Bir varlık iki ya da daha fazla birey üretmek için üreyebilir.
- *Varyasyon* – Varlıklar birbirlerinin tıpkısı değildir.
- *Kalıtım* – Varlıklar kendi benzerini vücuda getirir. Dünyada farklı tipte varlıklar varsa, A tipindeki varlığın çoğalması sonucunda daha çok sayıda A tipi varlık oluşur. B varlığının çoğalmasıyla B varlığının sayısı artar.
- *Rekabet* – Kalıtımla aktarılabilen varyasyonların bir kısmı, varlıkların hayatta kalma ve çoğalma başarısını etkiler.[2]

Tüm bu şartlar sağlandığında, doğal seçilim yoluyla evrim kaçınılmazdır: Hayatta kalma ve çoğalma kabiliyeti en yüksek olan varlığın görülme sıklığı artar (Şekil 1.1). Nihayetinde tüm varlıklar aynı tipe ait olacağı için o dünyadaki evrim duracaktır. Bununla birlikte kalıtım her zaman doğru işlemez, yani ara sıra yeni varyantlar çıkar, sonrasında varyasyonlar belirli bir doğrultuda birikebilir ve ortaya karmaşık bir işlevsel sistem çıkarabilir. Örneğin göz, canlılar dünyasında, birikimli evrim için gösterilebilecek klasik bir örnektir. Günümüzde giderek daha da yaygınlaşan kişisel bilgisayarlarsa teknoloji dünyasından verilebilecek uygun bir örnektir.

Maynard Smith'in yaklaşımıyla formüle edildiğinde Darwin'in doğal seçilim yoluyla evrim kuramı fazlasıyla genel bir kuramdır. Kalıtım ve çoğalma süreçlerine, kalıtımla aktarılabilen varyasyonların kökenine ve doğal seçilimle evrimleşen varlığın doğasına dair hiçbir şey anlatmaz. Bunun farkında olmak, ileriki bölümlerde ortaya koyacağımız savlar için önemlidir. Bizler her ne kadar bu görüşün avukatlığını yapmıyor olsak da, Mendel yasalarına, mutasyona

---

[2] Maynard Smith'in doğal seçilim yoluyla evrim hakkındaki genellemesi *The Problems of Biology* (1986) adlı kitabının 1. bölümünde bulunabilir. Lewontin'in "The units of selection" (1970) adlı makalesindeki formülasyonu biraz daha farklıdır. Griesemer ise "The units of evolutionary transition" (2000) adlı yazısında Maynard Smith ile Lewontin'in yaklaşımlarının arasındaki farkları ortaya koymasının yanı sıra kendi görüşlerini de daha geniş bir felsefi ve biyolojik zemine oturtmuştur.



Şekil 1.1
Evrensel Darvincilik: İlk defa ikinci nesilde ortaya çıkan tüylü varlığın görülme sıklığı nesiller geçtikçe artar, çünkü hayatta kalma ve çoğalma konusunda rakiplerinden daha başarılıdır.

uğramış genlere, DNA şifrelerine ya da modern evrim biyolojisinin diğer donanımlarından hiçbirine inanmadan yetkin bir Darvinci olmanın mümkün olduğunun açıklığa kavuşmasını istiyoruz. Bu durum, Darwin kuramının neden bu kadar geniş bir uygulama alanı bulabileceğini, biyolojik evrimin yanı sıra kozmoloji, ekonomi, kültür ve diğer dallarda da uygulandığını açıklar.

Darwin elbette ki Mendel yasaları, genler ve DNA hakkında hiçbir şey bilmiyordu. Bu kavramlar XX. yüzyıla dek evrimi kuramsallaştırmanın bir parçası olmadı. Aslında, Darwin'in yaşadığı günlerde geçerli hiçbir kalıtım kuramı yoktu ve bu da bir sorundu. O günlerde çoğu insan, anne babaya ait özelliklerin çocuklarında karıştığını varsayıyordu; yani başlangıçta iki tipin (siyah ile beyaz diyelim) bulunduğu bir topluluk varsa, sonuçta elinizde her şeyin aynı olduğu (gri) bir topluluk kalır. Bu durumda çeşitlilik filan kalmaz. Bununla birlikte Darwin'in kuramı, bireyler arasında kalıtımla aktarılabilen farklılıkların bulunmasını da gerektiriyor. Özelliklerin karışımı olmaksızın, devamlı olarak sadece tek bir tipi (siyah diyelim) seçerseniz, bu tipin oranı gruptaki herkes aynılaşana (bu sefer siyah) değin yükselir. O halde yeni varyasyonlar nereden çıkıyordu? Doğal seçilim kuramının inanılır olması için Darwin ile yandaşlarının varyasyonların kökenini ve sürdürülüşünü açıklamaları zorunluydu.

Türlerin Kökeni'nin son paragrafından yaptığımız alıntıda gördük ki, Darwin kalıtımla aktarılabilen varyasyonların, organizma üzerindeki yaşam koşullarının etkilerinden ve "kullanma ve kullanmama"dan kaynaklandığını düşünüyordu.[3] Darwin'in bu düşüncesinin farkına varmak kimilerini şaşırtabilir,

[3] Darwin "kullanma ve kullanmama" ile çevre sayesinde tetiklenen değişimlerin kalıtsal etkilerini *Türlerin Kökeni* adlı kitabının ilk edisyonunda ve özellikle 4. bölümde konu etmiştir. Sonrasında bu tartışmayı kitabın 5. ve 6. edisyonlarında daha da ileri götürecek

çünkü onlar "kullanma ve kullanmama" kaynaklı evrimsel değişim düşüncesini Lamarck adıyla özdeşleştirmiştir. Onlara denmiştir ki Lamarck, Darwin'den elli yıl önce bir evrim kuramı geliştirdi, fakat öne sürdüğü mekanizma tamamen yanlıştı. Lamarck bir budala gibi (Lamarck bir şekilde hep budala gibi gösterilmiştir), zürafaların uzun boyunlarının atalarının yüksekteki yapraklara erişmeye çabalarken boyunlarını germeleriyle oluştuğuna inanıyordu. Uzamış boyunları yavrularına geçti ve her nesille birlikte boyunları daha da uzadı. Bu hikâyeye göre Lamarck, evrimi, kullanmanın (ya da kullanmamanın) kalıtımla aktarılan etkilerinin sonucu olarak görmektedir. Onun en büyük hatası "edinilmiş karakterler"in, yani hayvanın yaşamı boyunca yapısında veya işlevinde oluşan değişikliklerin kalıtımla aktarılabileceğini varsaymasıydı. Ne yazık ki bu hikâye şöyle devam eder: Ama iyi ki Darwin, evrimsel değişimin sebebinin "kullanma ve kullanmama" değil, doğal seçilim olduğunu gösterdi de böylece edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılabileceği düşüncesi bir kenara bırakıldı.[4]

Evrim düşünceleri tarihine dair sıklıkla tekrarlanan bu yorum birçok açıdan yanlıştır: Lamarck'ın fikirlerini fazlasıyla basite indirgediği için yanlıştır; edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarıldığı fikrini Lamarck icat etmiş gibi gösterdiği için yanlıştır; "kullanma ve kullanmama" kavramlarının Darwin'in görüşünde de yer aldığını fark etmediği için yanlıştır; genel evrim düşüncesinde edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılışı yaklaşımının yerini doğal seçilim kuramının aldığını ileri sürdüğü için yanlıştır. Gerçek şu ki Lamarck'ın evrim kuramı bir hayli karmaşıktı ve edinilmiş karakterlerin kalıtım yoluyla aktarılmasından çok daha fazlasını içeriyordu. Üstelik edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarıldığı düşüncesini ortaya atan kişi de Lamarck değildi: XIX. yüzyılın başında neredeyse tüm biyologların inancı bu yöndeydi ve o yüzyıl sona ererken birçok biyolog hâlâ aynı görüşteydi. Bu kavram hiç kuşkusuz Darwin'in

---

ve kuramına getirilen eleştirilere yanıt verecektir.

[4] Lamarck, evrime dair görüşlerini *Philosophie Zoologique* (1809) adlı kitabında açıklamış, fakat daha sonraki yayımlarında görüşlerinin bir kısmını gözden geçirip yenilemiştir. Lamarck'ın kuramının bir özeti ve yaptığı değişiklikler için bkz. Burkhardt, *The Spirit of the System: Lamarck and Evolutionary Biology*, 1977, 6. bölüm. Lamarck hayattayken görüşleri pek hoş karşılanmamıştı ve *Philosophie Zoologique* [Hayvanbilimsel felsefe] adlı kitabı da 1914'e dek İngilizceye çevrilmedi. Lamarck'ın çalışma arkadaşı ve zamanının en etkili biyologlarından olan Georges Cuvier bile Lamarck'ın görüşleriyle alay etmiştir; özellikle de Lamarck'ın 1829'da ölümünün ardından yazdığı "methiye"de. 1832'de yazılmış ve geniş bir kesim tarafından okunmuş olan bu methiye, aslında Lamarck'ın görüşlerinin daha sonraki yıllarda çarpıtılmasının da ana sebebidir. Cuvier'in söz konusu «Eloge de M. Lamarck» yazısının çevirisi *Zoological Philosophy* (*Philosophie zoologique*'in İngilizce çevirisi) kitabının 1984 basımında bulunabilir. Lamarckçı bakış açılarını küçük düşüren yorumlar günümüzde hâlâ normal kabul edilirken, özellikle de Darvincilik, gelişim biyolojisi ve temel mantık gibi konuları anlama yolunda bir kusur olarak sunulur. Buna dair bir örnek bkz. Cronin, *The Ant and the Peacock*, 1991, s. 35-47.

görüşünün de bir parçasıydı ve onun doğal seçilim kuramı da bu fikrin terk edilmesine kesinlikle yol açmamıştır. Aksine, edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılmasına dair sonu gelmeyen sert tartışmaları (hatta bazı deneyleri) doğurdu. Ortada herkesçe kabul edilmiş, tatminkâr bir kalıtım kuramı ve varyasyonların kökeniyle ilgili bir açıklama olmadığı sürece, edinilmiş karakterlerin kalıtımı fikri evrim düşüncesinde kendine daima yer bulmuştur.

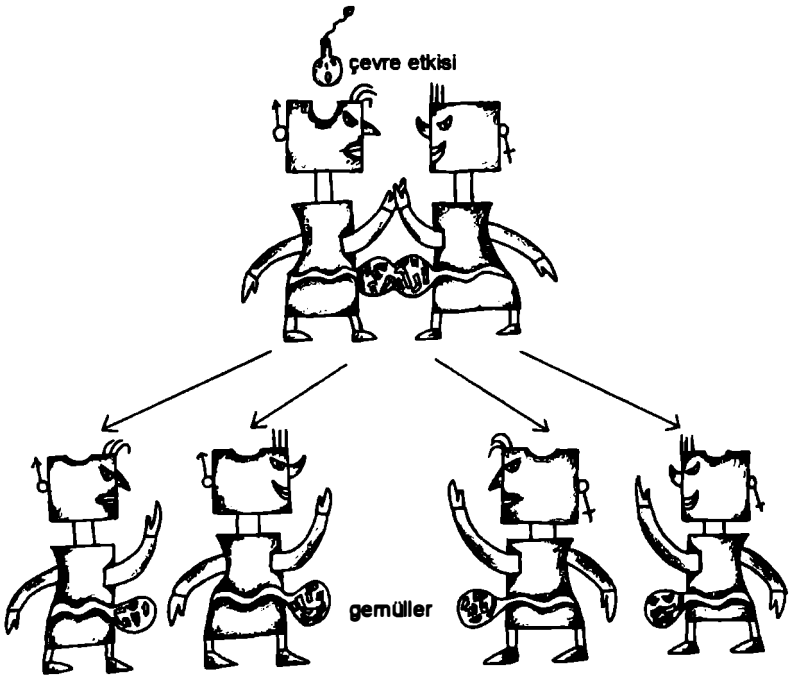
Yetkin bir kalıtım kuramının eksikliği ve varyasyonların açıklanamaması, Darwin ve yandaşlarında sürekli gerilim yaratmıştır. Bu yüzden de bu konuyla ilgili bir şeyler yapmak isteyen Darwin, 1840'lardan itibaren kalıtımla ilgili eldeki tüm bilgileri toparladı ve kendi kalıtım kuramını geliştirmek için bunlardan yararlandı. "Geçici pangenesis hipotezi" diye adlandırdığı kuramını en sonunda *The Variation of Animals and Plants under Domestication* [Evcilleştirilmiş hayvan ve bitkilerin çeşitliliği] adlı hacimli kitabında tanıttı. Hipotezi pek özgün değildi ve hiç popüler olmadı, fakat tüm eleştirilere rağmen Darwin görüşünü asla terk etmedi. Darwin'in pangenesis kuramı anlatılmaya değer, çünkü XIX. yüzyılın ikinci yarısındaki diğer kalıtım kuramlarının çoğu ona epeyce benzer. Hepsi de günümüzde kabul gören kalıtım kuramından bütünüyle farklıdır.[5]

Darwin, vücudun her bölgesinin, gelişimin her aşamasında "gemül" diye adlandırdığı minik parçacıklar saçtığını ileri sürdü. Bunlar bedenin her yerinde dolaşır ve dolaşırken ara sıra çoğalırdı. Bazı gemüller hasarlı veya kayıp vücut parçalarının yenilenmesinde görev alırdı; ama çoğu, er veya geç üreme organlarında toplanırdı. Eşeysiz üreyen organizmalarda yumurta, tohum, spor veya ana babanın bir sonraki nesli yaratacak vücut parçası hangisiyse orada bulunan gemüller kendi kendilerini düzene sokup her biri vücudun neresinden gelmişse sonuçta aynı yapıyı oluştururlardı. Eşeyli üreyen organizmalardaysa yumurta ve spermdeki gemüller gelişim başlamadan önce bir araya gelirdi (Şekil 1.2). Bu yüzden yavru, anne ve babadan gelen özelliklerin karışımıydı; ama zaman zaman Darwin'e göre gemüller hemen kullanılmayabilir, bunun yerine uyku halinde bekletilir ve hayatın ileriki aşamalarında ya da sonraki nesillerde ortaya çıkabilirlerdi.

Döllenmiş bir yumurtadaki gemüller ilk başta belirli bir düzene sahip değildir, fakat gelişim sırasında bunlar büyüyüp çoğalırken doğru zamanda doğru yere nüfuz ederler; çünkü anne babadan gelen benzer gemüllerin birbirlerine

---

[5] Pangenesis hipotezi için bkz. Darwin, *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 1868, 2. cilt, 27. bölüm. XIX. yüzyıla ait pangenesis benzeri diğer kalıtım kuramları için bkz. Robinson, *A Prelude to Genetics*, 1979. Darwin, kuzeni Francis Galton'a yazdığı bir mektuba göre, pangenesis kuramını 1840'ların ilk yıllarında geliştirmeye başlamıştı. Darwin'in Lamarckçı görüşleri sırf eleştiriler sonucunda ve daha iyi olan kendi yargılarına rağmen geliştirdiği iddiası sık sık tekrarlanır, ama Darwin'in hem mektuplarında hem de *Türlerin Kökeni*'nin ilk edisyonunda reddettiği bu iddia bir efsaneden ibarettir.



Şekil 1.2
Eşeyli pangenesis. Erkekten (sol) ve dişiden (sağ) gelen temsilci parçacıklar (gemüller) üreme organlarında birikir. Döllenme sonrasında gemüller karışır ve bir sonraki kuşağı birlikte oluştururlar. Çevreden gelen etki (bomba) erkekte bir değişikliğe yol açmıştır ve bu değişim kalıtımla aktarılır, çünkü değişime uğramış vücutyapılarından gelen gemüller de değişmiştir, ancak dişiden gelen etkilenmemiş gemüller yüzünden bunların etkisi seyreltilmiştir.

kavuşmak için özel bir yatkınlığı vardır. Bu yüzden gemüller hem kalıtım hem de gelişim birimleridir. Bu kalıtım görüşü, kalıtımla aktarılan şeyin karakterin kendisi olduğunu söyler. Karakterler onların minyatür temsilcileri, yani gemüller sayesinde nesilden nesile geçer. Darwin'in sözcükleriyle "kalıtıma yalnızca bir büyüme biçimi olarak bakılmalıdır".[6]

Pangenesis, Darwin'in kalıtım, yenilenme, melezleştirme, gelişim anormallikleri ve diğer konularla ilgili bulduğu olguların çoğunu açıklar. Peki, ama varyasyonlar ne olacak? Pangenesis karışıma ve tam benzerliğe yol açıyorsa, o halde Darwin varyasyonları nasıl açıklamıştı? Öncelikle beslenme veya iklimdeki değişikliklerin büyüyüp gelişmeyi etkileyebileceğini, farklı gemüllerin üreme organlarındaki dağılımının değişebileceğini ileri sürmüştü; ayrıca bu değişiklikler uyku halindeki gemülleri harekete de geçirebilirdi. İkinci olarak da değişen şartlar veya kazanılan yeni deneyimler herhangi bir aşamada gemüllerin kendilerini değiştirmesine yol açabilirdi. Anne veya babanın vücudundaki

[6] Darwin, *The Variation of Animals and Plants* ..., 2. edisyon, 1883, 2. cilt, s. 398

bir yapı, örneğin "kullanma ve kullanmama" yüzünden değişime uğramışsa, buna uygun şekilde değişip farklılaşmış gemüller üretilirdi. Bu yeni edinilmiş karakter kalıtımla aktarılır; ama bu karakter yine de çok güçlü bir şekilde ortaya çıkmayabilirdi, çünkü değişime uğramış gemüller, hem üreme organlarındaki mevcut gemüller hem de eşten gelen gemüllerle karışacaktı.

Açıktır ki, varyasyonun ortaya çıkmasında çevresel etkinin payı olduğunu kabul etmek, Darwin'in doğal seçilim yoluyla evrim kuramını asla zayıflatmaz. Tam tersine, yaşam koşullarına tepki olarak yeni bir varyasyon ortaya çıkıyorsa, bu durum varyasyon miktarını arttırır ve doğal seçilimin etkinlik alanını genişletir. Darwin, günümüzde birçok biyoloğun, Lamarck'ın edinilmiş karakterlerin kalıtımıyla ilgili görüşleri ile doğal seçilim yoluyla evrim kuramının temel ilkelerinin çeliştiğini düşündüğünü duysaydı kesinlikle şaşırıp kalırdı. Çünkü bu kavramlar birbirleriyle çelişmez. Darwin'in pangenesis hipotezi, doğal seçilim kuramının aslında çok da kılı kırk yarmadığını gösterir. Sonuçta gemüllerin, Darwin'in hayalgücünün büyüleyici bir icadından başka bir şey olmadığı anlaşıldı, fakat bitki ve hayvanların doğal seçilim yoluyla evrimleşmelerinin nedeni olarak ihtiyaç duyulan kalıtım ve varyasyonları açıklama konusunda gemüller iyi iş çıkarmışlardır. Darwin'in doğal seçilim kuramı çok genel bir kuramdır; belirli bir kalıtım mekanizması ya da varyasyon nedenleriyle kısıtlanamaz.

WEISMANN'IN YENİ DARVİNCİ KURAMI: EDİNİLMİŞ KARAKTERLERDEN VAZGEÇİLMESİ

Bilimsel ilerleme hızındaki büyük artışın genelde XX. yüzyılda başladığını varsayıyoruz, ama bir de 1850'lerin son yıllarında biyolog olmanın nasıl bir şey olduğunu düşünün. İlk önce Rudolph Virchow, hücrelerin ancak diğer hücrelerden türediği kuramını ileri sürmüştü; hücresel olmayan maddelerden hücre meydana gelemezdi. Bundan kısa süre sonra da Darwin dünyaya, türlerin sadece diğer türlerden geldiğini söyledi ve bunlar özel bir yaratılışla değil, doğal seçilimle gelişiyorlardı. Sonra da Louis Pasteur canlıların durup dururken ortaya çıkmadığını deneyleriyle kanıtladı; organizmalar ancak diğer organizmalardan üreyebilirdi. XIX. yüzyılın ortasında bilimciler için gelişmeleri izlemeye çabalamak, tıpkı günümüzdeki gibi, bir kâbus olmalı. Darwin pangenesis hipotezinin ince ayarlarını yaparken hücrelerin oluşumu meselesini "Histoloji [dokubilimi] konusunda yetkin olmadığım için bu iki karşıt öğreti hakkında fikir yürütmem yakışık almaz" diyerek geçmesi şaşırtıcı olmamalı.[7] Ayrıca ele aldığı onca konu düşünülürse, hücrelerin kökenine dair farklı fikirleri değerlendire-

[7] Darwin, Virchow'un hücre kuramı ve hücre oluşumuyla ilgili alternatif görüşlerini *The Variation of Animals and Plants...* kitabının ilk edisyonunun 27. bölümünde anlatır (1868, 2. cilt, s. 370). Kitabın 2. edisyonunda (1883) düşünceleri aşağı yukarı aynıdır, fakat bu cümle metinden çıkarılmıştır

cek denli bilgisinin olmadığını düşündüğü için suçlanmamalı. Yani yeni gelişen hücre biyolojisi bilimini kalıtım ve evrimle ilintilendirme görevini diğerlerine bırakmıştı. XIX. yüzyılın en önemli ve en etkili evrim düşünürlerinden biri olan Alman biyolog August Weismann da bu kişilerden biriydi.[8]

Weismann'ın kalıtım ve gelişim hakkındaki görüşleri zamanla değişmiştir, fakat görüşünün temel ilkelerini 1880'lerin ortasında belirlemişti. O tarihlerde organizmaların hücrelerden oluştuğu, hücrelerin ipliğe benzer *kromozomlar* (bu sözcük 1888 yılına dek uydurulmamıştı) içeren bir çekirdeği olduğu görüşü genel kabul görmüştü. Sıradan hücrelerin *mitoz* bölünme yaptığı biliniyordu. Mitoz bölünme sürecinde her kromozomun sayısı ikiye katlanır ve bunlar çekirdekte boylamasına dizilir, yavru hücreler kromozomları yarı yarıya paylaşır. Çekirdek materyalini hücreler arasında nispeten hatasız paylaştıran bu yöntemin anlaşılmasıyla, kromozomların muhtemelen hücrelerin ve bu hücrelerden türeyenlerin özelliklerini belirleyen kalıtım maddesini içerdiği Weismann ile birkaç kişi için daha açıklığa kavuşuyordu.

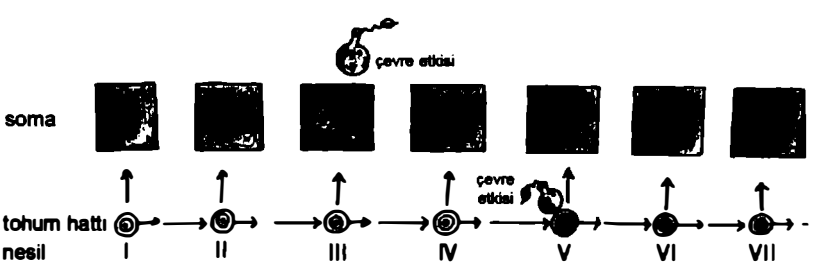
Ama eğer çekirdekteki kromozomlar kalıtım materyalini barındırıyorsa, nesiller arasındaki kalıtımda bir sorun çıkması gerektiğini Weismann fark etmişti. Eşeyli üreyen organizmalarda nesiller arası bağlantı, yumurta ve sperm (veya günümüzdeki deyişle gametler) aracılığıyla kurulur. Fakat yumurta ve sperm diğer hücrelerle benzer kromozom içeriğine sahipse, döllenmiş yumurtada ve ondan gelişen organizmada anne babaya kıyasla hücre başına iki kat kromozom bulunmalıydı. Oysa gerçekte böyle bir şey olmuyordu. Bu yüzden Weismann, yumurta ile sperm oluşumu sırasında üreme sistemindeki hücrelerde, vücudun diğer hücrelerinden farklı bir bölünme türü olması gerektiği sonucunu çıkardı. Bunlarda "*indirgeyen* bölünme" gerçekleştiğini söyledi; yani yavru hücreler, anne baba hücrelerinden gelen kromozomların yalnızca yarısını alırdı. Döllenme sırasında yumurta ile sperm çekirdeği birleşir, iki yarım hücre, diğer hücrelerle aynı miktarda genetik malzeme barındıran bir bütün meydana getirirdi. Weismann bu görüşü ileri sürdüğünde, indirgeyen bölünmeyle ilgili gerçek bir bulgu yoktu, yine de yumurtayı oluşturan hücrelerin bölünmesinde tuhaf olayların gerçekleştiği biliniyordu. En sonunda *mayoz* bölünme diye adlandırılacak bu sürecin doğasını açığa çıkarıp kalıtımdaki önemini anlamak yıllar alacaktı. Weismann'ın tahmin ettiği gibi, kromozom miktarı gerçekten de ikiye bölünüyordu, fakat mayoz bölünmede bundan daha önemli şeyler de oluşmaktadır.

---

[8] Weismann'ın yıllar içinde evrimleşerek gelişen görüşleri, berrak ve açık bir dille yazılmış, aynı zamanda da çok iyi çevrilmiş kitap ve makalelerinde bulunur. Kalıtım-gelişim kuramını *The Germ-Plasm*'da (1893) betimlerken; kalıtım, gelişim ve evrime dair olgunlaşan görüşlerini de *The Evolution Theory* (1904) kitabında sunmuştur. Bu kitap belirleyicilerin niteliği ve niceliğindeki değişimlerle ortaya çıkan varyasyonların kökeniyle ilgili düşüncelerinin (2. cilt, 25. ve 26. bölümler) yanı sıra seçilim seviyeleriyle ilgili görüşlerini de (2. cilt, 36. bölüm) içerir.

Weismann'ın hücre bölünmesiyle ilgili çıkarımlarının, kendisinin kalıtım ve evrim düşünceleriyle ne tür bir bağlantısı bulunuyor? İlk söylenecek şey Weismann'ın edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılmasına dair herhangi bir olasılığı kesin biçimde reddetmesidir. Demircinin ağır işi dolayısıyla gelişen kasları oğullarına ve kızlarına geçmez. Oğulları demirci olmak istiyorsa, kas geliştiren bu süreci kendi başlarına yaşamalıdır, çünkü babalarının gelişmiş kasları onlara kalıtımla aktarılmaz. Weismann'a göre, koldaki hücreler ve dokulardaki mevcut özelliklerin babanın sperm hücrelerine aktarılmasının hiçbir yolu yoktur. Aynısı sünnet işlemi için de geçerlidir. Yahudiler üç bin yıldır doğar doğmaz oğullarını sünnet eder, fakat sonuçta bebekler hâlâ sünnet derisiyle doğmakta ve sekiz günlük bebekler hâlâ acı dolu o ayinsel ameliyata girmek zorundadır. Sünnet derisinin kesilmesiyle ilgili bilginin sperme geçirilmesinin hiçbir yolu yoktur. Weismann, edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarıldığına yönelik tahmini destekleyen herhangi deneysel bir veri olmadığı gibi bunun gerçekleşmesinin de mümkün olmadığını iddia eder.

Weismann'ın edinilmiş karakterlerin kalıtımının imkânsızlığı konusundaki ısrarı, kendisinin kalıtım ve embriyonik gelişim anlayışıyla bağlantılıdır. Weismann "tohum plazmasının sürekliliği" adını verdiği kavrama dayanarak (Şekil 1.3'te gösterilen) bir şema tasarladı. Bu şemada, bireyin yaşamının sürmesini sağlayan ögeler ile gelecekteki nesilleri ortaya çıkarmakla yükümlü ögeler arasındaki işbölümü, yani soma (beden) hücreleri ile tohum hattı arasındaki işbölümü ele alınır. Weismann, gelişimin başlangıcından itibaren, kromozomal malzemenin bir parçasının (ki kendisi bu parçayı "tohum plazması" diye adlandırmıştı) yumurtaları, spermi, sporu veya gelecek nesli yaratacak olan her neyse onu üretmek amacıyla bir kenara ayrıldığını öne sürdü. Birçok hayvanda gamet yapıcı özel hücreler, yani tohum hücreleri gelişimin ilk evrelerinde diğer hücrelerden ayrılırdı. Bazen ilk oluşan hücreler tohum hücreleri olurdu, fakat bu hücreler daha sonraki evrelerde oluşsalar bile bunların tohum plazmaları, döllenmiş yumurtanınkiyle aynıydı. Weismann'a göre, bedeni oluşturan diğer



Şekil 1.3
Weismann öğretisi: Kalıtım sürekliliği tohum hücreleri aracılığıyla sağlanır. Bedende (soma) çevre kaynaklı değişim (III. nesildeki bomba) yavruları etkilemez, oysa tohum hücrelerindeki değişim (V. nesildeki bomba) arkadan gelen bütün nesilleri etkiler.

hücrelerde, yani beden hücrelerindeyse durum böyle değildi.

Weismann'ın gelişim şeması oldukça karmaşıktır ve sonradan yanlış olduğu da anlaşıldı. Bu sistem, kromozomda birden çok kopyası bulunan birimlerin tam bir hiyerarşi altında olduklarını varsaymıştı. İşin özünde Weismann, embriyo hücreleri bölünürken, her yavru hücrenin çekirdekteki malzemenin farklı kısımlarını, yani farklı "belirleyici" grupları aldıklarını düşünmüştü. Ona göre yavru hücrelerin farklı hücre tipleri halinde gelişmesinin nedeni buydu. Çekirdekten dışarı çıkan belirleyiciler, hücrelere kendi özelliklerini kabul ettiriyor, böylece hücreler bölünmeye devam edip farklı dokular oluşturdukça çekirdek malzemesi gittikçe basitleşiyordu. Bu yüzden gelişim, çekirdek maddesindeki kademeli, nitel ve kontrollü değişimlere bağlıydı. Sadece tohum hattındaki tohum plazmasında eksiksiz bir kalıtım potansiyeli, yani belirleyici gruplarının hepsi vardı. Değişime uğramamış ve kusursuz olan bu tohum plazması sonraki nesilleri yaratacak spermler ve yumurtalar için kullanılıyordu.

Eğer Weismann'ın dediği gibi, bedendeki olaylar tohum hattını etkilemediği için edinilmiş karakterler kalıtımsal olarak aktarılamıyorsa, Darwin'in kuramı için gerekli olan tüm o varyasyonların nasıl ortaya çıktığını düşünüyordu? Weismann'ın işte bu meseleye getirdiği anlayış önemlidir: Varyasyonların eşeyli üremeden kaynaklandığını söylemiştir. Babanın spermindeki tohum plazmasıyla annenin yumurtasındaki tohum plazması karıştığı için yavrularda iki karışık tohum plazması bulunacağı çıkarımını yaptı. Sonraki nesilde, yumurtalardaki iki karışık tohum plazması, spermlerdeki iki karışık tohum plazmasıyla birleşeceği için dört karışık tohum plazması olan yavrular ortaya çıkar; bir sonraki nesildeyse yumurtadaki dört karışık tohum plazması, spermden gelen dört tohum plazmasıyla birleşip sekiz karışık tohum plazmalı bir yavru oluşturur. Böylece sürer gider. Bu yüzden her birey, atalarının tohum plazmasından gelen yığınla küçük birimin karışımının ürünüdür. Yumurta ile sperm oluşumu sırasında gerçekleşen ve tohum plazması miktarını ikiye bölen indirgeyen bölünme sayesinde, çekirdek malzemesi miktarı sabit kaldığı için, Weismann'ın tohum plazmasından elenen yarının her yumurta veya sperm için aynı olmadığını ileri sürmesi zekiceydi. Her birinde atadan gelen tohum plazması grubu farklıydı. Bunu, gametin oluşturulmasından önce atalardan gelen tohum plazmalarından oluşan destenin karıldığı ve karılan destenin yarısının gamete dağıtıldığı bir iskambil oyununa benzetebiliriz. Atalardan gelen tohum plazmalarının çok sayıda muhtemel kombinasyonu olduğu için hiçbir gamet de aynı olmaz. Bu yüzden sperm ve yumurtalar daima büyük çapta çeşitlilik taşır, hatta bu hücrelerin birleşmesiyle oluşan yavrularda çeşitlilik daha da artar. Günümüze gelene dek cinsellik üzerine harika sözler kaleme alınmıştır, fakat Weismann'ın sözleri nispeten sıradandır: "Bu sürecin (seks) amacı, doğal seçilimin yeni türler türetmek için kullanacağı malzemeyi

oluşturacak bireysel farklılıkları yaratmaktır."[9]

Farklı ataların kalıtım malzemesini birleştiren cinsellik, böylece sınırsız çeşitlilik sağlayabilirdi, fakat yine de Weismann, atalardan gelen tohum plazmalarının işin en başında nasıl farklılaştığını açıklayabilmeliydi. Bu yüzden de varyasyonun esas kökeninin, tohum hattında her özellik için mevcut olan ve büyüyüp çoğalan birçok belirleyicinin sahip olduğu nitelik ve niceliklerdeki farklılıklarda yattığını söyledi. Zaman zaman gelişigüzel gerçekleşen küçük kazalar bu belirleyicileri de değiştirebilirdi. Bazıları hayatta kalıp diğerlerinden daha iyi çoğalabilir, yani belirleyicilerin geçirdiği doğal seçilim sayesinde tohum plazması kademeli olarak değişebilirdi. Weismann bu süreci "tohum seçilimi" olarak adlandırdı. Tam olarak hangi belirleyicilerin seçileceğinin beslenme ve ısı gibi etkenlere bağlı olacağını da söyledi.

Weismann'ın tohum seçilimi görüşüyle ilgili iki noktayı belirtmekte fayda var. İlki, vücut üzerindeki çevre etkisinin kalıtımla aktarılmayacağı konusunda hoşgörü göstermemesine rağmen, yaşam koşullarının kalıtımsal etkilerinin olabileceğini kabul etmesidir. Ona göre, yaşam koşulları tohum plazmasındaki belirleyicileri *doğrudan* etkileyebilirdi. İkinci nokta şudur, tohum seçilimi görüşü, Weismann'ın, Darwin kuramının genel bir bakış olduğunu anladığını gösterir: Çünkü Weismann, doğal seçilimin etkisini organizmanın kendisinden çok farklı birimler üzerinde de gösterdiğini fark etmiştir. Tohum plazmasındaki belirleyiciler arasında seçilim gerçekleştiğine inandığı gibi, bir dokudaki hücrelerin de seçilime uğraması gerektiğini kabul etmiştir. O da, tıpkı Darwin gibi, doğal seçilimin organizma grupları arasında da olması gerektiğini kabul etmiştir, çünkü bu görüş, kısır işçi karıncaların ve arıların evrimini açıklamanın tatmin edici tek yoluydu. Sosyal böceklerin evrimi meselesine daha sonra değineceğiz, fakat burada Weismann ile bazı çağdaşlarının, Darwin kuramını biyolojik örgütlenmenin diğer seviyelerine uygulamaları sayesinde zamanlarının gerçekten çok ötesine geçtiklerini belirtmek istedik. Ana evrim görüşüne, çeşitli seviyelerde etki eden seçilim fikrinin yerleşmesi için yetmiş beş yıl daha geçmesi gerekecekti.

Özetlemek gerekirse, Darwin'in özgün kuramıyla Weismann'ın yorumu arasındaki önemli farklar şöyle gösterilebilir:

- Weismann doğal seçilime tek başına oynayacağı bir rol biçmiştir. "Kullanma ve kullanmama" aracılığıyla gerçekleşen değişimin yanı sıra edinilmiş karakterlerin kalıtımına dair her türlü biçimi tamamen dışlar.
- Weismann'ın kalıtım kuramı, Darwin'inkinden tamamen farklıdır. Ka-

[9] Weismann, *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, 1891, s. 279. Weismann'ın varyasyonların yaratılmasında eşeyli üremenin önemiyle ilgili görüşlerini değerlendiren Burt, modern evrim kuramının ışığında, bu görüşlerin temelde doğru olduğu hükmüne varacaktır: "Sex, recombination, and the efficacy of selection – was Weismann right?", 2000.

lıtsal belirleyiciler nesilden nesile sadece tohum hattıyla aktarılıyordu. Darwin'in gemüllerinin aksine, belirleyiciler her nesilde tekrar üretilmiyordu, onlar kalıcı ve kopyalanan varlıklardı. Onlar yalnızca ana babanın vücut yapılarından türetilmezler, bunun yanı sıra tohum hattında tutulan belirleyiciler, bedende olan bitenden hiçbir şekilde etkilenmez.

- Weismann için kalıtımla aktarılabilen varyasyonların tek kaynağı, tohum hattındaki belirleyicilerin niteliği ve niceliğini doğrudan etkileyen değişikliklerdi, bu değişiklikler rastlantıyla veya çevre etkisiyle oluşuyordu.
- Weismann, ana babanın belirleyicilerini farklı kombinasyonlarla bir araya getiren şeyin cinsellik süreci olduğunu kabul etmişti. Bireyler arasındaki kalıtsal farklar (ki bunlar doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleşmesi için gerekliydi) da bu şekilde üretiliyordu.

Birçok çağdaşı Weismann'ın kuramlarından nefret etmiş olsa bile, tarihe bakarsak, bu kuramların son derece etkili olduğunu görürüz. Weismann'ın kalıtım ve gelişim kuramı genel kabul göremeyecek kadar tartışmaya açık ve fazlasıyla da karmaşık olsa da, bu kuramdaki ögeler, XX. yüzyılın başında ortaya çıkan yeni genetik biliminde kendilerine yer buldular. Benzer biçimde, Weismann'ın Darvincilik yorumu da fazlasıyla dar kapsamlı görülüyordu, bununla birlikte bu yorumun, sonraki yıllarda evrim hakkındaki düşüncelerin alacağı yönde uzun süreli etkileri olmuştur.

DARVİNCİLİĞE DAİR ŞÜPHELER

1880'lere gelindiğinde çoğu biyolog evrim fikrini kabul etmiş olsa da, Darwin'in doğal seçilim kuramının ölüm döşeğinde olduğu düşünülüyordu ve XX. yüzyıla kadar kendine gelemedi. Bu düşüşün muhtemel sebeplerinden biri, Weismann'ın doğal seçilimi evrimin *tek* mekanizması olarak göstermekteki dogmatik ısrarıydı. Onun bu tavrı, edinilmiş karakterlerin kalıtım yoluyla aktarımını da içeren Darwin'in daha çoğulcu görüşlerini yeğleyen kişilerin tutumlarını sertleştirmesine yol açtı. Kimileri, Darwin'in doğal seçilimine küçük bir rol biçti, bu sürecin sadece ortaya çıkan tuhaflıkları ve hataları kökünden söküp attığını söyleyerek kuramı neredeyse bütünüyle reddettiler. Doğal seçilim yerine çeşitli "Yeni Lamarckçı" mekanizmalar önerildi.

Yeni Lamarckçılık terimi 1885'te uyduruldu, fakat iyice oturtulmuş genel bir tanımı asla olmadı ve farklı insanlara farklı anlamlar ifade etti. Yeni Lamarckçılıkta baskın görüş, adaptasyonların "kullanma ve kullanmama"nın kalıtımla aktarılan etkileri sayesinde oluşabileceği düşüncesiydi. Fakat buna ek olarak, birçok Yeni Lamarckçı, evrimi embriyonik gelişim gibi ileri giden ve hedef güdülen bir süreç haline getiren iç güçlerin varlığına inanıyordu. Bu tür fikirler adaptasyon kavramına, evrimsel geçmiş denen olguya güçlü bir temel sağlıyormuş gibi görülüyor; aynı zamanda birçok insanda derinlere kök salmış

dinsel ve ahlaki inançlara da uyuyordu. İnsanların deneyimlerle gelişmesi düşüncesi kimilerine, Darvinci acımasız rekabet yoluyla gerçekleşen değişimden daha çekici geliyordu.

Bilim camiasının hem içinden hem de dışından gelen insanlar, Weismann'ın görüşlerine her yönden saldırdı ve pek alçakgönüllü bir dil kullanmadılar. Herbert Spencer, Samuel Butler, hatta daha sonra George Bernard Shaw gibi ünlü isimler, evrimin Lamarckçı açıklamasının kamuoyunda yaygınlaşmasını sağladılar. XIX. yüzyılın ikinci yarısının önde gelen düşünürlerinden Herbert Spencer, *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanışından önce de biyolojik evrime inanıyordu. Aslında *evrim* terimini genel kullanıma sokan kişi de oydu. Kelimeyi en basitinden en karmaşık yapıya dek her türlü gelişim sürecini anlatmak için kullanmıştı. Evrim sözcüğü güneş sisteminde, toplumda, bireyin hayatı boyunca yaşadığı bedensel ve zihinsel gelişimde yaşanan, nesiller boyunca soyların yapıları ve işlevlerinde gerçekleşen olayları birbirine bağlayan açıklayıcı bir terimdi. Spencer için evrim kavramı, biyolojinin ötesindeydi ve tüm evrimsel değişimlerin yakıtının benzer mekanizmalar olduğunu varsayardı. Edinilmiş karakterlerin kalıtımının hem biyolojik hem de toplumsal evrimde başlıca rolü oynadığına ikna olmuştu. Geniş çevrelerce okunan *Contemporary Review* dergisinin sayfaları Weismann ile Spencer'ın bu konuda halk önündeki çatışmasının zemini oldu.[10]

Lamarckçılar, Weismann'ın kalıtımla ilgili görüşlerini reddettikleri için "kullanma ve kullanmama"nın etkilerinin aktarılmasına olanak verecek bir kalıtım kuramına gereksinim duyuyorlardı. Darwin'in pangenesis hipotezi işe ya-

[10] Bowler'ın XIX. yüzyılın sonlarıyla XX. yüzyılın başlarında Yeni Lamarckçılar ile Yeni Darvinciler arasındaki tartışmaları konu alan *The Eclipse of Darwinism* ... (1983) ve *The Non-Darwinian Revolution* ... (1988) adlı eserlerine göre «Yeni Lamarckçılık» terimi Amerikalı biyolog Alpheus Packard tarafından 1885'te uydurulmuştur. XIX. yüzyılın sonuna gelindiğinde Lamarckçılık, Lamarck'ın orijinal kuramından daha farklı bir haldeydi, çünkü Darvincilik gibi bu görüş de bazı ilginç dönüşümler geçirmişti. Oluşan en önemli farklardan biri, aşırı "kullanma ve kullanmama" aracılığıyla değil de embriyo üzerindeki etkiler aracılığıyla gerçekleşen, çevre tarafından tetiklenmiş varyasyonlar meselesinin daha fazla vurgulanmasıydı. Bu eğilim Lamarck'ın daha genç bir çalışma arkadaşı olan Etienne Geoffroy Saint Hilaire'nin etkisini yansıtır. Hilaire'nin 1820'lerde geliştirdiği evrim kuramına göre, embriyonun gelişimi sırasında tetiklenen değişimler yüzünden kalıtsal varyasyonlar doğuyordu. Bilimsel makalelerinden çok *Erewhon* ile *The Way of All Flesh* adlı kitapların yazarı olarak bilinen Samuel Butler, Saint Hilaire ile Lamarck'ın görüşlerini *Evolution, Old and New* (1879) kitabında destekler. Spencer hem doğal seçilimin hem de edinilmiş karakterlerin kalıtımın kendi evrim felsefesinin özü için önemli olduğunu düşünüyordu ve bu görüşe birçok kitabında rastlanır. Spencer ile Weismann arasındaki meşhur tartışmanın tadına varabilmek için bkz. Spencer, "The inadequacy of natural selection", 1893 ve "A rejoinder to Professor Weismann", 1893; Weismann, "The all-sufficiency of natural selection", 1893; Churchill, "The Weismann-Spencer controversy over the inheritance of acquired characters", 1978.

rayabilirdi, çünkü edinilmiş karakterlerin kalıtımı görüşüyle uyumludur, fakat biraz da Darwin'in kuzeni olan Francis Galton'm bazı çalışmaları yüzünden bu hipotez hiç rağbet görmedi. Galton, kürk rengi farklı tavşanlar arasında büyük çaplı kan nakilleri yaptığı deneyleriyle pangenesis hipotezini sınamıştı. Darwin haklıysa beyaz tavşanlardan gri tavşanlara kan nakledildiğinde, beyaz kürk gemmülleri de iletilmeli, bunların da bir kısmı gri tavşanların üreme organlarına ulaşabilmelidir, mantığıyla yola çıkmıştı. Bu yüzden gri tavşanların yavrularında beyaz kürk de görülmelidir. Darwin'in bahtsızlığına, böyle olmadığı anlaşıldı. Darwin kuramı için duyduğu utançtan sıyrılmak adına gemmüllerin *kanda* dolaştığını asla söylemediğini belirtse de, Galton ve birçok kişi bu deneyin pangenesis hipotezini çürüten bir bulgu olduğunu düşündü.[11] Yine de pangenesis gibi kuramların gözden düşmesinin ana sebebi, bunları destekleyecek deneysel bulguların yokluğundan çok, hücre biyolojisi bilimiyle uyuşmamalarındandır. Hücre kuramı daha da geliştirilip yerine oturdukça, gemmüller ya da vücudun her yerinden gelen benzer kalıtım parçacıklarının varlığı kavramını, sperm ve yumurta hücreleri de dahil bütün hücrelerin yine ancak hücrelerden geldiği görüşüne uyarlamak imkânsız olmuştu. Artık kalıtım kuramları, hücre davranışlarına dair artan bilgi birikimiyle birlikte giderek daha tutarlı olmalıydı.

Lamarckçılar, bedende gerçekleşen olayların tohum hücrelerindeki kalıtım malzemesini etkileyebileceği çeşitli yollar ileri sürdü, fakat bu kuramlar fazlasıyla spekülatifti. Hem onlar hem de rakipleri edinilmiş karakterlerin kalıtımını destekleyecek veya çürütecek deneylere defalarca yeltendi ve bu çabalar XX. yüzyıla dek sürdü.[12] Bu deneylerin ayrıntılarını ve bunlarla ilgili tartışmaları burada an-

---

[11] Deneylerini "Experiments in pangenesis..." (1871) adlı makalesinde betimleyen Galton, Weismann'ın tohum plazmasına benzer şekilde madde yoluyla aktarımı vurgulayan kendi kalıtım kuramını da "A theory of heredity" (1875) adlı makalesinde açıklamıştır. Tavşan deneyleri ve bu deneylerin yorumuna dair Darwin ile Galton arasındaki tartışma ve Galton'ın kalıtım kuramı için bkz. Gayon, *Darwinism's Struggle for Survival*, 1998, 4. bölüm; Gillham, *A Life of Sir Francis Galton*, 2001, 13. bölüm.

[12] Güya Lamarckçı evrimi gösteren XX. yüzyılın başındaki deneysel sonuçlara dair kötü şöhretli bir örnek Viyanalı biyolog Paul Kammerer'in deneyidir. Normalde toprakta ve kuru şartlarda çiftleşen kara kurbağalarını, nemli koşullarda çiftleşmeye zorladı. Erkeklerin ön bacaklarında koyu renkli şişlikler ortaya çıktı, bunlar suda çiftleşen kurbağa türlerinde görülen ve çiftleşmeyi kolaylaştıran çiftleşme yastıklarına benziyordu. Kammerer'e göre deneyde kullandığı kurbağaların edindiği uyumsal yastıklar kalıtımla aktarılmıştır. Ne yazık ki Kammerer'in çalışmalarının çoğu I. Dünya Savaşı sırasında kaybolmuştur ve 1926'da başka bilimciler elde kalan tek örneği incelediklerinde, söz konusu o yastık bölgesine mürekkep enjekte edildiğini buldular. Bundan kısa süre sonra da Kammerer kendini vurdu ve kurbağa deneylerinin üzerindeki şüpheleri daha da artırmış oldu; bu yüzden Lamarckçı kalıtımla ilgili diğer bulgularına da şüpheyle yaklaşıldı. Bu hikâyenin bütünü Arthur Koestler'in *The Case of the Midwife Toad* (1971) adlı kitabında belgelenmiştir.

latınaya değmez, çünkü uzun vadede Lamarckçılık tartışmalarına pek etkileri olmamıştır. Döneminin önde gelen biyoloji tarihçilerinden Peter Bowler'ın da altını çizdiği gibi, Lamarckçılığın terk edilmesi deneysel bulguların yokluğundan değil, kalıtımla ilgili sağlam bir kuramsal modelin eksikliğindendir.[13]

XIX. yüzyılın sonlarında Darvinciliğe saldıran sadece Yeni Lamarckçılar değildi. *Küçük* varyasyonların seçilimi yoluyla *kademeli* evrim görüşü de saldırıya uğramıştı. İnsanlar, evrimsel değişikliklerin sıçramayla olduğunu tartışmaya başlamıştı. Değişimlerin küçük küçük bir sürü farklılığın seçilimiyle değil, büyük sıçramalarla oluştuğu söyleniyordu. Darwin'in görüşüne sorun yaratanların ön cephesinde bir kez daha kuzeni Francis Galton duruyordu. İnsanlarda kalıtımı daha iyi anlama çabası içindeki Galton, devamlılık gösteren ve kesintisiz varyasyonlara sahip karakterler ile istatistik çalışması yaptı. Darwin, devamlılık gösteren karakterlerin, yani boy gibi olası değerlerin geniş bir yelpazeye yayıldığı karakterlerin, evrim için çok önemli olduğunu düşünüyordu. Darwin'e göre, ufak farklılıkların nesiller boyunca seçilimiyle kademeli bir değişim görülüyordu. Fakat Galton, bu tip bir seçilimin sonuç vermeyeceğini düşünüyordu. Sadece anne babanızla değil, aynı zamanda dedeniz, nineniz ve daha uzak akrabalarınızla da kalıtım bağınız olduğu için bir karakterin ortalama değerinin seçilimden ötürü kalıcı biçimde değişemeyeceğini birtakım hesaplamalarla ileri sürdü (aslında yanılmıştı). Kalıcı değişiklik için bir "sport"a, yani kalıtım malzemesinde büyük ve nitel bir değişime gerek olduğu sonucuna vardı.

Diğer biyometrikçiler Galton'ın sonuçlarına şiddetle itiraz etti ve matematiksel hesaplamalarında mantık hatası yaptığını söylediler. Seçilimin, tam da Darwin'in öne sürdüğü şekilde toplum ortalamasını değiştirebileceğini iddia ettiler. Bununla birlikte evrimin büyük sıçramalarla gerçekleştiği görüşüne destek tamamen farklı bir yönden geldi. Hugo de Vries Hollanda'da, William Bateson ise İngiltere'de doğadaki varyasyonlar üzerinde çalışmışlar, bunların çoğunlukla süreklilik göstermediğini fark etmişlerdi. Genelde farklı ve birbirinin yerini alabilecek birkaç tip bulunuyor, ama ara tiplere rastlanmıyordu. Aynı şey, eğer karşılaştırılırsa türler için de doğrudur: Türlerin aralarında açık farklar vardır ve birbirleriyle devamlılık göstermezler. Bu yüzden Bateson ile de Vries, süreklilik göstermeyen varyasyonların evrimde en büyük öneme sahip olduğu, evrimin yavaşça sürünerek değil, ani ve büyük sıçramalarla gerçekleştiği konularında Galton ile aynı görüşteydiler.[14] De Vries'e göre, evrimin itici gücü *mutasyonlardı*,

---

[13] XIX. yüzyılın sonu ve XX. yüzyılın başındaki Amerikan Yeni Lamarckçılığıyla ilgili çarpıcı hikâyeler için bkz. Pfeifer, "The genesis of American neo-Lamarckism", 1965; Greenfield, *Variation, Heredity, and Scientific Explanation in the Evolutionary Theories of Four American Neo-Lamarckians*, 1986; Cook, "Neo-Lamarckian experimentalism in America: Origins and consequences", 1999. Aynı dönemde Fransa'daki Lamarckçılık için bkz. Persell, *Neo-Lamarckism and the Evolution Controversy in France*, 1999.

[14] Küçük farklılıkların doğal seçilime uğramasından çok, yeni türlerin ani ve büyük değ-

tohum plazmasını aniden ve geri dönülemeyecek şekilde sebepsiz yere değiştiren bir süreçti bu. Mutasyon tek adımda yeni bir organizma tipi yaratıyordu.

De Vries ile Bateson, Mendelciliğin XX. yüzyılın ilk on yılındaki gelişimi için önemli kişilerdi, onlar gibi diğer genetik öncülerinin neredeyse tümü "mutasyoncu" olarak anılabilir. *Mutasyon* terimi o dönemde günümüzdeki anlamında kullanılmasa da, kalıtım malzemesinde belirli miktarda değişim kastediliyordu. Modern genetiğin kurucularının çoğu, hem Lamarckçılığı hem de Darvinciliği evrimle ilgisiz sayıyor ve önemli etkenin mutasyonlar olduğuna inanıyordu.

MODERN SENTEZ: GELİŞİMİN GÖZDEN KAYBOLUŞU

Seçilim, mutasyon ve edinilmiş karakterlerin kalıtım yoluyla aktarılışı konularının görece önemine dair tartışmalar 1930'lara dek sürdü ve o yıllarda Darwin kuramının çok daha dar kapsamlı bir versiyonu yerleşmeye başladı: Farklı alanlardan gelen biyologlar, evrim biyolojisinin "Modern Sentez"i olarak bilinen görüşü şekillendirmeye önayak oldu. Weismann'ın aşırı Darvinciliği, geni biyolojik bilginin kalıtım birimi olarak belirleyen Mendel genetiğiyle birleştirilmişti. Karşılaştırmalı anatomi, sistematik, popülasyon biyolojisi ve paleontoloji bilimlerinin farklı yönleri bu çerçeve içinde kullanılarak, doğal seçilimin terimleriyle açıklandı. Burada bu konunun ayrıntılarına girecek değiliz, ancak Modern Sentez'de kendine yer bulan kalıtım kuramına oldukça yakından bakmak istiyoruz, çünkü bu kuram sayesinde birçok biyoloğun evrim yaklaşımının eğilimi belirlenmişti.

Mendel 1865'te Brno Bilim Cemiyeti'ne bezelye çeşitlerinden ürettiği melezlerden bahsederek artık kendi adını taşıyan yasaları dünyaya armağan etmişti. Makalesi bir sonraki yıl cemiyetin dergisinde yayımlandı, fakat önemi ancak onlarca yıl sonra anlaşılabildi. 1900'de Hugo de Vries (mutasyoncu), Alman Carl Correns, Avusturyalı Erich von Tschermak adlı üç botanikçi, kendi deneylerinin sonuçlarını duyuruncaya dek, Mendel'in otuz yıl önce koyduğu yasaların geçerliliği onaylanmadı. Günümüzde 1900 yılı, William Bateson'ın bu tarihten birkaç sene sonra *genetik* adını verdiği alanın doğum tarihi olarak kabul edilir.[15]

XX. yüzyılın başlarında üretilen Mendel kuramının formülasyonuna göre, bireylerin sahip olduğu kalıtım birimleri, bireylerin sahip oldukları özelliklerin

---

şimlerle (de Vries'in *mutasyon* dediği) ortaya çıktığı görüşü için bkz. W. Bateson, *Materials for the Study of Variation ...*, 1894 ve *Mendel's Principles of Heredity*, 1909; de Vries, *The Mutation Theory...*, 1909-10. Mutasyoncular ile Darvinciler arasındaki tartışmalar için bkz. Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics*, 1971, 3. bölüm.

[15] Mendel'in özgün makalesinin çevirisi ile Mendel'i tekrar keşfedenlerin makaleleri ve genetiğin ilk günlerine dair diğer yazılar için bkz. Stern ve Sherwood, *The Origin of Genetics: A Mendel Source Book*, 1966. Mendel'in keşiflerinin arkaplanı için bkz. Olby, *Origins of Mendelism*, 1985; Orel, *Gregor Mendel: The First Geneticist*, 1996.

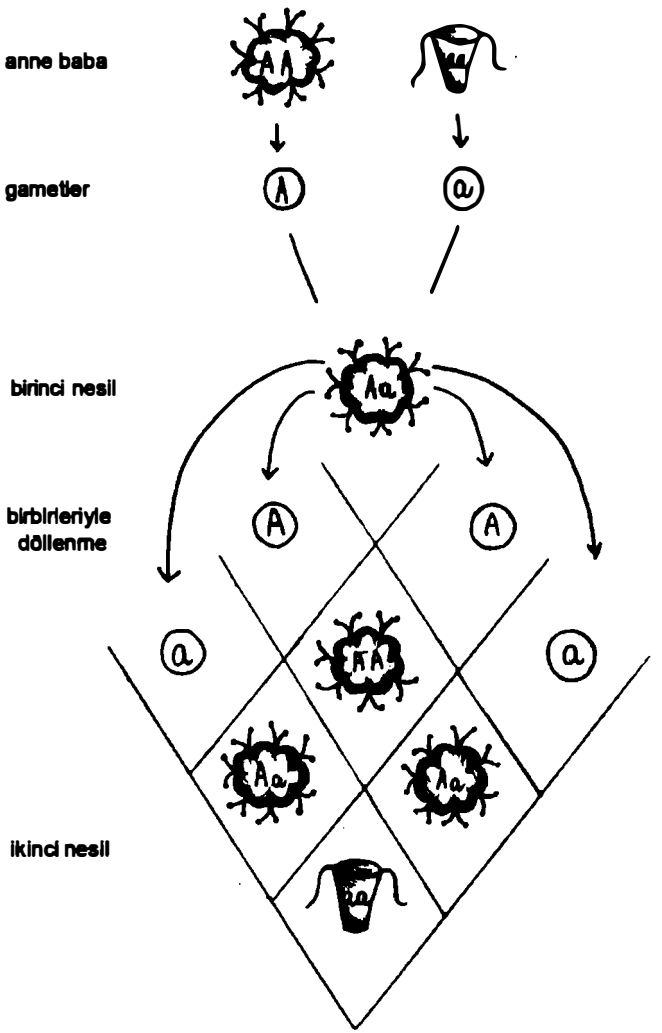
gelişiminde belirleyici rol oynar. *Gen* diye adlandırılan bu kalıtım birimleriyle ilgili çok önemli bir noktayı, yani genlerin çiftler halinde bulunduğunu Weismann (ve öncesinde de Vries) fark edememişti. Her gen çiftinin bir üyesi babadan, diğer üyesi anneden gelir. Bir gen çiftinin her iki üyesi birbirinin tıpatıp aynı olabilir ya da farklılık gösterebilir; fakat bezelye tohumlarının rengi ya da insan kulak memesinin şekli gibi belirli bir özelliğin gelişimini her ikisi de etkiler. Genin farklı versiyonlarına *alel* denir. Sperm, polen veya yumurta oluştuğunda, her gen çiftine ait sadece tek alel taşır, çünkü Weismann'ın dediği gibi, gametlerin oluşumunda kalıtım malzemesini yarıya düşüren indirgeyen bölünme gerçekleşir. Döllenme sırasında sperm ve yumurta ya da polen ve yumurta birleştiğinde kalıtım materyalinin bütünlüğü tekrar sağlanır ve bir kez daha her karakter için iki alel bulunur.

Bu alellerin gametlerde ve döllenme sırasındaki dağılım düzenini Mendel yasaları anlatır. "Birinci yasa", gametlerin oluşumu sırasında tüm gen çiftlerindeki alellerin ayrıldığını söyler. Eşleriyle birlikte olmak ya da belirli bir vücutta bulunmakla değişmezler; bedeni girdikleri koşullarda terk ederler. "İkinci yasa" farklı gen çiftlerindeki alellerin birbirlerinden bağımsız olarak ayrıldığını söyler. Birçok karakterin, alel çifti olduğu düşünülürse, bu yasa gametlerde büyük miktarda kalıtım çeşitliliği görüleceği anlamına gelir. Bu sav, Weismann'ın öne sürdüğü savla temelde aynıdır, herhangi iki yumurta veya spermde aynı alel kombinasyonuna rastlama olasılığı çok düşüktür. Mendel yasaları hangi spermin hangi yumurtayla birleşeceğinin taşıdıkları alellerden etkilenmediğini varsayar, yani döllenmiş yumurtada daha da fazla çeşitlilik vardır.

Mendel'in keşfettiklerinin can alıcı kısmı, onun kullanmak için seçtiği soylarda (seçimi çok dikkatli yapmıştır) melez dölün ara özellikler göstermemesi; mutlaka anne ya da babadan birine benzemesidir. Örneğin saf sarı tohumlular ile saf yeşil tohumluların çaprazlanmasından ortaya çıkan dölün rengi sarıydı, sarımsı yeşil değildi. Mendelcilerin dilinde sarı renk baskın, yeşil renk çekiniktir. Açıklaması basit: sarı rengi sağlayan alel *Y* simgesiyle, yeşil rengi sağlayan alel ise *y* simgesiyle gösterilirse, tohumların yeşil olması için iki y gerekirken, sarı renk için tek Y yeterli olacaktır. Yani, saf sarı (*YY*) ve saf yeşil (*yy*) olan anne baba çiftinden oluşan döl, sarı bezelyeden *Y* ve yeşil bezelyeden *y* alıp *Yy* olur; ki tek *Y* aleli, oluşan döle sarı renk vermek için yeterlidir. Bunlar birbirleriyle döllenirse, ünlü Mendel oranını, yani üç sarıya bir yeşil oranını elde edersiniz. Bunun nedeni, tipik bir Mendel çaprazlamasında karakterlerin davranışı ve bunun genetik yorumunu gösteren Şekil 1.4'te açıklanmaktadır.

Mendel yasalarının yeniden keşfini izleyen birkaç yıl içinde çeşitli hayvanlar ve bitkilerle yapılan yüzlerce çaprazlamadan bu yasaları destekleyen sonuçlar çıkmıştır. Bu sayede kuramsal kalıtım birimlerinin, yani genlerin bu dölleme deneyleriyle anlaşılan davranışlarının, kromozomların gamet oluşumu ve döllenme sırasındaki davranışlarıyla benzerlik gösterdiği çabucak görüldü. Aleller çiftler halinde bulunuyordu, tıpkı beden hücrelerindeki kromozomlar gibi;

gametlerde her genin tek aleli ve her kromozomun tek bir kopyası vardır. Bu noktadan yola çıkıldığında, genlerin kromozomlar üzerinde doğrusal sıralandığı sonucuna ulaşmak pek uzun sürmedi. Birden fazla özelliği inceliyorsanız, bu durum bazı sorunlar doğurabilir, fakat şu anda bunun için kaygılanmamıza gerek yok. Sadece kısa süre içinde, genlerin ip üzerindeki boncuklar gibi sıralanmış ayrı parçacıklar olarak görülmeye başlandığını söylememiz yeterli.



Şekil 1.4
Yapısal bir özelliği temsil eden farklı alellere sahip iki soyun Mendelci çaprazlaması. *AA* ile aa çaprazlandığında *Aa* oluşur ve bu da görünüşte *AA*'ya benzer. Bu yüzden *A* baskın, a ise çekiniktir. *Aa* tipinin bireyleri birbirleriyle döllendiğindeyse dölün dörtte üçü baskın tipe benzerken, dörtte biriyse çekinik tipe benzer.

Devam etmeden önce, ilk bakışta nispeten önemsiz gibi görülen bir noktanın altını çizmeliyiz. Mendel genetiği, farklılıkların analizine dayanır. Aleldeki farklar görünüşe yansıyorsa, anne baba ile çocuklarının genetik yapısı hakkında fikir sahibi olabiliriz. Çocuklardaki farklı tiplerin oranlarına bakarak anne babanın sahip olduğu muhtemel aleller üzerine bir şeyler söyleyebiliriz. Veya anne babanın genetik yapısını biliyorsak, her çocuk tipinin beklenen oranını tahmin edebiliriz. Fakat ortada görünür bir farklılık yoksa genetik yapı hakkında hiçbir şey söyleyemez ve kalıtım hakkında hiçbir şey bilemeyiz.

İlk başta genetik biliminin sarı veya yeşil, kısa veya uzun, büyük veya güdük kanatlar gibi birbirinden kesin çizgilerle ayrılan karakter özelliklerini fazlasıyla ele alması, mutasyoncuların nitel ve belirli sıçramalara dayalı evrim görüşünü destekleyecekti. Mendelcilik, Darvinciliğe arka çıkmadı. Fakat daha sonrasında genlerin boy veya kilo gibi kesintisiz varyasyon gösteren karakterlerin kalıtımını da açıklayabileceği anlaşıldı. Gerekli olan, her karakterin küçük küçük etkilere sahip birçok gen tarafından kontrol edildiğini varsaymaktır. İşin içine birçok gen karıştığında bireyler arasındaki genetik farklılıklar, Darvinci seçilim yoluyla ortaya çıkan uyumsal evrimin ihtiyaç duyduğu varyasyonları sağlayabiliyordu.

Genlerin sahip oldukları etkileri nasıl yansıttıkları konusu ilk zamanlar hiç bilinmiyor, bunun Mendel analizi ve evrim kuramları için önemsiz olduğu düşünülüyordu. Öncü genetikçilerin çoğu bilinçli bir kararla gelişimi görmezden gelmeyi seçmişti. Yeni kurulan genetik bölümleri görünür farklılıkları olan hayvanlar ile bitkilerin çaprazlanmasıyla ortaya çıkan farklı döl tiplerini saymaya, elde ettikleri rakamlara bakarak genlerin birbirleriyle ve kromozomlarla olan ilişkilerini anlamaya odaklanmıştı.[16] Thomas Hunt Morgan ve onun Columbia Üniversitesi'ndeki öğrencileri ileride genetikçilerin gözde deney hayvanı olacak hızlı üreme özelliğine sahip, küçük meyve sineği *Drosophila*'nın laboratuvar kariyerini başlattılar; bu deneyler sayesinde genlerin ve genleri taşıyan kromozomların aktarımı hakkında geniş bir bilgi hazinesi oluşturdular. Evrim hakkındaki Modern Sentez'in mimarları tarafından kullanılacak olan da Mendelci-Morgancı kalıtım görüşüydü. Bu görüş, çekirdekte sağlam duran ve hep orada bulunan genleri temel alır, çekirdeğin etrafındaki sitoplazmayı da yok sayar.

Morgan ekolüne ait kalıtım görüşünün kavramsal temeli, genetik biliminin ilk dönemlerinde Danimarkalı botanikçi Wilhelm Johannsen tarafından yerleştirilmiştir. *Gen* terimini ilk kez kullanan ve kalıtıma dair biyolojik bir kavram formüle etme çabasına ekleyen de yine Johannsen'dir. Johannsen genetik açıdan saf bitki soylarıyla çalışmıştı, yani tek bireyden oluşmaya başlayan ve

[16] Klasik (Mendelci) genetiğin tarihi ve XX. yüzyılın ilk üçte birlik dilimindeki kalıtım çalışmalarıyla ilgili gelişmeler birçok kitapta belgelenmiştir; örneğin bkz. Jacob, *The Logic of Life* ..., 1989, 4. bölüm; Dunn, *A Short History of Genetics*, 1965; Sturtevant, *A History of Genetics*, 1965; Bowler, *The Mendelian Revolution* ... 1989, 5.-7. bölümler.

sürekli kendini dölleyen soylarla. Bunlar birbirlerinden farklı olabilirdi, fakat belirli bir soydaki bireyler arasında çok az varyasyon bulunur ve mevcut farklar kalıtımla aktarılmazdı. Johannsen, kasıtlı olarak aşırı uçtaki soylardan, diyelim ki en uzunlardan ya da en kısalardan döl aldığında, bu stratejinin etkisi olmadığını gördü: Seçilmiş soyların ortalama boyu, geldikleri soyla aynıydı. Bu çalışma Johannsen'in iki önemli kavramı tanımlamasını sağladı: genotip ve fenotip.[17] Genotip organizmanın kalıtımla aldığı potansiyeldir, örneğin yeşil tohumlu, yeşil gözlü ya da uzun olma potansiyeli gibi. Ama bu potansiyelin hayata geçirilmesi, organizmanın içinde yetiştiği koşullara bağlıdır. Örneğin bir bitkinin boyu toprağın kalitesine, ısıya, aldığı su miktarına ve benzeri etkenlere bağlıdır. Yani bitkinin genotipi uzun olmasını gerektirse bile, koşullar uygun olmadığında bu potansiyelini kullanamaz. Bitkinin gerçekte boyunun ne kadar olduğu, yani fenotipi hem genotipine hem de çevre koşullarına bağlıdır. Johannsen'in saf bir soya ait yaptığı kendi çalışmasına getirdiği yorum basitti: Saf soydaki tüm bireylerin genotipi aynıdır. Hepsi aynı genlere sahip oldukları için fenotiplerinde oluşan farklılıklar sonraki nesile geçirilemez. Fenotip farklılıkları, ancak genotipteki farklılıklardan kaynaklanıyorsa kalıtımla aktarılabilir ve seçilime uğrayabilir.

Genotip ile fenotip arasındaki ayrım, klasik genetiğin temel kavramlarından birini oluşturur. Johannsen'e göre, kalıtım, karakterlerin değil, aslında karakterlerin potansiyelinin aktarımıdır. 1911 gibi erken bir tarihte açıkça şöyle demiştir: "Kalıtım, *atada ve dölde aynı genlerin bulunması* olarak tanımlanabilir".[18] Kullandığı kalıtım birimi, yani gen, ne fenotipin bir parçası ne de onun tezahürüydü. Gen, fenotipin potansiyeliyle ilgili bilginin birimidir. Bilginin kullanılma şekli genleri etkilemez. Onlar son derece istikrarlıdır; ama ara sıra kazayla bile olsa bir gen mutasyona uğrar ve ortaya çıkan yeni alel de kalıtımla aktarılır.

Modern Sentez'in mimarları, bu kromozom genlerini gözden geçirilmiş Yeni Darvinci kuramın esası olarak belirledi. Onlar hem de Vries türü mutasyonculuğu hem de her türlü Lamarckçılığı reddetti. 1930'ların sonunda matematiksel genetikçiler bir topluluktaki farklı alellere ait frekansların, mutasyon hızındaki değişimlerle, seçilimin yoğunluğuyla, o topluluğa göçmenlerin girmesi veya topluluğun büyüklüğünün kısıtlanmasıyla nasıl değiştiğini kuramsal olarak gösterdiler. Laboratuvar deneyleri ya da doğal topluluklarda yapılan gözlemler, genetik olarak kontrol altında bulunan ve birbirinin yerine geçebilecek iki karakterin az çok matematiksel genetikçilerin denklemlerinde öngörüldüğü gibi davrandığını kısa sürede gösterdi. Yani Modern Sentez'e göre:

---

[17] *Genotip, fenotip* ve *gen* terimlerinin tanımları için bkz. Johannsen, "The genotype conception of heredity", 1911.

[18] Johannsen, "The genotype conception of heredity", *American Naturalist*, 45, s. 159. İtalik sözcükler bize değil, Johannsen'e aittir.

- Kalıtım, tohum hattındaki genlerin aktarımı aracılığıyla gerçekleşir ve bunlar çekirdekteki kromozomların üzerinde bulunan farklı birimlerdir. Genler, karakterlerle ilgili bilgileri taşır.
- Varyasyonlar, cinsel süreç tarafından yaratılan birçok gelişigüzel alel kombinasyonunun sonucudur ve her alel minik fenotipsel etkilere sahiptir. Genlerde ortaya çıkan yeni varyasyonlar, yani mutasyonlar kazara gerçekleşen değişimlerin sonucudur; genler bireyin gelişimsel geçmişinden etkilenmez.
- Seçilim bireyler arasında gerçekleşebilir. Çevrelerine daha iyi uyum sağlamalarına imkân veren fenotipe sahip bireylerin seçilimi sayesinde topluluğun içindeki bazı aleller sayıca kademeli bir artış gösterir.

Modern Sentez'in önemli isimlerinden biri olan Rus asıllı Amerikalı genetikçi Theodosius Dobzhansky, 1937 yılında evrimi "toplulukların genetik içeriğindeki bir değişiklik" olarak tanımladı.[19] O zamanlar Dobzhansky'nin kastettiği genler, sayısız dölleme deneyinde elde edilmiş verilerden yola çıkılarak var oldukları tahmin edilen ve tamamen kuramsal birimlerdi. Genin kimyasal yapısı, genotip ile fenotip arasında nelerin olup bittiği gibi konular kocaman bir bilinmezdi.

Modern Sentez'in içerdiği kalıtım görüşüne karşı çıkanlar da elbette vardı. Birçok embriyolog kalıtımın çekirdekteki genlerin nesilden nesile aktarımından fazlasını barındırdığı düşüncesindeydi; yumurta sitoplazmasının kalıtım ve türe ait karakterlerin gelişimi için çok önemli olduğunu iddia ettiler. Üstelik kimi Avrupalı biyologlar, özellikle de bitki türleriyle çaprazlama yapanlar, elde ettikleri sonuçlara göre sitoplazmanın kalıtımı etkilediği ve sitoplazmada birtakım kalıtım etkenlerinin bulunması gerektiği konularında ısrarcıydı. Morgan ekolünün oluşturduğu "çekirdek tekeli" kavramını reddediyorlardı. Fakat onların bu karşı çıkışlarına İngilizce konuşulan dünyada pek önem verilmedi. Mendelci-Morgancı genetik akımının etkisi yayılarak bitki ve hayvan yetiştiricilerinde, insan topluluklarını ıslah edip "geliştirmek" isteyen öjenikçilerde görüldü.[20]

MOLEKÜLER YENİ DARVİNCİLİK: DNA'NIN EGEMENLİĞİ

Kalıtım malzemesinin yalnızca çekirdekte bulunduğu görüşüne karşı hoşnutsuzluk sesleri çıkmaya devam etse de, Amerikan ve İngiliz genetik ekollerinin etkisi artacaktı. 1940'lar ve 1950'ler boyunca biyokimyanın hızla gelişmesiyle birlikte hücreler ve dokularda gerçekleşen birçok kimyasal süreç anlaşıldı. Mik-

[19] Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1937, s. 11

[20] Modern Sentez düşüncesini kurucularından birinden okumak için bkz. Mayr, *The Growth of Biological Thought...*, 1982. Modern Sentez görüşünü oluşturan ve farklı ülkelerden çıkmış makaleler için bkz. Mayr ve Provine, *The Evolutionary Synthesis ..*, 1980. Ayrıca bkz. Smocovitis, *Unifying Biology* ... 1996.

roorganizmaların kendi araştırmaları için ne kadar değerli olduğunun farkına varmaya başlayan genetikçiler; genlerin ve ne yaptıklarının keşfedilmesi için çeşitli bakterileri ve mantarları çalışmalarına dahil ettiler. Mantarlarda bazı genetik tuhaflıklar vardır; bunların çoğunun araştırmalar için faydalı olduğu sonradan anlaşıldı, ama yine de mantarların genetik yapısı Mendelci analizin klasik yöntemleriyle incelenebilir.[21] Öte yandan bakterilerde doğru düzgün çekirdek yoktur ve kromozom çiftleri bulunmaz, yani Mendel yasaları onlar için geçerli değildir. Bununla birlikte onlar da bir tür cinsel sürece sahiptir, yani genetik analiz yapmak mümkündür. İncelenen bakterilerde genlerin tek bir dairesel kromozom üzerinde art arda dizildikleri anlaşılmıştır.[22]

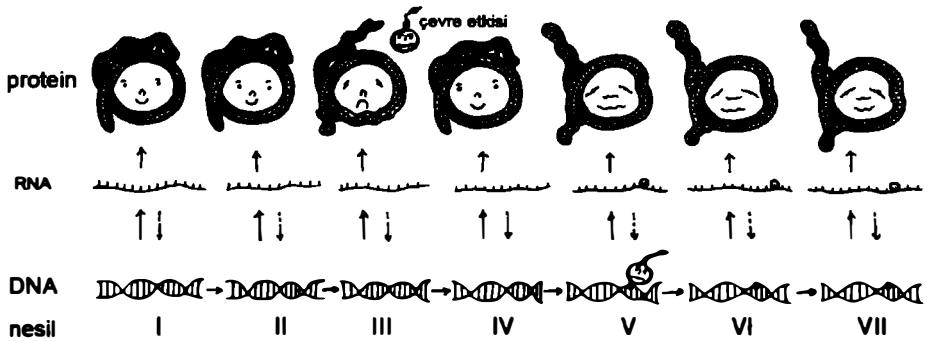
Çeşitli organizmalarda yapılan biyokimyasal ve genetik analizlerin birlikte değerlendirilmesi sayesinde, genlerin, proteinlerin üretiminde görev aldığı açığa çıkmıştı. 1950'lerin başlarında kalıtım malzemesinin kromozom proteinleri değil, daha basit bir molekül olan deoksiribonükleik asit (DNA) olduğu kabul edilmiştir. 1953 yılında Watson ve Crick bu molekülün yapısını, yani ünlü ikili sarmalın şifresini çözüp bu molekülün genetik malzemeden beklenen görevi nasıl yerine getirebileceğini gösterdiler. Ardından da moleküler biyoloji adeta zincirinden boşaldı. DNA'nın kendini nasıl kopyaladığı anlaşılmış, genlerin DNA'sı ve proteinlerin üretimi arasındaki ilişki hakkında çalışılmaya başlanmıştı. Bunun ayrıntılarına daha sonra gireceğiz, fakat burada şunu belirtmeliyiz ki, keşfedilen şeyin özü DNA molekülünün nükleotit denen dört yapıtaşı molekülden oluşan iki iplikli yapısıydı. Proteinler bir veya daha fazla polipeptit zincirinden oluşur ve bu zincirler başka bir tür yapıtaşı molekülünden, amino asitlerden oluşan ipliklerdir; ki yirmi farklı amino asit tipi vardır. DNA'daki nükleotit dizileri, protein molekülünün polipeptit zincirindeki amino asit dizisinin şifresini barındırır. Fakat DNA'daki şifre doğrudan proteine çevrilmez (translasyon); DNA dizisi önce mRNA'ya (mesajcı ribonükleik asit, farklı bir doğrusal nükleotit dizisi) çevrilir ve ancak bundan sonra protein üretilir.

Şifre ve bu şifreyi proteine çeviren mekanizma anlaşıldıktan sonra, DNA'nın nükleotit dizisindeki değişimin proteinlerdeki amino asit dizisine yansıdığı açıklığa kavuştu. Fakat bu sürecin işlemesi sırasında proteinde gerçekleşen bir değişimin DNA'yı değiştirmesi mümkün görülmüyordu; "tersine translasyon"

---

[21] Moleküler genetiğin ilk safhalarını anlattığımız kısım zorunlu kalışımız yüzünden biraz kabataslak gibidir. Çünkü yer azlığından genlerin esas maddesi olarak nükleik asitleri gösteren deneyleri koyamadık veya bu sonuçların itibar görmesinin neden bu kadar uzun sürdüğünü anlatamadık. Moleküler biyolojinin tarihi için bkz. Jacob, *The Logic of Life* ..., 1989, 4. ve 5. bölümler; Judson, *The Eighth Day of Creation* ..., 1996; Morange, *A History of Molecular Biology*, 1998; Olby, *The Path to the Double Helix*..., 1994. Watson'ın *İkili Sarmal*, 1968 [1993] kitabı da DNA yapısının keşfiyle ilgili kişisel bir hikâye sunar.

[22] Üzerinde yaygın olarak çalışılan (*E. coli* ve *Bacillus subtilis* gibi) birçok bakteri tek ve dairesel kromozoma sahip olsa da, diğer bakteriler birden fazla, hatta doğrusal kromozomlara bile sahip olabilirler.



Şekil 1.5
Ana dogma. DNA'dan üretilen proteindeki değişim (III. nesildeki bomba) yavrudaki proteini etkilemiyor. Oysa DNA'daki değişim (V. nesildeki bomba) arkadan gelen bütün nesillerdeki proteinleri etkiliyor. Bilgi DNA'dan RNA'ya, RNA'dan proteine aktarılır (düz çizgiler). Muhtemelen RNA'dan DNA'ya da bilgi aktarılmaktadır (kesik çizgiler), fakat proteinden RNA'ya veya DNA'ya asla bilgi iletilmez.

diye adlandırılan bu sürecin imkânsız olduğu kabul edildi. 1958'de Francis Crick, DNA'dan proteine ilerleyen bu tek yönlü bilgi akışını, moleküler biyolojinin "ana dogma"sı ilan etti. Şekil 1.5'te gösterildiği gibi, ana dogma Weismann'ın öğretisine, bedende gerçekleşen olayların üreme hattını etkilemediğini söyleyen öğretiye kavramsal olarak çok benzer.[23]

Bu noktaya kadar moleküler biyoloji alanındaki keşiflerin, 1930'lar ve 1940'lar boyunca gelişen evrim biyolojisinin Modern Sentez'ine çok az katkısı olmuştur. Gen bir DNA dizisi olarak yorumlanır; ki DNA, fenotipteki etkisini hücre yapısı ve hücresel işlevlerde yer alan proteinleri şifrelemesi şeklinde gösterir. Mutasyonlar, çekirdekteki DNA'nın nükleotit dizisinde gelişigüzel ortaya çıkan değişikliklerdir. Ana dogma yüzünden evrim biyologları uzun yıllar fenotipteki değişikliklerin genetik yapıyı etkilemesinin mümkün olmadığına inandı. Fakat kısa süre içinde işler değişmeye başlayacak ve Yeni Darvinci evrimin Modern Sentez yorumunun da güncellenmesi gerekecekti.

Genetik biliminin ilk günlerinden beri çekirdek geni hegemonyasına karşı altan alta güçlü bir direniş vardı. 1960'larda yapılan çalışmalar birkaç insanın yıllardır söylediği şeyi en sonunda doğruladı: Çekirdeğin dışında da epeyce güçlü kalıtım birimleri olduğu anlaşılmıştı. Sitoplazmadaki mitokondri ile klo-

[23] Crick'in "Central dogma of molecular biology" (1970) adlı yazısında netleşen ana dogma kavramının özgün açıklaması için bkz. Crick, "On protein synthesis", 1958. "Ana dogma"nın kaçınılmaz bir kader ve otoritenin damgası haline gelişi, "edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılmayışına dair ana dogmanın ihlali" (s. 97) ve "direktiflerle edinilmiş adaptasyonların kalıtımı, embriyolojinin ana dogmasını ihlal eder" (s. 173) gibi ifadeler içeren Dawkins'in *The Extended Phenotype* (1982) adlı kitabında görülebilir. Dawkins "ana dogma"yı özgün anlamında kullanırken (s. 168) referans belirtmez.

roplast organellerinde DNA yapılı genler bulundu. Bunun anlamı, artık çekirdek kromozomlarına kalıtım bilgisinin depolandığı tek yer olarak bakılamayacağıydı.[24]

Moleküllerle yapılan çalışmalar topluluklardaki varyasyonların düşünülenden daha çok olduğunu da ortaya çıkardı. Aslında varyasyonlar araştırmacıları bunaltacak kadar fazlaydı. Genelde bir toplulukta ortaya çıkan yeni bir alelin yararlı etkileri varsa doğal seçilimle yayılıp sonunda orijinal alelin yerini alacağı ya da daha yaygın bir şekilde zararlı etkileri varsa seçilimle yok olacağı varsayılırdı. Ara sıra iki veya daha fazla alelin aniden bir toplulukta görülebileceği fark edilmişti ve bunun nasıl ya da neden olduğu hakkında kuramsal çalışmalar da yapılmıştı. Fakat 1960'ların ortasında tek bir topluluk içinde birçok proteinin birkaç alel varyantı bulunduğu anlaşıldı. Sonuç olarak evrimle ilgilenen çevrelerde yeni bir sav sağanağı başladı. Seçilimcilerin iddia ettiği gibi, proteinlerin amino asit dizilerindeki tüm küçük farklar önemli mi, yoksa etkisizlik savlarına arka çıkanların söylediği gibi bu farkların çoğunun seçilimle bir ilgisi olmayıp bunlar bir toplulukta şans eseri mi bulunuyor? Bu durum, şans etkisinin evrim kuramında ilk defa kendine yer bulması değildi: 1930'lardan beri Sewall Wright, tartışmaya açık bir şekilde, küçük topluluklardaki farkların sadece seçilimle değil şansla da şekillendiği iddiasını söyleyip duruyordu. Matematik hesaplamalarına dayanarak bu sonuca ulaşmıştı, fakat şimdi bu konuya dair elde gerçek biyokimyasal veriler de vardı.[25]

Birkaç yıl süren hararetli tartışmalardan sonra, proteinler ve alellerdeki birçok farklılığın ortalamada aynı seçilim değerini taşıdığı yönünde az çok fikir birliğine varılmıştı. Başka bir deyişle, genetik çeşitlilik barındıran bir topluluğun nesiller boyunca içinde bulunduğu koşullarda ufak değişimler olabilir; bu durumda bir proteinde oluşan küçük bir değişiklik organizmanın üreme şansını bazen artırır, bazen düşürebilirdi, fakat ortalamada hiçbir etkisi olmazdı. Genelde olduğu gibi, bu tartışmanın her iki tarafı da haklı olduğunu iddia edebilirdi.

Tartışmanın başka bir nedeni de daha gelişmiş organizmalarda bulunan DNA'ların büyük kısmının protein şifresi içermediğinin anlaşılmasıydı. Protein şifrelemeyen bu DNA ne işe yarıyordu? Sadece "çöp" müydü, yoksa düzenleyici bir işlevi mi vardı? Bu terim hakkında, DNA'nın "çöp" olması konusunda epey

---

[24] XX. yüzyılda çekirdek genlerinin kalıtımdaki hakimiyetine karşı çıkışlar için bkz. Sapp, *Beyond the Gene...*, 1987. Moleküler teknikler kullanılarak açığa çıkarılan çok miktarda varyasyonun evrim kuramı adına ne tür sonuçlar doğuracağı için bkz. Lewontin, *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, 1974.

[25] Moleküler evrimin nötral kuramının tarifi Kimura'da *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (1983) bulunabilir. Sewall Wright'ın küçük toplumlarda örnek toplama hatalarının önemiyle ilgili görüşleriyse dört ciltlik başyapıtı *Evolution and the Genetics of Populations* (1968-1978) kitabının 2. cildinde anlatılır; ayrıca Provine'de de konu edilir: *The Origins of Theoretical Population Genetics*, 1971, 5. bölüm.

tartışılmıştır ve hâlâ tartışılmaktadır.[26] Bazı şifresiz DNA parçaları kesinlikle kontrol özelliği barındıran dizilerdir; ayrıca bunlar, DNA'daki bilginin ne zaman ve nerede protein oluşturmak için işleneceğini düzenler, fakat büyük miktarda DNA'nın görünür bir işlevi olmadığı da doğrudur. Bir kısmı çok sayıda kopya halinde bulunan dizilerden oluşur ve bu diziler aynı yerde kümelenmiş ya da bütün genoma dağılmış olabilir. Bazı diziler ise virüs genomlarıyla benzer örgütlenişe sahiptir ve genomun etrafında hareket ederek yerlerini değiştirebilirler. Bu "hareketli ögeler" ya da "sıçrayan genler"den önümüzdeki bölümlerde daha fazla bahsedeceğiz, fakat keşfedilmelerinin, Modern Sentez'in genlere ve gen frekanslarındaki değişikliklerin sebeplerine bakışını iyice karmaşık hale getirdiğini şimdilik hatırlatmak isteriz.

DNA'nın büyük bölümünün protein şifrelemek yerine gen faaliyetlerini düzenlemekle ilgilendiğinin anlaşılmasıyla insanların kalıtsal bilgiye dair görüşleri değişti. Kalıtsal bilgiyi, özelliklerin gelişimine kılavuzluk eden ve genlerde yazılmış talimatların belirlediği genetik programlar bağlamında düşünmeye başladılar. Genotip ve fenotip arasındaki ilişki, plan ve ürün arasındaki ilişkiye dönüştü. Uçak mühendisliği eğitimi almış John Maynard Smith, genotipi uçak inşa etme planına, fenotipi de üretilmiş uçağa benzetti. Bir başka İngiliz biyolog Richard Dawkins, genotipi kek tarifine, fenotipiyse pişmiş keke benzetti. Plan veya tarifteki değişiklikler ürüne yansır, fakat üründeki değişiklik planı veya tarifi etkilemez. Kek pişerken kazara yanarsa, tarif değişmez; uçağın yapımı sırasında gerçekleştirilen değişiklikler yazılı planı değiştirmez. Sadece plan veya tarifteki, yani programlardaki değişiklikler kalıtımla aktarılır, üründekiler değil.[27]

Moleküler biyolojideki ilerlemeler Darvinci evrim görüşünün Modern Sentez yorumunda kısmi revizyona gidilmesini kaçınılmaz kıldı:

- Modern Sentez'deki kalıtım birimi olan gen, protein üreten ya da RNA molekülü şifreleyen kodları taşıyan bir DNA dizisine dönüştü.
- Kalıtım, kromozom DNA'sını doğru şekilde kopyalayıp sayısını ikiye katlamaya yarayan karmaşık bir işlem olan DNA kopyalamasıyla ilintilen-

---

[26] DNA'nın çoğunun "çöp, asalak ya da bencil" olduğu görüşü için bkz. Doolittle ve Sapienza, "Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution" (1980) ile Orgel ve Crick, "Selfish DNA: The ultimate parasite" (1980). Her iki makale de Maynard Smith'in editörlüğünü üstlendiği *Evolution Now: A Century after Darwin*'de (1982) okunabilir. DNA'nın çoğunlukla çöp olduğu iddiasına karşı oluşan güçlü tepkiler *Nature* dergisinin 1980'deki iki sayısının mektuplar kısmında (285: 617-620 ve 288: 645-648) okunabilir.

[27] Genetik program kavramının tartışıldığı bir kaynak için bkz. Keller, *The Century of the Gene*, 2000, 3. bölüm. Genotipin tarif, fenotipin kek benzetmesi için bkz. Dawkins, *Kör Saatçi*, 1986, s. 295-298. Maynard Smith genotip için uçak planı, fenotip için inşa edilecek "uçak" benzetmesini Linnaean Topluluğu önünde yaptığı bir konuşmada kullanmış ve bu konuşma 1982'de BBC'de yayınlanmıştır.

dirildi.

- Daha gelişmiş organizmalarda çekirdekte olduğu gibi, sitoplazma organellerinde de DNA yapılı kromozomların bulunduğu anlaşıldı.
- Mutasyonlar, DNA dizisindeki değişikliklerle bir tutuldu. Bu değişimler, DNA kopyalaması sırasında nadiren görülen hatalarla, fiziksel ya da kimyasal etkenlerin yol açtığı DNA hasarlarının tamir edilemeyişiyle, hareketli ögelerin DNA üzerinde bir yerden bir yere sıçramasıyla ortaya çıkar. Kimi fiziksel ya da kimyasal etkenler (mutajenler), mutasyonların oluşma hızını artırır, fakat uyumsal varyasyonların sayısını artırmaya yönelik olmadıkları için, yol açtıkları varyasyonlar, diğerleri gibi gelişigüzel ya da körlemesine ortaya çıkmış kabul edilir.

BENCİL GENLER VE BENCİL EŞLEYİCİLER

Moleküler biyologlar, genler ve ne yaptıkları üzerinde çalışırken, kimi evrim biyologları da diğer bir sorunla, seçilimin etkisini gösterdiği organizasyon seviyesi sorunuyla meşguldü. Yukarıda belirttiğimiz gibi, XIX. yüzyılda Weismann ve kimi bilimciler, bireylerden farklı birimlerin de doğal seçilime uğrayabileceğini anlamış, fakat konuya duyulan ilgi zamanla kaybolmuştu. 1960'lı yılların başlarında, grup halinde yaşayan hayvanların belirli davranış biçimlerinde kimin daha kârlı çıktığı konusu daha ciddi olarak incelenmeye başlanınca bu ilgi tekrar canlandı.[28] Yıllarca çoğu biyolog, bazı davranışların "türün iyiliği" ya da "grubun iyiliği" için olduğunu kabul etmekten hoşnuttu, çünkü bu davranışlar kesinlikle bireyin yararına değildi (ya da öyle görülüyordu). En ünlü ve en uç örnekler, işçi karıncalar ve arılardır: Dişiler kolonilerinin diğer üyelerinin yararına çalışır, fakat kendilerine ait yavruları yoktur. Kuşların uyarı ötüşleri gibi o kadar uç olmayan örnekler de vardır. Öten kuş olası tehlike gördüğü için diğerlerini uyarır, fakat çoğunlukla bunun kendisine bir faydası olmaz; tam aksine

[28] Seçilim seviyeleri ve birimlerine dair tartışma Wynne-Edwards'ın *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour* (1962) adlı kitabındaki iddiasıyla başlamıştır. Bu iddiaya göre grup seçilimi hayvan nüfusunun düzenlendiği mekanizmaların evriminde önemli rol oynar. Meseleyi açıklığa kavuşturmaya çalışan ilk insanlardan biri olan Maynard Smith, matematiksel olarak grup seçilimini anlatmıştır: "Group selection and kin selection" (1964; 1978'de gözden geçirilmiştir). Fakat en keskin eleştiri *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought* (1966) adlı eseriyle Williams'tan geldi. Wilson ise "The group selection controversy: History and current status" (1983) adlı makalesiyle belirli grup seçilimi türlerinin olabilirliğinden bahsetmiştir. Sober ve Wilson *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* (1988) adlı eserlerinde grup seçilimi tartışmalarına bütünüyle göz atarken bu tartışmalardaki kavram kargaşalarını ve yanlış anlamaları çözümlediler. Hamilton'ın akraba seçilimi kuramını anlattığı "The genetical evolution of social behaviour" adlı iki makalesi açıklayıcı yorumlarla birlikte *Narrow Roads of Gene Land* (1996) adlı eserinde tekrar basıldı.

kendisinin yırtıcı tarafından görülüp avlanma riskini artırır. Bu yüzden, bu tür "özgeci" eylemler bireyden çok gruba yaradığı için seçilmesi gerekirdi.

Herkes aynı kanıda değildi. Birkaç evrim biyoloğu bir süredir, grubun iyiliği savının sorunlarla dolu olduğunu söylüyordu. En bariz sorun şuydu: bireyleri bencilleştiren genler, örneğin kuşların diğerlerini uyarmamasını sağlayan genler birden ortaya çıkarsa, bunlar toplulukta yayılmalı ve özgeci genlerinin yerini almalıydı. Dikkati sürekli kendi üzerine çeken özgeci hayvanlara kıyasla, diğerlerini uyarmayanların yakalanma olasılığı düşüktür ve bu yüzden ortalamada daha fazla yavru üretirler. Diğerlerini uyarmama genlerinin frekansı yükselir ve en sonunda bütün topluluk birbirini uyarmayan hayvanlardan oluşur. Özgeci uyarma davranışının bu dezavantaja rağmen hayatta kalmasının tek yolu, özgeci bireylerden oluşan grupların, özgeci bireylerin olmadığı gruplara kıyasla çok daha başarılı olmasıdır. Bu yüzden sorulması gereken soru şuydu; gruplar arası seçilimin, grubun içindeki bireyler arasındaki seçilime üstün gelmesi sayesinde bir davranış biçimi (ya da herhangi bir özellik) kalıcı olabilir mi?

İlk başta matematiksel evrimcilerin yanıtı olumsuzdu. Grup seçilimini savunanların savları öylesine zorlamaydı ki, bu kişilerle alay edildi ya da bu insanlar matematikten anlamamakla suçlandılar. Fakat daha sonra farklı varsayımların yer aldığı farklı denklemler, grup seçilimi aracılığıyla evrimin yine de mümkün olduğunu gösterdi. Özgeciliğin ve buna sebep olan genlerin neden yitmediğiyle ilgili soruna diğer bilimciler farklı yaklaşımlar getirdi. XX. yüzyılın ikinci yarısındaki en orijinal evrim biyologlarından biri olan Bill Hamilton'ın bulduğu çözüm, başlangıçta grup seçilimi görüşü için geçerli bir seçenek olarak değerlendirildi. Özgeci davranışlardan faydalananların çoğunlukla özgeci bireyin akrabaları olduğunu fark etmişti. Bunun önemi bir hayvanın ve akrabalarının yüksek ihtimalle kalıtım sayesinde aynı genleri almış olmalarıdır. Aile üyelerinin ortak genlerinin sayısı genetik ilişkilerinin yakınlığına bağlıdır: anne baba ile çocuklarda genler %50 oranında ortaktır, genler kardeşler arasında da %50 ortaktır, dede ile torunlar arasındaysa %25 ortaktır ve aynı oran üvey kardeşler için de geçerlidir; kuzenlerde genlerin ancak %12,5'luk kısmı ortaktır. Akrabaların ortak olan genleri arasında elbette özgecilik davranışını belirleyen gen ya da genler de vardır. Eğer özgecilik bu ailenin bireylerince büyütülen yavruların sayısında büyük bir artışa sebep oluyorsa, özgeci hayvanların yavru sayısı, akrabalarına yardım etmedikleri takdirde sahip olacakları yavru sayısından az olsa bile, bu davranışı belirleyen genin frekansı artar.

Özgecilik genlerinin frekansının artması en başta akrabalık ilişkisinin yakınlığına (bu yüzden de akrabaların özgecilik genlerine sahip olma olasılığına) bağlıdır; ikinci olarak da özgecilik davranışının o bireyden olacak yavruların sayısını ne kadar düşüreceği önemlidir; son olarak da özgecilik eylemlerinden yararlananların sahip oldukları yavru sayısındaki artış belirleyicidir. Kulağa karmaşık gelebilir, fakat temel düşünce çok basittir. Bir özgecilik geninin bakış açısından bakarsak, kendisini taşıyan hayvanların akrabalarının hayatta

kalmasını ve üremesini sağlarsa, bir sonraki nesilde temsil edilme oranı artar, çünkü muhtemelen hayvanın akrabalarında da aynı genin kopyaları vardır.

Richard Dawkins, Hamilton'ın yaklaşımını ele alıp kapsamını genişletti ve popüler hale getirdi. Bir genin gözünden bakmanın, sadece özgecilik gibi paradoksal özelliklerin değil, *tüm* uyumsal özelliklerin evrimini anlamamıza yardım edeceğini öne sürdü. *Bencil gen* terimini uydurdu.[29] Buna göre, bir genin çıkarları, o geni taşıyan bireyin çıkarlarıyla çakışmayabilirdi. Mecazla anlatırsak, gen "bencildir" çünkü bir sonraki nesilde daha fazla temsilci bulundurma ihtimali yükseldiği sürece, kendisini taşıyan bireyin sağlığını ya da üreme başarısını nasıl etkilediğinin önemi yoktur. Adaptasyonlar daima genin "yararınadır". Adaptasyonlar bencil genlerin arasındaki rekabetin sonucunda ortaya çıkar.

Dawkins'e göre, evrimi bireyler ile genomlar, gruplar, türler gibi diğer birimler arasındaki rekabet bağlamında değil, rakip genler arasındaki rekabet bağlamında değerlendirirsek evrimin birçok farklı yönünü birleştirebiliriz. Gen sadece kalıtımla aktarılan bir birim değil, önünde sonunda seçilime uğrayan bir birimdir. Genler, seçilim birimleri için gerekli olan süreklilik ve istikrara sahiptir, fakat seçilim birimi olabileceği düşünülen diğer adayların çoğunda bu özellikler yoktur. Bireylerin bedenlerini ele alalım, çocuk anne babanın nispeten zayıf bir kopyasıdır: Anne ile babanın hayatları boyunca kazandıkları özelliklerin çoğunu kalıtımla almaz, üstelik eşeyli üreme sırasında anne babaya ait karakterler ayrılır ve birbirleriyle harmanlanır. Yani bireylerin bedenleri bir sonraki nesile, asıllarına sadık olarak geçirilmez, oysa genler çoğunlukla bu şekilde aktarılır. Yaşayan ve nefes alan beden, bencil genler için sadece bir taşıyıcı, bir araçtır.

Bencil gen imgesini temel alan Dawkins, moleküler Yeni Darvinci yaklaşımı genelleştirdiği birleştirici bir şema oluşturdu. Genlerin, "eşleyici" dediği varlıklar (DNA yapılı olmaları şart değil) kategorisine ait olduğunu ileri sürer. Eşleyiciyi, "evrende kopyası çıkarılan herhangi bir şey" olarak tanımlar.[30] İlk bakışta bu tanım çok genel görülebilir, çeşitli türde varlıkları ve süreçleri içeriyor gibidir, çünkü "kopyalamak" oldukça belirsiz bir sözcüktür. Fakat Dawkins, "kopyalamak" ile ne kastettiğini de hemen belirtir. Bedenler eşleyici değildir, çünkü (yara gibi) edinilmiş bir özellik gelecek nesillere aktarılmaz. Fakat bir DNA parçası veya fotokopisi çekilen bir kâğıt eşleyicidir, çünkü DNA'da veya kâğıttaki yazılarda gerçekleşmiş herhangi bir değişiklik de kopyalanır. Bu yüzden "kopyalamak" kelimesinin anlamı sınırlandırılmıştır, böylece *eşleyici* terimi kendi gelişimleri veya kendi ürünleri sayesinde değişen varlıklar için kullanılamaz. Bu noktayı açıklığa kavuşturmak adına Dawkins, diğer bir varlığı, yani

---

[29] Bencil gen bakış açısına Dawkins'in kitapları ve makalelerinde rastlanabilir, fakat bu mesele özellikle *Gen Bencildir*, *The Extended Phenotype* ve *Kör Saatçi* adlı kitaplarında okunabilir. Eşleyici kavramı *The Extended Phenotype* kitabının 5. bölümünde etraflıca anlatılır.

[30] Dawkins, *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*, 1982, s. 83

"araç" kavramını tanımladı:

> Araç, bu ismi vermeye değecek kadar ayrık, yapısında eşleyiciler toplamış, bunları koruyup aktaran herhangi bir birimdir.[31]

Bu yüzden de bireylerin bedenleri araçtır, eşleyici değildir.[32]

Eşleyici kavramı geni kapsar, çünkü bu kavram klasik gen özelliklerinin bir genellemesidir. Gen ile beden, daha genel olarak da eşleyici ile araç arasındaki ayrım, Johannsen'in genotip ile fenotip için ortaya koyduğu ayrımdan türetilmiştir; ki Johannsen'in ayrımı da edinilmiş karakterlerin kalıtımının imkânsız olduğuna dair Weismann'ın görüşüne dayanılarak oluşturulmuştu. Üreme hücrelerinde gen/eşleyicinin özel bir konumu vardır: kalıtımın, varyasyonun, seçilimin ve evrimin birimidir. Gen/eşleyici, gerekirse bedenin feda edilmesi pahasına, kendi frekansının artmasını sağlayacak şekilde aracın/bedenin hareket etmesini sağlar. Akış tek yönlüdür: gendeki değişimler bedene yansır, oysa bedenin geçmişinden, bulunduğu çevreden ötürü kendisinde oluşan değişimler genlere yansımaz. Gelişim, araçların (bedenlerin) geçirdiği bir süreçtir; bu süreç, gelecekteki yayılmalarını sağlamak için kendilerini kopyalayan genler tarafından kontrol edilir.

Burada genler ile gelişim arasındaki ilişkinin doğasını ilgilendiren bir sav olduğuna dikkat edin. Dawkins'e göre, kalıtım ile varyasyonlar bireylerin yaşadığı uyumsal süreçlerden etkilenmez. Yani bu Yeni Darvinci genellemeyle Darvinciliğin en başta anlattığımız yorumu arasında büyük fark vardır. O yorumda ne eşleyici/araç ayrımı ne de kalıtımla aktarılabilen varyasyonların kökeni hakkında bir varsayım vardı. Gen kavramına ek olarak Dawkins, diğer bir tip eşleyiciyi, *mem* eşleyicisi fikrini ortaya koyar. Mem, kültürel kopyalama süreçleri aracılığıyla bireyler ve nesiller arasında aktarılan bilginin kültürel birimidir ve 6. Bölüm'de bu eşleyiciden uzun uzun bahsedeceğiz.

Dawkins'in bencil gen görüşüne itirazlar geldiğini söylemek gereksizdir. Aslında 1976'da *Gen Bencildir* adlı kitabı yayımlandığı andan itibaren şiddetli saldırılara maruz kalmıştır (şiddetle de savunuldu). Fakat Hamilton gibi, Dawkins ve diğerleri de bencil gen görüşünden yana olanlar ile doğal seçilimin oda-

---

[31] Dawkins, *a.g.e.*, 1982, s. 114

[32] Hull "Individuality and selection" (1980) adlı makalesinde Dawkins'in "araç" kavramı için bir alternatif ileri sürer. Onun "ilişkilendirici" adını verdiği şey, çevreyle etkileşime giren ve ona bir bütün olarak tepki veren bir varlıktır. Bu terim araç kavramının çağrıştırdığı edilgenliği yok sayarken, bazen eşleyici ile ilişkilendiricinin tek ve aynı varlık olduğunu söylemektedir. Fakat hem Dawkins hem de Hull için eşleyici bir gelişim birimi olamaz, araç / ilişkilendirici ise kalıtsal varyasyon birimi olamaz. Bizce, her iki yazar tarafından da öne sürülen karşıtlık benzerdir ve her iki görüş de aynı şekilde kabul edilemez. Kitabımızın geri kalanında ilişkilendirici yerine araçtan bahsedeceğiz, çünkü bu terim daha çok tanınıyor ve geniş bir çevre tarafından da kullanılıyor.

ğının bireyler ve gruplar olduğunda ısrar edenler arasında başlangıçta çıkan birçok anlaşmazlığın, bilimcilerin birbirlerini anlamamasından kaynaklandığını kısa zamanda fark ettiler. Bu iki evrim görüşü birbirleriyle uyumlu değildir. Dawkins kendi evrim görüşünde, frekansı evrimsel zamanda değiştiği halde, sürekliliğe sahip bir birim olarak gen/eşleyiciyi merkeze koyar. Diğer biyologlar ise seçilimin hedefi olarak araçları, yani hayatta kalıp çoğalan organizmalar veya organizma gruplarını merkez alarak evrim görüşlerini şekillendirirler. Fakat seçilimin hedefi ne olursa olsun, ister bireyler, ister etkileşim içindeki akraba grupları veya daha büyük gruplar söz konusu olsun, biyologlar yine de bu hedeflerin özelliklerini etkileyen kalıtım birimlerinin genler olduğunu varsayar. Günümüzdeki grup seçilimi modelleri, Hamilton'ın özgecilik davranışının evrimini açıkladığı örnek de dahil olmak üzere, başka herhangi bir doğal seçilim modeli kadar gen merkezlidir. Birçok biyolog, akraba seçiliminin bir tür grup seçilimi olduğunu artık rahatlıkla kabul etmektedir; ki burada seçilimin hedefi olan, birbirleriyle etkileşim içindeki akraba grubudur ve seçilim sırasında frekansı değişen birim ise gendir.

Dawkins'i en acımasızca eleştirenlerden biri de evrim görüşünü genlere odaklamanın yanıltıcı olduğu konusunda ısrar eden Amerikalı paleontolog Stephen Jay Gould oldu. Gould'a göre, nesiller boyunca genlerin izini sürmenin muhasebecilikten farkı yoktu, çünkü bu yaklaşım evrim hakkında bize pek bir bilgi veremezdi. Hayatta kalıp üremeyi başaran ya da başaramayanlar bireyler, gruplar veya türlerdir, genler değil. Üstelik Gould, hayvanların çeşitliliğini ve adaptasyonları sadece genlerin, bireylerin veya başka bir şeyin doğal seçilimiyle açıklayamayacağımızı söyledi. Felaket boyutlarındaki iklim değişiklikleri gibi tarihsel olaylar da hesaba katılmalıdır; topluluklarda ve soylardaki genetik varyasyonların miktarını etkileyen rastlantıları da gözden kaçırmamalıyız; evrimsel değişimin gelişim tarafından kısıtlandığını kabul etmeliyiz, seçilimin kaçınılmaz sonuçları olan yan etkilerini de unutmamalıyız. Doğal seçilim, canlılar dünyasında gördüğümüz tüm o harika adaptasyonları ve evrim örneklerini ortaya çıkaran çok sayıda etkenden sadece biridir. Gould'a göre, evrim çalışmalarının ana odağında hem doğal seçilimin hedefleri hem de gelişen varlıklar olan organizmalar, gruplar ve türler bulunmalıydı. Dawkins'e göre bu çalışmaların merkezinde bulunması gereken ise kalıtım birimi olan genlerdir.

Gould ile Dawkins arasındaki sürtüşme, Gould'un 2002'de ölümüne dek sürdü. Evrimsel düşünce tarihinde yer alan birçok tartışma gibi bu da acı, kin dolu, çoğunlukla da haksızlıklarla dolu bir tartışmaydı. Savlar anlamsızlaşana dek zorlanıyor, dildeki belirsizlikler, hayal ürünü düşmanlar yaratıp sonra da yok etmek adına kötüye kullanılmak üzere muğlak kelimeler seçiliyordu. Burada ayrıntılara giremeyiz, buna gerek de yok. Bizim için önemli olan Gould ile Dawkins'in anlaşamadıkları yerler değil, düşüncelerinin ortak noktalarıdır. Farklı bakış açıları onları, tutucu evrim biyologları tarafından kabul edilmiş görüşlerin yelpazesinde zıt uçlara itse de, kalıtsal varyasyonların doğasıyla ilgili

düşüncelerinde uyuşuyorlardı. Gould ile Dawkins, insanların dışında kalan organizmaların evriminde tek kalıtım biriminin genler olduğu ve edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılmadığı konularında anlaşıyorlardı.[33]

DARVİNCİLİĞİN DÖNÜŞÜMLERİ

Darvinciliğin tarihini kabataslak anlattık, ancak Darwin'in kuramının değişmeden kalmadığını gösterecek kadar bir şeyler söylediğimizi umuyoruz. *Türlerin Kökeni* kitabının yayımlanmasından bu yana doğal seçilim kuramı yoğun biçimde tartışıldı, zaman zaman talihi açıldı, kimi zamanlar da kapandı. Bazen hâkim olan görüş, doğal seçilimin evrimde yalnızca küçücük bir rolü bulunduğuydu; ama gün geldi evrim sürecinin en önemli parçası olarak görüldüğü de oldu.

Doğal seçilim kuramı hakkındaki kanı yıllar içinde tamamen değişmekle kalmadı, ayrıntılarda da kaçınılmaz değişimler görüldü. Tablo 1.1'de şimdiye kadar anlattığımız Darwin kuramının tarihteki çeşitli dönüşümlerini özetledik. Tablo, kalıtım sürecinin doğasıyla, kalıtsal varyasyonun birimiyle, varyasyonların kökeniyle, seçilimin hedefleriyle ve evrim birimleriyle ilgili görüşlerin nasıl değiştiğini gösteriyor. Çoğunlukla güçlü, etkili seslerin dile getirdiği yeni olgular ve şekillendirdiği bilimsel modalar Darwin'in evrim kuramını bir potada eriterek bugünkü biçimine getirmiştir.

Günümüzde, gen merkezli evrim görüşü egemendir. Bu görüş evrime dair düşünceler için düzenli bir çerçeve sağlar ve biyologlar genelde bu görüşten memnundur. Elbette bu durum, şimdiki anlayışın, Darwin'in kuramının nihai, kesin, eksiksiz bir yorumu olduğu anlamına gelmez. Aslında, Darvinciliğin başka bir dönüşüm geçirmek üzere olduğu yönünde güçlü bir his var ve ileriki bölümlerde bunun gerekçelerini ortaya koyacağız.[34]

---

[33] Gould'un devasa *The Structure of Evolutionary Theory* (2002) kitabı tarihsel ve gelişimsel kısıtlamaların önemiyle ilgili duruşunun ayrıntılarını verip (özellikle 10. ve 11. bölümlerde) bencil gen yaklaşımının karşısındaki iddialarını özetler (s. 613-644). Sterelny'nin *Dawkins vs. Gould: Survival of the Fittest* (2001) adlı kitabı Gould ile Dawkins arasındaki savaşın popüler hikâyesine dair çok bilgilendiricidir ve rahat okunur. Brown'ın *The Darwin Wars: The Scientific Battle for the Soul of Man* (1999) adlı eserinde bencil genler, memler vs hakkındaki tartışmalar meslekten olmayan insanlara anlatılacak şekilde sunulur. Tartışmanın toplumsal yönleri için bkz. Segerstråle, *Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociology Debate and Beyond* (2000). Dawkins'in Gould tarafından belirtilen kısıtlamalar ve ihtimallerin öneminin kesinlikle farkında olduğunu söylemeliyiz. Aralarındaki fark ise şudur: Dawkins bu tür bir adaptasyon nasıl mümkün olabilir? diye sorarken, Gould, neden özellikle bu adaptasyonu görüyoruz? diye sormaktadır. Sahip oldukları bu farklı bakış açıları yüzünden Dawkins doğal seçilime odaklanırken (çünkü karmaşık adaptasyonların evrimini bir tek bu açıklar), Gould ise bir özelliğin evrimini etkileyen bütün etkenlerin toplamına bakmaktadır.

[34] Bateson, Darwin, de Vries, Galton, Weismann, Mendel, Morgan, Wright ve diğer insan-

Tablo 1.1

KURAM	KALITSAL AKTARIM	VARYASYON BİRİMİ	VARYASYONUN KÖKENİ	SEÇİLİMİN HEDEFİ	EVRİM BİRİMİ
Darwin'in Darvinciliği	Gemüller bedenden üreme hücrelerine taşınır	Gemül	Gelişigüzel + bedende harekete geçirilir	Bireyler (kimi zaman da gruplar)	Bireylerden oluşan topluluk
Weismann'ın Yeni Darvinciliği	Üreme hücreleri aracılığıyla belirleyicilerin taşınması	Belirleyici	Gelişigüzel + üreme hücrelerinde harekete geçirilir	Bireyler (çoğunluk) + belirleyiciler, hücreler, organlar	Bireyler, hücreler ya da belirleyicilerden oluşan topluluk
Yeni Darvinciliğin Modern sentezi	Tohun hattındaki genlerin taşınması	Tohum hattındaki genler	Gelişigüzel mutasyon	Bireyler	Bireylerden oluşan topluluk
Moleküler Yeni Darvincilik	DNA replikasyonu	DNA dizisi	DNA'da gelişigüzel değişim; nadiren güdümlü değişimler (bkz. 3. bölüm)	Çoğunlukla bireyler (ayrıca genler, gruplar, soylar, türler)	Çoğunlukla bireylerden oluşan topluluk
Bencil gen Yeni Darvinciliği	DNA replikasyonu	DNA dizisi	DNA'da gelişigüzel değişim	Genler, bireyler, gruplar	Gen alellerinden oluşan topluluk

SÖYLEŞİ

I.M.: Maynard Smith'ten yaptığınız alıntıda, evrimi doğal seçilim aracılığıyla tanımlamaya dair imaları pek çözemedim. Yanlış anlamadıysam, hem Maynard Smith hem de Dawkins doğal seçilimi yalnızca uyumsal evrime yol açan bir mekanizma olarak görmekle kalmıyor, aynı zamanda hayat için de bir tür turnusol kâğıdı olarak değerlendiriyorlar. Doğal seçilimin şartları olan çoğalma, kalıtsal varyasyonlar ve rekabet aynı anda yaşamın da şartlarıdır. Bu görüşün ışığında, kendilerine benzer robotlar üretebilen robotlar yapsak, bunları evrimleşen, yani canlı varlıklar olarak kabul etmeliyiz. Bu durum sezgilerimiz ile çelişir. Sizin bu konudaki duruşunuz nedir?

M.E.: "Hayatın tanımı" meselesi zor bir konudur.[35] Her şeyden önce, kendini üretmek doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleşmesi için yeterli değildir. Bunun dışında da robotların üretimi sırasında gerçekleşen varyasyonları aktaracak bir mekanizmaya da gereksinim vardır; ancak o zaman doğal seçilim yoluyla evrim ortaya çıkabilir. Kalıtsal varyasyona sahip olmak zorundasınız.

---

ların makaleleri ve kitapları dahil, bu bölümde kullanılan ana kaynakların çoğu Elektronik Akademik Yayıncılık Projesi kapsamında Sturtevant'ın *A History of Genetics*'in (1965) internet versiyonunda bulunabilir: http://www.esp.org/books/sturt/history

[35] "Hayatın tanımı" meselesi ve bundan kaynaklanan bilimsel yaklaşımlar için bkz. Fry, *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview*, 2000.

Aynı zamanda varyasyonlar robotun kendi kendini üretme ihtimalini de etkileyip değiştirebilmeli.

I.M.: Diyelim ki robotların kendilerini üretebiliyor, üretme sürecinde ortaya çıkan kimi varyantları da aktarabiliyorlar. Fakat varyasyon miktarının çok düşük olduğunu varsayalım; diyelim ki dört farklı robot varyantı ortaya çıkıyor ve her varyantın çevre koşullarına bağlı olarak kendini üretme özelliği de farklı bir şekilde etkileniyor. Heyecan uyandırıcı bir şey olma şansı yok; dört olasılık da tekrar tekrar ortaya çıkıyor ve çevre koşulları değiştikçe de frekansları değişiyor. Hepsi bu. Yine de bu robotlara "canlı" der miydiniz?

M.E.: John Maynard Smith ile Eörs Szathmáry çok az varyantın olduğu bu örnekleri "sınırlı kalıtım" sistemleri olarak niteler.[36] Siz bu duruma sahip olduğunuzda elbette doğal seçilim yoluyla evrime ulaşmışsınız demektir, fakat bu evrim kısıtlı ve çok da sıkıcıdır. İşlevsel karmaşıklık ve işlevsel karmaşıklığın evrimi canlı organizmaların adeta damgasıdır. Belki de canlılar ile cansızlar arasında kesin bir ayrım var mı diye konuşmak yerine hayatın diğer belirtilerinden bahsetmeliyiz. Belki de arada net bir sınır çizgisi yoktur.

I.M.: Doğal seçilim ilkesini açıkça kabul ettiğinize, bunu kendini üretip farklılaştıran robotlar için bile genellemeye hazır olduğunuza göre, neden Dawkins'in genellemesinin yetersiz olduğunu ve Darvinciliğin yeni bir dönüşümün eşiğinde bulunduğunu ima ediyorsunuz? Anlattınız işte, Dawkins birleştirici bir şema ileri sürdü ve özgecilik davranışı gibi çelişkili olanlarla birlikte birçok basit özelliğin evrimini anlamamıza yardımcı oluyor. Bana oldukça mantıklı geliyor. Sizce sorun nedir?

M.E.: Bizim Dawkins'in eşleyici/araç kavramlarıyla sorunumuz var. Birkaç sorunlu nokta mevcut. İlk olarak, evrimsel değişim birimi olabilmesi için eşleyicinin yüksek bir kalıcılık düzeyinde olması gerektiğini varsayıyor. Çok büyük bir doğruluk oranıyla kopyalanmalı. Belirli bir bireyin, mesela Charles Darwin'in eşsiz olduğunu ve asla kopyalanmayacağını, oysa genlerinin kopyalanabileceğini söylerken haklıydı. Aktarılan, evrimsel değişimi etkileyen ve aslına sadık kalınarak kopyalanmış bu genlerdir. Dawkins'e göre, bu yüzden evrim birimi bireyler değil, genlerdir. Fakat diğer insanlar gibi biz de bu savın yanıltıcı olduğunu düşünüyoruz, çünkü kimse, bireylerin Dawkins'in ima ettiği gibi kalıtım birimi, seçilim birimi olduğunu zaten düşünmemişti. Gen seviyesinin üstündeki organizasyonları inceleyen evrim biyologları bireyin bütününe değil, özelliklerine odaklanır; örneğin Darwin'in kût çenesi, burnunun şekli ya da zekâsının bir yönü gibi. Yani birbirlerinin yerine geçebilecek birimler genler ya da bireyler değil, genler ya da özellikler olmalıdır. Birbirlerine alternatif olan özellikler nesilden nesile geçebilir ve frekansları değişebilir. Birçok gen eş za-

[36] Sınırlı kalıtım ve organizasyon karmaşıklığındaki evrimsel artışa yol açan koşullar için bkz. Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, 1995.

manlı olarak bunları etkilese ve bu genler cinsellik sayesinde her nesilde yeniden düzenlense bile, özelliklerin evrim birimi olmaya yetecek kalıcılığı vardır.[37]

Bize göre Dawkins'in varsayımındaki ikinci zorluk, eşleyici ile aracın arasındaki ilişkinin tek yönlü olmasıdır. Eşleyicideki (gen) değişimler aracı (beden) etkiler, fakat tersi yaşanmaz. Dawkins gelişimin kalıtımı etkilemediğini varsayar, biz ise meseleyi bu varsayımla ele alıyoruz. Üçüncü sorun ise Dawkins'in genleri tek biyolojik (kültürel olmayan) kalıtım birimi olarak görmesidir. Açıkçası bu doğru değildir. Değerlendirmeye almadığı diğer biyolojik kalıtım sistemleri de vardır, bunların da genetik sistemde gördüklerimizden farklı özellikleri bulunur. Bu sistemlerde eşleyici ile araç arasındaki ayrım net değildir. Önümüzdeki bölümlerde bu sistemlere değineceğiz.

I.M.: Yani siz bu savların bahsini yeniden açana kadar beklemeliyim. Bu arada, oluşturduğunuz tarihsel kurguyla ilgili bir şey sormak istiyorum. Yüzeysel olduğunu görüyorum, fakat Darvinci görüş için kalıtımın doğası ile çeşitliliğin kökeni hakkında kapsamı gittikçe özelleşen tarihsel bir yol çizdiniz. Günümüzde biyoloji moleküler seviyede çalışılıyor, kalıtım ve evrimle ilgili fikirler moleküller bağlamında sunuluyor. Ben bunu bir ilerleme olarak görüyorum, eminim ki siz de öyle görüyorsunuz. Yine de hikâyenizde hoşnut olmadığınızı gösteren bir taraf var.

M.E.: Elbette moleküler seviyedeki tanımlamaları hoş karşılıyoruz. Aslında sonraki bölümlerde anlatacağımız yeni görüşlerden bazıları ve yerleşik anlayışa karşı yapılan itirazlar, moleküler biyolojinin eriştiği bulgular dolayısıyladır. Ancak moleküler temelli, genetik temelli tanımlamalar, diğer seviyeleri baz alan tanımlamaların yerine geçmez. Fizyoloji ile davranışlar seviyelerindeki bir kısım varyasyonların kalıtsal özellik taşıdığını, genetik varyasyonlar olmasa bile bu varyasyon cinslerinin evrim ve kalıtım süreçlerinde ilginç gelişmelere yol açabileceğini ortaya koyabilmeliyiz. İçinde bulunduğumuz dönemde, evrim görüşleri tarihinin başında yapıldığı gibi, kimi biyolojik bulgular görmezden geliniyor, önemsenmiyor. Bu yüzden günümüzdeki standart Darvinci evrim görüşü ile bunun tarihsel gelişimini sunmaya karar verdik.

I.M.: Evrim kuramı tarihinin belirli dönemlerinde kimi bulguların önemsenmediği ya da görmezden gelindiği iddianızla ilgili bir sorum var. Geriye dönüp baktığımızda, eksiklikleri, dogmacı tutumları görecek kadar bilge olmak zor değildir, fakat bunun ne anlamı var? Bence XX. yüzyıla ait evrim görüşleri tarihinin en önemli dönüm noktası Modern Sentez'in formülasyonuydu, yani ben de buna odaklanacağım. Bazı Avrupalıların, çekirdek genlerine bu kadar önem verilmesine karşı çıkmak için seslerini yükselttiklerinden bahsettiniz, fa-

---

[37] Eşleyici kavramının eleştirisi ile evrim birimi olarak "özellikler"in değerinin tartışılması için bkz. Jablonka, "From replicators to heritably varying traits: The extended phenotype revisited", *Biology and Philosophy*, 2004.

kat kendi Modern Sentez anlatınızda, bu kuramın dönemin biyoloji bilgisini doğru şekilde yansıtmadığına dair hiçbir şey öne sürmediniz. Modern Sentez'i oluşturmakla uğraşan biyologların belirli bir kalıtım, belirli bir evrim anlayışı vardı. Bunu da bulgularına dayandırdıklarını tahmin ediyorum. SSCB'de politik olarak doğru kabul edilen tek genetik kuram olan Lisenko öğretisi gibi ideolojik bir karar değildi sanırım. Modern Sentez'in temeli gerçekten deneylere mi dayanıyordu? Modern Sentez'de yanlış ya da yanıltıcı olan neydi? Ortaya çıkan evrim görüşünün, bilimsel ideoloji sonucunda oluştuğunu mu iddia ediyorsunuz?

M.E.: Bu ideolojiden ne anladığınıza bağlıdır. En temel düzlemde bakacak olursak, ideolojinin bulaşmadığı bilimsel bir eylem yoktur. Varsayımlar olmadan kuram oluşturamazsınız, bunların da bir kısmı sosyopolitik genel dünya görüşünden kaynaklanır ve o dünya görüşünü besler. Bu, bilimin kötü emellerle ve kasıtlı yürütülen bir süreç, yani bilimcilerin politikacıların elinde kukla olduğu ya da iktidar heveslisi, ahlaksız bilimcilerin belirli bir ideolojinin hizmetinde çalıştıkları bir süreç olduğu anlamına gelmez. Elbette böyle şeyler de olabilir, Stalin dönemindeki Rus genetiğinin hüzünlü hikâyesi buna bir örnektir. Alman öjenizmi ise çok korkunç bir diğer örnektir. Fakat birçok durumda, belki de çoğunda her şey nispeten daha gizli yürütülüyor. Totaliter olmayan rejimlerde bile ideolojik kaygılar çeşitli kisvelere bürünür, bilimin rotasını da belirlerler. Birleşik Devletlerde bu oldu. Amerikalı bir mikrop genetikçisi olan Carl Lindegren'in 1966 yılında yazdığı çarpıcı bir kitap var. Kitabın adı *The Cold War in Biology* [Biyolojide soğuk savaş]. Kitap, batıdaki genetik çalışmaları çevreleyen politik tutumu, soğuk savaş sırasında genin doğasıyla, gen-çevre ilişkisiyle ilgili tartışmaları anlatır. Anlaşılan kimi Modern Sentez mimarlarının da çalıştığı bazı genetik araştırmalar önceden kabul edilmiş bilimsel-ideolojik önyargılarla yapılmış. Neyin önemli ve neyin önemsiz olduğuna önceden karar vermişler.[38]

I.M.: Örneğin ne gibi kararlar almışlar?

M.E.: Modern Sentez görüşü, Mendel analiziyle incelenebilecek özelliklerin genetik araştırmalarını temel almıştı. Mendel analizi, oldukça düzenli ayrışabilen farklı, nitel özelliklere dayanır. Bu şekilde davranmayan özellikler bir kenara itildi. Bunların deney hataları olduğuna ya da sistemin aşırı karmaşıklığı

[38] XX. yüzyılın ilk yarısında Anglosakson dünyasında yürütülen genetik çalışmalarının eğilimi için bkz. Lindegren, *The Cold War in Biology*, 1966. Lisenko'nun görüşlerinin Sovyet biyolojisini nasıl etkilediği için bkz. Krementsov, *Stalinist Science* (1997) ve Soyfer, *Lysenko and the Tragedy of Soviet Science* (1994). XX. yüzyıl öjenizminin Almanya'da yol açtığı felaketler için bkz. Müller-Hill, *Murderous Science: Elimination by Scientific Selection of Jews, Gypsies, and Others, Germany 1933-1945*, 1988. Müller-Hill'in bulguları, bilimcilerin Nazi davasına hizmet etmekten memnun olduğunu gösteriyordu, çünkü böylece Yahudi meslektaşlarından "boşalan" işleri kapabilip ölüm kamplarındaki "araştırma malzemesinden" faydalanabilmişlerdi.

sonucunda ortaya çıktıklarına inanmak kolaydı. Çok sayıda gen varsa, bunlar da etkileşim içine giriyorsa, açıkçası o özelliğin çözümlenemeyecek kadar zor olduğu söyleniyordu. Ne zaman verileri yorumlamakla ilgili bir sorun çıksa, akla hemen esas genle etkileşim içine giren "değiştirici" denen genler geliyordu. 1949 gibi erken bir tarihte Lindegren, *Neurospora* denilen ekmek küfünde bulduğu mutasyonların üçte ikisinin gametlere Mendel ilkeleri uyarınca dağılmadığını belirtmişti.[39] Fakat çoğu bilimci, aslında genler içinde çoğunluğu oluştursa bile bu durumu görmezden geldi. Bu sonuçlar sistemdeki "uğultu"nun bir parçası olarak değerlendirildi. Bu sapkın özelliklerin var oldukları kabul edildiğinde bile bunlar üzerinde çalışılmadı, sadece hataları affedilmiş oldu. Örneğin mısırdaki sıçrayan genler ya da tekhücreli organizmalardaki kabuklu yapıların garip kalıtımı örnekleri gibi biraz tuhaf bir fenomen oluşturdukları konusunda fikir birliği sağlandığında bile, bunlar halının altına süpürüldü. Olsa olsa genel resmi değiştirmeyen ilginç olaylar olarak değerlendiriliyor ya da sadece görmezden geliniyordu.

Hayvan genetikçileri çoğunlukla fare veya meyve sinekleri üzerinde çalışıp eşeysiz üreyen organizmalara pek ilgi göstermedi. Çalıştıkları özellikler çoğunlukla, kendi deyişleriyle "güçlü gelişim kanalı açma" özelliği gösterenlerdi. Diğer deyişle, çevre şartları ne olursa olsun organizma aynı fenotipi oluşturuyordu. Üstelik Modern Sentez görüşünü oluşturan genetik bilgisinin büyük kısmı, üreme hücrelerinin vücudun geri kalanından gelişimin ilk dönemlerinde ayrılan organizmalarla yapılan çalışmalara dayanıyordu. Bitkilerde üreme hücreleri, beden hücrelerinden hemen ayrılmaz. Olgun bir bitkiden alacağınız kök veya yaprak parçasından çoğunlukla yeni bir bitki yetiştirebilirsiniz. Bu bitki de polen, yumurta üretebilir. Bitkilerde üreme hücreleriyle vücut arasında gerçek bir ayrım yoktur, elbette gelişimleri de çevre şartlarından etkilenir. Genelde, botanikçilerin zoologlara kıyasla kalıtım hakkındaki tutumları hep daha az dogmatik olmuştur, fakat onların Modern Sentez görüşünü etkiledikleri söylenemez.

I.M.: Genetikçilerin tercihlerinin ideolojik olduğunu mu düşünüyorsunuz? Sanki uygulamaya ilişkin sebeplerden ötürü böyle davranmış gibiler.

M.E.: Tutumları *sadece* ideolojik değildi elbette, genelde bu süreç kasıtlı ya da basit de değildi. Kesinlikle tarihsel sürekliliğin bir yeri vardı. Örneğin ilk dönemlerde gerçekleştirilen birçok çalışma meyve sinekleriyle yapılmıştı ve bunlara dayanılarak genellemelere ulaşılmasında, tüm genetik fenomenlerin bu araştırmaların ışığında değerlendirilmesinde bir eğilim oluştu şüphesiz. Tekrar söylüyoruz, ideolojiden ve tercihten ne kastedildiği önemli. Modern Sentez'e katılan muhafazakârlar, liberaller, komünistler vardı. Fakat aynı zamanda Mendelci görüşe ve Johannsen'in kalıtım kavramına da bağlılık göste-

[39] *Neurospora*'daki varyantların üçte ikisinin Mendel yasalarına göre ayrılmayışının ifadesi için bkz. Lindegren, *The Yeast Cell, its Genetics and Cytology*, 1949, 20. bölüm, s. 6-7.

riliyor, edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılabilme ihtimali de reddediliyordu. Soğuk savaş yüzünden, bir de edinilmiş karakterlerin kalıtımını esas alan, Mendelciliği burjuva sapıklığı olarak gören Lisenko'nun SSCB'deki şarlatanlığının ortaya çıkarılması sonucunda Modern Sentezcilerin görüşleri katılaştı.

I.M.: Meyve sineği genetiğini başka türleri de kapsayan bir genellemeye dönüştürmekte yanlış olan nedir? Mendel yasalarının herkes için geçerli olduğunu sanıyordum.

M.E.: Öyledirler, fakat meyve sineğinin birçok açıdan kendine özgü tuhaflıkları vardır. Bu tuhaflıklardan bir kısmının genetik araştırmalara büyük katkısı oldu, fakat bazıları da evrim kuramı için engel oluşturdu. Örneğin meyve sineğinde üreme hücreleriyle beden hücreleri birbirlerinden çok erken bir dönemde ayrılır; yetişkin sineğin hücreleri bölünmez, genelde gelişim de son derece istikrarlıdır. Yani çevre koşullarının fenotipe olan etkisini, özellikle de uzun soluklu, nesilden nesile geçebilecek etkileri görmek zordur. Örneğin bunlar bitkilerde daha net görülür. Fakat insan unsurunun işe karıştığı başka bir nokta daha vardı. Kalıtımın nasıl çalışılması gerektiği konusunda bir mücadele sürüyordu. Ne tür bir araştırmanın gerçekten önemli sonuçlar doğuracağı, çekirdek genlerin sitoplazmadaki etkenlere kıyasla statüsü, kalıtım çalışmalarındaki gelişim araştırmalarının yeri tartışılıyordu. Karakterlerin ifade edilmesi yerine aktarılmasına ve çekirdek genlerine odaklanmış olan Mendelci-Morgancılar bu mücadeleyi kazandılar.[40] Özellikle savaş öncesi Almanya'sında farklı yaklaşımlar getirenler oldu, fakat onlar hem bilimsel hem de bilimsel olmayan çeşitli sebeplerden ötürü bu mücadeleyi yitirdi.

I.M.: Günümüzde biyologlar genetik mühendisliği ile moleküler biyolojideki gelişmelerden heyecan duyuyor. Hangi olguların üzerinde çalışılacağı, hangisinin çalışılmayacağı konusunda bir savaşın sürdüğünü biliyorum, çünkü bazılarının toplumsal önemi var. Fakat ideolojiler ne olursa olsun, ne gibi kararlar alınırsa alınsın, moleküler biyolojinin bu kadar ağırlıklı olması evrimin gen merkezli yaklaşımının katılaşmasını kaçınılmaz kılmaz mı?

M.E.: Sanmıyoruz. Moleküler biyolojide genlerden fazlası var. Günümüzdeki bencil gen görüşü, moleküler biyolojinin ortaya çıkardığı bazı bulguları tam olarak açıklamakta zorlanıyor. İleriki bölümlerde, moleküler biyolojinin genler hakkında, gelişim hakkında bize ne anlattığına bakacağız. Bulguların, fazlasıyla gen merkezli olan kalıtım ve evrim görüşüne uymadığını göreceksiniz. Buna ek olarak, moleküler biyoloji şu anda üzerine sahne ışıklarını çekse ve parasal kaynak bulsa da, biyolojinin farklı alanlarından yeni olgular, yeni görüşler geliyor, bunların da evrim düşüncesinde yankıları oluyor.

---

[40] Mendelci-Morgancı görüşün kalıtım biliminde nasıl hâkim bir konuma geldiği için bkz. J. Sapp, *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*, 1987.

2 | Genlerden Karakterlere

Genler ile gelişim arasındaki ilişki, günümüz biyolojisinde en çok ilgi çeken konulardan biridir. İnsan Genomu Projesi beklenen insan DNA dizisinin ilk taslağını 2001 yılında ortaya çıkardı, böylece yaklaşık 35.000 genimiz olduğu anlaşıldı. Bu sayı çoğu genetikçinin tahmininin epey altındaydı, son yapılan tahminler ise sayının 25.000'e kadar düşebileceği yönündedir.[1] Şimdi sorulması gereken şu, nispeten az sayıdaki bu genler embriyodaki ve embriyo sonrası gelişimdeki bütün o dikkat çekici ve karışık olayların temeli nasıl olabilir. Bir kez daha, genlerin tam olarak ne yaptıklarını bulmak zorunluluğu doğmuştur. Her genin görevini anlamak mümkün olacak mı? Bu başarılabilirse, insanların kalıtsal farklılıklarıyla ilgili neler ortaya çıkacak?

Bunları yanıtlamak için, öncelikle genlerin moleküler doğasına, işlevine ve kalıtım birimi olarak nasıl çalıştığına dair bir şeyler söylemeliyiz. Bunu yaparken, genetik sistemin ana özellikleri olarak neleri gördüğümüzü de vurgulayacak ve biyologların DNA bazlı kalıtım sistemini neden bu kadar özel kabul ettiklerini açıklamaya çalışacağız. Anne babamızdan kalıtımla aldığımız tek şey elbette DNA değildir. Yumurtada bulunan diğer maddeler de bize geçer, aynı zamanda onların beslenme alışkanlıkları, fikirleri ve mal varlıkları da miras kalır. Açıkça görülüyor ki anne babalardan çocuklara madde ve bilgi akışını sağlayan birkaç yol var. Önümüzdeki bölümlerde hepsinin evrimde bir yeri olabileceğini göstermeye çalışacağız. Kalıtım sistemleri, bilginin türü, aktarılma şekli, miktarı, güvenilirliği ve aktarılan bilgiyle bunun etkileri arasındaki ilişkiye göre farklılık gösterir. Dolayısıyla genetik sistemi bu açılara yoğunlaşarak inceleyeceğiz.

---

[1] İnsan Genomu Projesi'nden önce insanlarda 100.000 gen olduğu tahmin ediliyordu. İnsan DNA'sına dair ilk dizi taslakları yayımlandığındaysa, bir gruba göre 31.000 gen, başka bir gruba göre ise 39.000 gen olduğu söylendi (*Nature,* 409: 819, 2001). Daha sonra gen sayısının 25.000'e yakın olduğu öne sürüldü (*Nature,* 423:576, 2003). Bu rakamlar protein ürünü şifrelediği düşünülen dizilere dayanılarak ortaya çıkarılmıştır. Eğer "gen" tanımı daha geniş kapsamlı yapılırsa, yani transkripsiyonu işlevsel bilgi ortaya çıkaran DNA dizisi olarak belirlenirse, gen sayısı bu rakamların üzerinde olacaktır, çünkü protein şifresi barındırmayan yığınla RNA'nın düzenleyici kontrol sistemlerinde görevi olduğu gittikçe daha çok açığa çıkmakta: bkz. Eddy, "Non-coding RNA genes and the modern RNA world", 2001.

DNA'DAN PROTEİNLERE

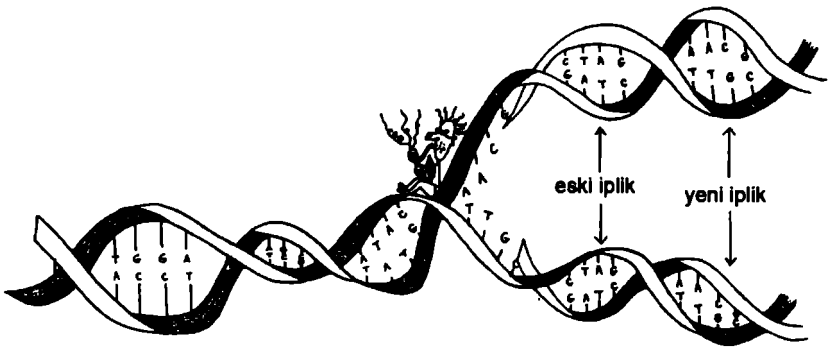
DNA yapısının 1953'te Watson ve Crick tarafından keşfedildiğinden bahsetmiştik.[2] Sırrını çözdükleri yapının çarpıcı ve şaşırtıcı yanlarından biri, genetik kalıtım sistemi için gereken özellikleri göze sokarcasına yansıtmasıdır. DNA'nın yapısı, kopyalamanın nasıl gerçekleştiği hakkında doğrudan fikir verir, ayrıca bu molekülün protein yapmaya yarayan bilgiyi taşıma biçimine dair ipucu sağlar. Uyandırdığı bu iki izlenim de mümkündür, çünkü DNA doğrusal bir moleküldür ve birkaç farklı bileşenin oluşturduğu zincirlerden oluşur.

Şekil 2.1, XX. yüzyılın ikonlarından biri olan DNA'nın ikili sarmal yapısını gösteriyor. Sarmalın iki ipliği aynı eksen çevresinde dolanır, zayıf kimyasal bağlarla da birbirlerine tutunurlar. Her iplik art arda sıralanarak uzun bir zincir oluşturan dört farklı birimden, yani dört nükleotitten oluşur. Nükleotit ise bir şeker molekülü, bir fosfat grubu ve azotlu bir bazdan oluşur. Bu dört nükleotit arasındaki farklılıklar da azotlu bazlardan kaynaklanır. Bunlar timin (T), adenin (A), guanin (G), sitozin (C) bazlarıdır ve farklı nükleotitler daima bu bazların baş harfleriyle anılır. İki nükleotit zinciri arasındaki zayıf kimyasal bağ, bir iplikteki bazın karşı iplikte bazla eşleşmesiyle oluşur. A daima T ile, C daima G ile eşleşir. Baz çiftlerinin her zaman A-T ile G-C olmasının kimyasal sebepleri vardır, fakat bu konuya burada girmeyeceğiz. Bizim için önemli olan iki ipliğin birbirini tamamlayıcı özellikte olmasıdır: Yani bir iplikteki nükleotit dizisini biliyorsanız, diğerinin dizisini çıkarabilirsiniz. İki ipliğin birbirini tamamlamak zorunda olması dışında, DNA'daki nükleotit dizisi hiçbir şekilde kısıtlanmamıştır.

En başından beri nükleotit çiftlerinin ne tür önemi olabileceği açıktı. Watson ve Crick, ünlü makalelerinin sonunda ve hesaplı bir alçakgönüllüğe sahip ifadelerinde "öne sürdüğümüz özel eşleşmenin, genetik malzeme için olası bir kopyalama mekanizmasını akla getirdiği gözümüzden kaçmadı" diye yazdılar. İki iplikteki nükleotitlerin birbirlerini tamamlayıcı nitelikte olması, kopyalama sürecinin doğası hakkında ipucu veriyordu. İplikler birbirinden ayrılırsa, her bir iplik kendisini tamamlayıcı nükleotitlerden oluşturulacak başka bir iplik için kalıp görevi görür: iplikteki T'ye boşta gezen bir A, iplikteki G'ye boşta gezen bir C bağlanır vs. Bu yolla orijinal ikili sarmal yapı yeniden oluşturulur ve tek ana molekülden birbirinin aynısı iki yavru molekül üretilmiş olur. Elbette bu kopyalama işlemi kendiliğinden gerçekleşmez. DNA'nın "kendi kendini kopyalaması" diye bir şey yoktur. Kopyalama işlemi sırasında iplik yapılarını gevşetecek, boş-

---

[2] DNA'nın yapısını tarif eden orijinal makale ("A structure for deoxyribose nucleic acid") *Nature* dergisinde 1953'ün Nisan ayında yayımlandı. Mayıs ayında yayımlanan ikinci bir makaleyle Watson ve Crick DNA yapısının genetik açılımlarını konu ederler. DNA kopyalaması sayesinde DNA'dan proteinlere bilgi akışına dair modern görüşlerin ayrıntılı dökümü Alberts ve arkadaşlarının *Hücrenin Moleküler Biyolojisi* adlı kitabının 5. ve 6. bölümlerde, ayrıca benzer ders kitaplarında bulunabilir.



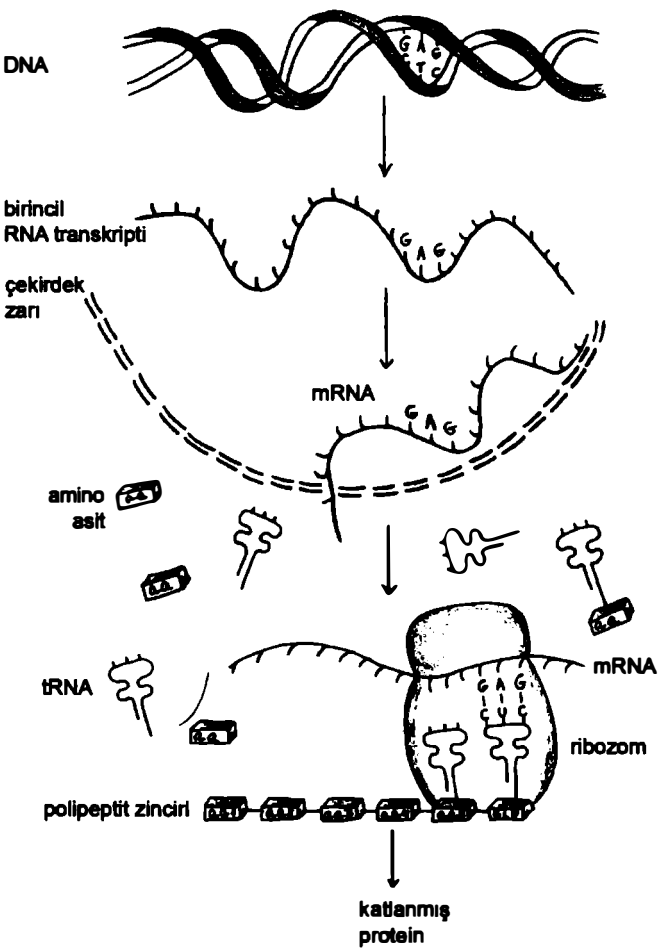
Şekil 2.1
DNA yapısı ve kopyalaması

ta kalan ipliğe nükleotitleri bağlayacak, yavru molekülleri oluşturacak ve hata yapılmamasını sağlayacak bu süreçte bir sürü enzim ve başka proteinler görev alır. Kopyalama becerisi DNA'nın değil, hücresel sistemin bir özelliğidir.

Watson ve Crick, DNA yapısına bakarak nasıl kopyalandığını anlamakla kalmadılar, ayrıca "baz dizisinin genetik bilgiyi taşıyan şifre" olduğu sonucunu da çıkardılar. O zamanlar, yani 1950'lerin başında biyologların, hücrelerde deşifre edilen bilgileri genlerin taşıdığı görüşüyle alıp veremedikleri yoktu. Bilgi aktarımı ve şifre kırma araştırmaları II. Dünya Savaşı sırasında en çok öncelik verilen çalışmalardan biriydi. Savaş sonrasında iletişim teknolojilerinin hızla gelişmeye devam edişi, diğer dalları etkilediği gibi biyolojinin de çerçevesini etkiledi. Genler tarafından taşınabilecek bilginin niteliğine dair görüşler genelde biyokimya genetikçilerinin *Neurospora* adlı ekmek küfüyle yaptığı çalışmalardan çıkmıştı. Bu araştırmalar, genlerin aslında protein olan enzimlerin üretiminde belirleyici olduklarını gösterir. Proteinlerin katlanmış amino asit zincirleri oldukları ve yaklaşık 20 amino asit çeşidi bulunduğu biliniyordu. Yani DNA'nın yapısı anlaşılır anlaşılmaz, genlerin hücreler üzerinde nasıl bir etkisi olduğu meselesi, dört farklı nükleotitten oluşan DNA dizisinin yaklaşık yirmi civarında katlanmış amino asitten oluşan protein dizisini nasıl şifrelediği meselesine indirgenmişti. Bu konuyu çözmek birkaç yıl sürdü, fakat çeşitli kuramsal olasılıklar değerlendirildikten sonra, DNA'daki nükleotit dizisinin üçlü bir şifre barındırdığı nihayet deneylerle kanıtlandı. Art arda sıralanan üç nükleotitten oluşan gruplar, bir proteinin polipeptit zincirini oluşturan amino asit dizisine çevriliyordu.[3]

[3] Moleküler biyologların biyokimyacılar, iletişim mühendisleri ve fizikçilerle yaptıkları ortak çalışmalar ile bunların moleküler bilgi aktarımı ve organizasyon kavramlarının şekillenmesindeki etkileri için bkz. Keller, *Refiguring Life: Metaphors of Twentieth-Century Biology*, 1995; Kay, *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*, 2000.

1960'lı, 1970'li yıllarda DNA dizisindeki bilgiyi proteinlerin polipeptit zincirlerine dönüştüren süreçlerden bazıları anlaşıldı. DNA'nın büyük kısmı çekirdekte bulunuyordu, fakat genelde birkaç polipeptit zincirinden oluşmuş büyük moleküller olan proteinlerin çoğu sitoplazmadaydı. Genlerdeki DNA dizisinde saklı olan bilginin, şifresinin çözülmesinden önce sitoplazmaya taşındığı tahmin ediliyordu ve böyle olduğu da kanıtlandı. Taşıyıcı molekül yine bir nükleik asit olan ribonükleik asittir (RNA). RNA da DNA gibi nükleotit zincirinden oluşur, fakat nükleotit yapısındaki şeker molekülü farklıdır. Üç RNA nükleotitinin bazları, DNA'dakilerle aynıdır, fakat timin (T) içeren nükleotit yerine, RNA'da urasil (U) içeren nükleotit bulunur. T gibi U da, A ile eşleşir. Ayrıca RNA tek



Şekil 2.2
DNA'daki bilginin yorumlanması: çekirdekte transkripsiyon (üst taraf), sitoplazmada translasyon (alt taraf).

iplikli olsa bile, nispeten kısa olduğu için DNA'dan farklıdır.

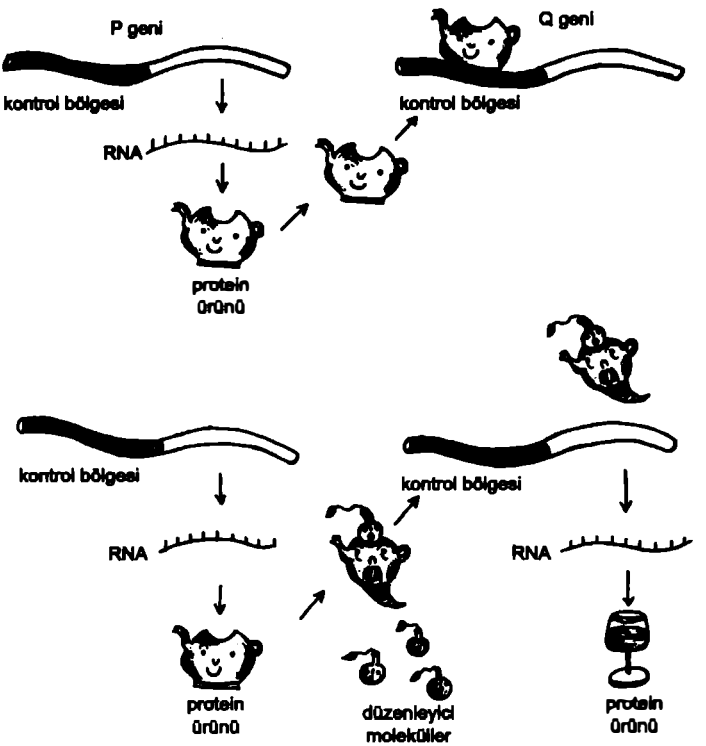
Şekil 2.2 bir hücrenin polipeptit üretiminde DNA'dan nasıl faydalandığını gösteriyor. Polipeptiti şifreleyecek DNA parçası öncelikle RNA olarak kopyalanır. Transkripsiyon denen bu süreçte, iki DNA ipliğinden sadece biri görev alır. Sonrasında RNA bir parça değiştirilir (buna daha sonra değineceğiz) ve nihayetinde mesajcı RNA (mRNA) çekirdekten sitoplazmaya taşınır. Sitoplazmada mRNA, ribozom ile bir araya gelir. Ribozom, proteinler ve farklı bir RNA türü olan ribozomal RNA'lardan (rRNA) oluşmuş devasa bir molekül bileşimidir. Ribozomlar, mRNA'ların polipeptit zincirlerine dönüştürülmesine imkân verir. mRNA'daki her nükleotit üçlüsü ("kodon" olarak bilinirler) belirli bir amino asidin şifresidir ya da polipeptit zincirinin başlangıç ya da bitiş sinyali olarak işlev görürler. Örneğin hem UUU hem de UUC fenilalanin (Phe) amino asidinin kodonlarıdır, GUU ise valin (Val) kodonlarından biridir, GAA da glutamik asidin (Glu) şifresidir, UAA ise dur komutudur (mesajın sonu) vesaire.

mRNA'daki nükleotit dizisinin, amino asit dizisine dönüşümü sürecinde çok sayıda enzim ile çeşitli moleküller de yer alır. Bunlara küçük RNA molekülleri de dahildir, örneğin taşıyıcı RNA'lar (tRNA) gibi. Bu küçük tRNA molekülleri amino asitleri ribozoma taşır ve onları mRNA kodon dizisinin belirlediği sıra uyarınca büyümekte olan polipeptit zincirine ekleyerek adaptör görevi görürler. Her tRNA tipinin bir ucunda belirli bir amino asitin bağlanabileceği özel bir yer, diğer ucunda da kodonu tanımasına yarayan bir bölge bulunur. Bu bölgedeki nükleotit üçlüsü, taşınan amino asite denk gelen mRNA kodonlarını tanır, çünkü kodon ile tRNA'daki üçlü az çok birbirlerini tamamlar.

Transkripsiyon ile translasyon süreçleri sayesinde DNA'daki bilgi, protein polipeptitlerini üretmek için kullanılır. Bazı proteinler kimyasal tepkimelerde yer alan enzimlerken, bazıları hücreler ve dokulardaki yapısal unsurların yapıtaşlarıdır; bazıları da translasyon ve transkripsiyonu etkileyen düzenleyici moleküller olarak işlev görür. Bu yüzden DNA, farklı işlevleri olan farklı proteinlerin şifrelerini taşır. Fakat DNA'ların büyük kısmında hiçbir surette protein şifresi bulunmaz. Aslında DNA'nın çoğunda durum böyledir. İnsan genomundaki DNA'nın, bilemediniz %1,5'unda protein şifresi bulunduğu tahmin ediliyor. Küçük bir kısmı tRNA'ların ve proteine çevrilmeyen diğer RNA'ların şifresidir, ama translasyon bir yana DNA'nın neredeyse tamamında transkripsiyon hiç gerçekleşmez veya güç bela gerçekleşir. O halde bu DNA'nın rolü nedir?

Birinci bölümde belirttiğimiz gibi, DNA'ların büyük bölümü görünür bir işleve sahip değildir ve bu bölümleri "çöp" olarak kabul edilir. Fakat transkripsiyona girmeyen bazı dizilerin kesinlikle bir işlevi vardır; onlar gen faaliyetini düzenlemekte görev alır.[4] Her gen, her hücrede sürekli faal değildir. Hücrelerin

[4] Genetik düzenlemeye dair iki tarihi makale için bkz. Jacob ve Monod, "On the regulation of gene activity" (1961) ve "Genetic regulatory mechanism in the synthesis of proteins" (1961). Genlerin gelişimdeki rolünün ve gen düzenlemesinin karmaşıklığının net



Şekil 2.3
Gen faaliyetinin kontrolü. (a): P geninin ürünü (çaydanlık) Q geninin kontrol bölgesine bağlanıp transkripsiyonu engelliyor. (b): Bir düzenleyici molekül P geninin ürününe bağlanıyor ve böylece şekli değişen P geni ürünü (işlevini kaybetmiş çaydanlık) Q genine bağlanamıyor. Sonuçta Q geni transkripsiyona giriyor, mRNA proteine (şarap bardağı) çevriliyor.

çoğu aynı genlere sahip olmasına rağmen, birbirlerinden farklı olabilmelerinin nedeni budur. Hücreler iç ile dış şartlara karşı tepki oluşturabilir, gerektiğinde de genleri açıp kapayabilirler. Transkripsiyona girmeyen DNA parçası, okunacak dizileri belirleyen düzenleyici sistemin önemli bir parçasıdır.

Şekil 2.3'te, gen faaliyetini kontrol eden bir sistemin nasıl çalıştığını basitçe göstermeye çalıştık. Her iki genin protein şifresi içeren dizileri, RNA molekülü olarak kopyalanmayan düzenleyici bir DNA bölgesiyle bağlantılıdır. P geninin ürettiği protein, Q geninin düzenleyici bölgesine bağlanabiliyor. Protein o bölgeye bağlandığında Q geninin şifre içeren dizisinin okunması için gerekli olan enzimler DNA'ya ulaşamaz, yani Q geninden RNA üretilmez. Fakat şeklin alt tarafında gösterildiği gibi, ikinci düzenleyici molekül tipinin gelmesiyle P pro-

bir tarifi için bkz. Coen, *The Art of the Genes: How Organisms Make Themselves*, 1999.

teininin yapısı ve özellikleri değişir, Q geninin düzenleyici bölgesine artık bağlanamaz hale gelir. Böylece transkripsiyon enzimleri Q'ya ulaşır ve şifrelediği protein üretilir. Sisteme sonradan giren ikinci tip düzenleyici protein ise diğer bir genin ürünü olabileceği gibi doğrudan veya dolaylı olarak beslenmeden ya da diğer çevresel koşullardan kaynaklanmış da olabilir. Bu ve buna benzer birçok yolla çevre etkenleri de genetik bilginin işlenme sürecine katılabilir.

BİLGİ NEDİR?

DNA bilgisi ile fenotip arasındaki ilişkiye daha ayrıntılı bakmadan önce, konudan biraz sapmalı ve "bilgi" terimiyle ilgili bir şeyler söylemeliyiz. Şimdiye kadar bu terimi birçok kez kullandık, daha da kullanacağız. DNA dizisinin bilgi taşıdığı ya da içerdiğini söylemek ne anlama geliyor? Buna verilecek en açık yanıt, DNA parçasının belirli bir polipeptit zincirinin şifrelenmiş dizisini saklıyor olmasıdır. Fakat bu aynı zamanda belirli bir DNA dizisinin, düzenleyici bir molekülün kendisine bağlanışını sağlaması anlamına da gelebilir. Bu iki bilgi türü çok farklıdır, o halde "bilgi" sözcüğüyle ne kastediyoruz?[5]

"Bilgi" için genel bir tanım bulmak şaşırtıcı derecede zordur, ama denememiz gerekiyor, çünkü farklı kalıtım sistemlerinin bilgi aktarma yollarını ve bu bilgi aktarım sistemlerinin evrimi nasıl etkilediğini anlatıp bu sistemleri birbirleriyle karşılaştıracağız. Günlük dilde *bilgi* terimi birçok şey için kullanılır. Örneğin bulutun fiziksel bir varlık olduğunu ve bize hava durumu hakkında bilgi verdiğini söyleriz; saat ise zaman hakkında bilgi verir; lokantadaki kokular yemek hakkında bilgi verir; gazeteler dünyada olanlar hakkında bilgi içerir. Biyologlar bir DNA dizisinin taşıdığı bilginin, proteinlerin amino asit dizisine ya da bir düzenleyici molekülün nereye bağlanacağına dair olduğunu söyler. Ayrıca bir kuşun ötüşünün kendi türü hakkında bilgi verdiği ve bir annenin çocuğuyla oynayarak ona dünya hakkında bilgi ilettiği de söylenir. Peki, tüm bu farklı "bilgi kaynaklarının" ortak noktası nedir? Üstelik hangi bağlamda "bilgi taşıyorlar"?

---

[5] Biyolojideki semantik bilgiye duyulan ilgiyi Maynard Smith'in *Philophy of Science* dergisinde çıkan "The concept of information in biology" (2000) adlı makalesi tutuşturdu. Bunun ardından çeşitli biyoloji felsefecilerinden tepkiler geldi. Oyama, gelişim sistemleri kuramı açısından biyolojideki bilgi kavramıyla ilgili ayrıntılı ve etkili bir eleştiride bulundu: *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*, 2000. Oyama'nın eleştirilerinin çoğuna katılmakla beraber "bilgi transferi" ve "bilginin anlatımı" gibi ifadelerden kaçınmanın, çok ağdalı bir dil kullanmak dışında imkânsız olduğunu düşünüyoruz. Bununla birlikte, Oyama gibi biz de bilginin yorumlama sürecinden farklı bir şey olduğunu söyleyen görüşü hatalı buluyoruz. Bizim savunduğumuz bilgi kavramına dair daha fazla ayrıntı için bkz. Jablonka, "Information: Its interpretation, its inheritance, and its sharing", 2002.

Bizce (evrim bakış açısıyla), bir şeyin (bir kaynağın) bilgi içermesi veya taşıması için bu kaynağa tepki verip yorumlayan bir tür alıcının var olması gerekir. Alıcı bir organizma, hücre veya insan yapımı makine olabilir. Bilgiye tepki verip onu yorumlayan alıcının işleviyse bilgi kaynağının biçimi ve örgütlenişiyle bağlantılı olarak değişir. Alıcının gelen bilgiye verdiği tepki ve bu bilgiyi yorumlaması genellikle bilinçli olmasa bile normalde alıcı bu bilgiden yararlanır.

Anlamı açık olan bir sözcüğü nispeten karmaşık bir yolla anlatıyor gibi görünebiliriz, fakat bu açıklama şimdiye kadar verdiğimiz bütün örnekler için uygundur ve diğer örneklere de uyar. Örneğin tren tarifesi, onu okuyan kişinin olası eylemlerini etkileyebilir; elmalı turta tarifi aşçının pişirme eylemini etkileyebilir; maruz kaldığı gün ışığının süresi bitkinin çiçeklenme zamanlamasını etkileyebilir; uyarı çığlığı bunu duyan hayvanın davranışlarını etkileyebilir; DNA dizisi de organizmanın fenotipini etkileyebilir. Her örnekte alıcı, bilgi kaynağının türüne uygun işlevsel bir tepki verebilmektedir; yani alıcılar, kaynağı kendilerince yorumlamıştır. Sonuç olarak, tren tarifesi, yemek tarifi, çevre etkeni, uyarı çağrısı, DNA dizisi (protein şifresi barındıran ya da düzenleyici) farklı da olsalar, her biri bir bilgi kaynağıdır.

Bilgi kaynaklarına dair ilginç ve önemli noktalardan biri şudur: Alıcının kaynağa tepki verip ondan bilgi alması çoğunlukla kaynağı değiştirmez. Örneğin insanın yemek tarifine, hücrenin DNA dizisine ya da bilgisayarın yazılıma verdiği tepki, söz konusu yemek tarifi, DNA veya yazılımı değiştirmez. Alıcının tepkisinden sonra da kaynaklar eskiden oldukları gibi kalır. Bilgi kaynakları, besin ya da doğal kaynakların tersine kullanıldıkça tükenmez.

Bilgi kavramını, bilgi aktaran kalıtım sistemlerine bakarak tanımladığımızda, aralarındaki benzerlikleri ve farklılıkları öne çıkaracak sorular sorabiliriz. Kaynaktaki bilginin düzenlenişi nasıldır? Kaynakta bu düzenleniş sırasında varyasyonlar nasıl ortaya çıkar? Ne kadar varyasyon mümkündür? Alıcı kaynağa hangi yolla tepki verir? Alıcı bilgiyi nasıl yorumlar? Bilgi nasıl çoğaltılır? Bu tür sorular aracılığıyla, belirli bir bilgi türünün ve onun aktarımının kendine özgü özelliklerini anlayabiliriz. Örneğin DNA'nın en önemli özelliklerinden birisi, doğrusal ve parçalı bir yapıda olmasıdır. DNA ipliğini birimler ya da modüllerden (A, T, C ve G nükleotitleri) oluşan doğrusal bir dizi şeklinde düşünebiliriz. Dizideki her mevki dört nükleotitin herhangi biri tarafından işgal edilebilir ve her nükleotitin yeri, dizideki diğer nükleotitleri etkilemeksizin bir diğer nükleotit tarafından alınabilir. Yani oluşabilecek dizi sayısı muazzamdır. Bu sayının büyüklüğü dizinin uzunluğuna bağlıdır, fakat dizi kısa olduğunda bile olasılıkların sayısı korkutucudur. Örneğin dört farklı modülden oluşan ve sadece 100 birim uzunluğundaki bir dizide, 4^{100} tane farklı dizi oluşturmak mümkündür. Bu sayıyı hayal bile edemeyiz – koca bir galaksideki tüm atomların sayısından çoktur! 100 nükleotitlik parçaysa bir DNA molekülünün sadece minik bir kısmıdır. Genomdaki DNA'ların tamamı düşünülürse, olası kombinasyonların sayısı sınırsızdır. Elbette, parçalı birimlerden oluşan herhangi bir

sistem için aynısı söylenebilir: bilgisayarlardaki 1 ve 0 gibi sadece iki birim kullanılan sistemlerde ve birkaç yüz parçadan oluşan dizilerde bile olası kombinasyonların sayısı çok büyüktür, hatta İngiliz alfabesindeki 26 harfle çok daha fazla kombinasyon elde edilir.

DNA'ya özgü çok önemli ve çok tuhaf bir diğer özelliği de doğal karşılamaya meyilliyiz: Kopyalama işlemi kopyalanacak baz dizisine karşı duyarlı değildir. Bu durum fotokopi makinesiyle bir şeyler kopyalamak gibidir; Shakespeare'in sonelerini, *Kavgam* kitabından sayfaları, bir şempanzenin daktiloyla yazdıklarını ayrım gözetmeden ve aslına sadık kalarak fotokopi makinesiyle çoğaltabilirsiniz.[6] Öğrenme gibi, diğer kopyalama türlerindeyse durum farklıdır. Bir şeyler öğrenip bunu başkasına öğretmeye çalıştığımızda, bilgiyi alma ile aktarmadaki başarımız bilginin içeriğine bağlıdır. Bir çocuğa beş dizelik çocuk şiiri öğretmek, ona telefon rehberinden beş satırı öğretmekten çok daha kolaydır. Bilgi aktarmanın aşikâr bir yolu olan öğrenme ile öğretme, bilginin türüne ve işlevine duyarlıdır, bazen de bu yüzden öğrenilip aktarılacak şey kısıtlanır. DNA kopyalanmasında bu tür bir kısıtlama yoktur. DNA kopyalama sistemi, kopyalanıp aktarılacak bilginin içeriğinden veya işlevinden etkilenmez.

DNA bu iki özelliği, yani parçalı yapısından kaynaklanan olası varyasyonların büyük sayısı ile kopyalama sürecinin aktarılacak dizinin "içeriğine" karşı kayıtsız olması sayesinde doğal seçilim için çok fazla hammadde sağlama potansiyeline sahiptir. Fakat aynı özelliklerin olumsuz bir yanı da vardır: saçma sapan birçok DNA varyasyonu da ortaya çıkar ve aktarılır. Bu yüzden akla gelen ilk sorulardan biri, organizmaların bu şekilde sık sık ortaya çıkan çok sayıdaki işe yaramaz ve zararlı varyasyonla nasıl mücadele ettiğidir. Bilginin kalitesi, ancak bir sonraki nesilde seçilime uğradığında işlevsel etkisi üzerinden sınanabiliyorsa, son derece verimsiz bir sistem olmalı bu. Aslında bu konuyu daha sonra göreceğiz, ama canlı organizmalardaki en zekice mekanizmaların bir kısmı, DNA'nın değişme potansiyeline dair soruna doğrudan ya da dolaylı olarak getirilen çözümlere sahiptir. Buna ilave olarak, gelişme sürecindeki organizmaların DNA'yı "yorumlama" şekli, aslında meseleyi ilk anda görünenden daha az ürkütücü hale getiriyor. Bunun nedenini anlamak için bu bölümün ana konusuna dönmeli ve genler ile karakterler[7] arasındaki ilişkiye bakmalıyız.

---

[6] Fotokopi makinesiyle DNA kopyalaması arasındaki benzetme iki kopyalama mekanizmasının da içerikten bağımsız olmasıyla kısıtlanmıştır; elbette fotokopi makinesi Dawkins'in kullandığı anlamda faal bir eşleyici değildir.

[7] "Karakter" terimini tanımlamak kolay değildir. Schwartz'ın "Characters as units and the case of the presence and absence hypothesis" (2002) adlı makalesindeki tarihî çözümlemesinde genetikçilerin karakter terimiyle neyi kastettiği ve karşılaştıkları sorunlar görülebilir. "Karakter" terimiyle biz, gelişimle ortaya çıkan bir özelliği veya vasfı kastediyoruz, ki bu özellik de bireyden bireye farklılık gösterebilir. Gen kavramının tarihiyle ilgili mükemmel bir betimleme ve tartışmanın yanı sıra genin bugün ne anla-

GENLER, KARAKTERLER VE GENETİK ASTROLOJİ

Bugünkü bilgimize dair terimlerle anlatıldığında, DNA'nın transkripsiyonu, onun proteine çevrilmesi ve bu süreçlerin düzenlemesiyle ilgili sunduğumuz taslak çok basit kalmaktadır, ki bazı ayrıntıları daha sonra vermemiz gerekecek. Fakat şimdilik bu basit açıklamayı genler ile karakterler arasındaki ilişkiye bakmak için kullanabiliriz. Genlerdeki değişimlerin bireyin gelişimini nasıl etkilediğini sorarsak, taslağımız oldukça basit bir cevabı gösterir: genin DNA dizisindeki bir değişiklik (mutasyon) mRNA'yı değiştirir ve bu da proteinin polipeptit zincirini değiştirir, böylece görünürdeki fenotip değişmiş olur.

Bu fevkalade basit cevap, birkaç "tek gen" hastalığı için doğrudur. Bu hastalıklarda ortaya çıkan belirtiler, kişide belirli bir genin hangi alellerinin bulunduğuna bağlıdır. Bu hastalıkların bir kısmı baskındır (rahatsızlığın ortaya çıkması için sadece bir alelin "kusurlu" olması yeter), diğerleriyse çekiniktir (kişinin hastalanması için iki alelin de kusurlu olması gerekir). DNA'daki basit bir değişiklikten kaynaklanan çekinik hastalıkların klasik örneği orak hücre anemisidir. İnsanı güçten düşüren bu hastalık, adını hastanın eğri büğrü olup orak biçimine girmiş kırmızı kan hücrelerinden alır. Bu orak şeklinin ve hastalığın ortak sebebi, hemoglobin proteinindeki iki polipeptit zinciri tipinden birini şifreleyen genin dizisindeki "yanlış" bir nükleotittir. Aslında bu protein sayesinde kırmızı kan hücreleri vücuda oksijen taşımaktadır. Bu küçük DNA farklılığı, yani T yerine A gelmesi, polipeptit zincirindeki 146 amino asitten yalnızca bir tanesinin değişmesine yol açar. Maalesef bu değişiklik, hemoglobin molekülünün oksijen taşıma kapasitesini düşürür. Kişinin iki geninde de bu mutasyon varsa, bütün hemoglobinleri kusurlu üretilir ve o kişide ciddi sonuçlara yol açan anemi (kansızlık) ortaya çıkar.[8]

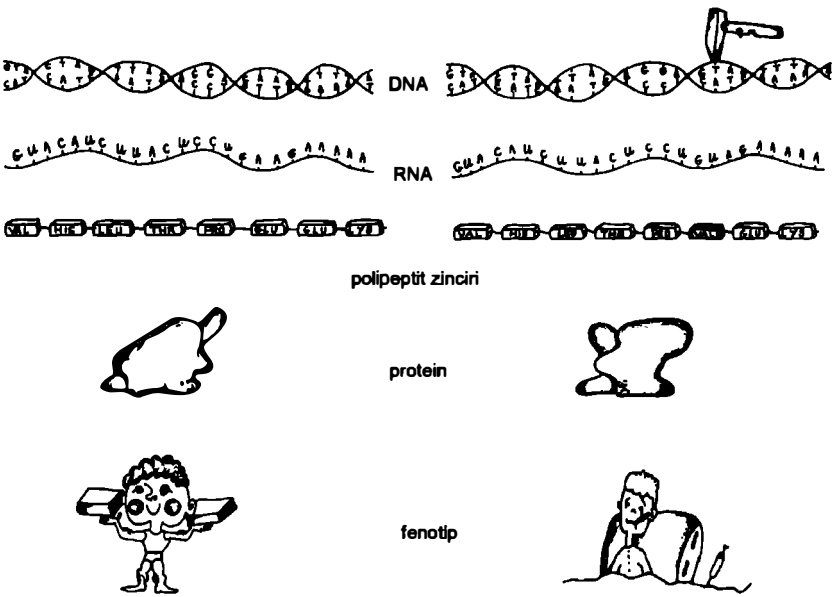
Şekil 2.4'te değişen DNA dizisinden anemiye götüren olaylar zinciri görülüyor. Orak hücre anemisi tek örnek değildir: Tay-Sachs hastalığı ve kistik fibroz da moleküler düzeyde anlaşılmaya başlanan diğer tek gen hastalıklarındandır.

Orak hücre anemisi gibi basit tek gen hastalıklarında, hayat koşulları ve diğer genlerin durumu ne olursa olsun, kusurlu genleri olan insanlarda belirtiler daima ortaya çıkmaktadır. Fakat basit tek gen hastalıkları o kadar yaygın

---

ma geldiği Keller'ın *The Century of the Gene* (2000) adlı kitabında bulunabilir. Genom çağında gen tanımının fiili sorunları için bkz. Snyder ile Gerstein, "Defining genes in the genomics era", 2003. Lenny Moss, gen kavramının kökeni ve kullanımına dair ilginç çözümlemesinde "gen"in modern biyolojide iki şekilde, fenotiplerin belirleyicisi ve gelişimin kaynağı olarak kullanıldığını söyler: *What Genes Can't Do*, 2003. Bu bölümde ve ileriki bölümlerde adı geçen genetik hastalıklar için bkz. McKusick, *Mendelian Inheritance in Man*, 1998, www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=OMIM.

[8] Orak hücre anemisiyle ilgili temel moleküler biyoloji açıklamaları neredeyse her genetik ders kitabında bulunabilir. Daha fazla ayrıntı için bkz. McKusick, *Mendelian Inheritance in Man: A Catalog of Human Genes and Genetic Disorders* (1998).



Şekil 2.4
DNA'dan fenotipe. Sol tarafta, normal DNA ile fenotipi belirleyen olaylar zinciri. Sağ tarafta, orak hücre anemisiyle nükleotidin değişmesi (çekiçle gösterilen) sonucunda hastalığa yol açan anormal protein.

değildir: genetik bileşeni olduğu bilinen tüm hastalıkların %2'sinden azını oluştururlar. "Genetik" rahatsızlıkların geri kalan %98'inin ortaya çıkışı ve şiddeti, birçok genin yanı sıra kişinin yetişip yaşadığı koşullara da bağlıdır. Maalesef, birçok insanın genler ile karakterler arasındaki ilişkiye dair anlayışı, tek gen hastalıklarının bu minik azınlığına dayanır. Popüler görüş, genlerin insanların görünüşlerini ve davranışlarını tek başına, hem de doğrudan belirlediği yönündedir.[9] Bizler çeşitli özellikler için genlere sahibiz (göz rengi, burun şekli, utangaçlık, zekâ, cinsel tercih vs) ve karşınızda gördüğünüz kişi de büyük oranda

[9] Scriver ile Waters "Monogenic traits are not simple: Lessons from phenylketonuria" (1999) ve Badano ile Katsanis "Beyond Mendel: An evolving view of human genetic disease transmission" (2002) adlı makalelerinde monogenik hastalıklar ile daha karmaşık hastalıklar arasındaki ayrımın nasıl da aşırı basitleştirildiğini gösterdiler; çünkü sözüm ona monogenik hastalıklar bile birkaç gen arasında etkileşim gerektirir. Buna rağmen kimi popüler kitaplar, örneğin Hamer ve Copeland'ın *Genlerimizle Yaşamak* (1998) kitabı, genlerin etkilerini basit ve belirlenimci bir şekilde (her ne kadar genotip ile fenotip arasındaki karmaşık ilişkiye bir sus payı vermiş olsalar da) sunmaktan kaçınmazlar. Bunun aksine, Morange'ın *The Misunderstood Gene* (2001) adlı eseri, genel okuyucu için yazılmış olsa bile, genler ile hastalıklar arasındaki ilişkinin aslında ne kadar karmaşık olduğunu güzelce betimlemektedir.

genlerinin etkisinin toplamı üzerine hafifçe atılmış toplumsal-eğitimsel ciladan ibarettir. Birey, genleri tarafından yönetilen ve sofistike bir robottan birazcık daha üstün görülür.

Genlerin etkilerini bu şekilde algılamak, açıkçası biyoteknolojinin genetikçilere sınırsız güçler vereceği inancını körükler. İnsanlar çok da uzak olmayan bir gelecekte genetikçilerin sadece DNA dizisine bakarak kendileri hakkında her şeyi öğrenebileceğine inanıyor (bazı bilimciler de bu inancı teşvik ediyor). Genetikçiler, kişinin "hayat kitabı"nı okuyup tercüme etmekle kalmayacak, gerektiğinde hataları bile düzeltebilecekler. Önde gelen hücre biyologlarından, biyoloji profesörü ve Whitehead Biyomedikal Araştırma Enstitüsü üyesi Harvey F. Lodish, *Science* dergisi kendisine bilimin geleceğini nasıl gördüğünü sorduğunda şu senaryoyu yazmıştı (267: 1609):

> Yapay döllenme tekniklerini kullanarak, gelişmekte olan embriyodan hücre alıp DNA'nın istenen bir bölgesini tanımlamak zaten mümkün. Döllemeden önce embriyolarda genetik tarama yapmak kısa süre içinde sıradan bir işlem haline gelebilir. Annenin DNA'sındaki önemli bölgelerin okunmasıyla da kişinin gelişim ortamı olan yumurtanın özelliklerini anlamak mümkün olacaktır. Yani protein yapısı ve işleviyle ilgili tahminler o kadar kesin olacak ki sadece genomdaki DNA dizisine bakarak birçok önemli proteinin özelliklerinin yanı sıra sentezinin nasıl kontrol edildiğini de (örneğin belirli bir doku veya hücrede, gelişimin belirli bir aşamasında ne kadar üretileceği) anlayabileceğimizi varsayabiliriz. Beslenme, çevre atıkları, güneş ışığı vesaire ile birlikte çevre şartlarına dair bilgiler de üstün bir bilgisayara aktarılacak. Bilgisayar, embriyonun fetüste geliştiğini, doğduğunu, vücut boyutlarının, şeklinin, saçın, deri ile göz renginin tam olarak tarif edildiği yetişkin halini gösteren renkli bir film çıkaracak. Nihayetinde ulaşılan DNA verileri konuşma ve müzikal yetenek gibi önemli özellikleri kapsayan genlere kadar genişletilince, anne, embriyonun bir yetişkin olarak konuşmasını veya şarkı söylemesini bile dinleyebilecektir.

1995 yılına ait bu senaryo, halkın, genetiğin geleceğine yönelik genel algısına uygundur. Yeni binyılın eşiğinde insanlar XXI. yüzyıldaki olası bilimsel ilerlemeler hakkında düşünürken yukarıdakine benzer tahminler dalga dalga yayılmıştı.

İnsanın kişiliğinin "genlerde yazılı olduğu" inancı, klonlama teknolojisi sayesinde Dolly adlı koyunun doğumuyla ortaya çıkan isterik kamuoyu tepkisinin sebeplerinden biridir.[10] Bu küçük kuzu, insanlarda tuhaf duygular uyan-

[10] ABD'de politikacıların ve diğerlerinin klonlamaya verdikleri tepkiler için bkz. Lewontin, "The confusion over cloning", 1997. İlk olarak *The New York Review of Books*'ta yayımlanan bu makale, ek yorumlarla birlikte Lewontin'in *It Ain't Necessarily So...* (2000) adlı kitabının 8. bölümünde tekrar basılmıştır. Keller ile Ahouse'un "Writing and reading about Dolly" (1997) adlı makaleleri, ilk başarılı klonlama deneylerinin çekirdek DNA'sı merkezli gelişim görüşünü desteklemek için hem popüler basın hem de bilimsel basın tarafından nasıl sunulduğunu göstermektedir.

dırdı, çünkü bir taraftan kişisel ölümsüzlük umudu uyandırıyor, öte yandan ise kişiye özgü benzersiz kimlik düşüncesi risk altındaymış gibi görülüyordu. Her iki düşünce de genler ile özellikler arasındaki neden-sonuç ilişkisinin basit ve tahmin edilebilir olduğu inancından kaynaklanır, yani buna göre aynı genlerin aynı fenotipleri yaratması kaçınılmazdır. Bununla birlikte böylesi inançlar son derece hatalı ve potansiyel olarak da zararlıdır.

Gelecekte embriyonun istikbalini DNA'sından okuduğunu (şarkı söylerken dinletebileceğini) iddia edecek enstitülerin kurulmayacağına emin olamayız. Talep olursa, böyle enstitüleri kurmak isteyen insanlar çıkacaktır. Fakat bu tür genetik astrolojiye inanan meslekten genetikçilerin sayısı (en azından kafalarının daha berrak olduğu anlarda) azdır. Basının eşcinsellik, maceraperestlik, utangaçlık, dinsel inanç ya da diğer bir zihinsel veya ruhsal özellik geninin bulunduğuna dair ardı arkası kesilmeyen iddialarına rağmen, durum bu. Çoğunlukla genetikçiler işleri konusunda bundan daha temkinlidir. Harika genlerle ilgili gazete haberleri yerine gerçek bilimsel makalelere göz atarsanız, keşfedilenin belirli bir DNA dizisinin varlığı ile karakterin varlığı arasındaki bağıntı olduğunu görürsünüz. Genelde DNA dizisiyle karakterler arasında *nedensel* bir ilişki olduğu tamamen açık değildir; açık ve kesin olan şey ise neredeyse her örnekte istenilen karakterin ortaya çıkması için "gen", ne yeterli ne de gereklidir.

Bu karakterlerden birine yakından bakalım. Yayın organlarının hayretler içindeki kamuoyuna "maceracılık" veya bilimcilerin yeğlediği adlandırmayla "yenilik arama" geninin bulunduğunu duyurmasının üzerinden çok zaman geçmedi.[11] Gazetecilerin dediğine göre, kişinin avcı uçağı pilotu veya devrimci olmak gibi heyecanlı bir şey yapma ya da vicdanlı, tertipli bir kütüphaneci veya muhasebeci olma kararı, büyük oranda taşıdıkları belirli bir genin allelleriyle belirleniyordu. Ancak bu söylentiye yol açan orijinal bilimsel makaleye dönecek olursak, söz konusu genin gücünün basın tarafından iddia edildiği kadar olmadığını görürüz. Maceraperestlikle ilişkilendirilen alele sahip olan bazı kimselerin aslında çok ihtiyatlı ve geleneklere bağlı olduklarını keşfederiz, oysa bu aleli taşımayan kimi insanlar düşüncesizce hareket ederek heyecan peşinde risk almaktadır. Bu konuda söylenebilecek tek şey bu aleli taşıyanların maceracı olma ihtimalinin biraz daha fazla olduğudur. Aslında, insanlar arasında maceracı davranışa dayanan farklılığın ancak %4'ü, incelenen genle açıklanabiliyorken; bu farklılığın %96'sı sözde "yenilik arama" aleli tarafından açıklanamaz. Basının ilgisini bu kadar çeken %4'lük kısım bile sorunludur, çünkü insanları maceracı ve maceracı değil diye sınıflandırmak her zaman için kolay değildir. Bazı açılardan maceracı olan insanlar, başka zamanlar tutucu

[11] "Yenilik arama geni"yle ilgili popüler hikâye için bkz. Hamer ve Copeland, *Genlerimizle Yaşamak...* 1998, 1. bölüm. Orijinal verilerden bir kısmı Benjamin ve arkadaşlarının "Population and familial association between the D4 dopamine receptor gene and measures of novelty seeking" (1996) adlı makalesinde bulunabilir.

olabilir. Üstelik görünüşe göre araştırmacılar analizlerinde doğum sırasını da hesaba katmamışlardı; ama diğer araştırmacılar bu durumun maceraperestlik özelliğinin gelişiminde önemli bir etken olduğunu buldu. Ailede ikinci, üçüncü sırada ya da daha sonra doğan çocuklar ilk doğan çocuğa veya tek çocuğa göre daha maceracı oluyordu. Açıkçası bunun belirli bir alelin kalıtımıyla hiçbir ilgisi yoktur. Bir alel diğer çocuklara kıyasla ilk doğanlarda daha yaygın olsaydı, Mendel yasaları bütünüyle çiğnenmiş olurdu.

İnsan genetiği üzerinde çalışmak pek de kolay değildir, çünkü araştırmacılar insanlara kimle evlenmelerini ve nasıl yaşamaları gerektiğini söyleyemez. Keşiflerini etkileyen ve kontrol edilemeyen yığınla etken vardır daima. Belirli bir alel ile bir insan davranışı arasında bağıntı olduğu gösterilse bile, bu ilişkinin *nedensel* olduğunu kabul etmek konusunda çok temkinli hareket etmeliyiz. Örneğin gözlemlenen bağıntının her şartta ve her toplulukta mı bulunduğunu, yoksa sadece bilimci tarafından incelenen belirli bir toplulukta mı ortaya çıktığını bilmemiz gerekir. Bilmem ne "geni" haberini veren keşiflerin büyük kısmının ardından utanç verici bir suskunluğun gelmesinin sebeplerinden biri de keşifte bahsedilen bağıntının diğer topluluklarda bulunmadığının ortaya çıkarılmasıdır. Tek gen ile tek özellik arasındaki bağıntı çok nadiren basittir.

ETKİLEŞİMLERİN DOLAŞIK AĞI

Kalıtımsal bileşenler içeren hastalıkların büyük çoğunluğunda birden fazla gen olduğunu daha önce söylemiştik. Açıktır ki bu hastalıklarda, genlerdeki farklılıklar ile karakterlerdeki farklılıklar arasında bulunan nedensel ilişki, tek gen hastalıklarına göre daha karmaşıktır. Yine de esasen aynı şekilde açıklanabileceklerini varsaymak çekicidir. Fakat bu durumun cazibesine de karşı konulmalıdır, çünkü açıklamanın çok farklı olması gerekmektedir. Nedenini anlamak adına, Amerikalı genetikçi Alan Templeton'ın, meselenin karmaşıklığını sergilemek için kullandığı örnekten faydalanacağız. Templeton'ın ele aldığı sorun, çok sık görülen koroner atardamar hastalığıdır ve onunla ilgili gen de *APOE* genidir. Templeton, açıklamasını Amerikalı bir toplulukla yapılmış geniş çaplı bir araştırmaya dayandırdı, yani bu sonuçlar bütün gruplar için geçerli olmayabilir, fakat söz konusu örnek, genler ile özellikler arasındaki ilişkinin karmaşıklığını çok hoş bir şekilde yansıtır.[12]

APOE'nin şifrelediği protein (apoprotein E veya apoE) yağların kanda taşınmasına yardımcı olur ve üç yaygın aleli bulunur: Bunlara alel 2, alel 3 ve

[12] APOE'nin koroner atardamar hastalığındaki rolü Templeton'ın "The complexity of the genotype-phenotype relationship and the limitations of using genetic 'markers' at the individual level" (1998) adlı makalesinde tartışılır. Sing ve arkadaşlarının "Alternative genetic strategies for predicting risk of atherosclerosis" (1995) makalesiyse Templeton'ın değerlendirdiği çözümlemenin bazı teknik ayrıntılarını sağlamıştır.

alel 4 diyebiliriz. Alel 2 ile 3, alel 3 ile 4 tarafından şifrelenen protein varyantları arasında yalnızca tek amino asit farkı vardır. Bu protein farkları küçük olsa bile, toplulukta yapılan çalışmalar üç alelin, koroner atardamar hastalığının görülme sıklığıyla bağlantılı olduğunu göstermiştir. En yaygın genotipler olan 2/3, 3/3 ve 3/4'e sahip olanlar (hepsinde alel 3'ün bir kopyası olduğuna dikkat) karşılaştırılınca, genotipi 3/3 olan insanlarda hastalığın ortalamanın altında, 2/3 olan insanlarda ortalama değerde, 3/4 olan insanlardaysa ortalamanın iki katı üstünde oluştuğu görülür. Sonuçta sanki alel 4 kusurlu ve "kötü" bir aleldir.

Şimdi de başka bir şeye, kolesterole bakalım. Kolesterolün bize kalp sorunu yaşatabileceği defalarca anlatılmıştır. Kanında yüksek kolesterol bulunan insanların, az miktarda kolesterolü olanlara kıyasla koroner atardamar hastalığına yakalanma ihtimalleri büyüktür. Buna ve bir de apoE molekülünün kanda kolesterol gibi maddeler taşıdığı gerçeğine bakarsanız, *APOE* geninin muhtemelen kolesterol seviyesini etkilediğini tahmin edebilirsiniz. İnsan topluluklarıyla yapılan çalışmalarda alel 4'e sahip olanların kolesterolü ortalamadan yüksek bulunmuştur. Bundan yola çıkarak alel 4'ün kan serumundaki kolesterolü yükselttiği ve bu durumun da koroner atardamar hastalığına yakalanma riskini artırdığı sonucuna ulaşmak çekicidir. Fakat iş bu kadar basit değil!

APOE genotipleri ile kan serumu kolesterol düzeyleri birlikte değerlendirildiği zaman resim epey karmaşıklaşıyor. İlk fark edeceğiniz nokta, yüksek kolesterole sahip her insanın koroner atardamar hastalığına yakalanma riskinin ortalamanın üzerinde olmadığıdır. Yüksek kolesterollü fakat genotipinde 3/3 alelleri olanlar, topluluktaki ortalama insandan daha fazla risk altında değildir; bunlar alel 4 taşıyan ortalama veya düşük kolesterollülerden daha az risk altındadır. Yani yüksek kolesterol, koroner atardamar hastalığı sebebi olmak için ne yeterli ne de gereklidir. Fark edeceğiniz ikinci noktaysa alel 4 ("kötü" alel) ile yüksek kolesterol (bu da kötüdür) kombinasyonunun en kötü olasılık olmamasıdır! Alel 2 sahibi ve yüksek kolesterollü insanların hastalığa yakalanma ihtimali diğer kombinasyonlara kıyasla en yüksek ihtimaldir. Eğer yalnızca kolesterol seviyeniz ortalama veya düşük değerdeyse, "kötü" alel 4'ü taşımak sizi aynı kolesterol seviyesine sahip insanlara nazaran daha büyük risk altına sokar. Bu yüzden alel 4 koroner atardamar hastalığı riskini artıran "kusurlu" bir alel olarak düşünülemez sadece.

Bunlar kafa karıştırabilir, üstelik hâlâ hikâyenin başındayız. Hepimizin bildiği gibi, kolesterol seviyesi beslenme, spor ve ilaçlarla değişir. Yani *APOE* geni ile koroner atardamar hastalığı hakkında düşünürken bu etkenler de hesaba katılmalı. Daha da ötesinde *APOE*, hastalığın ortaya çıkışını etkileyebilecek yüzden fazla genden sadece biridir, bu genlerden bazılarına ait alellerin etkisi bireyin yetiştiği çevreye ve hayat tarzına da bağlıdır. Her genin ve her alelin, bir özelliğin ortaya çıkışını nasıl etkileyeceğini, diğer genler ve alellerin (genetik jargonunda "genetik zemin" olarak bilinir) yanı sıra hayat koşulları da belirler.

Bu tür bir hastalığın genetiğini anlamanın neden bu kadar zor olduğu

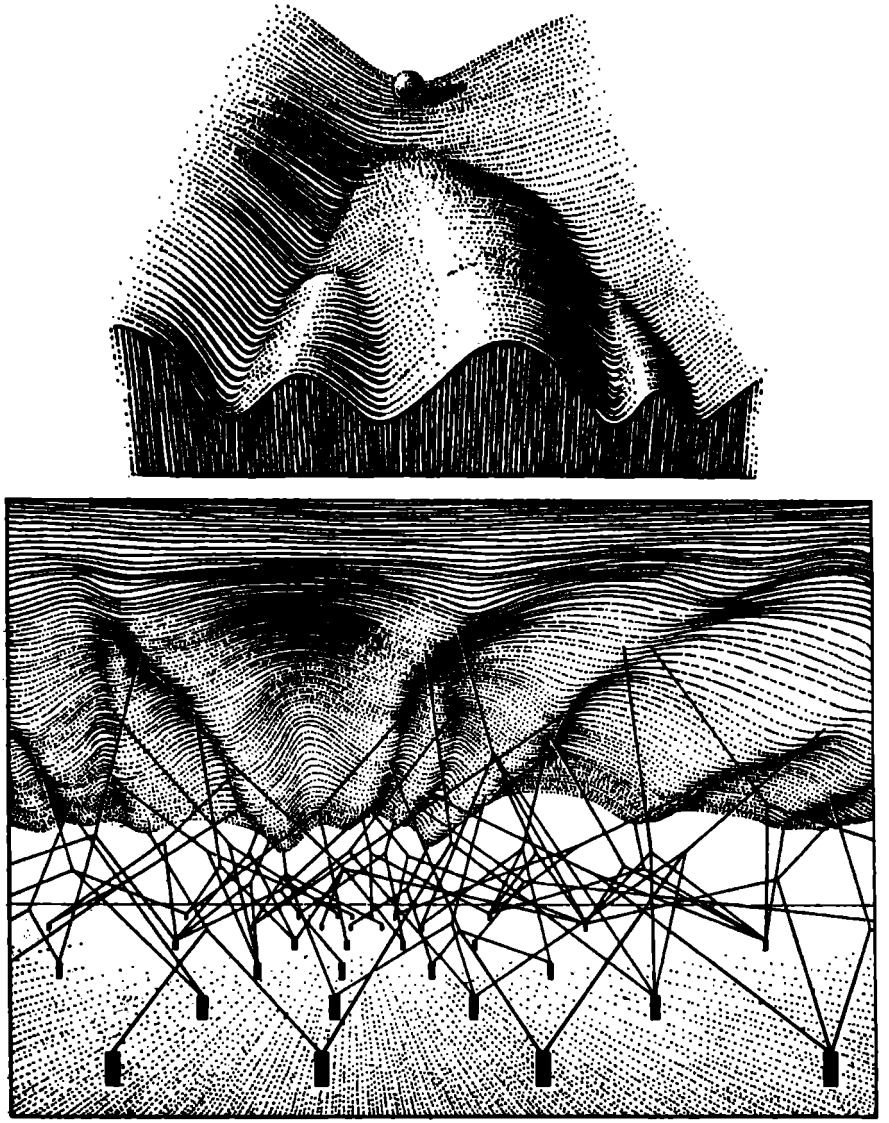
meselesi ile istense bile çoğu durumda "iyi" genleri insanlara genetik mühendisliğiyle yerleştirmenin neden gerçekçi bir ihtimal olmadığı da şu ana dek söylediklerimizle anlaşılmış olmalı. Ayrıca bu koroner atardamar hastalığı örneği, genetik astrolojinin gerçek dışı olduğuna dair bir neden de ortaya koyar. Genomun dizisini okumak, DNA'mız, hatta genlerimiz hakkında bize fikir verebilir, fakat bu genlerin kendi aralarındaki ve çevreyle olan ilişkileri o kadar karmaşıktır ki bunların sadece ortalama etkilerini toplayıp ortaya çıkan sonuçtan kişinin güçlü veya zayıf yönlerini tahmin edemeyiz. Aynı gen hep aynı fenotipe yol açmaz. Biyologların uzun zamandır bildikleri gibi, insanlar da dahil olmak üzere çokhücreli tüm organizmaların gelişimsel esnekliği[13] epeyce yüksektir: fenotipleri DNA'ya olduğu kadar çok sayıda çevre etkenine de bağlıdır.

DNA'dan fenotipi tahmin etme hırsımızı karmaşıklaştıran başka bir şey daha var. Bazen farklı bileşenlere sahip iki veya daha fazla etkileşim ağı, aynı fenotipi üretebilir. Bu fenotipin bazı özellikleri genetik ile çevre farklılıklarına rağmen, dikkat çekecek kadar değişmez görülüyor. Yani bir tarafta farklı fenotipler ortaya çıkaran aynı genler varken, diğer tarafta da benzemeyen genlerin ürettiği aynı fenotipler var.

Üstelik bunlar yeni keşifler değil. Uzun yıllar önce, gen faaliyetlerinin düzenlenişi ve genlerin birbirleriyle etkileşiminin muğlak yolları henüz bilinmezken, genetik ağ örgüsü kavramı daha moda olmamışken, genetikçiler herhangi bir karakterin gelişiminin genler, gen ürünleri ve çevre arasına yayılmış bir etkileşim ağına bağlı olduğunu fark etmişlerdi. Bu fikrin hâlâ geçerli ve faydalı olan görsel sunumunu İngiliz embriyolog ve genetikçi Conrad Waddington 1940'lar ila 1950'lerde geliştirmiştir. Waddington bu gelişim sürecini yüksek bir yayladan aşağıya doğru giden tepeler ve çatallı vadilerden oluşan karmaşık bir toprak parçası olarak tasvir etti. Onun adlandırışıyla bu "epigenetik arazi"de yayla, döllenmiş yumurtanın başlangıç aşamasını, vadiler ise çalışan bir göz, beyin, kalp organları gibi belirli bir sonu olan gelişim süreçlerini temsil eder. Epigenetik arazinin küçük bir parçası Şekil 2.5'in üst tarafında gösterilmiştir.

Şeklin alt kısmı, Waddington'ın arazisinin altında yatan süreçler ve bunların etkileşimleriyle ilgili çizimidir. Çizim, manzaranın içini gösteren bir tür röntgen filmidir ve yüzeyin altına tutunmuş yük halatlarından oluşmuş ağın yarattığı gerilimin bu araziyi nasıl şekillendirdiğini gösterir. Yük halatları gen ürünlerini temsil ederken genler de yerdeki kancalardır. Yani resmin en solundaki gibi bir vadiyi ele alalım, bunun da normal işleyen bir kalbin gelişimini temsil ettiğini düşünelim, gelişimin birçok gen (kancalar) ile ürünlerinin (yük

[13] "Esneklik" terimini West-Eberhard'ın *Developmental Plasticity and Evolution* (2003, s. 33) adlı eserlerinde kullandıkları anlamda, yani organizmanın iç veya dış girdilere karşı, durumu, biçimi, hareketleri ve faaliyet hızında değişiklikler göstererek yanıt verme yeteneği anlamında kullanıyoruz. Bu esneklik kavramı uyumsal/uyumsal olmayan, tersine döndürülebilir/döndürülemez, etkin/edilgen, sürekli/kesintili tepkileri içerir.



Şekil 2.5
Waddington'ın epigenetik arazi resimleri. Üst taraftaki resim için şekil altı yazısı, "Epigenetik arazinin bir kısmı; topun aşağıya, seyircilere doğru yuvarlanırken izlediği yol, yumurtanın belirli bir parçasının gelişim geçmişine denk gelir" ifadesiyle başlar. Alt taraftaki resmin şekil altı yazısı: "Epigenetik arazinin altında yatan etkileşimlerin karmaşık ağı; zemindeki kancalar genleri temsil eder ve bunlardan çıkan ipler genlerin ürettiği kimyasal eğilimlerdir. Seyircilerden uzaklaştıkça alçalan epigenetik arazinin biçimi, nihayetinde genlere bağlı olan yük halatlarının çekilmesiyle kontrol edilir."

halatları) etkileşimine bağlı olduğu açıktır. Bazı vadiler derindir ve yamaçları sarptır, yani ortaya çıkan ürünler pek çeşitlilik göstermez. Başka vadiler ise geniştir ve dipleri düzdür, yani ortaya çıkan ürünler değişkendir. Genlerdeki (kancalar) değişimler veya gen ürünlerinin birbirleriyle etkileşimini (yük halatları ve bağlantıları) değiştiren şartlar epigenetik arazinin şeklini, yani nihai fenotipi etkileyebilir. Bununla birlikte, Waddington'ın gelişimin altında yatan ağları bu şekilde göstermesi, etkilerin genelde dolaylı olduğu izlenimini uyandırmakta.[14]

Genetik ağların belirsizliğini ve karmaşıklığını canlı bir şekilde gösteren en son açıklama, genetikçiler belirli bir geni devre dışı ("knock out" yöntemiyle) bırakan genetik mühendisliği yöntemlerini kullanmaya ve bu durumun gelişimi nasıl etkilediğini gözlemlemeye başladıklarında ortaya çıktı.[15] Bilimciler önemli gelişim süreçlerinde yer aldığı bilinen genleri devre dışı bırakmanın bir değişikliğe yol açmadığını ve nihai fenotipin aynı kaldığını bulduklarında çok şaşırdılar. Genom, eksik olan genin yerini bir şekilde doldurabiliyordu. Bunu yapabilmesinin birkaç nedeni var: öncelikle genomda birçok genin fazladan kopyası bulunur, yani bir kopyanın iki aleli de silindiğinde yedek kopya bunların yerini alır; ikinci olarak, normalde başka görevleri olan genler devre dışı bırakılan genin işini üstlenebilir; üçüncü olarak, ağın düzenleyici dinamik yapısı tek bileşenin devre dışı bırakılmasından etkilenmez. Gelişim sürecinin sonucunda ortaya çıkan ürünü, en azından çoğu çevre koşulunda bütünlüğünü korumaktadır.

"Knock out" deneyleri, genomda birbirinin yerine geçen bir yığın yapısal ve işlevsel öge bulunduğunu, gelişim süreçlerinin de kendi mecralarında (genetikçilerin jargonuyla "kanalize olduklarını") sarsılmadan seyrettiğini, yani genlerdeki çok sayıda değişikliğin fenotipe çok az yansıdığını göstermiştir. Waddington "kanalize olmak" terimini dinamik gelişim süreçlerinin bu şekilde dengelenmesini tarif etmek için uydurdu; epigenetik arazisinin bağlamında bunun ne anlama geldiğini anlamak zor değildir. Bir kanca (gen) devre dışı bırakılırsa, diğer kancalardan çıkan yük halatlarının üzerindeki gerilimi ayarlayan süreç,

---

[14] Waddington, epigenetik arazisinin şeklini yıllar içinde değiştirmiş ve bu değişiklikleri *The Strategy of the Genes* (1957) kitabında ayrıntılarıyla açıklamıştır. Kanalize olma, esneklik gibi terimlerin kullanımı ve şu anki anlamlarıyla ilgili olarak bkz. Debat ve David, "Mapping phenotypes: Canalization, plasticity and developmental stability", 2001.

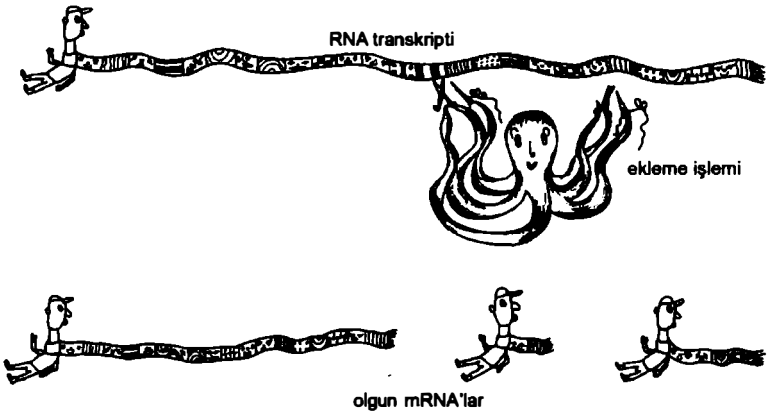
[15] "Knock out" mutasyonları için bkz. Morange, *The Misunderstood Gene*, 2001, 5. bölüm. "Robustness against mutations in genetic networks of yeast" (2000) adlı makalesinde Wagner "knock out" mutasyonlarının mayada etkisinin görülmemesini gen ağlarının açıklayabileceğini anlatırken; Gu ve arkadaşları "Role of duplicate genes in genetic robustness against null mutations" (2003) adlı yazılarında birden fazla sayıda olan genlerin rolünü çözümler. Siegel ve Bergman ise "Waddington's canalization revisited: Developmental stability and evolution" (2002) adlı makalelerinde karmaşık genetik ağların olduğu yerde gelişimsel kalıcılığın seçiliminin kanalize olmanın evrimleşmesine yol açtığını matematik modeller sayesinde gösterirler.

arazinin temelden değişmesine imkân tanımaz ve söz konusu özellik oldukça normal kalır. Önceki bölümde, 1960'lı yıllarda insanların kimi genlerin birçok farklı alele sahip olduğunun keşfedilmesine şaşırdığından bahsetmiştik. Bu alellerin çoğu organizmada fazla değişikliğe yol açmaz. Seçilim açısından etkisizdiler, ortalama hayatta kalma ya da üreme başarısına saptanabilir bir etkileri bulunmuyordu, en azından incelendikleri şartlarda diyebiliriz. Genler ile fenotip arasında gerçekleşen moleküler olayların karmaşıklığı hakkında daha çok şey bildiğimiz şu dönemde, bu tür bir etkisizlik bulduğumuzda daha az şaşırıyoruz. Bir geni tamamen devre dışı bırakmanın saptanabilir hiçbir etkisi yoksa, orada burada bir nükleotiti değiştirmenin farklılık yaratması için neden yoktur. Gelişimin ve karakterlerin korunmasının altında yatan evrimleşmiş etkileşim ağı, birçok genetik değişikliğin yerini doldurma ya da çıkan sorunun üstesinden gelme yeteneğine sahiptir. DNA bilgisinde ortaya çıkan zararlı etkileri olabilecek bir yığın varyasyon bu sayede maskelenir veya etkisiz hale getirilir.

PARÇALANMIŞ GENLER

Genler ve özellikler arasındaki ilişki daha karmaşık olamaz gibi görünüyor, fakat bunu karmaşıklaştıran bir etken daha var. Şimdiye dek her genin yalnızca bir polipeptit ürünü ortaya çıkardığını varsaydık, yani en azından bu seviyede işler aşağı yukarı tahmin edilebilir durumdadır. Klasik Mendel genetiği bu beklentiye yol açar. Aslında, sonuçların çoğunun bakterilerle yapılan araştırmalardan geldiği moleküler biyolojinin ilk dönemlerinde görüntü de bu şekildeydi. Fakat 1970'lerin sonuna doğru, genler ile proteinler arasındaki ilişkinin genelde bu kadar basit olmadığının keşfi herkesi şaşırttı. Ökaryotlarda –yani tüm bitkiler, hayvanlar, mantarlar ve bir sürü tekhücreli organizmanın dahil olduğu, çekirdekli hücrelere sahip organizmalarda– kesintiye uğramayan bir DNA dizisindeki nükleotitlerin, bir polipeptitteki amino asit dizisini şifrelemesi basit bir mesele değildir. Aksine, polipeptiti şifreleyen DNA dizisi çoğunlukla proteine çevrilen ve çevrilmeyen bölgelerden oluşan mozaik bir yapıya sahiptir. Proteine çevrilmiş ve "ekson" olarak bilinen bölgeler, proteine çevrilmeyen "intron" denilen bölgeler tarafından yer yer kesintiye uğratılır. Bütün DNA dizisi RNA'ya dönüştürülebilir, fakat RNA ribozoma ulaşmadan önce ekleme [splice] denilen bir süreçten geçer. Büyük protein-RNA kompleksleri ("spliceosome"lar) birincil RNA transkripsiyonundaki intronları kesip uzaklaştırır ve geride kalan eksonları birbirlerine ekler. Sadece bu işlemden geçen mRNA'lar polipeptitlere çevrilir.

Fakat hikâyemiz böyle bitmiyor. Bazen "ekleme" süreci daha da incelikli çalışabilir, çünkü bir dizinin ekson veya intron statüsü genellikle değişebilir. İnsan genlerindeki RNA transkripsiyonlarının en az %40'ında farklı parçalar birbirine eklenebilir; yani bir DNA dizisinden birçok mRNA ve protein üretilebilir. Şekil 2.6'da alternatif ekleme işleminin genel gidişatını gösterdik. Hangi polipeptitin oluşturulacağına dair "karar", genomdaki diğer genlere bağlı olduğu



Şekil 2.6
Alternatif ekleme: (ahtapot ile temsil edilen ekleme süreci) orijinal RNA transkriptinin farklı parçalarını birbirine ekler (kesip diker) ve böylece farklı mRNA'lar üretebilir.

kadar gelişim ile çevre koşullarına da bağlıdır.

Alternatif ekleme için *cSlo* geni özellikle uç bir örnektir. (*cSlo*, "chicken slowpoke" hantal tavuk) ifadesinin kısaltmasıdır, çünkü meyve sineklerindeki "slowpoke" (hantal) geninin tavuklarda bulunan çeşididir, ama bunun bizim için bir önemi yok.) Tavuğun iç kulağındaki tüy hücrelerinde faal olan *cSlo* geninin, alternatif ekleme sayesinde 576 farklı varyantı ortaya çıkar. Bu mRNA varyantlarının şifrelediği protein, iç kulağın tepki verdiği sesin frekansını belirlemede görevlidir ve protein dizisindeki çeşitlilik, farklı hücrelerin tepki gösterdiği ses frekanslarındaki çeşitlilikle paralellik gösterir. Proteinin bu kadar çok varyantının bulunması sayesinde tavuk, hücrelerini bir tür akort ederek gelen sesleri ayırt edebilir gibi görülüyor. Genetikçiler, insan ile farelerdeki homolog genlerin "ekleme" varyantlarının daha da çok olduğunu düşünüyor. Ekleme işleminin nasıl düzenlendiği, yani hücrelerin, birincil RNA transkripsiyonundaki hangi parçaların proteine çevrilecek mRNA'ya ekleneceğine nasıl karar verdiği henüz anlaşılmamıştır.[16]

Bilgilerimizde hâlâ birçok boşluk bulunsa da, moleküler biyologlar DNA'yla ilgili bilinmeyen onca şeyi, hem de bu bilginin nasıl kullanılacağını ortaya çıkarmış; fakat aynı zamanda önceden sezilemeyen bir sorun yaratmışlardır. Düzenleyici dizileri, alternatif ekleme işlemini, tek bir DNA parçasından farklı ürünler ortaya çıkarmanın diğer yollarını (evet, dahası da var) ele aldığımız-

[16] Alternatif ekleme için bkz. Maniatis ve Tasic, "Alternative pre-mRNA splicing and proteome expansion in metazoans", 2002. *cSlo* genine dair çalışmaların özetlenişi için bkz. Black, "Splicing in the inner ear: A familiar tune, but what are the instruments?", 1998.

da, "gen"in gerçekte ne olduğunu merak etmeye başlarız. Amerikalı felsefeci ve aynı zamanda biyoloji sosyoloğu Evelyn Fox Keller *The Century of the Gene* adlı kitabında bu sorundan bahsetmişti. Şöyle yazar (s. 63):

> ... gen hem konumundan hem de kendine özgülüğünden epey kaybetmiş durumdadır. Gen, hangi proteini hangi şartlar altında yapmalı? Bu seçimi nasıl yapar? Aslında seçim yapmaz. Bu kararın sorumluluğu başka bir yerde, bir bütün olarak hücreye dair olan karmaşık düzenleyici dinamiğinde yatar. Nihai transkripsiyonun oluşturulduğu özgün şablona karar veren sinyal (veya sinyaller), genin kendisinden değil, bu düzenleyici dinamiklerden geliyor.

Açıkça, genler ile görünür özellikler arasındaki ilişki, halka genellikle sunulandan çok farklıdır. Genin, ürünü şifreleyen bir DNA dizisi olduğu, DNA dizisindeki farklılıkların üründe ve dolayısıyla fenotipte değişime yol açacağı görüşü fazlasıyla basitleştirilmiş bir yaklaşımdır. Şifreli diziler DNA'nın yalnızca küçük bir parçası ve DNA da hangi ürünün üretileceğine karar veren hücresel ağın sadece bir parçasıdır. Bu ürünlerin ne zaman ve nerede üretileceği konusu diğer hücrelerde olup bitenlerin yanı sıra çevre şartlarının durumuna da bağlıdır. Hücre ve gelişim ağları o kadar karmaşıktır ki, sadece DNA'sma bakarak bir insanın neye benzeyeceğini tahmin etmenin aslında hiç yolu yoktur. Büyük bir belagat ve pazarlama gücüne sahip olsa da, genetik astroloji rüyası sadece bir rüyadır.

GELİŞİM SIRASINDA DNA'NIN DEĞİŞİMİ

DNA bilgisinin bireyin karakterlerinde ifade edilmesine dair hikâyemizde son bir zorluktan bahsedeceğiz. Hücrelerin RNA moleküllerini parçalayıp dönüştüren güçlü enzimlerinin yanı sıra DNA'nın kendisinin de kesip birleştiren ve genellikle tanınmaz hale getiren enzimlerinin var olduğunu öğrenmek birçok insanı şaşırtır. DNA'daki değişimler birçok hayvanda normal gelişiminin parçasıdır ve sahip oldukları bu doğal genetik mühendisliği sayesinde hücrelerindeki genetik bilgiler de farklılaşmaktadır.

DNA'da gelişimsel değişimin en göze çarpan örneklerinden biri bizim bağışıklık sistemimizde bulunur.[17] Lenfositlerin (enfeksiyonlarla savaşıp yabancı hücreleri yok etmek için gerekli olan antikorları üreten beyaz kan hücreleri) olgunlaşması sırasında, antikor genlerindeki DNA dizileri bir yerden diğer yere taşınır, ardından da kesilip birleştirilir ve yeni DNA dizileri oluşturmak üzere çeşitli yollarla değiştirilir. DNA parçalarını birleştirmenin veya değiştirmenin birçok yolu vardır ve böylece her biri farklı bir antikoru şifreleyen çok sayıda DNA dizisi yaratılmaktadır. Sonuçta bir lenfositin DNA'sı vücuttaki hücreler-

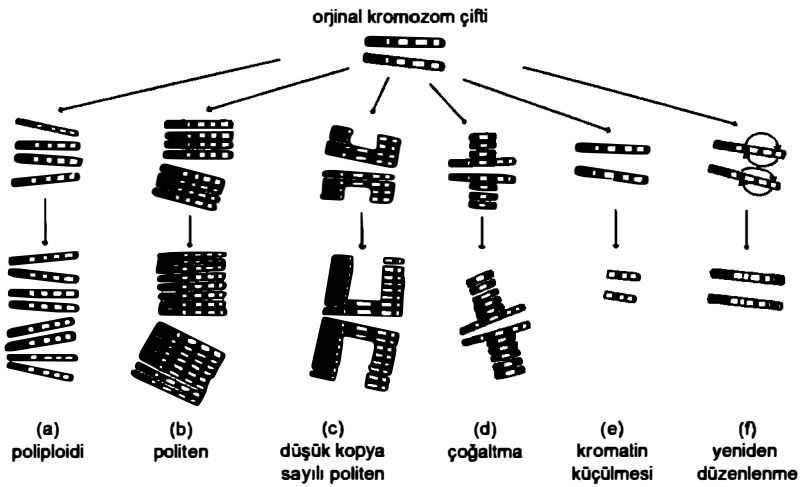
[17] DNA'daki gelişimsel değişimler için bkz. Watson, *Molecular Biology of the Gene*, 1988, 22. ve 23. bölümler; ayrıca bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 3. bölüm.

den farklı olduğu gibi, diğer lenfositlerin çoğundan da değişiktir.

Omurgalıların bağışıklık sistemi hücrelerinde DNA'nın bu şekilde yeniden düzenlenmesi çarpıcıdır, fakat benzeri olmayan bir tuhaflık gibi görülmemelidir. Çoğu bu kadar hayret verici olmasa da, birçok organizmanın DNA'sında gelişim kaynaklı değişimler gerçekleşir. Bunların bazıları uzun zaman önce keşfedilmiştir. XIX. yüzyılın sonlarında August Weismann ile diğer biyologlar hücre bölünmesi sırasında olup bitenleri gün ışığına çıkarmaya çalışıyorlardı ve araştırmalarının gözde kaynaklarından biri atların bağırsaklarında yaşayan asalak bir kurtçuk olan *Ascaris*'ti. Bu kurtçuk, incelemek için harika bir malzemeydi, çünkü sayısı az olan kromozomları epeyce büyüktü. Maalesef o zaman anlaşılmamış olsa da, *Ascaris* nispeten sıra dışıdır, çünkü gelişiminin başında "kromatin küçülmesi" denen olay gerçekleşir. Bunu Şekil 2.7e'de resmettik. Büyük kromozom parçaları, vücut hücrelerini oluşturacak hücre soylarından elenir; sadece üreme hücreleri değişmemiş kromozomlara sahiptir. Bu tuhaf olay 1. bölümde değindiğimiz bir konuyla ilgilidir. Weismann'ın kalıtım ve gelişim görüşünü anlatmıştık. Weismann hem çekirdek bölünmesinin eşit olarak gerçekleşmemesi hem de çekirdekten sitoplazmaya geçen maddelerin hücresel etkinlikleri yönlendirmesinden ötürü gelişim sırasında çekirdekteki kalıtım malzemesinin gittikçe daha da basitleştiğini düşünüyordu (aslında yanılıyordu). Yani kromatin küçülmesi *Ascaris'te* keşfedildiğinde Weismann tedbiri de elden bırakmadan hoşnut olmuştu, çünkü tohum plazmasının sürekliliği ve kromozomların gelişim üzerindeki kontrolüne dair görüşlerini desteklemek için gereksinim duyduğu türde bir bulguydu bu.[18]

Ascaris şüphesiz tuhaftır. Çoğu hayvan, vücut hücrelerini oluştururken kromatinlerini böyle toptan küçültmez. Yine de diğer hayvanların kromozomlarına ve DNA'larına yakından bakarsanız, şaşırtıcı sayıda hayvanın "tuhaf" davranışları olduğunu ve bu tuhaflıkların kendilerini diğer şekillerde gösterdiğini keşfedersiniz. Genetik biliminin yük beygiri sayılan meyve sineği *Drosophila*'yı ele alalım. Bütün hücrelerindeki DNA aynı mıdır? Hiç de değil. Bazı hücreler poliploidtir – gelişim sırasında kromozomlar kopyalanır, fakat hücreler bölünmez, böylece normalde kromozom sayısının iki olması gerekirken hücrede her kromozomdan dört, sekiz, hatta on altı kopya bulunur (Bu durum Şekil 2.7a'da gösterilmiştir). Şekil 2.7b'deyse *Drosophila*'daki diğer bir kromozom tuhaflığı gösteriliyor. *Drosophila*'yı genetikçiler için böylesine faydalı bir hayvan yapan şeylerden biri, politen kromozom barındıran bazı hücreleri olmasıdır. DNA birçok kez kopyalandığında ve bu kopyalanmış DNA'lar bir arada kaldıklarında, kromozomlar çok iplikli bir yapıya kavuşur, böylece politen kromozom oluşur. Bizim şekilde gösterdiğimiz sekiz iplikli bir kromozomdur. *Drosophila*'daki bazı

[18] Weismann'ın *Ascaris* kromozomlarının davranışıyla ilgili yorumları *The Evolution Theory* (1904) adlı kitabının 1. cildinde, son dipnottadır (s. 415-416).



Şekil 2.7
Kontrol altındaki DNA değişimleri: Normal bir kromozomun bütünü ya da bir parçası silinebilir, çoğaltılabilir ya da yeniden düzenlenebilir. (Şeritler, farklı tipte DNA içeriklerine sahip olan bölgeleri ayırt etmek için kromozomlar boyandığında ortaya çıkan görüntüyü temsil ediyor.)

politen kromozomlar devasadır; bunlarda binden fazla iplik yan yana dizilir ve bu yapı belirli genlerin yerini saptamak için kullanılabilir. İlginç olan şey ise Şekil 2.7c ile 2.7d'de gösterildiği gibi her kromozomun bütününün aynı ölçüde kopyalanmamasıdır. Larvaların tükürük bezlerinde politen kromozomunun en uç örneği görülür, heterokromatin ise burada az miktarda kopyalanır. Heterokromatin, "değişik renkli" kromozom maddesi anlamına gelir, çünkü mikroskop altındaki görüntüsü böyledir, fakat heterokromatin bölgelerinin çoğunlukla protein şifrelemeyen büyük ve basit DNA blokları içerdiğini artık biliyoruz. *Drosophila* da böyledir, yani son derede faal olan tükürük bezlerinde en az heterokromatinin kopyalanması şaşırtıcı değildir. Diğer *Drosophila* hücrelerinde az kopyalanmak bir yana fazlasıyla kopyalanan DNA bölgeleri de vardır. Dişilerin gelişmekte olan yumurtasını çevreleyen folikül hücrelerinde, yumurta kabuğu genlerini içeren bölgelerin kopyaları, diğer bölgelerinkine kıyasla daha fazladır. Çok faal olan bu genlerin çoğaltılmasının yeğlenmesi elbette mantıklıdır.

Bunu örnekleri arttırarak tuhaf kromozom veya DNA değişimi çeşitlerini anlatmayı kolayca sürdürebiliriz. Örneğin kimi böceklerde kromozomların yarısı atılır ya da bazı amfibyum yumurtalarının gelişimi sırasında ribozom genleri çoğaltılır; fakat muhtemelen hücrelerin DNA'larında kontrollü değişiklikler yapabildiklerini vurgulamaya yetecek kadar örnek verdiğimizi düşünüyoruz. Bu değişiklikler normal gelişimin bir parçasıdır ve diğer tüm gelişim süreçlerinde olduğu gibi hücresel çevre koşulları tarafından düzenlenirler. Varlıkları,

DNA ile fenotip arasındaki ilişkiyi değerlendirmemizi etkiler. Birinci bölümde bahsettiğimiz, Dawkins'in DNA'yı "kek tarifi", vücudu "kek" olarak betimlediği benzetmeye dönecek olursak, "tarifin" bedendeki değişim yüzünden farklılaştığını görüyoruz: gelişim süreci (pişirme işlemi) tarifi değiştirebiliyor! Fakat verdiğimiz bütün örneklerde kontrol edilen DNA değişiklikleri üreme hücrelerinde değil, beden hücrelerinde gerçekleşir, yani bir sonraki nesli etkilemezler. Üreme hücrelerindeki "tarif" değişmez. Yine de Amerikalı genetikçi James Shapiro, DNA'yı kontrollü biçimde değiştiren bir hücre mekanizmasının varlığının, buna benzer bir sürecin üreme hücrelerinde de bulunması ve evrimsel değişimde pay sahibi olması ihtimalini belirten bir uyarı sayılması gerektiğinden yıllardır bahsediyor. Şöyle yazar:

> Bu moleküler anlayış [Shapiro DNA değişimlerinin kontrollü düzenlenmesine gönderme yapıyor] genomun düzenlenişine ve yeniden düzenlenişine dair yeni kavramların oluşmasına yol açarak evrim hakkında farklı ihtimalleri akla getiriyor. Gelişigüzel (yani körlemesine) genetik varyasyonlar ile kademeli fenotipsel değişime dayanan yavaş bir süreç üzerinden kısıtlı değerlendirmeler yapmak yerine, biyolojik geribildirim ağlarının kılavuzluk ettiği hızlı genom yapılanmasının gerçekçi moleküler yollarını hesaba katarak düşünmekte artık özgürüz.[19]

Sonraki bölümde, hücrelerdeki genetik mühendisliği enzimlerinin, bir sonraki nesile aktarılan genetik varyasyonların oluşumunda görev aldığı ve bu yüzden doğal seçilim için gereken varyasyonların yaratılmasında rolü olduğu iddiasını daha yakından inceleyeceğiz.

SÖYLEŞİ

I.M.: Genetik kalıtım sisteminin kendine özgü olduğu varsayılan özelliklerini tanımladınız: parçalı, kopyalama işlemi içerikten bağımsız, bilgi şifrelenmiş, sınırsız sayıda kalıtsal varyasyona imkân veren bir yapıdan bahsettiniz. Bu özelliklerin bana özellikle özgün görülmediğini söylemeliyim. Bahsettiğiniz bu yapı bizim şu anda kullandığımız bilgi aktarım sistemine, yani ondan kesinlikle çok farklı olan konuşma dili sistemlerimize uyuyor. Bu kadar farklı sistemler bu açılardan benziyorsa, bu özellikler söz konusu olunca ortalığı neden telaşa veriyorsunuz? Bunlar, DNA sisteminin benzersizliğini anlamamıza nasıl yardımcı oluyor?

M.E.: Bahsettiğin özellikler gerçekten de genetik ile dil sistemlerinde ortaktır, fakat bu durum onların önemsiz oldukları ya da hemen göze batacakları anlamına gelmez. Bütün bilgi aktarım sistemleri bu özelliklere sahip değildir. Örneğin emzirdiği bebeğine sütüyle besin maddesi molekülleri aktaran ve böy-

[19] Shapiro, "Genome system architecture and natural genetic engineering in evolution", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 870: 32.

lece çocuğun gelecekteki beslenme tercihini kendisininkine benzeten annenin durumunu ele alalım. Besin molekülleri keyfi kombinasyonlu bir şifrenin parçası değildir ve bilgi, doğrusal dizilmiş modüller halinde düzenlenmemiştir. Önümüzdeki bölümlerde sıralanan özelliklere sahip olmayan çok sayıda bilgi aktarım sistemini inceleyeceğiz. Varyasyon birimlerini bizim yaptığımız şekilde tanımlamanın, farklı sistemlerdeki kalıtımı değerlendirmeye yardımcı olduğunu anlayacaksınız. Genetik ile dil sistemlerinde çarpıcı benzerlikler olması önemlidir, bu benzerliğin iki sistemin de evrimdeki özel rolüne dair ne anlattığınıysa daha sonra konuşacağız.

I.M.: O halde bekleyip göreceğim. "Genetik astroloji"yi küçümsemenizden çok fazla etkilenmediğimi de söylemeliyim. Şarkı söyleyen embriyoların sandığımdan daha uzak olduğuna beni ikna ettiniz, fakat hâlâ bu senaryonun imkânsız olduğunu düşünmüyorum. Verdiğiniz şu koroner atardamar hastalığı örneğini ele alalım. Yapılan araştırma, alel 4 taşıyanların diğer alellerin sahiplerine kıyasla hastalığa yakalanma riskinin daha yüksek olduğunu ortaya koymuş, yani alel 4 sahiplerine daha dikkatli olmaları tavsiye edilebilir. Bu kesinlikle önemli bir ilk adım değil mi?

M.E.: Bu tür bir tavsiye tehlikeli olabilir. Genelde, insanları bir genin *ortalama* etkileri üzerinden tedavi ediyor ya da buna dayanarak danışmanlık yapıyorsanız, hata yapıyor olabilirsiniz. Yüksek kolesterollü insanlarda alel 2'nin, "kötü" alel 4'e kıyasla hastalıkla daha ilintili olduğunu hatırlayalım. Bu açıdan bakıldığında, "iyi" alel 2'ye sahip olan insanlar daha büyük risk altındadır. Sadece *APOE* genotipine veya tek başına kolesterol seviyesine bakmak yerine, bunların aralarındaki etkileşimi göz önüne aldığımızda ortaya çıkabilecek tehlikeleri daha rahat tahmin edebilir ve insanlara daha güvenilir tavsiyeler verebiliriz. Sorun şu ki genlerin payı olan hastalıkların büyük kısmında olasılıkla çok sayıda etkileşim bulunuyor, bunlarla ilgili bilgimiz de kısıtlı, ayrıca kesinlikle "iyi" veya "kötü" denebilecek bir alel de muhtemelen yoktur. Çünkü çok yönlü etkileşimler sebebiyle, belirli bir genetik ya da çevre bağlamında iyi olan bir alel, bir başka ortamda çoğunlukla kötüdür. Alelin *ortalama* etkisi, bu alelin belirli bir olaydaki etkisini tahmin etmekte işimize yaramaz. İstatistikçilerin, gölde boğulan çocuğa derinliğin ortalama 20 cm olduğunu söylediklerini unutmayalım. Ortalama değerler bireysel çeşitliliği maskeler; ki ortalama değerin tüm gayesi budur. Çoğu alelin *ortalamada* seçilim açısından etkisiz olduklarını zaten söylemiştik. *Ortalamada* bireyin hangi alele sahip olduğu fark etmiyor. Fakat bazı durumlarda bu büyük bir fark yaratabilir, herhangi bir alelin belirli bir koşulda olumlu etkisi varken diğer bir koşulda olumsuz etkisi olabilir. Yine de *ortalamada* bu etkiler birbirini sıfırlar; fakat bu durum alelin her koşulda aynı etkiye sahip olduğu anlamına da gelmez.

I.M.: Peki, yani bilimciler farklı genler ile çevre arasındaki karmaşık etkileşimi ve bu durumun kişide kalp hastalığını nasıl etkilediğini tam olarak

anlayana kadar uzun bir zaman geçecek. Fakat önünde sonunda bu olacaktır. Gelecekteki genetik enstitülerinizde bulunan bilgisayarlar tahminlerini genlerin ortalama etkileri ve birtakım kaba çevre etkenlerine değil, çok iyi tanımlanmış çeşitli çevre koşullarındaki genlerin etkileşiminin analizine dayandıracak. Gelecekte genetik danışmanlık, tanımladığınız karmaşık genetik ağlar da dahil olmak üzere çok daha fazla bilgiyi temel alacak. Nihayetinde, zihinsel özellikler de dahil olmak üzere farklı özelliklerin ortaya çıkışı hakkında genetik bilgiler temel alınarak çok daha makul tahminler yapmak mümkün olacak. Bütün özelliklerin, hatta zihinsel özelliklerin de sağlam genetik temelleri olduğunu kabul etmemek, bana düşünce korkaklığı gibi geliyor.

M.E.: Genetik temeli olmayan hiçbir özellik yoktur. Genlerdeki varyasyonlar özelliklerde varyasyona yol açıyor mu, açıyorsa da bunu hangi şartlarda yapıyor diye sorulmalıdır. Bazı özellikler için bilimciler kesinlikle gen temelli tahminler yapabiliyor olacak; özellikle de az sayıdaki gende oluşan varyasyonların, incelenen özelliğin gelişimine büyük etkisi olduğu ve gelişme şartlarının da fazla çeşitlilik göstermediği durumlarda. Bazı hastalıklar için bunu yapmak mümkün olacak, muhteşem bir şey bu. Kişinin genlerini, karşılacağı olası çevre koşullarını temel alarak yüzleşeceği riski tahmin edebilmek aslında gerçek bir lütuftur. Fakat küçük paylara sahip birçok genin etkilediği ve gelişiminin karmaşık bir çevrede gerçekleştiği (davranışlar böyledir) özellikler için bu pek olası görülmüyor; çünkü olasılıkların sayısı çok fazladır ve genetik bilginin yorumu çok sayıda etkene bağlıdır. Mütevazı sayıda genin, iki alelli yirmi adet gen diyelim, etkilediği bir özelliği düşünürsek, bir milyondan fazla genetik kombinasyon, bir milyondan fazla genotip söz konusudur. Bu da ancak farklı çevre koşulları göz önüne alınmadığında hesaplanan olasılıkların sayısıdır! Zihinsel özellikler gibi karmaşık özelliklerin ortaya çıkışında onlarca ya da yüzlerce gen yer alır, bazılarının da birçok aleli vardır, üstelik "çevreyi" nasıl tanımlamamız gerektiğini bilmiyoruz bile. Gelişimi etkileyebilecek çok fazla, neredeyse bütün insanlar kadar toplumsal, psikolojik çevre koşulu bulunur. Bu çevre koşulları da kısmen kişinin kendi davranışlarıyla oluşur!

I.M.: Karmaşık örnekleri ele alabilecek yöntemlerin geliştirilemeyeceğine emin değilim. Biraz önce dediniz ki çok sayıda varyasyon olsa da, bazı genler devre dışı bırakıldığında bile çoğunlukla normal fenotip elde ediliyor; çünkü sistemde birbirinin yerine geçecek, hataları telafi edecek ögeler mevcut. Ne yardan geçiyorsunuz ne de serden! Bir taraftan, birbirinden farklı sonsuz sayıda olasılık olduğunu iddia edip öte yandan hepsinin eşit olduğunu, temelde aynı fenotipi oluşturduklarını söyleyemezsiniz. Dediğiniz doğruysa, genetik ögeler ile çevre koşullarının kombinasyonları genellikle aynı sonucu vermektedir. Belki gelişim ağlarını daha iyi anlarsak, normal kabul edilenden ne zaman ve ne yöne sapacağımızı tahmin eden yöntemleri geliştirebiliriz.

M.E.: Haklısın. Belki de bu tür yöntemleri geliştirebilmeliyiz. Fakat bu

yöntemleri önerirken, bu yöntemlerin genler ve özellikler arasındaki nedensel ilişkinin farklı bir şekilde değerlendirilmesine dayanması gerektiğini sen de kabul etmiş oluyorsun. Etkileşim ağları, bunların dinamikleri ve bunların yerleşik telafi mekanizmaları değerlendirmeye alınmalı. Bilgi yorumlayacak bir sistem düşünmelisin. Fakat milyonlarca gen kombinasyonunun sadece yüzde birinin fenotipte görünen etkisini ele alıyor bile olsak, yaklaşık 10.000 kombinasyon eder. Daha da kötüsü bu sayı sabit değildir. Başka bir çevre koşulunda başka 10.000 kombinasyon olacaktır. Normal şartlarda normal bir fenotip oluşturan birçok genotip anormal ve baskı ortamlarında çeşitlilik göstermektedir.

I.M.: Fakat önemli bir düzenleyici gende oluşan ufak bir değişikliğin birçok genin faaliyetini etkilediği durumlar olmalı. Bu gibi bir örnekte, genetik değişimi "okuyup" özellikteki değişimi tahmin edebiliriz.

M.E.: Genetik sistemin katı hiyerarşik düzene sahip olduğu durumlarda bu yapılabilir: düzenleyici genler diğer genlerin faaliyetini büyük ölçüde etkiler, bunlar da diğer genleri daha az etkiler vesaire. Aslında bazı durumlarda sistem bu şekilde kurulmuştur, fakat bu durum kesinlikle geneli yansıtmaz. Etkileşim ağları çoğunlukla esnek ve belirsizdir. Görevler bileşenler arasında dağılmıştır. Hiyerarşik olmayan örneklerde tek bir düzenleyici genin DNA'sındaki değişikliğe bakılarak özellikteki değişiklik okunamaz.

I.M.: Yani bu konuda sonsuza kadar cahil kalmamız gerektiğini mi söylüyorsunuz? Tarih bu tür iddiaların boşa çıktığını her zaman göstermiştir.

M.E.: Hayır, bilgisiz kalmamalıyız, fakat anlamanın yolunun sadece DNA'nın ya da proteinlerin analizinde yatmadığına inanıyoruz. Elimizde DNA dizisi olduğuna göre tek yapmamız gereken genetik yapbozun ürünleri olan proteinler üstünde çalışmak ve bunlardan da hastalıkları tahmin edip iyileştirmektir düşüncesi açıkça saflıktır. DNA dizisini bilmenin sağlık sorunlarını ya da toplumsal sorunları küresel boyutta çözeceğini ileri sürmek alaycılık ve vicdansızlık değilse, bilemedin gülünçtür. Amerikalı genetikçi Richard Lewontin'in bıkıp usanmadan bize hatırlattığı gibi, DNA öğretisi politik yönü olan bir öğretidir. Dünyadaki sağlık sorunlarının %95'ini çözmek istiyorsak, yapmamız gereken insanlara yetecek kadar besin vermek, temiz su kaynaklarına ve temiz havaya kavuşmalarını sağlamaktır. Fakat DNA dizisine dayanan tedavilerden iyi beslenen azınlığın faydalanmasını istesek bile, yine de aldanırız. Sıklıkla gündeme gelen, gelecekte herkesin üzerinde kendi DNA dizisini bulunduran küçük manyetik bir kart taşıyacağı, bilimcilerin de buna bakarak bireysel nitelikleri, genetik zayıflıkları saptayabileceği, üstelik birçok sağlık sorununu çözeceği görüşü hiç gerçekçi değildir.

I.M.: Fakat öngörülen kart gerçek plastikten olacak, faydası kısıtlı bile olsa, görmezden gelebileceğiniz bir şey değil bu. Şimdi söyleyin bana, bugüne kadar moleküler genetik, tıbba ne kadar faydalı oldu? Bu konuda çok şey duyuyoruz, fakat gerçekten ne kadar ilerleme kaydedildiğini bilmek zor.

M.E.: 1998'de Oxford Üniversitesi Moleküler Tıp Enstitüsü yöneticisi David Weatherall kendisine "genetik bize ne kadar yardımcı oldu?" diye sordu, "henüz çok değil" diye yanıtladı. Bu hâlâ geçerlidir. Yine de Weatherall gibi biz de bu yanıta biraz hak vermeliyiz, çünkü moleküler genetik, doğum öncesinde kimi genetik kusurları saptayabilmektedir. Hastalıkların %2'sini oluşturan tek gen hastalıklarının çoğunda embriyonun hücreleri veya dokuları test edilebilir, çocuk hastalığa yakalanacaksa anne babaya söylenebilir. Bunun önemi büyüktür. Örneğin bir zamanlar kimi toplumlarda doğan bebeklerin %1'i, bir tür ciddi kansızlık hastalığı olan talasemi hastasıydı. Dünya genelinde binlerce çocuk etkilenmişti. Fakat genetik danışmanlık ve doğum öncesi tanı sayesinde seçici kürtaj işlemiyle bu umutsuz hastalığa yakalanmış çocukların sayısı çoğu toplumda ciddi biçimde düştü. Yani kimi başarılar görüldü. Fakat genetik etkinin bulunduğu hastalıkların geri kalan %98'i için ne tahmin yapmak ne de bunları tedavi etmek henüz mümkün.[20] Sıklıkla kulağımıza çalınan şu veya bu hastalığa yol açan "gen"in keşfedildiği iddiaları ya safçadır, ya kafa karışıklığındandır veya sadece aldatıcıdır. Bir iki tek gen hastalığı için umut ışığı bulunsa da, genetik kusuru olan kişilere normal genlerin yerleştirilmesiyle hastalıkların iyileştirileceği ("gen tedavisi") vaadinin altı henüz doldurulmamıştır. Elbette yiğide hakkını vermek gerek. Yeni bir teknolojinin gerçek meyvelerini vermesi için uzun zamana ihtiyaç vardır. Gelişim sistemi daha iyi anlaşıldığında, elde edilen başarılar artacak. Bununla beraber, şu an için gördüğümüz kadarıyla neredeyse her şeyi dışlayarak sadece genlere odaklanılıyor, bu hem talihsizliktir hem de aldatıcıdır. Genetik nitelikli olmadığı halde aktarılabilen etkenleri de göz önüne almalıyız. Fizyoloji ve morfolojide kalıtımla aktarılabilen genetik dışı varyasyonların karmaşık hastalıkları etkileyebildiği artık biliniyor. Bu konuya 4. Bölüm'de daha uzun değineceğiz. Genler hastalıklarla savaşmak için anlamamız gereken sistemin sadece bir parçasıdır. Gen dizilerini okumak sağlık için sihirli bir anahtara sahip olma anlamına gelmez.[21]

I.M.: Yazık. Ne olursa olsun, moleküler genetik önemli araştırma araçları sağlıyor ve bunu siz de kabul ediyorsunuz. Bütün bu genleri tanımlamanın bize ne anlatacağını yine de merak ediyorum. Son tahminlere göre insanda yaklaşık 25.000 gen bulunduğunu söylemiştiniz. Bu, büyük bir sayı değil. Genetikçiler çalışılması ve üzerinde oynanması gereken çok sayıda gen olmadığı için mutlu olmalılar.

---

[20] Chakravarti ve Little "Nature, nurture and human disease" (2003) adlı makalelerinde insan hastalıklarına "barkot" usûlü yaklaşımın sorunlarını anlatır. Weatherall'ın moleküler genetiğin tıp meselelerine katkısını övdüğü "How much has genetics helped?" (1998) adlı makalesi geniş bir kesim tarafından okunan *Times Literary Supplement*'ta yayımlandı; talaseminin görülme sıklığıyla ilgili rakam bu makaleden alınmıştır.

[21] İnsan hastalıklarında DNA dışı kalıtsal etkenlerin rolü için bkz. Petronis, "Human morbid genetics revisited: Relevance of epigenetics", 2001.

M.E.: Evet, gen sayısı sürekli gözden geçirilip düzeltiliyor, fakat sayının nispeten düşük oluşu genetik camiası için küçük bir şoktu. İnsanlar huzursuz oldu. Sayının bundan dört kat fazla olacağı tahmin ediliyordu.

I.M.: Neden? 25.000 genin arasındaki muhtemel etkileşim astronomik miktardadır, birçoğu da aynı anda bir sürü proteinle temas edecektir zaten. Huzursuz olmaya ne gerek var? Tahmin edilenden az gen olsa da, yine de proteinlerin ve olası etkileşimlerin sayısı muazzamdır, o halde sorun ne?

M.E.: Hücre sayısı binden düşük ve 19-20 bin civarında gene sahip küçük bir kurtçuk olan nematod ya da 13-14 bin civarında geni bulunan meyve sineği *Drosophila*'nın varlıkları sorunlardan biri. Bu sayılar bizimkinden çok da az değil.[22] Açıkçası fenotipin karmaşıklığı gen adedi veya kombinasyonların sayısıyla bağlantılı değil.

I.M.: Ne olmuş? Neden bağlantılı olsun ki? İnsanın daha fazla geni olduğu için daha karmaşık olacağının düşünülmesini safça buluyorum. Bununla beraber, genetik yapımızın şempanzeyle %99 aynı olduğunu sürekli duyuyorum, yani gen miktarı açıkçası önemli değil. Evrimin genelde gen sayısındaki artışla ilerlemediğini tahmin ediyorum. Fakat korkarım konunun evrimle olan bağlantısını kaybettim. Modern genetiğin harikalarını ve her şeyin ne kadar karmaşık olduğunu bilmek ilginç, fakat bunları evrimle nasıl bağdaştırmak gerekiyor?

M.E.: Özelliklerin gelişimi ile genler arasındaki karmaşık ilişkinin, evrimle iki yönden ilgisi vardır. Öncelikle evrim mekanizmaları hakkındaki görüşlerimizi yönlendirip sınırlar. Eğer tek bir adaptasyonun oluşmasında birçok gen yer alıyorsa, genelde tek bir gende gerçekleşen rastlantısal olaylar olarak kabul edilen mutasyonların seçilimi yoluyla bütün bir etkileşim ağının nasıl evrimleşebileceğini düşünmeliyiz. Buna göre kaçınılmaz olarak, gelişim ve kontrol bağlamının yanı sıra bir de genetik ve hücresel ağların gelişimsel, davranışsal, fizyolojik dengesi ile esnekliği bağlamlarında düşünmemiz gerekir.

I.M.: Önce şunu iyice anlamam gerekiyor. Yanlış anlamadıysam, hiçbir ciddi genetikçi genetik belirlenime gerçekten inanmaz, çünkü fenotip daima genetik bilgi ve hayat koşulları arasındaki karmaşık ilişkilerin sonucudur. Yani karmaşık özelliklere dair genler ve hayvanların "genetik robotlar" olduğu yolundaki popüler söylemler, bireysel gelişimin gerçekten neyi gerektirdiğini insanların anlamaması ya da görmezden gelmesi yüzünden ortaya çıkıyor. Güzel. Fakat bana kalırsa şimdi söylediğiniz bundan daha fazlasını içeriyor. Gelişimi etkileyen genetik ağların yapısından ötürü seçilim açısından bir fark yaratmak için çok sayıda gende değişim gerektiği, tek bir gendeki değişimin de çoğunlukla çok az etkisi olduğu için evrimsel değişimin birimi olarak yalnızca genin görülmemesi gerektiğini söylüyorsunuz sanki. Niye böyle olması gerek-

[22] Sinekler ile kurtçuklardaki gen sayıları tahmini *Nature* 409: 819 dergisindeki (2001) birinci tablodan alınmıştır.

tiğini anlamıyorum. Tek bir mutasyonun etkileşim ağının faaliyetinde küçük bir değişikliğe yol açarak faydalı ya da zararlı bir etkisi neden olmasın? Yararlı mutasyonların yavaşça birikerek organizmanın işleyişini ve davranışını etkilediği görüşünde yanlış olan nedir?

M.E.: Tek bir gendeki değişimin, organizmanın hayatta kalıp üreme yeteneklerinde ara sıra tutarlı etkileri olabilir. Fakat çoğunlukla bir mutasyonun ortalama etkisi seçilim açısından sıfırdır: belirli çevre koşullarında diğer genlerle birlikte organizmanın yavrulama ihtimalini artırır, oysa başka şartlarda zıt bir etkisi vardır. Yani, evet, duruşumuzu doğru saptamışsın. Evrimsel değişimin, ortalamada küçük ve birbirine eklenen, faydalı etkilere sahip, fenotip adaptasyonu oluşturmak için uzun sürede biriken, tek genlerde yaşanan mutasyonlar olarak görülebileceği iddiası sorunludur ve genelde savunulamaz. Genlerin kendi arasındaki, genler ile çevre arasındaki karmaşık etkileşim, bireylerin üreme başarısında payı olan genlerin etkisinin çoğunlukla birbirine eklenmediği anlamına gelir. Gelişim hakkında bildiklerimiz, tek başlarına genleri değil, etkileşim ağlarını evrimsel varyasyonların birimi olarak görmemiz gerektiğini söylüyor.[23]

I.M.: Gelişimle ilgili görüşünüz, evrime gen merkezli yaklaşımın yeterliliği konusundaki görüşünüzü bariz şekilde etkiliyor. Bencil genler ya da gen seçilimine dayanarak düşünenlerin gelişim görüşleri illa ki belirlenimci midir?

M.E.: Hayır, kesinlikle değil. Aslında iş diğer türlü gerçekleşiyor. Hayvanları ve insanları genetik yapının kontrolündeki kuklalar olarak gören genetik belirlenimciler evrimi daima gen seçilimine dayandırır, fakat evrimi gen seçilimiyle değerlendirenler çoğunlukla genetik belirlenimciler değildir. Gelişimde hem genetik hem de genetik olmayan etkenlerin oyunun bir parçası olduğunu bilirler. Bununla birlikte gen seçilimcileri evrimin tek tek genlerdeki değişimlerin adım adım birikmesiyle ilerlediğini zanneder.

I.M.: Ne fark eder ki? Yine de adaptasyonları mümkün kılan genetik farklılıklardır. Bireysel genlerden çok, kanalize olmuş ağlardan bahsetmek işleri sadece daha karmaşık hale getirir.

M.E.: Evrimsel değişiminizin birimi etkileşim ağıysa, odaklanacağınız nokta onun etkilediği fenotip özelliğinin evrimi olacaktır. Genlerdeki değil, özelliklerdeki varyasyonlara dikkat eder, özelliklerdeki varyasyonların aktarımını izlersin. Üstelik evrimsel değişimin birimi etkileşim ağıysa, ağın oluşturulma şekli, yapısındaki kısıtlamalar, sağlamlığı ve esnekliği seçilimin çok önemli hedefleri haline gelir. Bu görüşün ışığında, Waddington'ın bahsettiği türdeki olgular, yani gelişimde esnekliğe (şartlara göre tepki verme yetisi) ve kanalize

[23] Strohman "The coming Kuhnian revolution in biology" (1997) adlı makalesinde biyolojinin bir paradigma değişimi geçirmek üzere olduğunu ileri sürer; çünkü mevcut indirgemeci moleküler-genetik paradigması yavaş yavaş ortaya çıkarılan etkileşim ağlarının karmaşıklığını açıklayamaz.

olmaya (çevresel müdahalelere, genetik müdahalelere rağmen değişmezlik) yol açan süreçler evrimsel değişimde en önemli yere oturur. Esneklik ve kanalize olmak tek tek genlerin değil, ağların özellikleridir.

I.M.: Genetik belirlenimci olmayıp da genleri merkez alan evrimcilerin, gelişimde esnekliğin ve kanalize olmanın önemi konusunda aynı görüşü paylaştıklarına eminim. Yine de, popüler biyoloji literatüründen okuduğum kadarıyla, evrime gen-seçilimci bir yaklaşımla bakanların gelişim görüşleri bir parça belirlenimcidir. Açıkça genetik belirlenimci olmayan Richard Dawkins bile bazen hantal robotlardan bahsedip bu tür benzetmeler kullanıyor.

M.E.: Evet, bazen tersi olacağı yerde, evrimle ilgili görüşler insanların gelişim hakkındaki düşüncelerini etkiliyor. Bilhassa genetikçi olmayan ellerde (veya kalemlerde), esnekliğin nispeten kısıtlı olduğu bireysel gelişim görüşüne gen seçilimcilerin varsayımlarıyla ulaşılır. Ama onların bir sorunu var; çünkü bir özelliğe gereğinden fazla esneklik (ya da kanalize olma) bahşederlerse, bu durum tek gen değişimlerinin seçilime açık alternatif fenotiplerle bağdaşmayacağı anlamına gelir. Belirttiğin gibi, büyük laflar edecek olursak, bu durum onları ara sıra kaygan bir entellektüel yokuşta bırakıyor. Gen seçilimcileri hantal robotlar, organizmaları kontrol eden genler vesaireden bahsederken, söz konusu olan genelde Isaac Asimov'un akıllı, duygusal, bazen de azizlere yaraşır robotları değil, eski moda bir kukla gösterisinin ipli kuklalarıdır. Bu özellikle, bazıları insan sosyobiyolojisinden konuşurken belirginleşir. Yine de 6. bölüme kadar bu konuya dokunmayacağız.

I.M.: Öyleyse, genlerin gelişim üzerindeki etkileriyle ilgili yazdıklarınızdan çıkaracağımız ikinci mesaj nedir?

M.E.: Temas ettiğimiz ikinci nokta, Shapiro'nun değindiği konunun tekrarıdır: gelişim sırasında DNA'yı değiştiren hücre sistemleri bir yığın organizmada bulunduğu için, çevreden gelen etkilerle DNA'nın değişebileceğini kabul etmeliyiz. Bu yüzden, DNA'yı gelişigüzel olmayan bir şekilde değiştiren sistemlere bakmalı, ne kadar ve ne tür aktarılabilir genetik varyasyon oluşturduklarını görmeli, acaba bir sonraki nesilde genetik çeşitliliği etkiliyorlar mı diye incelemeliyiz. Eğer etkiliyorlarsa, çevrenin evrimdeki rolüyle ilgili görüşümüz değişecektir.

3 Genetik Varyasyon: Körlemesine mi, Güdümlü mü, Yorumlayıcı mı?

1988'de Amerikalı mikrobiyolog John Cairns ve meslektaşları, biyoloji camiasında küçük bir bomba patlattılar. Modern Sentez'in ilk günlerinden itibaren elli yılı aşkın süredir kalıtsal varyasyonların rastlantısal ve gelişigüzel ortaya çıkan genetik değişikliklerden kaynaklandığı dogmasını biyologlar neredeyse hiç sorgulamadan kabul etmişlerdi. Yeni genetik varyantların, yani mutasyonların, bilhassa ihtiyaç duyulduğu yerde ve zamanda üretilebileceği fikriyse sapkın bir Lamarck görüşü olarak reddedilmişti. Fakat aslında bu görüşü çürütmeye yarayacak fazla bulgu yoktur elde. Yeni mutasyonların üretilme hızı çok yavaştır, yani bunları saptamak için çok sayıda hayvan ve bitkiyle araştırma yapılması gerekir; mutasyonlar gelişigüzel mi üretiliyor diye karar vermek fiilen imkânsızdır. Aynı anda çok sayıda organizmanın nispeten kolayca taranmasına izin veren yöntemler sadece bakteriler için bulunur; doğrusu da mutasyonların gelişigüzel olduğu yönündeki bulguların çoğu bu organizmalardan elde edilmiştir. 1940'lar ve 1950'lerdeki deneyler, bakterilerin yeni mutasyonlar oluşturmasında hayat koşullarının hiç etkisi bulunmadığı gibi bir izlenim yaratmıştı.

John Cairns ve arkadaşlarının 1988'de meydan okudukları görüş buydu. Daha önce yapılan deneylerin yanlış yorumlandığını ileri sürdüler. Kendi deneylerinden, bakterilerdeki kimi mutasyonların hem hayat şartlarına tepki hem de organizmanın ihtiyaçlarına göre üretildiği anlamını çıkardılar. Yani mutasyonların yaratılması bütünüyle gelişigüzel bir süreç değildi. Gelişigüzel olmayan mutasyonları bildiren ilk deneyler bunlar değildi, fakat John Cairns'in bilim camiasındaki saygınlığı, elde ettikleri bulguların önde gelen bilim dergilerinden İngiliz kökenli *Nature*'da yayımlanması sayesinde bu görüş daha fazla görmezden gelinemezdi. *Nature*'daki bu makale bilim aleminin yanı sıra popüler basında da sağanak halinde gelen tepkiler ve yorumlara yol açtı. Gelişigüzel olmayan mutasyon düşüncesi, birçok insan tarafından yerleşik Yeni Darvinci evrim kuramına karşı bir meydan okuma olarak görüldü. Kimilerinin tepkisi, tetiklenmiş mutasyonların üretimini sağlayacak mekanizmalar ileri sürmek şeklinde ortaya çıksa da, başkaları bu tür mutasyonların var olduklarını kabul etme konusunda bile son derede isteksiz davrandı. Deney sonuçlarına farklı yorumlar getirdiler; ki bunlar mutasyonların çevre koşullarına göre ortaya çıkmasını gerektirmeyen yorumlardı. Bu tartışmaların sonucunda, bütün mutasyonların rastlantıyla gerçekleşen kazalar olduğunu gösteren sağlam bulgulara ulaşılmadığı çabucak anlaşıldı. Bununla birlikte, bazı mutasyonların çevrenin

zorlamasıyla ortaya çıktığı sonucuna ulaşmak için daha fazla deney yapılması gerektiği de aynı derecede açıktı.[1]

1988'deki *Nature* makalesinin ardından gelen bütün bu iddialar ile karşıt iddiaların ayrıntılarına girmek istemiyoruz. Muhasebesini yaparsak, günümüzdeki deneysel bulguların Cairns ve meslektaşlarının muhtemelen yanıldıklarını gösterdiğini düşünüyoruz; inceledikleri mutasyonlar, oluşturdukları çevre koşullarına doğrudan bir tepki olarak meydana gelen mutasyonlar değildi. Yine de, makalelerinin göz önüne serdiği çalışmadan ve bunun ardından gelen moleküler araştırmalardan filizlenen görüş önemlidir, çünkü mutasyonlar ve mutasyon süreçleriyle ilgili görüşün basite indirgenmesi engellenmişti. Artık mutasyonların ve diğer genetik varyasyonların tamamen kontrol dışı olmadığını düşünmek için elimizde kuramsal sebeplerin yanı sıra deneysel bulgular da var.

Bu bölümde, evrimin genetik boyutunun temelini oluşturan varyasyonun nereden kaynaklandığı meselesini bütünüyle ele almak istiyoruz. Esasen iki kaynağı vardır: bir tanesi genlerde varyasyonları yaratan mutasyonlar, diğeriyse mevcut gen varyasyonlarının yeni kombinasyonlar oluşturmak üzere karıldığı cinselliktir. Çoğunlukla mutasyonlara, özellikle de gelişigüzel olmayan mutasyonlara odaklanacağız, fakat en başta eşeyli üreme aracılığıyla ortaya çıkan varyasyonlar hakkında, bu sürecin doğal seçilim tarafından nasıl şekillendirildiği konusunda bir şeyler söylemek istiyoruz.

CİNSELLİK ARACILIĞIYLA GENETİK VARYASYON

Eşeyli üreme, genetik varyasyonların en açık kaynağıdır. Bizim gibi hayvanlarda eşeyli üreme anne babada mevcut olan genlerin kombinasyonları sayesinde muazzam miktarda çeşitlilik üretir. Kişisel deneyimlerimizden bir ailedeki çocukların ne kadar farklı olabileceklerini, nadiren sadece bir babadan olduk-

---

[1] Güdümlü mutasyonlarla ilgili tartışmanın kıvılcımını çakan makale Cairns ve arkadaşlarına ait olan "The origin of mutants"tır (1988). Buna Stahl'ın "A unicorn in the garden" (1988) adlı makalesindeki özeti ve görüşü eşlik eder, kısa bir zaman sonra gözlemleri hakkındaki yorumları da gelmiştir (*Nature* 336: 218, 525, 1988; *Nature* 337: 123, 1989). Sonraki beş yıl içinde özgün çalışmaya gelen tepkiler ve ek deneylerin bazıları için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution ...*, 1995, 3. bölüm. Güdümlü mutasyonlarla ilgili daha yeni çalışmalar için bkz. Foster, "Mechanisms of stationary phase mutation ..." (1999) ve "Adaptive mutation ..." (2000); Foster ve Rosenberg, "Evolving responsively: Adaptive mutation", 2001. Cairns ve arkadaşlarının anlattığı örnekte muhtemelen uyumsal mutasyonların özel olarak tetiklenmediğinin ileri sürülüşü için bkz. Hendrickson ve arkadaşları, "Amplification-mutagenesis: Evidence that "directed" adaptive mutation and general hypermutability result from growth with a selected gene amplification", 2002; Sletcha ve arkadaşları, "Evidence that selected amplification of a bacterial *lac* frameshift allele stimulates Lac$^+$ reversion (adaptive mutation) with or without general hypermutability", 2002.

larını bildiğimiz örneklerde bile aynı batında dünyaya gelen kedi yavrularının birbirlerine hiç benzemediklerini biliyoruz. Eşeyli üremenin sonucu olan bu çeşitliliğin, anne babanın yaşadığı çevreyle uyumsal bir bağlantısı yoktur. Aynı zamanda, yavruların ileride yaşaması olası çevreyle de ilintili değildir. Çocuklarımız aksini düşünse de, otomatik olarak bizden daha üstün ya da bu dünyaya daha iyi uyum sağlamış değiller. Eşeyli üremeyle yaratılan varyasyonlar, işleve karşı, soyun şimdiki ve gelecekteki ihtiyaçlarına karşı kayıtsızdır.

Eşeyli üremeyle ortaya çıkan çeşitliliğin üç kaynağı vardır. Bunların ikisini birinci bölümde anlatmıştık. İlk kaynak, genetik yapısı eş olmayan anne ve babanın genlerinin karışmasıdır, böylece oluşan yavru ikisinden de farklı olur. Yavruların birbirinden farklı olmasını sağlayan ikinci kaynak, kromozomların yumurta ve sperm hücrelerine dağılımıyla ilgilidir. Çoğu hayvan ve bitkide kromozomlar, anne ve babadan gelen birer kromozomun oluşturduğu çiftler halindedir. Gametleri üreten hücre bölünmesi (mayoz) sırasında kromozom sayısı yarıya iner, böylece her sperm veya yumurtada her kromozomdan tek kopya kalır. Hangi kromozom setinin alınacağıysa tamamen şansa bağlıdır. Organizma, iki kopya A ile iki kopya B halinde, $A^aA^bB^aB^b$ (a, kromozomun anneden ve b, kromozomun babadan geldiğini gösterir) şeklinde yazabileceğimiz toplam dört kromozoma sahipse, gamette oluşabilecek dört kombinasyon vardır: A^aB^a, A^aB^b, A^bB^a, A^bB^b. Kromozom çiftlerinin sayısı artarsa, olasılık sayısı da doğal olarak artar. Normalde 23 çift kromozomu olan insanlarda 8.000.000'dan fazla kombinasyon mümkündür ve sperm ile yumurta oluşumu sırasında kromozomların gelişigüzel dağılımı sayesinde büyük miktarda varyasyon yaratılabilir.

Varyasyonun üçüncü kaynağı daha önce bahsetmediğimiz bir şey. Bu kaynak, genlerin "crossing-over" [çapraz değişim] olarak bilinen süreç sayesinde oluşan rekombinasyonudur [yeniden karışımı]. Mayoz sırasında her kromozom çiftinin üyeleri birbirine yaklaşır ve parça değişirler. Yani, A^a kromozomundaki genlerin dizisi $l^am^an^ao^ap^aq^ar^as^a$ ve A^b kromozomundaki dizi $l^bm^bn^bo^bp^bq^br^bs^b$ ise "crossing-over" sonrasında ortaya çıkacak kromozomlar $l^am^an^ao^bp^bq^br^bs^b$ ile $l^bm^bn^bo^ap^aq^ar^as^a$ olabilir. Birbirlerine bağlanmış ve kalıtımla birlikte aktarılan alellerin eski kombinasyonu bozulup yeni kombinasyonlar kurulmuştur. "Crossing-over" farklı üreme hücrelerinde farklı yerlerde gerçekleşebileceği için bu rekombinasyon işlemi gametlerde neredeyse sınırsız varyasyon üretebilir.

Şu ana dek söylediklerimizden, eşeyli üreme esnasında genler ve kromozomların birbirleriyle karılmasının rasgele gelişen, kontrolsüz bir süreç olduğu anlaşılabilir. Fakat bu şekilde düşünmek çok yanlıştır. Eşeyli üreme doğal seçilim tarafından türlü biçimlerde ayar yapılmış, karmaşık bir sistem olarak evrimleşmiştir. Bu sürecin canlıya bedeli ağırdır, çünkü mayoz bölünme ve gamet üretimi gibi karmaşık işlemler için, bazen de erkek cinsiyetini oluşturmak ve eş bulmak için organizmaların hem zaman hem de enerji harcamaları gerekir. Bütün bu yatırımın sonunda ortaya çıkan yavrunun gen kombinasyonu bazen o kadar zayıftır ki anne babaya kıyasla hayatta kalıp üreme ihtimali daha düşük-

tür. O halde, anne babanın genomlarının bütünlüğünü bozmamak adına neden eşeysiz üreme yapılmıyor? Neden bütün organizmalar kendileri kopyalamıyor ve masraflı erkekler üretmekten vazgeçmiyor? Eşeyli üremenin faydaları nedir?[2]

Bu sorunun kısa ve basit bir yanıtı yoktur. Cinselliğin kökeni ve sürdürülmesi evrim biyolojisinde zihinleri en çok karıştıran meselelerden biridir, bu konuda bitmek bilmez tartışmalar yapılmıştır. Bu meselenin kökeni, hasarlı DNA'yı onaran sistemlerin seçilimiyle bağlantılı olabilir, belki de DNA onarımı hâlâ en önemli işlevlerinden biridir; fakat günümüzdeki organizmalarda cinselliğin uyumsal önemiyle ilgili ortak bir kanıya varılamamış. Çok şükür, burada bütün ayrıntılara girmek zorunda değiliz, çünkü değinmek istediğimiz konu çok basit: eşeyli üremenin hem birey hem de toplum için potansiyel yararları da vardır, zararları da. Çoğu evrimci, anne babaların uyum sağlamış gen kombinasyonunu koruyan eşeysiz üremenin kısa vadede ve dengeli bir çevrede en iyisi olduğu konusunda görüş birliğindedir. Buradaki gizli engel, anne baba genomlarının sonsuza dek korunamayacağıdır. Tamamen eşeysiz üreyen soylar bile değişir, çünkü mutasyonlar kaçınılmazdır. Mutasyonların bir kısmı taşıyıcılarına zarar verir ve böylece doğal seçilim yoluyla sökülüp atılırlar, fakat çoğu kalır ve birikir. Sonuçta, uzun vadede eşeysiz üreyen soylar bozulabilir, hatta nesilleri tükenir. Tersine, eğer organizmalar eşeyli ürerse, anneden babadan gelen genlerin karışması ve rekombinasyonuyla bazı yavruların şansı yaver gider ve anne babalarına göre daha az zararlı mutasyonların biriktiği gen gruplarını alabilirler. Bu yüzden eşeyli üreme zararlı mutasyon birikmesini engelleyerek soyu korur. Diğer bir yararı ise, eğer kaynaklar için şiddetli bir yarışma varsa, eşeyli üreme sonucunda dünyaya gelmiş yavruların en azından bazıları kendilerini iyi birer yarışmacı yapacak genotiplere kavuşabilir. Orta ve uzun vadede, değişen çevre koşullarında, farklı bireylerde meydana çıkmış yararlı mutasyonları bir araya getiren cinsellik, eşeysiz üreyen soylara kıyasla daha hızlı bir evrimleşmeye yol açar.

Eşeyli üremenin potansiyel yararlarının yanı sıra zararları da olduğu için, farklı türlerde değişik ölçü ve şekillerde kullanılması şaşırtıcı değildir. Bugün gördüğümüz durum, üreme kiplerinin, değişik cinsel süreçlerin geniş bir yelpazesine sahip olduğudur. Çoğu, kısa süre önce ortaya çıkmış ve nispeten kısıtlı bir evrimsel gelecekleri olsa da, bazı canlılar cinsellik olmadan da türlerini sürdürmekte başarılı olmuştur (kamçıkuyruk kertenkele denilen *Cnemidophorus uniparens* gibi). Diğer tür ve gruplar (örneğin yaprakbitleri, mayalar, su pireleri, birçok bitki) hem eşeyli hem de eşeysiz üremiştir. Üremenin daima eşeyli olduğu örneklerde bile, türler cinselliğin hayat döngüsündeki yerine göre ayrılır. Bazıla-

---

[2] Eşeyli üremenin kökeni ve avantajları birçok kitap ve makalede anlatılır. Burada değerlendirmeye alınan düşünceler için bkz. Michod ve Levin, *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*, 1988. Cinsiyetin kökenine dair daha yeni bir kaynak için bkz. Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, 1995, 9. bölüm.

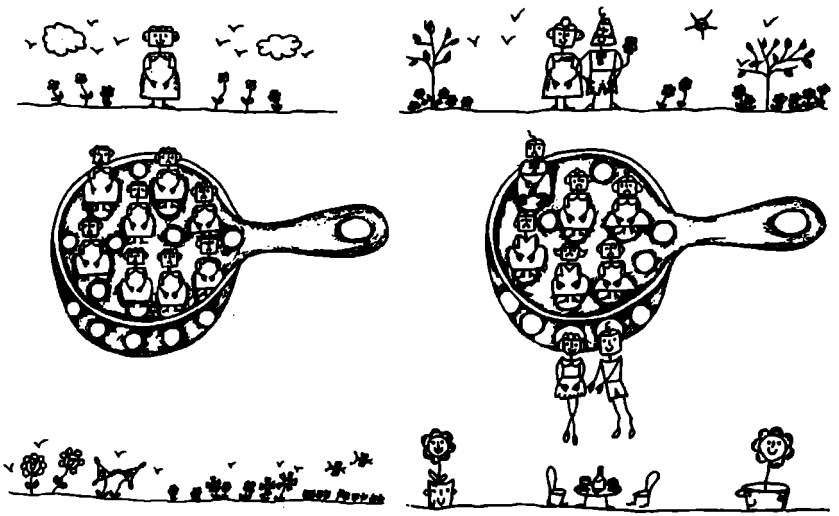
rında iki farklı cinsiyet vardır, bazılarındaysa (toprak solucanı, bahçe salyangozu gibi) aynı birey hem sperm hem de yumurta üretebilir. Çift cinsiyetli türlerde bazıları kendilerini dölleyebilirken, diğerleri eşe ihtiyaç duyar. Gamet üretiminin ayrıntılarına girecek olursak, kromozomların sayısı, yapısı ve davranışları türden türe değişir. Bir önceki bölümde bahsettiğimiz asalak kurtçuk *Ascaris*'in türlerinden birinde sadece bir çift kromozom bulunur, fakat çoğu hayvan ve bitkide kromozom sayısı iki basamaklı rakamlara ulaşır. Örneğin şempanzelerde 24 çift bulunur. Bu sayı bizim sahip olduğumuzdan bir fazla, fakat köpeklerdeki 39 çiftten çok daha azdır. Kromozomların yapısı ve davranışları da birörnek değildir. Farklı boyutlar ve şekillerde bulunurlar, ayrıca homolog kromozomlar arasındaki "crossing-over" hızı türden türe, cinsiyetten cinsiyete (dişi kelebekler ve erkek *Drosophila*'larda "crossing-over" olmaz), kromozomdan kromozoma, hatta bazen kromozomların kendi içinde bile farklılık gösterir.

Bu farklılıkların eşeyli üreme için ne anlamı var? Yanıt şudur: Birçoğunun ne anlama geldiğini bilmiyoruz, hatta herhangi bir uyumsal önemleri de olmayabilir; fakat en azından bazılarının, sonraki nesilde gerçekleşecek genetik varyasyonların miktarını belirleyen adaptasyonlar olduğu düşünülüyor.[3] Hem eşeyli hem de eşeysiz üreyen türleri ele alalım: genelde koşullar değişmiyor ve rahat bir ortamdalarsa eşeysiz ürerler, fakat işler değişip ortam şartları zorlaşırsa eşeyli üremeye geçerler. Örneğin yaprakbitleri, yaz boyunca eşeysiz üreme yapar, fakat kışa girerken eşeyli üremeye geçerler.[4] Benzer olarak su piresi *Daphnia*, çevre koşulları iyiyken eşeysiz ürer, fakat hayat zorlaşınca eşeyli üremeye geçip zorlu şartlarda hayatta kalabilecek dirençli yumurtalar üretir. Bu durum evrimsel açıdan mantıklıdır. Bireyin durumu iyi ve çevre şartları da değişmiyorsa, eşeysiz üremeyle yaratılıp aynı genlere sahip olan yavru da muhtemelen başarılı olacaktır. Öyleyse neden değiştirilsin ki? Eğer bozulmamışsa, onarma! Eşeyli üremeden kaçınmak iyi genlerin olduğu grupları korumakla kalmaz, aynı zamanda üreme hızını da ikiye katlar, çünkü erkeklerin üretilmesine gerek yoktur. Güllerinin üzerindeki yaprakbitleriyle savaşmış kişiler bilir ki eşeysiz üreme stratejisi çok başarılı olabilir. Ancak koşullar değişip yavru-

---

[3] Eşeyli üremenin farklı modelleri ve muhtemel önemleri için bkz. Maynard Smith, *Evolution Now: A Century after Darwin*, 1982; Bell, *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*, 1982; Burt, "Sex, recombination, and the efficacy of selection – was Weismann right?", 2000; Michod ve Levin, *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*, 1988. Birdsell ve Wills ise "The evolutionary origin and maintenance of sexual recombination: A review of contemporary models" (2003) adlı makalelerinde kuramların çoğunu gözden geçirip değerlendirmişlerdir. Cinselliğin uyumsal değeriyle ilgili kuramların açıklayamadığı gözlemlerden biri de *bdelloid rotifer* adlı tekhücreli su canlısının uzun süreler boyunca tamamen eşeysiz üremesidir.

[4] Yaprakbitlerinde hayat döngüsünün evrimsel önemi için bkz. Blackman, "The cloning experts", 2000.



Şekil 3.1
Eşeyli üremenin yararlarından biri. Solda, ortamın şartlarına uyum göstermiş, eşeysiz üreyen bireyden türeyen aynı genetik yapıya sahip soy, değişen şartların ayıklayıcı eleğinden geçemez ve nesli tükenir; sağ tarafta, eşeyli üreyen bireylerin çeşitlilik gösteren yavrularından birkaçı elekten geçer ve böylece soyu sürdürürler.

ların farklı bir çevreyle yüzleşme ihtimali belirirse (yaz bitince yaprakbitlerinin başına gelebileceği gibi), eşeyli üremeye yatırım yapmak daha akıllı bir adımdır. Masraflı erkeklerin üretilmesi gerekse bile, eşeyli üremeyle dünyaya gelmiş çeşitlilik gösteren yavrulardan bazıları yeni koşullarda hayatta kalabilir. Eşeyli üremeyle yaratılan varyasyonun yararını Şekil 3.1'de gösterdik.

Eşeyli üremenin diğer bir yönü, yani kromozomlar arasındaki "crossing-over" miktarının hayat koşullarına uyacak şekilde evrimleştiği yolunda bulgular var. Birörnek ve sabit ortamlarda yaşayan türlerde bu miktar azdır, oysa şartların daha zor tahmin edilebildiği ortamlarda yüksektir. Önerilen açıklamaya göre, doğal seçilim sabit koşullarda düşük rekombinasyon hızına yol açar, çünkü yavruların genotipi anne babalarınkiyle aynıysa daha başarılı olurlar. Fakat soylar sürekli çeşitlilik gösteren veya değişken koşullarla karşı karşıya kalırsa, yüksek rekombinasyon hızı seçilir, çünkü yavruların çeşitliliği, hayatta kalabilecek olanların ortaya çıkma şansını yükseltir. Aynı türe mensup toplulukların arasında ortalama rekombinasyon hızının farklılık gösterdiğini, seçilimin de rekombinasyon hızını değiştirebileceğini laboratuvar deneylerinden biliyoruz. Hatta bazı genler ve alellerin, rekombinasyonu etkilediğinden de haberdarız. Yani, ortalama rekombinasyon hızının ekolojik şartlar ve türlerin hayat tarzlarıyla bağlantılı olduğunu gösteren fazla bulgu olmasa da, rekombinasyon hızının doğal seçilim tarafından ayarlanmaması şaşırtıcı olurdu.[5]

[5] Rekombinasyon hızlarının evrimi için bkz. Maynard Smith, *The Evolution of Sex*, 1978;

Bu konudaki bilgimizde büyük boşluklar var, ama biyologlar eşeyli üremedeki birçok farklılığın uyumsal önemi olduğunu mutlak sayar. Bazı bitkilerin kendilerini döllemelerini engelleyen incelikli mekanizmalardan nasıl faydalandığını, bazı hayvanların cinsiyet değiştirmenin hangi yararını gördüğünü ya da bazı organizmaların çok sayıda yavru dünyaya getirirken bazılarının az sayıda yavrulamasının nedenlerini açıklamakta hiç zorlanmazlar. Ayrıca kromozomlarda genleri yeniden düzenleyen ve bunların rekombinasyon ihtimalini değiştiren yapısal değişimlerin seçilim açısından önemi olduğunu da söylerler. Cinsel süreçteki her varyasyonu adaptasyon kavramıyla açıklayamadıkları doğrudur, aslında bazı durumlar için de bir açıklama olmayabileceğini de kabul ederler. Buna rağmen, eşeyli üremenin ne zaman ve nasıl kullanılacağından, yarattığı varyasyonun miktarını doğal seçilimin etkilediğinden kimsenin şüphesi yoktur.

Cinselliğe dair son bir noktaya değinelim: cinsellik daima üremeyle bağlantılı değildir. Bakteriler ve virüslerde kromozom çiftleri, mayoz, gamet veya eşeyli üreme yoktur. Bununla birlikte, diğer canlılardakine benzeyen rekombinasyon mekanizmaları aracılığıyla farklı bireylerin kromozomları arasında genetik bilginin değiştokuş edildiği çeşitli cinsel süreçler bulunur. Çok şükür, burada bu konunun ayrıntılarına girmemize gerek yok. Moleküler seviyede tüm rekombinasyon işlemleri aşırı karmaşıktır. DNA parçaları gevşetilip açılır, kırılır ve tekrar birleştirilir, farklı kromozomların nükleotit zincirleri arasında bazlar birbirlerini tamamlayarak eşlenir. Bu işlemlerde yığınla enzim ve proteinin görev aldığını söylemek gereksiz. Bunların çoğu, önceki bölümde bahsettiğimiz, hücrenin doğal genetik mühendisliği sisteminin parçasıdır. Enzimler ve diğer moleküllerden oluşan bu grup, organizmanın gelişimi sırasında belirli hücrelerde özgün DNA değişikliklerini mümkün kılar. Yine de bu grubun üyelerinin en önemli rolü, evrimsel kökeni büyük ihtimalle daha temel bir görevde, yani DNA'nın bakım ve onarımında yatar. Tüm genetik varyasyonların esas kaynağı olan mutasyonlara dair bir şeyler söyledikten sonra bu konu biraz daha netleşecektir.

MUTASYONLAR SAYESİNDE VARYASYON

DNA dizisinde değişikliklerin gerçekleşmesi kaçınılmazdır. Bunlar DNA kopyalama işlemindeki hatalardan, hareketli ögelerin (sıçrayan genler) bir yerden bir yere hareket etmesiyle ortaya çıkan değişikliklerden, kendiliğinden gerçekleşen kimyasal değişimlerden, hücrenin olağan faaliyetleri sırasında üretilen kimyasalların verdiği hasarın etkilerinden kaynaklanır. Buna ek olarak x-ışınları, morötesi ışınım gibi fiziksel dış etkenler ya da hardal gazı, LSD (lysergic acid diethylamide) gibi kimyasal etkenler de DNA'ya zarar verebilir. Bu etkenlerin çoğunun kanser riskini artırdığı biliniyor; ki kanser de çoğunlukla beden hüc-

---

Michod ve Levin, *The Evolution of Sex* ..., 1988. Cinsellik, rekombinasyon, DNA tamiri arasındaki ilişki için bkz. Bernstein ve Bernstein, *Aging, Sex, and DNA Repair*, 1991.

relerindeki genetik değişikliklerle bağlantılıdır. Ama DNA değişiklikleri üreme hücrelerinde oluşursa bir sonraki nesli etkiler.

Genetik sistem aracılığıyla gerçekleşen uzun soluklu Darvinci evrimin temeli bu DNA değişikliklerindedir. Fakat burada bir çelişki mevcut, çünkü DNA değişebiliyorsa, kalıtım bilgisinin taşıyıcısı olarak DNA'nın verimliliği düşük demektir. Eğer hayatta kalmayı ve üremeyi sağlayan bilginin sadece kusurlu kopyaları aktarılsa, doğal seçilim yoluyla evrim ya hiç oluşmaz ya da çok yavaş seyrederdi. Bilgi bir parça değişebilir olduğu kadar dayanaklı da olmalıdır. O halde, kendiliğinden kararlı bir molekül olmayan DNA, bilgi taşıyıcısı ve aktarıcısı olarak nasıl bu kadar etkili oluyor?

Sorunun yanıtı şu: Organizmalarda mevcut nükleotit dizilerinin bakımını ve doğru kopyalanmasını sağlayan, DNA'yı koruyup onaran bir sürü mekanizmanın varlığı sayesinde DNA işini görebiliyor. Hücrelerde DNA'ya zarar verebilecek molekülleri temizleyip parçalayan proteinler vardır; bir hasar oluşursa bunu onaracak proteinler de mevcuttur, bazen de hasarlı dizinin başka bir yerden alınan hasarsız diziyle değiştirildiği bir rekombinasyon işlemi kullanılır. DNA kopyalanması sırasında, sentezlenmekte olan yavru ipliğe eklenen her nükleotiti doğruluğu açısından kontrol eden ve yanlışsa diziden atan sistemler vardır. Yavru iplik sentezlendikten sonra dizi okunur, uyumsuz nükleotit çiftleri düzeltilir. Bu tür okuyup düzeltme sistemleri sayesinde insan DNA'sının kopyalanması sırasındaki hata oranı sadece her on milyar nükleotitte bir civarındadır. Bunlar olmasaydı, her yüz nükleotitte bir hata oluşurdu diye tahmin ediliyor.[6]

DNA'nın bütünlüğünü koruyan bu hayret uyandırıcı sistemin, DNA'nın bakımını üstlenen genlerin doğal seçilimiyle evrimleştiği varsayılıyor. DNA bakımı açısından zayıf ve kopyalama sistemi hatalara imkân veren soylar hayatta kalamadı; çünkü durmadan değiştiler ve çoğu yıkıcı olan yeni mutasyonlar ürettiler. Bu tür soylarda büyük miktarda çeşitlilik vardı, fakat bunların kalıtımla aktarılması zordu; iyi genlerden oluşan gruplar hata payıyla aktarılıyordu. DNA bakımını üstlenen mekanizmaları daha başarılı olan soylar hayatlarına devam etti, çünkü hayatta kalıp üremelerine olanak veren genlerin kopyaları hatasız aktarıldı. Bu şekilde doğal seçilim, DNA bakımı için başarılı bir genetik mühendisliği mekanizması oluşmasını ve mutasyon oranlarının da genelde düşük seyretmesini sağladı.[7] Mutasyonlar oluşur, ama bunlara çok sık rastlanmaz.

---

[6] DNA kopyalaması ve bakımındaki tesadüfi kazalar yüzünden oluşan mutasyonların kökeni hakkındaki açıklama için bkz. Alberts ve arkadaşları, *Hücrenin Moleküler Biyolojisi*, 2002 [2008], 5. bölüm. DNA kopyalamasındaki hata oranı değerleri Radman ve Wagner'in "The high fidelity of DNA duplication" (1988) adlı makalesinden alınmıştır.

[7] Farklı organizmalarda mutasyon oranların şekillendiren evrim etkenleri hakkında daha fazla bilgi için bkz. Drake ve arkadaşları, "Rates of spontaneous mutation", 1998.

RASGELELİĞİN SORGULANMASI

Bölümün başında bahsettiğimiz meseleye artık geri dönelim. Yöneltmemiz gereken soru, acaba ortaya çıkan az sayıdaki mutasyon, genomun gözetim ve onarım sistemlerindeki kusurların sonucunda nadiren görülen rasgele hatalar mıdır, yoksa bunun ötesinde bir olgu mudur? Mutasyon belirli bir yerde ve belirli bir zamanda mı oluşur?

Biyologlar cinsellikle ortaya çıkan varyasyonların yer ve zamanının çevre etkenlerinden etkilendiğini hep kabul ettiler, ama aynı durumun mutasyonlardan kaynaklanan varyasyonlar için de geçerli olabileceğini kabul etmekte son günlere dek isteksiz davranmaları, aslında çok şaşırtıcıdır. Ortalama mutasyon hızının doğal seçilim tarafından ayarlandığını, genlerin boyut ve içerik farklılıkları sebebiyle farklı hızlarda mutasyona uğradığını kabul etmişlerdi. Fakat mutasyonların özellikle gerekli olduğu yer ve zamanda oluşabileceği düşüncesi, değerlendirmeye bile nadiren alınmıştı. Bütün mutasyonların körlemesine yapılmış hatalar ve sistemdeki üretim sorunları olduğu varsayılmıştı. Bazı mutajen etkenlerinin belirli DNA dizilerine özgü olması dışında, bu tür başka özgüllükler bilinmiyordu. Örneğin morötesi ışınımlar iki veya daha fazla timin bazının yan yana durduğu DNA bölgelerinde hasar oluşturmaya meyillidir. Fakat bu tür T-T dizileri tüm genom içine dağılmış durumdadır; bunlar farklı işlevlere sahip ve her türlü proteini şifreleyen her türlü gende bulunurlar, yani morötesinin yarattığı hasarın belirli bir işlevi olamaz. Birçok diğer mutajen de belirli bir DNA dizisine özgüdür, fakat onlar da belirli genler veya işlevlere has değildir. Genelde, mutasyonların uyumsal olmadığı ve gelişim sırasında da kontrol edilmediği varsayılır. Mutasyonlar kesinlikle hücrenin ihtiyaca yönelik oluşturduğu bir yanıt değildir. Bunlar hatadır, üstelik fenotipte herhangi bir değişikliğe yol açıyorlarsa, çoğu zaman üzücü hatalardır. Ancak çok nadiren gerçekleşen şanslı bir hata, hücre veya organizmanın soyunu sürdürme şansını artırır.

Günümüzde birçok genetikçi, şu ana dek ortaya koyduğumuz mutasyon görüşünün yetersiz olduğunu kabul etmektedir. Onlar gibi biz de, tüm mutasyonların rasgele hatalar olmadığını söyleyeceğiz; aksine bazı mutasyonlar "güdümlü"dür. "Güdümlü mutasyon" genetik jargonunun bir parçasıdır ve bu işlemin varlığı bizim ya da diğer biyologların DNA'daki değişiklikleri organizmanın ihtiyaçlarına göre yönlendiren rehber bir zekânın ya da "tanrının elinin" varlığına inandığımız anlamına gelmez. Bu düşüncelerin bilimsel mantıkta yeri yoktur (saçmalıkları yüzünden dinle de alay etmiş olurlar). İddiamız sadece, doğal seçilim yoluyla evrim sayesinde hücrelerin diğer hücrelerden veya çevreden gelen sinyallere yanıt olarak DNA'yı değiştiren mekanizmalar oluşturduğudur.

Güdümlü DNA değişiklerinin mümkün olduğunu kimse inkâr edemez, çünkü gelişim sırasında oluşurlar. Önceki bölümde bunlardan bazılarına değinmiştik. En bilindik örnek, bağışıklık sistemi hücrelerinde DNA'nın biçilip değiştirilmesidir, fakat diğer örnekler de mevcuttur. Tıpkı genlerden RNA'nın

sentezlenmesi, RNA ekleme ya da genlerdeki transkripsiyonal etkinliklerde görülen kontrollü değişiklikler gibi, kontrol altındaki bu DNA değişiklikleri de normal gelişimin bir parçasıdır. Bu değişimler yüce güçler tarafından yönlendirilmez; ama genetik evrimin ürünü olan hücre sisteminin yönetimi altındadırlar. En muhafazakâr Yeni Darvinci evrimciler bile bu tip güdümlü DNA değişiklikleri konusunda kaygılanmaz. Bunları gelişimin bir parçası olarak görür ve ardındaki mekanizmaları da ancak gelişimin evrimiyle ilişkilendirirler.

Evrimin hammaddesi olan mutasyonların bazılarının yalnızca rastlantılar sonucunda oluşmadığı görüşü, birçok evrim biyoloğunu rahatsız etmektedir. John Cairns ile meslektaşlarının bakterilerde güdümlü mutasyonlar buldukları iddiası, işte bu yüzden 1988 yılında insanları fazlasıyla huzursuz etmişti, oysa genomdaki değişikliklerin işlevsiz olmadığı düşüncesi yeni değildi ve bir süredir kimi genetikçilerin görüşlerinin merkezinde yer alıyordu. Barbara McClintock, 1983 yılında Nobel Ödülünü alırken yaptığı konuşmada şunu demişti:

> Şüphesiz ki gelecekte ilgi genomun üzerinde yoğunlaşacaktır. Hücrenin çok duyarlı bir organı olarak genom faaliyetlerini izlemesi, yaygın hataları düzeltmesi, sıra dışı ve beklenmeyen olayları algılaması, ardından da çoğunlukla kendini yeniden yapılandırarak bunlara tepki vermesi, daha fazla takdir görecek.[8]

O zamanlar McClintock'un görüşleri nispeten geleneklere aykırı olarak görülüyordu ve muhtemelen birçok evrim biyoloğunun bunlardan neredeyse haberi bile yoktu.[9] Deneysel çalışmaları sonucunda edindiği izlenime göre hücreler, genlerin faaliyetiyle oynama ya da var olan proteinleri değiştirme yoluyla baskı koşullarına karşı etkin bir yanıt oluşturamadıklarında, DNA'yı değiştiren sistemleri harekete geçiriyorlardı. Baskı yaratan ortamlarda (örneğin ani bir ısı değişimi ya da uzun süreli açlık) üretilen bu yeni genetik varyasyon *yan* güdümlüdür, çünkü çevreden gelen sinyallerle harekete geçen bu tepki ne benzersizdir ne de illa ki başarılı bir uyumsal tepkidir. Bu yeni genetik varyasyon tipi (doğası veya ortaya çıkış zaman ve yeri belirli olmayan) tamamen körlemesine varyasyonlar ile (belirli bir uyarana yanıt olarak belirli yerlerde görülüp tekrar tekrar ortaya çıkabilen uyumsal değişimler niteliğindeki) bütünüyle güdümlü varyasyonlar arasında bir yerdedir.

---

[8] McClintock, "The significance of responses of the genome to challenge", 1984, s. 800.

[9] Barbara McClintock'un genomu yeniden şekillendiren mekanizmalarla ilgili görüşlerinin ayrıntıları için bkz. Fedoroff ile Botstein, *Dynamic Genome*, 1992. Bu kitapta McClintock'un önemli makaleleri tekrar basılmıştır, araştırmaları da birlikte çalıştığı arkadaşları ve öğrencileri tarafından anlatılmaktadır. Şimdi çok moda bir konu olan genom değişikliklerinin düzenlenmesini vurgulayan ilk bilimcilerden biri Jim Shapiro'dur; bkz. Shapiro, *Mobile Genetic Elements*, 1983 ve "Natural genetic engineering in evolution", 1992. Uyumsal genetik değişimlere dair daha yeni görüşler için bkz. Caporale, *Molecular Strategies in Biological Evolution*, 1999.

Baskıyla tetiklenen mutasyonlar meselesi tartışmaya hâlâ açık olsa da, McClintock'un görüşlerinin en azından kısmen haklı olduğu gösterilmiştir.[10] Genetik varyasyonların kökeni sanıldığından kesinlikle daha karmaşıktır. Mutasyonları artık sadece, DNA bakımı ve tamirinde gerçekleşen rasgele hatalar olarak düşünemeyiz. Baskı yaratan koşulların, DNA'nın bakımı ve tamirini üstlenmiş enzim sistemlerinin işleyişini etkilediğini biliyoruz. Bu sistemlerin bazı kısımlarının DNA değişiminin yerini ve miktarını kontrol eden ögelerle zaman zaman bağlantılı olduğu görülmektedir. Peki, ama günümüzde açığa çıkarılan mutasyon türlerini hangi bağlamda tarif etmek uygun olacaktır?

Çelişkilerle dolu ve hantal terminolojisiyle insanı çileden çıkaran bu durumu açıklamaya yardımcı olması için bir düşünce deneyinden faydalanacağız. Sorunları farklı şekillerde çözen ve farklı yaşam tarzları olan üç kavim olduğunu düşleyelim. Birinci kavme mensup insanlara "muhafazakârlar" diyelim. Onların yazılı ve uzun bir tarihleri var, kavmin gençleri de bu tarihi ezberleyip geçmişten ders almaya mecburdur. Geçmişlerini kutsal sayıyorlar ve geçmişteki eylemler de Muhafazakârlar kavminin insanları için uymaları gereken bağlayıcı bir örnek olarak kabul ediliyor. Bu kavimdeki birçok kadın ve erkek, geniş arşivlerinin bakımı ve ezberlenmesiyle, kitaplardaki bilgeliğin gelecek nesillere aktarılmasıyla uğraşıyor. Hayatın değişen şartlarına yönelik yanıtlar bu kitaplarda mevcut. Gidişat değişince, muhafazakârlar atalarının durumu ele alma biçimine güveniyor ve aynı şekilde davranıyor. Bu yaklaşım genelde sorunları çözüyor, fakat hiç bilinmeyen ya da beklenmeyen bir durumla karşılaştıklarındaysa nispeten çaresiz kalıyorlar. Kavmin bazı üyeleri ancak nadiren ve o da kazara bir çözüm bularak bu acil durumu bir şekilde atlatmayı başarıyor. Hayatta kalanlar "ata" olarak kutsanıyor ve eylemleri de kutsal kitaplara ekleniyor.

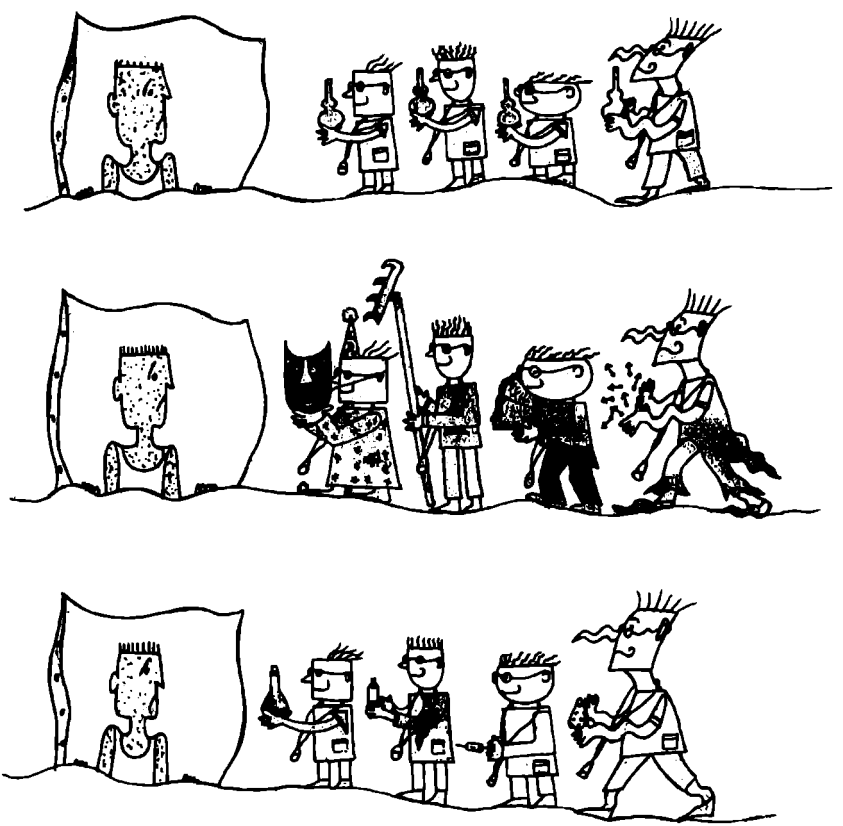
İkinci kavmin insanları, yani "Kâşifler" tamamen farklı bir felsefeye sahipler. Dünyanın kesintisiz bir akış içinde olup sık sık değiştiğini görüyor, birçok konuda geçmişten gelen bilginin kısıtlayıcı ve yanlış yönlendirici olduğuna inanarak bu tür bilgilerin unutulması gerektiğini düşünüyorlar. Çünkü şimdiki zaman ile gelecek, sürekli yeniden değerlendirme yapılmasını gerektiriyor. Kâşifler, bireysel keşfin merkezi rolünü ve önyargının olmamasını önemsiyor. Geçmiş deneyimlere benzeyen ya da tamamen yeni bir acil durumla karşılaştıklarında, herkesi yaratıcı çözümler bulmaları için yüreklendiriyorlar. Genelde çözüm getiren biri çıkıyor ve bu çözüm, kavmin tüm mensupları tarafından benimseniyor, fakat çoğunlukla çözüm bulunmadan önce birçoğu perişan olup ölüyor.

Üçüncü kavmin insanları, yani "Yorumcular" ise Muhafazakârlar gibi geçmişe saygı duyuyor, fakat onlarla aynı derecede bağlı değiller. Keşfetmeyi ve

[10] Baskıyla tetiklenen mutasyonları konu alan genel bir tartışma için bkz. Velkov, "New insights into the molecular mechanisms of evolution ...", 2002. Doğal bakteri topluluklarında baskıyla tetiklenen mutasyonları gösteren bulgular için bkz. Bjedov ve arkadaşları, "Stress-induced mutagenesis in bacteria", 2003.

geleneklerden kontrollü bir biçimde sapmayı önemsiyorlar. Felsefelerine göre, atalarının bilgeliği ilahidir ve onların kutsal sözleri daima el üstünde tutulmalıdır, fakat atalarının derin bilgeliği metaforlarla dolu bir dille yazılmıştır. Yani her nesilde ve toplumun değişen gereksinimleri göze alınarak yeniden yorumlanması gerekir, fakat yine de belirli kurallara uyulmalıdır. Kitaplarında tarif edilenlere benzer bir acil durumla yüz yüze geldiklerinde, yorum yapmaları kolay oluyor, aşağı yukarı ataları gibi tepki veriyor ve günün gereklerine göre davranışlarını bir parça yeniliyorlar. Yorumcu hayal güçlerine serbestlik tanıyor, kadim bilgelikle çelişmeyecek yeni çözümler bulmaya çalışıyorlar.

Şekil 3.2 toplumlarında bilinmeyen bir hastalığın yayılmasına bu üç kavmin verdiği farklı tepkileri gösteriyor. Muhafazakâr kavmin doktorları, kutsal kitap-



Şekil 3.2
Muhafazakârlar (en üstte), Kâşifler (ortada), Yorumcular (en altta) kavimlerinin yeni bir duruma, yani bilinmeyen bir hastalığa verdikleri tepki. Muhafazakâr doktorlar kuvvet ilacından başka bir şey önermez; Kâşifler akla gelebilecek her tür geleneksel veya alternatif tıp ilacını denerken; Yorumcular geçmişte aynı türdeki hastalıklarda işe yaramış tedavilerin benzerlerini deneyecektir.

larında bu hastalığa uyan hiçbir şey bulamıyor, yani hepsi bir tür kuvvet ilacı veriyor, işlerine devam ediyorlar. Doktorlardan biri hata yapar, görevini unutur ve rastlantıyla etkili bir tedavi bulmazsa bütün hastalar ölecektir. Kâşifler kavmindeki doktorların hastalığa yaklaşımıysa çok farklıdır. Geçmiş deneyimleri ve hastalığın belirtilerini görmezden gelerek akıllarına esen her türlü tedaviyi denerler. Hastanın insan, inek ya da ravent bitkisi olması onlar için fark etmez, hepsine aynı şekilde müdahale ederler. Hastalar çabucak ölecektir; fakat bazen herkes ölmeden önce şans eseri işe yarar bir tedavi bulunur. Üçüncü kavmin mensupları, yani Yorumcular kitaplarında bu hastalığı ararlar, tamamen buna uyan bir hastalık bulmasalar da, geçmişte benzer belirtileri gösteren hastalıklar yaşandığını görürler. Sonrasında yorumcu yeteneklerini harekete geçirir ve atalarının kullandıkları tedavileri baz alan yenilikler geliştirirler. Bazı tedaviler başarısız olsa ve kimi hastalar ölse de nihayetinde hastalığın tedavisini bulurlar.

Üç kavmin davranışının, zorlu koşullarla başa çıkmak için kullanılan olası üç biyolojik stratejiyle benzer olduğuna inanıyoruz. Birinci kavmin, yani Muhafazakârların davranışı, her durumda yerleşik fizyolojik tepkiler veya belirli güdümlü mutasyonlarla tepki verme stratejisine benzer. Bu evrimleşmiş tepkiler, soyun daha önce karşı karşıya kaldığına benzer sorunları "çözer", yani normal gelişim ile günü gününe yaşam için uygundur. Koşullar geçmiştekilere benzediği sürece bu strateji başarılı olur, fakat yeni ve tahmin edilemeyen durumlarda başarısızlığa uğrar. Ancak nadiren yapılan şanslı bir hata, yani rastlantıyla gerçekleşen yararlı bir mutasyon, soyun hayatta kalmasını mümkün kılacaktır.

Bilinmeyen ya da değişken koşullarla karşılaşıldığında, Kâşifler kavmi tarafından sergilenen davranış, rasgele mutasyon hızını artıran biyolojik stratejiye denktir. Bu strateji daima masraflıdır, çünkü bir sorunla yüz yüze gelinmesiyle bunu çözecek mutasyonun üretimi arasında hatırı sayılır bir süre geçer, üstelik bunun gerçekleşmesinden önce tetiklenmiş faydasız mutasyonlar yüzünden birçok kişi ölebilir. Fakat büyük bir toplumda işe yarayan bir mutasyonun ortaya çıkma ihtimali yüksektir, böylece soyun hayatta kalma şansı büyüktür. Topluluk küçüldükçe, neslinin tükenme olasılığı artar.

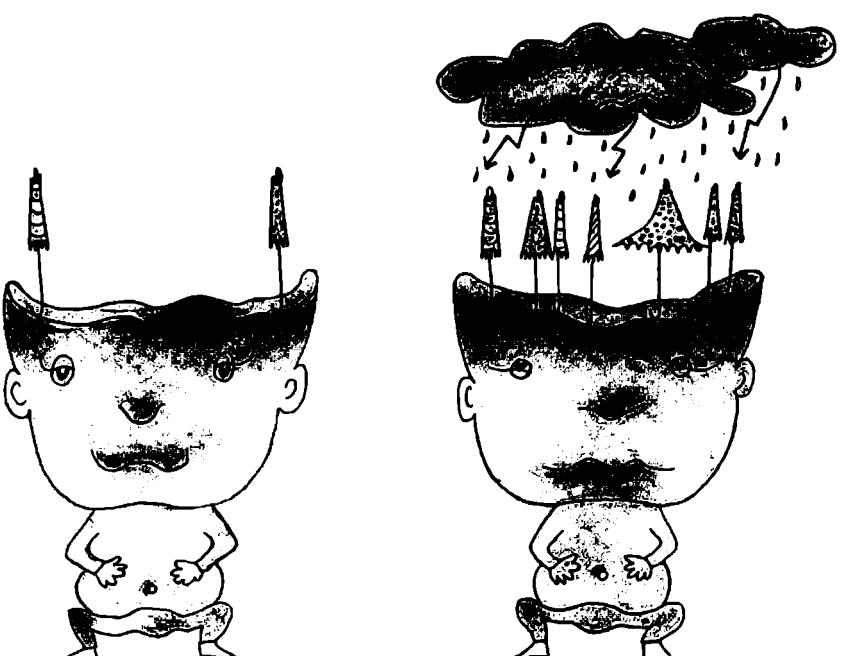
Üçüncü tür davranış, yani Yorumcuların tutumu, zor koşullara karşı ne bütünüyle rasgele ne de tamamen güdümlü mutasyonların üretildiği biyolojik durumlara benzer. Bu süreçte rasgele gerçekleşen ögeler olsa da, mutasyonların "yorumlayıcı" olarak doğdukları yer ve zaman, evrimsel geçmişe bağlıdır. Bölümün kalanında dikkatimizi aslında bu tür mutasyon süreçlerine vereceğiz, çünkü bunların evrimsel adaptasyonlarda daima önemli bir yeri olduğuna inanıyoruz.

EDİNİLMİŞ, GEREKLİ, YORUMLAYICI MUTASYONLAR?

Yorumlayıcı mutasyonları ete kemiğe büründürmek için rasgele mutasyonlar ile güdümlü mutasyonlar arasında bir yerde duran mutasyonların oluştuğu dört farklı durum anlatacağız. Örneklerin çoğu mikroorganizmalardan öğrendikleri-

mize dayanıyor, fakat anlattığımız olayların bir kısmı çoğunlukla bitkiler olmak üzere başka gruplarda da bulunur. Hepsine "yorumlayıcı" mutasyonlar desek de, dört örnekte anlatacağımız süreçler tamamen rasgele ile bütünüyle güdümlü mutasyonlar arasındaki yelpazenin farklı noktalarına denk düşmektedir.

İlk örnek, *tetiklenmiş küresel* mutasyon dediğimiz durumu içerir. Bazı organizmaların, kendilerini artık yaşayamadıkları veya üreyemedikleri bir ortamda bulduklarını hayal edin. Kurtulmaları için tek umut, şanslı bir mutasyonun yeşerip böylece zor şartlarla başa çıkmalarını mümkün kılmasıdır. Eğer mutasyon hızları düşükse, ki genelde düşüktür, içlerinden herhangi birinin hayatta kalma şansı zayıftır. Fakat baskı yaratan zorlu şartlarda şahlanan ve tüm genomdaki mutasyon hızını da artıran mekanizmalara sahiplerse, işler iyiye gidebilir. Çoğu (durumu berbatlaştıran mutasyonlar yüzünden) hızla telef olur, fakat bir ikisinin kurtarıcı bir mutasyon yakalama şansı artar. Bu durum çaresizlik içindeki fakir insanların piyango bileti almasına biraz benzer. Satın aldıkları biletler sayesinde zengin olma şansları vardır, oysa çoğu kesinlikle daha da hızlı bir şekilde beş kuruşsuz kalacaktır. Burada tanımladığımız stratejiyle, özellikle *faydalı* olan mutasyonların göreceli frekansının artmadığına dikkat edin. Buradaki tak-



Şekil 3.3
Tetiklenmiş küresel mutasyon: sol tarafta, mutasyon hızının normal koşullarda düşük olduğunu görüyoruz (az sayıda şemsiye var); sağ taraftaysa genomdaki mutasyon hızı ciddi baskı yaratan koşullarda (bulut ve fırtına) yüksektir (daha fazla şemsiye) ve bazı mutasyonlar da uyumsal olur (açık olan şemsiye).

tik, Kâşifler kavrminin sorunlarla başa çıkma yöntemine yakındır: Bir şeyin işe yarayacağı umuduyla her şeyi denemelisin. Bunu Şekil 3.3'te gösterdik.

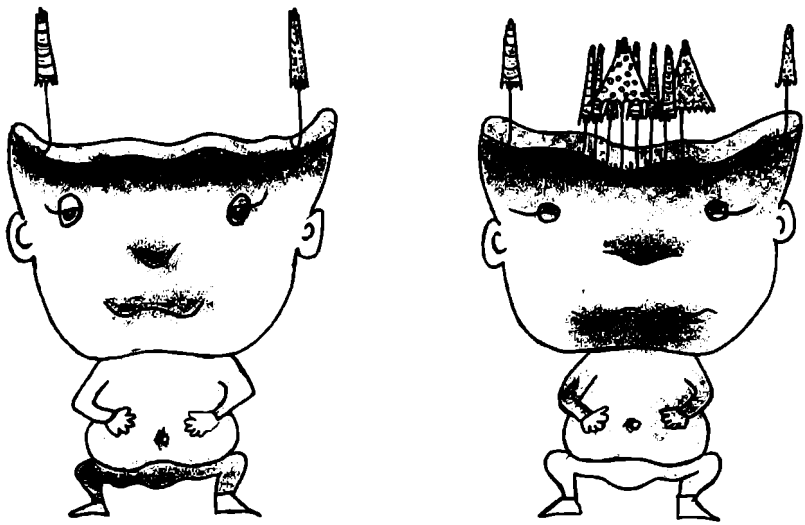
Son yirmi yıldaki araştırmalar sayesinde, bakterilerin büyüyüp üremesini tamamen durduran elverişsiz bir çevrede mutasyon hızının arttığını artık biliyoruz. Böylesi koşullar bütün genomda yeni bir mutasyon dalgası başlatır. Gerçekleşen her mutasyon rasgeledir, yani belirli bir işlev kazandırmak amacını gütmez, fakat genomun genel tepkisi, yani artan mutasyon hızı, uyumsal olabilir. Bu olay en çok bakterilerde incelenmiştir, fakat bitkilerde de benzerleri gerçekleşir. Barbara McClintock yıllar önce bitki genomundaki hareketli ögelerin baskı yaratan koşullarda topluca harekete geçtiklerini keşfetmiş ve bu olayı uyumsal bir tepki, önemli bir varyasyon kaynağı olarak nitelendirmişti.

Zorlu acil koşullarda mutasyon hızını artırmak açıkçası bazen işe yarayabilecek bir taktiktir ve faydalı bir mutasyonun oluşması da muhtemeldir. Böylece doğal seçilim, baskı ortamına tepki olarak oluşan genetik değişimleri öne çıkarabilirdi. Hayatın zorlaştığı dönemlerde, mutasyon hızını artıran mekanizmalar barındıran soyların (yani çok sayıda piyango bileti satın alanların) yok olmama ihtimali daha yüksektir. Yığınla birey telef olsa bile baskıyla tetiklenen küresel mutasyon soy düzeyinde uyumsal bir tepkidir.

Bununla birlikte, baskıyla tetiklenen mutasyonların evrimleşmiş bir adaptasyon olduğunu herkes kabul etmez; kimileri, zorlu şartlarda mutasyonların çağlamasının baskı yüzünden artan bozuklukların yan ürünü olduğunu öne sürmekte. Hücreler baskı altındayken ve özellikle de açlık çekerken, DNA bakımı ve onarımı için gerekli olan proteinleri üretemeyebilir. Besinsiz kalan hücreler, enerji tasarrufu adına DNA bakımıyla ilgilenen genlerin faaliyetini durdurmak zorunda bile kalabilir. Bu durumda hatalar oluşur ve düzeltilmeden öylece bırakılır; başka bir deyişle, çok sayıda mutasyon oluşur. Bu durumda mutasyonların ortaya çıkması sadece hücrenin yaşadığı sorunun patolojik bir belirtisidir, yani zorlu şartlara karşı beliren evrimleşmiş bir uyumsal tepki değildir.

Tetiklenmiş küresel mutasyonun evrimleşmiş bir uyumsal tepki mi yoksa rastlantıyla faydalı etkileri olan patolojik bir durum mu olduğu tartışılabilir, doğrusu tartışılıyor da, fakat gelişigüzel olmayan ikinci mutasyon tipimizin, yani *yerel hipermutasyonların* bir adaptasyon olduğu su götürmez. Tetiklenmiş küresel mutasyon örneğinde üretilen mutasyonlar rasgele değildir, çünkü faydalı olacakları bir *zamanda* ortaya çıkarlar; yerel hipermutasyon durumundaysa değişiklikler genomda faydalı olacakları *yerde* üretilir. Genomun belirli bölgelerindeki mutasyon hızı, diğer bölgelerdeki hıza kıyasla yüzlerce veya binlerce kat fazladır (Şekil 3.4) ve bunlar genetik jargonunda "sıcak mutasyon noktalarıdır". Bu sıcak noktalardaki genler, çok çeşitli hücresel işlevlere sahip ürünleri şifreler. Bu sebeple de yüksek yerel mutasyon hızı uyumsal bir tepkidir.

İngiliz genetikçi Richard Moxon ve meslektaşları yerel hipermutasyonu, menenjit hastalığına yol açan *Haemophilus influenzae* adlı bakteride incelediler. Diğer patojenlerde olduğu gibi, bu bakterinin hayatı da mücadeleyle geçer.



Şekil 3.4
Yerel hipermutasyon: sol tarafta, DNA'nın büyük bölümünde mutasyon hızının düşük olduğunu (az sayıda şemsiye) görüyoruz. Sağ tarafta, sıcak mutasyon noktasında oluşan çok sayıda mutasyon ve bir kısmı da uyumsal (açık şemsiyeler).

Vücudun farklı bölgelerine saldırıp oralarda yerleştikçe değişik mikroçevrelerle karşı karşıya gelirler, üstelik ev sahibi organizmanın bağışıklık savunmasıyla bitip tükenmeyen kavgaları da vardır. Son bölümde kısaca anlatmıştık, memelilerin muhteşem bağışıklık sisteminde kontrol altındaki DNA düzenlemeleri ve mutasyonlar sayesinde hücreler patojenlerle savaşta ihtiyaç duyulan yeni antikor tiplerinin üretimini gerçekleştirebilir. Yine de *H. influenzae,* ev sahibi organizmanın sürekli değişen savunma sistemini atlatır ve bu bedenin farklı bölgelerinde karşılaştığı çeşitli çevre şartlarıyla da başa çıkabilir. Bunu başarır, çünkü Moxon'ın deyişiyle "olasılık genleri"ne sahiptir.[11] Kolayca mutasyona uğrayan bu genler, bakterinin yüzey yapısını belirleyen proteinleri şifreler. Mutasyona çok açık oldukları için bakteri alt-toplulukları yüzey yapılarını değiştirerek ev sahibi organizmadaki farklı mikroyaşam alanlarında yaşayabilir. Üstelik ev sahibinin bağışıklık sisteminin daha önce karşılaşmayıp tanımadığı yeni yüzey molekülleri sayesinde bu bakteriler bedenin savunma sisteminden kaçabilir.

Ama bu olasılık genlerindeki yüksek mutasyon hızının dayanağı nedir? Bu genlerdeki DNA'nın karakteristik özelliği, sürekli tekrarlanan ve birbiri ardına sıralanmış kısa nükleotit dizileri barındırmasıdır. Bu yapı, DNA'nın bakımı ve

[11] Olasılık genlerindeki mutasyon açısından "sıcak bölgeler"e dair ayrıntılı bilgi için bkz. Moxon ve arkadaşları, "Adaptive evolution of highly mutable loci in pathogenic bacteria", 1994; Moxon ve Wills, "DNA microsatellites: agents of evolution?", 1999.

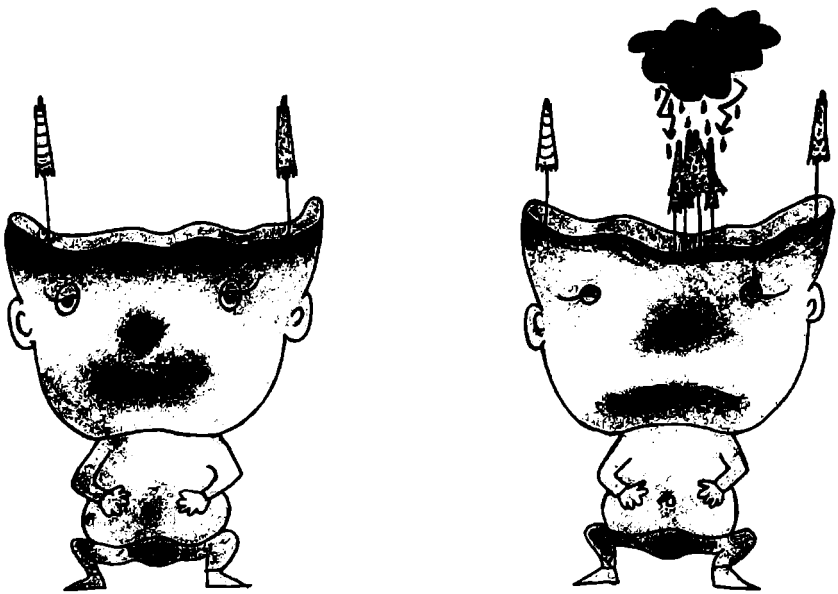
kopyalanması sırasında çok sayıda hatanın yapılmasına yol açar. Tam olarak nasıl gerçekleştiğini açıklamak için DNA kopyalaması ve tamiriyle ilgili ayrıntılı bilgi vermek gerekir. Bundan kaçınmak istiyoruz, fakat meselenin genel doğasını anlamak kolaydır. Diyelim ki DNA ipliklerinden birinde ATATATAT dizisi var. Bu dizi, karşı iplikteki TATATATA dizisiyle eşleşir. Kopyalama sırasında iki DNA ipliğinin hizadan kaydığını, böylece bir uçta eşlenmemiş AT, diğer uçta da eşlenmemiş TA nükleotitlerinin boşta kalacağını düşlemek zor değildir. Hizalamadaki yanlışlık yüzünden eşlenmemiş nükleotitler DNA bakım sistemleri tarafından diziden uzaklaştırılır ya da bunlara uyan nükleotitlerle eşleştirilmesi de diğer seçenektir. Sonuçta dizi mutasyona uğramış, iki nükleotit kadar kısalmış veya uzamıştır. Ayrıca tekrar dizileri farklı kromozom bölgelerinin birbirleriyle eşleşme, kırılıp tekrar birleşme şansını artırarak varyasyonların oluşma ihtimalini yükseltir. Tekrar sayısı artabileceği veya azabileceği için bu tip mutasyonlar kolayca geri döndürülebilir, yani soylar bir fenotipten diğerine sık geçiş yapar.

Olasılık genlerinde görülen mutasyon süreci için uygun bir terim bulmak zordur. Moxon bunu "ayırıcı" mutasyon olarak addeder; "hedeflenmiş" mutasyon terimi de uygun olabilir. Ne dersek diyelim, bunun doğal seçilimin bir ürünü olduğu konusunda fazla şüphe yoktur: uygun genlerde yüksek mutasyon hızı yaratacak DNA dizilerine sahip soylar, değişime nispeten kapalı dizilere sahip olanlara kıyasla hayatta kalmakta daha başarılı olacaktır. Hedeflenmiş bölgedeki DNA değişiklikleri rasgele olsa bile mutasyonların hedef gözetmesinin ilk önce uyumsal bir özgünlüğü vardır.

H. influenzae bakterisindeki olasılık genleri, türünün tek örneği değildir. Benzer olarak, mutasyona uğrama eğilimlerine göre seçilime uğramış DNA dizileri içeren ve mutasyona bir hayli açık genler, ev sahibi organizmanın bağışıklık sistemiyle bitmez bir savaş halinde bulunan başka patojenlerde de vardır. Avlarını yakalamak veya kendilerini yırtıcılardan korumak amacıyla zehir kullanan yılan, salyangoz türlerinde de böylesi genler bulunur.[12] Zehir genlerinin yüksek mutasyon hızı, hayvanın değişen avcılardan, avlardan geri kalmamasını, avcıların ve avların zehire karşı geliştirdikleri evrimleşmiş direncin üstesinden gelmesini sağlayan bir adaptasyon olarak düşünülmektedir.

Şimdi anlattığımız yüksek mutasyon hızlarının, değişen fizyolojik şartlara cevaben oluşturulan kontrol altındaki tepkiler olmadığı açıkça anlaşılmalıdır. Bunlarda mutasyonlar sürekli olur. Olasılık genlerindeki mutasyonlar ise yalnızca evrim bağlamında "edinilmiş"tir, herhangi bir fizyolojik anlamda değil. Fakat üçüncü tip mutasyon sürecimiz olan *tetiklenmiş yerel* mutasyon değişen şartlara tepki olarak gerçekleştiği için farklıdır (Şekil 3.5). Bu olayda mutasyon hızında küçük bir artış görülür (herhangi bir yerdeki ortalama mutasyon hızının beş on katı kadar), fakat mutasyonlar özellikle organizmanın yeni durumla başa

[12] Caporale "Mutation is modulated: Implications for evolution" (2000) adlı yazısında salyangoz ve yılanlarda mutasyona açık kromozom bölgeleriyle ilgili kısa ayrıntılar verir.

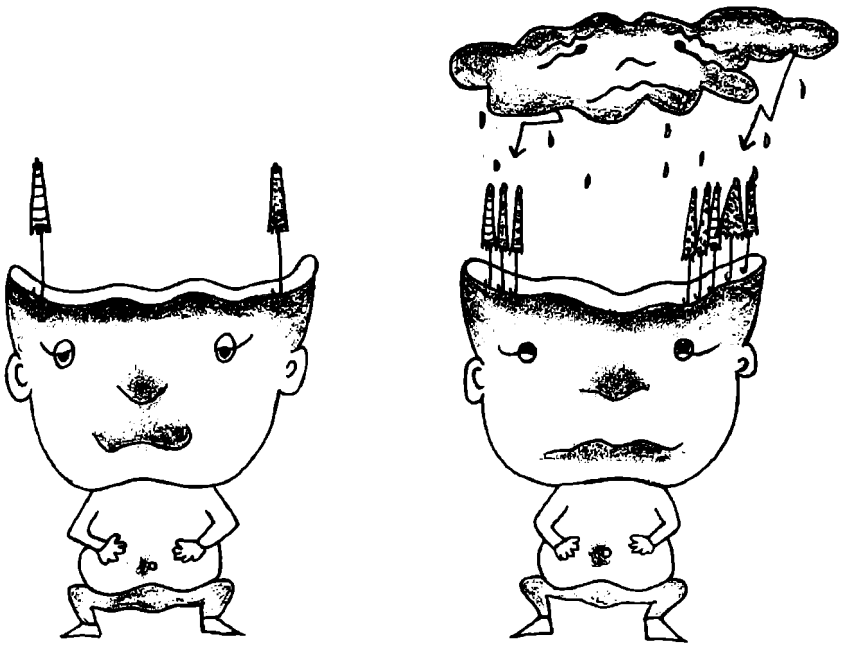


Şekil 3.5
Tetiklenmiş yerel mutasyon: sol tarafta normal şartlardaki mutasyon hızını görüyoruz (az sayıda şemsiye); sağ tarafta baskı şartlarına (yerel fırtına) tepki olarak mutasyon hızında gerçekleşen yerel artış, uyumsal bir mutasyon meydana getirmektedir (açık şemsiye).

çıkması gereken genlerinde oluşur. Bu yüzden mutasyonlar hem çevre şartları tarafından tetiklenmiştir, hem de günü kurtaracak genlere özgüdür. Bu mutasyon tipi asla rasgele değildir. Bu mutasyonlar hem gerekli hem de edinilmiştir.

Barbara Wright, bağırsak bakterisi *Escherichia coli* (*Escherichia* kelimesi zor telaffuz edildiği için her yerde *E. coli* diye bilinir) ile yaptığı çalışmalarda gelişigüzel olmayan bu tip mutasyonlar bulmuştur. Deneylerini anlamak için bakteriler kısmi açlık çekerken hücreyi koruyan ve biraz daha uzun yaşamalarını sağlayan birçok mekanizmanın işler hale geldiğini aklımızda tutmalıyız. İyi günlerde etkin olan genler durdurulur, çünkü bu genlerin ürünleri üreme için kullanılır; normalde eylemleri gereksiz ve bir tür israf olduğu için baskı altında tutulan genler ise bilhassa harekete geçirilir. Bolluk zamanlarında faaliyeti durdurulan genler arasında amino asit sentezinde yer alan genler de bulunur, çünkü normalde amino asitler besin içinde mevcuttur. Bununla birlikte, belirli bir amino asitin yetersiz olduğu durumlarda ilgili gen faaliyete geçer ve böylece hücre kendisi için amino asit üretir.[13]

[13] *E. coli* üzerindeki deneysel çalışmaları için bkz. B. E. Wright ve arkadaşları, "Hypermutation in derepressed operons of *Escherichia coli* K12", 1999. Arkadaşlarıyla beraber incelediği olayın evrimsel yorumu için bkz. B. E. Wright, "A biochemical mechanism



Şekil 3.6
Tetiklenmiş bölgesel mutasyon: sol tarafta normal koşullardaki mutasyon hızı (az sayıda şemsiye); sağ taraftaysa mutasyon hafif baskılı koşullar (yumuşak seyreden fırtına) altında ve bazı belirli bölgelerde hızını artırıyor.

Barbara Wright, amino asit genlerinden birinin kusurlu kopyasında mutasyonlar aradı. Gen hatalı olup işlevsiz bir ürün ortaya çıkardığı için amino asit kıtlığı söz konusu olduğunda, sadece geni faal hale geçirmek hücreyi kurtarmaya yetmiyordu; aynı zamanda kusurlu geni değiştirecek bir mutasyona da gerek vardı. Çeşitli genetik hokkabazlıklar sayesinde Wright, gerekli amino asitin mevcut olduğu ve bakterilerin gümbür gümbür çoğaldığı ortamdaki mutasyon hızı ile amino asitin yeterli olmadığı durumlardaki mutasyon hızını karşılaştırdı. Zor şartlarda bakteri güçbela hayatta kalabiliyordu. Şartların zorlaştığı ortamda kusurlu gendeki mutasyon hızının normalden çok daha yüksek olduğunu buldu, en önemlisi de artan mutasyon hızı sadece belirli bir gene özgüydü. Bu örnekte mutasyonların artması iki etkenin bir araya gelmesine bağlıdır: ilki, geni faaliyete geçiren amino asit kıtlığıdır; ikincisi de kriz zamanlarında ortaya çıkan hücresel acil durum sinyalidir. Bu iki etkenin sonucunda, kriz şartlarıyla ilgilenen gen mutasyona daha açık hale gelir ve böylece hücrenin hayatta kalmasını

---

for nonrandom mutations and evolution", 2000. Datta ve Jinks-Robertson'ın mayalarla yaptığı çalışmayı anlattıkları "Association of increased spontaneous mutation rates with high levels of transcription in yeast" (1995) adlı makaleleri artan mutasyon hızının yüksek transkripsiyon düzeyiyle bağlantısının bakterilerin tekelinde olmadığını gösterir.

mümkün kılacak şanslı bir mutasyonun gerçekleşme ihtimali artar.

Dördüncü ve son yorumlayıcı mutasyon süreci tipine *tetiklenmiş bölgesel* mutasyon denebilir (Şekil 3.6). Bu tip mutasyonların hakkında pek bir şey bilinmiyor, daha önce anlattığımız kategorilerin kimileriyle örtüşen özellikleri olabilir, fakat bu mutasyon süreci özellikle ilginçtir, çünkü çokhücreli organizmalarda keşfedilmiştir. Bazı koşullardaki bir değişiklik, örneğin ısının kısa süreliğine önemli bir artış göstermesi, belirli bir gen grubundaki mutasyon hızını onlarca kat yükseltir. Üretilen mutasyonların uyumsal olmadıkları sanılıyor, fakat bu süreç belirli çevre şartlarına özgü ve aynı zamanda benzersiz olduğu için kimse gelişigüzel olduğunu söyleyemez. Bu olay baskıya karşı bir adaptasyon mu veya günümüzde adaptasyon değilse geçmişte öyle miydi, elbette bilmek isteriz. Fakat maalesef bilmiyoruz.

Bu tip geçici bölgesel mutasyonlar hardal bitkisi *Brassica nigra*'da bulundu.[14] Isı şoku rRNA (ribozomlarda yer alan RNA'lar) şifreleyen birçok DNA kopyasından bir kısmının kaybına yol açar. Bu genom tepkisinin uyumsal önemi açık değildir. Gen kaybının gerçekleştiği bireyde üreme başarısının arttığına dair hiçbir bulgu yoktur. Bununla birlikte, gen kopyalarının sayısındaki düşüş sonraki nesile aktarılır, çünkü olay beden hücrelerinde oluşmuş olsa da, bunların bir kısmı üreme hücrelerini oluşturmaktadır. rRNA'nın ve diğer tekrarlayan dizilerin kopya sayısındaki benzer kalıtsal değişimler, keten bitkisi farklı beslenme koşullarına taşındığında da bulundu. Şu an için bu mutasyonun mekanizması bilinmiyor, fakat tekrarlayan dizilerde gerçekleşmesi bir rekombinasyon sürecinin işlediğini gösterir.

Tablo 3.1'de, şimdiye kadar anlattığımız çeşitli mutasyon kategorilerini özetledik. Tabloya bakarsanız, birçok DNA değişikliği tipinin "gelişigüzel" veya "güdümlü" terimlerinin anlamına tam uymadığını görürsünüz. Açıkça güdümlü tepkiler olan gelişim sırasındaki özgün ve uyumsal tepkiler ya da açıkça gelişigüzel veya körlemesine gerçekleşen çeşitli türlerdeki rastlantısal hatalar konusunda zorluk yoktur, fakat bu iki uç nokta arasındaki alacakaranlık kuşağına giren birçok ilginç örnek var. Bir uçta "aşırı körlemesine", diğer uçtaysa "aşırı gelişimsel" genetik değişimlerin olduğu bir değişim ekseni bağlamında düşünürsek, "yorumlayıcı" olarak nitelediğimiz mutasyonlar bu ikisinin arasında bir yerde duruyor. Mutasyon hızında baskıyla bağlantılı küresel artış sonucunda oluşan değişikliklere benzeyen bazı mutasyonlar eksenin körlemesine değişim ucuna yakındır, oysa belirli fizyolojik değişimler sonucunda oluşan yerel ve bölgesel mutasyonlar yarı güdümlüdür, yani eksenin gelişim ucuna yakın dururlar.

---

[14] Schneeberger ve Cullis, "Specific DNA alterations associated with the environmental induction of heritable changes in flax" (1991) adlı makalelerinde baskıyla beraber kenevir bitkisinde bölgesel mutasyon hızının arttığını gösterirlerken; Waters ve Schaal da "Heat shock induces a loss of rRNA-encoding DNA repeats in *Brassica nigra*" (1996) makalelerinde anlattıkları gibi benzer sonuçları *Brassica*'da elde etmişlerdir.

Tablo 3.1

GENETİK DEĞİŞİMİN TİPİ	BELİRLİ BİR GEN VEYA BÖLGEYE Mİ ÖZEL?	TETİKLENMİŞ Mİ? KONTROL ALTINDA MI?	DEĞİŞİM TİPİNİN UYUMSALLIĞI	DNA DEĞİŞİKLİĞİNİN TİPİ
Klasik körlemesine mutasyon	Hayır	Hayır	Yok	Bazlarda değişim, kopyalama ve tamirde hatalar, hareketli ögelerin faaliyeti, kopma ve tekrar birleşme vs.
Tetiklenmiş küresel mutasyon	Hayır	Evet, aşırı baskı yaratan ortamlarda	Yok, ama genel mutasyon hızının artması uyumsal olabilir	Körlemesine mutasyon hızının genel artışı
Yerel hipermutasyon	Evet	Hayır	Evet	DNA dizisi organizasyonu belirli bölgeleri mutasyona daha açık hale getiriyor
Tetiklenmiş yerel mutasyon	Evet	Evet, aşırı olmayan baskı altında	Evet	Belirli faal genlere yönelik mutasyon
Tetiklenmiş bölgesel mutasyon	Evet	Evet, değişen çevre koşullarında	Yok (bilindiği kadarıyla)	Belirli tekrarlayan DNA dizisi bölgelerine yönelik mutasyon
Gelişimsel	Evet	Evet, gelişim sinyallerinin kontrolünde	Evet	İncelikli genom değişiklikleri ve kesin tanımlanmış bölgelerde mutasyonlar

Yerel mutasyonlarda gelişigüzelliğin bir ölçüsü vardır, fakat bu gelişigüzellik bir hedefe yöneliktir, çünkü bu değişiklikler genomda belirli yerlerde ve bazen de belirli koşullarda ortaya çıkar. Bu mutasyonlar özellikle ilginçtir, çünkü bunlar muhtemelen uyumsal mutasyonlardır. Devasa bir samanlıkta (büyük bir genom) iğne (son derece nadir faydalı mutasyon) arayıp bulma sayesinde gelecek evrimsel kurtuluş yerine, samanlığın yeri kesin olarak bilinen ve küçücük bir köşesinde iğne aranır. Aramak yine de gerekir, fakat bu arayış artık körü körüne değildir. Hücrenin mutasyonlar sayesinde bir çözüm bulma şansı yükselir, çünkü evrimsel geçmişinin oluşturduğu sistem nerede ve ne zaman mutasyon yaratılması gerektiği hakkında akıllı ipuçları sağlamaktadır.[15]

[15] Uyumsal mutasyon hızlarının evrimi için bkz. Metzgar ile Wills, "Evidence for the adaptive evolution of mutation rates", 2000; Caporale, "Mutation is modulated: Implications for evolution", 2000.

EVRİMLEŞMİŞ GENETİK TAHMİNLER

Mutasyonların bazen yerel olduğunu ve çevre ya da gelişim kontrolü altında bulunduğunu gösteren bütün bu deneysel bulgular elimizde olmasaydı bile, bu beklentiye sahip olabilirdik, çünkü söz konusu evrim savları çok güçlüdür. Canlılar dünyasında tek bir şey dışında, yani varyasyon yaratma süreci dışında her şeyin evrimin ürünü olduğuna inanmak çok tuhaf olurdu! Organizmaların, mevcut genetik varyasyonlardan bir karışım ortaya çıkaran cinselliği kullanma şekli, yeri ve zamanının doğal seçilim tarafından biçimlendirildiği konusunda kimsenin şüphesi yok; yani benzer seçilim baskısı, mutasyonların varyasyon yaratma yöntemi, yeri ve zamanını mutlaka etkilemelidir. Aslında, faydalı olabilecek ögeler hakkında ölçülü tahminler yapan mutasyon yaratma sistemlerinin, doğal seçilim tarafından öne çıkarılacağını zihinde canlandırmak zor değildir. Bizce, organizmaların bilgiye dayalı tahmin yapma yeteneğine dair bir seçilim olduğu görüşü makuldur, tahmin edilebilir ve geçerliliği de deneylerle onaylanmıştır. Amerikalı genetikçi Lynn Caporale'nin dediği gibi "şans hazırlıklı olan genoma güler".[16] Hazırlıklı olmak elbette evrimsel bir süreçtir!

İnsan bütün mutasyonların rasgele hatalar olmadığı kabul ettiğinde, fizyolojik ya da gelişimsel adaptasyonlar ile evrimsel adaptasyon arasındaki ilişkiyi farklı görmeye başlar. Bizler bunları çok farklı ögeler olarak düşünmeye alışkınız: Fizyolojik ve gelişimsel değişimler *direktifler* ile gerçekleşir, yani hücrelerde veya organizmalardaki olaylar iç ya da dış kaynaklı düzenleyici sinyallerle kontrol edilir; evrimsel değişim *seçilim* ile gerçekleşir, yani kimi kalıtsal varyantlar diğerlerine yeğ tutulur. Biyoloji felsefecilerinin jargonunda, fenotipi belirleyen fizyoloji ile gelişim süreçleri "yürürlükteki nedenler"dir, doğal seçilimi ya da evrim geçmişinde fenotipi oluşturan diğer ögeleri de içeren evrim süreçleri ise "esas nedenler"dir.[17]

Yine de eğer kalıtsal varyasyonların bir kısmının yaratılması fizyolojik veya gelişimsel kontrol altındaysa, yürürlükteki nedenler ile esas nedenler birbirlerinden ne kadar uzaktır? Evrimi sadece gelişigüzel yaratılmış varyasyonların seçilimi olarak görmek yanlıştır, çünkü evrim direktifli süreçleri de içerir. Gördüğümüz gibi, fizyoloji/gelişim ile evrim arasındaki ikilik, yürürlükteki nedenler ile esas nedenler arasındaki ikilik inanmamız istendiği kadar mutlak değildir. Birbirlerinin sahasına geçerler. Bir uçta tamamen şansa dayalı varyasyonlar üzerinde etki eden seçilim süreçleri bulunurken, diğer uçtaysa tamamen fizyolojik veya gelişimsel özellikler taşıyan ve hiçbir seçilimin olmadığı

---

[16] "Şans hazırlıklı olan genoma güler" cümlesi, Caporale'nin *Molecular Strategies in Biological Evolution* (1999) adlı esere yazdığı önsözün başlığıdır.

[17] Evrimde direktifli süreçler ile seçici süreçler arasındaki ayrım için bkz. Jablonka ve Lamb, "Bridges between development and evolution", 1998. Biyolojide yürürlükteki neden ile esas neden için bkz. Mayr, *The Growth of Biological Thought: ...*, 1982.

direktifli süreçler vardır. Gerçek dünyadaki süreçlerin büyük kısmını bu iki uç arasında buluyoruz. Bu süreçler değişen ölçülerde hem direktif hem de seçilim içerir. Bağışıklık sisteminin gelişiminde oluşan değişiklikler gibi gelişime bağlı kimi değişikliklerin içinde seçilim de sahne alırken, öte yandan özellikle bakteriler ve bitkilerde gerçekleşen evrime bağlı kimi değişimlerin direktiflerle harekete geçen bileşenleri olabilir. Başka bir deyişle, Darvinci evrim Lamarckçı süreçler içerebilir, çünkü seçilimin etki ettiği kalıtsal varyasyonların işlevi tamamen körlemesine değildir; bir parçası hayat şartlarına tepki olarak hayata geçirilmiş ya da "edinilmiştir".

Kalıtsal varyasyonların kökeni hakkındaki bu görüş, birinci bölümde tartıştığımız bir konuyu, Dawkins'in eşleyiciler (genler) ve araçlar (beden) için ortaya koyduğu ayrımı etkiliyor. Dawkins'e göre, kalıtımın, varyasyonların ve evrimin birimi gendir, öte yandan beden de gelişimin birimidir. Gen (yani eşleyici) kendisini taşıyan bedeni (araç) kontrol eder, fakat gelişim sırasında bedende oluşan değişimden etkilenmez. Fakat çeşitli bulguların da desteklediği gibi, bedende olanlar genlerde değişiklik yaratan süreçleri de etkileyebiliyorsa, eşleyiciler ve araçlar arasındaki ayrım bulanıklaşır. Gelişim, kalıtım ve evrim aralarında ayrım yapılamayacak kadar birbirlerine bağlıdır.

SÖYLEŞİ

I.M.: Savınızı özetlemeye çalışayım. Esas noktanız, bir zamanlar düşünüldüğü gibi bütün mutasyonların rastlantıyla ortaya çıkan ve genlerde şansa dayalı değişimler olmadığıdır. Mutasyonların ortaya çıkışı, zamanı, yeri ve miktarı bazen organizmanın içinde bulunduğu koşullara bağlıdır. Bunun sebebi, çevrenin zorlamasıyla genomu değiştirebilen evrimleşmiş sistemlerin var olmasıdır. Doğru anlamış mıyım?

M.E.: Evet. 9. Bölüm'de bu sistemlerin nasıl evrimleşmiş olabileceğiyle ilgili daha çok şey anlatacağız.

I.M.: Harika. O halde, görüşünüzü desteklemek için ileri sürdüğünüz ilk savla başlamak istiyorum. Kimi canlılar cinselliği ancak nadiren kullanırken, bazı hayvanların ve bitkilerin daima eşeyli üreme yapmalarının evrimsel sebeplerini düşünmek zor değildir demiştiniz; bazı bitkiler çoğunlukla kendilerini döllerken kimi bitkilerin bunu asla yapmaması, ya da bazı kromozom bölgelerinde neredeyse hiç rekombinasyon gerçekleşmezken, diğer bölgelerde çok fazla olması da kolaylıkla gerekçelendirilebilir. Sonra, geçmişte oluşmuş doğal seçilimin ne zaman ve ne kadar varyasyon yaratılacağını cinsel süreçler aracılığıyla etkilediği görüşünden evrim biyologları hoşnut olduğu için, mutasyonlar sayesinde yaratılan varyasyonlar için de aynısının kabul edilmesine kuramsal bir itiraz olamayacağını ileri sürmüştünüz. Bir varyasyon çeşidinin üretim süreci doğal seçilim tarafından şekillendirilmişse, neden diğeri için de aynı şey

geçerli olmasın? Mantıklı olduğunu kabul ediyorum, fakat makul savlar ne kanıttır ne de bulgu. Bana öyle geliyor ki varyasyon yaratan bu iki sistem bir şekilde bağlı olsaydı iddianız güçlenir. Böyle bir bağ var mıdır? Cinsellik ve mutasyon arasında mekanik bir bağ bulunuyor mu?

M.E.: Evet, hücre düzeyinde ve belirli bir ölçüde bağlantı bulunuyor. Mayoz sırasında kromozom bölgelerinin değiştokuşuyla oluşan gen rekombinasyonuna, yani "crossing-over"a yol açan mekanizma mutasyonlarla bağlantılıdır. Hücrelerin DNA tamir yöntemleriyle bağlantılı olan bu konu son derece karmaşıktır. 9. Bölüm'de bu ilişki hakkında daha fazla şey anlatmamız gerekecek. Rekombinasyonu kontrol eden enzim sistemleriyle yorumlayıcı mutasyon üreten sistemler arasında bir örtüşmenin varlığından bahsetmek temkinli bir yanıt olacaktır. Bu örtüşmenin tam boyutları henüz bilinmiyor.

I.M.: Çevre koşullarının mutasyonları etkilediği kadar rekombinasyonu da etkileyebildiği anlamına mı geliyor bu? Bünyelerinde hem eşeyli hem de eşeysiz üreme seçenekleri barındıran ve hayat zorlaşınca eşeyli üremeye geçen ilginç canlılar dışında bu konu hakkında fazla bir şey söylemediniz. Sanırım bu durum tetiklenmiş küresel mutasyonlara denk geliyor, çünkü çok sayıda varyasyon faydalı olabilecekleri bir dönemde yaratılıyor. Elinizde daha özgün bir örnek var mı? Tetiklenmiş yerel ya da bölgesel mutasyona denk olabilecek, belirli kromozom bölgelerinde baskıyla birlikte rekombinasyonun da arttığı bir örnek biliyor musunuz?

M.E.: Meyve sineği *Drosophila*'da artan ısının yarattığı baskı genel rekombinasyon hızını yükseltir.[18] Özellikle ilginç olan, bazı kromozom bölgelerinin rekombinasyona daha açık hale gelmesidir. Örneğin minik dördüncü kromozom gibi, normalde asla rekombinasyona girmeyen bölgelerde birdenbire rekombinasyon işlemleri başlar. Çoğunlukla rekombinasyona girmekte çok isteksiz olan kimi bölgelerin rekombinasyon hızında otuz kat artış oluşur. Yani ayrım gözetmeyen bir süreç değildir. Fakat rekombinasyondaki bu yerel artışların uyumsal bir avantaj sağladığı henüz açıklığa kavuşturulmamıştır.

I.M.: Bütün bu tetiklenmiş genom değişiklikleri, moleküler biyolojinin ana dogmasıyla nasıl bağdaşıyor? Organizmanın yaşamı süresince gerçekleşen olayların, sonraki nesilde gerçekleşen genetik varyasyonların miktarını ve tipini etkilediğini söyleyip duruyorsunuz. Fakat ana dogma geçerliyse, proteinlerden RNA'ya ve DNA'ya doğru geriye bilgi akışı yoktur. Öyleyse organizmanın

---

[18] Çevre koşullarının rekombinasyon hızına olan etkileri için bkz. Hoffman ve Parson, *Extreme Environmental Change and Evolution*, 1997. *Drosophila*'da sıcaklık baskısının rekombinasyonu nasıl etkilediği için bkz. Grell, "Heat-induced exchange in the fourth chromosome of diploid females of *Drosophila melanogaster*", 1971; "A comparision of heat and interchromosomal effects on recombination and interference in *Drosophila melanogaster*", 1978.

bütünü düzeyinde olan bir şey, ki bununla elbette proteinler kastediliyor, sonraki nesli nasıl etkiler? Bunun için bir tersine translasyon, yani proteinlerden DNA'ya bilgi aktarım mekanizmasının mevcut olduğunu varsaymamız gerekmez mi? Kesinlikle böyle bir şey olamaz!

M.E.: Ana dogmanın, gelişim sırasında ortaya çıkan ve hayat şartlarına yönelik adaptasyonların bir sonraki nesile aktarılan bilgiyi etkileyemeyeceği anlamına geldiği eski bir savdır. Özellikle 1960'lı yıllarda kullanılmıştır. Bilgi aktarımının tek yönlü doğası (DNA'dan proteine doğru, ama aksi yönde gerçekleşmez) o zamanlar anlaşılmıştı. Örneğin John Maynard Smith 1966 senesinde şöyle yazmıştı: "Ana dogmanın en büyük erdemi, Lamarckçıların yapmak zorunda olduğu şeyi açıklığa kavuşturmasıdır. Lamarckçılar bu dogmayı çürütmeye mecburdur."[19] Modern Sentez'in kurucularından biri olan Ernst Mayr de geçenlerde bu görüşü yansıtmış ve ana dogmayı "edinilmiş karakterlerin kalıtımının tabutundaki son çivi" olarak tanımlamıştı. Fakat günümüzdeki bilgilerin ışığında her ikisi de hatalıdır. Tersine translasyon, edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılması için şart değildir, çünkü çoğu "edinilmiş karakter", proteinlerin amino asit dizisinde herhangi bir değişiklik gerektirmez. Şartların değişmesine hücre tepki verirse ne olacağını düşünelim. Hücrede ne değişir? Değişen, bir proteinin amino asit dizisi midir? Genelde hayır. Hangi genler faaliyete geçecek ve hangileri duracak, değişen şey budur. Çeşitli proteinlerin dizisi değil, *miktarı* değişir. Tersine translasyonun, bu tür farkları aktaracak kudreti yoktur. Edinilmiş değişimi yansıtan genetik farklılık, protein şifreleyen DNA dizisinde değil düzenleyici bölgede görülmelidir. Hücresel bir tepki, değişen bir amino asit dizisini gerektirse bile, bu fark değişen ekleme işleminin ya da translasyonun sonucudur, DNA'nın şifre barındıran dizisindeki bir değişiklikle ilgisi yoktur. Yani edinilmiş değişikliği yansıtan genetik değişimler, protein şifresi taşıyan dizileri değil, gen faaliyetini düzenleyen dizileri etkilemeye meyillidir. Gen faaliyetinin kontrolünü tetikleyen genetik değişiklik tipleri genin kopya sayısını ya da kontrol bölgelerindeki nükleotit dizilerini ya da genin kromozom üzerindeki yerini değiştirir. Yorumlayıcı mutasyonlarda sıklıkla gördüğümüz olay budur.

I.M.: Bu durum, aklıma bir anlamda birbirlerinin zıttı olan iki soru getiriyor. İlki: madem bu kadar iyi, o halde neden bu kadar az? Güdümlü veya yarı-güdümlü mutasyonlar organizmalara bu kadar yarar sağlayabiliyorsa, örneklerini bulmak neden böyle zor, bunu kastediyorum.

M.E.: Anlattığımız düşünce deneyi, sorunuzu kısmen yanıtlıyor. Muhafazakârlar kavminin her zaman aynı şeyi yapma stratejisi, ancak olaylar kendi-

[19] Lamarckçı kalıtımın, ana dogmayla uyumsuz olduğunu söyleyen iddia için bkz. Maynard Smith, *Evrim Kuramı*, 1966 [2002], s. 66. Benzer bir iddia da Ernst Mayr tarafından Adam Wilkins'e verdiği bir röportaj sırasında dile getirilir; bkz. Wilkins, "Interview with Ernst Mayr", 2002, s. 965.

sini tekrarlarsa etkili olur. Küçücük bir fark barındıran yeni bir şey bile ortaya çıksa, işe yaramaz. Benzer olarak, bir değişime karşı *incelikle* güdümlenmiş mutasyon tepkisi, hücrenin sorunları için iyi bir çözüm değildir, çünkü tamamen aynı olan çevre koşulları genelde tekrar tekrar ortaya çıkmaz. Dolayısıyla, ince ayar yapılmış, güdümlü mutasyon sistemlerinin sıklıkla evrimleşmesini beklemiyoruz. Değişken şartlara yanıt olarak ortaya çıkan en etkin genom tepkisi, bilgiye dayalı tahmini ve bu tahmini temel alan yenilikleri, yani yorumlayıcı mutasyon sistemlerini temel alarak oluşur. Haklarında hâlâ çok az şey bilsek bile gün geçtikçe, özellikle bakterilerde daha fazlası keşfediliyor.

I.M.: Bunun zıttı olan diğer soruma gelelim. İkinci bölümde, genler ile karakterler arasındaki ilişkinin ne kadar karmaşık olduğunu vurgulamıştınız. Gendeki değişimin herhangi bir etkisi varsa, özellikle çokhücreli organizmalarda farklı etkileri olabileceğini söylemiştiniz. Eğer böyleyse, yeni bir mutasyon bir hücre türünde, diyelim ki karaciğer hücresinde faydalı olurken, diğer bir hücrede, örneğin sinir hücresinde zararlı etkiler gösterebilir. Birçok koşulu hesaba katarsak mutasyonun ortalama etkisi muhtemelen kötü olacaktır. Yorumlayıcı mutasyonlar dediğiniz şeylerin büyük kısmı bile bir parça sorunlu görülüyor. Herhangi bir güdümlü mutasyonun, her çevre koşulu ve her hücre tipinde organizmaya iyi hizmet etme ihtimali bana düşük görülüyor. Belki de rasgele ortaya çıkan bir mutasyonunki kadar düşük. O halde güdümlü veya yarı-güdümlü mutasyonlar bulmayı neden bekleyelim ki?

M.E.: Burada çok temel bir meseleye parmak basıyorsun. Herhangi bir tetiklenmiş mutasyon aracılığıyla karakterlerin uyumsal değişime uğraması için, organizma seviyesindeki bir değişim, gen seviyesinde eşdeğer bir değişim yaratmak üzere geri bildirimde bulunmak zorundadır. Çokhücreli karmaşık organizmaları düşünürsek bu işlemi zihinde canlandırmak zordur. Bakterilerde ya da diğer tekhücreli organizmalarda, hücrenin durumundaki değişikliğin genomu uyumsal açıdan etkileyebileceğini düşlemek zor değildir. Amino asit katlığı sırasında *E. Coli*'nin amino asit biyosentezi mekanizmasındaki kusurlu genin mutasyon hızının artışından bahsetmiş ve bu tür bir genom tepkisinin (tetiklenmiş mutasyonun "yerel" türü) örneğini vermiştik. Fakat mutasyonlar burada bile bir hayli hedeflenmiş olsa da, hedefteki bölgede gerçekleşen değişiklikler gelişigüzeldir. Fakat, haklısın: bir sistem karmaşıksa ve genler ile çevrenin arasındaki etkileşim genlerin fenotip üzerindeki etkilerini dolaylı hale getiriyorsa, organizmadan DNA'ya bilgi aktarımı pek olası değildir. Tersine translasyon olmaması için bu da başka bir sebeptir. Değişime uğramış proteinden bu proteini şifreleyen DNA dizisine bilgi aktarılabilse bile, bu olay ancak gen/protein/karakter ilişkisinin çok basit olduğu nadir durumlarda uyumsal bir değişikliğe yol açardı ve söz konusu ilişki çoğunlukla bu kadar basit değildir.

I.M.: Yani organizma karmaşıklaştıkça, güdümlü genetik değişikliği mümkün kılan sistemlerin ortaya çıkma ihtimali azalır, öyle mi?

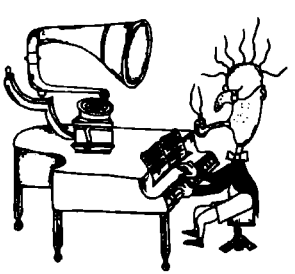
M.E.: Hem evet hem de hayır. Güdümlü genetik değişikliklerin karmaşık organizmaların *içinde* bulunduğunu unutmamalısın. Bağışıklık yanıtı için bunlara ihtiyacımız var. Bunlar uyumsal değişikliklerdir, çünkü sadece bir hücre tipiyle sınırlandırılmışlardır. Yani bizim gibi organizmalarda bile, kontrollü genom değişiklikleri yapacak temel mekanizmanın var olduğu yadsınamaz. Yine de bildiğimiz kadarıyla, bu mekanizma nesilden nesile aktarılan genlerde güdümlü değişiklikler üretmek için kullanılmaz. Bunun sebeplerinden biri, mutasyonlar genomda gerçekleşiyor olsa bile hücresel etkileşim ağlarından ötürü karmaşık organizmalardaki "güdümlü" mutasyonların organizmanın bütününde "rasgele" bir etki yaratması olabilir.

I.M.: Kimi mikroorganizmalar, hayat koşullarının etkisiyle değişmiş genetik bilgiyi aktararak bir parça Lamarckçı evrim gerçekleştirmelerini mümkün kılan sistemler evrimleştirmiş olsa bile daha karmaşık organizmaların bunu yapamadığını ima ediyorsunuz. Haklı mıyım?

M.E.: Her ne kadar olasılık dışı olarak nitelemesek de, karmaşık organizmaların döllerine aktardıkları genlerde tetiklenen uyumsal değişikliklere olanak veren sistemlere sahip olmasını muhtemel bulmuyoruz. Evrim açısından bakacak olursak, çokhücrelilerin durumu tuhaftır. Bir taraftan, tetiklenmiş ve "edinilmiş" kimi özelliklerin aktarımının faydalı olacağı birçok durum vardır. Fakat öte yandan, DNA'da tetiklenmiş değişimler aracılığıyla uyumsal bilginin aktarabilme seçeneği, artan biyolojik karmaşıklıkla beraber azalır.

I.M.: Öyleyse, karmaşık organizmaların Lamarckçı evrim geçirmediğini kabul mü ediyorsunuz?

M.E.: Asla. Başka bir yerde dediğimiz gibi, kalıtımla aktarılan her şey genetik değildir. Nesilden nesile *genetik-ötesi* seviyede bilgi aktarımı yapan sistemler vardır. Bu sistemlerde, yaşam süresince görülen adaptasyonlar, organizmanın bir sonraki nesile aktardığı bilgiyle çok daha doğrudan eşleşmektedir. Sonuçta karmaşık organizmalar, edinilmiş karakterlerden bir kısmını genetik-ötesi kalıtım sistemleri aracılığıyla aktarabilir. Yani Lamarckçı evrim bunlar için kesinlikle mümkündür. Önümüzdeki üç bölüm boyunca, bu kalıtım sistemlerini anlatacağız, yani epigenetik, davranışsal ve simgesel sistemlerden bahsedip bunların evrimsel değişimi hem doğrudan hem de dolaylı olarak nasıl etkileyebileceklerini göstereceğiz.



II. Kısım

DİĞER ÜÇ BOYUT

Bireyler arasındaki bütün kalıtsal farklılıklardan sadece DNA'nın sorumlu olduğu görüşü günümüzde insanların kafasında öyle yer etmiş ki bundan kurtulmak zor görünüyor. Kalıtımı ve evrimi anlamak için genetik olmayan kalıtım sistemleri aracılığıyla gerçekleştirilen bilgi akışının gerçekten önem taşıdığı ileri sürüldüğündeyse ortaya iki sorun çıkmaktadır. Birinci sorun, çoğu insanın her şeyi açıklamak için genetik sistemi yeterli görmesidir. Ockham usturasına başvururlar: Eğer bir sistem her şeyi açıklıyorsa, neden başka bir açıklama arayalım ki? İnsanlar, genetik olmayan kalıtım sistemlerinin var olduğunu açıkça gösteren deneysel veri yığınından kaçılamayacağını kabul etseler bile, bunları ve bunların evrimdeki önemini değerlendirmekte zorlanmalarıysa ikinci sorundur. Genetik sistem hakkındaki bilgi birikimimiz hepimizi şartlamıştır. Diğer kalıtım sistemlerine de genetik sistemin özelliklerini yakıştırmaya ve onları da genetik sistem tarafından belirlenmiş kavramlarla değerlendirmeye meyilliyiz. Elbette bunu yapmamalıyız, fakat düşünme alışkanlıklarımızı değiştirmek zordur.

Yıllar önce, bakış açımızı meslektaşlarımıza, öğrencilere anlatmaya çalıştığımız epey korkutucu ve çoğunlukla başarısız geçen birkaç teşebbüsten sonra, genetik sistemin yanında farklı kalıtım sistemlerinin nasıl çalışabileceğine dair bir analoji bulduk. Birçok kişiyi tatmin eder görüldüğü için burada tekrarlıyoruz. Kâğıda yazılı notalarla temsil edilen müzik parçalarını, yani partisyonları ele alalım. Partisyon nesilden nesile aktarılırken defalarca kopyalanır. Kopyalama sırasında nadiren düzeltilmeyen hatalar doğar, belki de küstah bir kopyalayıcı bazen ufak tefek değişiklikler yapar, fakat bu küçük ve az rastlanan değişiklikler dışında müzik parçası nesilden nesile yazılı olarak sadakatle aktarılır. Partisyon ile müzik arasındaki ilişki, genotip/fenotip ayrımına benzetilebilir. Sadece genotip (partisyon) nesilden nesile aktarılır, fenotip (belirli bir performans, parçanın o anki yorumu) aktarılmaz. Genotipteki değişimler (mutasyonlar) aktarılır, fakat fenotipteki değişimler (edinilmiş karakterler) aktarılmaz.

Müzik aktarımının yeni yolları bulunana dek durum böyleydi. Kayıt ve radyo yayını teknolojileri, performansları kaydetme, düzeltme, kasetlere ya da

plaklara kopyalama, yayınlama suretiyle bunların aktarılmasını mümkün kıldı. Artık bu yeni teknolojiler sayesinde yazılı partisyonlar gibi müziğin anlık yorumları da aktarılabiliyor. Genotip/fenotip analojisi bağlamında düşünürsek, kayıt ile yayın sistemleri, partisyondaki "genotip" direktifleri yerine, müzik parçalarının "fenotip"ini aktarır. Fenotip, yani belirli bir performans, yazılı partisyondaki notalardan, müzisyenlerin becerisinden, müzik aletlerinin doğasından, genel müzik kültüründen vesaireden etkilenir. Fenotipin aynı zamanda, şef ile müzisyenlerin partisyonun daha önce dinledikleri yorumlarından, yani önceki fenotiplerden etkilenmesi de önemlidir. İki aktarım sistemi arasındaki ilişki çoğunlukla tek yönlüdür. Partisyondaki değişim performansı etkiler, oysa performans çoğunlukla partisyonu değiştirmez. Bununla birlikte, ara sıra performans da partisyonu değiştirebilir: müziğin özellikle herkesçe sevilen bir yorumu, tekrar çalınmasını kolaylaştırmak adına partisyonun nota değişiklikleri içeren bir versiyonunun ortaya çıkmasını sağlayabilir. Bu durumdaysa fenotip genotipi etkilemiş demektir. Her halükarda, yeni bilgi akışı kanallarının açışı, yani yeni teknolojilerin gelişimi müziğin çalınma biçimini etkileyebilir.

Kayıt-yayın bilgi aktarım sistemi, partisyon kopyalamaktan tamamen farklı bir teknolojiye dayanır, önümüzdeki üç bölüm boyunca anlatacağımız kalıtım sistemleri de aynı şekilde, DNA sisteminden bütünüyle farklıdır. Bunlar, DNA'lı aktarım sisteminin (yazılı partisyon) *yerini* tutmaz; ona ek olarak işlev görürler. Genetik sistem, değerlendirmeye alacağımız genetik-ötesi sistemlerin organizasyonu da dahil olmak üzere tüm biyolojik organizasyonun temelidir, fakat bu ek sistemler farklı tipteki bilgi varyasyonlarının aktarımına olanak verir. Varyasyonlar, daha yüksek bir organizasyon düzeyinde, yani hücre, organizma ya da grup seviyesinde görülür. Bunlar genetik seviyesindeki varyasyonlardan oldukça bağımsız olabilir, tıpkı performans kayıtlarındaki varyasyonların partisyondaki varyasyonlardan bağımsız olabileceği gibi. Partisyonlar gibi genetik sistem de olasılıkların menzilini belirler. Bu menzil genişse, birçok kalıtsal fenotip çeşidi oluşturmak mümkünse, bunları etkileyen doğal seçilim sayesinde ilginç birçok evrim olayı görülebilir.

Önümüzdeki üç bölüm boyunca, birbirinden epey farklı olan kalıtım sistemlerini anlatacağız. Hepsi de fenotip varyasyonlarının nesilden nesile aktarılmasını mümkün kılmaktadır. 4. Bölüm'de, hücresel kalıtım sistemlerinin evrimsel önemine bakıyoruz. 5. Bölüm'de insanlar dışındaki hayvanların davranış aktarımına odaklanacak ve bu tür aktarımın evrim için ne anlama geldiğini göreceğiz. 6. Bölüm insanların simgesel sistemleri ile kültürel evrim hakkında olacak. Şimdilik, mümkün olduğu kadarıyla genetik sistemdeki varyasyonları, ayrıca da farklı kalıtım sistemlerinin hem birbirleriyle hem de genetik sistemle etkileşimlerini görmezden geleceğiz. Bütün bu konulara üçüncü kısımda değineceğiz.

4 | Epigenetik Kalıtım Sistemleri

Kişinin karaciğer, deri ve böbrek hücreleri farklı görünür, farklı tepki verip farklı işlevler görürler; bununla birlikte tüm bu hücrelerdeki genetik bilgi aynıdır. Az sayıda istisna dışında, özelleşmiş hücreler arasındaki farklar genetik değil, epigenetiktir. Bu farklar, her hücre tipinin gelişimi sırasında gerçekleşen olayların, faal hale getirilecek genleri ve bu genlerin ürünlerinin etkileme ve etkileşim içine girme şekillerini belirlemesi sonucunda ortaya çıkar. Özelleşmiş birçok hücrenin kendine özgü fenotipi uzun süre koruyabilmesinin yanı sıra yavru hücrelere de aktarabilmesi dikkate değer bir olgudur. Karaciğer hücreleri bölündüğünde ortaya çıkan yavru hücreler de karaciğer hücresidir; böbrek hücrelerinin yavruları böbrek hücresidir. Gelişim sırasında DNA dizisi değişmeden kalmış olsa bile, hücreler kendisinden türeyecek hücrelere aktarabilecekleri bilgiyi her şeye rağmen ediniyor. Bu tür bilgi, *epigenetik kalıtım sistemleri* (kısaca EKS'ler) olarak bildiğimiz sistemler aracılığıyla aktarılır. Kalıtım ve evrime dair ikinci boyut işte bu sistemlerdir. Bu arada yeri geldiği için epigenetik ile epigenetik kalıtımın aynı şeyler olmadığını vurgulamamız gerekir; biz bu bölümde epigenetiğe değil, epigenetik kalıtıma odaklanıyoruz. Epigenetik daha geniş bir konudur ve epigenetiğin daha genel bazı özelliklerini 7. Bölüm'de inceleyeceğiz.[1]

1970'lerin ortalarına dek, epigenetik kalıtımın varlığı güçbela tanınmıştı. Gelişim biyologları, hücrelerin nasıl farklılaştığını bulmak için yoğun çaba gösterdiler. Onlar genleri faal hale getiren veya durduran sinyallerle, hücreleri bir yerde belirli bir işlev için özelleştirirken başka bir yerde farklı bir işleve kavuşmasını sağlayan olaylar zinciriyle ilgileniyorlardı. Hücrelerin özelleşmiş rollerine nasıl kavuştukları meselesi mercek altındaydı, oysa bu sorunun bir parçası olan ve uygun genlerin faaliyeti durdurulup yeniden başlatıldığında hücrelerin epigenetik durumlarını nasıl hatırlayıp döllerine aktardığı meselesiyle pek ilgilenilmiyordu. 1975'te, nispeten spekülatif iki makale muhtemel bir çözüm

---

[1] Bu bölümde bahsedilen konu başlıklarıyla ilgili çok daha ayrıntılı bilgi için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995; "Epigenetic inheritance in evolution", 1998. Waddington 1940'larda uydurduğu "epigenetik" teriminin "fenotipi hayata geçiren gen ürünleri ile genler arasındaki nedensel ilişkileri inceleyen biyoloji dalı için uygun bir isim" olduğunu ileri sürer: bkz. Waddington, "The basic ideas of biology", 1968, s. 99. Kavramın daha sonraki dönüşümü için bkz. Holliday, "Epigenetics: An overview", 1994; Wu ve Morris, "Genes, genetics, and epigenetics: A correspondence", 2001; Jablonka ve Lamb, "The changing concept of epigenetics", 2002.

önererek bu soruna dikkat çekti. Britanyalı iki biyolog Robin Holliday, John Pugh ve bir de Amerikalı Arthur Riggs birbirlerinden bağımsız olarak, genlerin faal hale getirilmesi ve durdurulmasını, hatta bu durumun gelecek nesillerdeki hücrelere aktarılmasını mümkün kılan bir mekanizma öne sürdüler. Görüşleri çok ilgi uyandırdı, nispeten yavaş bir başlangıçtan sonra, hücre belleği ile epigenetik kalıtıma dair çalışmalar tavana vurdu.[2] Epigenetik kalıtımın anlaşılmasının, klonlama ve genetik mühendisliği projelerinin başarısı için yaşamsal öneme sahip olacağının kavranılmasıyla birlikte bu çalışmalar daha da hızlandı.

Günümüzde epigenetik alelade bir kelime olmuştur ve biyologlar EKS'lerin varlığı ile gelişim ve tıptaki öneminin farkındalar. Ama bu sistemlerin evrimde de belirgin bir rolü olduğunu kabul etmek konusunda bir gönülsüzlük vardır. O yüzden, EKS'lerin evrimi nasıl etkilediğini göz önüne serecek başka bir düşünce deneyine başvuracağız. Anlatacağımız senaryo, genetik varyasyonlar hiç olmasa bile kalıtsal epigenetik varyasyonlar sayesinde evrimin mümkün olduğunu gösterecektir. Herhangi bir yanlış anlaşılmadan kaçınmak için, hikâyemizi anlatmaya başlamadan önce genetik varyasyonların evrimdeki önemini küçümsemediğimizin altını çizmeliyiz. Bu düşünce deneyinden sadece, genetik olmayan hücresel kalıtım sistemiyle aktarılan varyasyonları temel alarak evrimsel değişim hakkında düşünmenin mümkün olduğunu göstermek için faydalanıyoruz.

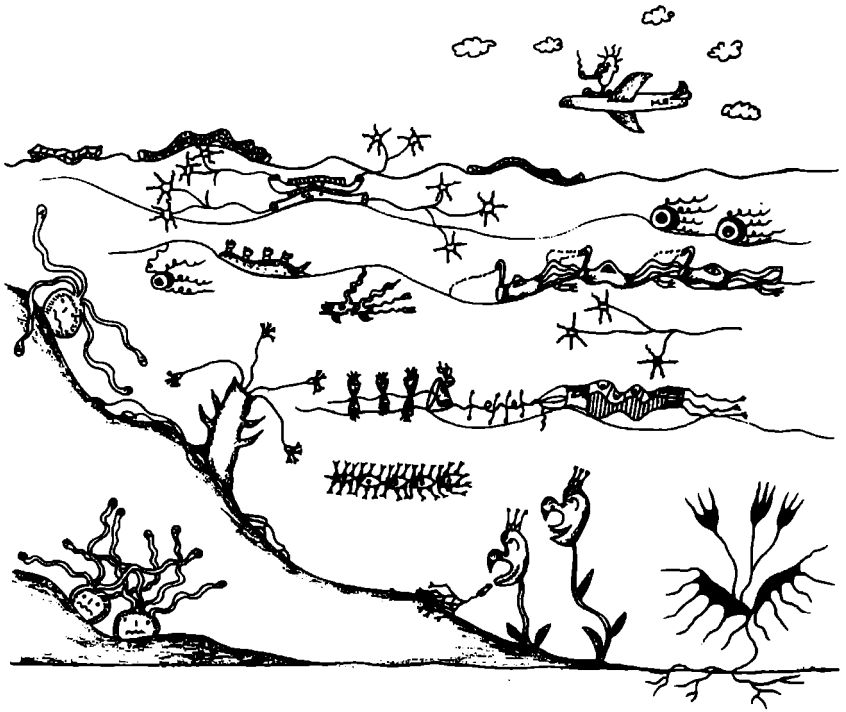
JAYNUS'TA EVRİM

Gezegenimizden çok uzak, fakat çok farklı olmayan Jaynus gezegeninde hayat olduğunu düşleyelim. Oradaki organizmalar bir hayli çeşitlilik gösteriyor. Yapılarının karmaşıklığı denizanasınınkini aşmasa bile her türlü inanılmaz biçime, davranışa sahipler (Şekil 4.1). Jaynus'taki bütün yaratıklar eşeysiz üreme yapıyor: Yerküredeki hayvanlar ve bitkilerin gamet üretmesini sağlayan mayoz hücre bölünmesi gibi bir olgu orada mevcut değil ve herhangi bir eşeyli üreme şekli de yok. Fakat yerküredeki gibi orada da çeşitli eşeysiz üreme tipleri var. Bazı yaratıklar bedenlerinden tomurcuk çıkararak çoğalırken, diğerlerinin büyük kısmında çoğalma, kopan tek bir hücrenin bölünmeye başlayıp yetişkin hale ulaşmasıyla mümkün oluyor; az sayıdaki yaratık ise farklı bireylerden gelen hücrelerin birleşerek bir tür embriyo oluşturması ve ardından da bu embriyonun gelişim sürecine girmesiyle çoğalıyor.

Jaynus organizmalarının genetik sistemi DNA temelli, ayrıca kopyalama, transkripsiyon ve translasyon işlemleri dünyadaki gibi gerçekleşiyor. Bununla

---

[2] Hücre belleği sistemindeki DNA metillenmesi ile ilgili ilk iddialar için bkz. Holliday ve Pugh, "DNA modification mechanisms and gene activity during development", 1975; Riggs, "X inactivation, differentiation and DNA methylation", 1975. Epigenetik araştırmalarının tarihi ve şu anki durumu için bkz. Urnov ve Wolffe, "Above and within the genome: Epigenetics past and present", 2001.



Şekil 4.1
Jaynus gezegenindeki canlı türleri.

birlikte, Jaynus yaratıklarının DNA'sında sıra dışı bir özellik var. *Tüm organizmaların DNA dizileri tamamen aynı.* Tekhücreli minik bir yaratık olan en basit organizmadan, pervaneye benzer devasa koloniler oluşturan kurtçuklara dek hepsinin DNA'sı birbirinin tıpkısı. Genomları büyük ve karmaşık, fakat hiçbir organizma evrensel standart diziden sapmaz, çünkü DNA'yı kontrol edip mutasyon taşıdığından şüphelenilen her hücreyi yok eden hücresel sistemler var.

Jaynus organizmalarının evrim tarihi yaklaşık iki milyar yıl önce başlamış. O çağda gezegenimizden büyük bir parça kopmuş ve ufalanarak meteorlar oluşturmuştu. Yerkürede evrimleşmiş basit hayat biçimleri içeren bu meteorlardan biri, canlı yüküyle birlikte (elbette canlılığının askıya alındığı bir durumda) Jaynus'a ulaştı. Kimi organizmalar hayatta kalabildi, Jaynus'taki koşullar hayatın yeşermesine imkân verdiği için çeşitli tekhücreli veya çokhücreli biçimlere kavuşacak şekilde evrimleştiler. Günümüzdeki bu canlıların hepsi ortak bir atadan türemiştir. Yüzebilen ve koloni oluşturan, şilte benzeri bu canlının genomu, günümüzdeki tüm organizmaların genomuyla aynıydı. Doğal seçilim sayesinde bu atadan türeyen canlılarda genetik olarak sapma gösteren hücreler için bir tür "intihar" sistemi evrimleşti, fakat yine de bugün etrafta dolaşan

çeşitli organizma türlerine can vermek üzere birbirlerinden ayrıldılar. Farklı yaşam alanlarına uyum gösteren orijinal "şilte"de, kalıtımla aktarılıp birikebilen yapısal ve işlevsel değişiklikler ortaya çıktı. Fırtınalı denizin sığ kesimlerinde türün bazı bireyleri düz kayalara tutundular ve bir "gövde" ile ışığı, enerjiyi, Jaynus gezegeninde kendiliğinden sürekli oluşan organik maddeleri soğuracak yaprak benzeri yapıları evrimleştirdiler. Bu bireylerin özgürce yüzen kardeşlerine göre bir avantajı vardı. Kolayca dağılmıyor, besinleri ve diğer maddeleri hızla içlerine alabiliyorlardı. Böylece doğal seçilim, adaptasyonların bu doğrultuda birikmesini sağladı. Diğer daha açık yaşam alanlarındaysa orijinal şilte küçük toplara bölündü. Bu topların dış çeper hücreleri hızlı hareket eden kamçılar oluşturdular; bu durumdaki soylardan biri tekhücreli canlılar oluşturana dek parçalanmaya devam etti. Tekhücreli bu canlı çok hızlı bölünüyor ve diğer türler üzerinde asalak bir yaşam tarzı sürüyordu.[3]

Şimdi de yerküreli bilginlerin Jaynus'a gelip buldukları canlıları incelemeye başladıklarında neler olacağını düşünelim. Jaynus'taki yaşamın yerküredeki yaşama benzerliğinden ve özellikle de DNA kalıtım sisteminin varlığından yola çıkarak organizmaların evrimsel geçmişlerinin ilk dönemlerini çabucak tahmin edebilirlerdi, fakat bu canlıların aralarında genetik farklılık olmaması onları şaşırtır, ilkin konuyu anlamalarını güçleştirirdi. Genom sabit kaldıysa, hem solucan benzeri hem de bitki benzeri canlılar, basit bir ortak atadan nasıl evrimleşebilirdi? Jaynus yaratıklarının toplumlarında kalıtsal fenotip çeşitliliği konusunda kıtlık yaşanmamakta ve morfolojik tiplerin ("türler") arasındaki kalıtsal farklar da müthiş, fakat bu kalıtsal farklılıkların temeli ne olabilir?

Başlangıçtaki kısa bir kafa karışıklığı ve kuşku döneminden sonra, bilimciler hücresel kalıtım sistemlerine, yani EKS'lere odaklandılar. Yerküredeki organizmalarla yapılan çalışmalardan ötürü bu sistemlere zaten aşinaydılar. Jaynus'taki canlıların sistemlerini inceleyen bilimciler, bu organizmalardaki tüm kalıtsal varyasyonların ve evrimin çok sofistike durumdaki hücresel kalıtım sistemlerine dayandığını keşfettiler. Hücrelerin işlevleri ve mimarisindeki, hücresel süreçlerdeki varyasyonlar nesilden nesile aktarılabiliyordu. Bazen de çoğalma tarzına göre, dokular ve organların yapılarındaki varyasyonlar da aktarılıyordu. Hem koşullara tepki veren sistemler hem de aktarım sistemleri olarak EKS'lerin ikili rolü olduğu için, bilimciler güdümlü ya da yorumlayıcı varyasyonların Jaynus'taki rolünün yerküreye kıyasla çok daha büyük olduğu sonucuna vardılar.

EKS'lerin ikili rolünü daha sonra ayrıntılarıyla açıklayacağız. Ama şimdi, düşünce deneyimize devam edelim, DNA temelli kalıtım aracılığıyla evrimi te-

---

[3] Çoğu Jaynus yaratığının tekhücreliler gibi üremesinin evrimsel nedenleri vardır. Hayat döngüsünde tekhücre aşamasının avantajı için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 8. bölüm; Dawkins, *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*, 1982, 14. bölüm.

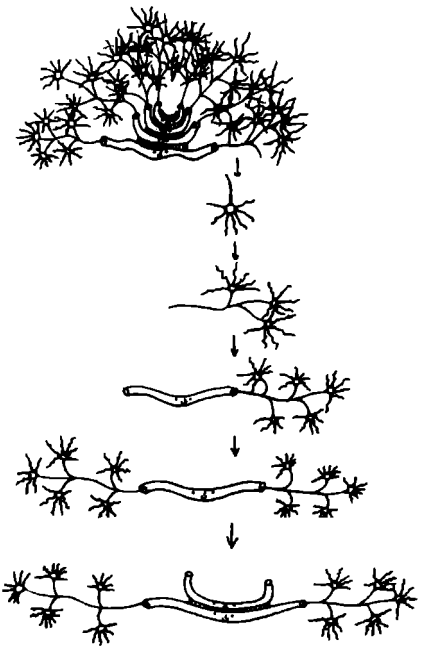
mel alarak düşünmeye şartlanmış okuyucularını, Jaynus'taki alışılmamış kalıtım ve evrim kipi konusunda aydınlatmak adına *Yerküre Günlüğü* gazetesinin bu tuhaf olayı açıklamaya çalıştığını hayal edelim. Haberin başlığı şöyle:

Her şeye rağmen o kadar farklı değil

Nihayet bilimciler, Jaynus'ta hayat evrimleşirken olanlar hakkında mantıklı şeyler söylemeye başladı. Bu tuhaf varlıkları biçimlendiren olgunun, kendi bedenlerimizin oluşumuna dair incelemelerimizden bildiğimiz bir şey olması dikkate değer. Bilimcilerin sevecenlikle "epiyaratıklar" olarak adlandırdığı canlıların kendi aralarındaki farklar, akciğerleriniz ile karaciğeriniz, böbrekleriniz ile deriniz, kanınız ile beyniniz arasındaki farklarla hemen hemen aynı.

Burkly'deki Epigenetik Enstitüsü'nün başı olan Profesör Paxine Mandela, bunu şöyle açıklıyor: "Bütün dokular ile organlar hücrelerden oluşur ve bedeninizde bulunan neredeyse her hücre tipinin DNA'sı da kesinlikle aynıdır. Karaciğer, akciğer, böbrek, deri, kan ve beyin hücrelerinizi birbirlerinden farklı kılan şey farklı genler veya DNA değil, DNA'da şifrelenmiş bilginin farklı kullanımıdır. Basitleştirmek için genlerin "açık" veya "kapalı" olduklarını düşünebilirsiniz. Açıkken faal olup bir ürün ortaya çıkarırlar, kapalıyken bir şey üretmezler. Bütün genom, yani hücredeki genlerin hepsi, açık durumdaki genlerin kırmızı ışık verdiği, kapalı olan genlerin yeşil ışık verdiği devasa bir ışıklı panele benzetilebilir. Farklı hücrelerdeki ışıklı panelleri karşılaştırırsanız, kırmızı ile yeşil ışıkların farklı bir dağılım gösterdiğini fark edersiniz. Açık olan genlerin kombinasyonu bu hücrelerde farklıdır. Gelişim sırasında organlar ve dokular oluşurken belirli kritik noktalarda paneldeki düğmeler açılıp kapanır. Gelişim tamamlandıktan sonra da kırmızı ile yeşil ışıkların paneldeki dağılım genelde kitlenir ve aynı dağılım yavru hücrelere de kalıtımla aktarılır. Böylece çeşitli hücre tipleri kendi suretlerini doğururlar. Deri hücrelerinden böbrek hücreleri oluşmaz, bunlar yine deri hücresi meydana getirir. Gen faaliyetinin dağılımının ve hücre durumlarının sürdürülmesinden ve aktarımından sorumlu hücre sistemlerine 'epigenetik kalıtım sistemleri', yani kısaca EKS'ler diyoruz."

Şimdi bunun Jaynus'taki yaşamla ne ilgisi olduğunu sorabilirsiniz. Pekâlâ, Profesör Mandela'ya göre EKS, Jaynus organizmalarındaki olayların ana sebebidir. Bütün o tuhaf yaratıkların tamamen aynı DNA'ya sahip olmasının şaşırtıcı keşfi, bilimcileri sahip oldukları özellikleri aktarmaya yarayan farklı yöntemler aramak zorunda bıraktı. Böylece Profesör Mandela olaya dahil oldu. Çalışma arkadaşlarıyla birlikte, Jaynus'ta gördüklerimizi, eğer organlarımız üreyebilen bağımsız canlılar olsalardı yerkürede de görebileceğimizi artık keşfetmiş durumdalar. Yetişkin böbrek canlıları haline gelen minicik böbrek tomurcukları üreten canlı böbrekler, kalp oluşturan tomurcuklar üreten canlı kalpler hayal edin; parçalanarak çoğalan kâğıt gibi deri canlıları ya da basit hücre bölünmesiyle çoğalan kan hücresi yaratıklarını düşünün. Jaynus'ta olan şey budur. Jaynus'taki epiyaratıklar cinsellikle çoğalmıyor. Çoğalmaları eşeysiz bölünme, tomurcaklanma, kümelenme aracılığıyla gerçekleşiyor. Çeşitli organlarımız arasında hiçbir DNA farklılığı olmadığı gibi, Jaynus varlıklarının DNA'sında da farklılık yok. Hepsi aynı genlere sahip, fakat aralarında genleri kullanım farklılıkları baş göstermiş ve bu



Şekil 4.2
Jaynusi zeligowska canlısının eşeysiz üremesi.

farklar da bir nesilden diğerine aktarılmıştır. Her organ gibi her epiyaratık türünün de kalıtımla aktardığı kendine has epigenetik kalıpları vardır.

Hepsi aynı genlere sahip olsa da, Jaynus'un epiyaratıkları için Darvinci doğal seçilim yoluyla gerçekleşen evrimin nasıl mümkün olduğunu muhtemelen şimdiden tahmin ettiniz. Epiyaratıkların harika sistemleri, DNA'larını mükemmel ve değişmez kılar, fakat paneldeki ışıkların dağılımı ile DNA içermeyen kalıtım sistemlerinin kimi parçaları zamanla değişmiş, böylece de yeni varyantlar ortaya çıkmıştır. Bu yaratıklar bazen hata sonucu, bazen de çevreye bağlı olarak gen düğmelerinden biri ıskartaya çıkarıldığı için ortaya çıkmıştır, fakat yine de üretilmiş ve oluşan varyant da epiyaratığın hayatta kalmasına, daha fazla çoğalmasına yardımcı olduğunda soy değişmiştir.

Yani, evrimleri DNA'daki değişikliklerin seçilimine bağlı olduğu düşünülen gezegenimizdeki bitkiler ve hayvanlara benzemese de, Jaynus yaratıklarının evrimi yine de kalıtsal varyantların seçilimine dayanır. Fakat epiyaratıklardaki varyasyonlar, sahip oldukları incelikli EKS sayesinde aktarılır, genetik bilgilerinin kullanım şeklini değiştiren koşullar oluştuğunda yeni varyantlar ortaya çıkar. Profesör Mandela'ya göre yerküredeki yaşamın evriminde EKS'nin ne kadar önemli olduğunu bulmak artık ilgi çekici bir soru haline gelmiştir. Profesör Mandela ısrarla "Her şeye rağmen, EKS sadece Jaynus organizmalarına özgü değil. Epiyaratıklar o kadar farklı değil" diyor.

Jaynus'taki yaşamı bir kenara bırakalım, kendi gezegenimizdeki biyolojik gerçekliğe dönelim. EKS'lerine ve bunların evrimdeki rollerine dikkat çekmek için Jaynus'taki yaşamı konu alan hayal ürünü bir senaryo sunduk. Artık biyologlar bu sistemler hakkında çok şey biliyor, fakat bunları ontojenezle bağdaştırmaya çalışıyorlar. Ontojenez, özelleşmiş hücreler, organlar ve organ sistemlerine sahip yetişkin organizma haline gelen döllenmiş yumurtanın başından geçen süreçlerdir. Biyologlar, hücre faaliyetlerini belirleme ve düzenlemede EKS'lerin rolünün altını çiziyor, fakat çoğunlukla evrim potansiyelini gözden kaçırıyorlar. Şimdi EKS'lerin dört geniş kategorisini anlatmak istiyoruz. Öncelikle hücre kalıtımındaki rollerini temel alarak bunları sınıflandıracak ve ardından daha geniş bir bakış açısıyla evrim meselesi yönünden ele alacağız.[4] EKS'lerin aslında ek "aktarım sistemleri" olduğunu akılda tutmak faydalı olabilir. Kayıt ve yayın teknolojilerinin müzikal partisyonda saklı bilginin yorumunu aktarması gibi, EKS'ler de DNA'daki bilginin yorumunu aktarırlar; genotiplerden çok fenotipleri aktarırlar.

KENDİNİ SÜRDÜREN DÖNGÜLER: GEN FAALİYETİNİN BELLEĞİ

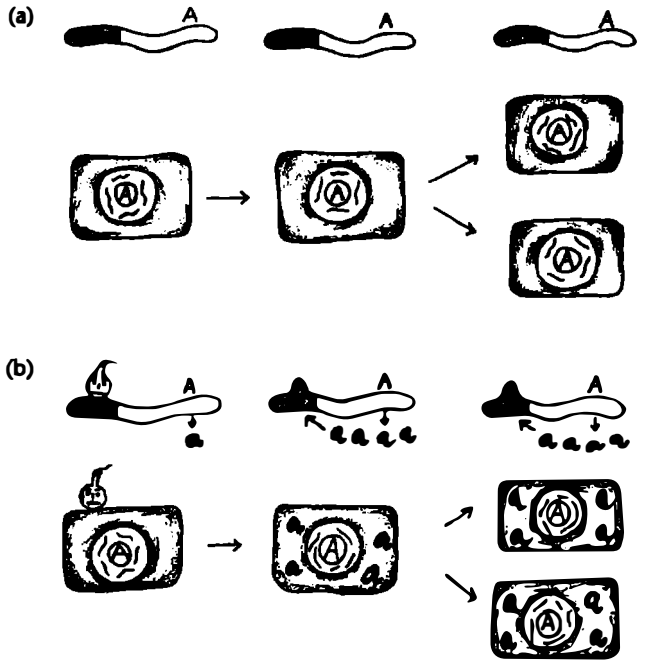
Yavru hücreler, anne hücredeki genlerin faaliyetine ait dağılımı EKS'lerin birinci türü yoluyla miras alır. Gen faaliyetinin kontrolünde kendini sürdüren geri bildirim döngüleri görev başındaysa, bu iş gerçekleşir. Bu sistem ilk defa 1945'te Amerikalı genetikçi Sewall Wright tarafından kuramsal olarak tanımlanmıştı ve 1950'lerin ikinci yarısında bakterilerdeki örnekleri bulundu. Arkasından da üzerinde çalışılıp incelenen her canlı organizmada bu sistemin var olduğu anlaşıldı ve hücre bellek sistemi olarak önemi kabul edildi.[5]

Kendini sürdüren bir sistemin özü, A'nın B'ye, B'nin de A'ya sebep olması-

---

[4] Hücre kalıtımının gelişimdeki rolüne dair ilk esaslı tartışmalardan biri için bkz. Holliday, "Mechanisms for the control of gene activity during development", 1990. Jablonka ve arkadaşları, "Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characters" (1992) adlı makalelerinde epigenetik kalıtım sistemlerini üç sınıfa ayırmışlardır; fakat RNA müdahalesinin keşfi dördüncü bir EKS eklenmesini zorunlu kılmıştır ve moleküler biyolojideki yeni gelişmeler başka sınıfların eklenmesini gerekli kılabilir.

[5] Kendini sürdüren geri bildirim döngüleriyle kalıtıma dair ilk görüşler için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 4. bölüm. Yine Jablonka ve arkadaşları "Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characters" (1992) adlı makalelerinde hücre soylarındaki basit ve kendini sürdüren döngülerin kalıtımını modellemiştir. Thieffry ve Sánchez "Alternative epigenetic states understood in terms of specific regulatory structures" (2002) adlı makalelerinde *Drosophila*'nın gelişimi sırasında düzenleyici döngülerin davranışlarını betimleyen modeller ve bilgisayar simülasyonları kullanmışlardır. Kendini sürdüren karmaşık döngüler için bkz. Kauffman, *The Origin of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, 1993.



Şekil 4.3
Kendini sürdüren döngüler: (a) A geni faal değil ve yavru hücreler bu kapalı durumu miras alıyor. (b) Geçici bir etki (bomba) A genini faal hale getiriyor ve ortaya ürün çıkıyor. Yavru hücreler ürünü aldıkları için açık durumu da miras almış oluyorlar.

dır. En basit örnek, geçici bir etkinin bir geni faal hale getirmesi, ortaya çıkan ürünün de genin faaliyetinin sürdürülmesini güvence altına almasıdır. Şekil 4.3 bu sistemin nasıl çalıştığını gösteriyor. A geni faalken üretilen protein, başka işlevlerin yanı sıra A geninin kontrol bölgesine tutunarak düzenleyici molekül görevi görüyor, böylece orijinal etkinin ortadan kaybolmasının üzerinden uzun zaman geçtikten sonra bile gen faal halde kalıyor. Hücre bölünmesinin ardından, eğer A proteininin miktarı yavru hücrelerde yeterince yüksekse, pozitif düzenleyici olarak etki etmeye devam eder ve gen her iki hücrede de faal olur.

Bu geri bildirim sistemi, aynı durağan koşullarda aynı genetik yapıya sahip iki hücre tipi bulunabileceği anlamına gelir; bir tanesinde gen açıktır, diğerinde kapalıdır. İki hücre tipi arasındaki fark, atalarının farklı geçmişlerinden kaynaklanmaktadır. Geni açan etki var mıydı yok muydu, buna bağlıdır. Bu etki, çevrede oluşan bir değişiklik ya da hücre içinde ortaya çıkan bir gelişim etkeni ya da düzenleyici bir etken olabilir. Ya da ara sıra bir ata hücresinin durumu "uğultu" sonucunda değişmiş olabilir. Uğultuyla kastedilen, geni açan ya da kapayan, hücre ortamındaki dalgalanmalardır. Genin açık hale gelmesinin sebebi ne olursa olsun, protein ürününün miktarı çok düşmediği sürece, hücre

bölünmesinden sonra da gen açık kalır. Açık ya da kapalı durumun kalıtımı, aşağı yukarı simetrik hücre bölünmesinin otomatik sonucudur.

Kendini sürdüren döngülerin çoğu, az önce tanımladığımız basit döngüden çok daha karmaşıktır. Döngülerde birkaç gen, birkaç düzenleyici bölge ve birkaç protein yer alır. Fakat ilke hemen hemen aynıdır. Basit döngüler ile karmaşık döngülerin arasındaki en önemli fark, karmaşık döngülerin çok sağlam durabilmesidir, oysa basit döngüler koşulların değişmesiyle kolayca dağılabilir.

Kendini sürdüren döngüleri bilgi sistemleri olarak ele alırsak, aktarılabilir bilginin organizasyonu hakkında ne diyebiliriz? Basit bir döngünün bile bileşenleri (gende şifre içeren dizi, düzenleyici bölge ve üretilen protein) vardır, fakat işlevsel durumu (açık ya da kapalı oluşu) bileşenlerin arasındaki etkileşime bağlıdır. Bu yüzden döngünün işlevsel durumu kuşaktan kuşağa bir bütün olarak aktarılır ve değişime bütün olarak uğrar. Bu yüzden kalıtsal varyasyonun birimi döngünün kendisidir. Maynard Smith ile Szathmáry'yi örnek alacak ve birbirinden ayrışmayacak biçimde düzenlenmiş bilgiye *bütünsel bilgi* diyeceğiz. Bu bilgi türü, bileşenlerin (A, C, T ve G nükleotitleri) bütüne zarar vermeden değişebildiği DNA sistemi gibi parçalı sistemlerdeki bilgiden çok farklıdır.

Kendini sürdüren döngünün işlevsel durumu kalıtımla aktarılabilir, fakat bunun gibi bir sistem ne kadar evrimleşebilir? Döngünün bütünsel doğası, az sayıda işlevsel duruma izin verir. Basit bir döngüde çoğunlukla açık ile kapalı olmak üzere iki durum, yani sadece iki varyant vardır. Sadece iki varyantla, doğal seçilim pek bir şey başaramaz; ancak koşullara göre birinden diğerine geçilebilir. Bu olay evrimsel bakış açısıyla pek ilginç sayılmaz. Bununla birlikte, her hücrede kendini sürdüren birçok döngü bulunmaktadır ve bunlar birbirlerinden bağımsız olabilirler. Hücrede kendini sürdüren sadece yirmi otonom döngü bulunuyorsa ve her döngünün ancak iki işlevsel durumu olabiliyorsa, hücrenin bir milyondan fazla olası işlevsel varyantı var demektir. Burada kesinlikle bir evrim potansiyeli görülüyor ve doğal seçilim, ilginç adaptasyonlar ortaya çıkarabilir. Fakat bu miktarda değişkenliğe sahip olmak için, bizler her geri bildirim döngüsüne, döngü koleksiyonunun bir bileşeni olarak muamele etmeli ve hücrenin bütününde farklı açık ya da kapalı döngülerin kombinasyonuna bakmalıyız. Nesiller arasında aktarılan hücre fenotipinin bir parçası, yani farklı gen faaliyeti dağılımlarından oluşan gruplardır.

YAPISAL KALITIM: MİMARİ BELLEK

İkinci epigenetik kalıtım türü, ilkinden çok farklıdır, çünkü gen faaliyetleriyle değil, hücredeki yapılarla ilgilidir. Bazı hücre yapılarının farklı çeşitleri kalıtımla aktarılabilir, çünkü mevcut yapılar, yavru hücrelerde benzer yapıların oluşmasına rehberlik etmektedir.

Yapısal kalıtımın en çarpıcı örnekleri siliatlarda (kirpiklilerde) bulundu. Bu tekhücreli organizmaların dış yüzeyinde, yani korteksinde kirpiklerden

(sil), yani tüy benzeri kısa çıkıntılardan oluşan düzenli sıralar bulunur. Morfolojilerinin kimi özellikleri gibi, bu kirpik sıralarının düzenlenişi de kalıtımla aktarılmaktadır. Örneğin kirpik sıralarının ortalama sayısı farklı soylarda farklılık gösterir. Elbette bunda çok fazla göze batan bir şey yok, fakat Amerikalı genetikçi Tracy Sonneborn ile çalışma arkadaşlarının 1960'larda yürüttükleri bazı deneylerin ortaya çıkardığı tuhaf kabuksal kalıtım türü dikkat çekicidir. Kirpiklilerin boyutu nispeten büyük olduğu için, terliksilerde (*paramisyum*) olduğu gibi bunlara da mikrocerrahi uygulamak mümkündür. Sonneborn ile çalışma arkadaşları korteksten bir parça kestiler ve parçayı yerine yerleştirmeden önce 180 derece döndürdüler. Sonrasında, ameliyat geçirmiş organizmadan türeyen soyları incelediler. Yavruların da bu değişikliği kalıtımla almış oluşu şaşırtıcıydı: onlarda da ters dönmüş bir kirpik sırası vardı. Bu, bacağı kesilmiş bir kişinin evlatlarının da aynı sakatlığı taşımasına benzer.

Diğer kirpiklilerle birlikte terliksilerde yapılan deneyler, değiştirilmiş çeşitli kabuksal yapıların birçok nesil boyunca kalıtımla aktarılabileceğini gösterdi, fakat mekanizması hâlâ anlaşılmış değildir. Günümüzde bu alanda çalışanlar, kalıtımda üç boyutlu bir kalıbın örnek alındığına inanıyorlar. Yani anne hücredeki yapı, yavru hücrede benzer yapıyı oluşturan proteinlerin bir araya toplanmasını yönlendiren bir kalıp olarak işlev görüyor. Bunun nasıl gerçekleştiğini tam olarak bilmesek de, meselenin can alıcı noktası bileşenlerin değil, korteksin *organizasyonunun* değişmesi ve bu değişikliğin kalıtımla aktarılmasıdır. Aynı yapıtaşları, kendine kalıp olan farklı kalıtsal yapılar için de kullanılabilir.[6]

Önceden biçimlendirilmiş yapıların hücre kalıtımında can alıcı rol oynadığı görüşü, Britanyalı biyolog Tom Cavalier-Smith tarafından ele alındı ve kapsamı genişletildi. Sıradan bir hücrede birçok hücre zarı tipinin nasıl oluşturulduğu üzerinde düşündü. Hücreyi saran plazma zarı ya da endoplazmik retikulum olarak bilinen hücre içi zar sistemi veya mitokondrileri (hücrelerde enerji üreten küçük organelleri) saran zar gibi hücre zarlarının hepsi, içerikleri ve bulundukları yer açısından birbirinden farklılık göstermektedir. Örneğin proteinlerinin doğası ve düzenlenişi bu zarlarda farklıdır. Yönlendirme olmaksızın bu tür zarlar meydana gelemez. Devamlılık ve süreklilikleri mevcut zarlara bağlıdır. Bu zarlar kalıp görevi görür ve aynı yapıya sahip daha çok zarın oluşmasını sağlarlar. Bu şekilde zar büyür ve sonunda yavru hücrelere pay-

---

[6] Terliksilerde yapısal kalıtımla ilgili ilk çalışmalar için bkz. Beisson ve Sonneborn, "Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in *Paramecium aurelia*", 1965. Daha yakın bir zamanda, mayada bulunan benzer bir yapısal kalıtım örneği için bkz. Chen ve arkadaşları, "Multigenerational cortical inheritance of the Rax2 protein in orienting polarity and division in yeast", 2000. Yapısal kalıtıma genel bir bakış için bkz. Grimes ve Aufderheide, *Cellular Aspects of Pattern Formation: The Problem of Assembly*, 1991. Hyver ve Le Guyader'in "Cortical memory in *Paramecium*: A theoretical approach to the structural heredity" (1995) adlı makalelerinde geliştirdikleri model, kirpiklilerde kabuksal kalıtımın nasıl olabileceğini göstermektedir.

laştırılır. Cavalier-Smith, kendini sürdüren zar gruplarını hücrenin "zarom"u (membranome) olarak adlandırmıştı, çünkü tıpkı genom gibi, bu yapı da kendi içinde kalıtım bilgisi saklıyordu. Cavalier-Smith, ilk gerçek hücrelerin oluşumu, çeşitli bakteri gruplarının ortaya çıkışı, ilk ökaryot hücrelerin meydana gelişi de dahil, evrimin başlarında gerçekleşmiş birçok çarpıcı olayın zaromdaki değişimlerle bağlantılı olduğuna, ayrıca bu değişimlere de bağımlı olduklarına inanıyordu. Ona göre, yapısal kalıtımın önemi anlaşılmadan yaşamın evrimi anlaşılamazdı. Cavalier-Smith "genomun 'bir kurtçuk oluşturmak üzere gerekli bütün bilgiyi' içerdiğini söyleyen popüler düşünce tamamen yanlıştır" der.[7]

Kısa zaman önce, yapısal kalıtıma olan ilgi, nispeten üzücü olsa da pratik bir sebepten ötürü arttı. Potansiyel olarak yıkıcı etkileri bulunan belirli hastalıkların etken maddelerinin, kendilerini kalıp olarak kullanma özellikleri var gibi görülüyor. Prion olarak adlandırılan bu etken maddelerde DNA ya da RNA yoktur; proteinden oluşurlar. Prionlar, BSE (bovine spongiform encephalopathy, halk arasında deli dana olarak bilinir), koyunlardaki scrapie, insanlardaki CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) gibi sinir sistemi hastalıklarıyla bağlantılıdır. Prionların keşfedilmesi için yapılan araştırmaların tarihi ilginçtir. Bu hikâyeden bilim siyaseti ile sosyolojisi hakkında çok şey öğrenebiliriz, fakat burası ayrıntılara girmek için yeri değil. Yeni Gine'deki Fore halkı hikâyemize başlamak için çok uygun. Bu insanlar XX. yüzyıl başlarında nispeten yalıtılmış şekilde yaşıyordu ve bir tür Taş Devri kültürüne sahiplerdi. Bu toplumda güçten düşüren bir hastalık sıklıkla görülüyordu. Buna *kuru*, yani "titreme" ya da "takırdama" diyorlardı. Şiddetli titremelerin yanı sıra *kuru* hastalarının ayakları üzerinde durması zorlaşıyor, konuşmaları peltekleşiyor, davranışları değişkenlik gösteriyordu. Belirtiler ortaya çıktıktan sonra bir iki yıl içinde ölmeleri kaçınılmazdı. Fore insanları hastalığı kara büyüye yoruyordu, ilk batılı ziyaretçiler de psikosomatik bir sebep olduğunu varsaydı, fakat 1950'li yıllarda sinir sistemini tahrip eden bir hastalık olduğu anlaşıldı. O yıllarda toplumun yüzde birini etkiliyordu. Fakat hastalığın sebebi neydi?

Araştırmacılar bir süre *kuru*'nun genetik olabileceğini düşündü, çünkü hastalık Fore insanlarına özgüydü, ayrıca aileler içinde ortaya çıkıyor, çoğunlukla da kadınlar ve çocukları etkiliyordu. Bu durum genetik açıdan biraz tuhaftır, fakat yaratıcı bir mantık yürütmeyle kusurlu genin kalıtım modeli açıklanabilir. Yine de, Mendel modeline pek oturmayan belirli ögeler vardı. Örneğin hastalığın olduğu aileye gelin giden kadınlarda da hastalık ortaya çıkıyordu, oysa *kuru* geni taşımaları için hiçbir sebep yoktu. Bununla birlikte, hastalığın sebebine dair hiçbir alternatif açıklama da tatmin edici değildi. Beslenme yetersizliği ger-

---

[7] Yazarın zar kalıtımıyla ilgili etraflı çalışması için bkz. Cavalier-Smith, "Membrane heredity and early chloroplast evolution", 2000; "The membranome and membrane heredity in development and evolution", 2004, s. 335-351. Alıntılar Cavalier-Smith'in 2004 yılındaki makalesinden yapılmıştır.

çeklere uymuyordu, normal bir iltihap da olamazdı, çünkü hasta köylülerle alışveriş yapıp temas eden komşu gruplarda hastalık görülmüyordu.

Yine de en sonunda *kuru*'ya bulaşıcı bir etkenin yol açtığı gösterildi. 1976'da Nobel Ödülü alan Amerikalı virolog Carleton Gadjusek ile çalışma arkadaşları, *kuru*'dan ölen insanların beyin dokusu örneklerini şempanze beynine zerk ettiklerinde, benzer bir hastalık bir buçuk yıl sonra bu hayvanlarda da görüldü. Hastalanan hayvanların beyin dokusu diğer şempanzeleri de hasta edebiliyordu, bunlardan alınan beyin dokusu da başka şempanzeleri hasta ediyordu vesaire. Açıkça *kuru* bulaşıcı bir hastalıktı. Maalesef, Fore halkının başına gelen Gadjusek'in deneylerine benzemeyen bir şey değildi. *Kuru*'nun sebebi genetik kalıtım değil, bu halkın sürdürdüğü yas törenleriydi. Bu törenlerde ölen akrabanın beyni de dahil olmak üzere tüm bedeni kadınlar ile çocuklar tarafından parçalanıp pişirilir ve yenirdi. Yetişkin erkekler ile oğlanların, kadınlar ve kızlara kıyasla daha az etkilenmesinin sebebi, onlardan ayrı yaşamaları ve bu törenlere nadiren katılmalarıydı. 1950'li yılların sonunda Fore halkı yamyamlığı bırakınca, *kuru*'dan ölenlerin sayısı hızla düştü, fakat hastalığın sonraki onlarca yıl boyunca, daha önceden bulaştığı insanlarda ortaya çıkmayı sürdürdü.[8]

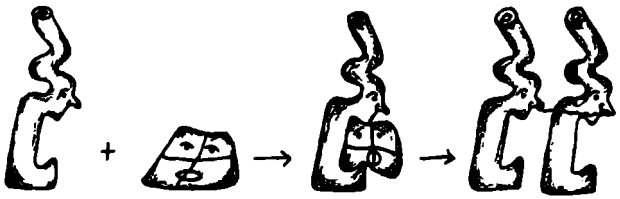
Gadjusek'in ve diğerlerinin çalışmaları, scrapie ile CJD hastalıklarında olduğu gibi *kuru*'ya yol açan etkenin de bulaşıcı olduğunu ortaya çıkardı,[9] fakat bu etkenin sıra dışı özellikleri bulunuyordu. Isı, kimyasallar ve radyasyona karşı çok dirençliydi, ateşlenmeye de yol açmıyordu. Hastalıkların kuluçka evresi çok uzundu. Aslında virüslerin ve virüs iltihaplarının olağan özelliklerinin çoğunu (örneğin bulaşıcı nükleik asitler) göstermiyordu. Öyleyse "yavaş virüsler" olarak adlandırılan ve alışılmışın dışında davranan bu virüslerin doğası neydi?

1997 yılında Nobel Ödülünü kazanan Stanley Prusiner, 1980'lerde o zamanlar burun kıvrılan bir görüşün, beyinde tahribata yol açan bu etkenin tamamen proteinden oluştuğu düşüncesinin avukatlığını yapmaya başladı. "Proteinli bulaşıcı parçacıklar"ın yani "prionlar"ın, anormal biçimli proteinler olduğunu ve diğer normal biçimli proteinleri kendi biçimlerine dönüştürebileceğini ileri sürüyordu. Şekil 4.4 bu düşüncenin özünü gösteriyor (biçimsel değişim için gerekli olabilecek diğer molekülleri dahil etmedik). Prionlar ortama girdiğinde, zincirleme tepkime başlar ve gittikçe daha fazla anormal biçimli protein birikir. Hatalı proteinin farklılaşan kimyasal ve fiziksel özellikleri, beyin hücrelerinin yapısını

---

[8] *Kuru* ve diğer prion hastalıkları için bkz. Rhodes, *Deadly Feasts: Tracking the Secrets of a Terrifying New Plague*, 1997. Fore halkında yamyamlık ve *kuru*'nun antropolojik yönleri için bkz. Durham, *Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity*, 1991, s. 393-414. *Kuru*'nun genetik yorumu için bkz. Bennett ve arkadaşları, "A possible genetic basis for kuru", 1959.

[9] Gadjusek'in prion hastalıklarıyla yaptığı çalışmalar "Unconventional viruses and the origin and disappearance of kuru" (1977) adlı makalesinde bulunabilir. Burada Nobel Ödülünü alırken yaptığı konuşmayı okumak da mümkündür.



Şekil 4.4
Yapısal kalıtım: anormal prion proteini (uzun olan) normal protein (kare şekilli) ile temas kuruyor ve böylece biçiminin değişip kendi görüntüsünü almasını sağlıyor.

ve işlevini etkiler; böylece hastalığın belirtileri ortaya çıkar.[10]

1980'lerin ortasında İngiltere'de BSE (deli dana) salgını patlayıp da çiftçilerin geçim kaynaklarına ağır bir darbe indirdiğinde prionlara olan ilgi daha da artmaya başladı. Kısa zaman içinde BSE'nin, koyunlar ile sığırlardan elde edilmiş protein destekli yemlerle beslenen sığırlarla (böylece sığırlar da yamyamlaştırılmıştı) ilgisi olduğu anlaşıldı. Yemde bulunan hatalı protein, bunu yiyen sığırlardaki proteinlerin dönüşmesine yol açmış; bu hayvanların kemikleri ve etleri de yem olarak kullanıldığında daha fazla sığır etkilenmişti. Nihayetinde, insanlarda görülen "yeni varyant CJD" hastalığının, muhtemelen hasta sığırların etinin yenmesi sonucunda ortaya çıktığı isteksizce kabul edildi. Bu itirafın arkasından halk arasında çıkan panik, çiftçiler için daha da sancılı oldu, çünkü besleme ile kesim yöntemleri değiştirilmiş olsa bile birçok insan İngiltere'den gelen etleri boykot edecekti. Prion hastalıklarının kuluçka dönemi maalesef uzun sürdüğü için, BSE'nin yarattığı sorunlar hâlâ ortadan kaybolmuş değildir. BSE etkeni taşıyan sığır eti yemenin insan sağlığına olan etkisini tamamen bilmek ya da buna karşı alınan önlemlerin ne kadar etkili olabileceğini görmek için henüz erken denebilir.

Geriye baktığımızda, İngiltere'de BSE krizini yaratan tarım uygulamalarını ve o tutumu anlamak güçtür. Gadjusek 1976'da Nobel Ödülünü alırken yaptığı konuşmada, sebep olan etkenin türden türe geçme yolları da dahil olmak üzere,

[10] Prionların moleküler doğası ile yayılmalarının mekanizması için bkz. Prusiner, "The prion diseases" (1995) ve Nobel Ödülü konuşması (1998). İnsanlar ve diğer hayvanlardaki prion hastalıklarının bütün yönleri için bkz. Collinge, "Prion diseases of humans and animals: Their causes and molecular basis", 2001. Prionlarla ilgili protein hipotezi bu alanda çalışan herkes tarafından kabul görmemiştir ve bazı insanlar nükleik asitlerin bir şekilde işe dahil olması gerektiğinde hâlâ ısrar ederler. Bununla birlikte, King ve Diaz-Avalos'un "Protein-only transmission of three yeast prion strains" (2004) ile Tanaka ve arkadaşlarının "Conformational variations in an infectious protein determine prion strain differences" (2004) çalışmaları en azından mayada nükleik asitlerin bu işte yer almadığı konusundaki şüpheleri ortadan kaldırmaktadır.

süngerimsi beyin hastalıkları hakkında bilinenleri özetlemişti. Bunun ne olduğu bilinmiyordu, fakat bulaşıcı etkenin türler arasındaki engeli geçme yeteneği, BSE krizinden çok önce tanımlanmıştı. Prionların zaman zaman başka türleri etkilediğini, çünkü amino asit dizileri biraz farklı bile olsa, diğer türde denk gelen proteini bozarak hatalı bir şekle dönüştürebildiklerini artık biliyoruz.

BSE krizinin faydalı bir yan etkisi, prion araştırmalarını hızlandırması, ayrıca biyologları bu tür kalıtıma daha duyarlı hale getirmesi oldu. Maya hücrelerinde ve bir mantar türü olan *Podospora*'da çok farklı prion tipleri ortaya çıkarıldı.[11] Bu prionlar, hücrelerde nesilden nesile aktarılabilir, yavru hücrelerde de benzer prionların üretilmesi için kalıp görevi görebilirdi. Bunların keşfiyle birlikte, uzun zamandır genetikçilerin kafalarını karıştıran, mayadaki Mendelci olmayan bazı kalıtım olayları açıklanabildi. Üstelik içinde bulundukları hücrelere zarar veren memelilerdeki prionların aksine, maya ve mantar prionları hücrelere sanki zarar vermiyorlardı. Aslında bunlardan bazılarının uyumsal rolleri olduğuna yönelik bulgular var ve bu konuya 7. Bölüm'de değineceğiz.

Prionların çokhücreli organizmalarda bile uyumsal rolleri olabilir. Prionlarınkine benzer özelliklere sahip olan bir proteinin, deniz sümüklüböceği *Aplysia*'nın geçmiş deneyimlerini hatırlama yeteneğinde önemli bir payı olduğu kısa zaman önce bulundu.[12] Hücre belleği ile organizmanın belleğinin bağlantılı gibi görülmesi dikkate değer! Keşfi yapan bilimciler, bunun sadece bir başlangıç olabileceğine, işlevsel önemleri, sahip oldukları prion benzeri özelliklere bağlı olan muhtemelen birçok proteinin var olduğuna inanıyor.

Yapısal kalıtım sistemlerinde bilginin düzenlenişi ve aktarım yollarıyla ilgili ne diyebiliriz? Elbette buradaki bilgi bütünselidir, çünkü prionların ve kendine kalıp olan diğer hücresel varlıkların özellikleri üç boyutlu yapılarında saklıdır. Bu bilgi, hücrenin fenotipini etkilemesinin dışında, anne hücrenin organizasyonu yavru hücrelerde yeniden inşa edilerek aktarılmaktadır. DNA sisteminin aksine, bileşenlerin organizasyonundan bağımsız olarak herhangi bir yapıyı kopyalayabilecek özelleşmiş bir kopyalama mekanizması yoktur. Bir yapının yavru hücrelerde tekrar oluşturulma yeteneği, o yapının kendi organizasyonunda yerleşik durumdadır. Memeli prionlarıyla yapılan çalışmalar tek bir proteinin farklı prion "soyları" üretebileceğini göstermiştir; bu soyların fenotipi farklı kuluçka süreleri ile neden oldukları beyin hasarlarının doğasına göre ve bunların beyin içindeki dağılımında gözlenen farklılıklarla tanımlanır. Bu farklı fenotiplere rağmen, bir prionun ya da başka bir yapısal birimin şeklindeki veya organi-

[11] Maya ve *Podospora*'daki prionlarla ilgili özet mahiyetindeki bir açıklama için bkz. Couzin, "In yeast, prions' killer image doesn't apply", 2002.

[12] *Aplysia* canlısında bellek proteininin prion benzeri özellikleri için bkz. Si ve arkadaşları, "A neuronal isoform of CPEB regulates local protein synthesis and stabilizes synapse-specific long-term facilitation in *Aplysia*", 2003; "A neuronal isoform of the *Aplysia* CPEB has prion-like properties", 2003.

zasyonundaki varyasyonların çoğu, olasılıkla kendi kendilerini asla sürekli olarak sürdüremez. Bu çeşitlilik olsa bile, bir yapısal kompleksin sahip olabileceği kendine kalıp olan organizasyonların sayısı muhtemelen düşüktür, yani tek tek yapılar seviyesindeki evrim ciddi biçimde kısıtlıdır. Fakat, kendini sürdüren döngüler için ileri sürdüğümüz gibi, her hücrede birbirinden bağımsız ve kalıtsal birçok yapısal kompleks bulunuyorsa, hücre seviyesindeki çeşitlilik miktarı devasa olabilir, bu yüzden ilginç bir evrim olayı görmek de mümkün olabilir.

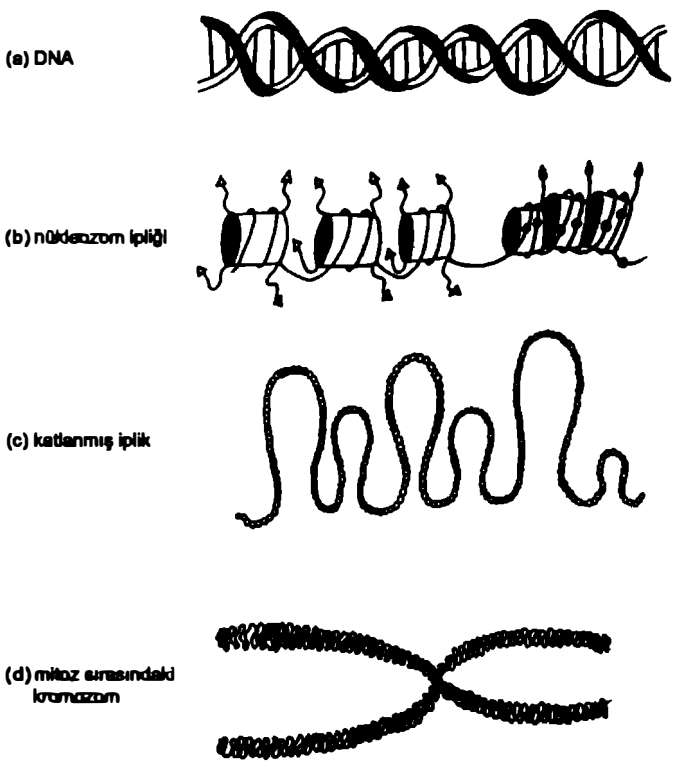
KROMATİN İŞARETLEME SİSTEMLERİ: KROMOZOM BELLEĞİ

Üçüncü tip EKS, kromatin işaretleme sistemi olarak bilinir. Kromatin, kromozom maddesidir. DNA'ya ek olarak RNA'lar, proteinler ve DNA'yla bağlantılı diğer molekülleri içerir. Ökaryotlarda, "histon" olarak adlandırılan küçük proteinler, kromozomların gerekli parçalarıdır. DNA'nın sıkıştırarak paketlenmesinde ana pay bunlarındır. Sekiz histon molekülünden (dört farklı tipte molekülden ikişer tane) oluşan bir merkezin etrafında 146 nükleotit çifti uzunluğundaki DNA dizisi neredeyse iki kere döner ve nükleozom olarak bilinen boncuk benzeri yapıyı meydana getirir. Bu yapıdan da histon moleküllerinden oluşan kuyruklar sarkar. Başka bir histon türüyse her nükleozom merkezini aralarındaki DNA'ya bağlamaktadır ve bu histonun yardımıyla nükleozomlardan oluşan zincir, kromatin ipliği haline gelmek üzere bükülür. Bu kromatin iplikleriyse, ilmek benzeri yapıları oluşturmak üzere daha da sıkıştırılır.[13] Şekil 4.5 kromatin paketlemesinin aşamalarını göstermektedir.

Yapısı bunca karmaşık olsa da, kromatin sabit ve değişmez değildir. Aynı DNA dizisi, farklı hücre tiplerinde ve hücre yaşamının farklı evrelerinde farklı şekilde paketlenir. Bir DNA bölgesinin paketlenme şeklinin, bu bölgeye tutunmuş proteinler ile diğer moleküllerin doğasının ve yoğunluğunun yanı sıra transkripsiyon için gerekli olan etmenlerin DNA'ya ne kadar ulaşabildiklerini de belirlemesi şaşırtıcı değildir. O yüzden kromatin yapısı, genlerin faaliyetini de etkiler. Daha önce, DNA'ya bağlanan ve böylece transkripsiyonu engelleyen veya mümkün kılan düzenleyici moleküllerden bahsettiğimizde, bu konuya değinmiştik.

Kromatinde bizi ilgilendiren DNA dışı ögeler ise nesilden nesile aktarılan ve hücre soylarında genlerin açık ya da kapalı olma durumlarının sürmesini sağlayan ögelerdir. Kromatindeki bu tür alternatif kalıtsal farklılık seçenekleri, "kromatin işaretleri" olarak bilinegelmiştir. Çeyrek yüzyıldan daha uzun süredir, bu işaretlerin nasıl konulduğunu, işlevlerini, yavru hücrelere nasıl aktarıldıklarını

[13] DNA'nın kromatin halinde nasıl paketlendiği hakkında bkz. Alberts ve arkadaşları, *Hücrenin Moleküler Biyolojisi*, 2002 [2008], 4. bölüm. Kromatinin daha ayrıntılı bir tarifi için bu alanın önde gelen isimlerinden biri olan B. M. Turner'ın *Chromatin and Gene Regulation: Mechanisms in Epigenetics* (2001) adlı kitabına bakınız.



Şekil 4.5
DNA paketlenmesinin aşamaları: DNA molekülü (a) histon moleküllerinden oluşan merkezin etrafını sararak nükleozom ipliklerini (b) oluşturur. Solda kalan bölge (b), gevşek yapısıyla faal kromatini gösterir; sağdaki gen faaliyetinin olmadığı bölgede ise kromatin ipliği yoğunlaşmıştır ve histon kuyruklarında başka bir farklılaşma söz konusudur. Nükleozom ipliği daha da katlanır (c) ve hücre bölünmesinden önce kromatin iyice sıkıştırılır; (d) kromozomların kopyalandığı fakat yavru kromozomların daha birbirlerinden ayrılmadığı mitoz aşamasındaki biçim aşırı sıkıştırılmıştır.

bulmanın, gelişim sürecini anlamak için çok önemli olduğu biliniyor. Kromatin işaretlerinin çeşitli tipleri vardır, fakat ilk olarak anlaşılması gereken şey, hakkında en fazla bilgiye sahip olduğumuz DNA metillenmesidir.[14] 1975 yılında

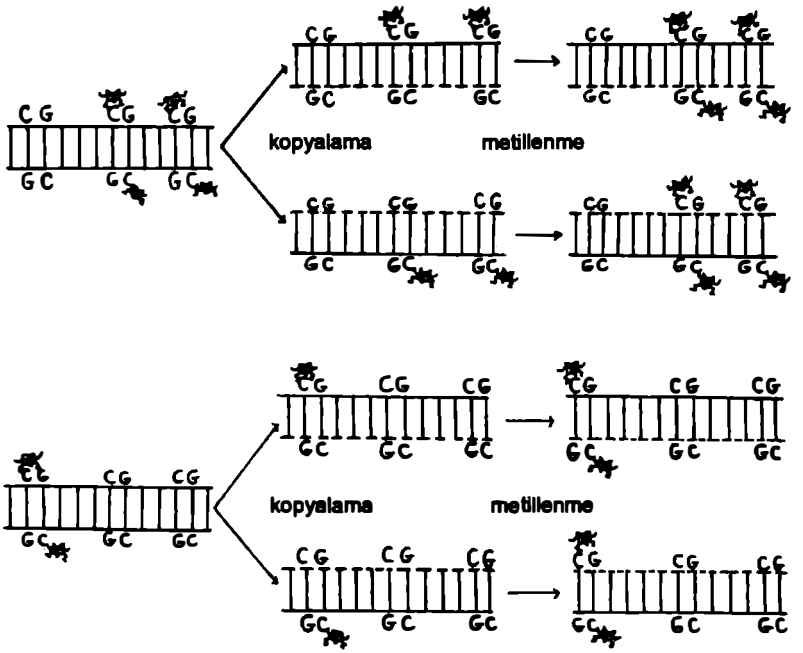
[14] DNA metillenmesi araştırmalarının ilk yirmi yılı için bkz. Holliday, "DNA methylation in eukaryotes: 20 years on", 1996. DNA metillenmesinin hücre belleğindeki rolüyle ilgili görüşler için bkz. Bird, "DNA methylation patterns and epigenetic memory", 2002. Metillenmenin farklı özelliklerinin gözden geçirildiği kimi makaleler *Science* dergisinde (vol. 293, 2001) bulunabilir. Bunlardan 10 Ağustos sayısı epigenetik konusuna ayrılmıştır. Gen faaliyetiyle bağlantılı özelleşmiş metillenme şablonlarına yönelik bulgular için bkz. Yokomori ve arkadaşları, "Sexually dimorphic DNA methylation in the promoter of the *Slp* (sex-limited protein) gene in mouse liver", 1995; Futscher ve arkadaşları, "Role for

modern EKS araştırmalarını, İngiltere'de Holliday ve Pugh, Amerika'da Riggs'in DNA metillenmesinin epigenetik rolüyle ilgili spekülasyonları başlatmıştı.

Tüm omurgalılar ve bitkilerde, hepsi olmasa bile birçok omurgasızda, mantarlar ve bakterilerde bulunan metillenmiş DNA, bazı bazlara tutunmuş küçük metil grupları (kimyacılar CH_3 olarak yazar) içerir. Metillenmiş bazların miktarı ve dağılımı gruplar arasında büyük değişkenlik gösterir, fakat çoğu durumda metil grubu sitozin (C) bazına bağlıdır. Bu yüzden sitozinler metillenmiş (C^m) ya da metillenmemiş (C) halde bulunur. Metil grubunun eklenmesi, sitozinin genetik şifredeki rolünü değiştirmez. DNA dizisi bir protein şifresi barındırıyorsa (büyük miktarda DNA'nın barındırmadığını hatırlayalım), üretilen proteinin amino asit dizisi sitozinlerin hepsinin veya bir kısmının metillenmesinden bağımsız olarak tamamen aynı olacaktır. Metillenmiş bazların genlerde yaptığı şey proteini değiştirmez, fakat transkripsiyon olasılığını etkiler. Metillenmenin nasıl etki ettiği tam olarak anlaşılmamış olsa da, genelde (fakat her zaman değil), yoğunlukla metillenmiş bölgelerdeki genler transkripsiyona girmez. Bazen de düzenleyici etkenlerin genin kontrol bölgesine bağlanmasını engelleyerek transkripsiyonu doğrudan etkileyebilir. Başka bir seçenek ise özellikle metillenmiş DNA'ya bağlanan, böylece transkripsiyon mekanizmasını işinden alıkoyan proteinler sayesinde daha dolaylı şekilde etki etmesidir. Nasıl işlerse işlesin, farklı hücre tiplerine özgü farklı metillenme şablonları, genlerin kalıcı olarak susturulmasına veya transkripsiyona girmesine karar veren sistemin bir parçasıdır.

Metillenme şablonları, genlerin açılıp kapanma kolaylığını etkilemekten daha fazlasını yapar. Bunlar aynı zamanda epigenetik bilgiyi anne hücreden yavru hücreye aktaran kalıtım sisteminin parçasıdır, üstelik bu sistemin nasıl çalıştığıyla ilgili oldukça geniş bilgilere de sahibiz (Şekil 4.6). Metillenme şablonları sonraki hücre neslinde tekrar oluşturulabilir (en azından omurgalılar ve bitkilerde), çünkü yarı korunumlu DNA kopyalanmasını bir tür otostopla geçerler. Metillenme yaygınlıkla CG çiftlerinin ya da CNG üçlülerinin (N, dört nükleotitten herhangi biri olabilir) sitozinlerinde oluşur. DNA molekülündeki nükleotitler karşılıklı eşleştikleri, ayrıca C de her zaman G ile eşleştiği için, DNA ipliğindeki CG çifti karşı tarafta GC çiftiyle eşleşir. Sitozinler metillendiğinde de simetri aynıdır – C^mG daima GC^m ile eşleşir. Fakat DNA kopyalamasında yeni oluşan iplik metillenmemiştir, yani eski iplikteki C^mG çifti yeni iplikte metillenmemiş GC çiftiyle eşleşir. Bu asimetrik durum uzun sürmez, çünkü metiltransferaz adlı enzim durumu fark eder ve yeni iplikteki sitozine derhal metil grubu bağlar. Enzim, her iki iplikteki metillenmemiş dizileri görmezden geldiği için yavru DNA moleküllerinde eski metillenme şablonu inşa edilir. Diğer kopyalama işlemleri gibi, bu işlem de mükemmel değildir, hatalar yapılır, fakat genel metillenme şablonunu koruyan yedek sistemler var gibi görülüyor. Şekil 4.6 hem DNA dizi-

DNA methylation in the control of cell type – specific maspin expression", 2002.



Şekil 4.6
İki farklı metillenme şablonunun kopyalanması. Düz çizgiler anne babadan gelen DNA iplikleri, kesik çizgiler ise yavru ipliklerdir; C'lerin bir kısmında bulunan simgeler metil gruplarını temsil ediyor.)

sinin farklı yerlerinin nasıl metillendiğini hem de DNA kopyalanması sırasında farklı metillenme şablonlarının, yani işaretlerin nasıl oluştuğunu gösteriyor.

Gelişim sırasında metillenme işaretleri değişir; ama yeni işaretlerin nasıl oluştuğu henüz açıklığa kavuşmuş değildir. Belki de bu değişim, yeni metil gruplarının enzimler aracılığıyla eklenmesi veya uzaklaştırılmasıyla, ya da metillenme şablonunu koruyan enzimlerin DNA'ya ulaşmasını etkileyen kromatin yapısındaki değişiklikler sayesinde gerçekleşmekte. Bunu sağlayan mekanizma ne olursa olsun, bu kontrollü değişimlerin ve bunun sonrasında metillenme şablonunun korunması işinin normal gelişim sürecinde can alıcı bir önemi var. Bu olguya dair en açık bulgulara, metiltransferaz genleri silinmiş farelerle yapılan çalışmalarda ulaşılmıştır. Bunların gelişimi anormaldir ve doğumdan önce ölürler. Ayrıca, tümör hücrelerindeki metillenme şablonlarının genellikle normal hücrelerinkinden farklı olduğunu da biliyoruz. Örneğin bazı kalın bağırsak kanserlerinde, normal hücrenin tümör hücresine dönüştüğünü gösteren ilk açık işaret, DNA metillenmesindeki değişimdir. Bu tür dönüşümlerin sebebini bilmiyoruz, fakat kimyasal etkenlerin metillenme şablonlarını doğrudan veya dolaylı olarak değiştirmesi, böylece hücre büyümesi ile bölünmesini düzenleyen

genlerin normal faaliyetini etkilemesi olasılıklardan biridir. Yaşlılıkla birlikte sağlık sorunlarımızın artmasının sebeplerinden birinin, metillenme işaretlerinde kazara oluşmuş değişikliklerin birikmesi yüzünden hücrelerin daha az ve daha verimsiz çalışması olduğu da söylenir. Muhtemelen yaşlanmanın birçok nedeninden biri olsa da, bu varsayımı destekleyecek çok az deneysel bulgu var.[15]

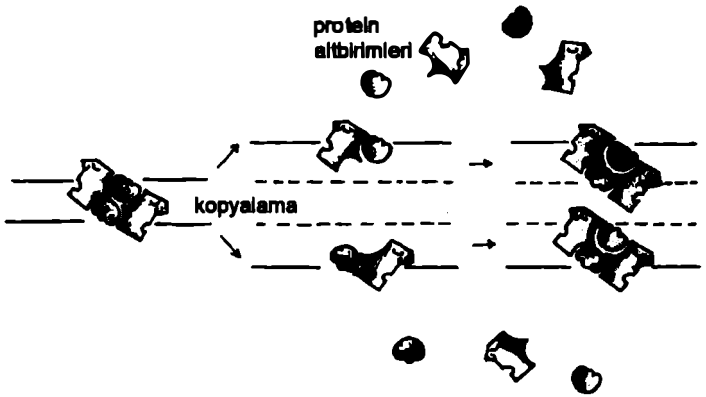
Kromatin işaretleme hakkında en çok bilgiye sahip olduğumuz şey metillenmedir, o halde bu sistemde bilginin organizasyonu ve aktarımıyla ilgili neler diyebiliriz? Muhtemelen söylenecek en bariz şey, DNA'ya çok benzediğidir. DNA dizilerinin kopyalanmasında olduğu gibi, metillenme şablonlarının kopyalanması da herhangi bir şablonu taşıdığı bilgiden bağımsız olarak, kopyalayan enzimlerin faaliyetine bağlıdır. Başka bir benzerlik, bilgi organizasyonunun biçimindedir – Organizasyon burada da parçalı olarak gerçekleşir. Yani çoğunlukla (gerçi her zaman değil) bir sitozinin metillenme durumunu, diğerlerini etkilenmeden değiştirmek mümkündür. Bu yüzden, DNA dizisi değişmese bile, bir genin sahip olabileceği muhtemel metillenme şablonu sayısı epeyce büyüktür.

Metillenme sadece kromatin işaretleme sistemi değildir. Omurgasız hayvanları ele alırsak durumu rahatlıkla görürüz. Bu hayvanlarda metillenmiş DNA ya yoktur ya da çok azdır. Mesela meyve sineği *Drosophila*'da çok az metillenmiş DNA vardır (ki kısa zaman öncesine kadar hiç olmadığı düşünülüyordu), ama yine de hücre fenotipleri şüphesiz yavru hücrelere aktarılmaktadır. Bu olayı DNA'ya bağlanan ve gen faaliyetini etkileyen protein komplekslerinin aynı zamanda kalıtımla aktarılabilir kromatin işaretleri olarak iş görmeleri sayesinde başardıklarını düşündürecek deneysel sebepler vardır. Bu protein işaretlerinin "kopyalanması" ve aktarımıyla ilgili birkaç model ileri sürülmüştür; bunlardan birini Şekil 4.7'de gösterdik. Bununla birlikte, protein temelli kromatin işaretlerinin varlığı açık olsa bile bilimcilerin bunların kalıtımını anlamanın çok uzağında da olduğunu da itiraf etmeliyiz.[16]

---

[15] 1979'da DNA metillenmesinin kanserin gelişimiyle ilişkili olduğunu ileri süren Holliday'in haklılığı için bkz. Jones ve Baylin, "The fundamental role of epigenetic events in cancer", 2002; Feinberg ve Tycko, "The history of cancer epigenetics", 2004; Verma ve arkadaşları, *Epigenetics in Cancer Prevention*, 2003. Kalıtsal metillenme değişimlerinin yaşlanmadaki olası rolü için bkz. Lamb, "Epigenetic inheritance and aging", 1994; Issa, "CpG island methylation in aging and cancer", 2000. Bu çalışmalar metillenmedeki aşamalı değişimlerin kanser ve yaşlanmayla ilgili olduğunu gösteren bulgular sağlar. Bilinen üç metiltransferaz enziminden herhangi birinden yoksun olan fare embriyolarının anormal bir gelişim göstermesiyle ilgili bulgular için bkz. Li ve arkadaşları, "Targeted mutation of the DNA methyl-transferase gene results in embryonic lethality", 1992; Okano ve arkadaşları, "DNA methyltransferases Dnmt3a and Dnmt3b are essential for de novo methylation and mammalian development", 1999.

[16] Protein işaretleri ile bunların yayılışı için bkz. Lyko ve Paro, "Chromosomal elements conferring epigenetic inheritance", 1999; Cavalli, "Chromatin as a eukaryotic template of genetic information", 2002; Henikoff ve arkadaşları, "Histone variants, nucleosome



Şekil 4.7
Protein işaretlerinin kalıtımı. Kopyalamadan önce, protein altbirimleri iki DNA ipliğine simetrik olarak bağlanır; kopyalamanın ardından, anne DNA'dan gelen ipliklere (düz çizgiler) bağlı proteinler, benzer proteinlerin yavruya ait ipliklerde (kesik çizgiler) toplanmasına da rehberlik eder.

Kromatin yapısının karmaşıklığı öyle sıra dışıdır ki organizasyonu ve bilgi aktarımıyla ilgili yeni görüşlerin sürekli olarak ileri sürülmesi kaçınılmazdır. Son zamanlarda, nükleozom histonlarının modifikasyonlarına duyulan ilgi epeyce yoğunlaştı. Histon kuyruklarında bulunan kimi amino asitler, asetil ya da metil gibi küçük kimyasal grupları ekleyen veya uzaklaştıran enzimler sayesinde değişime uğrayabilmektedir. Bu grupların varlığı veya yokluğu, histonların kendi arasındaki etkileşimi, DNA ve diğer proteinlerle olan etkileşimlerini değiştirir, yani DNA'nın ne kadar sıkı paketleneceğini, transkripsiyon mekanizmasına erişimin ne kadar kolay olacağını etkilerler. Mesela, asetil grubu eklenmesi çoğunlukla kromatin yapısının gevşemesine yol açar, böylece transkripsiyon kolaylaşır. Oysa asetil gruplarını uzaklaştırıp metil grupları eklemek, kromatin ipliğinin yoğunlaşmasıyla sonuçlanır ve DNA'nın transkripsiyonu mümkün olmaz.

Histonların çeşitli yerlerindeki değişikliklerin nasıl oluştuğu ve bu değişikliklerin nasıl etki ettiği artık anlaşılmaya başlandı. Bir "histon şifresi"nden bahsediliyor, çünkü farklı biçimlerde değişime uğramış histonların kombinasyonu, belirli düzenleyici etkenlerin bağlanmasını etkileyen işaretler oluşturuyor gibi bir görüntü çizer. Bu, gerçek bir şifre kalıntısı olsun veya olmasın, histon değişikliklerinin, gen faaliyetini belirleyen kromatin işaretleme sisteminin parçası olduğuna dair pek fazla şüphe yoktur. Bazı ipuçları olsa da, histon işaretlerinin kopyalanmasıyla ilgili bilgimiz azdır. DNA kopyalanırken nükleozomlar bozulur ve histonlar yavru hücrelere rasgele dağıtılır. Bununla beraber, aynı DNA bölgesiyle bağlantılı kalırlar ve böylece de ana molekülündekine benzer bir kromatin yapısının oluşturulmasının tohumlarını bir şekilde ekerler. Bu yüzden histon

assembly and epigenetic inheritance", 2004.

işaretleriyle bağlantılı bilgi, yavru hücreler tarafından miras alınmaktadır.[17]

Metillenme, protein ve histon işaretlerini ayrı ayrı anlatarak, muhtemelen bunların kromatin yapısının birbirinden bağımsız ögeleriymiş gibi görünmesine neden olduk; ama elbette birbirlerinden bağımsız değiller. Örneğin histon değişiklikleri ile DNA metillenmesi arasında yakın bir ilişki var, yani aralarında bir sebep/sonuç ilişkisi olmalı. Çeşitli kromatin işaretlerinin nasıl oluşturulup yorumlandığını ayrıntılarıyla anlamamız için daha önümüzde uzun bir yol var, fakat genelde görevleri açısından epey özelleştiklerini ve belli bir yere özgü olduklarını biliyoruz. Embriyolojik gelişim ya da değişen çevre koşulları yüzünden hücrelere gelen sinyallerle hayata geçirilmektedir. Bir kez tetiklenmeye görsün, çoğunlukla neden olan etki ortadan kaybolduktan uzun süre sonra bile, kromatin işaretlerindeki hücre faaliyetiyle ilgili bilgi hücrelerde nesilden nesile aktarılır. Bu yüzden kromatin işaretleme sistemleri hem hücredeki fizyolojik tepki sisteminin parçası, hem de aynı zamanda kalıtım sisteminin parçasıdır.[18]

RNA MÜDAHALESİ: GENLERİ SUSTURMAK

EKS'lerin dördüncü tipi olan RNA müdahalesi (kısaca RNAi) bazı açılardan diğer sistemlerden çok farklıdır. 1990'lı yılların sonuna kadar bulunamadı, hakkında da az şey biliyoruz, fakat eldeki bilgi bile fazlasıyla ilgi çekicidir. Bu konu bizleri hücreler arasında bilgi aktarımının yeni yollarını düşünmeye zorlar; çünkü hücrelere müdahale etmek, hastalıklarla savaşmak ve organizmalara yeni nitelikler kazandırmak için müthiş imkânlar sağlamaktadır.[19]

RNAi'nin keşfi büyük ölçüde, bilimcilerin başarısının değil, uğradıkları

---

[17] Hücreden hücreye kalıtımla aktarılan histon değişiklikleri için bkz. Turner, *Chromatin and Gene Regulation: Mechanisms in Epigenetics*, 2001. Histon şifresiyle ilgili görüşler için bkz. Jenuwein ve Allis, "Translating the histone code", 2001. Epigenetik işaretlerin kopyalanması için bkz. McNairn ve Gilbert, "Epigenomic replication: Linking epigenetics to DNA replication", 2003. Epigenetik işaretlerle ilgili görüşlerin gelişimi için bkz. Urnov ve Wolffe, "Above and within the genome: Epigenetics past and present", 2001.

[18] Memelilerde kromatin işaretlerinin kalıtımı için bkz. Rakyan ve arkadaşları, "The marks, mechanisms and memory of epigenetic states in mammals", 2001. Kromatin işaretlerinin çevre koşullarıyla nasıl değiştiğini anlamak için bkz. Jaenisch ve Bird, "Epigenetic regulation of gene expression: How the genome integrates intrinsic and environmental signals", 2003.

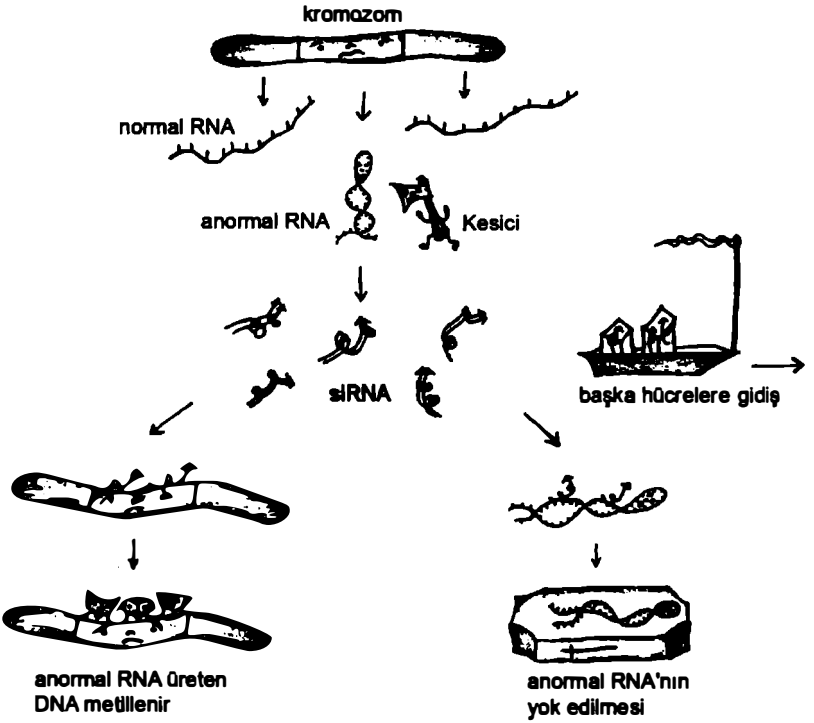
[19] RNA müdahalesi hızlı gelişim gösteren yeni bir alandır; değişen görüşler ve terminolojinin takibi de zor, fakat meselenin kısa bir tarihi ve özeti için bkz. www.ambion.com. *Science* dergisi 2002 Aralığında küçük RNA'ları (siRNA gibi) "yılın buluşu" olarak nitelendirdi. RNAi ile ilgili sağlam yazılar için bkz. Matzke ve arkadaşları, "RNA: Guiding gene silencing", 2001; Hannon, "RNA interference", 2002; Voinnet, "RNA silencing: Small RNAs as ubiquitous regulators of gene expression", 2002; Novina ve Sharp, "The RNAi revolution", 2004.

bozgunun bir sonucudur. Hayvanlar ve bitkilerin içine DNA veya RNA sokarak bunlara yeni ya da değiştirilmiş işlevler kazandırmaya çalışan araştırmacıların deneyleri sürekli hüsrana uğruyor, ilgilendikleri genler beklenmeyen şekilde sessizliğe gömülüyordu. Örneğin petunya çiçeklerindeki mor pigmentleri yapmaya yarayan genin fazladan bir kopyasını ekleseniz, ne beklerdiniz? Bu fazladan kopyanın çiçeğe kesinlikle daha koyu bir mor renk vermesini beklerdiniz, ya da en kötüsü hiçbir etkisi olmamalıdır. Bunun yerine bilimciler çoğunlukla beyaz (renksiz) ya da alaca (beyaz ile mor) çiçeklerle karşılaştılar. Bir şekilde hem yeni sokulan gen hem de eski genler kapatılmıştı. Bu gen susturma olayının aynı derecede şaşırtıcı örnekleri, nematod kurtçuğu *Caenorhabtidis elegans* (çoğunlukla *C. elegans* olarak telaffuz edilir) ile bazı mantarlarda yapılan çok farklı deneylerde de bulundu. Kurallara uymayan bu bulgular bir süre birbirlerinden bağımsız şekilde "eşbastırma" (bitkilerde), "sönümlendirme" (mantarlarda), "RNA müdahalesi" (nematodlarda) olarak tanımlandı ve konu üzerinde tartışılırken bu adlar kullanıldı, fakat sonunda tümünün ortak noktaları olduğu anlaşıldı. Artık hepsine birden RNA müdahalesi denmektedir, başka hayvanlarda da buna benzer gen susturulması örneklerine rastlanmıştır.

Belirli genlerin istikrarlı biçimde ve hücre kalıtımıyla aktarılabilir şekilde susturulmasına yol açan RNA müdahalesi, kendine has özelliklere sahiptir. Bunların bazıları Şekil 4.8'de gösterildi. Öncelikle, siRNA (müdahaleci küçük RNA) olarak bilinen küçük RNA moleküllerine gereksinim vardır; ki bunlar da sıra dışı bir diziye ve sıra dışı bir yapıya sahip büyük mRNA moleküllerinden elde edilir. Belki de en başta iki iplikli olan veya anormal olarak tanımlandıktan sonra iki iplikli hale getirilen bu tür anormal RNA molekülleri, duruma uygun biçimde "kesici" diye adlandırılmış bir enzim tarafından saptanır ve enzim bunları 21 ila 23 nükleotit uzunluğunda küçük parçalar halinde keser. Bu parçalar siRNA'lardır. Bu minicik RNA parçalarının, yapısından türedikleri anormal RNA kopyasının yok edilmesine yol açabilmeleri şaşırtıcıdır. Bunu muhtemelen anormal mRNA'da denk gelen diziyle eşleşip molekülü yıkacak enzimi o bölgeye çekerek yaparlar. Aynı diziye sahip herhangi bir normal mRNA da bozulur.

RNAi sisteminin ikinci tuhaf özelliği, en azından bazı organizmalarda siRNA'ların çoğaltılması, böylece aşırı sayıda kopyaya ulaşılmasıdır. Üçüncü garip özellik ise siRNA'ların (ya da RNAi sistemiyle bağlantılı olan veya buradan elde edilen herhangi bir molekülün) hücreden hücreye geçerek, hatta farklı hücre tiplerine ulaşarak beden içinde göç edebilmeleridir. Örneğin RNAi tarafından başlatılan susturma olayı, tütün bitkisinin kökünden yola çıkıp damar sistemi aracılığıyla 30 cm ötedeki dokuya ulaşabilir.[20] RNAi'nin son özelliği, bazı durumlarda siRNA'nın orijinal mRNA'nın üretildiği gene bağlanması saye-

[20] siRNA'ların bitkilerdeki yayılışıyla ilgili bilgi için bkz. Jorgensen, "RNA traffics information systematically in plants", 2002.



Şekil 4.8

RNA yoluyla susturma. Üst tarafta, anormal yapılı bir RNA üretiliyor. Bu RNA Kesici enzim tarafından fark edilerek küçük parçalara ayrılır. Ortaya çıkan bu parçacıklar, yani siRNA'lar protein kompleksleriyle bir araya gelir ve bunların yardımıyla da anormal RNA kopyalarını yok ederler (sağ taraf); bir ihtimal anormal RNA'yı oluşturan DNA parçasıyla da etkileşime girip, metillenme ya da protein işaretiyle geni etkisiz hale getirebilirler (sol taraf). Kimi organizmalarda, siRNA'lar bir şekilde başka hücrelere doğru da gider (ortada sağda).

sinde, gelecek hücre nesillerine aktarılan sabit bir metillenme ya da proteinli bir kromatin işareti yaratmasıdır. Bu durumda RNAi gen susturmasının etkisi ikiye katlanır, çünkü sadece mevcut anormal mRNA'ları yok etmekle kalmaz, aynı zamanda bunları üreten genin faaliyetini de durdurur.

Bitkiler ve hayvanlara yeni işlevler yüklemek için gösterilen çabalar sırasında keşfedilen RNAi sistemi, elbette genetik mühendislerinin işini zora koşmak için evrimleşmemiştir. O halde doğal işlevi neydi? Sahip olduğu tuhaf özellikler saldırgan virüslere, genom asalaklarına, yani kendini kopyalayan, hareket edebilen transpozonlar ve sıçrayan genlere karşı hücreyi savunmada bir rolü olduğunu gösterir.[21] Hem virüsler hem de transpozonlar çift iplikli RNA üretmeye meyillidir. Birçok virüs bunu yapar, çünkü RNA, virüslerin genetik mal-

[21] RNAi'nin savunma sistemi olarak görevi için bkz. Plasterk, "RNA silencing: The genome's immune system", 2002.

zemesidir ve virüsler kendini kopyalarken RNA'lar da geçici olarak çift iplikli olurlar. Transpozonlar ise çeşitli sebepler yüzünden çift iplikli RNA üretir. Bu sebeplerden biri, yan yana gelmiş DNA dizilerinin, bazen birbirlerinin ters yönde tekrarı olması yüzünden sentezlenen RNA'da oluşan firkete yapılarıdır. Sağlıklı hücreler çift iplikli RNA üretmedikleri için, bu tür moleküller RNAi sistemini harekete geçirebilir, böylece çift iplikli RNA'lar ile benzer herhangi bir tek iplikli dizi bozulup yıkılır. Araştırmacılar genoma fazladan gen kopyaları soktuklarında, çoğunlukla tek kopyadan fazlası girer ve bunların bazıları birbirini tamamlayan diziler olabilir, bunlar da çift iplikli RNA oluşturabilir, böylece RNAi sistemi harekete geçer. Bu sistem sadece sokulan genlerin mRNA'larını susturmakla kalmaz, organizmanın kendi genlerinden elde edilen kopyaları da susturur.

RNAi'nin bir hücresel bağışıklık sistemi olduğu görüşü, siRNA'ların çoğaltılması ve susturma işleminin organizmada yayılması gibi tuhaf özelliklerinden birçoğunu mantıklı hale getiriyor. Eğer asalaklar etraftaysa daha fazla ve daha geniş bir alanda koruma sağlamak iyidir! RNAi savunma sistemini bozan mutasyonlar geçiren bitkilerin virüslere karşı daha duyarlı hale geldiğinin gözlenmesi, bu sistemin asalak karşıtı rolüyle tutarlılık göstermektedir. *C. elegans*'taki RNAi genlerinin kusurlu olmasının, sıçrayan genlerini harekete geçirdiği bulgusu da aynı şekilde tutarlıdır.

Kesici geni gibi RNAi genlerinde gerçekleşen kusurlar, asalaklara karşı savunmayı düş kırıklığına uğratmanın ötesine geçebilir. Bunların aynı zamanda gelişim üzerinde de çarpıcı etkileri olabilir, ki bu onların epigenetik kalıtımdaki önemlerine dair bir ipucudur. Geçenlerde, çift iplikli öncü RNA'lardan Kesici tarafından kesilen RNA'ların, başka bir küçük RNA sınıfını oluşturduğu açıklığa kavuştu. Bu sınıf ilk defa *C. elegans*'ın gelişimindeki olayların zamanlamasını sekteye uğratan mutasyonların incelenmesi sırasında tanımlanmıştı. Mutasyonlu genlerin de nispeten sıra dışı olduğu anlaşıldı, çünkü bunlar protein şifresi barındırmıyor; bunun yerine çift iplikli firkete yapıları oluşturan ve kendilerinden protein sentezlenmeyen RNA'lar üretiyorlardı. Bu moleküller, diğer siRNA'lara çok benzeyen fakat tek iplikli 21 ila 23 nükleotit uzunluğunda RNA'lar oluşturmak üzere Kesici ile diğer RNAi bileşenleri tarafından tanınır, sonra da işlenir. Bu küçük RNA'lar hedef mRNA'lardaki kendilerini tamamlayan dizileri tanır ve bunlarla eşleşir; böylece o mRNA'ların translasyonunu engellerler. Öncü DNA'daki mutasyonlar, uygun küçük RNA'ların oluşumuna engeldir, bu durumdaysa hedef mRNA'lar susturulmaz ve normal gelişim bozulur.

Bu küçük gelişim RNA'ları ile siRNA'ların arasında üretim ve gösterdikleri etki açısından farklılıklar var (örneğin gelişim RNA'ları hedef RNA'larının yok edilmesine yol açmazlar), fakat ortak noktaları da bulunur; hepsine birden artık mikroRNA veya miRNA denmekte. Neredeyse incelenen her organizmada birçok farklı miRNA bulunmuştur. Bunlardan bazıları belirli dokulara özgüdür. Çok az bir kısmının da gelişimde yer aldığı önceden biliniyordu; ki bu küçük RNA sınıfının hücresel faaliyetlerin düzenlenmesi ve gelişim kararlarının belirlenmesinde

can alıcı bir göreve sahip olduğunun bulunacağına da inanılmaktadır.[22]

Bir EKS olarak RNAi sistemi muhtemelen çok güçlüdür. Belirli mRNA'ları susturan bilgi, miRNA'lar aracılığıyla yalnızca yavru hücrelere aktarılmakla kalmaz, aynı zamanda uzaktaki hücrelere ve dokulara da gönderilir. Maalesef günümüzde bu sistem hakkında fazla bilgimiz yoktur. O yüzden, bu bilgi ve aktarımının, çevresel ve gelişimsel değişimlerden nasıl etkilendiği konusunda ancak tahmin yürütebiliyoruz. Sistemde küçük RNA'lar çoğaltılacak mı, çoğaltılacaksa ne kadar çoğaltılacak gibi kararları belirleyen şey nedir? Çift iplikli yapıların oluşumu iç ya da dış şartlardan etkilenir mi? Neden bazı miRNA'lar hedeflerini yok ederek sustururken, diğerleri sadece translasyonu engelliyor? Tek bir miRNA tipi kaç farklı mRNA'yı susturabilir?

Muhtemelen bu soruların yanıtını bulmak için fazla beklememize gerek kalmayacak, çünkü RNAi'nin keşfi, bilimcilerin eline inanılmaz güçte bir araç verdi, üstelik sistemi tamamen anlamayı gerektiren birçok zorlayıcı etken bulunmakta. RNAi sayesinde, sadece hücreye uygun sentetik siRNA sokulması yoluyla herhangi bir geni seçip faaliyetinin durdurulması gerçekten mümkündür. Bu tekniğin uygulanmasının olası faydaları hayret vericidir. Bu sistem genom dizisinin okunmasıyla keşfedilmiş birçok genin gerçekte ne yaptığını bulmak amacıyla zaten kullanılmıştır. Genin bir bölgesine eş olan bir siRNA'nın üretilip ardından da hücreye sokulması yoluyla o gen susturulabilir ve bu susturmanın etkilerinden yola çıkılarak o genin işlevi anlaşılabilir. Ticari olarak, RNAi artık, olgun domateslerin çürümesini ya da çiçeklerin solmasını hızlandıran genler gibi istenmeyen genleri susturmak için kullanılıyor. Belki de RNAi kullanımının en çok heyecan uyandıracağı alan tıptır. Antibiyotiklerden bu yana bu alandaki en büyük devrim yapılabilir. Kültür ortamındaki insan hücrelerine sokulduğunda, poliovirüs genomundaki dizilere uyacak şekilde tasarlanan siRNA'ların, hasarlı RNA'ları yok ederek virüsün çoğalmasını engellediğini ön çalışmalar gösterdi. Umut vaat eden benzer sonuçlar AIDS virüsünün (HIV) genomunu hedefleyen siRNA'larla alındı. Yine de hâlâ kat edilecek uzun bir yol var, ayrıca daha şimdiden hesapta olmayan engellerle de karşılaşıldı, fakat RNAi kullanarak yeni tedaviler üretmek yönündeki umutlar gerçekten sağlam görünüyor.[23]

RNAi, dört EKS'nin sonuncusudur ve artık epigenetik kalıtımın daha geniş yankı bulan sonuçlarından birine geçmek istiyoruz. Fakat bunu yapmadan önce, tanımladığımız dört EKS kategorisi birbirinden bağımsız gibi görülse de, gerçekte böyle olmadıklarının altını çizmeliyiz. Örneğin RNAi sisteminin

---

[22] mikroRNA'ların gelişimdeki görevleri için bkz. Pasquinelli ve Ruvkun, "Control of developmental timing by microRNAs and their targets", 2002; Banerjee ve Slack, "Control of developmental timing by small temporal RNAs: A paradigm for RNA-mediated regulation of gene expression", 2002.

[23] RNAi'nin tıp ile başka biyoloji alanlarındaki uygulamaları için bkz. Dykxhorn ve arkadaşları, "Killing the messenger: Short RNAs that silence gene expression", 2003.

siRNA'ları, öncü moleküllerin sentezlendiği DNA dizisinde kromatin işaretlerinin oluşmasını sağlayarak daha fazla transkripsiyon yapılmasını engelleyebilir. Bu yüzden kromatin işaretleme ile RNAi sistemleri bu noktada çakışmaktadır ve muhtemelen diğer sistemler de bağlantılıdır: kendini sürdüren döngünün sürmesini sağlayan protein, kromatin işaretleme sisteminin parçası, hatta prion bile olabilir.[24] Hücre bellek sistemlerinin farklı bileşenlerinin birbirleriyle tam olarak ne kadar bağlantılı olduğu muhtemelen son derece karmaşık bir meseledir, fakat hücre fenotiplerinin aktarımı biyokimya döngülerinin, kalıtımla aktarılabilir yapısal ögelerin, kopyalanan RNA moleküllerinin ve kromatin işaretlerinin karışımına bel bağlar, bundan emin olabiliriz. Hepsinin değişkenlik gösterme potansiyeli vardır; ki bu da sadece EKS aracılığıyla inanılmaz miktarda kalıtsal varyasyonun üretilmesinin mümkün olduğu anlamına geliyor.

EPİGENETİK VARYASYONLARI YAVRUYA AKTARMAK: CANAVAR ÇİÇEKLER VE SARI FARELER

EKS'lerin evrim için önemli olduğu su götürmez bir gerçektir. Bu sistemler açıkçası karmaşık organizmaların evriminin ön şartıdır. Bu organizmalarda, gelişimle ilgili kararlar yavru hücrelere aktarılmak zorundadır, ayrıca doku işlevinin uzun vadede sürdürülmesi için hücre fenotiplerinin kalıcı ve aktarılabilir olmasına gerek vardır. Epigenetik varyasyonların sadece hücre soylarında değil, aynı zamanda organizma nesilleri arasında aktarıldığı ve bu varyasyonların uyumsal evrimde can alıcı bir rol oynadığı görüşü çok daha ihtilaflıdır. Bu görüş, bölümün başında bahsettiğimiz düşünce deneyinin temelini oluşturur. Genetik yapıları aynı olsa da, Jaynus'taki canlılar epigenetik varyasyonların bir kısmını aktarabildikleri için evrimleşebiliyordu ve biriken bu varyasyonlar doğal seçilim sayesinde uyumsal değişimlere de yol açmıştı. Şimdi sormamız gereken şey, acaba aynısı yerküredeki canlılar için de geçerli midir? Bitkiler ve hayvanlar, yavrularına epigenetik bilgi aktarıyor mu?

Öncelikle, tekhücreli organizmalardaki epigenetik kalıtımı ele alalım. Hem mayanın hem de terliksi hayvanın yapısal varyantları aktarabildiğini zaten söylemiştik, ayrıca her hücrede kendini sürdüren döngüler bulunduğu için, bu tarz bilgi aktarımı tekhücreli organizmalarda da olmak zorundadır. Kromatin işaretleme sistemleri de kesinlikle mevcuttur ve protozoalardaysa RNAi bulunmuştur. Yani dört EKS türü de tekhücreli organizmalarda vardır. Bakteriler bile epige-

[24] EKS'lerin mekanik olarak örtüşmesi Roberts ve Wickner tarafından "Heritable activity: A prion that propagates by covalent autoactivation" (2003) makalelerinde verilen örnekle gösterilir. Burada maya prionu, kendini sürdüren geri bildirim döngüsü sayesinde yayılmaktadır. Proteinin olgun ve işlevsel biçimi bir proteaz enzimidir, bu enzim proteini olgun biçime dönüştürmek için gereklidir. Bu yüzden de bildik prionlarda olduğu gibi, proteinin bir biçimi (olgun biçimi) diğer biçimini kendine dönüştürür.

netik kalıtıma sahiptir. Bazıları metillenme işaretlerini aktarır; Fransız mikrobiyolog Luisa Hirschbein ile çalışma arkadaşları, *Bacillus*'ta epigenetik kalıtıma rastlamışlardır.[25] Bu bakterinin bir yerine iki kromozoma sahip olması sağlandığındaysa muhtemelen DNA'larına bağlanan proteinler yüzünden eklenen kromozomdaki genlerin faaliyeti durmuştur ve yavru hücreler bu kromozomun kapalı durumunu nesiller boyunca miras alıp sonraki nesile aktarıyordu. Bunlar ön bulgulardır, fakat kimi mikrobiyologlar bunun çok büyük bir buzdağının görünen kısmı olduğuna inanıyor. Bildiklerimiz, bakteriler ve diğer tekhücreli organizmaların epigenetik bilgi aktardığını zaten gösteriyor, yani bu grupların epigenetik ekseninde dikkate değer evrim olayları gerçekleşmiş olmalıdır.

Tekhücreli organizmalardaki evrimin, epigenetik varyantların doğal seçilimi aracılığıyla ortaya çıkabileceğini kabul etmekte kuramsal bir sorun yoktur. Hastalıkları anlayıp tedavi etmek gibi açılımlar doğuran bu ihtimale gösterilen ilginin azlığı dikkat çekicidir. Çokhücreli organizmalarda durum farklıdır. Üreme eşeysiz parçalanma veya tomurcaklanmayla gerçekleşiyorsa, yine kuramsal bir sorun yoktur ve kalıtımla aktarılmış epigenetik varyantların nasıl doğal seçilim malzemesi olabileceğini görmek kolaydır. Kök salma becerisine sahip filizlerinden büyüyen bir bitkiyi ele alalım. Oluşumları sırasında farklılaşan koşullara tepki olarak, hatta koşulların bitkinin tüm bölgelerinde aynı olmamasından ötürü, filizler farklı epigenetik değişiklikler edinebilir. Bu filizler kök salıp bağımsız birer bitki haline geldiklerinde birbirleriyle rekabete girebilir, yani epigenetik kalıtımları hayatta kalma şanslarını etkileyecektir. Eşeysiz üreyen birçok neslin klasik Darvinci seçilime maruz kalmasıyla, epigenetik varyantlar daha kararlı bir hale gelebilir ve bu varyantlar uzun vadeli değişimlere sebep olabilir. Böylece, bir tür parçalanmayla üreyebilen bitkiler ile hayvanlar için EKS'lerle aktarılan varyasyonlar, bu canlıların evriminde önemli rol oynayabilir.

Eşeyli üreyen nesiller için epigenetik varyantların aktarımını ele aldığımızdaysa kuramsal zorluklar ortaya çıkmakta. Ana sorun, döllenmiş yumurtanın kendisinden türeyen hücrelerin her türlü hücre tipine doğru farklılaşmasına olanak verecek bir konumda bulunmak mecburiyetinde olmasıdır. Bu yüzden işe bir tür etkisiz ya da tarafsız epigenetik konumdan başlaması gerekir, uzun yıllar boyunca da "epigenetik geçmiş"e dair bütün belleğin hücreler üreme hücresine dönüşmeden önce silindiği muhakkak addedilmiştir. Bu varsayım, tetiklenmiş epigenetik çeşitliliğin kalıtımına dair tüm olasılıkları dışlamıştır. 1980'lerde epigenetik geçmişin tamamen silinmediğinin ve bazı epigenetik bilgi-

---

[25] Hirschbein ve çalışma arkadaşlarının epigenetik kalıtımla ilgili araştırması için bkz. Grandjean ve arkadaşları, "Chromosomal inactivation of *Bacillus subtilis* exfusants: A prokaryotic model of epigenetic regulation", 1998. Mayalarda epigenetik kalıtım için bkz. Klar, "Propagating epigenetic states through meiosis: Where Mendel's gene is more than a DNA moiety", 1998. Mikroorganizmalardaki epigenetik aktarımla ilgili diğer çalışmalar için bkz. Casadesús ile D'Ari, "Memory in bacteria and phage", 2002.

lerin nesilden nesile geçtiğinin keşfedilmesi bu yüzden hiç beklenmiyordu. Yine de bu kadar şaşırtıcı olmaması gerekirdi, çünkü genetikçileri bu olasılığın varlığı konusunda uyarabilecek derecede göze çarpan bazı ipuçları bulunuyordu.

Üç bin yılı aşkın süredir, erkek eşeklerin kısraklarla çiftleştirilmesinden katırın doğduğu, oysa dişi eşekler ile aygırların çiftleşmesinden ortaya çıkan katırın çok farklı görülen, daha kısa kulaklı, daha kalın yeleli bir yaratık olduğu biliniyor. İki katır türü de kısırdır. Genetik yapıları aynıdır, fakat fenotipleri farklıdır. Uzun zaman boyunca bu farklılığın "anne etkisi"nden kaynaklandığı, yani belki de atlar ve eşeklerin rahimlerindeki farklılıklar yüzünden ortaya çıktığı varsayılmıştır. Fakat anneden veya babadan gelen kromozomların bir sonraki nesilde katkısının her zaman aynı olmadığını gösteren birçok başka belirti de biliniyordu. 1960'larda Helen Crouse, *Sciara* sineğindeki kromozom davranışlarını incelemişti. Bu, gelişimi sırasında genomunda değişiklikler görülen sineklerden biriydi ve hem beden hem de üreme hücrelerindeki kromozomlarından bazılarını atıp yok ediyordu. Crouse, deneyleri sırasında bu atılan kromozomların daima babadan gelen kromozomlar olduğunu buldu. Aslında erkekler, yavrularına sadece annelerinden gelen genleri geçiriyordu. Bu kesinlikle tuhaf bir sistemdir, üstelik bunun anlamı hakkında fazla fikrimiz yok, fakat Crouse önemli bir noktanın altını çizdi. Bu elemenin gerçekleşmesi için anne ve babadan gelen kromozomlar gelişmekte olan sineğin fark edebileceği bir şekilde işaretleniyor, yani kromozomlar anne ve baba tarafından "damga"lanıyordu.[26]

Bunun ardından, genom damgalanması birçok farklı grupta, en dikkat çekici olarak da memelilerde ortaya çıkarılmış ve 1980'ler boyunca moleküler çalışmaların hedefi haline gelmiştir. Bu olayı sağlayan esas itici kuvvet, genetikçilerin, memelilerin genomlarına yabancı gen sokmak istediklerinde karşılaştıkları bir sorundu. Sokulan bu genlerin (*transgen* diye adlandırılır) yer aldığı çaprazlamaların çoğunlukla Mendel yasalarına uymadığı keşfedildi. Atlar ve eşeklerin çiftleştirilmelerine benzeyen çiftleşmelerin hangi taraftan yapıldığı önemliydi. Bazı transgenler sadece baba tarafından gelince faal olup, anne tarafından gelindiğinde suskun kalıyordu. Ama başka transgenlerde olay tersine işliyordu, yani ancak anneden gelirlerse faal hale geçiyorlardı. Sıradan genlerde bile gen anlatımında buna benzer anne baba kökenli farklılıklar bulunmuş; ayrıca farelerde farklı şekillerde damgalanan yetmişten fazla gen tanımlanmış-

[26] *Damga* terimi ilk defa, *Sciara* sineğinin kromzomlarıyla yaptığı çalışmadan bahsederken Crouse tarafından "The controlling element in sex chromosome behavior in *Sciara*" (1960) adlı makalesinde kullanılmıştır. Damgalamayla ilgili ilk çalışmalar için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 5. Bölüm. Daha yeni gözlemler ve görüşler için bkz. Ferguson-Smith ve Surani, "Imprinting and the epigenetic asymmetry between parental genomes", 2001; Haig, *Genomic Imprinting and Kinship*, 2002. Damgalı genlerle ilgili güncel bilgiye ulaşmak için: www.mgu.har.mrc.ac.uk/research/imprinting.

tır. Anne veya babadan gelen genlerin farklı faaliyetleri çoğunlukla metillenme işaretlerindeki farklılıklarla bağdaştırılır. Yumurtanın oluşumu sırasında kromozomların "anneden" gelen kromatin işaretlerini aldığı görülüyor, oysa aynı kromozomlar sperm üretimi sırasında "babadan" gelen farklı işaretleri ediniyordu. İki türlü işaretleme de normal embriyo gelişimi için gereklidir, fakat nasıl oluşturuldukları ve gelişimi nasıl etkiledikleri meselesi hâlâ tam çözülmemiştir. Bunu bulmak önemlidir, çünkü bazı insan hastalıkları kusurlu damgalamayla ilgilidir.

Damgalar doğası gereği geçicidir. Kromozom bir cinsiyetten diğerine geçtiğinde üzerindeki orijinal işaretler silinir ve o cinsiyete özgü yeni işaretler konur. Sürekli değişen bu tür epigenetik işaretlerin, uyumsal evrim için hammadde olması zordur. Yani damgalama, epigenetik değişimlerin nesilden nesile aktarılabileceğini gösteriyor olsa da epigenetik varyasyonların evrimsel değişimin temeli olabileceği iddiasını desteklemek için daha kalıcı ve daha dayanıklı bir olguya dair bulgulara gerek vardır. Aslında böylesi bulgular da mevcuttur. Epigenetik işaretlerin birçok nesil boyunca kaybolmadığının keşfedilmesi, biyologların bitkileri yeni ve faydalı niteliklerle donatma umutları taşıyarak bunlara yabancı genler kazandırma çabaları sırasında karşılaştıkları sorunların başka bir sonucuydu. Çoğunlukla ev sahibi organizmanın genomuna transgeni sokmayı başardılar (genelde birçok kopyasını) ve bu genlerin neredeyse herkesi tatmin edecek kadar aktarımı da görüldü. Fakat bir iki nesil sonra, arzulanan gen ürünü daha fazla oluşturulmuyordu. En başta yabancı DNA'nın ev sahibi organizmanın genomundan kaybolduğu düşünüldü, fakat çoğu olayda transgenin hâlâ orada olduğu görüldü, fakat ağır metillenme sebebiyle faaliyetini yitirmiş; yani transgenin metil işaretleri ve bununla bağlantılı kapalı hali birçok nesil boyunca kalıtımla aktarılmıştı.

Birkaç yıl sonra, gelecek nesillere aktarılanın sadece deneylerle sokulan transgenleri susturan işaretler olmadığı keşfedildi. Değiştirilmiş metillenme şablonları ve sıradan genlerin faaliyetlerinde yer alan bununla bağlantılı değişiklikler de kalıtımla aktarılabiliyordu. Biri botanik diğeri zoolojiden olmak üzere bu olay için iki örnek vermek istiyoruz. Seçtiğimiz iki örnek de özellikle ilginçtir, çünkü ikisi de kalıtımsal epigenetik farklılıklar ile genetik farklılıkları birbirine karıştırmanın ne kadar kolay olduğunu göstermektedir.

İlk örneğimiz nevruzotunun morfolojik bir varyantıyla ilgili. Bitkileri isimlendirip sınıflandırmak için günümüzde kullandığımız sistemin temellerini atan ünlü botanikçi Carl Linnaeus, yaklaşık 250 yıl önce en son ortaya çıkan türleri tanımlamıştı. Linnaeus için yaptığı iş kolay değildi, çünkü çok uzun ve çok verimli geçen bilim hayatının büyük kısmında bütün türlerin Yaratılış sırasında Tanrı tarafından yaratıldığını ve o zamandan bu yana değişmeden kaldıklarına inanmıştı. Türlerin kısa zaman önce kendi kendilerine ortaya çıktığını kabullenmesi zordu. Fakat Linnaeus, sınıflandırma sistemini bitkilerin üremeyle ilgili kısımlarına dayandırdığı için yeni keşfedilen varyantı yeni bir



Şekil 4.9
Linaria vulgaris'in pelorik (sol) biçimi ve normal (sağ) biçimi.

tür olarak sınıflandırmalıydı, çünkü çiçek yapısı normal nevruzotunun çiçeklerinden (*Linaria vulgaris*) bariz farklıydı. Normal otun beş taç yaprağı, çiçeğin üst ile alt kısımları birbirlerinden farklı olacak şekilde düzenlenmişti, oysa yeni varyantta, yani *Peloria*'da (Yunanca "canavar" kelimesinden gelir) normal biçimdeki tek çıkıntı yerine beş çıkıntının oluşturduğu radyal simetri vardır.[27] Şekil 4.9 farkı gösteriyor. Linnaeus için pelorik varyant o kadar sıra dışıydı ki şöyle söyledi (elbette Latince): "Bir ineğin kurt başlı bir dana doğurması kadar olağanüstü." Pelorik biçimin *L. Vulgaris*'in başka bir türün çiçek tozları tarafından döllenmesiyle ortaya çıkan dayanıklı bir melez olabileceğini düşündü. Fakat dindar biri olan Linnaeus bu yeni pelorik tür konusunda her zaman huzursuzdu.

Pelorik varyantlar başka türlerde de bulunur. Örneğin Goethe, Darwin, de Vries gibi biyolojinin birçok büyük ismini büyülemiş olan aslanağzı *Antirrhinum* bitkisinde. Darwin, aslanağzının pelorik çeşitleri ile normal çeşitleri arasında çaprazlama yaptı ve fark etmemiş olsa bile ulaştığı sayısal sonuçlar Mendel oranlarına yakındı, pelorik biçim çekinik karakter göstermişti. Çağdaşı Mendel ile tanışmış olsaydı, bu sonuçları nasıl yorumlaması gerektiğini bilir ve belki de evrim biyolojisinin tarihi oldukça farklı gelişirdi! 1900'da Mendel'in yasalarını

[27] *Linaria*'nın pelorik varyantının tarihi Gustafsson'un "Linnaeus' peloria: The history of a monster" (1979) adlı makalesinde verilir. Linnaeus'tan yapılan alıntının kaynağı bu makaledir. Pelorik varyantların epigenetik doğasını gösteren deneyler için bkz. Cubas, "An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry", 1999. Bitkilerde bilinen başka epigenetik varyantlar için bkz. Jacobsen ve Meyerowitz, "Hypermethylated *SUPERMAN* epigenetic alleles in *Arabidopsis*", 1997.

tekrar keşfedenlerden biri olan Hugo de Vries de pelorik varyantlar üzerinde çalıştı. *Linaria*'nın pelorik biçiminin bir mutasyon olduğuna inanıyordu ve normal biçim ile pelorik biçim arasında yüzde birlik değişim oranı buldu. Günümüzde olsa buna çok yüksek bir mutasyon oranı olarak bakardık.

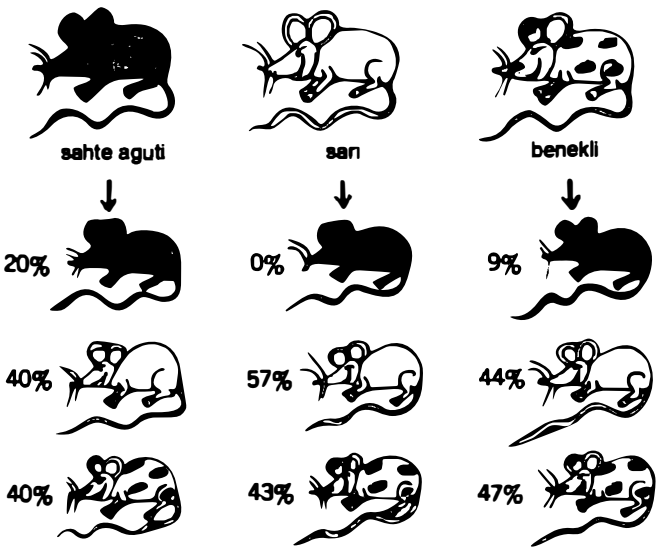
Gelişim süreçleriyle ilgili birçok genetik araştırmanın yürütüldüğü son yirmi yıldır botanikçiler, *Linaria*'nın ünlü pelorik varyantı da dahil olmak üzere, çiçeğin şeklini değiştiren mutasyonların moleküler temellerini inceliyor. İngiltere'deki John Innes Enstitüsü'nde çalışan Enrico Coen ve meslektaşları, normal biçim ile pelorik biçimleri karşılaştırdıklarında şaşırtıcı bir şey buldular. Aralarında kesinlikle bir fark vardı, fakat bu fark DNA dizisinde değildi. Morfolojik değişim mutasyon değil, epimutasyon yüzünden gerçekleşiyordu: belirli bir genin metillenme şablonu normal biçim ile pelorik biçim arasında farklılık gösteriyordu. Botanik tarihinde önemli bir rol oynamış bu varyant ne yeni bir türdü (Linnaeus'un düşündüğü gibi) ne de bir mutasyondu (de Vries ve diğerlerinin düşündüğü gibi), oldukça kalıcı bir epimutasyondu.[28] Burada bariz bir ironi var! Metillenmedeki değişime neyin sebep olduğu açık değil, fakat oluştuğundaysa da pek değişmeden (her ne kadar bir parça değişme şansı olsa bile) gelecek nesillere aktarıldığı görülüyordu. Linnaeus'un örnek toplamasının üzerinden 200 yılı aşkın bir süre geçmesine rağmen, hâlâ aynı bölgede *Linaria*'nın pelorik biçimi yetişmektedir.

İkinci kalıtsal epigenetik varyant örneğimiz laboratuvar farelerinden geliyor. Bu örnek farelerin kürk rengiyle ilgilidir. Mendelci genetiğin ilk günlerinden bu yana genetik çözümlemeler için kürk rengi, incelenmek için gözde bir özellik olmuştur. Kürkün olağan "faremsi" kahverengi rengi "aguti" olarak bilinir, fakat bu rengi değiştiren birçok gen ve alel vardır. Avustralyalı genetikçi Emma Whitelaw ile çalışma arkadaşları, kürk rengi geninin düzenleyici bölgesinde fazladan küçük bir DNA parçasının (transpozon kökenli) bulunduğu mutant bir fare soyu üzerinde çalıştılar. Bu DNA parçasının varlığı pigmentin normal oluşumunu engelliyordu, fakat bunun ölçüsü her farede aynı değildir: bazılarında kürk sarıdır, diğerlerinde aguti renkli iri lekelerle beneklenmiştir, daha başkalarındaysa kürk tamamen aguti renklidir, yani bunlar "sahte aguti" olarak tanımlanır.[29]

---

[28] *Epimutasyon* terimi Holliday tarafından "The inheritance of epigenetic defects" (1987) adlı makalesinde uydurulmuş ve metillenme gibi DNA modifikasyonları temelli kalıtsal değişimler için kullanılmıştır. Günümüzde yaygınlıkla kullanılır ve herhangi bir kalıtsal epigenetik modifikasyon için söylenir.

[29] Farelerde sarı fenotipin kalıtımında epimutasyonların rolü için bkz. Morgan ve arkadaşları, "Epigenetic inheritance at the agouti locus in the mouse", 1999; Whitelaw ve Martin, "Retrotransposons as epigenetic mediators of phenotypic variation in mammals", 2001; Rakyan ve arkadaşları, "The marks, mechanisms and memory of epigenetic states in mammals", (2001. Metil katkılı yemlerin kalıtsal kürk rengi fenotipine etkisi



Şekil 4.10
Farelerde değişken sarı kürk renginin kalıtımı; her anneden doğan farklı cinslerdeki yavruların oranı gösteriliyor.

Bunda heyecan uyandıracak bir durum yok, çünkü çevre ile gelişim etkenlerinin bir genin anlatımını etkileyebileceğini ve farklı fenotipler oluşturabileceğini biliyoruz. Şaşırtıcı olup heyecan dalgası yaratan şey, fenotip çeşitliliğinin kalıtımla aktarılma biçimiydi. Sarı annelerin yavruları genelde sarı renkti, beneklilerin yavruları benekli, sahte aguti annelerin diğer annelere göre daha fazla sahte aguti renkli yavruları oluyordu (Şekil 4.10). DNA dizilerinde farklılık olmadığı için bu varyasyonun kalıtımından başka bir şey sorumlu olmalıydı. Whitelaw'ın deneyleri olağan günah keçisini, yani tanımlanmamış farklı değiştirici genleri suçlamaya olanak vermiyordu, çünkü farelerin genetik yapısı aynıydı. Açıklanamayan kalıtsal çeşitlilik için başka bir gözde bahane olan "anne etkisi" ise anneler arasında embriyo nakliyle olasılık dışı bırakılmış ve böylece araştırmacılar rahimdeki koşulların kürk rengini etkilemediğini göstermişti.

---

için bkz. Wolff ve arkadaşları, "Maternal epigenetics and methyl supplements affect agouti gene expression in A^{vy}/a mice", 1998. Rakyan ve arkadaşları, "Transgenerational inheritance of epigenetic states at the murine *Axin*^{Fu} allele occurs after maternal and paternal transmission" (2003) adlı makalelerinde farelerde başka bir klasik mutant olan *Fused* mutantının aslında bir epimutasyon olduğunu buldular. Sutherland ve arkadaşları ise "Reactivation of heritably silenced gene expression in mice" (2000) adlı makalelerinde, farelerde kalıtsal olarak susturulan transgenlerin tekrar faaliyete geçirilmesiyle ilgili genel bir açıklama verirler.

Sonunda bu varyasyonun transpozondaki DNA parçasının metillenme şablonuyla ilgili olduğu anlaşıldı ve bu şablon bir sonraki nesile yumurta aracılığıyla aktarılıyordu. Başka bir deyişle, kürk renginde kalıtsal farklılıklar görülüyordu, çünkü yeni nesil meydana çıkmadan önce epigenetik geçmiş silinmiyordu.

Sarı fareler ile yürütülen bu çalışmanın başka ilginç yönleri de vardır. İlki, kalıtsal fenotipin çevre şartlarından etkilenmesidir. Bu örnekte annenin beslenme alışkanlığı etkili olmuştu. Hamilelikleri sırasında metil destekli besin alan farelerin sarı yavru oranı düşerken, sahte aguti renkli yavruların oranı yükselir. İkincisi, bu mutasyonun kürk renginden başka şeyleri de etkilemesidir: sarı fareler sarı olmayan kardeşlerine kıyasla obezdir, diyabet hastasıdır, kansere daha kolay yakalanır ve ömürleri daha kısadır. Üçüncü olarak, memeli genomunda birçok transpozon dizisi bulunur ve genomun en az %40'ı bu dizilerden türemiştir. Bunların çoğu, metillenme sayesinde etkisiz hale getirilmiştir, fakat muhtemelen bir kısmı komşu genleri etkileme yetisini korur. Hepsi birlikte ele alındığında bu bulgular, fenotipik etkileri epigenetik işaretler tarafından etkilenen çok sayıda genin bulunabileceği ve bu işaretlerin doğasının bazen çevre şartlarına da bağlı olabileceği düşüncelerini akla getirmektedir. Ayrıntılı moleküler çalışmaların yokluğunda, çoğu epigenetik farklılık, genetik farklılık olarak nitelendirilmişti, yani şu anda kalıtsal varyasyonların ne kadarının kalıcı epigenetik işaretler tarafından sağlandığını bilmiyoruz.

Nesilden nesile geçen epigenetik kalıtıma dair büyük bir bilinmez daha vardır: RNAi'nin önemi. RNAi sayesinde gene özgü susturma sinyalleri, hücreden hücreye geçtiği gibi anne babadan da yavrulara geçebilir. Örneğin belirli bir *C. elegans* geninin bir parçasıyla eşleşebilecek diziye sahip çift iplikli RNA molekülü, bu nematodun karnına zerk edilirse, bu gen, kurtçuğun bütününde susturulur, çünkü mRNA'sı, RNAi sistemi tarafından yok edilir. Ayrıca bu gen susturulması da birkaç nesil boyunca devam ettirilir. Bu yüzden, üreme hücreleri yoluyla bir tür RNA bazlı bilgi akışı vardır. Bu yolla aktarılan bilginin ölçeğini bilmiyoruz. Fakat gelişimi etkileme kapasitesine sahip küçük RNA'lar son zamanlarda yapılan çalışmaların gösterdiği kadar yaygınsa, bu bilgi akışının da boyutu büyük olabilir.[30]

Epigenetik varyasyonların sonraki nesile aktarılabileceği yönündeki bütün bu bulguların evrim kuramı için ne anlama geldiğine bakarak konuyu artık toparlamak ve bir sonuca bağlamak istiyoruz. Kısaca özetlersek, tam olarak Jaynus varlıklarıyla ilgili düşünce deneyinden çıkan anlama geliriz: Ek bir varyasyon kaynağı yarattığı için, genetik boyutta bir gelişme olmasa bile, kalıtımın epigenetik boyutunda evrim görülebilir. Fakat bundan daha fazlası var.

---

[30] Çift iplikli RNA'ların enjeksiyonuyla nesilden nesile geçen etkiler için bkz. Fire ve arkadaşları, "Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*", 1998; Grishok ve arkadaşları, "Genetic requirements for inheritance of RNAi in *C. elegans*", 2000.

Özellikle değişen çevre şartları söz konusuysa, epigenetik varyasyonlar genetik varyasyonlardan daha yüksek bir hızda üretilir ve birkaç epigenetik varyasyon aynı anda ortaya çıkabilir. Üstelik işlevleri körlemesine olmayabilir, çünkü epigenetik işaretlerdeki değişimler muhtemelen yeni koşullarda faal olmak üzere harekete geçirilen genler üzerinde de görülür. Bu durum, tetiklenmiş bütün değişimlerin uyumsal olduğu anlamına gelmez, fakat bir varyasyonun faydalı olma şansını yükseltir. Bu iki özelliğin, yani yüksek üretim hızı ile duruma uygun olma şansının kombinasyonu, epigenetik varyantların seçilimi aracılığıyla gerçekleşen adaptasyonun genetik değişimler aracılığıyla ortaya çıkan adaptasyona kıyasla daha hızlı olduğu anlamına gelir.

Kalıtsal epigenetik değişikliklerin, Darwin'in "gizemlerin gizemi" olarak nitelediği, türlerin kökeni meselesinde de önemli bir payı olabilir. Türlere ayrışma evrim biyologların üzerinde sık sık tartıştığı bir konu başlığıdır, fakat çoğu biyolog, genelde toplulukları birbirlerinden coğrafi veya ekolojik engellerle yalıtıldığında yeni türlerin ortaya çıktığı konusunda hemfikirdir.[31] Diğerlerinden ayrı tutulan topluluklar değişir ve gerçekleşen değişimler de, bu topluluklar tekrar bir araya geldiğinde birbirleriyle başarılı bir şekilde çiftleşmelerinin önüne geçer. Genelde bu değişimlerin genetik olduğu varsayılır, fakat biz bunların sıklıkla epigenetik olabileceğine inanıyoruz. Ayrı kaldıkları dönem sırasında, iki topluluk da farklı koşullara maruz kalır. Belki bir tanesi yeni bir adaya yerleşir ya da yeni bir besin kaynağı bulmuş veya farklı bir iklimde yaşamaya başlamıştır; ki bu durumda epigenetik işaretlerin ortaya çıkması hem beden hem de üreme hücrelerinde tetiklenir. Bu işaretler, organizmaların yeni çevrelerine uyum göstermelerini etkilemekten fazlasını yapabilir; aynı zamanda diğer topluluklarla çiftleşme yeteneklerini de etkileyebilirler. Damgalamayla ilgili çalışmalar, gelişimin normal seyretmesi için anne ile babadan gelen kromozomlardaki işaretlerin birbirlerini tamamlayıcı nitelikte olması gerektiğini gösteriyor. Yani daha önce birbirinden ayrılmış iki topluluk farklı epigenetik varyasyonlar edinmişlerse, sperm ile yumurta tarafından aktarılan işaretler arasındaki uyumsuzluk, melez embriyonun normal bir şekilde gelişmesine engel olabilir. Yaşamayı başaran bir melez üretilse bile, değişmiş kromatin işaretleri gamet oluşumunun düş kırıklığıyla sonuçlanacağı ve melezin kısır olacağı anlamına gelebilir. Bu şekilde, türleşme için önemli bir öge olan üreme engelinin meydana gelişi, genetik değişimlerden çok epigenetik değişimlerin sonucunda olabilir.

Bu bölümü bitirirken, başka bir kalıtsal varyasyon tipinden daha bahsetmek istiyoruz. Şimdiye kadar, hücresel kalıtım sistemleri aracılığıyla bilgi aktarımını ele aldık. Fakat bilgi aktarımı daha yüksek organizasyon seviyele-

[31] EKS'lerin türlere ayrışmadaki rolü için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 9. Bölüm. Ayrıca poliploidlik aracılığıyla kalıtsal gen susturmasının türlere ayrışmadaki önemi için bkz. Pikaard, "Genomic change and gene silencing in polyploids", 2001.

rinde de gerçekleşebilir. Buna iyi bir örnek Moğol gerbilleridir. Bu kemirgenlerde annenin rahim koşullarının dişi yavruların gelişiminin üzerinde güçlü kalıtsal etkileri olabilir. Embriyoların çoğunun erkek olduğu bir rahimde gelişen dişi embriyonun yüksek dozda erkek hormonu testestorona maruz kalması kaçınılmazdır. Hormonun bu yüksek seviyesi embriyo için bir bilgi sayılır ve gelişimini etkiler. Dişi büyüdükçe geç cinsel olgunluk, bölgesine sahip çıkmak için saldırgan davranışlarda bulunmak, en dikkat çekicisi de yavrularken bir batında doğurduğu yavruların çoğunun erkek olması gibi bazı özgün karakteristik özellikler geliştirir. Embriyolarının çoğu erkek olduğu için dişi yavrular da tıpkı kendisi gibi testosteron açısından zengin bir rahimde gelişir, yani büyüdüklerinde anneleriyle aynı fizyolojik özellikler ve aynı davranışlara sahip olurlar. Onlar da erkek ağırlıklı doğumlar gerçekleştirir ve bu döngü böylece sürer gider.[32] Bu şekilde annenin gelişim mirası kızlarına aktarılmış olur. Anne fenotipinin genetik olmayan kalıtımı söz konusudur. Sonuçta genetik olmayan bilgi aktarımı farkı sayesinde, genetik yapıları aynı olan iki dişiden çıkan soyların davranışları ile soy içi cinsiyet oranları çok farklı olabilir.

SÖYLEŞİ

I.M.: Başımı ıslak havluyla sarmam gerekiyor! Anlattığınız bu aktarım sistemleri karmaşasından başım ağrıdı, acaba hepsini birden "epigenetik" olarak adlandırmanın bir değeri var mı bilmiyorum! Bana kalırsa her birinin rolü çok farklı. Fakat bu sorunla boğuşmadan önce, kalıtımın iki boyutu arasındaki ilişkiyle ilgili genel bir sorum var. Müzik alanından yaptığınız benzetmede iki olasılıktan bahsetmiştiniz. Bir tanesi partisyonun (genetik sistem), performansı (epigenetik sistem) etkileyebileceği, ama tersinin olamayacağıydı. Diğer seçenek ise iki yönlü etkileşimdi. Notalardaki değişimin performansı etkilemesi gibi, performanstaki değişim de notaları değiştirebilir. Bu durumda kalıtım sistemleri birbirlerini etkileyebilir. Fakat üçüncü bir olasılık daha var. Yazılı partisyon ortadan tamamen kaybolabilir ve yerini kayıt sistemi alabilir. Yani bir kalıtım sistemi diğerini eleyebilir. Bu olabilir mi?

M.E.: Mevcut bütün organizmalar nükleik asit temelli kalıtım sistemine sahiptir, DNA kalıtım sisteminin ise daha yüksek bir seviyede işleyen bir sistem tarafından elenmesi düşünülemez. Fakat kuramsal olarak bir kalıtım sisteminin başkasının yerini alması mümkündür. Yaşam evriminin ilk zamanlarında, kimyasal ile biyolojik evrim arasındaki bulanık dönemde bu gerçekleşmiş olabilir. Birçok kuramcı ilk dönemlerdeki kalıtımın nükleik asitlere dayanmadığını, nükleik asitlerin sonradan ortaya çıkarak ilkel kalıtım sistemlerinin yerini

[32] Moğol gerbilleriyle ilgili çalışma için bkz. Clark ve arkadaşları, "Hormonally mediated inheritance of acquired characteristics in Mongolian gerbils", 1993; Clark ile Galef, "Prenatal influences on reproductive life history strategies", 1995.

aldığını öne sürüyor. Belki uzak gelecekte bu tür bir yer değiştirme tekrar görülecek. Zeki, üreyebilen ve evrimleşen robotlar yaratabilirsek, bunlar sonunda bizi bertaraf edebilir. Bu durum da bir kalıtım sisteminin başka bir tanesi tarafından elenmesine denk olurdu.

I.M.: Kulağa mantıklı geliyor. Şimdi tanımlarınıza bir göz atmak istiyorum. Neden bütün bu EKS'leri aynı kefeye koyuyorsunuz? Hepsinin farklı özellikleri olduğu çok açık.

M.E.: Bütün EKS'ler hücreden hücreye bilgi aktarır, ortak paydaları budur. Siz biyolojik kalıtımı farklı şekillerde biçimlendirebilir ve kalıtım sistemlerini etki ettikleri seviyeden çok, yer alan mekanizmanın türüne göre sınıflandırabilirsiniz. Biz de çeşitli EKS'leri ayrı ayrı ele alarak, zaten bunu yapıyoruz. Fakat doğrudur, bu noktada çok farklı olan olguları bir araya getiriyoruz. Yapısal kalıtım kategorisi muhtemelen çok geniştir, çünkü prionların yayılması, hücre zarlarının kendini sürdürmesi ve kirpikli yapıların kalıtımları arasında bir tür üç boyutlu model kullanılması dışında hiçbir ortak nokta olmayabilir. Fakat günümüzde, ne olup bittiğine dair elimizde yeterince bilgi yok. Bununla birlikte, bütün bu farklı sistemleri aynı kategoriye, yani hücresel kalıtım kategorisine sokmak yararlıdır. Bu bizi sistemin sınırlarına, çok temel bir kısıtlamaya karşı uyanık tutar: Bu tip kalıtımın odak noktası hücredir. Anlattığımız son sistem, yani gelişim mirasının tüm organizma seviyesinde aktarımı, gerçekten ayrıdır ve tek başına bir kategori oluşturması gerektiğine de katılıyoruz.

I.M.: Tanımlar ya da kavramlara dair bir sorun daha var: Bütün bu hücresel sistemlere "kalıtım sistemleri" diyebilir ve bunların evrim potansiyellerinden bahsedebilirsiniz. Fakat bana çarpıcı gelen nokta, gelişimdeki, yani ontojenezdeki rolleridir. Neden bunların gelişimdeki rollerine odaklanmadınız?

M.E.: Çünkü bu sistemleri bu kadar önemli kılan, bunların hem kalıtım sistemleri hem de düzenleyici sistemler olmalarıdır. Düzenleyici işleve sahip birçok döngü tipi vardır, fakat bunların sadece bir altkümesi, işlevsel durumun hücreden hücreye aktarılmasına imkân verecek yapıya sahiptir; değişebilen birçok protein ile hücre yapısı vardır, fakat ancak prionların da dahil olduğu küçük bir altküme, varyantların aktarımına izin verecek yapıya sahiptir. Birçok farklı kromatin yapısı tipi vardır, fakat bunların ancak bazıları aynı işaretlerin yavru hücrelerde de oluşmasını sağlar. Ayrıca RNAi yoluyla gen susturma olayının hücreden hücreye aktarımının ölçeğini hiç bilmiyoruz.

I.M.: Anladığım kadarıyla siz özel kalıtsal özellikleri bulunan kontrol sistemlerine odaklanıyorsunuz, fakat onlara neden gelişimden çok evrimsel önemleri varmış gibi muamele ediyorsunuz?

M.E.: Çünkü aynı anda iki görevi birden yapabiliyorlar ve onları bu kadar çarpıcı kılan şey de bu. EKS'lerin evrimdeki önemine özel bir ilgi gösteriyoruz, çünkü onların evrimsel etkileri, fizyolojik ve gelişimsel rollerinden ayırt

edilemez. Kalıtımsal epigenetik varyasyonların fizyolojik/gelişimsel yönleri ile evrimsel yönleri arasında kimse net ayrım yapamaz. Bugünlerde "evrim" kelimesi, tamamen seçilim süreçlerin ve körlemesine varyasyonlar sayesinde gerçekleşen değişime dair fikirler uyandırdığı için, bu kavramlar kafa karıştırıyor olabilir. Direktifli süreçler ve güdümlü varyasyon sadece gelişimle bağlantılıdır. Bir süre için, aynı anda hem evrimsel ve gelişimsel hem de seçilimli ve direktifli süreçleri tanımlayacak yeni bir terimin gerekli olduğunu hissetmiş, bunun için de "evişim" kelimesini düşünmüştük, ama fazla kullanmadık.

I.M.: Güzel bir kelime değil, ama işe yarayabilir! Bu karışımı kesinlikle kavramsal bir zemine oturtmalısınız. Şimdi epigenetik boyutla ilgili ana sorunlarımdan birine geliyorum. Epigenetik varyasyonların tekhücreli organizmalarda nesilden nesile nasıl aktarıldığını ve bunun evrimi nasıl etkilediğini anlayabiliyorum. Bunlar geçen bölümde tanımladığınız, bakteriler ve bitkilerdeki yorumlayıcı mutasyonlardan çok farklı değil. Fakat epigenetik eksendeki evrimin çokhücreli organizmalarda, hatta eşeysiz üreyenlerde bile nasıl işleyebileceğini anlayamıyorum. Epigenetik açıdan farklı bir hücre ortaya çıksa ne olur? Eğer o hayatta kalacak ve diğer varyantların yerini alacaksa, doku düzeyi ile organizma düzeyinde bir avantaja sahip olmalıdır. Çok fazla şey istemiyor musunuz?

M.E.: Hayır. Doku düzeyinde diğer varyantların yerini almanın bu konuda yeterli olmadığı doğru. Kanser hücreleri hayatta kalır, çoğalıp dokulara yayılır, fakat çoğunlukla organizmayı yok ederler. Epigenetik bir varyant, bir organizmalar topluluğunda yayılacaksa, organizma seviyesinde faydalı olmak (en azından etkisiz olmak) zorundadır. Doku seviyesinde faydalı olmasa bile, eğer organizmanın bütününe yararı varsa, yine yayılır. Bu varyant hem hücre soyu hem de organizma seviyesinde avantajlıysa, özellikle hızlı bir evrim gerçekleşebilir.

I.M.: Epigenetik varyantların doğal seçilimine dair, hücre soyu veya doku seviyesi ya da organizmanın bütünü seviyesinde gerçekleşen herhangi bir örnek verilebilir mi?

M.E.: Hücre soyu seviyesinde, evet verilebilir. Kalıtsal epigenetik gelişmeler yüzünden ortaya çıkan kanserden zaten bahsettik. Diğer şeylerin yanında, metillenme şablonları da değişmektedir. Hem hücre soyu hem de organizma seviyesinde bildiğimiz bir doğal seçilim örneği yoktur, fakat gerekli deneysel çalışmalar da henüz gerçekleştirilmedi. Bu tür bir olgu bitkilerde olabilir. *Linaria* olayının bu kategoriye ait olması mümkün: epigenetik varyant en başta hücre soyu seviyesinde seçilir, sonrasındaysa bitkinin bütünü seviyesinde karşı seçilime uğramaz (hatta pozitif seçilim bile olabilir).

I.M.: Biraz yavaş olun bakalım! Burada bir sorun daha var. Birçok bitki polenler ve yumurtalar sayesinde eşeyli üremekte. Başarılı bir bedensel varyantın gametlere nasıl aktarılabildiğini henüz pek anlamış değilim. Hem bu gerçekleşse bile bir işe yaramaz. Bir hayvanın deri hücresine ya da bir bitkinin

yaprak hücresine ait harika bir epigenetik varyant gelişip bütün bir organizmaya dönüşemez; organizmada başka hücre tipleri de vardır! Olup olacağı, bütün bir organizmanın değil daha fazla deri ya da yaprak hücresinin gelişmesidir.

M.E.: Aslında iki farklı soru yönelttin ve bunlara sırayla cevap vereceğiz. İlk soru şuydu, acaba epigenetik varyasyonlar beden hücrelerinden üreme hücrelerine aktarılabilir mi? Haklısın. Eşeyli üreyen organizmalarda, epigenetik bir varyantın sonraki nesile aktarılabilmesi için gametlerde gerçekleşmesi gerekir. Üreme hücrelerinin bir varyasyon edinmesinin üç yolu vardır. Varyasyonlar üreme hücrelerinde ortaya çıkabilir, bu birincisidir. Bu tür varyasyonlarla bütün organizma gruplarında karşılaşmayı bekliyoruz. İkincisi, yeni varyasyona ev sahipliği yapan beden hücreleri gelişerek üreme hücrelerine dönüşürse, beden hücresi kökenli bu varyasyon da üreme hücresi varyasyonu haline gelir. Üreme ile beden hücreleri arasında ayrım olmayan (ya da geç ayrılan) organizmalarda bu görülebilir. Örneğin Afrika menekşesinde herhangi bir yaprak gelişerek üreme hücreleri de dahil olmak üzere tam bir organizmaya dönüşebilir, yani yaprak hücrelerindeki epigenetik bir varyasyon sonraki nesile aktarılabilir. Üçüncüsü, beden hücreleri ile üreme hücreleri arasında bir tür bilgi alışverişi süreci mevcutsa, üreme hücresi, esasında beden hücrelerinde ortaya çıkmış bir varyasyonu edinebilir. Zaman zaman RNAi mekanizmalarıyla gerçekleşen bu.

İkinci soruna gelirsek: O kadar farklı hücre tipini barındıran koca bir organizmanın gelişimine başlamadan önce özelleşmiş hücre tiplerine ait tüm bilginin silinmesi gerekiyorken, belirli bir hücre türünün varyantı nasıl gelişiminin temeli olabilir diye sormuştun. Elbette haklısın; epigenetik değişime uğramış bir hücre, tam gelişimsel potansiyele sahip işlevsel gametler meydana getirmeli. Sadece bir deri hücresi varyantı olabilen döllenmiş bir yumurtanın geleceği yoktur. Fakat yeni deri hücresi çeşitlerinin gelişimine yol açacak işaretlerle bezeli kromozomlara sahip döllenmiş bir yumurtanın durumu farklıdır. Bu tür işaretlerin, gelişimin diğer yönlerini engellemek zorunda olmadığı açıktır. *Linaria*'nın pelorik varyantını ele alırsak, çiçek yapısını etkileyen genlerle ilişkili işaretler bildiğimiz kadarıyla gelişimi başka bir şekilde etkilemiyor.

I.M.: Aktarılması mümkün olan epigenetik varyasyon tiplerinin sayısı bana nispeten sınırlı görüldü.

M.E.: Genetik varyasyonlar da dahil olmak üzere diğer herhangi bir varyasyon türünden daha kısıtlı değil! Hepsi seçilim süzgecinden geçmek zorundadır. Döllenmiş yumurtayı deri hücresine dönüştüren genetik bir mutasyon çıkmaz sokaktır ve elenecektir. Çokhücreli organizmalarda bütün varyasyon tiplerine yönelik birçok kısıtlama mevcuttur. Herhangi bir varyant, yaşayabilecek bir organizma üretmek için öncelikle gelişimin darboğazından geçmelidir.

I.M.: O halde klonlama nasıl mümkün oluyor? Anladığım kadarıyla bir beden hücresini, belki bir deri hücresini alıp bunu çekirdeği çıkarılmış bir döllenmiş yumurtayla birleştiriyorsunuz. Sonra beden hücresinden gelen çekir-

dek bazı esrarengiz değişimler geçiriyor ve önce embriyonun, nihayetinde de yavru hayvanın gelişimini mümkün kılan normal bir yumurta çekirdeği gibi işlev görüyor. Bu yumurta hücresi, beden hücresindeki tüm epigenetik işaretleri taşıyorsa, bu işlerin hepsini nasıl beceriyor? Neden sadece bir deri kütlesine ya da hangi dokudan alınmışsa o dokuya dönüşmüyor? Tüm o işaretler nasıl siliniyor? Gelişim için gerekli olduğunu söylediğiniz, anne ile babadan gelen özel damgalar tekrar nasıl oluşturuluyor? Söylediğiniz her şey bende klonlamanın imkânsız olduğu fikrini uyandırıyor!

M.E.: Klonlama gerçekten dikkate değer bir başarıdır. Açıkçası, çekirdeğin geldiği yerden taşıdığı anıların yumurtada silinmesi şarttır. Henüz hiç kimse bunun nasıl olduğunu bilmiyor. Anne babaya özgü damgalara gelince, çekirdeği çıkarılmış yumurtaya yerleştirilen beden hücresi çekirdeğinde, erkek ile dişiden gelen kromozomlar olduğu unutulmamalı, yani bazı damgaların korunmuş olması ve bunların sonradan tekrar faaliyete geçmesi mümkündür. Fakat bu süreçte birçok hatanın oluştuğunu görmeyi bekliyorduk, çünkü beden hücreleri, yumurta ve sperm hücrelerinin gelişimleri sırasında başlarına gelen bütün epigenetik değişimlerden geçemezler. Gametlerin aksine, klonlama için kullanılan hücre, tamamen yeni bir organizmanın gelişiminin temelindeki yeni ve çarpıcı rolüne epigenetik olarak hazırlanmamıştır. Bu yüzden klonlanmış hayvanlarda birçok anormalliğin bulunması şaşırtıcı değildir. Bazı embriyolar rahime nakledilmez bile ve rahime yerleşenler çoğunlukla doğumdan önce ölür. Doğan yavruların birçoğunda sorunlar ortaya çıkar. Altı yıl yaşayan ve birkaç yavrusu olan ünlü Dolly bile, anne koyunu klonlamak için yapılan 277 teşebbüs içinde başarılı olan tek olaydı. Erken yaşta eklem iltihabına yakalanması da epigenetik sıfırlanmayla ilgili sorunlardan kaynaklanmış olabilir. Epigenetik kalıtım hızlı ve kolay klonlama için kesinlikle büyük bir engeldir.[33]

I.M.: Klonlamanın mümkün olması bile bana mucize gibi geliyor! Fakat bu işaretlerin evrimdeki etkisine geri dönelim. Gametlerin gelişimi ve klonlama süreci sırasında bu işaretler silenebiliyorsa, aktarımları ne kadar güvenilirdir? Genler kadar asıllarına sadık kalınarak aktarılır mı? Söylediklerinizden birçok epigenetik varyasyonun, bir sonraki gelişim turuna hazırlık aşamasında bazı eşey hücrelerinin sıfırlanmasıyla silinebileceği anlamı çıkıyor. Durum buysa, epigenetik bir işaretin aktarılabilirliği bir gene ait alelinkinden daha az olacaktır. Öyle değil mi?

---

[33] Klonlama tekniklerinin gelişim tarihi için bkz. McLaren, "Cloning: Pathways to a pluripotent future", 2000. Klonlama sırasında memeli genomunu yeniden programlamanın zorlukları için bkz. Solter, "Mammalian cloning: Advances and limitations", 2000; Kang ve arkadaşları, "Reprogramming DNA methylation in the preimplantation stage: Peeping with Dolly's eyes", 2003. İnsan klonlamayla ilgili biyolojik sorunlar için bkz. Rhind ve arkadaşları, "Human cloning: Can it be made safe?", 2003.

M.E.: Elimizde epigenetik varyantların ne kadar sadakatle aktarıldığına dair çok az veri var. Fakat doğru, bazı durumlarda epigenetik varyantın aktarılabilirliği, genetik varyantınkinden daha azdır; eşeyli üreyen organizmalarda genetik varyantlar yavruların yarısına geçer. Ara sıra epigenetik bir varyant da yavruların %50'sinden fazlasına aktarılır, çünkü bir kromozomdaki epigenetik işaret bazen diğer kromozomdaki alele de kendi görüntüsünü kazandırmaktadır. Bu durumun görülme sıklığını bilmiyoruz ve o yüzden bundan bir sonuç çıkarmak istemiyoruz.[34]

I.M.: Aktarılabilirlik %50'den azsa, epigenetik varyant frekansının her nesilde düşmesi gerekmez mi? Bir toplulukta elbette sadece güçlü bir seçilim devam ettirilir. Epigenetik varyantın faydası küçükse, kaybolacaktır!

M.E.: Eğer çevre şartları varyantı tetiklemeyi bırakırsa, varyant ortadan kaybolabilir. Çevrenin tetiklemesi düşük aktarım oranını telafi etmekte. Ayrıca epigenetik varyantlar, genetik varyantlara kıyasla fenotipi daha çok etkiledikleri için, bir varyantın seçilimi ya da karşı seçilimi oldukça güçlü olabilir. Bu yüzden düşük aktarılabilirlik meselesi o kadar da sorun olmayabilir. Fakat epigenetik varyantların ne doğrulukla aktarıldığı veya aktarılabilirlik yüzdesinin ne kadar sabit kaldığı hakkında gerçekten de fazla bilgimiz yok. Farklı çevre koşullarında farklılaşacağı için bu oran dalgalanmalar gösterebilir, ayrıca seçilimle değişmesini de umuyoruz. Örneğin silinmeye daha dirençli olan kromatin işaretlerinin doğal seçilimi yoluyla aktarılabilirlik meselesi daha güvenilir hale gelebilir.

I.M.: Fakat bununla birlikte, sadece küçük seçilim farklılıkları yaratan bazı uyumsal varyasyonları kaybedersiniz. Sizin şu Jaynus varlıklarınız belki de bu yüzden denizanasından daha karmaşık bir yapıya ulaşamadı! Aktarılabilirlikle ilgili başka bir sorunum daha var. Varyantların, kromatin işaretleyici EKS'yle aktarılmasını anlayabiliyorum, fakat çokhücreli organizmalarda kendini sürdüren bir döngünün ya da yapısal bir ögenin kalıtımla nasıl aktarıldığını ve nasıl evrimsel değişimin temeli oluşunu gözümde canlandıramıyorum.

M.E.: Aktarılan şeyin, bir faaliyet veya durumun bileşenleri olduğunu, bunların aynı faaliyet veya durumun sonraki nesilde de oluşturulmasını yönlendirdiğini varsaymalısın. Bir prion hastalığında sonraki nesilde kalıp oluşturma sü-

---

[34] Pál ile Hurst "Epigenetic inheritance and evolutionary adaptation" (2004) adlı makalelerinde epigenetik varyantların aktarılabilirlikleri %50'den az veya çok olabileceği için, epigenetik kalıtımın uyumsal evrimdeki rolünün kısıtlı olduğunu söylerler (bizce yanlış). Aktarılabilirliğin %50'den fazla olması kesinlikle olası: Paramutasyon sayesinde olabilir, yani bir alel diğer aleli kendi epigenetik görüntüsüne çevirebilir. Brink tarafından "Paramutation" (1973) adlı yazısında ele alınan bu olay için günümüzde moleküler seviyede çalışılıyor ve DNA metillenmesinin işe karıştığı görülüyor. Bkz. Hollick ve arkadaşları, "Paramutation and related allelic interactions", 1997; Chandler ve arkadaşları, "Paramutation in maize", 2000.

recini tekrar başlatan şey yumurtayla aktarılan prion olabilir. Yumurtaların zar sistemleri elbette kendilerini sürdüren bir yapıya sahip ve bunlarda küçük değişimlerin aktarılıp aktarılmadığını ya da aktarılıyorsa hangi tiplerinin aktarıldığını bilmiyoruz; büyük değişikliklerin hücrenin ölümüne yol açması kesin gibidir. Kendini sürdüren bir döngüde yumurta, bağlanma özelliği taşıyan protein moleküllerini içerebilir, bu protein de kendini üreten genin faaliyetini başlatıp devam ettirebilir. Bu tür bir kalıtımı tasavvur etmekteki sorunun, aktarımı tekrar yapılandırma bağlamında değil, genellikle kopyalama bağlamında değerlendirmek olduğunu düşünüyoruz. Fakat çokhücreli organizmalarda epigenetik varyantların nesilden nesile aktarımının kromatin işaretleme sistemleri veya RNAi ile daha muhtemel olduğu konusunda sana katılıyoruz. İşaretler çoğu hücrede fenotipi etkilemediği için, gametin işlevini veya başlardaki gelişimini tehlikeye atmadan üreme hücreleriyle sonraki nesle geçebilir. Benzer şekilde miRNA'lar da sadece hedef aldıkları mRNA'ların bulunduğu dokuları etkileyecektir.

I.M.: RNAi sistemi sıra dışı, öyle değil mi, çünkü bu yolla beden hücrelerinden üreme hücrelerine bilgi akışı olabiliyor. Beden ile üreme hücreleri arasında başka iletişim rotaları var mı?

M.E.: Evet, en azından kuramsal olarak. Ted Steele'in 1970'lerin sonlarında geliştirmeye başladığı somatik seçilim hipotezi bu tür bir rota ileri sürer. Steele, Avustralyalı bir immunologtur (bağışıklık uzmanı) ve görüşlerini bağışıklık sisteminin gelişimi sırasında gerçekleşen kimi olgulara dayandırmaktadır. Antikor üreten hücrelerin olgunlaşması sırasında orijinal DNA dizilerinin kesilmesi, taşınması, birleştirilmesi ve mutasyonu sayesinde yeni DNA dizilerinin oluşturulduğunu ikinci bölümden hatırlıyorsundur. Sonuçta farklı antikorları şifreleyen DNA'ya sahip çok sayıda hücre tipi üretilir. Bazıları yaşar ve çoğalırken diğerleriyse ölür. Steele, beden hücreleri içindeki çeşitliliğin seçilime tabi olduğu böyle bir durumda, seçilimde avantajlı olan (bu yüzden aynı zamanda yaygın olan) hücrelerin mRNA'larının virüsler tarafından alınabileceğini, sonra da üreme hücrelerine taşınabileceğini öne sürmüştü.[35] Orada tersine transkripsiyon sayesinde mRNA'daki bilgi DNA'ya geri kopyalanabilir.

I.M.: Bu ana dogmaya karşıt değil mi?

M.E.: Hayır. Crick'in ana dogmasının kritik kısmı hep nükleik asitler ile proteinler arasındaydı: Bir proteindeki amino asit dizisi DNA veya RNA'ya tekrar çevrilemez. RNA'nın DNA'ya geri çevrimiyle ilgili bir sorun hiç olmadı. Tamam-

---

[35] Steele'nin hipotezi 1981'de yazdığı *Somatic Selection and Adaptive Evolution* ... adlı kitapta betimlenir. Bu hipotezin daha güncel ve daha popüler bir hali için bkz. Steele ve arkadaşları, *Lamarck's Signature: How Retrogenes Are Changing Darwin's Natural Selection Paradigm*, 1998. Zhivotovsky'nin "A model of the early evolution of soma-to-germline feedback" (2002) adlı makalesinde geliştirdiği modeller Steele'nin ileri sürdüğü mekanizmaların evrimsel avantajlarını gösterir.

layıcı baz eşleşmesi sayesinde bunun ne kadar kolay olduğunu gözümüzün önüne getirmek zor değil. Üstelik Steele hipotezini ortaya koyduğu zamanlarda, tersine transkripsiyon keşfedilmişti. Yani Steele'in hipotezi makuldur ve aslında bunu destekleyen deneysel bulgular da mevcuttur. Bu, bedende gerçekleşen olayların üreme hücrelerini değiştirme yollarından biridir. Ek olarak, memelilerde bedensel değişimlerle ilgili bilgi üreme hücrelerini tamamen pas geçip buna rağmen sonraki nesile ulaşabilir. Örneğin patojenlere karşı edinilmiş bağışıklık, anneden çocuklara plasenta ve süt yoluyla geçer. Gördüğün gibi beden hücrelerinden sonraki nesile bilgi geçişinin farklı yolları var.

I.M.: Gökte ve yerde aklımın kavrayamayacağı şeyler var! Fakat ana dogma konusunda hâlâ endişeliyim. Prionlardaki gibi proteinden proteine bilgi akışı bu dogmaya uyar mı?

M.E.: Endişelenmekte haklısın. 1970'de Crick, bilinmeyen üç bilgi akışı tipi olduğunu, ana dogmanın bunların hiçbir zaman gerçekleşmeyeceğini varsaydığını söyledi: proteinden proteine, proteinden DNA'ya, proteinden RNA'ya. O sıralar artık bir prion hastalığı olduğunu bildiğimiz scrapie, biyologların ilgisini çekip onları şaşırtmaya başlamıştı ve Crick bunun ana dogma için sorun olabileceğini fark etti. İlginçtir, makalesinin son cümlesinde şöyle yazar: "Bilinmeyen üç bilgi akışı türünden birine sahip olan, günümüze ait bir hücrenin keşfi, moleküler biyolojinin entelektüel temelini sarsar, bu sebepten ötürü ana dogma bugün, en azından ilk ortaya çıktığı günkü kadar önemlidir."[36] Görülen o ki Crick'e göre ana dogmanın terk edilmesi ya da değiştirilmesi gerekiyor.

I.M.: Biyologlar ana dogmanın önemi konusunda kesinlikle bu kadar dogmatik olmamalı! Fakat bırakın da epigenetik kalıtımın evrimsel önemine geri döneyim. Epigenetik bilginin nesilden nesile aktarıldığı anlaşılmıştır, bunu görebiliyorum ve bu aktarım kuramsal olarak da evrimsel değişime yol açabilir. Fakat uyumsal olan, yani mirasçısına seçilim açısından avantaj sağlayan kalıtsal bir epigenetik varyasyon bulan olmuş mu? Prionlar, kanser, transpozonlar, tuhaf pelorik çiçekler vesaireden bahsettiniz, fakat bunlardan hiçbiri bana pek de uyumsal gelmedi. Uyumsal epigenetik varyantlara dair bir bulgu var mı?

M.E.: Hayır, doğrudan bir bulgu yok.

I.M.: İştel

M.E.: Bu kadar çabuk sevinme. İnsanlar XX. yüzyılın başında genetik varyasyonlar üzerinde çalışmaya başladığında da önce anormal fenotipleri incelemişlerdi: meyve sineğinde beyaz gözler, buruşuk kanatlar ve benzeri özellikler; tavukların kıvrık kanatları, bütün o tuhaf fare ve kobay mutantları. Çok sayıda biyolog bu mutasyonların evrimsel önemi olduğu konusunda şüpheye düşmüş ve bütün Mendelci mutantların patolojik olduğunu düşünmüşlerdi. Avantaj

[36] Crick, "Central dogma of molecular biology", 1970, *Nature*, 227, s. 563.

sağlama potansiyeli olan mutasyonların keşfedilmesi için bir süre geçmesi gerekti, böylece bazı koşullarda seçilim avantajı sağladıklarını göstermek mümkün oldu. Fakat yönelttiğin soru biraz tuhaf. Kalıtsal epigenetik varyasyonların mümkün olduğunu kabul ediyorsan, bazı varyantların diğerlerine kıyasla avantaj sağlayacağı kendiliğinden bellidir. Eğer bütün epigenetik varyasyonlar körlemesine bile ortaya çıksaydı bu olurdu, üstelik onların birçoğunun tetiklenmiş ve güdümlü olduğunu kabul etmemiz daha makul görünüyor.

I.M.: Kuramsal olarak evet, fakat ben gerçekte ne olduğunu merak ediyorum. Bununla birlikte, bölümün son kısmına geri dönmek istiyorum. İtiraf ettiğiniz gibi hücre seviyesinden organizma seviyesine atladınız. Anlattığınız hücresel kalıtım ile anne rahmindeki moleküllerin geçişi sayesinde gerçekleşen, Moğol gerbillerindeki organizmadan organizmaya aktarımın arasındaki bağlantı nedir, elbette böyle bir bağlantı varsa? Bu tür bir aktarım çevrenin yer aldığı bir tür pozitif kendini sürdüren döngüymüş gibi geliyor bana. Burada çevre anne oluyor elbette.

M.E.: Evet, meseleye böyle bakabilirsin. Aslında bu bir sonraki bölümde anlatacağımız organizmadan organizmaya bilgi akışına bakmanın güzel bir yolu. Sinir sistemine sahip hayvanlarda bilgi akışı için yeni bir seçenek var: Toplumsal öğrenme. Bu, bilgi akışının gerçekten farklı bir seviyesi, fakat bu bölümde kafa yorduğumuz sistemlerden bazılarıyla ortak özellikleri var.

5 | DAVRANIŞSAL KALITIM SİSTEMLERİ

Biyolog olmayanlar bu bölümün başlığını görünce muhtemelen rahat bir nefes alacaktır.[1] Genler, biyokimya ve moleküler biyoloji gibi biyolog olmayanların pek fazla izlenimlerinin bulunmadığı konulardan bahsettikten sonra, davranışlara geliyoruz. Bizim meslekten olmayanlar şimdiki bölüme kendilerini yabancı hissetmeyecek. Hepimiz dikkatli gözlerle davranışları gözleriz ve sahip olduğumuz kişisel deneyimlerimizin, davranış değişiklikleriyle bağlantılı birçok karmaşık süreci anlamamıza yardım ettiğini biliriz. Öğrenmenin birçok yolu olduğunu bilir ve kendi başımıza öğrendiğimiz gibi birbirimizden de öğreniriz. Doğa severler ve evcil hayvan sahipleri olarak, hayvanların da birçok şeyi öğrenebildiğinin elbette ki farkındayız. En çok bildiğimiz hayvanlar olan memeliler ve kuşlar kişisel deneyimlerinden, sahiplerinden ve birbirlerinden öğrenebilir, bunu yaparken de dikkat çekici yetenekler sergilerler. Fakat bu tür öğrenmeler evrimde ne kadar önemlidir? Elbette bütün biyologlar birçok durumda öğrenmenin son derece faydalı olduğuna ve öğrenme kapasitesinin genetik olarak evrimleştiğine katılacaktır, fakat öğrenme aynı zamanda evrimsel değişimin bir *etkeni* midir? Örneğin hayvanların birbirlerinden bir şeyler öğrenmesi davranışlarının evrimini nasıl etkiliyor?

Bilhassa insan davranışı üzerinde çalışanların yazılarında da görülüyor ki, evrimcilerin arasındaki güncel moda, davranışların, özellikle de en çok ilgiyi çeken cinsellikle ilgili davranışların genetik temelini vurgulamaktır.[2] Bu evrimciler, eş bulmak, toplulukta baskın olmak, tehlikeden kaçmak, yiyecek bulmak ya da yavrulara bakmak gibi olgular için geliştiren davranış stratejilerinin büyük ölçüde genetiksel olarak belirlendiğini ve evrimsel açıdan bunların birbirlerinden bağımsız olduğunu iddia ederler. Bunların her biri beyindeki özelleşmiş bir davranış modülünün (o belirli "sorun" ile uğraşacak) ortaya çıkmasına yol açan genlerin doğal seçilimi tarafından biçimlendirilmiştir. Bu ilginç bir bakış açısıdır, ayrıntılarına da daha sonraki bölümlerde gireceğiz, fakat bu bölümde

---

[1] Bu bölümün büyük kısmı Avital ve Jablonka'nın *Animal Traditions* (2000) adlı kitabına dayanmaktadır.

[2] İnsanların cinsel davranışlarının genetik temeli hakkında bkz. Baker, *Sperm Savaşları: Sadakatsizlik, Cinsel Çatışma ve Diğer Yatak Odası Savaşları*, 1996 [2006]; Buss, *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*, 1994, ve *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*, 1999; Miller, *Sevişen Beyin: Eş Bulma Süreci İnsan Doğasını Nasıl Belirledi?*, 2000 [2010]; Thornhill ve Palmer, *A Natural History of Rape: Biological Bases of Sexual Coercion* (2000).

çok farklı bir şeye göz atmak istiyoruz. Yapabildiğimiz kadarıyla, birinci boyut olan genetik boyuttan bağımsız olarak kalıtım ile evrimin üçüncü boyutuyla, yani davranış boyutuyla ilgileneceğiz. Bunun anlamı da genetik varyantlar arasındaki seçilime bağlı olmayan davranışsal evrimi inceleyeceğiz demektir.

TARBUTNİKLERİN EVRİMİ

Biyologların, gen varyantlarının arasındaki seçilimle ilgili görüşlere kendiliklerinden kaymadan, davranışsal evrim hakkında kafa yorması kolay değildir. O yüzden bu sorunu aşmak amacıyla yine bir düşünce deneyinden faydalanacağız ve bu seferki tarbutniklerle ilgili. Bu hayvanlar 1995'te Eytan Avital ve Eva Jablonka'nın zihinlerinde evrimleşti, birlikte yazdıkları *Animal Traditions* [Hayvan gelenekleri] adlı kitabın 1. Bölüm'ünde iyice betimlenmişlerdi. Şimdi anlatacaklarımız o kitapta yazılanların kısaltılıp biraz değiştirilmiş bir versiyonudur.

Tarbutnikler kemirgene benzeyen küçük hayvanlardır. İsimlerini İbranice'de "kültür" anlamına gelen *tarbut* kelimesinden alırlar. İlginç yönlerinden biri hepsinin genetik yapısının aynı olması. DNA bakım sistemleri mükemmeldir, yani genleri asla değişmez. Bu açıdan bir önceki bölümde anlattığımız Jaynus yaratıklarına benzerler, fakat Jaynus'taki canlıların aksine, epigenetik varyasyonların nesiller arasında aktarımını bütünüyle engelleyen mekanizmalara da sahipler. Bu yüzden tarbutniklere anne babalarından ne genetik ne de epigenetik varyasyonlar geçer. Elbette bu hepsinin tamamen aynı olduğu anlamına gelmez. Gelişimleri sırasında şans eseri gerçekleşen olaylar boyutlarında, kürk renkleri, vücut yapılarının oranları, verdikleri kararlar ve öğrendikleri davranışların çeşitli safhalarında küçük farklılıklarla sonuçlanır. Aslında tarbutniklerde çok miktarda varyasyon vardır, fakat anne babalar ile yavruların görünüşleri veya davranışları arasında bir bağlantı yoktur, önemli olan nokta da budur zaten, çünkü bireyler arasındaki farklılıklar kalıtımla aktarılmaz. Varyasyonlar da kalıtsal olmadığı için tarbutnik toplulukları evrimleşemez.

Tarbutnikler anne baba çifti ile farklı yaşlarda birkaç yavrudan oluşan küçük aileler halinde yaşar. Hayatlarının başında nispeten çaresiz canlılardır, beslenmek için annelerinin sütüne muhtaçlar, fakat hızla büyür, yiyecek arayan anne babalarına eşlik eder ve bunu yaparken çevreleri hakkında çok şey öğrenirler. Deneme yanılmayla fındık kabuğunu kırarak içindeki tohuma ulaşmayı keşfederler, fakat doğru yapana dek birçok kez denemeleri gerekir. Aynı zamanda siyah-kırmızı renkli şeritlere sahip böceklerin tadının iğrenç olduğunu, bunlardan kaçınmak gerektiğini de zor yoldan öğrenirler. Hayatta kalmaları için öğrenme yeteneğine sahip olmaları açıkçası çok önemli; fakat tarbutnikler epey tuhaftır, çünkü birbirlerinden öğrenmezler. Bireysel deneyimlerinin meyvelerini asla yaşıtları, aile büyükleri veya yavrularıyla paylaşmazlar. Her tarbutnik çevresini kendi deneyimlerine dayanarak keşfetmelidir. Her nesilde, deneme yanılma yöntemiyle tarbutnikler tekerleği tekrar tekrar icat etmek zorundadır.



Şekil 5.1
Tarbutniklerde toplum aracılığıyla öğrenme: annesi, genç hayvanı havuçla tanıştırır (üstte) ve sonuçta genç tarbutnik yetişkin hale geldiğinde iştahla havuç yer (altta).

Şimdi bu tarbutniklerin birdenbire, davranış biyologlarının "toplumsal öğrenme" veya "toplum aracılığıyla öğrenme" dedikleri yetenekle donatıldığını gözünüzde canlandırın. Başka bir deyişle, tarbutnikler başkalarının deneyimlerinden bir şeyler öğrenebilsin. Genç tarbutnikler daha yaşlı bireylerle yaşadıkları ve neredeyse her gün sürekli birlikte oldukları için Şekil 5.1'de gösterildiği gibi yetişkinler, özellikle de anne babalarından çok şey öğrenebilirler. Yavruların bağımsızlıklarını ilan etmeden önce anne babaları ile yaşıtlarından bir şeyler öğrenmeleri onlar için bilhassa önemlidir, fakat tarbutnikler yetişkin olarak da hem birbirlerinden hem de yavrularından bir şeyler öğrenmeye devam ederler.

Diğer bireylerden bir şeyler öğrenebilmek yeteneği tarbutniklerin yaşamı için çok küçük bir değişim gibi görülebilir, fakat etkileri büyüktür, çünkü belirli davranış biçimlerinin topluluğa yayılmasını olanaklı kılar. Rastlantıyla, deneme yanılmayla veya başka bir türe mensup bireylerin davranışlarını gözleyerek fındık kabuğu kırmayı keşfeden tarbutnik, bu yararlı bilgiyi kendi soyuna aktarabilir. Kendisinin çok sayıda yavrusu olmasa bile, fındık kıran tarbutnik, sadece sosyal ve ilgili bir komşu olarak becerisini başka bir bireyin yavrusuna aktarabilir; "bekâr" ya da "evde kalmış" olsalar bile tarbutnikler bu yeni faydalı davranışı "kültürel yavrularına" aktarabilir.

Hayvanların davranışları nasıl "aktardığı" konusuna daha sonra geleceğiz, fakat bu kelimeyi kullanırken söz konusu sürecin aktif, otomatik ya da kasıtlı olduğunu iddia etmediğimizi burada söylememiz gerekir. Bir hayvan davranış bilgisini ancak kendi davranışıyla "aktarır", ki diğer hayvanlar bu davranışı edi-

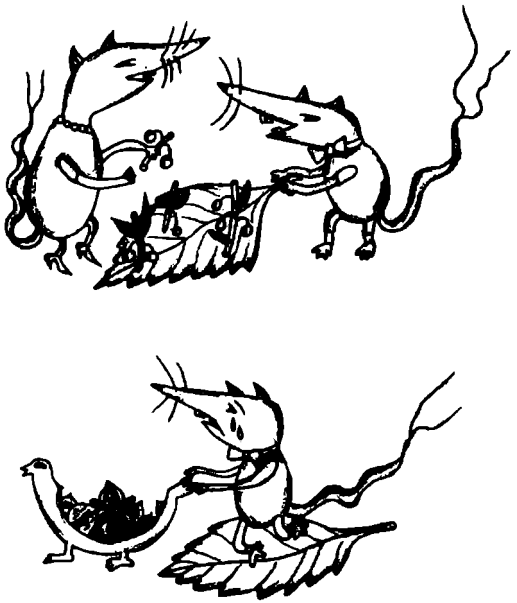
nebilsin. Diğerlerinden ya da diğerleri aracılığıyla edinilmiş bilgiler sayesinde davranışlardaki değişimler kalıtımsal olarak aktarılabilir (her zaman kan bağı olan akrabalar tarafından değil) ve toplulukta bu davranışlar yerleşebilir. Biz "kalıtım" kelimesini burada toplum aracılığıyla gerçekleştirilen herhangi bir aktarım ile ataların davranışlarının taklidi veya soyun tercihleriyle sonuçlanan edinim süreçleri için kullanıyor olacağız.

Tarbutnik yaşamına toplum aracılığıyla öğrenmenin girmesi, yeni alışkanlıkların, becerilerin ve tercihlerin nesilden nesile aktarılabileceği anlamına gelir. Bu önemlidir, çünkü kimi davranış varyasyonları toplumsal öğrenme ile aktarılırsa, Darvinci evrim mümkün olur. Diyelim ki bir tarbutnik, kendi deneyimleri sayesinde bir çukura girip yere iyice çökmenin yırtıcılar tarafından saptanma şansını azalttığını öğrendi. Bu davranış onun hayatta kalıp üreme şansını artırır. Hayvanın şanslı yavruları, bu faydalı çukura çökme alışkanlığını kendi başına keşfetmek zorunda değildir, çünkü deneyimli büyüklerinden öğrenirler. Bunu ailenin bazı komşuları da öğrenir. Kısa zaman içinde tarbutnikler öğrendikleri bu davranışı incelikle geliştirmeye başlar, toprağı kazarak kendilerini derine gömerler. Bu onları sadece yırtıcılardan korumakla kalmaz, aynı zamanda sert hava koşullarından da sakınıp refah içinde gelişirler ve böylece kazma alışkanlığı yayılır. Kazma sürecinde bazen iki girişli oyuklar ortaya çıkar ve bu sayede yırtıcılardan kaçmaları daha da kolaylaşır, böylece bu alışkanlık da öğrenmeyle yayılır. En uzun yaşayan tarbutnikler oyuklarında en çok zaman geçirenler olduğu için nihayetinde dişiler oyukta doğurmaya başlar. Bu alışkanlık hem anneleri hem de yavruları korur, yavrular da doğumlarından beri maruz kaldıkları oyuk kazma alışkanlığını anında öğrenirler. Bu şekilde, bireylerin icatları ya da şansa dayalı keşifleri seçilip biriktikçe, tarbutnikler yeni bir oyukta yaşama geleneği geliştirir ve tüm yaşam biçimleri değişir.

Tarbutniklerin iletişim yolları da aynı zamanda toplumsal öğrenmeyle evrimleşebilir. Tarbutnik yavrularının bitki örtüsünün yoğun olduğu alanlarda anne babalarının uyarı seslenişlerini duymayıp bunlara tepki veremedikleri bir durumu hayal edin. Anne veya babadan biri kazara yavruların farklı bir perdeden yapılan uyarı seslenişine tepki verdiğini keşfeder ve böylece ağaçların sık olduğu yerlerde yavruların duyabildikleri bu seslenişi kullanmaya başlar. Artık yavruların hayatta kalma şansı artmıştır. Yeni uyarı seslenişinin kullanımı, yavrular, anne babalarından öğrenip sonrasında kendi yavruları için kullandıkça yaygınlaşır. Yeni seslenişin yararları ve öğrenilmesinin kolaylığı sayesinde yeni bir seslenme geleneği oluşur.[3]

Eşler arasındaki iletişim de toplumsal öğrenme sayesinde "kültürel" değiş-

[3] Muhtemelen toplumsal yolla öğrenilen işitsel bir sinyaldeki uyumsal değişim için bkz. Slabbekoorn ve Peet, "Birds sing at a higher pitch in urban noise" (2003). Slabbekoorn ve Peet, şehirlerdeki baştankaraların ötüşü gürültü yüzünden gölgede kaldığı için daha yüksek bir perdeden öttüklerini de keşfettiler.



Şekil 5.2
Tarbutniklerde üremenin kültürel yalıtımı. Böğürtlen seven dişiler, böğürtlen getiren erkeklerin isteklerine yanıt verir, fakat fındık getirenleri geri çevirirler.

şim geçirebilir. Kırmızı böğürtlen gözde bir tarbutnik yiyeceğidir, yani bir erkeğin kendi topladığı böğürtlenleri aşıran dişilerin çiftleşmeye daha sıcak baktıklarını şans eseri keşfettiğini hayal edin. Dişilerin böğürtlen çalmasına izin vermeyi öğrenen erkeğin eş sayısı artar ve rakiplerinden daha fazla yavrusu olur. Yavruları ve yavruların gözlemci arkadaşları, bu başarılı davranış türünü öğrenir ve davranış yayılır. Dişilerin çalmasına izin vermek yerine kendileri böğürtlen sunduklarında eş bulma şansının daha da arttığını yavaş yavaş keşfedeceklerdir. Böğürtlen verme geleneği yayılır, toplulukta yerleşir.

Tarbutnik evrimi daha da ileriye götürülebilir. Sellerin, nehrin akış yönünü değiştirdiğini ve topluluğu ikiye ayırdığını gözünüzde canlandırın. Ayrılan topluluklar biraz farklı koşullarda yaşayıp farklı şeyler öğreneceklerdir. A topluluğunda erkekler böğürtlen vererek dişilere kur yapmaya devam eder. Fakat B toplumunun yaşadığı bölgede kırmızı böğürtlen çalıları yoktur, böylece erkekler müstakbel eşlerine yerel lezzet olan kabuğu kırılmış fındık sunmayı öğrenir. Birçok nesil sonra bu toplumların üyeleri bir araya gelip birbirlerine kur yapmaya başlarlarsa ne olacağını düşünelim (Şekil 5.2). A topluluğunun dişileri kırmızı böğürtlen almayı bekler ve B topluluğunun fındık sunan erkeklerine yüz vermezler; benzer şekilde, fındık isteyen B dişileri de böğürtlen veren A erkekleriyle ilgilenmez. Farklılaşmış kur gelenekleri yüzünden, iki alt-topluluğun üyeleri arasında "karşılıklı çiftleşme" gerçekleşmez; çünkü birbirlerinden kültürel olarak yalıtılmışlardır. Her alt-topluluk bir "kültürel tür" haline gelmiştir.

Az önce anlattığımız senaryolarda, tarbutnik toplulukları öğrenilmiş davranış biçimlerinin varyantlarının seçilerek hafızada tutulması ve aktarılmasıyla

evrimleşmiştir. Doğal seçilim sayesinde de kültürleri değişmiştir. Tarbutnikler gerçek hayvanlar olsaydı, kimi biyologlar açıklamamızdaki "kültür" kelimesini görüp dişlerini gıcırdatır ve hayvanların kültüre sahip olması için ileri sürdüğümüzden daha fazlasının gerekli olduğu konusunda ısrarcı davranırlardı. Onlar için kültür neredeyse bütünüyle insanlara, belki de birkaç primata özgüdür. Diğer biyologların kültür görüşü bu kadar kısıtlı değildir, hayvanlar âleminde kültürün yaygın olduğunu seve seve kabul ederler. Açıkçası, kültürün böyle farklı anlamlar yüklenmiş, sorunlu bir terim olmasından ötürü, kullandığımızda ne demek istediğimizi tanımlamaya çalışmalıyız. Biyoloji literatüründe birkaç tanım vardır ve bunların çoğu, kullanacağımız tanımın ruhunu nispeten yansıtır. Kültürü, *toplumsal hayvanlardan oluşan bir grubu tanımlayan davranış biçimleri, tercihler ve hayvanların faaliyetleri sonucunda ortaya çıkan ürünlerin toplumsal yolla aktarıldığı bir sistem* olarak görüyoruz. Aktarılan davranışlar derken beceriler, deneyimler, alışkanlıklar, inançlar vesaire kastediliyor. Kültürü bu şekilde tanımladıktan sonra "kültürel evrim" de *toplum içinde toplumsal yolla aktarılan tercihler, davranış biçimleri ya da davranışlarla ortaya çıkan ürünlerin zamanla değişen doğası ile frekansı* olarak tanımlanabilir.[4]

Tarbutnikleri anlatan düşünce deneyi, herhangi bir genetik varyasyon olmadan da davranışsal/kültürel evrimin mümkün olduğunu gösterdi. Elbette biyolojik gerçeklik bu kadar basit değildir. Genetik varyasyondan mahrum hayvanlar yoktur. Gerçek organizmaların topluluklarındaki genetik varyasyon miktarının çok büyük olduğunu (elli yıl önce herhangi bir genetikçinin hayal ettiğinden çok daha fazla olduğunu) artık biliyoruz. Fakat 2. Bölüm'de belirttiğimiz gibi, çoğu durumda genetik varyantların etkileri çok küçüktür ve bu etkiler her bireyde aynı değildir. Bu yüzden davranışların toplumsal öğrenmeyle aktarıldığı ve genetik çeşitlilik taşıyan gerçek bir toplulukta, kültürel evrimin çoğunlukla genetik varyasyondan büyük ölçüde bağımsız olduğunu varsaymak makuldur. Örneğin sığırcık gibi ötücü kuşlarda ya da ispermeçet balinaları gruplarına özgü lehçeler, sadece yerel koşullara karşı geliştirilen bireysel adaptasyonla açıklanamaz. Bu farklılıklar muhtemelen topluluklardaki genetik varyasyondan bağımsız olan kültürel evrimin sonuçlarıdır. İnsan grupları arasındaki kültürel farklılıklar da olasılıkla genlerden büyük ölçüde bağımsızdır. Bu türden bir bağımsızlık her koşul için ileri sürülemeyebilir, çünkü bazı şartlarda genetik ile kültürel sistemlerin etkileşim içine girmesi kaçınılmazdır. Bu konuyla 8. Bölüm'de ilgileneceğiz. Ama şu anda genleri unutmak ve davranışsal kalıtım sistemini daha yakından incelemek istiyoruz. Doğrudan diğer bireylerden veya onlar aracılığıyla öğrenen ve onlarla etkileşim içinde olan hayvanların

---

[4] *Kültür* teriminin tanımı ve etolojideki kullanımı için bkz. Mundinger, "Animal cultures and a general theory of cultural evolution", 1980; Avital ve Jablonka, *Animal Traditions*, 2000, s. 21-24; Rendell ve Whitehead, "Culture in whales and dolphins", 2001. Antropolojide kullanılan tanımlar için bkz. Kuper, "Culture", 2002.

nesilden nesile bilgi aktarımı yollarına bakacağız.

TOPLUMSAL ÖĞRENME YOLUYLA BİLGİ AKTARMAK

"Öğrenme" çok genel bir biçimde *deneyimler sonucunda davranışlarda oluşan (çoğunlukla) uyumsal değişim* olarak tanımlanabilir. "Toplumsal öğrenme" ya da daha doğrusu "toplum aracılığıyla öğrenme" de bu yüzden *genellikle aynı türe mensup bireylerin arasındaki toplumsal ilişkilerin sonucunda davranışlarda gerçekleşen değişim* olarak tanımlanır.[5] Bu olay birçok farklı şekilde sınıflandırılmıştır, fakat biz burada sadece davranışları etkileyen bilgi akışının üç ana rotasını, yani davranışsal kalıtım sistemlerinin (DKS'ler) üç türünü anlatacağız. İlki, Moğol gerbilleri için tanımladığımız aktarım mekanizmasına epey benzemektedir, çünkü davranışları etkileyen maddelerin aktarımına dayanır. İkincisi, deneyimli bireylerin davranışlarını sergilediği koşulların yanı sıra bu davranışların sonuçlarının da izlenmesiyle gerçekleşen toplumsal öğrenmeye dayanır; deneyimsiz bireyler taklit etmese bile, benzer davranışlarda bulunmak için gözlemlerini kullanırlar. Üçüncü DKS'nde taklitçilik yer alır. Bilgi edinmenin bu farklı biçimleri kesinlikle birbirlerinden bağımsız değildir, birçok durumda aracı görevi görürler ya da bir karışımın parçasıdırlar, kolaylıkla da hasıraltı edilemez, görmezden gelinemez. Toplumdan öğrenilmiş herhangi bir sahici davranış (mesela, neyin yenebileceğini başkalarından öğrenmek), aynı anda birkaç farklı öğrenme tipine bağlı olabilir.

DAVRANIŞLARI ETKİLEYEN MADDELERİN AKTARIMI ARACILIĞIYLA KALITIM: ARDIÇ YEMİŞİ VE HAVUÇ SUYU TERCİH ETMEK

Toplumun farklı bireylerinden bilgi, alışkanlık, tercih ve beceriler edinmenin yollarını incelemeye, beslenme tercihlerini, yani farklı etnik grupların mutfak kültürlerini değerlendirerek başlayacağız. Niye Yemen Yahudileri fazla miktarda *schug* (dövülmüş acı biber, kişniş, sarmısak, çeşitli baharatlar içeren bir karışım) içeren acılı yemekleri tercih ederken Polonya Yahudileri bu kadar acıya katlanamaz, bunun yerine Yemen Yahudilerinin iğrendiği tatlı balık köftesinden hoşlanır? Bunlar önemli sorulardır, üstelik bunları tam anlamıyla yanıtlamak bu kitabın kapsamını aşar, fakat yine de kısmen yanıtlayabiliriz. Çocukların hayatlarının başında edindikleri beslenme şekli, büyüdüklerinde

---

[5] Öğrenme süreçleri ile toplumsal öğrenme mekanizmaları için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions*, 2000, 3. Bölüm. Boakes'ın *From Darwin to Behaviourism* (1984) kitabı deneysel psikoloji ile öğrenme üzerine görüşlere dair harika bir bakış sunar. Hayvanlardaki toplumsal öğrenmeyle ilgili son çalışmaların özeti için bkz. Heyes ve Galef, *Social Learning in Animals: The Roots of Culture*, 1996; Box ve Gibson, *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*, 1999.

kazanacakları yeme alışkanlıklarını belirler ve böylece kendilerine ait bir mutfak kültürü, çocuklarına aktaracakları tercihleri oluşur.

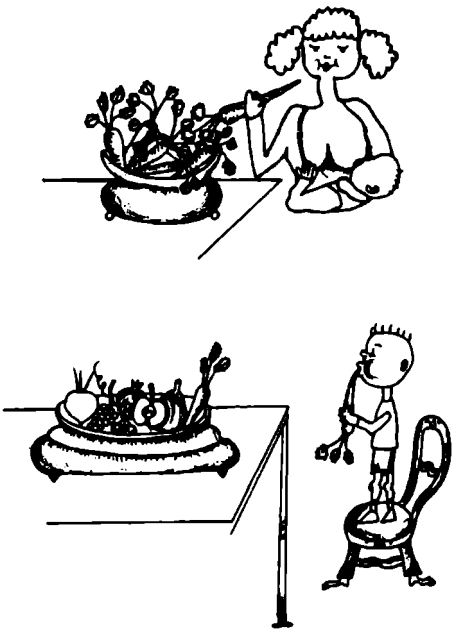
Bazı yemek alışkanlıklarının ne kadar erken kazanıldığını duymak şaşırtıcıdır. Bunlar, çoğu insanın düşündüğünden daha erken bir dönemde edinilir. Avrupa adatavşanlarıyla yapılan deneyler bunun ne kadar erken kazanıldığını hoş bir şekilde gösterdi. Tavşanların üreme hızı ünlüdür, fakat onlar bizim düşündüğümüz gibi yavrularına bağlı anneler değildir. Doğumdan sonra yavrularını üstü kapalı kovuklarda bırakır ve emzirmek için günde yaklaşık beş dakikalığına geri dönerler. Dört haftalık yavrular memeden kesilir. Bu dönemde, onları doğurduktan birkaç saat sonra çiftleşmiş ve böylece tekrar hamile kalmış anneleri bir sonraki batında doğuracağı yavruları için kovuklar açmakla meşguldür. Sonuçta yuvalarının dışındaki dünyayı keşfeden yavrular annelerinden pek yardım görmez. Bununla beraber, yaşadıkları ortamda besin değeri çeşitlilik gösteren bitkiler vardır, bazıları zehirli de olabilir, yine de yavrular hangisini yemenin güvenli ve besleyici olduğunu bilir, çünkü yuvalarını terk etmeden çok önce anneleri beslenmeyle ilgili faydalı bilgileri onlara aktarmıştır.[6]

Yavru tavşanların beslenme hakkında nasıl bilgi edindiğini gösteren deneylerde, bir grup Avrupalı bilimci laboratuvardaki hamile dişileri ardıç yemişi içeren menülerle besledi. Normalde bu yemişi doğal ortamlarında da yerler ve zararlı değildir. Ardıç yemişiyle beslenenlerin yavruları memeden kesildiğinde, ardıç yemişiyle doğrudan bir temasları olmamasına rağmen, normal laboratuvar yemi yerine bu yemişi tercih ettiler. Yeni doğmuş yavrular doğumdan sonra annelerinden uzaklaştırılıp asla ardıç yemişi yememiş anneler tarafından emzirilseler bile tercihleri değişmedi; ki bu annelerin öz yavruları da ardıç yemişine ilgi göstermiyordu. Açıktır ki ardıç yemişiyle beslenen annelerin yavruları, bu yemişle ilgili bilgiyi rahimdeyken edinmiştir, bunlara muhtemelen amniyotik sıvı ve plasenta aracılığıyla kimyasal etkenler ulaşmıştır. Bu bilgiyi doğmadan önce almakla kalmayıp memeden kesilene dek dört hafta boyunca kaybetmemeleri, bunun da kendi beslenme tercihlerini oluşturması dikkat çekicidir.

Genç tavşanların beslenme tercihleri sadece doğumdan önce olanlarla belirlenmez. Araştırmacılar aynı zamanda emzirme sırasında gerçekleşen olaylara da göz attılar. Normal biçimde beslenen annelerin yavrularını hemen doğumdan sonra alıp emzirmeleri için ardıç yemişiyle beslenen annelere verdiler. Memeden kesilen yavrulara seçim hakkı tanındığında, ardıç yemişini tercih ettiler. Her gün yalnızca birkaç dakika emzirilmiş olsalar da süt annelerinden ardıç yemişinin tadını aldıkları anlamına gelir bu. Emziren annenin etkisinin, vücut kokusu mu yoksa sütündeki maddeler aracılığıyla mı gerçekleştiği açık değildi, fakat sıçanlarla yapılan deneylerde anne sütünün yavrunun beslenme

---

[6] Tavşanlarda beslenme tercihlerinin aktarımıyla ilgili deneysel çalışmalar için bkz. Bilkó ve arkadaşları, "Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer", 1994.



Şekil 5.3
Anne sütüyle (üstte) aktarılan yemek kalıntılarının daha sonraki beslenme tercihlerini de (altta) etkiliyor.

alışkanlığını etkilediğini gösteren bulgulara ulaşılmıştır. Bu aktarımın kesin rotası ne olursa olsun, hem rahimde hem de emzirme sırasında tavşanların, annelerinin beslenmesi hakkında bilgi aldığı bellidir.

Tavşanlar için geçerli olan bu olgunun, insanlar için de geçerli olduğu görülüyor (Şekil 5.3). Bir süre önce, hamileliklerinin son üç ayında çok miktarda havuç suyu tüketmiş annelerin altı aylık bebeklerinin, su yerine havuç suyuyla yapılmış bebek maması tercih ettiği anlaşıldı. Aynısı, annelerin emzirme döneminin yalnızca ilk iki ayında havuç suyu içtikleri durumlar için de geçerliydi. Sadece su içen annelerin bebekleri böyle bir tercihte bulunmadı.[7] Açıkçası, insanlar da dahil kimi memelilerin beslenme tercihleri çok erken bir dönemde, yavrular hâlâ rahimdeyken şekilleniyor, emzirme sırasında aktarılan koku ile tat maddeleriyse bu tercihleri güçlendiriyor. Amniyotik sıvı, plasenta ve süt, besin maddesi sağlamakla kalmaz, aynı zamanda annenin yediği maddelerin kalıntıları aracılığıyla da çocuğa bilgi aktarır. Bu bilgi, bir sonraki neslin beslenme alışkanlıklarında ve mutfak kültüründe ortaya çıkan tercihlerin belirlenmesinde faydalı olur.

Beslenme alışkanlıklarıyla ilgili bilgi başka yollarla da aktarılabilir. Kemirgenlerde anne yavruları yalar, bu sırada yavrular da annenin ağzını koklar,

[7] İnsanlardaki havuç suyu deneyi için bkz. Mennella ve arkadaşları, "Prenatal and postnatal flavor learning by human infants", 2001.

böylece annenin tükürüğü ve nefesi sayesinde bilgi aktarılır. Başka bir aktarım kanalı dışkıdır: birçok memeli yavrusu hem kendi dışkısını hem de annesinin dışkısını yer. Hijyene aykırı görünen bu davranış koprofaji olarak bilinir. Hayvanlar besinlerin arta kalan yararlı kısımlarını da dışkıdan çıkarır ve koprofaji sayesinde yediklerinin büyük bölümünden faydalanmaları mümkün olur. Bu durum aynı zamanda bitki yiyen hayvanlarda, bitkisel selülozu parçalamak için gerekli olan mikroorganizmaların anneden yavrulara geçmesini sağlar. Fakat bunlara ek olarak, dışkı, besinler hakkında bilgi kaynağı olabilir ve bu olasılık yavru tavşanlar için kesinlikle geçerli gibi görülüyor. Yavrular dünyayla kendi kendilerine yüzleşmeden hemen önce anneleri yuvaya birkaç dışkı topağı bırakır ve yavrular bunları yer. Daha önce anlatılan deneylerde, normal beslenen annelerin dışkı topakları ardıç yemişiyle beslenen annelerin dışkı topaklarıyla değiştirildiğinde, yavru tavşanlar ardıç yemişi için güçlü istek duydular. Yani anne, yuvaya dışkı bırakarak yakında bağımsızlığına kavuşacak yavrularına kendi beslenmesi hakkında ek ve güncellenmiş bilgi veriyormuş gibidir.[8]

Yiyecek seçimini etkileyen bilginin çok erken yaşlarda aktarıldığı bu kanalların var olmasında evrimsel bir mantık var. Yavru hayvanlar yenmesi gereken nesneleri kendi kendilerine deneme yanılmayla bulmak zorunda olsalardı, muhtemelen pahalıya patlayacak hatalar yaparlardı. Ama erken bir dönemde, anne sayesinde tercihlerinin şekillenmesi bunu engeller. Anneden alınan bilgi olasılıkla besleyici, zehirsiz ve kolay bulunan yiyecekler hakkındadır. Deneyimsiz yavru için bu yiyecekleri bulup yemek çok daha iyidir, ancak daha sonra hayatta tecrübe kazanınca tehlike potansiyeli olan yeni yiyecek türlerini dener.

Plasenta, süt, dışkı aracılığıyla aktarılan bilgi, yavruların annenin yediği yiyecekleri tercih etmesini sağlayabilir, yani ailede yemek geleneğinin oluşmasına katkıda bulunabilir. Fakat diğer davranışlar gibi yemek tercihleri de hayvanın yaşamı sırasında değişebilir. Bir hayvanın davranış repertuvarının büyük bölümü çeşitli öğrenme süreçleri sayesinde sonradan edinilmiştir. Bu konuya biraz sonra geleceğiz, fakat buna geçmeden önce epigenetik sistemler ile genetik sistemleri anlatırken yaptığımızı yapmak ve bu DKS'ni tanımlamak istiyoruz.

Plasenta, süt ve dışkıyla aktarılan davranışları etkileyen bilginin bütünsel olduğu, parçalı olmadığı hemen göze çarpar. Aktarılan nesnenin kendisi, anne davranışının yavrularda oluşturulmasını mümkün kılan yapıtaşlarından biridir. Söz konusu nesne aktarıldığında, yavru, annenin davranışını miras ala-

---

[8] Beslenme tercihlerine ek olarak, doğum öncesi ve anne bakımıyla aktarılan bilgi aracılığıyla başka davranışların da güçlü bir şekilde etkilendiğini gösteren bulgular var. Örneğin, çapraz yetiştirme deneyleriyle Francis ve arkadaşları ("Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat", 1999; "Epigenetic sources of behavioral differences in mice", 2003) doğum öncesi ve sonrasında, anne tarafından şartları hazırlanan çevrenin sıçanlarda anne davranışını, baskıya verilen tepkiyi, farelerde öğrenme yeteneğini, korkuları ve algı berraklığını etkilediğini keşfetmişlerdir.

bilir (ve o davranışı geliştirebilir); bilgi aktarılmadığındaysa annenin davranışı yavruda gelişmez (bilgi başka bir rotadan iletilmediği takdirde). Bu yüzden bu DKS'ndeki kalıtım, genetik sistemdeki kalıtımdan çok kendini sürdüren döngülerin kalıtımına veya yapısal kalıtıma benzer. Onlarda olduğu gibi, fenotipteki herhangi bir özelliğin, örneğin yemek tercihi gibi tek başına herhangi bir davranış tipinin aktarılabilir varyasyon sayısı muhtemelen oldukça küçüktür. Bununla birlikte toplumdaki bireylerin sergileyebileceği çeşitli tercih ve eğilimlerin kombinasyonlarının sayısı çok büyük olabilir.

Bu sistemin, ayrıca diğer davranışsal kalıtım sistemlerinin de altını çizmek istediğimiz iki özelliği daha var, çünkü bu özellikler DKS'leri genetik sistemden çok farklı kılar. Çoğunlukla bilgi akışı anne babadan yavrulara doğru olsa da, böyle bir mecburiyet olmaması birinci özelliktir. Örneğin emziren annenin sütündeki maddeler evlatlık edindikleri yavrulara da geçebilir. İkincisi varyasyonun kökeniyle ilgilidir: DKS'lerde körlemesine veya gelişigüzel varyasyondan bahsetmek zordur, çünkü yavrunun miras aldığı bilgi, anne tarafından edinilip sınanmış ve bu bilgideki varyasyonlar gelişim ile öğrenme süreçlerinin sonucunda oluşmuştur. Sonraki nesilde oluşabilecek yeni bir davranış varyantını yaratan şey, anne babanın davranışlarındaki değişimdir ve davranış değişimleri nadiren körlemesine gerçekleşir.

TAKLİTÇİ OLMAYAN TOPLUMSAL ÖĞRENME ARACILIĞIYLA KALITIM: SÜT ŞİŞELERİNİ AÇMAK VE ÇAM TOHUMLARINA ULAŞMAK

Davranışları etkileyen bilgi sadece ya da esas olarak anneden geçen maddeler aracılığıyla miras alınmaz. Kuş ve memeli yavruları aynı zamanda anne babalarının etkileşim içinde bulundukları başka bireylerin eylemlerini gözleyerek ve onlardan bir şeyler öğrenerek de bilgi alır. Muhtemelen asosyal deneme yanılma yöntemiyle öğrenebilme imkânları olsa bile çoğu yavru kuş veya memelinin kendi başının çaresine bakmasına izin verilmez. Dünya fazlasıyla karmaşık ve tehlikelidir, yavruysa fazlasıyla kendi halindedir. Bunun yerine yavrular, başka bireylerle çoğunlukla da (her zaman olmasa da) anne babaları ve akrabalarıyla etkileşim içine girip onlardan bir şeyler öğrenir.

Başkaları aracılığıyla ya da onlardan öğrenerek davranışların aktarılmasını değerlendirmeden önce, bu kalıtım türüyle aktarılan bilginin doğası hakkında bir şeyler söylemeliyiz, çünkü bu konu kimi insanları endişelendirmektedir. Genetik ve epigenetik sistemlerde nesilden nesile aktarılan şey aslında maddedir: bilgi DNA'da, kromatinde, diğer moleküllerde veya moleküler yapılarda taşınır. Aynısı az önce bahsettiğimiz DKS için de geçerlidir. Davranışları etkileyen maddelerin molekülleri anne babadan yavrulara geçer. Fakat şimdi maddesel olan hiçbir şeyin aktarılmadığı kalıtım sistemlerine geldik. Burada önemli olan hayvanın görmesi veya duymasıdır. Bu bir şey fark ettirir mi? Amacımız doğrultusunda bir fark yaratmayacağına inanıyoruz. Her örnekte bilgi aktarılır

ve edinilir; ayrıca her örnekte eğer alıcı herhangi bir değişiklik yapacaksa bu bilgiyi yorumlaması gerekmektedir. Hayvanlar DNA'ları ve kromatinleriyle bilgi aldıkları gibi gözleri ve kulakları aracılığıyla da bilgi alabilir; ayrıca bu bilginin yorumu davranışlarını da etkileyebilir, aynen DNA'daki bilginin yorumunun davranışlarını etkileyebileceği gibi. Yani bizim bakış açımızla, gözleme dayalı öğrenmeyle aktarılan bilginin diğer kalıtım tiplerinden hiçbir temel farkı yoktur. Hepsi kalıtımla aktarılabilen varyasyonlar sağlar ve bunlar da seçici akılda tutma ya da eleme aracılığıyla evrimsel değişime yol açabilir.

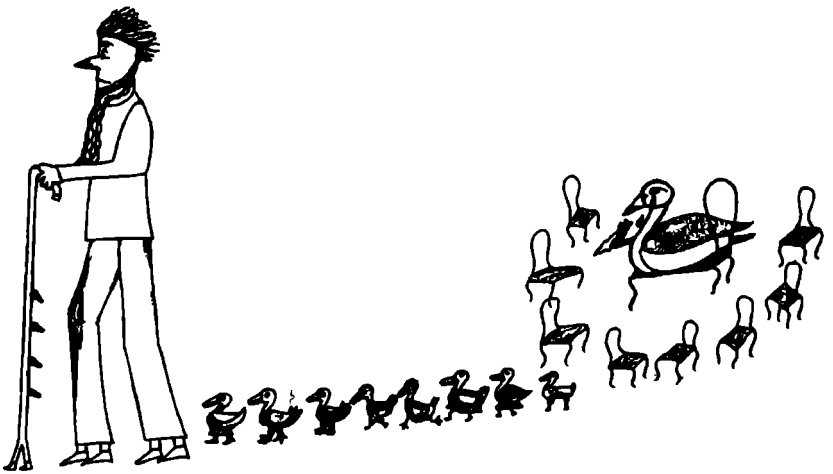
Hayvan yavrularının toplumsal öğrenmesine geri dönelim. Davranışları etkileyen maddelerin aktarımıyla öğrenme gibi, erken bir dönemde gerçekleşen toplumsal öğrenme çoğunlukla hızlıdır ve etkileri uzun vadelidir. Hayatın başlarında edinilmiş alışkanlıkların değişmesi güçtür, küçükken kolayca öğrenilen kimi davranışların da yaşlanıldıkça öğrenilmesi çok daha zordur. Yani bazı davranış türleri için özel "öğrenme pencereleri" varmış gibi görülüyor. Yaşamın başında bu pencereler ardına kadar açıktır ve birey olgunlaştıkça pencere kademeli olarak kapanır. Yaşamın başıyla kısıtlı bu dönemde gerçekleşen öğrenme "davranışsal damgalama" olarak bilinir, çünkü öğrenme o kadar hızlı ve öğrenilen davranışlar o kadar kalıcıdır ki bunu tetikleyen etki yavrunun beyninde kalıcı bir "damga" bırakmış gibidir.[9]

Buna iyi bir örnek olarak çiftlik kanatlılarında iyi bilinen "evlat" damgalaması gösterilebilir. Civcivler, ördek ile kaz yavruları yumurtadan çıktıktan birkaç gün sonra annelerini büyük bir bağlılıkla izler; bu sırada da onun şeklini, rengini, sesini ve hareketlerini öğrenirler. Sonuçta kendi annelerine özgü görünüş ile hareketleri daha sonra tanır ve buna tepki verirler. Bununla birlikte, hata yaptıkları da olur (Şekil 5.4). Avusturyalı ünlü etolog Konrad Lorenz'i[10] otlakta yürürken anneleriymiş gibi izleyen kaz yavrularını gösteren fotoğraf, çoğu zoolog için tanıdıktır. Aslında bu tuhaf davranış ilk defa İskoçyalı biyolog Douglas Spalding tarafından XIX. yüzyılın sonlarında bilimsel olarak incelenip tanımlanmıştır. Spalding kaz yavruları ve diğer kümes hayvanı yavrularının gördükleri ilk hareketli büyük nesneye tepki verdiklerini, onu izleyip ona bağlandıklarını keşfetti. Aynı zamanda bu öğrenme sürecinin çok dar bir zaman aralığında, yumurtadan çıktıktan sonraki üç gün içinde gerçekleştiğini de buldu. Elbette doğal şartlarda civcivlerin gördüğü ilk hareketli büyük nesne kesinlikle kendi anneleridir ve

---

[9] *Damgalama* kelimesi biyologlara sorun çıkartır, çünkü çok farklı iki olay için kullanılıyor: 4. Bölüm'de anlattığımız genom damgalaması ile bu bölümde anlattığımız davranışsal damgalama. Çoğunlukla kullanıldığı yere göre hangisinin kastedildiği kolaylıkla anlaşılır; bu durum sadece bilgisayarda arama yaparken hayatımızı zorlaştırır! Davranışsal damgalamanın tanımı ve tartışılması için bkz. Immelmann, "The evolutionary significance of early experience", 1975.

[10] *Etolog*: Hayvan davranışlarını inceleyen kişi. [— ç.n.] Lorenz'in damgalama çalışmaları için bkz. Lorenz, *Studies in Animal and Human Behaviour*, 1970.



Şekil 5.4
Evlat damgalamasında hata: Kaz yavrulan gerçek anneleri yerine yumurtadan çıkar çıkmaz gördükleri etoloğun peşinden gidiyorlar.

onun özellikleriyle damgalanmalarının uyumsal bir mantığı vardır. Nihayetinde nerede iyi yiyecek ve güvenli bir yuva bulunacağını anne bilir. Ancak deneylerin nispeten doğal olmayan şartlarında yavrular araştırmacıyı veya iple çekilen bir ayakkabıyı izleyip bunlara bağlanarak nispeten faydasız bilgiler edinirler.

Yumurtadan yeni çıkmış civcivlerdeki öğrenme olayı, damgalamaya dair iyi bir örnek: Hızlıdır, erken bir dönemde ve kısıtlı süre içinde gerçekleşir, ödül dönüşü çabuk olmaz ve normalde uyumsal olan bir davranış biçimine yol açar. Fakat birçok farklı damgalama tipi var. Uygun eşi bulmakta önemli olan cinsel damgalama da çok fazla incelenmiş bir damgalama türüdür.[11] Yavrular kendileriyle ilgilenen anne babalarının görüntüsüyle damgalanır ve yetişkin hale geldiklerinde bu görüntü eş seçimleri için onlara model görevi görür. Böyle olması biyolojik açıdan iyidir, çünkü normal olarak hayvanın kendi türünden birine kur yapması anlamına gelir; fakat bu olgu, soyu tehlikede olan türlerin kapalı tutuldukları yerlerde üremelerini sağlamaya çalışan insanların hayatını zorlaştırır. Örneğin bakıcının saklanması ve yavrunun kendi türündeki yetişkinlere benzeyen bir kuklayla karşılaştırılması gibi uygun önlemler alınmazsa, işler cidden ters gidebilir: Yavru insanlarla damgalanır ve olgunlaştığında kendi türündeki

[11] Cinsel damgalamanın karmaşıklığı ve kuşlardaki yaygınlığı için bkz. ten Cate ve Vos, "Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: A reassessment", 1999. Laland, "On the evolutionary consequences of sexual imprinting" (1994) adlı makalesinde, cinsel damgalamayla aktarılan bilginin evrimsel sonuçlarından bazılarını gösteren kuramsal modeller geliştirmiştir.

yetişkinlere karşı tamamen kayıtsız kalır. Tercihen bakıcılara kur yapar, hatta bazen onlarla çiftleşmeye çalışır. Bu sorun anlaşılmadan önce, esaret altında kapalı tutulan türlerin yaşatılması için gösterilen çabalar boşa çıkmıştı, çünkü hayvanlar yanlışlıkla üvey anne babalarıyla, yani insanlarla damgalanmıştı.

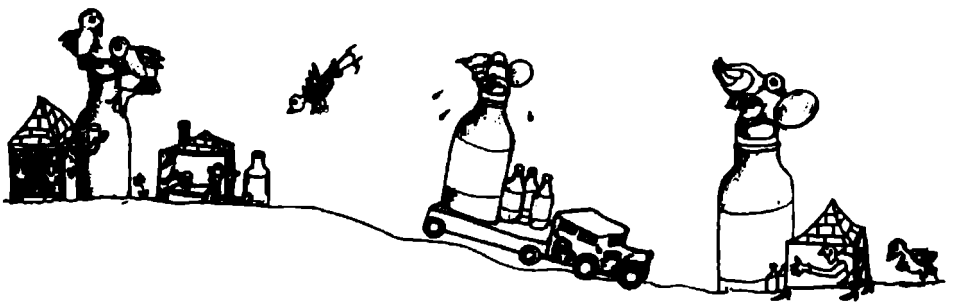
Damgalanma hakkında söylenebilecek çok şey var, çünkü uzun yıllardır üzerinde çalışılan bir konu, fakat burada bahsettiğimiz kadarı bile kalıtım sistemi olarak işlev görebileceğini göstermeye yetmeli. Her damgalanma cinsinde, yavrular türe özgü, gruba özgü ve soya özgü etkilere maruz kalır ve bu şekilde öğrenerek edindikleri bilgi, yaşlandıklarında ortaya koydukları tipik davranış tepkilerinin oluşmasına yol açar. Bu da sonradan bireyi damgalayan etkinin yeniden oluşturulmasıyla sonuçlanabilir. Örneğin kuş yavrusu belirli bir model (mavi tüylü anne veya baba) ile cinsel olarak damgalanmışsa, mavi tüylü eş seçme eğilimi olacaktır; bunun sonucunda yavruları da mavi tüylü anne baba görüntüsüne maruz kalıp bununla damgalanacak ve bu döngü devam edecektir.

Damgalama, öğrenmeyle edinilmiş bilginin nesilden nesile aktarılma yollarından biridir, fakat tüm toplumsal öğrenme biçimleri, damgalama gibi çok erken bir dönemde veya onun kadar hızlı gerçekleşmez. Birçok davranış türü yaşam boyunca öğrenilebilir ve bazılarını öğrenmek çok uzun zaman alabilir. Mirketler farklı avlar kovalarken veya çardak kuşları o güzelim çardaklarını inşa ederken görülen karmaşık davranışlar uzun bir dönem içinde öğrenilip mükemmelleştirilir. Çardak kuşları örneğinde yıllarca sürebilir. Yani, bu becerileri nasıl ediniyorlar? Yavrular deneyimli yetişkinleri taklit mi ediyor? İncelenen birçok örnekte bu sorunun yanıtı hayırdır.[12] Bunu birbirlerinden öğrenirler. Deneyimli bireye yakın durup onu izleyerek, deneyimsiz olanın (davranış biyolojisi jargonuyla "toy" olanın), daha önce fark etmediği bir şeye dikkati çekiliyor gibi görünüyor. Toy birey aynı zamanda deneyimli hayvanın eyleminin sonucunu gözleyebilir ve gördüğü şeyin sonucunda ona benzer bir davranış geliştirir. Örneğin bir hayvan daha önceden bilmediği bir yiyeceği başka bir hayvanın iştahla yediğini görürse, o yiyeceği kendisi de deneyebilir, fakat yiyeceği elde etme, idare etme şekli, deneyimli hayvanın eyleminin bire bir taklidi değildir. Yiyecekle nasıl başa çıkması gerektiğini kendi kendine ve deneme yanılma yöntemiyle keşfeder.

Bu tür toplumsal öğrenmenin ünlü bir örneği, İngiliz baştankara kuşlarında görülen süt şişelerini açma alışkanlığının yayılmasıdır.[13] Birleşik Krallık'ta ve Avrupa'nın kimi yerleşim alanlarında sütçüler, süt şişelerini insanların evine götürür ve kapının önündeki basamaklara bırakır. Bir aşamada baştankaralar bu durumdan faydalanmaya başladı, şişenin kapağını açıp altındaki

[12] Heyes "Imitation, culture and cognition" (1993) adlı yazısında, toplumsal öğrenme mekanizmalarına ve hayvanlarda yaygın taklitçiliğe dair kanıtın olmayışından bahseder.

[13] Kuşlarda süt şişesi açma alışkanlığının yayılması için bkz. Fisher ve Hinde, "The opening of milk bottles by birds", 1949; Sherry ve Galef, "Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds", 1984.



Şekil 5.5
Hırsız baştankaralar.

kalın kaymağı yemeyi öğrendiler. 1940'larda bu alışkanlık İngiltere'nin birçok bölgesine yayılmıştı. Büyük baştankaralar ve mavi baştankaralar arasında yaygınlaşmakla kalmamış, aynı zamanda diğer türler arasında da yayılmıştı. Bazı yerlerde baştankaralar süt şişesini açmayı öğrenmenin yanında sütçünün arabalarını da tanımayı öğrenmişlerdi ve arabaların arkasından uçarak gideceği yere varmadan önce şişeleri açmaya çalışıyorlardı (Şekil 5.5).

Şişe kapağı açma alışkanlığının hızlı ve geniş çaplı yayılımı birçok biyoloğun ilgisi çekti, çünkü alışkanlığın "kültürel" olduğu su götürmezdi. Sebebi genetik mutasyon değil, yeni bir icadın toplumda yayılmasıydı. Olayın yakından gözlenmesiyle kuşların taklitçilikle öğrenmediği anlaşıldı: şişe kapağı açanların eylemlerini taklit etmiyorlardı, çünkü bazıları şişeyi bir şekilde açarken, diğerleri farklı biçimde açıyordu. Toy kuşlar deneyimli kuşları izleyerek süt şişelerinin besin kaynağı olduğunu öğreniyor; şişeleri açmayıysa kendi kendilerine deneme yanılmayla keşfediyorlardı. Hepsi kendine özgü bir teknik geliştiriyordu.

Hırsız baştankaralar örneğinde, büyük veya küçük herhangi bir yaştan toy bireyler muhtemelen birkaç deneyimli kuşu izliyordu. Yani deneyimli baştankaraların asıl hareketlerini taklit etmemelerinin şaşırtıcı olmadığını düşünebilirsiniz, civarlarında çok fazla "eğitmen" vardı ve her biri farklı bir teknik kullanıyordu. Tek bir eğitmen ve tek bir teknik olsa, onun hareketlerini taklit edebilirlerdi. Bununla birlikte yavruların sadece tek bir bireyden öğrendiği durumlarda bile taklitçilik yapılmadığına dair bulgular var. Bunun güzel bir örneği Tel-Aviv Üniversitesi zoologları Ran Aisner ile Yosi Terkel tarafından verilmiştir.

1980'lerde Ran Aisner Kudüs'teki bir çam ormanının zemininde sıra dışı bir şeye rastladı. Bir yığın çam kozalağının pulları tamamen yüzülmüştü. Sanki bir hayvan pulların altındaki çam tohumlarının peşindeydi, fakat hangi hayvandı bu? Bu tip kozalak soyma davranışı için akla gelecek ilk aday olan sincaplar İsrail'in o bölgesinde yaşamıyordu, yani suçlu, başka bir hayvan olmalıydı. Dikkatle yürütülen dedektiflik çalışmasının sonunda geceleri faal olup ağaçta yaşayan kozalak soyucusunun kara sıçan olduğu anlaşıldı. Kara sıçan-

ların normalde Kudüs'teki çam ormanlarında yaşamadığını ve çam kozalaklarındaki tohumları yemediğini eklemeliyiz; bunlar hem etçil hem de otçuldur ve insanların yaşam alanlarının etrafında yaşarlar. Bu yüzden yeni bir yaşam alanına, bulunacak tek besin kaynağının çam tohumları olduğu yoğun çam ormanlarına yayılmaları fazlasıyla merak uyandırıcıydı.

Kapalı çam kozalaklarını soymak hiç kolay değildir, yani kozalakların başarıyla yüzülmesi İsrailli iki bilimciyi etkiledi. Bu durum, sıçanların karmaşık ve yeni bir beceri edindiğini gösteriyordu. Bu yüzden Aisner ve Terkel, soyma davranışının topluluklar arasındaki dağılımı ile gelişimi üzerinde çalıştılar. Çam ormanı topluluğuna mensup yetişkin sıçanlar kozalakları aşağıdan yukarı döndüre döndüre hızla ve ustalıkla soyarken, diğer topluluklardaki sıçanların tohumlara nasıl ulaşacakları konusunda hiçbir fikirleri yoktu. Çapraz büyütme yöntemiyle yapılan deneyler, bu becerinin belirli genlerin kalıtımıyla değil, öğrenmeyle edinildiğini gösterdi: kozalak soymayan annelerin yavruları soyucu anneler tarafından evlat edinildiğinde kozalakları soymayı öğrendiler, oysa deneyimli soyucu annelerin soyucu olmayanlar tarafından evlat edinilmiş yavruları bu beceriyi asla edinemedi. Yani aralarındaki genetik ilişkiden bağımsız olarak, yavrular becerikli bir anneden kozalak soymayı öğrenebiliyordu. Yavruların bu beceriyi öğrenmesi için anne tarafından kısmen soyulmuş kozalakları soymaya devam etmeleri gerekiyordu. Annenin soyma yönünü izleyerek işi tamamlamayı öğreniyor ve sonunda tohumlara ulaşmak için etkili bir yöntem geliştiriyorlardı. Etkin helezonik soyma yönteminin benimsenmesini, anne davranışının meydana getirdiği başlangıç koşulu sağlar. Yavrular annelerinin davranışını taklit etmez, onun yaptığını kopya etmezler, fakat annenin varlığı, yavruların tohumları veya kısmen soyulmuş kozalakları önünden alıp mideye indirmelerine anlayış göstermesi, soyma tekniğini kendi kendilerine öğrenmeleri için gereklidir.[14]

Beslenme davranışındaki toplum yoluyla öğrenilmiş değişimler, İsrailli kara sıçanların geleneksel yaşama alanlarından çok daha farklı bir yaşam alanına uyum göstermesini mümkün kılmıştı. Fakat adaptasyonları yalnızca farklı bir yiyecek yemelerinden fazlasını içeriyordu. Sıçanlar ağaçlarda yaşayarak yavrularına yeni bir öğrenme ortamı sağlamışlardı. Anne babaları gibi yavrular da ağaçlara tırmanma becerilerini mükemmelleştirmek ve ağaçlara yuva yapmayı öğrenmek zorundaydı. Bu şekilde, sırf anneleriyle vakit geçirerek ve anne babalarının ortamında yaşayarak yavruların davranışı onlarınkine benziyor ve daha sonra bu davranışları kendi yavrularına aktarıyorlardı.

İsrailli kara sıçanlar ile İngiliz baştankaralar, toplum aracılığıyla öğrenmenin nesilden nesile aktarılabilecek yeni alışkanlıkların yerleşmesine ve böylece yeni geleneklerin biçimlenmesine yol açabileceğini gösterdiler. Bu iki örnek

---

[14] İsrailli kara sıçanlarda bulunan yeni gelenekle ilgili çalışma için bkz. Aisner ve Terkel, "Ontogeny of pine cone opening behaviour in the black rat, *Rattus rattus*", 1992; Terkel, "Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*)", 1996.

başka örneklere kıyasla yakından çalışılmış olsa bile hiç de istisnai durumlar değillerdir. Son zamanlarda hayvan geleneklerin incelenmesi hareketli bir araştırma alanı haline geldi; bu sayede de toplum aracılığıyla öğrenilen davranış geleneklerinin kuşlar ile memelilerin hayatlarına dair olan yemek seçimi, kur yapma, iletişim, yavru bakımı, yırtıcılardan kaçma, yuva seçimi gibi bütün yönlerini etkilediği açıklığa kavuştu. Toplumsal öğrenme sayesinde davranış kalıtımı aslında seyrek rastlanan bir durum değildir.

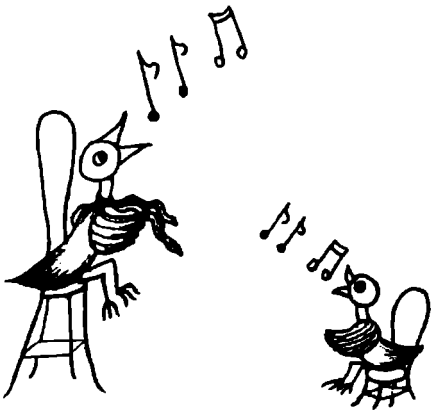
Bu tür kalıtım sistemlerindeki bilginin ve bu bilginin aktarımının doğası hakkında ne söyleyebiliriz? İlk olarak, önceki DKS'nde olduğu gibi, alışkanlıkların ya da becerilerin aktarılması için sergilenmesi şarttır; bunlar sergilenmezse aktarılamazlar. İkincisi, bilgi bütünseldir; yani öğrenilip aktarılabilen birbirinden bağımsız parçalara ayrılamaz. Üçüncüsü, yeni varyasyonların kökeni hiçbir şekilde körlemesine veya gelişigüzel değildir. Deneme yanılmayla veya başka bir topluluğu ya da başka bir türün bireylerini gözleyerek öğrenen şanslı ya da meraklı bir birey, yeni bir davranışın doğup gelişmesine yol açabilir; bu davranış da toplumsal öğrenme sayesinde grubun diğer üyelerine aktarılabilir. Fakat öğrenilip aktarılan şey bireyin davranışla ilgili bilgiyi seçme, genelleştirme, sınıflandırma yetisine ve bunlardan önemsiz olmamak kaydıyla öğrenilen davranışı yeniden oluşturup uyarlama becerisine dayanır. Alıcı hayvan sadece bilginin döküldüğü bir kap değildir. Bilginin aktarılması, bu bilginin doğasına ve alıcı hayvanın deneyimlerine bağlıdır.

Taklitçi olmayan öğrenmenin dördüncü özelliği, önceki DKS'nde olduğu gibi bilginin sadece anne babadan yavrulara geçmemesi, aynı zamanda deneyimli herhangi bir bireyden toy bireylere aktarılmasıdır. Süt şişesi açma davranışı başka türlere bile yayılmış görülüyor, yine de bunu kendi kendilerine icat etmediklerinden emin olamayız. Son olarak, bir öncekinde olduğu gibi, bu kalıtım sisteminde de aktarılabilir davranışa ait farklı varyantlarının sayısı, sadece bir alışkanlığı göz önünde bulunduruyorsak, muhtemelen o kadar yüksek değildir: kara sıçanlar çam kozalaklarını soymayı bilir ya da bilmezler, baştankaralar süt şişelerinin potansiyel besin olduğunun farkındadır ya da değildir. Bununla birlikte, aktarılabilir farklı alışkanlıklar ile bir topluluktaki bireylerin buna dair uygulamalarının kombinasyonları çok fazla olabilir.

TAKLİTÇİ ÖĞRENME: ŞARKI SÖYLEYEN BALİNALAR VE CIVILDAYAN KUŞLAR

Üçüncü tip DKS'miz taklitçilik içerir: toy birey sadece ne yapacağını değil, aynı zamanda nasıl yapacağını da öğrenir ve bunun için başka bir bireyin eylemini kopyalar. Bu durumun hayvanlar dünyasında ne kadar yaygın olduğu çokça tartışılmakta,[15] fakat bir taklitçilik tipinin, yani ses taklitçiliğinin kimi kuşlar,

[15] Taklitçilik tartışmaları için bkz. Whiten ve Ham, "On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal of a century of research", 1992; Heyes, "Imita-



Şekil 5.6
Ötücü kuşun taklitçiliği.

yunuslar ve balinalarda görüldüğü genellikle kabul edilir. Bu hayvanlar diğer bireylerin şarkılarını taklit ederek hangi şarkının söyleneceğini öğrenir. Sonuçta farklı toplulukların farklı lehçeleri olabilir, tıpkı insan topluluklarındaki lehçeler gibi. Kuş gözlemcileri kuşların ötüşlerine dair bölgesel farkları yıllardır bilir. Geçenlerde, katil balinalar ile ispermeçet balinalarının şarkılarında da benzer bir varyasyona rastlandı; aynı grubun üyeleri, diğer gruplardan açıkça farklı bir lehçe etrafında birleşiyorlardı.

Kuş ötüşleri üzerine çalışmalar, taklitçilik aracılığıyla öğrenme işleminin ötüşün gelişmesinin önemli bir parçası olduğunu gösterdi: Yavru duyduğu ötüş şablonlarını, kendi ötüşünde yeniden yapılandırıyordu (Şekil 5.6). Çoğunlukla yaşamın erken bir döneminde kısıtlı bir sürede gerçekleşen bu taklitçi öğrenme "ötüş damgalanması" olarak bilinir. Balina şarkıları üzerine daha az çalışma vardır, fakat az bulgu olsa da, bu hayvanlarda da yavruların muhtemelen yetişkinlerin şarkılarını taklit ettiği sanılıyor. Taklitçi olmayan toplumsal öğrenmenin tersine, buradaki "öğrenciler", "öğretmenlerin" seslerini tekrar etmeyi öğrenir, yani sadece çevre koşulları uyarınca onların davranışlarına benzer bir tepki oluşturmazlar.

Ses taklitçiliği kuşlarda kesinlikle, balinalar ve yunuslardaysa muhtemelen görülür, fakat insan dışı dünyada devinim taklitçiliğinin, yani hareketlerin taklidinin ne boyutta olduğu o kadar açık değildir. Bu taklitçilik, insan gelişiminde şüphesiz önemlidir (bebekler sesler gibi hareketleri de çok iyi taklit eder),

---

tion, culture and cognition", 1993; Tomasello, *The Cultural Origins of Human Cognition*, 1999; Byrne,"Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean?", 2002; Sterelny, *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*, 2003. Ötücü kuşlardaki taklitçi öğrenmek için bkz. Catchpole ve Slater, *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 1995. Balinalar ile yunuslarda taklitçilik bulguları için bkz. Rendell ve Whitehead, "Culture in whales and dolphins", 2001.

ayrıca hem ses hem de devinim taklitçiliği insan evriminde muhtemelen son derece önemlidir. Sesleri taklit etme yeteneği, dilin evrimi için can alıcı olmalı; hareketleri taklit etme yeteneğiyse muhtemelen kültüre olan benzersiz yatkınlığımızın evrimine yol açan unsurlardan biridir, özellikle alet yapma ve kullanma bağlamında. Devinim taklitçiliğinin şempanzeler, sıçanlar, yunuslar, gri Afrika papağanları, sığırcık kuşları ve birkaç türde daha olduğuna dair bazı bulgular var, fakat genelde insan dışındaki hayvanlarda nispeten nadiren bulunduğu anlaşılıyor. Yine de dikkatli olmalıyız. Taklitçi öğrenme ile taklitçi olmayan öğrenmeyi ayırt etmek her zaman kolay değildir; üstelik devinim taklitçiliğini net biçimde saptamaya yönelik az sayıda deney yürütülmüştür, yani bu taklitçiliğin hayvanlar dünyasında ne kadar sık görüldüğü ve ne kadar önemli olduğunu gerçekten değerlendiremeyiz.

Taklitçilik aracılığıyla bilgi edinilip aktarılması, tanımladığımız diğer iki davranış sistemiyle aynı değildir. Sonuçta evrimsel etkileri de farklıdır; bu DKS'ni, daha öncekileri sınıflandırdığımız gibi sınıflandırırsak, bunu görebiliriz. Aktarılan bilginin saklı ve şifreli olmaması açısından taklitçilik diğer DKS'lerine benzer, yani kalıtımla aktarılması için davranışın sergilenmesi gerekir. Fakat diğer DKS'lerinin aksine taklitçi öğrenmede bilgi parçalıdır, yani birimler ayrı ayrı aktarılır. Örneğin kuş ötüşündeki bir birimi değiştirmek ve değişime uğramış bu ötüşü sonraki nesile aktarmak mümkündür. Benzer olarak, dans taklit edildiğinde de diğer kısımlarını etkilemeden dansın bazı kısımları değiştirilebilip taklit edilebilir. Bu parçalı yapı, birçok davranış varyantının oluşmasını sağlar. Bununla birlikte, her varyantın aktarılma şansının aynı olmadığını aklımızda tutmalıyız. Aktarım, birimlerin (notalar ya da dans figürleri) kopyalanma zorluğuna, sekansın uzunluğuna, ritmine ve işlevsel etkinliğine bağlıdır. İlaveten, "öğretmenlerin" sayısı ile becerilerinin yanı sıra davranışın tekrarlanma sıklığı da öğrenmenin hızını ve verimini etkileyecektir. Bilgiyi içeriğine bakmaksızın kopyalayan fotokopi makinalarının veya DNA polimeraz enziminin aksine, taklitçilik aracılığıyla aktarım işlevinden ve anlamından bağımsız değildir.

Taklit edilen davranışlarda ortaya çıkan varyasyonlar işlevsel açıdan da körlemesine değildir. Bireysel bir deneme yanılma sayesinde yepyeni bir davranış oluşabilir ya da davranış, grubun toplu bir eyleminden kaynaklanabilir veya başka bir türden bile öğrenilmiş olabilir. Gerçek kökeni ne olursa olsun davranış aktarılmadan önce uyarlanıp yeniden oluşturulur, böylece hayvanın genel yaşam tarzına uyması sağlanır ve uygulanması kolaylaşır. Yeni bir davranışı mutasyon yerine koyarsak, sanki "mutasyon" bir sonraki nesile aktarılmadan önce elden geçirilip tamamen düzeltilmiştir.

Taklitçilik, bir davranışlar sekansında çok sayıda kalıtsal varyasyonun doğmasını olanaklı kılar, çünkü taklit edilen şey parça parça değiştirilebilir niteliktedir. Hareketlerin sekansı oldukça uzun olabilir, fakat ödülü parçaların değil tüm sekansın sergilenmesi getireceği için, tek tek parçalardaki varyasyonlar kısıtlanmamıştır. Evrimsel bakış açısından önemli olan şey, taklit edilen sekan-

sın bütün olarak etkinliğidir. Bu yüzden teoride, taklit edilen davranıştaki varyasyonların seçilimi yoluyla oldukça karmaşık gelenekler inşa etmek mümkün olmalı. Yine de sanki bu gerçekleşmemiş gibidir. Birçok ötücü kuş ile papağan, mükemmel taklit etme yeteneğine sahiptir, fakat bildiğimiz kadarıyla bu yetenekleri çok karmaşık ya da özenli bir davranış ortaya çıkarmamıştır. Sanki bir sürü aktarılabilir varyasyon yaratma potansiyeline sahip olmak, insan kültüründeki kadar sofistike gelenekler üretilmesine yetmiyor. Acaba eksik olan ne?

Eksik parçanın ayırdına varabilmek için, parçalı sistemlerde olası potansiyel davranış varyasyonlarının sayısı devasa olsa bile çoğunun işlevsiz veya faydasız olduğunu anlamamız gerekir. Eğer bunların hepsi hayata geçirilseydi, faydalı kombinasyonlar faydasız kombinasyonlardan oluşan dev kütlenin altında gömülüp giderdi. Ancak bildiğimiz gibi, beyin rahatsızlıkları söz konusu olmadığı sürece, hayvanlar gelişigüzel eylem kombinasyonları ortaya çıkarmaz. Yani hayvanlarda bir dizi ilkeler veya kurallardan oluşan bir tür içsel filtre bulunmalı ve bu filtre sadece faydalı olabilecek davranış varyasyonlarının oluşmasını mümkün kılmalıdır. Bütün hayvanlarda, yaratılan varyasyonları denetleyen kurallar olmalı ve taklitçi hayvanlar, aynı zamanda kopyalanan davranışları kısıtlayan kurallara veya bir "tüzüğe" sahip olmalı. Örneğin insanlar körlemesine taklit etmez. Bir başkasını taklit etme kararımız, gözlenen eylemin anlamına, geçerliliğine veya faydasına inanmamıza bağlıdır. İnsanların taklitçiliği bilinçlidir: yönü belirli hedefler ve bunlara bağlı amaçlarla tayin edilir. Parçalı bir sistem olan taklitçi öğrenme, sadece canlılardaki zihinlerin oldukça sofistike bir anlayışı olduğu durumlarda gerçekten devrimsel (evrimsel) olasılıklar doğurur.

Davranış bilgisinin aktarılmasında taklitçiliğin sistem olarak benzersizliğinin altını çizmiş olsak da, önceki DKS'leriyle ortak özellikleri de vardır. Bütün davranış aktarımlarında hedef varyasyonlar üretmektir ve bu da kültürel olarak meydana getirilir. Varyasyonlar iki anlamda hedef alınır: algıları, duyguları, öğrenme süreçlerini düzenleyen basit kuralların bulunması ilkidir. Örneğin dünya o kadar kesin çizgilerle düzenlenmemiş olsa bile insanlar da dahil tüm hayvanlar her şeyi oldukça ayrı kategorilere sokar: renk kategorileri, biçim kategorileri vesaire gibi ayrımlar yaparız. Benzer olarak, daha önce birçok kez gerçekleşen bir olayın aynı şekilde gerçekleşmeye devam edeceğini öngörürüz: duman her zaman ateşle bağlantılıysa, bir daha duman gördüğümüzde ateşi sezeriz (bazı hayvanlar da sezer). İkincisi, hayvanın öğrenmeyle edinebileceği bilginin türü, soyunun evrimsel geçmişi tarafından şekillendirilir: Bazı şeyler bir tür tarafından kolayca öğrenilirken, başka türlerde bu gerçekleşmez. Çoğu insan, kişileri görüntülerine göre kolayca ayırt eder, ancak kokularına göre ayırt etmekte zayıf kalır. Köpekler ise kokuyla ayırt etmekte sorun yaşamaz. Genel yatkınlıklarımıza, türe özgü evrimleşmiş biyolojik yatkınlıklarımıza uyan bilgiyi kolaylıkla oluşturur, hatırlar ve aktarırız. Davranışların tüm varyasyonları bu yatkınlıkları ve hayvan zihninin düzenleniş kurallarını yansıtır, ayrıca davranışlar birey ile parçası olduğu toplumun mevcut alışkanlıklarına uyacak biçimde oluşturulur.

Neredeyse bütün DKS'lerinde olan çarpıcı bir nokta, hayvanların bilgi edinme ile aktarımındaki etkin rolüdür. Faal öğretmede olduğu gibi, bazen bu rol doğrudan da icra edilir, ama genellikle dolaylıdır. Darwin, hayvanların yaşayıp seçilime uğradıkları çevreyi şekillendirmeye etkin olarak katıldıklarını uzun zaman önce fark eden biyologlardan biriydi. Şimdilerde "niş inşası"[16] denen olguya ilgi son yıllarda arttı. Hem kuramsal hem de deneysel çalışmalar bu olgunun, toplumsal öğrenme ve hayvan geleneklerinin evriminde önemli role sahip olduğunu göstermiştir. Tarbutnikleri ele alırsak bu durumun nedenini anlayabiliriz. Hayali dünyalarında, onları yırtıcılardan koruyan oyuk açma alışkanlıkları yayıldıkça, bireyler oyuklarda yaşama kabiliyetlerine göre seçilime uğrar. Sonuçta gün içinde faal oldukları zamanı ya da beslenme alışkanlıklarını değiştirebilirler. Benzer olarak Kudüs'teki çam ormanlarında yaşayan kara sıçanların gerçek dünyasında, beslenme alışkanlıklarındaki değişim bu hayvanların zamanının çoğunu ağaçlarda geçirdiği anlamına gelir. Yuvalarını ağaçlarda kurar ve yavrularına orada bakarlar. Kozalaklardan tohum çıkarmayı öğrenen sıçanlar, diğer kara sıçanlara göre kendilerine çok farklı bir çevre edinmiştir. Ağaçlarda yaşama alışkanlığı birkaç nesil boyunca devam ederse, sıçanların ağaçta yaşamaya uyum göstermesini sağlayan, ister toplumsal öğrenme temelli olsun ister genetik olsun herhangi bir varyasyon seçilecektir. Sonuçta sıçanlar da gri sincaplarınkine benzer alışkanlıkları evrimleştirebilir ve bu alışkanlıkları birbirlerini destekler, çünkü hepsi ağaçta yaşamaya uygun bir hayat tarzıyla bağlantılıdır. Böylece hayvanlar edindikleri bu yeni alışkanlık sayesinde kendileri ve yavrularının seçilime uğradığı alternatif bir niş inşa eder. Bu yüzden hayvanlar seçilimin sadece edilgen nesneleri değildir, çünkü eylemleri sayesinde genetik ve davranış varyasyonlarının uyumsal değerini etkiler.

GELENEKLER VE BİRİKİMLİ EVRİM: YENİ YAŞAM TARZLARININ EVRİMİ

Daha önce kültürel evrimi bir topluluktaki davranış ürünlerinin ya da toplumsal olarak aktarılan davranış biçimlerinin doğası ve frekansında zaman içinde gerçekleşen değişimin yer aldığı bir süreç olarak tanımlamıştık. Şimdiye kadar verdiğimiz örnekler, davranış biçimleri, beceriler ve tercihlerde toplum aracılığıyla öğrenilip aktarılan değişimlerin gerçekleştiğini gösterdi, fakat davranışa

[16] Günümüzde "niş inşası" diye adlandırılan görüş Darwin'in solucanlarla ilgili *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on Their Habits* (1881) adlı kitabında geçer; daha sonra da Waddington, "Evolutionary adaptation" (1959) ile Hardy, *The Living Stream: A Restatement of Evolution Theory and Its Relation to the Spirit of Man* (1965) ve Lewontin'in "Adaptation" (1978) adlı ses getiren bir makalesinde bahsedilir. Niş inşası kuramına yönelik daha yeni çalışmalar için bkz. Odling-Smee, "Niche-constructing phenotypes", 1988; Odling-Smee ve arkadaşları, "Niche construction", 1996 ve *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, 2003.

dayalı çoğu yenilik elbette kısa ömürlüdür; üstelik yayılmak bir yana, bunlar toplumda yerleşmez bile. Bununla birlikte, ara sıra yeni davranış biçimleri toplumsal öğrenme aracılığıyla yayılarak yeni geleneklerin ve kültürel değişimin ortaya çıkmasını sağlar. Artık sormamız gereken soru, bu durum herhangi bir evrimsel önem taşıyor mu, olmalıdır.

Birçok insan, hayvanlardaki kültürel evrimin çok kırılgan ve çok sınırlı olduğuna, onların arasında yalnızca son derece basit geleneklerin yerleştiğine inanır. Evet, hayvanların toplumsal öğrenme gerçekleştirdiği, hatta bunun oldukça yaygın olduğu da söylenir. Evet, o insanlar bunların kalıcı nitelik kazanmasalar bile toplumsal öğrenmenin alışkanlıklar ile bazı geleneklerin biçimlenmesine yol açtığı konusunda hemfikirdir. Fakat herhangi bir karmaşık kültürel adaptasyon meydana getiremeyeceğinde ısrar ederler. Onlar için hayvan geleneklerinde gerçekten ilginç olan esas nokta, genetik evrimin bu yeteneği nasıl kazandırdığıdır. Ne zaman hayvan geleneklerin evrimsel önemi meselesi kurcalansa, tartışmalar genetik yönünün gölgesi altında yürütülür.

Kültür oluşturma yeteneğine ait genetik temelin evrimi çok önemli bir konu başlığıdır ve bunu daha sonraki bölümlerde tartışmaya açacağız. Burada sadece, hayvan kültürünün genişlik ve karmaşıklık açılarından sınırlı olduğu, bu yüzden evrimin önemli ve bağımsız bir etkeni olamayacağı varsayımını haklı çıkaracak gerçek bir sebep bulunmadığını özellikle anlatmak istiyoruz. Bu tür bir hükme varmak için, hayvan geleneklerinin ne kadar yaygın olduğunu bilmemiz gerekir, ama maalesef bunu bilmiyoruz. Hayvan gelenekleri üzerinde çalışmak henüz rağbet gören bir araştırma alanı değildir. Bu tür bir çalışma zordur, yıllar alır, oysa araştırma ödenekleri sadece kısa dönemler için verilir, yani finansmanı sorunludur ve ekonomik zorluklar da insanların yapabileceklerini kısıtlar. Yine de bütün bunlara rağmen, birkaç yıl önce hayal edebileceğimizden çok daha fazla hayvan geleneği ortaya çıkarıldı ve yeni gelenekler düzenli olarak keşfedilip bildiriliyor. Belirsizlik bırakmayacak biçimde hayvan geleneklerinde büyük bir çeşitliliğin olduğunu gösterecek, birçok farklı tür ve hayat tarzlarının incelendiği yeterli sayıda uzun vadeli çalışma artık yürütülmekte. Son zamanlarda bilimciler Afrika'daki dokuz farklı şempanze topluluğunda toplam otuz dokuz kültürel gelenek tanımladı. Araştırmacılar bu sayının daha da büyüyeceğine inanıyor, çünkü çalışmalar nispeten kısa bir süre içinde gerçekleştirildi, ayrıca şempanze davranışlarının birçok yönüyle ilgili anlayışımız doğrusu sınırlıdır.[17]

Hayvan geleneklerinin sayısının ve alanının küçük sanılmasının sebeplerinden biri, kalıtsal varyasyonların hepsinin genetik olarak varsayılmasıdır. Çoğunlukla bu varsayım ne sorgulanır ne de doğrulanır. Eğer sorgulanıp doğ-

[17] Şempanze kültürleriyle ilgili çalışmalar için bkz. Whiten ve arkadaşları, "Charting cultural variation in chimpanzees", 2001. Orangutanlardaki benzer kültürel çeşitlilik için bkz. Van Schaik ve arkadaşları, "Orangutan cultures and the evolution of material culture", 2003.

rulanmaya çalışılırsa, miras alınan davranışların çoğunun genetik, ekolojik ve geleneksel yanları olduğu bulunacaktır. Davranışı etkileyen genetik varyasyonların varlığının anlaşılması, toplumsal öğrenme gibi diğer etkenlerin daha az önem taşıdığı anlamına gelmez. Aynı şekilde, toplumsal öğrenmenin gruplar arası farklılıkların önemli bir sebebi olduğunun ortaya çıkarılması da genetik farklılıkları hükümsüz kılmaz.

Hayvanların geleneklere sahip olduğu yönünde artan bulgulara rağmen, insanların, hayvanlarda önemli bir kültürel evrim oluştuğunu kabul etmekte neden hâlâ çekimser oldukları ilginç bir sorudur. Bunun esas nedeninin muhtemelen insanlardaki kültürel evrimin karmaşıklığı ile bu evrimin insani değerlerle ilişkisinin farkında olmamızla bağlantılı olduğunu düşünüyoruz. Polonya ya da Yemen Yahudilerinin mutfak kültürünü ele alırsak, söz konusu karmaşıklık apaçıktır: kültür kavramına yemeği hazırlama, pişirme ve sunma biçimleri dahildir, ayrıca dinsel ve dünyevi ritüeller gibi, hayatın diğer yanları da onunla yakından ilintilidir. Kültürün geçmişte edinilmiş alışkanlıkları koruyan ve bunların üzerinde yeni eklenmiş alışkanlıkların yerleşmesine temel oluşturan birikimli evrimin sonucu olduğu açıktır. Karmaşık bir kültür bu şekilde oluşur. Mutfak kültürünü insan dışındaki hayvanların beslenme alışkanlıklarıyla karşılaştırırsak, ikincisinin göreli basitliği bizi şaşırtır. Çam kozalaklarını soymak için incelikli bir yöntem geliştiren İsrailli kara sıçanlar bile sadece yeni bir teknik ve tercih edinmişti o kadar. Kültürel karmaşıklık için gerekli olan birikimli evrim sanki hayvanlarda gerçekleşmiyor gibidir ve bu yüzden eleştirmenler, hayvanların kültür eksenindeki evriminin çok sınırlı olduğunu iddia etmektedir. Birçok kişi, insan dışındaki hayvanların sürdüğü basit geleneklerin kültür olarak adlandırılmayı hakettiği konusunda bile şüphe duymaktadır.

İyi ki birikimli kültürel evrimin insan dışındaki hayvanlarda görüldüğünü gösteren bazı uzun vadeli çalışmalar var. Şimdi bunlardan birine, küçük Koşima adasındaki Japon makak maymunlarının kültürel evrimi üzerine yürütülen araştırmaya yakından bakalım.[18] Bu çalışma 1950'lerde başladı. O yıllarda Japon primatologlar incelemek istedikleri makaklara besin sağlamaya başlamıştı. Onları ormandan kumlu sahile çekmek için tatlı patateslerden faydalanıyordu; çünkü kumsalda gözlem yapmaları daha kolaydı. Ama bu hile beklenmeyen sonuçlar doğurdu. Dişilerden biri, bir buçuk yaşındaki Imo (Japonca patates anlamına gelir) sahilde bulduğu patatesleri yemeden önce yakında akan bir derede yıkayıp üzerindeki toprağı temizlemeye başladı. Bu yeni alışkanlık diğer maymunlara da sıçradı. Bir süre sonra patatesleri dere yerine denizde yıkamaya

[18] Koşima makaklarıyla çalışan Japon primatologların gözlemleri ve görüşleri için bkz. Hirata ve arkadaşları, "'Sweet-potato washing' revisited", 2001. De Waal, *The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections by a Primatologist* (2001) adlı kitabında, davranışsal ekolojideki Japon ekolünün araştırma geleneklerini inceler, yapılan çalışmanın ve süregiden tartışmaların aydınlatıcı bir çözümlemesini sunar.

başladılar. Aynı zamanda, tuzlu suya batırmadan önce patatesleri ısırıyor ve böylece yıkamanın yanı sıra yiyeceği tuzlayarak tat katmış oluyorlardı.

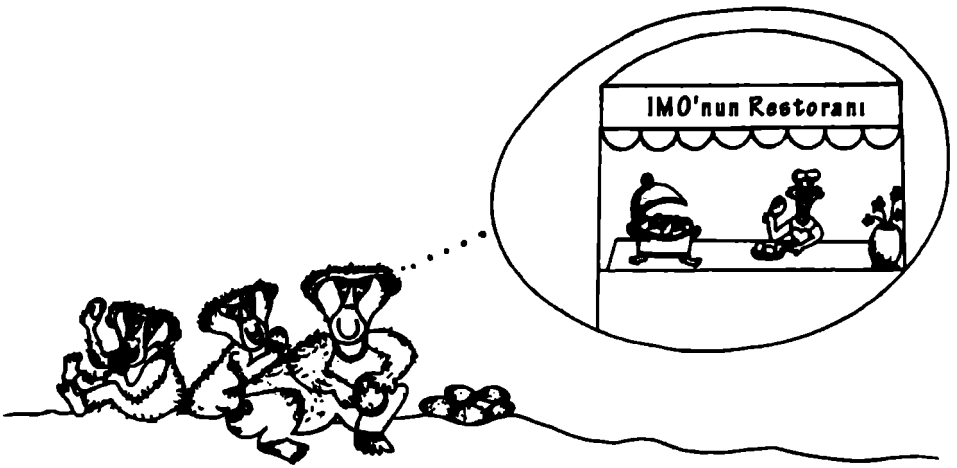
Imo'nun mucitliği patates yıkamakla kalmadı. Birkaç sene sonra, başka bir sorunu daha çözdü. Makaklar sahilde buğdayla besleniyordu, bunu toplayıp yemek ise zordu, çünkü tanelerin kumla karışması kaçınılmazdı. Imo bu sorunu kumlu, buğdaylı karışımı suya atarak çözdü. Ağır olan kumlar dibe çökerken buğdaylar suyun üstünde yüzüyor ve böylece toplaması kolay oluyordu. Yeni alışkanlık önce gençlerden yetişkinlere, sonra annelerden yavrulara yayıldı. Yavrularla fazla haşır neşir olmayan yetişkin erkekler, bu davranışı en son öğrendi, hatta bir kısmı hiç öğrenmedi.

Yemekleri denize taşına, gözlemcilerin denize attığı besinleri toplama alışkanlığının başka etkileri de oldu. Anneleri tarafından taşınan yavrular, yiyeceklerin yıkanması sırasında suya alıştılar, böylece suda oynamaya ve yıkanmaya başladılar. Yüzme, suya atlama, dibe dalma yaygınlaştı. Daha yaşlı aç erkekler, balıkçıların denize attığı balıkları yemeye başladığında denizle ilgili yeni bir alışkanlık yerleşti. Bu alışkanlık diğer makaklar arasında yayıldı, daha uygun bir yiyecek bulamadıklarında, artık havuzlardan balık, deniz kabuklusu ve ahtapot toplayıp yiyorlar.

Bilimciler Koşima adasında makakları beslemeye başladığından beri yeni bir yaşam tarzı yerleşmişti. O başlangıçtaki patatesi yıkayarak yeme alışkanlığı, başka bir alışkanlığı, su içinde buğdayları kumdan temizleme alışkanlığını tetikledi; sonra bu ikisi suda oynama ile yüzme geleneğinin yerleşmesine vesile oldu. Her alışkanlık başka bir alışkanlığa arka çıkıyordu: yüzme keyfi maymunları sahile çekti ve yiyecekleri yıkama alışkanlığını kuvvetlendirdi. Yiyecekleri denizde yıkamak ise muhtemelen maymunların yüzmenin zevkini keşfetme olasılığını artırdı. Aktarılabilen her alışkanlık yaşam tarzını birazcık değiştiriyordu, fakat davranışlardaki bir değişim yeni koşullar yaratıp toplulukta başka değişimlerin yayılmasına yol açarak tamamen yeni bir yaşam tarzı evrimleştirmişti.[19]

Açıkçası, hayvanlardaki kültürel değişimler de birikebilir, ancak sonuç, karmaşıklığın belirli bir yönde tutarlılıkla arttığı doğrusal bir evrim değildir. Bunun yerine görüyoruz ki, bir alandaki kültürel varyasyon başka bir alandaki kültürel varyasyonun yaratılıp korunması olasılığını etkiliyor, bu da sonradan başka bir alanı etkiliyor vesaire. Bir alışkanlık diğer alışkanlıkları kalıcı hale getirebilir, yani sonunda yeni bir yaşam tarzını birlikte yapılandıran bir alışkanlıklar ağı ortaya çıkabilir. Yeni yaşam tarzının bu ögeleri, anneler o davranışları yavrulara aktarmaya başladığında daha da kalıcı hale gelecektir, çünkü hayatın başındaki öğrenmenin özellikle güçlü ve uzun vadeli etkileri vardır. Ayrıca elbette ki davranışların kalıcılığı uyumsal değerlerine de bağlıdır. Yeni bir

[19] Grup organizasyonu ve toplumun oluşturulması şeklinin, hayvan topluluklarında kültürel evrime yol açabileceği görüşü için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000, 8. bölüm.



Şekil 5.7
Imo'nun lokantası.

alışkanlık başta popüler olsa bile, uygulayıcılarının yaşama ve üreme ihtimallerini düşürüyorsa ortadan kaybolur. Aynı zamanda yeni alışkanlığın kalıcılığı, öğrenilip aktarılma kolaylığına da bağlıdır, bu da toplulukta zaten yerleşmiş olan alışkanlıklara nüfuz etme ölçüsüne bağlıdır. Japon makakları örneğinde, edinilmiş alışkanlıklar kesinlikle kalıcı olmuştur: maalesef Imo artık aramızda değil, yaşamıyor (Şekil 5.7 ile dehasına saygımızı sunuyoruz), son yirmi beş yıldır makaklara yılda sadece iki kere tatlı patates veriliyor olsa bile Imo'nun yarattığı patates yıkama kültürü hâlâ devam etmektedir.

Koşima çalışmasından çıkarılacak ders, hayvanlardaki kültürel evrimin karmaşık, kademeli ve birikimli olabileceği gibi farklı davranışlar içerebileceğidir. Birçok karmaşık kalıtsal davranışta güçlü bir "gelenek" bileşeninin ortaya çıkarılacağına inanıyoruz. Genelde, davranışın sadece bir yönünün doğrusal olarak karmaşıklaştığını görmeyiz, bunun yerine Japon makaklarındaki gibi, toplumsal öğrenme sayesinde yeni bir davranış ağının kurulduğunu anlarız.

SÖYLEŞİ

I.M.: Daha önce bunu düşünmemiş olsam da, anlattığınız olgunun, yani davranış aktarımının, hatta bir davranışlar bütünün aktarımının memeliler ve kuşlar gibi akıllı varlıklarda görülmesi benim için gayet anlaşılabilir bir durum. Fakat yazdıklarınızın bazılarını biraz rahatsız edici bulduğumu itiraf etmeliyim. Yavrulara bilgi aktarımının birkaç yolunu betimlediniz, bu bilginin de onların daha sonraki hayatlarında davranışlarını etkilediğini söylediniz. Bu hepimizin hayatın erken bir döneminde aldığımız eğitimin kölesi olduğumuz ve

davranışlarımızın kaderinin çoğunlukla altı aylıkken belirlendiği anlamına mı geliyor? Kimi psikologların iddia ettiği gibi, kişiliğin temel unsurunun hayatın ilk yıllarında belirlendiğini mi ima ediyorsunuz? Bu görüşü kabul etmiyorum. Balık köftesi hayranı, hatta erbabı olan Yemen Yahudisi bir arkadaşım var, üstelik mevcut arkadaş gruplarımda Polonyalı Yahudilerin, hatta İngilizlerin bile schug dediğiniz acılı Yemen yemeğini büyük bir zevkle mideye indirdiklerini ayrıca belirtmeye gerek duymuyorum!

M.E.: Elbette eğitim her aşamada önemlidir. Fakat küçük yaşta alınan eğitimin, bu yaşlarda öğrenilenlerin güçlü bir etkisi olur, bunu da değiştirmek güçtür. Biz yalnızca *güç* olduğunu, imkânsız olmadığını özellikle vurguluyoruz! Küçük yaştaki eğitim tercihleri ve eğilimleri yaratır, ama onları belirlemez. Tercihler ve eğilimler olumlu yönde desteklenirse, o davranış kolaylıkla pekişir; eğer desteklenmezlerse başka bir davranış gelişir. Örneğin bir annenin çocuğunu emzirdiği dönemde çok miktarda havuç suyu tükettiğini varsayalım, fakat daha sonrasında havuç suyunu yeğleyen çocuğa verilecek havuç suyu bozuk olsun ve çocuğun midesini bulandırsın. Sonuçta çocuk muhtemelen havuç suyundan iğrenecek ve başka bir içeceği tercihe yönelecektir. Eğer ona taze havuç suyu verilirse çocuk olasılıkla havuç suyunu herhangi bir içeceğe tercih edecektir. Havuç suyu, onsuz yaşayamadığı bir şey değildir ve bu içeceğe bağımlı olmaz, fakat sahip olduğu bu tercih taze havuç suyu içirilerek güçlendirilebilir. Açıkça söylemek gerekirse, bireyler seçim şansına sahiptir. Eğer aniden havuç suyuyla ilgili toplumsal ya da tıbbi bir tabu ortaya çıkarsa, bu içecekle büyümüş ve onu seven çok sayıda insan havuç suyu içmeyi keserdi. Bireyin hayatının başlarında edindiği bilginin zamanla gelişip güncellendiği oldukça açıktır. Yani bu zevklerini anne sütünden almadıkları kesin olsa bile, Yemen Yahudilerinin arasından balık köftesi sevenlerin çıkması şaşırtıcı değildir! Hatta zamanla Ortadoğu'daki Polonyalı Yahudilerin bölgede popüler olan acılı yemeği tercih etmeleri daha az şaşırtıcıdır. Fakat çoğunlukla bu yemeğe "alışmaları" gerekir, tadına varabilmeleri zaman alır.

Cinsel damgalama gibi bazı damgalama tiplerinde damgalanmış tercihi değiştirmek daha zor olabilir. Örneğin kuşlarda bir cinsel damga yerleştiği zaman bunu değiştirmenin zor olduğundan bahsetmiştik ve buna dair çok sayıda bulgu mevcuttur. Aynı zamanda yaşam alanına dair damgalanmayı değiştirmek de zordur. Mauritus kerkenezlerinin soyu, adaya getirilen maymunların yuvalarından yumurtalarını çalması sebebiyle neredeyse tükeniyordu. Kuşların yuvaları ağaç kovuklarındaydı. Derken yalnızca bir çift kerkenez gidip bu kuşlar için alışılmadık bir yere, sarp bir kayanın çıkıntısına yuva yaptıktan sonra işler iyiye gitti. Sorun yaşamadan kuluçkaya yatabiliyorlardı, çünkü maymunlar yeni yuva yerine ulaşamıyordu, böylece kayalıklarda yetişen yavrular yeni yerleriyle damgalanmıştı. Yetişkin haline geldiklerinde yırtıcılardan uzak olan kayalıklara yuva yaptılar. Kerkenezler bir şekilde bu çözümü bulamasaydı, sırf toplumsal

öğrenmenin bir parçası olan muhafazakârlık yüzünden bu tür yok olabilirdi.[20]

I.M.: Yani davranış sistemlerinde durağan bir yön var ve bu da soyun tükenmesine sebep olabiliyor?

M.E.: Evet. Diğer yollarla aktarılan bilgiler gibi, toplumsal öğrenmeyle aktarılan bilgiler de çevre şartları değiştiğinde bazen bir lanet haline gelebilir. Fakat toplumsal yolla öğrenilmiş bilgi çoğunlukla, edinilmeyen yerleşik bilgi kadar, örneğin genetik bilgi kadar sabit değildir, yani uyumsal değişim olasılığı fazladır.

I.M.: Gerçekten mi? Şimdi bana anlattığınız şey, hayatın başlarında öğrenilen tercihlerle ilgili kafamı kurcalayan bir noktayı hatırlattı. Küçük yaşlarda edinilmiş ve uzun vadeli aktarılabilir etkileri olan tercih ile aynı davranışın genetik yatkınlığı arasındaki fark nedir?

M.E.: İki hayvan düşünelim. Bir tanesinin belirli bir yiyeceğe karşı genetik yatkınlığı olsun (örneğin özel bir tat ile zevk arasında otomatik bağlantı kurabilecek sinir sisteminin gelişimine yol açan bir genotipe sahip olsun), aynı tercihe sahip ikinci hayvan da bu alışkanlığını rahimde ya da meme emerken edinmiş olsun. Davranışlarında muhtemelen bir fark göremezsin. İki örnekte de, eğer hayvan yiyecekle ilgili itici bir deneyim yaşarsa tercihi ortadan kaybolur. Belirli bir davranış görüldüğünde beynin faal hale geçen kısımlarını görüntüleyen tekniklerle beyni incelerseniz, muhtemelen yine bir fark göremezsin. Bireylere tercih ettikleri besin sunulduğunda, ikisinde de muhtemelen beynin aynı bölgeleri ışıldayacaktır. Aralarındaki fark daha çok gelecekle, yani sonraki nesilde olacaklarla ilgilidir. Sinir sisteminin gelişimini yönlendiren bir genetik yapı tarafından belirlenmiş tercihe sahipseniz, anne ve babanın yaşadıkları çevre koşullarının yanı sıra hayat deneyimlerinden de bağımsız olarak bu bilgi sizde kalıtsal olacaktır. Annenin o yiyeceği yiyip yememesi fark etmez, bu tercih aktarılacaktır. Küçük yaşta öğrenilen bilginin durumundaysa tercihin aktarımı, annenin hamilelik sırasında ya da yavrusunu emzirirken belirli bir yiyeceği yemesine bağlıdır. Yemezse böyle bir aktarım olmaz, sonuçta yavrularında o tercih ve buna bağlı olarak yeme alışkanlığı ortaya çıkmaz. Tercih ortadan kaybolur. Edinilmiş bir tercihin nesillerce devam etmesi için, tercihin gereği yerine getirilmelidir; ki bu da hayat koşullarına bağlıdır. Koşullar değişmiyorsa, genetik yatkınlık ile erken öğrenilen davranış arasında herhangi bir fark görmek çok zordur. Şartlar sürekli değişiyorsa bu fark ortaya çıkar.

I.M.: Fakat bu, edinilmiş tercihin bir nesil içinde kaybolabileceği anlamına gelir. Birikimli evrim için belirli bir dereceye kadar kalıcılık kesinlikle gerektiğini söylemiştiniz. Önceki nesillerde edinilmiş alışkanlıklar, yeni alışkanlıklar edinmek için güvenilir bir temel oluşturmalıdır. Eğer edinilmiş davranış bir

[20] Mauritus kerkenezlerinin yeni bir yuva kurma alışkanlığı edinmesi için bkz. Collias ve Collias, *Nest Building and Bird Behavior*, 1984.

nesil içinde kaybolabiliyorsa, birikimli evrim nasıl mümkün olacak? Edinilmiş bilgilerin nesilden nesile akışını engelleyen bir şeyler daima olacaktır. Hayvanlar kendi tarihlerini yazıp sonrasında da okuyarak kitaplardan öğrenemezler!

M.E.: Kalıcılığın olmaması düşündüğün gibi başa çıkılamaz bir sorun değil. İnsan alışkanlıkları gibi, çoğu hayvan alışkanlığının kısa ömürlü olduğu doğrudur. Bireyin yaşamının ancak bir kısmında devam edip en fazla bir ya da iki nesil boyunca sürerler. Fakat hep böyle değildir. Bazı kültürel özellikler birçok nesil boyunca kalıcılığını kaybetmez. Koşima makakları örneğinde ilk tatlı patateslerin yıkanışından beri aradan elli yılı aşkın (altı nesil) süre geçti; Batı Afrika'da kimi şempanzelerin kabuklu yemişleri taşla kırarak açma geleneği en az 400 yıllıktır.[21] Bunu biliyoruz, çünkü XVII. yüzyılın başlarında yaşamış Portekizli bir misyoner yazılarında bundan bahsetmişti. Muhtemelen kültürel olarak tanımlamadığımız çok sayıda örnek de uzun vadeli kültürel kalıcılık içerir. Bu kalıcılığın nereden geldiğini merak ediyorsun. Pekâlâ, bu birçok farklı şeyin sonucu olabilir, fakat biz, esasında onun bir davranışın diğer davranışlarla etkileşiminden ve o davranışlara bağımlı oluşundan kaynaklandığını düşünüyoruz.

Koşima'nın makak maymunlarını bir daha ele alalım. Kültürel sistemleri kalıcılık kazandı, çünkü farklı davranış tipleri arasında bağlantı kuruldu. Davranışın belirli bir yönü kaybolsa bile, bu bağlantılar sayesinde kolaylıkla yeniden geliştirilme şansı yüksek. Diyelim ki maymunlara tatlı patates ve buğday vermeyi kestik, fakat yine de sahile gidiyorlar, çünkü yüzmeyi seviyorlar ve suya da alışmışlardır. Birkaç nesil sonra tekrar tatlı patates vermeye başlarsanız, bunları yıkama olasılıkları oldukça yüksektir, çünkü suda çok zaman geçirirler ve olasılıkla bu esnada yanlarına yiyeceklerini de alırlar. Yani en başa, patates yıkamayı icat etmelerinin daha zor olduğu duruma dönmelerine gerek kalmamıştır. Bir davranış tipinin varlığı, onunla bağlantılı başka bir davranışın ortaya çıkma olasılığını da artırır. Bazen davranışlar ile çevre arasındaki karşılıklı etkileşim ekolojiktir. Örneğin kuşlar sevdikleri tohumları kıtlık zamanında yiyeceksiz kalmamak için toprağa gömerek sakladıklarında, bu davranışın gelecek nesillere geçmesinin olasılığı da yükselir. Bu böyledir, çünkü sakladıkları tüm tohumları bulamazlar ve bazı tohumlar filizlenerek kuşların sakladığı tohumları üreten bitkileri oluşturur. Bir anlamda kuşlar sonraki nesillere destek olsun diye bitki ekmektedir. Böylece gelecek nesillerin bu davranışı taklit etme şansı artar, çünkü kuşların eylemi çevrenin ilgili yönünü kalıcı hale getirmiştir.

I.M.: Fakat genetik sistemin daha kalıcı ve kültürel değişikliklerinse büyük bir hızla gerçekleştiğini biliyoruz. Geçen yüzyılda insanlara olanlara baksanıza!

M.E.: Bu söylediklerin bizi halde kültürel özelliklerin kalıcı olmamasıyla ilgili sorduğun soruya ikinci bir cevap vermeye yöneltiyor. Kalıcılığın olmamasının

---

[21] Şempanzelerde kültüre dair ilk gözlemler için bkz. Sept ve Brooks, "Reports of chimpanzee natural history, including tool use, in 16th- and 17th-century Sierra Leone", 1994.

doğurduğu sonuçlar genlerde ve geleneklerde aynı değildir. Genetik kalıcılığın olmaması meselesi çoğu değişimin körlemesine mutasyonlarla gerçekleştirmesidir ve bu mutasyonlar da genellikle zararlıdır. Genetik sistemde esasa sadık kalınması nispeten daha gereklidir; yoksa yararlı bilginin kaybolmasıyla soy yozlaşır. Öte yandan öğrenilen ve kültürel özelliklerde çoğu değişim körlemesine değildir: Bunlar belirli bir konudaki işlevsel varyasyonlardır. Bütün kültürel değişimler (veya en azından çoğu) kötü bir sonuç doğurmaz, çünkü sonraki nesile herhangi bir şey geçirilmesinin önünde çok sayıda içsel öğrenme filtreleri ve toplumsal filtreler bulunur. Genetik sistemdekine benzer bir kalıcılığa gerek yoktur; sunulan değişimler *işlevseldir*, yozlaştırıcı değildir. Aslında daha genel bir konudur bu ve aynı zamanda kimi hücresel epigenetik varyasyonlar için de geçerlidir. Bilgideki varyasyonlar hedeflenmişse ve bunlar oluşturuluyorsa, değişimleri yönlendiren ve aktarımından ya da edinilmesinden önce bilgiyi filtre eden süreçler mevcutsa, dar anlamda bir sadakat gerekli değildir. Esasa sadık kalınmasına yine de ihtiyaç olur, ancak başka türlü bir sadakat gereklidir, söz konusu olan işlevsel sadakattir. Yeni bilgi en az bir önceki kadar işlevsel olmalı. Bilgi sıklıkla güncellendiği ve bazen de gittikçe daha sofistike olduğu için DKS ya da EKS aracılığıyla gerçekleşen uyumsal evrim çok hızlı meydana gelebilir.

Vurgulanacak son nokta şudur, doğal seçilim başlangıçta tamamen kültürel olan özelliklerin genetik anlamda kalıcılığına yol açabilir. Çevre koşulları değişmiyorsa, hızlı ve güvenilir bir davranış tepkisi de çok önemliyse, öğrenmenin hızı ile güvenilirliği, davranışın gelişimini yönlendirebilecek genetik değişimler sayesinde geliştirilebilir. Örneğin küçük yaşta edindiğin bir yiyecek tercihin var diyelim, bu yiyecek de kesinlikle yaşamsal öneme sahip olsun; o zaman bu yiyecek için genetik bir yatkınlık taşınması avantaj olabilir. Öğrenilen tercihi kalıcı hale getirecek genler seçilecektir.

I.M.: Pekâlâ. İleri sürdüğünüz yollar sayesinde geleneklerin kalıcı hale getirilebileceğini ya da uyumsal değişime uğrayabileceğini anlayabiliyorum. Fakat yeni bir türün yaratılması için bu kadarı gerçekten yeterli midir? Tarbutnik hikâyenizde bunun olabileceğini söylemiştiniz.

M.E.: 1970'lerde Alman etolog Klaus Immelmann, cinsel damgalamanın ve içinde doğulan yaşam alanıyla damgalamanın sonucunda ortaya çıkacak kültürel farklılıkların, özellikle kuşlarda yeni türlerin oluşumu için önemli olabileceğini iddia etti. Birkaç kuşun, içinde bulundukları çevrenin farklı bir bölgesini kullanmaya başladıklarını düşünürsen, Immelmann'ın düşüncesini anlayabilirsin. Genç olanları yeni yaşam alanıyla davranışsal damgalanacak ve yetişkinlerinkine benzer yaşam alanları bulmaya çalışacaklardır. Bu durumda sırf etraflarında oldukları için muhtemelen bu yaşam alanını tercih eden bir eş bulurlar. Cinsel damgalanma da etkilenebilir. Örneğin yeni yaşam alanının akustiği farklıysa, erkekler ötüşlerini ana topluluktaki erkeklerin ötüşünden farklı olacak şekilde ayarlayabilir. Dişiler, yavruyken yerel erkeklerin lehçesiyle

damgalandıkları için bunu tercih ediyorlarsa, komşularından eş seçmeleri çok daha olasıdır. Bu şekilde yeni yaşam alanındaki topluluğun üreme alışkanlıkları, eski topluluktan ayrılmaya başlar ve bu da türleşmenin başlangıcıdır.[22]

I.M.: Bu sadece bir kuram! Elde herhangi bir bulgu var mı?

M.E.: Sırf kültürel türleşmeyi gösteren su götürmez bir deney ya da gözleme sahip değiliz. Ancak aynı durum hayvanlar için öne sürülen birçok türleşme mekanizması için de geçerlidir. Bununla birlikte, doğrudan bir bulgu olmasa da türleşmede davranış damgalanmasının önemini gösteren ikinci dereceden deliller ortaya çıkaran deneyler vardır. Afrikalı asalak ispinozlar bu bulguları sağlamaktadır: Gugukkuşları gibi bu kuşlar da yumurtalarını başka kuşların yuvasına bırakır, böylece kandırdıkları kuşlar da kendilerinin olmayan yavruları büyütür. Robert Payne ile çalışma arkadaşları, bu asalak kuşları otuz yılı aşkın süredir incelemektedir, kültürel aktarımın nasıl hızlı bir türleşmeyi getirebileceğini deneysel olarak göstermişlerdir. Asalak türlerin yumurtalarını aldılar ve asalaklara alışkın olmayan türlerin yuvalarına yerleştirdiler. Yeni ev sahipleri kuluçkaya yattılar; kendi genetik yavrularına gösterdikleri sevgi ve ilgiyi asalakların yavrularından da esirgemediler. Yeni ev sahibinin yuvasında büyüyen yavruların üvey babalarının ötüşüyle damgalanmış olmaları şaşırtıcı değildir. Yetişkin haline gelince, erkekler onun gibi öter, bu şekilde öten erkekleri beğenen dişiler, bu erkeklerin ötüşünü normal ev sahibi tarafından büyütülen erkeklerin ötüşüne tercih ederler.

Yani tek bir nesil içinde, yeni ev sahibi türlerin asalakları, üreme açısından kökenlerinin bulunduğu türden en azından kısmen ayrılıyordu. Bu üreme ayrımı, damgalanmalarının sonucudur. Damgalanma sayesinde dişiler, üvey babaları gibi öten erkekleri tercih etmiştir. Ayrıca, dişiler kendi yumurtalarını üvey anne ve babalarının türüne mensup kuşların yuvalarına bırakmış, yavruları da bunlarla aynı damgalanma etkisine maruz kalmış, böylece yeni ev sahibinden faydalanmaya devam edilmiştir. Deney yeterince sürdürülse, sonunda ev sahi-

---

[22] Davranışsal damgalamanın türleşmedeki rolünün tartışması için bkz. Immelmann, "The evolutionary significance of early experience", 1975; Irwin ve Price, "Sexual imprinting, learning and speciation", 1999; ten Cate, "How learning mechanisms might affect evolutionary processes", 2000. Asalak kuşlarda ev sahibi damgalamasıyla gündeme gelen üreme yalıtımını gösteren deneyler için bkz. Payne ve arkadaşları, "Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*", 2000. Bitkiler ve hayvanlarda çevre koşullarıyla tetiklenen olası türleşme olayları için bkz. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, 2003, 27. Bölüm. *Rhagoletis* meyve sineklerinde sempatrik türleşme olduğu fikrini uyandıran gözlemler için bkz. Bush, "The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae)", 1974; Gottlieb, "Developmental-behavioral initiation of evolutionary change", 2002. Bu örnekte türleşmenin yeni bir nişe göç sonrasında ve yeni alışkanlıkların edinilmesiyle başladığı öne sürülmektedir.

binin yavruları daha bağlılıkla büyütmesine yol açan asalaktaki morfolojik değişimlerin (ev sahibi tür de büyük olasılıkla değişecektir) doğal seçilimi sayesinde üreme ayrımı kalıcı hale gelebilir. Ancak şu anda bu sadece bir kurgudur.

I.M.: Damgalanmayla ilgili başka bir sorunum daha var. Birçok kuşun ve memelinin kendi anne babalarının görüntüsüyle cinsel olarak damgalandığını söylediniz. Bu türlerde ensest ilişkiyi önleyen nedir? Anne babalarına benzeyen eşlerden hoşlanıyorlarsa, neden anne babalarıyla veya yakın akrabalarıyla çiftleşmiyorlar? Yakın akrabalarının da anne ve babalarına benzemesi olasıdır. Böylece yaygınlaşan ensest ilişkinin genetik sorunlar doğuracağım sanıyordum, ancak cinsel damgalanma bana sanki ensest ilişkinin tarifi gibi görüldü!

M.E.: Haklısın: Yakın akrabalarla eşleşmek "tür içi eşleşme" diye bilinir ve çoğunlukla genetik sorunlara neden olur. Homozigotluğu artırır, yani iki aleli de aynı olan daha çok gene sahip bireyler ortaya çıkar. Bunun anlamı da zararlı çekinik alellerin fenotipte görülme ihtimalinin yükselmesidir. "Ensest" hakkındaki soruna gelecek olursak, bunun yanıtı birkaç tanedir. İlk olarak, çoğu türde yavru büyüdüğü grubun içinde kalmaz. Tek bir cinsiyetin ya da iki cinsiyetin de gençleri grubu terk eder ve kendilerine başka bir yerde eş ararlar. Çoğu memeli türünde genç erkekler etrafa dağılır, dişiler ise doğdukları grupta kalır, ama kuşlarda bunun tersi görülür. Dişiler ayrılırken erkeklerin çoğu kalır. Böylece yavrularla ensest ilişki görülmez. Ensest ilişkinin olmamasının başka nedenleri de vardır. İngiliz biyolog Patrick Bateson, en azından laboratuvar şartlarında Japon bıldırcınlarının anne babalarına benzeyen, ama tamamen aynı olmayan bireyleri eş olarak seçtiklerini buldu; burada küçük bir yeniliğe yönelik bir damak zevkinden bahsedilebilir![23] Bu durum ideal görülüyor: bir taraftan, yavrular görünüş ve davranışta anne babalarına benzeyen eşlerinin olmasını sağlayarak eşlerinin kendileriyle uyumlu olma şansını artırıyor; öte yandan yeniliğe yönelik damak zevki sayesinde genetiksel ve davranışsal varyasyonların mümkün olmasını sağlıyorlar.

I.M.: Akıllı bıldırcınlar! Fakat sonuçlarından çok gerçek bilgi aktarımına geri dönmek istiyorum. Toplumsal hayvanlarda yavrular, gerçek anne babaları olmayan bireylerle haşır neşir olursa ne olduğunu söyleyebilir misiniz? Bunlardan etkilenirler mi?

M.E.: Bu, neye baktığınıza ve yavrular ile diğer bireyler arasında ne kadar temas olduğuna bağlıdır. Örneğin yavrular yuvanın dışındayken pek çok ötüş damgalanması gerçekleşir, yani babanın ötüşü kadar komşu erkeklerin ötüşü de yavrunun öğrendiği ötüşü etkiler. Diğer durumlardaysa damgalanma daha erken bir dönemde gerçekleşir ve olağan bakıcılar olan anne baba öğrenilen bilgiyi yavrusuna aktarır.

---

[23] Bıldırcınlarda cinsel damgalama deneyleri için bkz. P. P. G. Bateson, "Preferences for cousins in Japanese quail" (1982).

I.M.: Sizi çok da yormak istemiyorum, ancak çoğu memeli ile kuş türünde anne babanın yavruları büyütmesine destek olan daha büyük yavrular ya da "arkadaşlar"ın oluşturduğu "yardımcı"ları olduğunu duymuştum sanki. Bu yardımcılar yavrulara davranış bilgisi aktarır mı? Yavrular yardımcıların davranışlarıyla damgalanır mı?

M.E.: Kulağa oldukça inanılmaz gelebilir, ama bilmiyoruz! Bu soru hiç incelenmedi. Bildiğimiz kadarıyla, yardımcıların olduğu ailelerde kuşların geçmişteki yardımcılarınkine benzer tercihler ve davranışlar geliştiriyorlar mı diye bakmayı deneyen olmadı; ama böyle bir etkiyle karşılaşmayı kesinlikle bekleriz.

I.M.: Ne kadar etkiden bahsediyorsunuz? Anne babalarınki kadar çok mu?

M.E.: Muhtemelen daha az, çünkü bilgi aktarımı için yeterince temas etmiyorlar, yani yeterli fırsatları yok, ancak bu gerçekten de toplumsal sistemin kendine özgü niteliklerine bağlıdır. Birçok memeli ve kuş türünde sadece yardımcılık kavramı yoktur, aynı zamanda evlatlık alma olayları da görülür. Doğal anne babalar gibi, evlatlık alan anne babalar da tercihlerinin ve davranışlarının neredeyse hepsini yavrulara aktarır. Bu, sadece beslenme tercihleri, cinsel zevkler vesaireyle ilgili bilgileri içermez, aynı zamanda yavrulara bakma tarzı da dahildir. Üvey anne baba ya da yardımcının söz konusu olduğu durumlarda, evlatlık alma ya da yardım etme eğilimlerini artıran davranışlar da yavrulara aktarılabilir. Bu bakım tarzıyla büyüyen yavruların kendileri de üvey anne, üvey baba veya yardımcı olabilir.[24]

I.M.: Bu durumun evlatlık alma ya da yardım etme davranışını yaygınlaştıracağını mı ima ediyorsunuz? Ben olsam bu tür davranışların kendi yavrularını yetiştirmeye çalışan bireylerin çabasına zarar vereceğini düşünürdüm, yani bu davranış kaybolmalıdır! Doğal seçilim bu tür özgeci davranışlardan kurtulmalıdır.

M.E.: Şart değil. Evlatlık alma veya yardım etme hayvanın kendi yavrularını yetiştirmesine engel olmaz, hatta bazen üreme başarısına olumlu etki bile edebilir. Başka bireylerin yavrularına bakan yardımcı, bakım becerileriyle alıştırma yapma fırsatı yakalayarak ileride daha iyi bir anne ya da baba haline gelir. Çoğunlukla evlatlık alma genetik yavrulara sahip olmanın yerine geçmez, çünkü evlatlık alınanlar mevcut bir yavru grubuna katılacaktır ve onların varlıkları evlatlık alan anne babaların veya üvey kardeşlerinin hayatta kalma ihtimalini fazla etkilemez. Yardımcıların ve evlatlık alanların üreme başarısında küçük bir düşüş olsa bile, bu çocuk bakımı tarzının aktarılabilirliği yüksekse,

---

[24] Davranışsal bilginin aktarımında evlatlık alanlar ve yardımcıların rolü için bkz. Avital ve Jablonka, "Social learning and the evolution of behaviour", 1994; "Adoption, memes and the Oedipus complex: A reply to Hansen", 1996; *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000. Avital ve arkadaşları "Adopting adoption" (1998) adlı makalelerinde evlatlık almanın kültürel yayılışı için bir model sunarlar.

o zaman evet, evlatlık alma ile yardımcı olma davranışları yaygınlaşır. Bunun sebebi, yardımcının ya da evlatlık alanın yavrulara bakım tarzını sadece genetik yavrularına değil aynı zamanda kültürel yavrularına da (evlatlık alınan veya yardımcıların baktığı yavrular) aktarıyor olmasıdır. Yardımcılar ile evlatlık alanlar daha "bencil" yavru bakımı tarzından gelen soyların yavrularına da bakabilecekleri için, kendi soylarına ait gibi görülen davranışların diğer soya da bulaştırabilir ve böylece bu davranışlar yayılır.

I.M.: Evlatlık alma ile yardımcı olma davranışlarının bu kadar yaygın olmasının sebebi sizce bu mudur?

M.E.: Sebeplerden biri bu olabilir.

I.M.: Yardımcılar ve evlatlık alanlar olmasa bile, anne babaların gruptaki diğer akranları veya etkili bireyler tarafından da bilgi aktarılabilir. Bu durum kültürel evrimde herhangi bir fark yaratır mı?

M.E.: Anne veya baba olmayan bireyler tarafından yapılan aktarımın ölçeği büyükse, yani modaya uyup buna "yatay" aktarım diyelim, o durumda evrimin hızı ve şablonu, bilgi neredeyse sadece anne baba tarafından aktarılıyor olduğunda ortaya çıkacak hız ve şablondan farklı olacaktır. Örneğin yatay aktarım olmasaydı, makakların patates yıkaması topluluk içinde çok daha yavaş yayılırdı. Mesela bağımlılık yapan ve sağlığa zararlı meyveleri yemek gibi (insanların sigara içmesi gibi) zararlı alışkanlıklar yatay aktarımla daha hızlı yayılır. Elbette kötü alışkanlığa karşı bir seçilim olacak, ama yayılması, yok olması ya da hangi ölçekte yaygınlaşacağı, bir taraftan ona karşı olan seçilimin gücüne, öte yandan aktarımın hızına bağlıdır. Yatay bilgi aktarımı, bunu alabilecek birey sayısını artırdığı için, gerçekten kötü olan alışkanlıkların kalıcılığı sağlanabilir. Sigara içmek kesinlikle bunlardan biridir! Bununla birlikte, bağımlılık yaratan bu tür kötü alışkanlıklar hayvanlarda nadiren görülür. Hayvanlar nispeten daha zorlu çevre koşullarında yaşamak zorundadır ve sağlıkları kötüye giderse durumu telafi edemezler. Çoğu kötü alışkanlık seçilim sayesinde nispeten hızla ortadan kaybolur. Ortadan kaybolmazsa kötü alışkanlıklara sahip grup kısa zaman içinde perişan olacaktır. Fakat kimi hafif kötü alışkanlıklar sürdürülebilir.[25]

I.M.: Fakat kötü etkilere sahip alışkanlıklar bir yana, iyi veya kötü etkisi olmayan alışkanlıklardaki yatay aktarım sayesinde birikimli evrimin altını oymaz mı? Farklı bir soydan gelip farklı alışkanlıklara sahip hayvanlardan bir şeyler

---

[25] Huffman, "Acquisition of innovative cultural behaviors in nonhuman primates: A case study of stone handling, a socially transmitted behavior in Japanese macaques" (1996) adlı makalesinde hayvanlarda neyin "kötü alışkanlık" olabileceğini tartışmaya açar, yani uyumsal bir özelliği görülmeyen, bazı Japon makaklarında "taşlarla haşır neşir olma" geleneği gibi muhtemelen zararlı alışkanlıkları konu eder. "Sarhoş" filler, mayalanmış meyveleri yiyen maymunlar acaba zararlı etkileri olan bir geleneğin sonucunda mı görülüyor diye bilmek ilginç olabilirdi.

öğrenmek, onların yaşam tarzının yerleşmesine sebep olabilir, bu da hayvanın kendi kültürel adaptasyonlarının sonsuza dek kaybolacağı anlamına gelir! Davranışları paylaşmak, farklı soyların kültürel adaptasyonlarına ket vuracaktır.

M.E.: Şart değil. Hayvanlar edilgen davranış alıcıları değildir. En başından beri altını çiziyoruz, ki onlar kendi davranışlarını *geliştirir*. Yani yeni edinilen davranış tekrar oluşturulur ve bunlara mevcut eğilimler ile davranış biçimlerine göre bir ayar yapılır. Bireyler bunların çoğunu anne ve babalarından hayatlarının ilk dönemlerinde toplumsal öğrenme yoluyla almıştır. Yeni davranış da bu davranış paketine uymalıdır. Uymazsa, birey çoğunlukla bu davranışı kabul etmez ya da mevcut uygulamalar ve alışkanlıklara uyana dek değiştirir. Evet, yatay aktarım bir yere kadar kültürel homojenliğe yol açar, hatta bazen güçlü bir tekdüzelik yaratır, ancak genelde yararlı ve yerleşik kültürel adaptasyonların her şartta altım oyacağına inanmak için bir sebep yoktur. Aksine çoğunlukla bunların yaygınlaşmasına yardımcı olur.

I.M.: Genetik evrim ile kültürel evrim arasındaki en büyük fark, ikincisinin daha hızlı olmasıdır der miydiniz?

M.E.: Hayır. Bazı şartlar altında çok yavaş olsa ve kültürel durağanlığın görüldüğü dönemler yaşansa bile kültürel evrim çoğunlukla daha hızlıdır. Bununla birlikte, kültürel evrimin en ilginç tarafı, temelini oluşturan varyasyonun daha güdümlü ve bu yüzden daha uyumsal olmasıdır. Birey geliştikçe davranışları ve tercihleri sürekli güncellenir, yani davranışsal kalıtım sistemleriyle aktarılan varyasyonların çoğu, daha önce "direktifli" süreçler diye adlandırdığımız unsurlar tarafından yaratılır. Bireyin dış koşullara karşı öğrenilmiş tepkisinin sonucudur bu: yavru memeli, annesinin yeni besin kaynağı hakkındaki bilgisini emdiği süt aracılığıyla alır ve bu şekilde bir tercih geliştirir; bir makak yeni karşılaştığı tatlı patatesleri nasıl yıkayacağını keşfeder ve diğerleri de ondan öğrenir; yeni bir yaşam alanındaki hayvan, yavruların daha çabuk tepki verdikleri bir sesleniş keşfeder ve yavrular bu seslenişi öğrenir; bir kuş güvenli bir yuva yeri bulur ve yaşam alanı damgalanması sayesinde yavruları da oradan faydalanmayı öğrenir. Bireyin davranışı uyumsal olarak gelişip değiştikçe, bu davranış diğer bireylere toplumsal öğrenme yoluyla aktarılır. Eşleyici ile araç arasındaki Dawkins türü bir iş bölümü buna uygun değildir, çünkü bir davranış varyantının gelişimi ile onun aktarımı birlikte hareket eder. Kalıtım ile gelişimi ayıramazsınız. Bunları ayıramayacağımız için evrim ile gelişimi de ayıramayız. Gelişim sırasında, çoğunlukla öğrenme aracılığıyla ortaya çıkan değişimler, davranışsal ve kültürel evrimlerde büyük paya sahiptir. Burada büyük ölçekli bir Lamarckçılık vardır!

I.M.: Son bir sorum var. Aslında bu soruyla başlamak istiyordum. Kuşlar ve memeliler gibi akıllı varlıklarda davranışların nesilden nesile aktarılmasını şaşırtıcı bulmadığımı zaten söylemiştim. Fakat bana böceklerin ya da benzer hayvanların gelenekleri olduğunu söyleseydiniz cidden hayrete düşerdim.

Bunların da gelenekleri var mıdır?

M.E.: Öğrenilen bilginin böceklerde nesilden nesile aktarıldığını gösteren ikinci dereceden çok sayıda delil var. Bu aktarım genellikle beslenme ve çiftleşme tercihleri ile üzerine yumurta bırakılacak ev sahibi organizmanın seçimini belirleyip davranışları etkileyen maddelerin taşınması aracılığıyla gerçekleşir.

I.M.: Böceklerde toplum aracılığıyla miras alınan davranışları gösteren gerçek hayattan örnekler var mıdır?

M.E.: Bu konuda yeterince çalışılmadı, ancak birkaç örnek mevcuttur. En iyi bilinen örneklerden biri ateş karıncalarında (*Solenopsis invicta)* alternatif toplumsal örgütlenmenin kültürel aktarımıdır.[26] Bu karıncaların bazı soylarının yuvalarında birkaç küçük kraliçe bulunurken, bazı yuvalardaysa bir tane büyük kraliçe yaşar. Çapraz büyütme deneyleri, kraliçenin yetişkin fenotipi ve onun koloni tipinin, büyük oranda kraliçenin içinde olgunlaştığı koloninin sahip olduğu toplumsal örgütlenme tarafından belirlendiğini gösterdi. İki koloni tipi ile kraliçelerin arasındaki farklar muhtemelen kraliçenin ürettiği ve kolonin içine salgılanan bir kimyasal olan feromona bağlıdır. Bu feromon, kraliçe larvalarının olgunlaşmasını doğrudan etkilerken, aynı zamanda da işçi arıların bu larvalara taşıdıkları besinlerin niteliği ile niceliğine olan etkisinden ötürü dolaylı olarak da etkileyebilir. Sonuçta mevcut kraliçenin fenotipi ile koloninin örgütlenmesi aktarılmış olur.

Nispeten daha farklı bir gelenek, kimi kelebek türleri ve böceklerde de bulunmuştur. Bu canlılar larva halindeyken yeni bir bitki yemek üzere damgalanabilir ve yetişkin haline geldiklerinde yumurta bırakırken aynı bitkiyi kullanırlar. Değişime uğramış davranış birkaç nesil boyunca sürdürülür. Anne ördeği izleyen yavruları gibi, bazı hamam böceği türlerinde de anneleri gece yemek peşinde koşarken yavrular kendisini izler. Yavruların neyi ve nerede yemeleri gerektiğini bu şekilde öğreniyor olması muhtemeldir, sıra onlara geldiğinde de bu bilgiyi yavrularına aktarırlar, ancak bu konuda daha çok araştırma yapılması gerekli.

I.M.: Neden çalışılmamış ki? Fiili sonuçları olabilir!

M.E.: Böceklerin gelenek sahibi olduğu bulunsa şaşırırdım deyişinle muhtemelen aynı sebeptendir. Böcekler "yumuşak otomatlar" olarak görülür, yani insanlar bunlarda toplumsal öğrenme bulunmasını beklemez. Toplum aracılığıyla öğrenmenin birçok fiili sonuçları olacağına biz de katılıyoruz. Örneğin böcekleri özellikle zararlı otları tercih etmeleri yönünde koşullandırmak adına toplumsal öğrenmeden faydalanmak mümkün olabilir. Memeli ve kuş türleri-

[26] Ateş karıncalarıyla yapılan çalışma için bkz. Keller ve Ross, "Phenotypic plasticity and 'cultural transmission' of alternative social organizations in the fire ant *Solenopsis invicta*", 1993. Böceklerde başka davranışsal kalıtım olayları için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution,* 2000, s. 353-356.

nin korunmasında toplumsal öğrenmenin neden önemli olduğu zaten açıktır. Bir türü, daha önce soyunun tükendiği bir bölgeye tekrar yerleştirmek istiyorsak, doğaya salmadan önce hayvana birçok yeni şeyi de öğretmek gerekir, özellikle bunlar toplumsal hayvanlarsa. Sahip oldukları genetik kalıtım yeterli değildir; onlar davranış sistemiyle aktarılacak bilgiye de ihtiyaç duyarlar.

I.M.: Artık en son soru: Peki ya insanlar? Bu davranış kalıtımı insanları ne açıdan ilgilendiriyor? Havuç suyunun ve benzeri şeylerin ötesini kastediyorum.

M.E.: Kulağa basit bir soruymuş gibi geliyor, fakat cevap korkunç derecede karmaşıktır. İnsanlar söz konusu olduğunda nitel bir sıçrama olduğuna inanıyoruz. Davranışsal kalıtım sistemi son derece önemli olmakla kalmamıştır, aynı zamanda başka bir aktarım çeşidi evrimleşmiş ve diğerinin yerini almıştır: simgeler aracılığıyla aktarılan devasa bir bilgi yığını vardır (dil sistemimiz gibi) ve bu da tamamen yeni bir boyuttur. Önümüzdeki bölümde bu boyutu inceleyeceğiz.

6 | SİMGESEL KALITIM SİSTEMİ

Bir evrim biyoloğu kendi türünü, *Homo sapiens sapiens*'i incelediğinde bir çelişki görecektir. Bir taraftan insanların anatomi, fizyoloji ve davranışlarıyla diğer primatlara, özellikle şempanzelere çok benzediklerini fark edecek; temel duygularını ifade etme yollarının, hayli gelişmiş toplumsal örgütlenmelerinin, yaratıcılıklarının ve öğrenme yollarının bir kısmının şempanzelerle ne kadar benzeştiğini görecektir. Jared Diamond'ın türümüze neden "üçüncü şempanze" dediğini kolaylıkla anlayabilir, çünkü evrim biyoloğu olarak her iki türün de ortak bir atadan geldiğini anıştıran benzerliklerin ayırdına varabilir.[1] Bununla birlikte öte yandan insanların diğer primatlardan çok farklı olduğunu da görecektir: Bu şempanze türü müzik besteleyip matematikle uğraşır, uzaya roket fırlatıp katedraller inşa eder, hukuk ve şiir kitapları yazar, keyfî olarak kendi türü ile diğer türlerin genetik doğasını değiştirir, benzeri görülmemiş derecede yaratıcılık ve yıkıcılık sergiler, geçmişi yeniden yazıp geleceği de biçimlendirir. Bu açılardan bakıldığında *homo sapiens sapiens* diğer türlerden tamamen farklıdır.[2]

İnsan türünü bu kadar farklı ve özel kılan nedir? Onu insan yapan nedir? Bu sorular birçok şekilde yanıtlandırıldı, fakat bize göre insanın eşsizliğinin sırrı (en azından önemli bir yanı) bilgiyi düzenleme, taşıma ve edinme yollarımızda yatar. Sözcüklerle ve diğer simgelerle düşünüp iletişim kurma yeteneğimiz bizi diğerlerinden farklı kılmaktadır. Bu görüş elbette ne yeni ne de orijinaldir. Bu düşünce yarım yüzyılı aşkın bir süre önce Alınan filozof Ernst Cassirer tarafından ortaya atılmış ve kısa bir süre önce de nörobiyolog Terrence Deacon tarafından derinlemesine irdelenmiştir. Cassirer gibi,[3] biz de simgeleri kullanmayı insanoğlunun ayırt edici özelliği olarak görüyoruz, çünkü mantık, lisan yeteneği, sanatsal kabiliyet ve sofuluk simgesel düşüncenin ve iletişimin

---

[1] Jared Diamond, *The Rise and Fall of the Third Chimpanzee* (1991) adlı eserinde insanları, diğer hayvanlarla gösterdiği devamlılık ve eşsizliğine atfen "üçüncü şempanze" diye nitelemiştir.

[2] İnsan kültürü çalışmalarında evrim kuramının uygulanması hakkında genel bir fikir sahibi olmak için bkz. Ziman, *Technological Innovation as an Evolutionary Process*, 2000; Wheeler ve arkadaşları, *The Evolution of Cultural Entities*, 2002. Kültürel evrime farklı yaklaşımlar için bkz. Dunbar ve arkadaşları, *The Evolution of Culture*, 1999.

[3] Cassirer simgesel sistemlerin çözümlenmesine dayandırdığı felsefesini üç ciltlik başyapıtı *Sembolik Formlar Felsefesi* (1923-1929, Almanca; 1953-1957 İngilizce, 2005 Türkçe) kitabında anlatır. Buna ilaveten yazdığı *İnsan Üstüne Bir Deneme* adlı harika kitap özellikle İngilizce konuşan okuyuculara hitap etmektedir.

farklı yüzleridir. Cassirer bu konuda şöyle yazmıştır:

> ...bu dünya [insanların dünyası] tüm diğer organizmaların yaşamına hükmeden biyolojik kurallara bir istisna oluşturmaz. Yine de insanlar dünyasında, insan yaşamının ayırt edici işareti olabilecek yeni bir özellik buluyoruz. İnsanoğlunun işlevsel alanı sadece nicel olarak genişlemedi; aynı zamanda nitel bir değişim de geçirdi. İnsanoğlu kendini çevresindeki şartlara uydurmak için yeni bir yöntem keşfetti. Bütün hayvan türlerinde bulunan alıcı ve verici sistemlerinin arasında, insanoğlunda *simgesel sistem* olarak tarif edebileceğimiz üçüncü bir bağlantı buluruz. Bu yeni kazanım, insan yaşamının bütününü dönüştürmektedir. Diğer hayvan türleriyle karşılaştırıldığında insanoğlu, sadece daha geniş bir gerçeklikte yaşamakla kalmaz; gerçekliğin yeni bir *boyutunda* yaşamaktadır, denilebilir.[4]

Cassirer bu durumdan yola çıkıyor ve insanoğluna eşsiz uygarlığının yolunu açan şeyin simgesel sistem oluşuna dayanarak, insanoğlunu "mantıklı hayvan" yerine "simgesel hayvan" olarak tanımlamamızı öneriyordu. Simgesel sistem, yani insana özgü düşünme ve iletişim yolu, diğer hayvanlardaki bilgi aktarımıyla aynı temel sinir sistemi altyapısına sahip olabilir, ancak iletişimin doğası (kendi kendine veya başkalarıyla oluşu) aynı değildir. Simgesel iletişimi maymunların uyarı çığlıklarından ya da kuşların ve balinaların şarkılarından farklı kılan belirli özellikler vardır.

Simgelerin ne olduğu, nasıl oluşup geliştikleri ya da nasıl kullanıldığı konusu insana dair incelemelerdeki en karmaşık meseleler arasındadır, fakat biz orada bazı ufak tefek teselliler bulabiliriz. Bunların en açığı, herhangi bir kişiyi simgelerle temsil edilen bilginin nesilden nesile aktarıldığına ikna etmek için düşünce deneyine başvurmaya gerek yoktur. Bu hepimizin mutlak saydığı bir olgudur. Batı uygarlığında yaşayan bizler, bir araya geldiğimiz insanların çoğunun İncil hakkında en azından bir kulak aşinalığı olduğunu biliriz; üstelik İncil'in de bir parçası olduğu uzun soluklu bir kültürel mirası paylaşırız. Herkes simge bazlı kültürümüzün zamanla değiştiği konusunda hemfikir olmaya hazırdır: Çünkü buna ikna olmak için son yüzyıldaki teknolojik gelişmelere bakmak yeterli. Bununla birlikte, türümüzdeki kültürel değişimi incelemeden önce, simgelerin ve simgesel sistemlerin ne olduğunu, kalıtımın ve evrimin dördüncü boyutu olmayı nasıl başardıklarını genel anlamıyla açıklamaya çalışacağız.

BAY CRUSOE'NUN BÜYÜK DENEYİ

Simgelerin kabul görmüş, anlaşılır ve genel bir tanımıyla başlamak iyi olurdu, fakat maalesef bu noktada önerebileceğimiz herhangi bir tanım yanlış yönlendirici ve sınırlı ya da anlaşılmaz derecede uzun ve kaba olur. Bu yüzden daha

---

[4] Cassirer, *İnsan Üstüne Bir Deneme: İnsan Kültürü Felsefesine Bir Giriş*, 1944 [1997], s. 24; italik harfler Cassirer'e aittir.

sıra dışı bir yaklaşımda bulunacak, simgelerin ve simgesel sistemlerin özelliklerini örneklerle açıklamaya çalışacağız.

Simgeye benzeyen fakat kesinlikle simge olmayan bir sinyali, yani vericiden alıcıya taşınan bir bilgi parçasını ele alıp, onu kendisine benzeyen ve kesinlikle simge olan başka bir sinyal ile karşılaştırarak işe başlayabiliriz. Bu yaklaşım simgelerin ayırt edici özelliklerini göstermeye yarayabilir. Kısmen bile olsa gerçek hayattan verebileceğimiz bir örnek bulunmadığı için, başka bir düşünce deneyinden faydalanacağız. Bu seferki tamamen orijinal sayılmaz; yüzyılı aşkın süre önce başka niyetlerle ileri sürülen bir düşünce deneyinin nispeten serbest bir uyarlamasıdır. Orijinal deney yazar Douglas Spalding'e aittir.[5] Önceki bölümde bahsettiğimiz bu İskoçyalı zeki biyolog, haklı olarak modern etolojinin kurucularından biri sayılır. Spalding'in orijinal hikâyesini 8. Bölüm'de kullanacağız, fakat şimdi kendi yorumumuzu sunuyoruz. Başlamadan önce yazarların bilindik açıklamasını yapmamız gerekir: Bu hikâyede bahsedilen kişiliklerin hepsi tamamen kurgudur, gerçek kişilere ya da hayvanlara olan herhangi bir benzerlik tamamen rastlantıdır.

Diyelim ki Robinson Crusoe, adasına yerleştikten sonra yerel papağanlardan birkaçını yakaladı, ardından onlara çeşitli İngilizce cümleler öğretmeye başladı (Şekil 6.1). Bunu yaparken de çok iyi bilinen ödül/ceza, yani havuç ve sopa yöntemini kullandı. Bu yöntem iyi davranışı ödüllendirirken kötü davranışı cezalandırır. Crusoe'nun papağanların çiftler halinde eğitildiğinde daha hızlı öğrendiğini keşfetmesi uzun sürmedi, çünkü kuşlar ödül olarak kullandığı lezzetli lokmalar için yarışıyordu. Bay Crusoe kendisini nispeten yalnız hissettiği için, ilk olarak papağanlarına sabahleyin kendisini veya başka papağanları gördüklerinde "Nasılsın?" demeyi öğretti. Adadaki papağanların sesleri taklit etme yeteneği büyüktü, böylece kısa zamanda selamlaşmayı öğrendiler. Daha sonra Crusoe onlara yiyecekler ve içecekleri gördüklerinde "meyve, sebze, tohum, su, hindistancevizi suyu" demeyi öğretti. Bu kelimeleri öğrenmelerinden sonra Crusoe bu yiyecekleri bulduklarında "meyve buldum, sebze buldum, tohum buldum" demeyi de öğretti. Ayrıca eşlerinin veya anne babalarının kendilerine bu yiyeceklerden vermelerini istediklerinde "meyve ver, sebze ver, tohum ver" demeyi de öğrendiler. Bay Crusoe onlara ayrıca doğal düşmanlarından birkaçının ismini öğretmekten geri kalmadı: "kartal, yılan, sıçan". Bu hayvanların

[5] Bizim deneyimizin temelini oluşturan düşünce deneyi için bkz. Spalding, "Instinct with original observations on young animals", 1873 veya Haldane, "Introducing Douglas Spalding", 1954. Papağanlara dair hikâyemizin, papağanların gerçek öğrenme yetenekleri ve iletişimini yansıtmadığım vurgulamamız gerekir. Pepperberg'in gri papağanlarla yaptığı ve *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots* (1999) adlı eserinde anlattığı çalışma bu türün inanılmaz bilişsel yeteneklerinin yanı sıra bir parça simgesel iletişim öğrenebileceklerini de gözler önüne sermiştir; fakat papağanların doğal ortamlarındaki iletişimi hakkında fazla bilgiye sahip değiliz.



Şekil 6.1
Bay Crusoe'nun deneyi.

hepsi papağanların yumurtalarını ve yavrularını avlar; fakat herbiri başka bir saldırı yöntemi kullanır, yani hepsi için farklı bir savunma yapmaları gerekirdi. Bay Crusoe papağanlara, bir yırtıcı görür görmez doğru ismi yüksek sesle bağırmayı öğretti ve kendileri yırtıcı görmeseler bile diğer papağanların bağrışlarını duyduklarında uygun hareket ederlerse onları ödüllendirdi. Böylece İngilizce kelimeleri akrabalarını ve komşularını tehlikelere karşı ikaz etmek için bir uyarı seslenişi olarak kullanmak üzere eğitilmiş oldular.

Bay Crusoe papağanları sadece çeşitli kelimeleri kullanmak üzere eğitmedi, aralarında bazı seçici üremeler yaparak kendisini de oyaladı. Sadece, bütün kelimeleri en iyi İngiliz aksanıyla ve doğru koşullarda söyleyen papağanlara üreme izni verdi. Belki de en önemlisi, her sene bu kelimeleri kendisi yerine anne babasından veya diğer papağanlardan öğrenen yavruların olduğu ailelerin mensuplarını çiftleştirdi. Bu yolla yavaş yavaş bu seslenişlerin insan etkisinden bağımsız bir papağan alışkanlığı olarak yerleşmesini sağladı.

Yalnızlık içinde geçen kırk yılı aşkın süre boyunca yoğun eğitim ve seçici üremenin ardından Bay Crusoe'nun öldüğünü hayal edelim, fakat papağan topluluğu büyüyecek, çeşitli uyarı ve yemek seslenişleri anne babalardan yavrulara, eşten eşe, komşudan komşuya aktarılacaktır. Bay Crusoe'nun hep niyetlendiği gibi, bu seslenişler yerel papağanların davranışlar repertuvarının bir parçası haline gelirler. Papağanlar İngilizce olmayan çeşitli sesleniş ve jestleri hâlâ kullansa bile, artık kimi İngilizce seslenişler geleneksel papağan sesleniş-

lerinin yerini almıştır.

Elli yıl sonra hiçbir şeyden haberi olmayan İngiliz bir etoloğun bu adaya geldiğini zihnimizde canlandıralım; ki bu araştırmacının Bay Crusoe ile büyük deneyi hakkında hiçbir bilgisi yoktur. Papağanların açıkça uyumsal ve uygun İngilizce seslenişlerini duyduğunda zaman elbette şaşkınlıktan küçük dilini yutacaktır. Kısa bir an için gizli önyargısında yanılmadığına, İngilizce'nin (konuşabildiği tek dilin) gerçekten Tanrının evrensel baştacı dili ve cennet bahçelerinin kadim lisanı olduğuna inanır. Fakat Bay Crusoe'nun günlüğünün yanı sıra verdiği eğitim ve seçilim deneylerinin belgelerini keşfetmesinin ardından daha geleneksel bir düşünme biçimine geri dönerek, gözlemlediği olayı incelemeye başlar. Dilin simgesel doğasına ilgi duyan etolog, papağanların yeterlilik ve açıklıkla kullandığı bu İngilizce kelimeler ve cümleler repertuvarı, acaba peşinden koşulan o basit ve gerçek kök-simgesel sistem için, yani kayıp bir dil bağlantısı için bir örnek oluşturuyor mu diye kendisine soracaktır. Papağanlar simgesel bir dil oluşturma yolunda olabilirler mi?

Etolog, papağanların sözcüklerle seslenişlerinin birkaç özelliğini insanların sözcük kullanımına oldukça benzetmiştir. Öncelikle bu seslenişler keyfidir (adaya Bay Crusoe yerine Reuben Krutnitz ulaşsaydı kuşların öğrendiği kelimeler İbranice olurdu anlamında). İkinci olarak seslenişler açıkça bir kavrama denk gelir; her sesleniş, belirli bir özgünlük ve doğrulukla dünyadaki belirli bir nesne veya duruma atfen gerçekleştirilirken, sonuçta da karakteristik ve duruma uygun bir tepki uyandırır. Üçüncü olarak bu seslenişler genel kabul görmüştür, yani tüm papağanlar her seslenişin neyi çağrıştırdığı konusunda hemfikirdir.

Etoloğun da fark ettiği gibi, bütün bu özellikler insan lisanları için geçerlidir, fakat simgesel lisanların bundan daha fazlasını gerektirdiğini bilir. Papağanların repertuvarı dardır, ancak etoloğu endişelendiren bu repertuvarın yoksulluğu değildir. Çünkü her şey bir yana, farklı lisan konuşan gruplara mensup insanların ilk kez iletişim kurmaya çabaladıklarında da kullanılan kelime dağarcığının yoksul olduğunun farkındadır ve küçük çocuklarda da durum böyledir. Etoloğa çarpıcı gelen, papağanların sesleniş sisteminin *katılığı*dır. Güzel konuşan birkaç papağanı tuzakla yakalar ve yeni bir besin maddesi için "kraker" sözcüğünü öğretir. Bunu çabucak ve başarıyla öğrenirler. Fakat öğretilmedikçe "buldum" veya "ver" sözcüklerini yeni öğrendikleri "kraker" sözcüğüyle birleştirip "kraker buldum" veya "kraker ver" demezler. "Ver" ya da "buldum" kelimelerinin özelliğini genelleyip yeni bir nesne söz konusu olunca uygulamazlar. Her kelime gibi her cümle de, tek bir birim gibi baştan öğrenilmelidir. Kuşlar kelimelerin arasındaki *ilişkiyi* kavramaz; nesneler ile eylemler arasındaki ilişkiyi, cümledeki kelimelerin arasındaki ilişkiye yerleştiremezler. Papağanlar için her sesleniş, ister kelime ister cümle olsun, tek bir birimdir.

Papağanların bu durumu neden böylesine önemlidir? Kelime dağarcığı kısıtlı olan bir çocuğu ele alalım. Çocuğun kelimeleri ve cümleleri kullanımında papağanlarınkine benzeyen bir aşama vardır: her ifade belirli bir durum ve

tepkiyle ilişkilidir, tek bir birim olarak öğrenilir. Ancak çocuk kısa zaman içinde bunun ötesine geçer. Farklı kelimeleri belirli bir esneklik göstererek yan yana kullanır: öğrendiği "ver" sözcüğünü, daha önce öğrendiği ya da hâlâ öğrenmekte olduğu diğer kelimelerle birlikte de kullanır. "Ver" kelimesi anlamını yitirmez, çünkü hâlâ çocuğa hitap eden belirli bir eyleme karşılık gelir, hâlâ bir arzunun tatmin edilmesi için gerekli bir "araçtır", fakat artık yeni bir hareket yeteneği kazanmıştır. Durumlar ile bağlamlar arasında aktarılabilen bir ögedir. Çocuk "kurabiye ver" diyebilir, bu yüklemi yeni öğrendiği "ayıcık" kelimesine uygulayıp, kendisine öğretilmesine gerek kalmadan "ayıcığı ver" de diyebilir. "Ver" kelimesiyle ifade edilen o belirli isteği, talepte bulunabileceği durumlar için genellemiştir, yani "ver" kelimesi olasılıklarla dolu belirli bir genel anlam taşımaya devam etmektedir. Elbette, belirli bir tutkunun tatminkâr bir şekilde anlatılışı kelimelerin kombinasyonuna bağlıdır; fakat "ver" kelimesini bir kez öğrendikten sonra, olası her kombinasyon için tekrar tekrar öğrenmek zorunda değildir. Sözcüğün kullanımının kapsamını daha da genişletilebilir: daha sonra "umut ver" gibi benzetmeler yapmak için dahi kullanabilir.

Başka bir örneğe bakalım: Eğitimli papağanlarımızın "yılan" diye bağırdıklarında ne olduğunu düşünelim. Bu seslenişin ("yılan") bir gerçeklik değeri var. Belirli bir durumu gösterir (çevrede yılan var!), papağan bu durumla ilgili bilgiyi, doğru veya yanlış aktarır. (Hata yapılan veya aldanılan nadir örnekler dışında genellikle doğrudur.) Kelimeleri bir arada kullanma aşamasına gelmiş çocuk "yılan" dediğinde, bu illa etrafta bir yılan olduğunu göstermez; aslında tek başına herhangi bir duruma işaret etmez. "Yılan istiyorum" diyebilir (oyuncağı kastederek); "yılan bul" diyebilir (bir oyun sırasında); "yılan besle" diyebilir; yılanı sevdiğini veya ona kızdığını söyleyebilir (yılanın gerçekten orada olması gerekmez). Bu aşamadaki çocuk, "yılan" kelimesine (herhangi bir kelime de olabilir) çözümlenecek bir birim gibi muamele eder, sanki "yılan" sözcüğü, kelimelerin art arda dizilmesiyle yansıtılan gerçek veya hayali bir durumun çözümlemesinin bir parçasıdır. Bu birim yani "yılan" kelimesi, anlamını daima korur, fakat duruma özgü gerçeklik değeri, duygusal değeri ya da konuşanın, dinleyenin eylemlerine olan etkisi aynı şekilde korunmaz. Gerçeklik değeri, duygusal değeri ya da eylem değeri cümle seviyesine taşınmıştır. Bu durum birime, yani kelimeye kavramdan kavrama atlayabilmesi için büyük bir özgürlük tanır, çünkü sadece belirli bir durum, istek veya davranış tepkisini ifade etmek üzere kısıtlanmamıştır.

Bu aşama en başta kendi halinde olsa bile, yalnızca kelimelerin kısıtlı bir biçimde art arda dizilmesini gerektirir, bunları sıralamanın da belirli bir düzeni yoktur. Bu aşama çocuğun algılanan ve yaşanan durumun (çocuğun kendi istekleri de dahil) parçaları arasındaki ilişkiyi yansıtan, kelimelerin arasındaki ilişkiyi anlama yeteneğine ve bir de bu bağlantıyı tersten anlayabilmesine bağlıdır. Bunun için çocuğun kelimelerin sadece nesneler, eylemler ve hedefler arasındaki ilişkiyi yansıtmasını anlaması yetmez; kelime organizasyonu da bu tür ilişkileri *göstermelidir*. Çocuk sadece yaşanmış bir durum üzerinden kelimelere

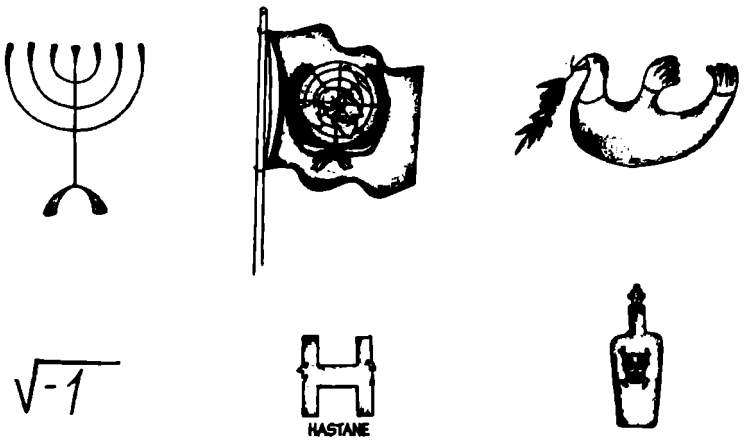
ulaşmaz, aynı zamanda kelime kombinasyonları üzerinden de durumlara ulaşır. Bunun muazzam içerimleri vardır. Kelimelerin aynı zamanda bir durumun parçalarına da atıfta bulunduğunu fark etmesi, çocuğun kendi deneyimlerinin kimi yönlerinin farklılaşabileceğini ve bunları isimlendirilebileceğini anlamasına yardımcı olur. Üstelik mevcut kelimeler çocuğun dikkatini yaşadığı durumun ögelerine yöneltmesine de yardımcı olur ve böylece söz konusu durumu bir bütünü oluşturan parçalar halinde değerlendirebilir. İlk başlarda edindiği deneyimlerin farklı yönleri arasındaki uygunluk (mesela tatlı ile zevk arasında, anne ile zevk arasında) kelimeleri benzetmelerle kullanmasına yol açabilir, örneğin "tatlı annem" diyebilir. Kelimeleri, yan cümleler ve cümleler halinde birleştirme, onları benzetmelerde kullanma yeteneği, çocuğun kurgu, yani hayal ürünü nesneler ve durumlar yaratmasını da mümkün kılar.[6]

Kelimeleri bir araya getirmenin kuralları vardır, çünkü kelime dağarcığı küçük olsa bile, olası kombinasyonların sayısı devasadır, bu yüzden farklı kombinasyonların anlamı oldukça belirsizleşebilir. Bu kuralların neler olduğu ve nasıl geliştikleri meselesini burada ele almayacağız, ancak dil kurallarının (dilbilgisi, özellikle de sözdizimi kurallarının) sonsuz sayıda anlamlı cümleler yaratıp bunları anlamamızı olası kıldığını belirtmeliyiz. Bunu "adam zalim köpeği ısırır, köpek zalim adamı ısırır, zalim adam köpeği ısırır, zalim köpek adamı ısırır" gibi nispeten basit cümlecikleri değerlendirirken bile görüyoruz. Bu cümlecikler gerçek ya da hayal ürünü olabilir, ayrıca her kelimeyi ve dilbilgisi kurallarını (bu örnekte kurallar kelime sırasında yansıtılmıştır) biliyorsak, bu cümlecikleri şüpheye yer kalmayacak şekilde anlayabiliriz. Dilin bununla bağlantılı önemli bir özelliği de, bir kelime daha önce duyulmamış ve görülmemiş olsa bile, daha önceden bilinen kelimeler ile bilinmeyen kelimenin içinde yer aldığı dilbilgisi yapısının, o kelimenin neye atıfta bulunduğu hakkında sağlam bir ipucu vermesidir. Eğer kelime birkaç farklı cümlede boy gösteriyorsa, o kelimeyi anlamak özellikle kolaylaşır. Bu yüzden kelimelerin birbirlerini tanımladıkları söylenebilir. Kelimelerin birbirlerine nasıl gönderme yaptıkları, en açık sözlüğün ne olduğunu düşündüğümüzde meydana çıkar. Sözlüklerde kelimeleri, başka kelimeler kullanarak anlatırız. Özetlemek gerekirse, *kelimeler simgeler olarak iş görür, çünkü kendine gönderme yapan sinyallerden oluşmuş ve kurallarla yönetilen bir sistemin parçalarıdırlar* diyebiliriz.

Elbette dil burada söylediğimizden çok daha zengindir; çünkü sesler, jestler, tonlamalar vesaire içerir. Fakat insan doğasında merkezi bir yerleri olsa da, şimdilik bunları bir kenara bırakacağız, çünkü gerçekten dil nispeten özel bir simgesel sistemdir ve şu anda simgeler hakkında daha genel hatlarıyla düşünmemiz gerekir. Bir resim düşünelim. İsa'nın çarmıha gerilişinin ya da Meryem

---

[6] Düşünce ve dil gelişiminde benzetmelerin temel önemi için bkz. Lakoff ve Johnson, *Philosophy in the Flesh: The Embodied Mind and Its Challenge to Western Thought*, 1999.

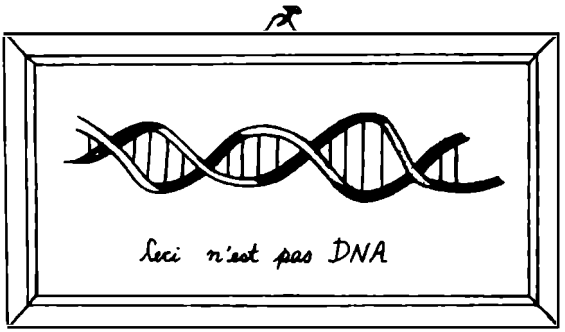


Şekil 6.2
Simgeler.

Ana'nın bebek İsa'yı kolarında tutuşunun resmi olabilir. Hıristiyanlığa aşina olan hiç kimse bu resimlerin simgesel bir anlam taşıdığı hakkında şüphe duymaz. Fakat neden? Dizilmiş kelimelerin aksine, bu resimlerde keyfî hiçbir şey yoktur (az çok gerçekçi bir şekilde resmedildiklerini varsayıyoruz); korkunç acılar çeken bir adamı ve bebek tutan bir kadını resmederler. Ayrıca, bir cümlenin veya paragrafın aksine, bu resmi ögelerine ayırmak çok kolay değildir; resmin organizasyonu cümleninkine kıyasla bütünseldir ve resmin parçaları birbirlerine daha bağlıdır. Yine de, dildeki sözler ile resimlerin arasındaki bütün bu önemli farklara rağmen, resimleri hâlâ simge olarak düşünürüz, çünkü bunları görevlerinin veya işlevlerinin bulunduğu dinsel ya da sanatsal edimlerin ortak çerçevesi içinde yorumlarız. Verdiğimiz örneklerde resimler, Hıristiyanlığın dinsel edimlerinin bileşiminin parçalarıdır, bunlar acı, tövbe vesaire gibi olguları simgeleyerek dinde faal ya da potansiyel bir rol oynar. Özellikle bu resimleri seçmek bir anlamda gelenekseldir: Hıristiyan olmayanlar benzer fikirleri ve duyguları başka şekillerde gösterir. Resimler, dinsel simgelerin ve edimlerin yer aldığı organize bir iletişim sisteminin parçasıdır; tanım gereği de simgelerin olduğu bir yerde *simgesel sistem* mevcuttur.[7]

O halde özetlemeye çalışalım: İçinde bulundukları sistemde sinyallerin, yani vericiden alıcıya taşınan bilgi parçalarının anlamı hem dünyadaki nesneler ile eylemlerin insanlar tarafından tecrübe edilme şekilleriyle söz konusu sinyaller arasındaki ilişkiye hem de kültürel sistemdeki diğer sinyaller ile yine

[7] Bu bölümde mercek altına aldığımız simgeler ve simgesel sistemler insanlara ait olanlardır; yani ikon ve endeks işaretleri gibi farklı işaret türlerinin karmaşıklığından bahsetmeyeceğiz. Bu konuyla ilgilenen okuyucular için bkz. Sebeok, *An Introduction to Semiotics*, 1994. Dili simgesel bir sistem olarak ele alan bir tartışma için bkz. Deacon, *The Symbolic Species: The Co-evolution of Language and the Brain*, 1997.



Şekil 6.3
Ceci n'est pas DNA
(Bu bir DNA değildir)
(René Magritte anısına)

bu sinyaller arasındaki ilişkiye dayanır, böyle bir sistemin parçası olmaları nedeniyle simge niteliği kazanırlar. Bir simge tek başına olamaz, çünkü bir referanslar ağının parçasıdır. Bununla birlikte, simgenin yorumlanmasının ölçüsü diğer simgelerin bütün sistemlerde aynı olmamasına bağlıdır. Örneğin din ya da sanat sistemi içindeki bir resim belirli bir kültürel sisteme aittir ve resmi izleyen kişi bu kültüre aşina olmasa bile resim o kişiye bir anlam ifade edebilir, oysa matematik simgesi gibi bir matematiksel ifadenin anlamı, bütünüyle matematik sistemindeki diğer simgelerle olan ilişkisinden türemektedir. Bununla birlikte, her durumda bu sistemler insanların aynı kurguyu, aynı hayal ürünü gerçekliği düşünmelerini mümkün kılar, bunlar da kişilerin o an yaşadıklarıyla çok ilgili olmayabilir. Bu durum hikâye, resim, ayin, dans, pandomim ve müzik gibi aslında düşünebileceğimiz her tür simgesel sistem için geçerlidir. Bütün simgesel sistemler, ortak bir hayal ürünü gerçekliğin inşa edilmesini mümkün kılmaktadır.

BİR KALITIM SİSTEMİ OLARAK SİMGESEL İLETİŞİM

Daha önce, simgelerle iletişim kurma yeteneğimizin, bizi diğer hayvanlardan böylesine farklı kılan birçok şeyin kökünde olduğunu ileri sürmüştük. İnsanların bilgi aktarma ve edinme yöntemi eşsizdir. Şu anda yapmak istediğimiz şey simgesel iletişime dar bir açıdan, bu sistemin kalıtım ve evrim için dördüncü bir boyut oluşturduğu yerden bakmaktır. Bu özel kalıtım sistemini, genetik, epigenetik, davranışsal sistemlerde yaptığımız şekilde tarif etmeye çalışmak, ayrıca her birine ne kadar benzediğini görmek istiyoruz. Konuşma aracılığıyla bilgi aktarımının, hayvanların çeşitli seslenişler ve şarkılar kullanmasıyla en azından yüzeysel benzerliği vardır, ama acaba simgesel sistem davranışsal kalıtım sistemiyle aynı şekilde mi iş görür? Yoksa daha çok genetik sisteme mi benzer? DNA'ya "yaşamın *dili*" denir ve özelliklerimizin "genlerimizde *yazılı*" olduğu söylenir, yani bu iki sistem arasında açık benzerlikler olmalıdır. Bu benzerlikler nedir? Simgesel sistemin diğer bilgi aktarım sistemleriyle ortak

özellikleri hangileridir, bu sistemi o kadar özel ve farklı kılan şey nedir?[8]

Simgesel sistem ile genetik sistemde ortak olan, ancak davranışsal kalıtımda bulunmayan önemli bir özellik vardır. Simgeler ile genler *saklı* bilgi aktarır; oysa bilgi davranışlarla aktarılmadan ya da edinilmeden önce kullanılmalıdır. Bir şarkının ya da dansın diğer bireylere nasıl aktarıldığını düşündüğümüzde bunu anlamak kolaylaşır. Gelin şimdi üç farklı duruma bakalım: genetik sistemle aktarım, davranışsal sistemle aktarım, simgesel sistemle aktarım. Genetik sistem örneği için *Drosophila* denilen meyve sineklerini kullanabiliriz; çünkü bunların dansları ve şarkıları çok güzeldir.[9] Erkekler kanatlarını titreterek şarkı söyler. Danslarda erkekler daha faaldir; kanat hareketleri, koku salma, birbirinin etrafında dönme, dokunma ve yalama dansa dahildir. Hepsi kulağa çok seksi geliyorsa, öyle oldukları içindir, çünkü bu, kur yapma dansıdır. Her türün kendine has bir şarkısı ve dansı vardır; böylece sinekler kendi türlerini ayırt edebilirler. Bu danslar ve şarkılar hayvanlarda doğuştan gelir, genetik temelleri hakkında epey bilgi sahibiyiz; fakat önemli olan nokta, anne babalar bunları hiç sergilemese bile (belki canavar yaradılışlı araştırmacı, sineğin kanatlarını kesmiştir) bu danslar ve şarkılar yine de kalıtımla aktarılmaktadır. Aynısı kimi memeli ve kuş türlerinin şarkıları için de geçerlidir. Bunlar da doğuştan gelir. Fakat diğer memeli ve kuş türlerinde bireyler herhangi bir şarkıyı miras alacaksa (danslar hakkında daha az bilgimiz var), o şarkı önlerinde söylenmelidir. Bireyler, şarkıyı yeniden oluşturmak için gerekli olan bilgiyi sadece duyarak edinebilir. Başka bir deyişle, bir davranış biçiminin, davranışsal kalıtım sistemiyle aktarılması için sergilenmesi gerekir; söz konusu sistemde nesiller sonra ortaya çıkan saklı bilgi diye bir olgu yoktur.

Simgesel sistemle aktarımda durum kesinlikle böyle değildir. İnsanlar perde farkını işitmese ve ritim duygusundan tamamen yoksun olsa bile, bir dansı veya şarkıyı diğerlerine aktarabilir. Notayı çalmamıza ya da dans adımını göstermemize gerek yok, çünkü dansın veya şarkının tekrarlanması için gerekli olan bilgiyi disk ya da filmler aracılığıyla, hatta yazılı veya sözlü talimatlarla aktarabiliriz. Aktarılması için simgesel bilginin sergilenmesine ihtiyaç yoktur. Bilgiyi yorumlayabilecek kültür, kendi bütünlüğünü koruduğu sürece bilgi ne-

---

[8] Moleküler genetiğin ilk günlerinde DNA bilgisinin organizasyonu, dildeki bilginin organizasyonuyla ilişkilendiriliyordu ve bu benzetmenin şimdi tersinden yapılıyor olmasını görmek ilginçtir. Hauser ve arkadaşları, dilin evrimiyle ilgili yazdıkları "The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?" (2002) makalesinde bir Marslının "insan dili sanki genetik şifre gibi düzenlenmiştir, yani hiyerarşik, yaratıcı, özyinelemeci ve anlatım bazında sonsuz ihtimale sahiptir" diye düşüneceğinden bahsederler (s. 1569).

[9] *Drosophila*'daki kur danslarıyla şarkılarının genetik temeli için bkz. Hall, "The mating of a fly", 1994. Erkek kuşların ötüşleri öğrenmesi için bkz. Catchpole ve Slater, *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 1995.

siller boyunca hayata geçirilmeden de saklanabilir. Üçüncü Tapınağın inşasına dair bilgi Yahudiler tarafından neredeyse 2000 yıl boyunca nesilden nesile aktarılmıştır, fakat Tapınak inşa edilmemiştir. Büyükannenin çorba tarifi, biri tekrar çorba yapmak için kullanana kadar, aile içinde kuşaklar boyunca aktarılabilir.

Simgesel ve genetik sistemler saklı bilgiyi aktarabilme özelliği açısından benzeşir, fakat simgesel sistem bunun da ötesine geçebilir. Simgeler ortaklaşa âdetler, yani üzerinde toplumsal anlaşmaya varılmış işaretler olduğu için, kendilerine uygun başka âdetlere çevrilebilir ve bu yönde değiştirilebilir. Kuramsal olarak, sınırsız kez çevirilebilirler. Roma harfleri kullanılarak İngilizce verilmiş bir talimat aynı zamanda Mors alfabesi, bayrak alfabesi ya da bilgisayar şifresiyle verilebilir. Simgeler sistemler arasında bile "çevrilebilir": Çarmıha gerili İsa düşüncesi dil, resim, dans veya mim sanatıyla ifade edilebilir. "Tehlike" kavramı kelime, resim, müzikle ifade edilebilir. Geleneklerle öğrenilen bir hikâye ağızdan ağıza dolaşıp şarkı, mim veya yazıyla, hatta günümüzde filmler, televizyon veya bilgisayar oyunlarıyla aktarılabilir. Şifrelenmiş ve çevrilebilir olması itibarıyla simgesel bilgi, genetik bilgiye benzese bile simgesel bilginin çevirilebilirliği genetik sistemdeki bilginin çevirilebilirliğinden daha etraflıdır. Simgeleri bir biçimden diğer bir biçime "çevirebildiğimiz", genel uygunluk ilkelerine göre farklı simge biçimleri ile simge seviyelerini ayırıp birleştirebildiğimiz için anlamlı bir simgesel bilgi büyük miktarlarda çabucak yaratılabilir.

Kimi simgesel bilgi tipleri, diğerlerine kıyasla kolaylıkla yaratılır, aktarılır ve edinilir. Davranış sistemi aracılığıyla nakledilen bilgi gibi birçok yeni simgesel bilgi de hedeflenmiştir; bunlar çoğu genetik varyantta olduğu gibi düzeltilmeyen hatalar sonucunda meydana gelmez. Yeni simgesel bilgi zihnen düzenlenip sınıflandırılır, nakledilmeden önce sınanır, mevcut görüşlere, alışkanlıklar ve kültüre uyarlanır. Simgesel bilginin düzeltilip sınanma süreçlerinde ek bir öge gündeme gelir, çünkü simgesel sistemde yapılandırma işlemi her zaman güncel gerçekleri göz önüne almaz. Çoğunlukla kurgusal ve geleceğe yöneliktir. Simgesel sistemler Üçüncü Tapınak, tekboynuz, komünist ütopya, -1 sayısının karekökü, n. boyut gibi kurgu ögelerini kolayca yaratılır. Üstelik gelecek hedefleri, gelecek senaryoları ve planlarının filizlendiği arkaplan temel alınarak yeni yaratılan bilgi düzeltilebilmektedir. Geleceğe yönelik bu tür yapıların açık örnekleri ütopyalar, mitler, üretici firmaların araştırma geliştirme birimlerinde icat edilen yeni planlardır. Geleceğe yönelik düşüncelerin yapılandırılması ve seçimi farklı seviyelerde olabilir: Örneğin yaratıcı bireyin kafasında bu fikirleri sınamak üzere gerçekleştirdiği eylemler (bunlar daha sonra görüşlerini besler), görüşlerin ve uygulamalarının sunulduğu gruplar ya da daha geniş bir topluluk seviyesinde.

Simgesel sistemin farklı yönlerinin farklı yapıları vardır. Dil cümle düzeyinde parçalı olarak düzenlenmiştir: Birimleri (kelimeler) tek tek değiştirilebilir, aynen DNA dizisinin birimleri (nükleotitler) gibi, yani yığınla varyasyon yaratılıp aktarılabilir. Resim ya da dans daha bütünsel bir örgütlenmeye sahiptir ve öge-

leri birbirlerine daha bağlıdır; bununla beraber bütünü oluşturan ögeler birçok farklı şekilde birleştirilebilir. Üstelik simgesel sistemlerde hiyerarşik bir yapı vardır: kelimeler cümleciklerin, cümlecikler cümlelerin, cümleler hikâyelerin bileşenidir, hikâyeler ise (resimler, danslar, şarkılar, kitaplar ve diğer yapıtlarla birlikte) din gibi daha geniş bir kültürel sistemin birimleridir. Bu yüzden simgesel sistemlerde, daha da geniş hiyerarşik sistemler oluşturulması adına simgelerin bir araya geliş yolları ile simgesel ögelerin yeni anlamlar yaratmak üzere aktarılıp yeniden örgütlenmesinin yolları hakkında düşünmeliyiz. Bu durum, simgesel sistemde varyantların üretimi ve aktarımı üstüne düşünmeyi oldukça zorlaştırıyor, çünkü değerlendirmeye alınması gereken etkileşim içinde birçok etken ve seviye mevcuttur.

İşi karmaşıklaştıran başka bir etken daha var. Simgesel bilgi çoğunlukla yetişkinlerden akrabası olmayan çocuklara (okuldaki gibi), gençlerden yetişkinlere aktarıldığı gibi, aynı yaş grubuna dahil bireyler arasında da aktarılır. Bu açıdan, diğer hayvanların davranışsal sistemlerine benzer. Ancak burada önemli bir fark bulunur: Simgesel aktarım sistemlerinde faal eğitim önemlidir. Diğer hayvanlarda, toplumsal öğrenme genelde bilinçli öğretimi içermez, fakat insanlar için bu çok önemlidir, çünkü sadece üretilen yerel kültür değil, simgesel sistemin kendisi de kültürel olarak edinilmelidir. Örneğin insanlar öğrenmenin rolü ve bu öğrenmenin türü hakkında tartışsa bile, çocuğun dili anlayıp kullanabilmesi için çok şey öğrenmesi gerektiği konusunda kimsenin şüphesi yoktur. Bilinçli öğrenme ile eğitime duyulan gereksinim diğer simgesel sistem türlerine kıyasla daha açıktır: yazının simgesel sistemi bize *öğretilmiştir*, matematik simgeleri ve kuralları bize *öğretilmiştir*, kültürümüzün ritüellerini nasıl anlayıp bunlarda nasıl yer alacağımız bize *öğretilmiştir*. Simgesel bilgiyi yorumlamak için gerekli olan altyapı öğrenilmek zorundadır.

KÜLTÜREL EVRİM VE SİMGESEL İLETİŞİM

Son kısmı özetlemek gerekirse, bilgi aktarıp edinmeye yarayan simgesel sistem, diğer kalıtım sistemleriyle ortak özelliklere sahip olsa bile aynı zamanda hepsinden açıkça farklıdır. Büyük ölçüde simgesel iletişim aracılığıyla aktarılan bilgiye dayanan, insanlara özgü kültürel evrim, bu yüzden kendini diğer biyolojik evrim türlerinden çok farklı kılan özelliklere sahiptir.

Bir önceki bölümde kültürü, toplumsal araçlarla aktarılan davranışlar, tercihler ve bir toplumsal hayvanlar grubunu tanımlayan hayvan eylemleri ürünlerinden oluşan sistem olarak tanımlamıştık. Kültürel evrim ise toplumsal yolla aktarılan bu tercihlerin, davranışların veya topluluktaki davranış ürünlerinin doğası ile frekansında zaman içinde gerçekleşen değişim olarak tanımlanır. İnsan dışındaki hayvanlar davranış bilgisini çeşitli yollarla aktarırlar: Çoğunlukla kuşların ve balinaların iletişim sistemleri gibi sesli işaretler kullanılır, diğer durumlarda ses işaretlerinin, görsel işaretlerin, dokunma ve koku işaretlerinin

karmaşık bir kombinasyonu söz konusudur. Nesiller boyunca süren iletişimde, bu hayvan işaretleri bir kültür oluşturabilir. İnsan kültüründe olduğu gibi, bilginin tekrar yapılandırılıp dönüştürülmesinin söz konusu olduğu bilgi edinme süreci, faal bir süreçtir. Bununla birlikte, hayvanlarda simgesel kültür yoktur; çünkü hayvanların iletişim işaretleri, kendine referans olan bir sistem oluşturmaz. Simgelerin kültürün her yanına nüfuz etmesi açısından insan kültürü eşsizdir, hatta yemek tercihleri ve şarkılar gibi edinilmiş davranışlarda bile bunu görürüz. Bu davranışlar, insanlarda çoğunlukla simgesel iletişimle bağlantılıyken diğer hayvanlar bunları simgesel olmayan sistemlerle aktarır. Düşünceler, yapıtlar, öğretiler gibi olgular neredeyse tamamen simgelere dayanır; ama bu durum insanlarda iletişimin tamamen simgelere bağımlı olduğunu göstermez. Önceki bölümde tanımladığımız bilgi edinme ve aktarma yolları da insan topluluklarında önemlidir. Yine de insan kültürünün ayırt edici özelliği, simgesel sisteme olan bağlılığı ve simgelerin insan kültüründeki büyük ağırlığıdır.

Değişik insan topluluklarının kültürel alışkanlıkları ve inançlardaki uzun soluklu tutarlı farklar, simgesel sistemin, bilgi aktarımı için çok etkili bir yol olduğunu göstermektedir. Bütün kültürel varyantlar elbette ki yoluna aynı şekilde devam etmez. Kimi gelenekler ve inançlar çok az değişerek kalıcı olurken, diğerleri ortadan kaybolur, bir kısmı da değişime uğrar. Bu süreçleri nasıl görmemiz gerektiği sorulmalıdır şimdi. Darvinci evrim bazında mı düşünmeliyiz, yoksa gördüğümüz Lamarckçı evrim midir ya da tamamen farklı bir şey midir? Kültürel değişimi incelemenin en iyi yolu hangisidir?

İnsan çeşitliliği ve kalıtımının genetik olmayan yanları, evrim düşüncesine çeşitli şekillerde girmiştir. Luca Cavalli-Sforza ve Marcus Feldman, Robert Boyd ve Peter Richerson gibi bilimciler genetik olmayan yollarla (bunların ille simgesel olmasına gerek yok) aktarılan kültür edimlerinin frekansının zamanla nasıl değiştiğini anlatan matematik modelleri kurmuşlardır.[10] Bu modeller, Darvinci evrimin ana maddeleri olan kültürel yaratıcılık (varyasyonlar), kültürel aktarım (kalıtım) ve çoğalma ile hayatta kalmakta farklılık (seçilim) mevcutsa kültürel değişimin gerçekleştiğini göstermektedir. Fakat Fransız antropolog Dan Sperber'in farkına vardığı gibi, modellerden bazıları kültürel düşüncelerin aktarımını bir

[10] Cavalli-Sforza ve Feldman *Cultural Transmission and Evolution* (1981); Boyd ile Richerson *Culture and the Evolutionary Process* (1985) ve "An evolutionary model of social learning: The effects of spatial and temporal variation" (1988) adlı eserlerinde farklı kültürel evrim modelleri sunarlar. İlk grup, kopyalamaya benzer süreçlerle nesilden nesile aktarılan ayrık kültür birimleri olduğunu varsayarken; ikinci grup ayrık kültürel birimler bağlamında düşünmez, bunun yerine zamanla görülen fenotip değişimine odaklanır. Bu modelleri ve diğer modelleri özetleyen daha yeni bir çalışma için bkz. Laland ve Brown, *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*, 2002, 7. bölüm. Kopyalama varsayımına dayanan kültürel evrim modellerinin eleştirisi için bkz. Sperber, *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*, 1996, 5. bölüm.

kopyalama süreci olarak varsayar, oysa çoğu durumda bu aktarım, aslında alıcının kendi bilişsel ve kültürel eğilimlerine göre aldığı bilgiyi faal olarak edinip dönüştürdüğü bir yeniden yapılanma sürecidir. Sonuçta merkezi öneme sahip olan bu yeniden yapılanma sürecine odaklanmayan birçok matematiksel model, kültürel varyantların yayılması hakkında ancak kısıtlı bir bilgi sunar.

Bazı modellerin matematiksel biçimi yüzünden ürkütücü görülmesi, kültürün inanılmaz çeşitliliği ve karmaşıklığı hakkındaki sorulara ışık tutmaktansa kültürel değişimi yalnızca genel hatlarıyla tanımlayabilmesi, bu modellerin halkın ilgisini neden çekmediğini açıklayabilir. Bunun aksine, çok farklı ve çok hırslı iki yaklaşım popülerleşip hem bilim çevrelerinde hem de halk arasında yaygınlıkla tartışıldı. Bunlardan bir tanesine, yani evrim psikolojisine göre, insan topluluklarını ve kültürlerini anlamak için insan davranışının evrimleşmiş genetik temeline ışık tutmamız gerekir. Açıkça genetik bir yaklaşımdır bu, ayrıca insan davranışıyla ilgili çoğu temel gerçeği açıklamak için de genelde "bencil gen" bakış açısını kullanır. İkinci yaklaşım ise ilkinin tamamen tersi gibi görünüyor: kültürel evrimi "mem"ler arasındaki rekabetin sonucu olarak görür. Memler "bencil gen"e benzeyen, fakat farklı bir şekilde çoğalıp farklı bir seçilimden geçen kültürel birimlerdir. İkinci yaklaşıma, yani memcilerin yaklaşımını inceleyerek işe başlayacağız.

KÜLTÜREL EVRİMDE "BENCİL MEM" GÖRÜŞÜ

Mem, 1976 yılında Dawkins'in ilk kitabı *Gen Bencildir*'de vaftiz edildi. Dawkins kitabında memleri "yeni eşleyiciler" (eskileri elbette genlerdi) olarak tarif etmişti. Kültürel aktarım birimlerini tartışmaya açan ilk kişi Dawkins olmasa da, hafızalara kolayca kazınan *mem* terimi ve bu kavramı bencil gen bağlamında tartışması sayesinde, bu görüş çok daha geniş çevreler tarafından öğrenildi. Bu görüş, karmaşık kültürel süreçleri anlamak adına basit, faydalı bir yol öneriyor gibi bir görüntü çiziyordu ve kimileri genler nasıl kalıtım olayının karmaşasını çözüp onu anlaşılır kıldıysa, memlerin aynısını kültür için yapacağını düşündü.[11]

Başlangıçtaki duraksama döneminin ardından Dawkins'in mem kavramı filizlenmeye başladı, artık memlere ithaf edilmiş kitaplar, bir internet dergisi, internet siteleri ve akademik konferanslar mevcuttur. Bununla birlikte, Dawkins'in mem kavramıyla ilgili görüşü, bu konuyla ilgili hâlâ en açık görüşlerden biridir, yani onun söylediklerileriyle başlayacağız. Dawkins *mem* kavra-

[11] Kültürde mem görüşünün yararlı bir açıklaması için bkz. Dennett, *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meaning of Life* (1995) ve "The evolution of culture" (2001). "Bencil" mem görüşü için bkz. Blackmore, *The Meme Machine*, 1999; "The power of memes", 2000. Aunger *Darwinizing Culture: The Status of Memetics as a Science* (2000) adlı eserinde memlerin beyinde yaşatılıp kopyalanılan sinir sistemi devreleri olduğunu söyler.

mını tanımlarken "bu kültürel kalıtım biriminin, bir gen parçasına benzediği ve kültürel çevrede kendi hayatta kalışı ile çoğalışı üzerindeki 'fenotip' etkileri nedeniyle doğal seçilime uğradığı iddia edilir"[12] demiştir. Dawkins'e göre mem, beyinde yerleşmiş bilginin birimidir ve sinir devreleri olarak vücut bulmuştur. Memin bu sinir sistemi "genotipi"nin fenotip üzerinde etkileri vardır:

> Bir memin fenotipteki etkileri, kelime, müzik, görsel ögeler, elbise stili, el ya da yüz jestleri, baştankaraların süt şişesi açması, Japon makaklarının buğdayları yıkaması gibi beceriler şeklinde olabilir. Bunlar, beyindeki memlerin dıştaki görünür (duyulabilir vs.) tezahürleridir. Başka bireylerin duyu organları tarafından algılanabilirler, bunlar da alıcı bireylerin beyinlerini damgalayabilir, böylece orijinal memin bir kopyası (tamamen aynı olması şart değildir) alıcının beynine kazınmış olur. Yeni mem kopyası artık kendi fenotip etkilerini yayacak konumdadır, yani sonuçta kendisinin ilave kopyaları da başka beyinlerde oluşturulabilir.[13]

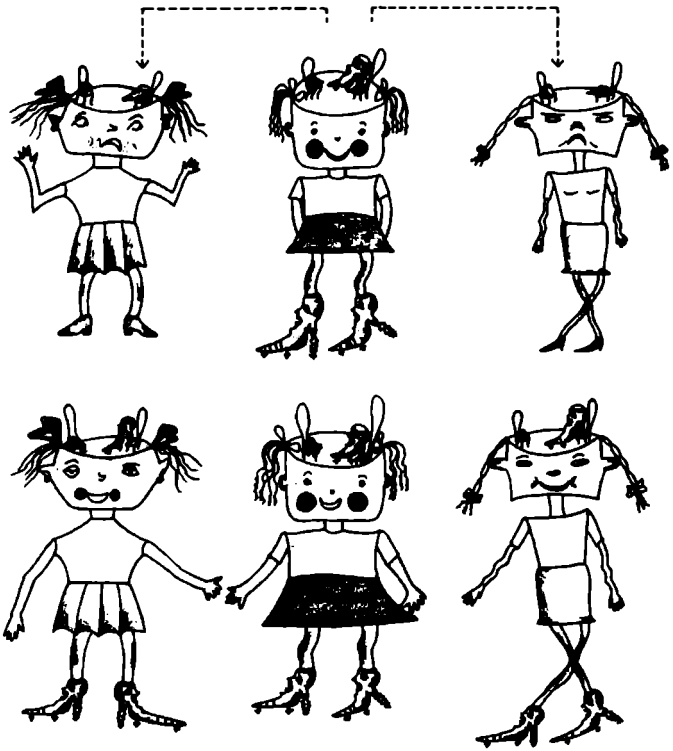
Dawkins, bu paragrafta açıkça fenotip/genotip türü bir ayrım olan eşleyici/araç ayrımı yapıyor. Organizma ve onun yarattığı kültürel ürünler (kitaplar, resimler, müzik, vesaire) eşleyicilerin, yani memlerin araçlarıdır. Bu memler, yani bilgi içeren varlıklar beyinde yerleşir, fenotip etkileri nedeniyle başka beyinlere kopyalanarak yayılabilirler (Şekil 6.4).

Memler beynimize girmek ve yeniden başkasına aktarılmak için yarışmaktadır. Çoğunlukla da kulağa en hoş gelen nağme, en iyi düşünce, en etkin araç ya da en faydalı beceri başarılı olur. Fakat genler gibi memler de "bencil" eşleyicilerdir. "Bencil" gen, taşıyıcısının hayatta kalıp üreme başarısının altını oyar (örneğin özgeci davranmasına sebep olarak), çünkü bu, kendi kopyasını taşıyan diğer bireylerin başarısını artırır. Gen bu işin faydasını görür, ama aracının işine yaramaz. Benzer şekilde, memler kendi araçlarının hayatta kalıp çoğalmasına bencilce ket vurabilir, yine de frekansları artabilir. Örneğin araçlarına zarar verse de, sigara içme memi çoğalmaya devam eder, çünkü bulaşıcı, bağımlılık yaratan güçlü ve toplumsal etkileri vardır. Mem refah içinde gelişirken; bunu barındıran kişi için aynı şeyi söyleyemeyiz. Memler sıklıkla "zihnin virüsleri" olarak tanımlanır.

Bencil mem kavramına net, ama uç bir örnek Susan Blackmore tarafından geliştirilmiştir. Onun memleri düşünceler, talimatlar, davranışlar ve bilgidir; ki bunlar da kişiden kişiye taklitçilikle aktarılabilir. Şöyle yazar:

> Mem bakış açısıyla, her insan daha çok mem üretecek bir makine, bir yayılma aracı, çoğalmak için bir fırsat ve uğruna rekabet edilecek bir kaynaktır. Bizler ne genlerimizin kölesi ne de kendi mutluluğumuz için kültürü, sanatı, bilimi ve teknolojiyi yaratan serbest etkenleriz. Bizler bunun yerine, memlerin evrimleşen eşleyiciler olduğu, bizim de mem makineleri olduğumuz uçsuz bucaksız bir ev-

[12] Dawkins, *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*, 1982, s. 290.
[13] Dawkins, *a.g.e.*, 1982, s. 109



Şekil 6.4
Mem kuramına göre kültürel aktarım. Şeklin üst kısmında, süslü ayakkabı memi ortadaki kişiden her iki yanında duran gözlemcilere geçer. Sonuçta (alt tarafta), hepsi aynı meme sahip olup süslü ayakkabı fenotipi sergileyeceklerdir.

rimsel sürecin parçasıyız.[14]

Blackmore ile birtakım insanların benimsediği mem görüşü, insan davranışı ve kültürünün evrimini Darvinci bağlamda açıklamanın cazip, basit bir yoludur. Bununla birlikte bu görüşün üzerine kurulduğu savların hatalı olduğuna inanıyoruz.[15] Bu hata, eşleyiciler (memler) ile araçları (hepsi de bu role bürünen insan beyni, insan yapıtları ve insanın kendisi) arasında yapılan ayrımdan kaynaklanıyor. Dawkins'in tanımına göre, araç, edindiği varyasyonları nesilden

[14] Blackmore, "The power of memes", 2000, s. 54

[15] Mem kavramıyla ilgili farklı görüşler ve eleştiriler Aunger'in *Darwinizing Culture: The Status of Memetics as a Science* (2000) adlı kitabında sunulur. Bu kavramın kültürel evrim çalışmalarındaki faydasından bahseden ilave yazılar Rose ve Rose'un *Alas, Poor Darwin* (2000) kitabında bulunabilir.

nesile *aktaramayan* bir varlıktır: Amipteki (araç) değişim, kökü DNA dizisindeki (eşleyici) bir değişime dayanmadıkça aktarılamaz; ya da Dawkins'in kek analojisini kullanırsak, kekteki bir değişim aktarılamaz, oysa tarifteki değişim aktarılabilir. Genelde, eşleyicilerden kaynaklanmadıkça araçtaki hiçbir değişim aktarılmaz. Araçların gelişim süreçleri sırasında kalıtsal varyasyonlar ortaya çıkarsa, gen benzeri eşleyiciler ile fenotip araçları arasındaki ayrım ortadan kalkar, bu da mem kavramı için bir sorundur. Davranışlar ve düşüncelerdeki (memler) kalıtsal varyasyonlar, öğrenme aracılığıyla bireyler ile gruplar (araçlar) tarafından yeniden yapılandırıldığı için, memlerin aktarımını gelişimlerinden ve işlevlerinden bağımsız olarak düşünmek imkânsızdır.

Dawkins ve başkaları tarafından verilen mem örneklerinin bazılarına bakarsak bu husus açıklığa kavuşacak. Baştankaraların süt şişesi açma becerisi, yeni elbise stili, bebek bakımı, çarmıha gerili İsa resminin uyandırdığı düşünceler gibi memlerin aktarımını ele alalım. Mem, gene benzer şekilde bilgi içeren bir varlıksa, o halde her örnek için kopyalanıp aktarılan bir olgunun tanımlanması mümkün olmalı. Bununla birlikte çok geniş ve çok gevşek bir şekilde bakmazsak, hiçbir örnekte herhangi bir şeyin kopyalanmadığını görürüz. Her örnekte organizma (ya da grup), davranış biçimini ya da duygu ve düşünce biçimlerini öğrenme yoluyla faal olarak baştan oluşturur. Üstelik öğrenme körlemesine bir kopyalama işlemi değildir, işleve ya da anlama duyarlı bir gelişim sürecidir.

Baştankaraların süt şişesi açma davranışı "kopyalandığında" ne olduğuna bakalım. Süte ulaşmasını bilen baştankaraların eylemleri, diğer saf baştankaraların dikkatini daha önce besin kaynağı olarak görmedikleri bir şeye (süt şişeleri) çeker ve sonuçta saf baştankaralar şişe açma davranışını deneme yanılma yöntemiyle öğrenerek yeniden geliştirirler. Fakat bu davranış, yani süt şişesi açmak, inceleme amacıyla (yayılma hızını ya da coğrafi dağılımını saptamak gibi) için isimlendirilebilir ve sınırları belirlenebilir olsa da, baştankaradan baştankaraya aktarılan "süt şişesi açma memi" yoktur. Süt şişesi açma davranışı ve bu davranışın aktarımı birbirine bağlıdır. Varsayılan "mem"in yeniden yaratılması, yani beyinde süt şişesi açma devresi, baştankaraların şişe açma davranışını tekrarlamalarına sebep olan toplumsal ve ekolojik ilişkilerin gelişimsel sonucudur. Şişe açma davranışının yeniden geliştirilmesini ve bu davranışın yayılmasına etki eden etkenleri açıklayacaksak, bu toplumsal-ekolojik sistemin özelliklerini ve mantığını anlamak zorundayız.

Aynı tür yeniden geliştirme süreçleri davranış aktarımının insanlardaki örneklerinde görülebilir. Diğer zihinsel hastalıkların yanı sıra hasta annenin bebeğine dokunamadığı ağır bir zihinsel hastalık da vardır. Küçük yaşta oluşan bu mahrumiyetin, çocuğun üzerinde uzun vadeli yıkıcı etkileri olur ve büyüdüğünde aynı ruhsal patolojiyi gösterir. Bu kişilerin kız çocukları da bebeklerine dokunamaz ve böylece döngü tekrarlanır. Bu şekilde, davranış nesilden nesile dişiler üzerinden aktarılır; ancak anneden kızına geçen bir "bebeklere dokunmama memi" olmadığı son derece açıktır. Olan biten sadece, kızların

hasta anneleriyle olan etkileşiminin aynı patolojik anne davranışının tekrarlanmasına yol açmasıdır. "Bebeklere dokunamamak", sendromun hem nedeni hem de belirtisidir. Kendi kendine geçen bir "mem" olarak tek başına değerlendirilemez; bir psikofizyolojik etkileşim sisteminin parçasıdır.[16]

Giyim modası meminde, alışkanlığın gelişim ve öğrenmeden bağımsız kopyalama yoluyla değil, davranışın yeniden yapılandırılması süreciyle yayıldığını bir daha görüyoruz. Doğrudur, belirli bir giyim tarzı tercihini edinmek, gelişimin nispeten önemsiz, vazgeçilebilir bir parçası olarak görülebilir, ayrıca modanın açıkça bulaşıcı doğasından çok etkileniriz. Fakat moda çoğunlukla bilinçsizce izlense bile belirli bir giyim tarzı edinmek, toplumsal düzen içinde gelişip öğrenmenin sonucudur. Bir modayı izlediğimizde oluşan sadece belirli bir tüketici davranışı değildir, aynı zamanda toplumsal sınıf, ekonomik statü, kültürel ikonlar vesaireyle ilişkili ve karmaşık sosyal etkenler de söz konusudur.

Son örnek olarak, çarmıhtaki İsa'yı gösteren bir resimde saklı olan görüşlerin aktarımını verebiliriz. Burada, kültürel yapılandırma ögesi diğer örneklere kıyasla çok daha önemli ve baskındır. Her bireyde yeniden oluşturulması gereken devasa karmaşıklıkta kültürel-dinsel bir pakettir ve bu paket uzun bir gelişim sürecinde oluşmuştur. Burada gerekli olan öğrenme için, toplumsal düzenin çocuk ile ailesinden başlayıp yerel topluluk aracılığıyla kiliseye ve cemaate kadar uzanan birkaç katmanı yer alır. Beyinden beyine sıçrayan "çarmıha gerilme mem"inden bahsetmek, bu kültürel olay hakkında çok az şey anlatır ve aslında açıklamaya çalıştığı şeyi, yani kültürü ıskalar!

Süt şişesi açma ya da yavrulara dokunamama davranışları diğerlerine aktarıldığında, kopyalama mekanizmasının kopyalanan şeyden bağımsız olması mem kavramı için büyük bir sorundur. Bu iş, DNA kopyalaması ya da fotokopi makinesinin kopyalamasıyla aynı değildir. Bunlarda kopyalanan nesnenin kopyalama işlemiyle bir bağlantısı yoktur. Bir tekerlemenin (mem) çocuklara aktarılmasını düşünürsek, ne demek istediğimiz açıklığa kavuşur. Ne kadar iyi aktardığımız ve çocuğun ne kadar başarıyla aldığı (akılda kalma süresi ile standart versiyonuna kıyasla doğruluğu), tekerlemenin içeriğine, melodisine, kaç kez tekrarlandığına, ne zaman öğrendiğimize, bizim ve çocuğun müzikal yeteneği ve isteği gibi birçok etkene bağlı olacaktır. Başka bir deyişle, bilgi edinme ile aktarımında, hem "öğrenci"nin hem de "eğitici"nin davranış-gelişim geçmişine duyarlı olan öğrenme süreçleri yer alır. Elbette çocuğa birçok farklı tekerleme öğretilebileceği ileri sürülebilir, aslında öğretiyoruz da, bu durum tekerlemelerin genel bir yapıyı barındırdıklarını gösterir, yani bunlar öğrenilebilen şeylerdir.[17]

---

[16] Annenin psikopatolojik davranışının aktarımı, Budapeşte'deki Semmelweis Tıp Fakültesi'nden Peter Molnar tarafından Almanya'da Bielefeld Üniversitesi'nde düzenlenen disiplinler arası bir sempozyumda yaptığı konuşmada anlatılmıştı.

[17] Çocuk tekerlemelerinde gelişigüzel olmayan, anlamlı değişimlere dair harika örnekler Opie ile Opie'nin *The Lore and Language of Schoolchildren* (1959) kitabında buluna-



Şekil 6.5
Bir çocuk şiirinin aktarımı ve yeni varyantının kökeni. Şarkıdaki varyasyonların tamamen rasgele olmadığına dikkat edin: bunlar anlamlıdır, ayrıca kafiye ile ritim aynı kalır.

Bu bağlamda, taklitçilik temelli bu tür bir öğrenmede içeriğe duyarlı olmayan süreçlerin yer aldığını söyleyebiliriz. Taklitçilik kesinlikle, baştankaraların süt şişelerini açma davranışının aktarılması kadar içeriğe duyarlı değildir. Memciler muhtemelen bu yüzden, Susan Blackmore'un mem aktarımının ana mekanizması olarak taklitçiliğe odaklanmasından hoşlanmıştır. Bununla birlikte, taklitçilik söz konusu olduğunda, kopyalanan şey memin "fenotipidir": çocuğa öğretilen tekerlemeyi değiştirirsek, bu hata sürdürülür. Yani mekanik taklitçilik bile genlerin kopyalanmasına denk değildir; genlerin kopyalanması fenotip değişiminden etkilenmez. Taklitçilik mekanik değilse, taklit edilen, taklitçi tarafından değerlendirilip kontrol da ediliyorsa, o halde taklit yalnızca kopyalamanın ötesine geçen duruma ve içeriğe duyarlı bir süreçtir. (Şekil 6.5)

Çoğu kültürel bilginin yaratılmasının ve çoğaltılmasının öğrenilmesi, bunların gelişimsel boyutu, kültürel evrimi tek başına eşleyiciler ile araçlar bağlamında değerlendirmeyi zorlaştırır. Nesilden nesile geçip değişmeyen sınırlara sahip, değişmeyen ayrık birimler yoktur. Mem kavramı, zekâyla idare edilebilir bir kültürel evrim kuramı sunuyor gibi görünse de, kopyalanan görüşlerin ve davranışların seçilimine odaklanarak, ayrıca daha zor, içinden çıkılmaz meseleler olan kökenlerini, toplumsal yapılarını ve etkileşimlerini görmezden gelerek bunu yapar. Kültürel bilginin yaratılması, hayata geçirilmesi, aktarım ile edinme süreçleri hakkında bize hiç sır vermez. Sözüm ona farklı kültürel varyantların ya da memlerin seçilimini düşünmek yerine –ki bunlar başkalarından çok kendilerini "çoğaltmaları" nedeniyle yayılır– kültürel değişimleri yaratıp biçimlendiren karmaşık süreçleri anlamaya çalışırsak, kültürel evrim sürecinin

bilir. Bu kitapta coğrafyaya ve siyasi iklime göre tekerlemelerin nasıl değiştirildiği de gösteriliyor. Örneğin, 350 yıl önce Fransa kralını konu eden İngilizce tekerlemeler, XX. yüzyılın başında Kayzer Bill'i konu eder

derinliğine inmemiz elbette mümkündür. İnsan kültürünün ayırt edici özelliği, geleceği tasarlayıp planlama yeteneğini içeren yapılandırma potansiyelinin yanı sıra tutarlılığı ve iç mantığıdır. Simgesel iletişim, karmaşık bir toplumsal ve politik sistem içinde insanların geleceklerini şekillendirmek üzere ortaya çıkarılan düşünceler ve yapıtların insanlar arasında iletimini mümkün kılar. İnsanların alışkanlıkları ve düşüncelerini bencil memlerin kopyalanması bağlamında değerlendirmek, insan evriminin böylesi benzersiz taraflarını örtbas edecektir.

EVRİM PSİKOLOJİSİ VE ZİHİN MODÜLLERİ

İnsanın kültürel evrimini mem bağlamında yorumlamak fayda etmiyorsa, konu hakkında kafa yormanın daha iyi bir yolu var mı? Evrim görüşündeki birçok sosyolog, psikolog ve antropolog böyle bir yolun olduğunu söyler. Onlara göre insan davranışları ve kültürün genler bağlamında düşünülmeli. Onlar kültürü genetik seçilime uğramış, doğuştan gelen, insana özgü ve psikoloji mekanizmalarının üstüne kaplanmış rengârenk, incecik bir cila tabakası olarak görür.[18]

Bu bakış açısı, köktenci evrim psikologlarının günümüzde moda olan yaklaşımlarında açıkça görülür. Onları insan zihninin büyük oranda özerk olan "zihin modülleri" veya "zihin organları"ndan oluştuğunu varsayar, böylece beyni, her biri farklı bir görev üstlenmiş mini bilgisayarlardan oluşmuş bir toplama benzetirler. Eş seçmek, dil, insanları tanımak, sayılar, hileleri fark etmek, anne baba sevgisi, espri duygusu vesaire için özelleşmiş modüllerimizin olduğunu; bu modüllerin insan evriminin can alıcı dönemlerinde, özellikle de atalarımızın Afrika bozkırlarında avcı/toplayıcı olarak yaşadığı Pleistosen döneminde, doğal seçilim tarafından biçimlendirildiğini söylerler. Her modül belirli bir bilgi türünü işlemeye adanmıştır ve muhtemelen kişinin uyumsal bir eylemde bulunmasını mümkün kılan davranışlar üretirler. Modüller örgütlenmeleri açısından bir parça özerklik gösterirler; işlem yürütme hızları yüksektir ve bilince kapalıdırlar. Bozulduklarındaysa kontrol altında tuttukları süreçler özellikle zayıflatılır.

Evrim psikologlarının savlarındaki esas nokta, insanlara özgü davranışların genel zekâ seviyesinin yüksekliğinden kaynaklanmıyor olmasıdır; tam tersine bunların sebebi olan şey, genetik varyasyonların Darvinci seçilimi sayesinde kurulan özgün sinir sistemi şebekeleridir. Geçmişte, davranışın farklı yüzlerine

[18] İnsanların davranışsal evrimini sosyobiyoloji-evrim psikolojisi penceresinden tarif eden, sayısı gittikçe artan kitapların gözde örnekleri için bkz. Barkow ve arkadaşları, *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*, 1992; Buss, *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*, 1994 ve *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*, 1999; Plotkin, *Evolution in Mind: An Introduction to Evolutionary Psychology*, 1997; Miller, *Sevişen Beyin: Eş Bulma Süreci İnsan Doğasını Nasıl Belirledi?*, 2000 [2010]. Cosmides ile Tooby (1997) internet üzerinden evrim psikolojisi hakkında *Evolutionary Psychology: A Primer* adlı "kısa bir kitap" sunarlar.

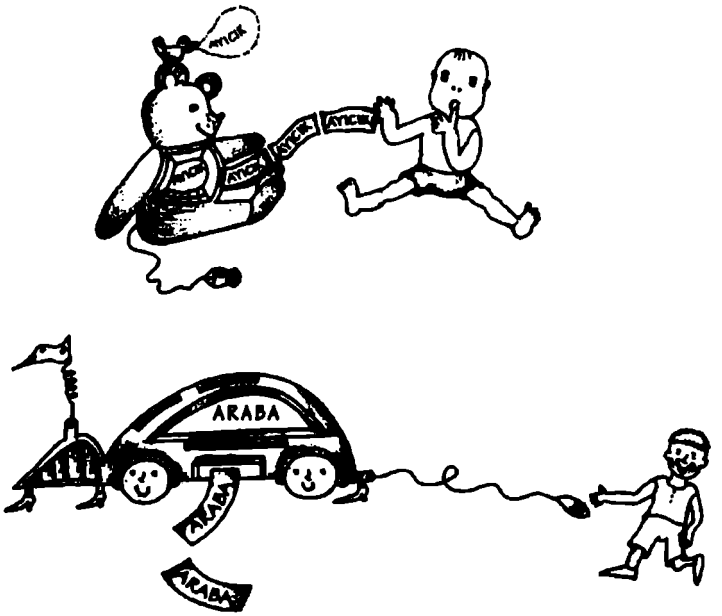
etki eden seçilim, bunlara denk gelen ayrık zihin modüllerinin evrimine yol açmıştır. Bu sözde modüllerin belirlediği psikolojik mekanizmalar, uyumsal olmayan davranışlar ortaya çıkardığında, evrim psikologları bunun sebebinin, modüllerin Pleistosen döneminde ya da daha uzak geçmişte evrimleşmesi olduğunu varsayar ve ardından davranışın bir zamanlar uyumsal olduğunu iddia eder; modern toplumlarda bu niteliğini kaybetmiştir sadece. Yani tatlı yiyeceklere duyulan özlem, yüksek enerji içeren besinlerin kıt olduğu evrimsel geçmişimizde uyumsaldı; sadece günümüzün refah içindeki toplumlarında tatlıya duyulan iştahın tatmin edilebilmesi yüzünden zararlı hale gelmişti.

İnsanlar evrimin nerede, ne zaman gerçekleştiğine yönelik ayrıntılı sorulara kaçamak cevaplar verse de, davranışlara dair gen temelli, evrimleşmiş modüller görüşü biyolojik açıdan mantıklıdır ve kendisine yandaş toplamaktadır. Elbette bu, söz konusu görüşün doğru olduğu anlamına gelmez. Başka bir seçenek ise, insan davranışları ve kültürünü, insansıların davranışlarındaki sıra dışı esnekliğin, sahip oldukları güçlü simgesel iletişim sistemiyle birleşip artmasının bir sonucu olarak görmektir. Bu yaklaşıma göre, kültürel evrimin önemli bir yanı, insanların kendileri için inşa ettiği son derece değişken ekolojik ve toplumsal çevrelerdir. Evrim psikologları bu tür alternatif seçenekleri ciddiye alma eğilimi göstermez ve bunları eski moda toplumbilimlerin kalıntıları olarak görmezden gelir. Ama biz bu şekilde yaptıklarında kültürel evrimin gücünü ve inceliğini fark etmekten mahrum kaldıklarına inanıyoruz. Hiçbir genetik değişiklik olmaksızın sadece kültürel aktarım aracılığıyla birçok şey başarılabilir. Kültürel uygulamaların kendilerini mevcut genotiplere göre ayarlayıp uyarlamak konusunda ne kadar başarılı olduğunu göstermek için, başka bir düşünce deneyinden faydalanacağız. Bu seferki deney, ilk olarak Eva Jablonka ve Geva Rechav tarafından 1996 yılında kullanılmıştı.[19]

OKURYAZARLIK MODÜLÜ

Bütün çabalarımıza karşın, kendimizi de, dünyayı da yok edemediğimizi, bundan 500 yıl sonra gezegenimizin şu anki canlıların çoğunu hâlâ barındırdığını ve bunun yanı sıra insanların kendileri için daha iyi bir dünya kurduğunu hayal edelim. Çoğu insanın karnı doyuyor, barınacak evi var, sağlığı ve özgürlüğü güvence altında, üstelik neredeyse bütün sağlıklı insanlar okuryazar. Okuyup yazabiliyorlar, çünkü doğumdan itibaren kelimelerin aktığı bir ortamda nesneler, fikirler ve bunlar arasındaki ilişkileri temsil eden görsel ve dokunulabilen dil simgelerine maruz kalmaktadırlar. Bu simgeler bilgisayar benzeri karmaşık

[19] Bu düşünce deneyi ilk defa Jablonka ve Rechav tarafından "The evolution of language in light of the evolution of literacy" (1996) adlı makalede kullanıldı ve daha sonra Avital ve Jablonka'nın *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution* (2000) adlı kitabının 10. bölümünde kapsamı genişletildi.



Şekil 6.6
2500 yılında okuma yazma öğrenimi

makineler ve günlük yaşamın vazgeçilmez bir parçası haline gelen çeşitli iletişim araçları tarafından üretilip sergilenmektedir (Şekil 6.6). Sonuçta çocuklar hiçbir resmi eğitim almaksızın okuma becerisini edinir. Günümüzde çocukların birçoğu benzer şekilde modern iletişim teknolojisine sürekli maruz kalarak okumayı öğrenmektedir. 2500 yılının çocukları ayrıca yazmayı da kolaylıkla öğrenir, çünkü yazmak için sadece düğmeye basmak yeterlidir. Üçüncü binyılın ortasındaki bu insanlar sahip oldukları okuryazar hayat tarzlarını şüphesiz ki doğal kabul ediyor.

Şimdi de başka gezegenden bir bilginin yerküreye geldiğini hayal edin ve bu bilgine okuryazarlığın nasıl evrimleştiğini bulma görevi verilmiş olsun. Normal büyütülen tüm sağlıklı çocukların okuma yazma yeteneğini hayatlarının ilk dönemlerinde kazandığını kısa sürede bulur. Değişen hızlarla bile olsa, neredeyse hiçbir düzgün eğitim almadan bunu başarıyorlar. Farklı topluluklar tarafından kullanılan simgesel sistemler aynı değildir, ama çoğu aşağı yukarı aynı rahatlıkla öğrenilir, yani topluluklar arasında büyük bir farklılık yoktur.

Yabancı bilgin, okuma yazma davranışının sıra dışı karmaşıklıkta olduğunu fark eder. İnsanlar okuyup yazdıklarında, birkaç kaynaktan gelen bilgilerin, insanların bilinçli kullanmadıkları bir kurallar sistemi çerçevesinde birleştirilmesi gerekir. Yabancı bilgin, insan genetiği ve nörolojisini incelemeye başla-

dığında; okuryazarlığı etkileyen ve disleksi olarak bilinen özgün bir kusurun olduğunu bulur. Disleksi aileler içinde ortaya çıkma eğilimi taşımaktadır ve en sağlam bulgular, bu kusurun genetik bir bileşeni olduğu fikrini uyadırmaktadır. Disleksinin farklı tipleri vardır, fakat sadece bir kısmı konuşma dilindeki yeterlilik ya da genel zekâ gibi zihin becerilerindeki noksanlıklarla yakından ilgilidir. Yani genetik varyasyonların, okuma yazma davranışını sadece genel zekâ seviyesi aracılığıyla değil, doğrudan etkilediği de görülüyor. Bununla beraber yabancı bilgin, okuma yazma davranışında genetik bileşenin yanı sıra öğrenmeyi gerektiren bir öge olduğunu da keşfeder. Okuma yazma öğreten davranışlardan ve teknolojiden mahrum kalmış kimsesiz çocukların yaşları ilerlediğinde bile okuma yazma öğrenebildiklerini bulur, fakat bunu yaparken normal büyütülen çocuklara kıyasla epey zorlanmaktadırlar. Yaşı büyümüş çocuklar ve yetişkinler düzgün bir eğitime gereksinim duyarlar. Yabancı bilgin, okuryazarlığın sinir sistemindeki temelini incelemek için beyin görüntüleme tekniklerini kullandığında, okuma ve yazmanın beyinde belirsiz ve bir parça değişken, ancak gelişigüzel olmayan bir yerleşim gösterdiğini bulur.

Okuryazarlığa dair toparladığı olgulardan –yani karmaşıklığından, çok küçük yaşta edinilmesindeki kolaylıktan, genetik, nöroloji, gelişim verilerinden– yola çıkan yabancı bilgin, bunun sofistike bir adaptasyon olduğu ve temelinde genetik yollarla evrimleşmiş, ayrı bir "okuryazarlık modülü" bulunduğu sonucuna varırken; okuryazarlığı etkileyen genetik varyasyonların uzun soluklu seçiliminin bir ürünü olduğu da açıkça görünmektedir.

Daha sonra yabancı bilgin, tarihsel ve arkeolojik kaynaklara başvurur. Okuma ve yazmanın yakın zamana dek kültürel uygulama alanları olduğunu ve insan evrimi sırasında okuryazarlığın genetik seçilime doğrudan maruz kalmadığını anlar. Böylece ilk hipotezini çöpe atar; "okuryazarlık modülü"nün kendi başına evrimleşmiş, farklı bir yapı olmadığı ve her bireyin gelişiminin başlarında oluşturulduğu sonucuna ulaşır. Karmaşık bir davranış olduğu için, mevcut bilişsel adaptasyonların bir araya gelip okuma yazma davranışını oluşturduğunu söyler. Gen seçilimine gerek yoktur; bu bir kültürel evrim sürecidir.

Bu düşünce deneyini kullanıyoruz çünkü yabancı bilgini en başta okuryazarlığın genetik seçilim ile oluşan "okuryazarlık modülü"nden kaynaklandığını düşünmeye iten mantık, evrim psikologlarının ve dilcilerin insan beyninde insansıların evrimi sırasında seçilimle ortaya çıkan bir "lisan modülü" olduğu sonucuna ulaştıran mantıkla aynıdır.[20] Denir ki dil evrenseldir, insana özgüdür ve yapısı epey karmaşıktır; küçük yaşlarda ve bilincinde olmadan edinilir; dile özgü olan çeşitli ölçeklerde beyin kusurları vardır ve kimi genetik varyasyonlar dil bozukluklarıyla ilişkilidir. Bunların hepsi türe özgü, evrimleşmiş bir lisan modülü için kanıt olarak kabul edilir. Ancak okuryazarlıkla ilgili düşünce

[20] Lisan modülü tartışmaları için bkz. Pinker, *Language Instinct*, 1994.

deneyinin gösterdiği gibi, bu tür bir yetenekle ilgili genetik seçilim çıkarımı yapmadan önce çok dikkatli olmalıyız. Doğrudan genetik seçilimin bir ürünü olma ihtimali olsa bile böyle olması şart değildir. Diğer alternatifi ya da tamamlayıcı ihtimali de göz önüne almak zorundayız, yani gördüğümüz şey, kültürel-tarihsel evrim ile gelişimsel yapının sonucu olabilir.

İnsan beyninde genetik temelli bir lisan modülü olduğuna inananlar farklı kaynaklardan destekleyici bulgular sağlamıştır, fakat evrim psikologları tarafından ortaya atılmış diğer birçok zihin modülü (örneğin toplumsal aldatmacaları saptama modülü, eş seçmeye yönelik cinsiyete özgü modül, cinsiyete özgü yaratıcılık modülü vesaire) için bu iddiaları destekleyecek nörolojik ve genetik veriler yoktur. Onların dayanak noktaları genel sosyolojik ve psikolojik bulgulardan yapılan çıkarımları temel alır. Örneğin Amerikalı psikolog Leda Cosmides ile antropolog John Tooby toplumsal aldatmacaların ipliğini pazara çıkaran modüller olduğunu, çünkü psikoloji testleri uygulanan insanların çoğunda toplum yasalarını ihlal etmelerini gerekçelendirirken yapılan hataların, aynı uslamlamayı toplumsal olmayan kurallar için kullanırken yapılan hatalardan daha az olduğunu ileri sürdüler.[21] Cosmides ile Tooby'nin savına göre atalarımız ortak çıkarları uğruna işbirliği yapmaya başladıklarında, kendisi hiçbir katkı yapmadığı halde işbirliğinin tüm imkânlarından faydalanan kişileri saptayabilme yeteneği için güçlü bir seçilim vardı. Bu seçilim de aldatmaca saptama modülünün, yani birçok toplumsal durumda mantık yürütmenin (bu konuda nispeten zayıfız) yerine kanaat getirmenin uyumsal bir düşünce yolunun genetik evrimine yol açmıştır.

Eş seçimiyle ilgili, Amerikalı psikolog David Buss, cinsiyete özgü modülün varlığı savını, insanlara cinsel ilişki için seçtikleri kişilerle ilgili sorular sorulan bir ankete verilen yanıtlara dayandırdı. Farklı kültürlerden gelen insanların genel hatlarıyla benzer yanıtlar verip cinsiyete özgü benzer tercihlerin olduğunu görmüştü. Erkekler genelde genç ve güzel kadınları varlıklı ve yaşlı kadınlara tercih ederken, kadınlar ise varlıklı ve yaşlı erkekleri genç ve yoksullara tercih ediyordu. Evrimsel açıklamaya göre, evrimsel geçmişlerinde her iki cinsiyette de çocuk yapıp büyütmelerini mümkün kılan niteliklere sahip olanlar seçilmiştir. Erkekler için doğurgan, besili ve hastalık taşımayan kadın makbuldur (güzellik, gençlik bunların belirtisidir); kadınlar için kendisine ve çocuklarına kaynak (çoğunlukla yaşla gelen para, güç) sağlayabilecek erkek idealdir.[22]

İngiliz psikolog Geoffrey Miller cinsel seçilim olayına, insanın kültürel evriminde çok daha büyük bir pay biçer. Kültürün büyük kısmını kur yapmak

---

[21] Toplumsal kuralların ihlalinin saptanmasına yarayan modül örneği Cosmides ve Tooby tarafından "Evolutionary psychology: A primer" (1997) adlı makalelerinde sunulur.

[22] Eş seçimi modülünün varlığıyla ilgili iddialar için bkz. Buss, *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*, 1994; *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*, 1999.

için evrimleşmiş adaptasyonlar olarak görmektedir. Der ki, kültürel ürünler, bunları üretenlerin zekâ ve yaratıcılığının göstergesidir, yani iş iyi bir anne ya da baba olacak bir eş seçmeye geldiğinde bunlar değerli ipuçları sunar. Bu görüş Miller'ın erkeklerin neden daha fazla kitap yazıp resim yaptığını ve müzik bestelediğini açıklamasını mümkün kılmaktadır; çünkü erkekler eş bulmak için kadınlardan daha çok rekabet etmelidir. Eş seçimi söz konusuysa kadınlar son derece ayrımcı olmak zorundadır, çünkü çocuk üretmek onlar için zahmetlidir, bu yüzden zeki ve yaratıcı erkekleri tercih ederler. Günümüzde erkekler cinsel seçilime uğrayan yaratıcılıklarını kitaplar, resimler ve müzikle sergilemektedir.[23]

Bu savlar doğru olabilir mi? Teoride (muhtemelen daha farklı bir dünyada olsa da) mümkündür, ancak derin kültürel dünyamızda doğru oldukları anlamına gelmez bu. Evrimleşmiş zihin modüllerini ve diğer benzeri görüşleri bütünüyle ve sorgulamaksızın kabul etmeden önce çok dikkatli olmamız gerektiğine inanıyoruz. Bunun tehlikelerini okur yazarlıkla ilgili düşünce deneyinde zaten gösterdik, fakat evrim psikologlarının evrimleşmiş davranış modüllerinin mevcut olduğunu varsaymalarına neden olan özelliklerden en yaygın ikisini daha yakından inceleyerek esas güçlükleri vurgulamak istiyoruz. İlki evrensellik ve farksızlıktır; ikincisi davranışı edinme ya da uygulama kolaylığıdır.

Evrensellik ile farksızlığın anlamı, yaşadıkları toplumsal çevreler ve psikolojik kabulleri ne olursa olsun, herkesin aynı davranışa sahip olmasıdır. Modül yandaşlarının ileri sürdüğüne göre bu, herkeste ortak olan değişmez bir genetik programın muhtemelen davranışları yönlendirdiği anlamına gelmektedir. Her ne kadar bu etkenler edinilmiş belirli bir varyantı (mesela öğrenilen dil) etkilese bile toplumsal düzende, eğitim fırsatlarında ve kişilerin psikolojisinde var olan müthiş farkların bir davranışın edinilmesinde çoğunlukla hiçbir etkiye sahip olmamalarını açıklamanın başka yolları da vardır.

Alternatif bir olasılığa göre, davranışın açıkça kişiden kişiye değişmemesinin (farksızlık) nedeni kimsenin başlangıç şartlarını belirlememesidir, çünkü *hepimiz* aynı şartları tecrübe ederiz. Okuryazarlıkla ilgili düşünce deneyinde, evrensellik ve farksızlığı yaratan bu ortak başlangıç şartları çok açıkça görülür: *Bütün* çocuklar karmaşık bir okuryazarlık ortamına maruz kalmıştı. Bu olmadan okuryazarlık evrensel olamazdı. Fakat şartların daha az açık olduğu örnekler de var: Bir süre insanlar, kuluçkadan yeni çıkmış ördek yavrularının annelerinin çağrısına kulak vermeyi öğrenmediklerine ve bu davranışın evrimleşmiş bir genetik programın sonucu olarak doğduğuna çıktığına inandılar. Bunun bir içgüdü, yani deneyimlerden bağımsız ve içten gelen uyumsal bir tepki olduğu düşünüldü. Yavrular, kuluçkaya yatmış dişinin seslenişlerini yumurtadan çıkmadan önce duymamış olsa da kendi türlerinin seslenişlerini tanıyordu, yani

[23] Erkeklerin yaratıcılığı üzerindeki cinsel seçilim baskısıyla ilgili açıklama Miller tarafından *Sevişen Beyin: Eş Bulma Süreci İnsan Doğasını Nasıl Belirledi?*, 2000 [2010] adlı eserinde sunulmuştur.

bu tepkinin genetik yapıda var olduğuna neredeyse kesin gözüyle bakılıyordu. Fakat illa böyle olması gerekmez. Amerikalı gelişimsel psikolojici Gilbert Gottlieb tarafından yürütülen deneyler, en azından bir ördek türünde yavruların bu seslenişleri öğrenmek zorunda olduklarını göstermiştir. Yavruların ses sistemlerinin gelişimi sırasında, hâlâ yumurta içindeyken, kuşlar ses çıkaran aygıtlarını çalıştırır, sonuçta kendi çıkardıkları sesleri duyarlar. Algı sistemlerine ayar yapan olay budur ve böylece kuluçkadan çıktıktan sonra annelerinin seslenişine tepki verirler. Bu yüzden anlatılan örnekte davranışın ortaya çıkışı için gerekli olan başlangıç şartı, yani embriyodaki işitme deneyimi ilk anda tanımlanamadığı için, yanlış bir sonuca (evrimsel seçilime uğramış tepki bağlamında bir açıklamaya) ulaşıldı. Aynısı insanın evrensel davranışları, yani güya genetik seçilimle oluşmuş modüllerden kaynaklanan davranışlar için geçerli olamaz mı?[24]

Evrensellik ve farksızlığın genetik evrim geçirmiş modüllerin göstergesi olduğu zayıf bir iddiaysa, davranışların kolaylıkla edinilip uygulandığı iddiası nedir? İnsanlar belirli bir davranış biçimini, karmaşık kuralları olsa da (çoğunlukla bunların farkında olmazlar) açık talimatlara gerek kalmaksızın ve hayatlarının başında çabucak öğrendiklerinde, bu durum söz konusu davranış için evrimleşmiş bir genetik modül bulunmasının şart olduğu anlamına mı gelmekte?

Öğrenilmesi gereken bilginin küçüklüğü ve ortaya çıkarılan tepkinin karmaşıklığı, Eric Lenneberg ile Noam Chomsky'nin, insanlarda doğuştan gelen bir dil yeteneğinin var olduğunu iddia etmelerine yol açmıştır.[25] Küçük yaştaki çocukların dilbilgisi kurallarını doğru bir şekilde uygulamalarının sebebini anlamak mutlaka zordur. Dile kısıtlı ve tutarsız bir biçimde maruz kalsalar da bunu açıkça başarırlar. Bu tür karmaşık bir davranışın ortaya çıkması için önceden oluşmuş bir tür sinir sisteminin buna hazır olması şartmış gibi görülüyor. Ama olası tek açıklama bu değildir. Öğrenmenin hızı ve kolaylığı bu göreve özgü sinir sistemi mekanizmalarının var olabileceğini gösterse de, aynı özellikler beyne tamamen uyum göstermiş bir kültürel evrim sistemi sonucunda da meydana gelebilir, bu yüzden de öğrenmek kolaylaşabilir. Örneğin 1200 yıl önce Avrupa'da yaşayan bir kişinin bir sayıyı başka bir sayıya bölmesinin ne kadar zor olduğunu düşünün. Diyelim ki 3712 sayısını 116'ya veya o zamanki yazıyla MMMDCCXII sayısını CXVI sayısına bölmek istediler. Roma rakamları

---

[24] Ördek yavrularıyla yapılan deneyler için bkz. Gottlieb, *Synthesizing Nature-Nurture: Prenatal Roots of Instinctive Behavior*, 1997. Sterelny *Thought in a Hostile World* (2003) adlı kitabının 10. ve 11. bölümlerinde, çoğu evrim psikoloğu tarafından desteklenen "muazzam modül görüşü"nün ayrıntılı bir eleştirisini yapar. "Doğal tarih modülü"ne odaklanarak, yani insanların türlere uyacak şekilde farklı hayvanları tanımlama yeteneğini açıkladığı sanılan modülünü mercek altına alarak, modül görüşüyle ilgili sorunları gözler önüne serer.

[25] Doğuştan gelen dil yeteneğiyle ilgili ilk görüşleri için bkz. Lenneberg, *Biological Foundations of Language*, 1967; Chomsky, *Dil ve Zihin*, 1968 [2001].

kullandıkları için bu görevi başarmaları ancak abaküsle veya hesap cetvelleriyle mümkün olabilirdi ya da kendilerine doğru cevabı verecek (XXXII) bir uzman tutabilirlerdi. Günümüzde kullanılan Arap rakamları (bir de işe yarar sıfır rakamı) sayesinde on yaşındaki ortalama bir çocuğun 32 yanıtını vermesi sadece birkaç dakikasını alır. Rakam sistemindeki kültürel değişim hakkında hiçbir bilgimiz olmasaydı, öğrenme yeteneğine dair hükmümüzü sadece kalem kâğıtla yapılan hızlı ve doğru hesaplamaları öğrenme yeteneğine bakarak verseydik, belki de son 1200 yıl içinde harika bir matematik mutasyonunun gerçekleştiği ve doğal seçilim sayesinde matematik modülümüze yerleştiği çıkarımını yapabilirdik.

Elbette böylesi bir genetik değişiklik o kadar hızlı olamaz, ancak konu bu değil. Örnekte vurgulanan nokta, davranış alışkanlıklarının edinilip uygulanmasında hızın sadece genetik evrime bağlı olmamasıdır. Bir şeyler öğrenmenin ve yapmanın yolları kültürel evrim tarafından şekillendirilmiştir, ayrıca bu kültürel biçimlendirmede muhtemelen dil uygulamalarını da içeren davranış alışkanlıklarını öğrenip hayata geçirme hızını da biçimlendirmiştir.

Bu savlar, dil yeteneği için bütünüyle kültürel evrime dayalı bir açıklamanın avukatlığını yaptığımız anlamına gelmez. Aslında dilin, genler ve kültürel uygulamaların birlikte evrimi sonucu evrimleştiğini varsaymanın mantıklı olduğunu düşünüyoruz ve 8. Bölüm'de bu konuyu daha da açacağız. Bununla birlikte, kültürel evrimin büyük gücünün ve davranış alışkanlıklarını gelişmekte olan beynin kendine özgü doğasına verimli ve hızla uyarladığının farkında olmamız gerektiğine inanıyoruz. Bu olasılığı, önerilen gen seçilimi hipotezine bir seçenek ya da ek olarak değerlendirmeli ve hep bu açıdan sınamalıyız. Kimi davranışlar evrensel gibi görülse de, bütünüyle kültürel yaratıcılık ürünü olabilir. Örneğin kültürel evrim ve toplumsal evrimin, erkekleri kadınlara kıyasla daha çok kitap yazıp resim ve beste yapmaya iten koşulları nasıl yarattığını düşünmek çok zor değildir. Aynı şekilde kadınların eş seçiminde bazen zenginliği gençliğe tercih etmelerine yol açan kültürel evrim etkenlerini de düşünmek zor değildir. Simgesel sistem çok güçlüdür, ayrıca neredeyse evrensel ve insan doğasının değişmez parçası gibi görünen davranışların ortaya çıkmasını sağlayacak varyasyonları oluşturup sonraki nesilde yeniden yaratacak yetiye de kesinlikle sahiptir.

EVRİMDEN TARİHE

Gördüğümüz gibi ne memler ne de modüller insan davranışları ve kültürel evrimle ilgili tatmin edici bir açıklama getirebiliyor. Hem memcilerin hem de evrim psikologlarının iddialarında eksik olan nokta gelişimdir. Memciler ile evrim psikologları toplumsal, ekonomik, politik güçlerin görevlerini kültürel varyantların *seçilimine* hasrederler; bunların yaratma sürecindeki ve yeniliklerin sağlamlaştırılmasındaki önemleri genellikle gözden kaçırılmaktadır. Memcilerin ve evrim psikologlarının, kültürel yapıların aslında nasıl oluştuğu konusunda söylecek fazla sözleri yoktur: toplumsal, politik, ekonomik güçlerin, insanların

planları ve eylemleri aracılığıyla toplumları ve kültürü dönüştürmesinin yolları hakkında neredeyse hiç konuşmazlar. Mary Midgley'in bundan kısa süre önce yaptığı ve ağızda bir parça ekşi tat bırakan açıklamasında, dünyanın değişimiyle ilgili güncel kuramlar, bu değişimin "tavan arasındaki birkaç kişinin endişelerinden kesinlikle daha büyük bir şey" olduğunu varsaymaya meyillidir demişti. Bununla birlikte, daha önce üzerinde durduğumuz gibi, kültürel değişimi bahsettiğimiz diğer evrim türlerinden tamamen ayrı kılan bir özelliği de insanların geçmişlerinin (gerçek ya da mitoloji) farkında olmaları, geçmişlerinden ve gelecekteki ihtiyaçlarından bahsedebilmeleridir.[26]

Bireyler, topluluklar, şirketler ve devletler tarafından yapılan gelecek planları, kültürel yeniliklerin seçiliminde, yayılmasında ve çoğunlukla ortaya çıkmasında da yer alır. İnsanlar hayallerindeki geleceği paylaşır, göz önündeki varyantlar ile saklanmış varyantlar arasında seçim yapar ve geleceği öngörerek bugünlerini inşa ederler. Geleceği planlama ve bunu başka insanlara anlatabilme yeteneği, toplumsal ile kültürel çevrenin gelişiminin her aşamasında ve kültürel yeniliklerin yayılmasındaki önemini belirginleştirmektedir. Kültürel varyasyonların kökenini ve nasıl meydana geldiklerini anlamak istiyorsak, insanların mantık ve yaratıcılık melekeleri anlaşılmalı, bu özelliklerin etkenleri ortaya çıkarılmalıdır. Memcilik ve evrim psikolojisinin, kültürün bu tür özellikleri hakkında söyleyecek sözü yoktur. Onlar varyantların gelişimi için öneme sahip koşullardan ziyade bunların seçilimi üzerinde durur.

Kültürel evrimde gelişim faktörü, insanlarda özellikle önemlidir, fakat bu bize has bir durum değildir, hayvan geleneklerinin meydana gelmesinde de önemlidir. Bir önceki bölümde hayvanların davranışlarının, bilginin aktarılıp varyantların ortaya çıktığı ekolojik ve toplumsal koşulları oluşturabileceğini vurgulamıştık. Koşima maymunlarındaki gibi, bunun ara sıra birikimli bir etkiye sahip olabileceğini de söylemiştik; yeni bir alışkanlık, başlangıçtaki yaşam alanı ile birbirlerini kalıcı hale getirip destekleyen davranışsal ve ekolojik değişimlere yol açabilir, böylece yeni bir yaşam tarzı ortaya çıkabilir. Bu tür birikimli ve kendini destekleyen kültür oluşumu süreçleri insan topluluklarında çok daha belirgindir. İnsanlarda simgesel kültürün her ögesi, davranışlardan, düşüncelerden, farklı güçler tarafından şekillenen davranış ve düşünce ürünlerinden oluşan etkileşim ağının bir parçasıdır. Bu durum herhangi bir yapıtı ya da davranışı, tarih boyunca içinde yer aldığı kültürden ayrı bir evrim birimi olarak değerlendirmeyi zorlaştırmaktadır. Bir yeniliğin sadece yaşaması mevcut kültüre bağlı değildir, aynı zamanda yaratılması ve yeniden oluştu-

[26] Kültürel değişimle ilgili olağan seçilimci yaklaşımın eleştirisi için bkz. Midgley, "Choosing the selectors", 2002. Plotkin *Evolution in Mind: An Introduction to Evolutionary Psychology* (1997) ve "Culture and psychological mechanisms" (2000) adlı eserlerinde bu endişelerden birçoğunu paylaşır ve kültür için mem temelli (reforme edilmiş) bir görüşe sempati beslese de, gelişimsel yönlerine vurgu yapar.

rulması da kültüre bağlıdır, üstelik bu üç özellik de birbirlerine bağımlıdır. Simgesel sistemler tanım gereği kendilerine gönderme yaptıkları için, yenilikler yaşayacaklarsa sisteme uymaları gerekmektedir. Mesela, Yahudiliğe yeni bir yasa (yeni bir Halakah) girecekse, önceki yasalarla çelişmemeli, aralarında sıkı bağlar olmalı ve tercihen mevcut yasalardan türemelidir. Bu özellik kültür sisteminin bütününe bir kalıcılık sağlarken değişimi de kısıtlar.[27]

Simgesel kültürün birçok özelliği oldukça kalıcı olsa bile toplumsal sistemdeki tek bir ögenin aslına sadık kalınarak aktarılması çoğunlukla önemsizdir. Düşünecek olursak, burada yüksek sadakatle aktarımın neden genellikle zararlı olduğunu görmek kolaydır, özellikle de karmaşık ve sürekli değişen toplumlarda. Anne babanızın giyinme tarzını, konuşmasını ve araba modelini sadakatle sürdürmek iyi bir fikir değildir. Önemli olan aktarımın sadakatle yapılması değildir, kültürel ögedeki herhangi bir değişikliğin *işlevsel yeterliğidir*. Çoğunlukla değişime uğramış öge, orijinal halinin görevine benzer bir görev üstlenmeli ve kültürün diğer ögelerine de ters düşmemelidir. Giyinme tarzında, konuşma alışkanlığında, arabalarda ya da herhangi bir şeyde ortaya çıkan varyantın korunacağı veya doğru bir şekilde yeniden oluşturulacağıyla ilgili kararı, algının ve kültürün geniş anlamda getirdiği kısıtlamalara bağlı olacaktır. Önemli bir noktayı tekrarlamak istiyoruz, kültürel varyantların seçilimi, yaratılması, aktarımı ya da edinilmesi birbirlerinden ayrı olarak düşünülemez; ayrıca içinde yer alıp vücut buldukları ekonomik, yasal, politik sistemlerden ve bu sistemleri oluşturan insanların eylemlerinden ayrı olarak da düşünülemezler.

İnsan davranışlarına ve kültürel evrime dair bizim görüşümüz memcilerin ve evrim psikologlarının görüşünden açık farklılıklar göstermektedir. Onlar meseleye Yeni Darvinci bir bakış açısıyla yaklaşır ve kültürel ögeler ile davranışların nasıl seçildiğini sorgularlar: Bu işten kim kârlı çıkmıştır? Evrim psikologları çoğunlukla bireyin (ya da genin) elde ettiği faydalara odaklanırken, memciler için esas nokta fayda görenlerin kültürel eylemler ve ögelerin bizzat kendileri olmasıdır. Bizim yaklaşımımız daha Lamarckçıdır, çünkü biz olaylara gelişimleri ve geçmişleri açısından bakıyoruz. Belirli bir kültürel ögenin varlık veya değişim nedenini anlamak için kökeninin, yeniden oluşturulmasının ve işlevinin korunmasının üzerinde düşünülmesi gerektiğine inanıyoruz. Bunların hepsi birbirine ve kültürel gelişimin diğer ögelerine sıkı sıkıya bağlıdır. Sadece kimin yararlandığını ve neyin seçilime uğradığını sormak değil, aynı zamanda yeni bir davranış ya da görüşün nasıl ve neden yaratıldığını, nasıl gelişip aktarıldığını sormak da gereklidir. Bize göre, kültürün bazı özellikleri sayesinde üreme başarısı artan bir kişiyi tanımlamaya çalışmak imkânsızdır, çünkü genellikle bunun faydasını gören tek kişi yoktur, zaten çoğunlukla da

[27] Yasal ve kültürel geleneklerin birbirlerini nasıl kısıtladığı hakkında bkz. Teubner, "Idiosyncratic production regimes: Co-evolution of economic and legal institutions in the varieties of capitalism", 2002.

kültürel evrim öncelikle doğal seçilimin bir sonucu olarak gerçekleşmez.

Şimdi bizim kültürel evrim yaklaşımımız ile Yeni Darvinci açıklamalar peşinde koşanlar arasındaki farkı betimlemek için, nispeten önemsiz bir kültürel değişimi ele alıp nasıl yorumlanabileceğini inceleyelim. Seçtiğimiz "kültürel öge" koyun çalanlara verilen cezadır. Farklı dönemlerde İngiltere'de koyun hırsızları asıldı, hapsedildi, Avustralya'ya gönderildi ya da para cezasına çarptırıldı. Cezalandırma biçimi kesinlikle zamana bağlı olarak değişti (evrimleşti), sonuçta bu değişimi hangi bağlamda düşünmemiz gerekir? Eğer bireylerin ve toplumların basit Yeni Darvinci seçilimi bağlamında düşünürsek, bir ceza biçiminin diğerlerinin yerini neden alması gerektiğini kolayca bulamayız. Evrim psikologları, toplumsal kuralları ihlal edenlerin denetlenmesine dair seçilim sayesinde beynimizde genetik evrimle oluşmuş bir modülün varlığından bahsederler. Muhtemelen, özellikleri toplumsal çevreyle şekillenen başka modüllerin (malını koruma ya da yeni kaynaklar arama modülleri gibi) değişime katkıda bulunmasından bahsetmek dışında, cezalandırma biçiminin tarihsel değişimini açıklamaya yeltenmezlerdi.

Öte yandan memciler ise olasılıkla hırsızlığın nasıl cezalandırması gerektiğine dair düşüncelerin yayılışıyla ilgilenir ve güncel "mempleks"e (bazılarının, beyindeki memlerin hepsi için kullandığı isim) daha iyi uyan görüşlerin diğerlerinin yerini aldığını ileri sürerlerdi. Bu yaklaşım cezalandırma biçiminden tek faydalananın mem olduğunu varsayar, ki bu durum da söz konusu olayda oldukça mantıklı görülmektedir, çünkü memcilerin düşünme şekli, bir cezalandırma biçiminin başka birine yeğlenmesinde kültüre daha geniş bir önem atfeder. Fakat memciler, yeni bir cezalandırma biçiminin icat edilmesinin *nedeni* ya da toplumsal çıkarların (örneğin sömürge politikası ya da daha kontrollü ve merkezi bir hukuk sistemine geçme tasarısı gibi) yeni cezalandırma biçimlerinin ortaya çıkıp yaygınlaşmasını *nasıl* etkilediği hakkında fazla bir şey diyemezler.

Yeni Darvinci açıklamalar, cezalandırmayla ilgili görüşlerin icadımn, yeniden oluşturulmasının ve korunmasının daha geniş bir kültürel sistemi meydana getiren etkileşim ağlarına bağlı olduğu gerçeğini içermez. Darvinci soruya, yani "yararlanan kimdir?" sorusuna yanıt vererek, kısıtlı bir tarih ile kültürel değişim anlayışı getirir. Bizim yaklaşımımıza göreyse, cezalandırmadaki değişimler yalnızca bunun dışında Lamarckçı soruya da bir yanıt arayarak anlaşılabilir. Yani cezalandırma biçimindeki varyasyonları yaratan mekanizmaların hangileri olduğunu da sormamız gerekir. Bu varyasyonlar nasıl, ne zaman ve hangi koşullarda yaratıldılar? Nasıl gelişirler? Kültürel uygulamalardaki değişimleri anlamak için, varyantların üretilmesi, edinilmesi, gelişimi, seçilimi konuları *bütünüyle* değerlendirmeye alınmalıdır.

Özetle bizler kültürel evrimin sadece Yeni Darvinci bağlamda açıklanamayacağını söylüyoruz. Kültürün nasıl ve neden değiştiğini anlamaya niyetliysek, Darvinci kuramda kullanılan çevre kavramının daha genişletilmiş bir haline ve farklı bir varyasyon kavramına ihtiyacımız vardır. Çevrenin, kültürel özellikler

ile ögelerin seçiliminde olduğu kadar, bunların yaratılmasında ve gelişiminde de rolü olduğunu, yeni kültürel varyantların çoğunlukla hem yapılandırılıp hem de hedeflendiklerini fark etmemiz gereklidir.

SÖYLEŞİ

I.M.: Bölümün başında dil, matematik-mantık ve sanat-din sistemlerinden, sanki farklı simgesel sistemlermiş gibi bahsettiniz. Öyleler mi? Bence bütün simgesel sistemlerin ağırlıkla dile dayandığı hipotezi kolaylıkla savunulabilir. Başka bir deyişle, dil yeteneği, papağanların iletişimi gibi simgesel olmayan, görsel ve jestlere dayalı sistemleri simgesel sistemlere dönüştürmüştür.

M.E.: Aslında bu oldukça popüler bir hipotez. Bu hipotezi kabul etmek dil yeteneğinin evrimini nasıl gördüğünüze bağlıdır. Dil yeteneğinin neredeyse eksiksiz bir şekilde ve oldukça hızlı meydana geldiğini, oluştuktan sonra da bütün algı sistemini yeniden düzenlediğini düşünüyorsanız, o zaman elbette diğer simgesel iletişim biçimlerinin neredeyse bütünüyle dil tarafından şekillendirildiğini ileri sürebilirsiniz. Bize kalırsa, dil yeteneği uzun bir zamana yayılarak kademeli bir şekilde ve diğer simgesel iletişim biçimleriyle (görsel, müzikal ve jestlere dayalı) birlikte evrimleşti. Bu evrim sırasında, farklı simgesel sistemler arasında iş bölümü yapıldı ve böylece daha da özelleşti, özellikle de nihayetinde dil haline gelen sistem özelleşmiş oldu. 8. bölümde hepsinden uzun uzun bahsediyoruz. Elbette dil, büyük güce sahip bir melekedir ve ortaya çıkmasının ardından kültürel evrime derin etkileri olduğunu kabul ediyoruz.

I.M.: Dile dayanmayan simgesel bir kültür düşünmekte zorlanıyorum. Bana bunun bir örneğini verebilir ya da makul bir senaryo üretebilir misiniz?

M.E.: Kanadalı nörofizyolog Merlin Donald'a göre, *Homo sapiens*'lerde simgesel dil kültürü evrimleşmeden önce (mit kültürü diye adlandırdığı aşama), kendi deyimiyle mimetik ("memetikle" karıştırılmamalı) bir kültür aşaması vardı. Nispeten uzun bir aşamaydı ve olayları taklit edip tekrarlama yeteneğine sahip olan *Homo erectus*'u da şekillendirmişti. Bilinçli iletişim ve olayların temsil edilmesi jestler ve seslerle gerçekleştirilmiştir. Ancak bu, basit bir taklitçilik değildi, çünkü bir olayın ya da olaylar arasındaki bağlantının tekrarlanmasını veya temsili canlandırılmasını içeriyordu. Donald'a göre, avlanmayı anlatan törensel dans, simge dönemi öncesine ait mimetik bir canlandırmaydı. Bu aşamada öğretme ediminin merkezî bir rolü vardı. Yetişkinler gösterir ve gençler de taklit ederdi. Donald'ın insansıların evriminde mimetik, yani dil öncesi bir aşama olduğu iddiası bize çok makul geliyor, ancak bize kalsa bu mimetik aşamanın çok kısıtlı olsa bile zaten simgesel bir kültür olduğunu söylerdik.[28]

---

[28] Donald'ın insan evrimi senaryosu *Origins of Modern Mind* (1991) adlı kitabında betimlenmektedir.

I.M.: Donald'ın mimetik aşaması, kurt sürüsünde görülenden pek de farklı değil sanki. Bu sürülerde hayvanlar ava çıkmadan önce davranışlarıyla kendilerini aşka getirirler. Yine de doğru anlıyorsam, simgesel sistemin bu tür davranışlardan ayrı ve farklı olduğunu iddia ediyorsunuz. Bana kalırsa bu dördüncü boyut konusunda biraz kararsızsınız. Bir taraftan yeni bir boyutun göreli özerkliğinden, diğer hayvanlardaki davranışsal kalıtım sistemlerinden farklı olduğundan bahsediyorsunuz. Fakat öte yandan öne sürdüğünüz özerklik konusunda çekingen tavırlar içindesiniz. Düşünce dünyasında bir şeyin kendisini yaratan şeyden özerk oluşu şeklinde bir anlayış vardır, örneğin biyolojinin fizikten, psikolojinin genetikten özerk olması gibi. Bu özerklik konusunda canınızı sıkan şey nedir? Görüşlerin evrimini ya da korkulan memleri baz alarak düşünmek neden yanlış olsun?

M.E.: Özerklik meselesini, yanlış bağımlılıklar yaratarak bulandırıyorsun. Elbette kültür bir yere kadar herhangi bir bireyin psikolojisinden bağımsızdır. Ancak kültür bireylerin dışında bir olgu değildir. İnsanlar sadece biyolojik ve psikolojik varlıklar değildir; aynı zamanda kültürel etken olma nitelikleri de vardır. Mem bahsinde geçen özerklikle ilgili sorun, faal haldeki biyolojik-psikolojik-kültürel etkenin ortadan kaybolmasıdır. Bu olamaz. Düşünceler yaratılıp işlenir, grupların ve bireylerin gelişiminin bir parçası olarak tekrar üretilir, ayrıca bu sosyokültürel gelişim süreçleri de görüşlerin aktarılabilirliğine, içeriğinin doğruluğuna ve aktarım biçimine etki eder.

I.M.: Fakat aktarımın yeniden yapılandırmaya gerek olmayan bir yanı, yani her şeyin kopyalandığı bir yanı da bulunabilir. Genetik sistem ile simgesel sistemler arasında ilginç benzerlikler olduğunu kabul etmiştiniz. Bu benzerliklere ne diyorsunuz? Elbette bir önemleri vardır.

M.E.: Açık benzerliklerden biri genetik sistem ile kimi simgesel sistemlerdeki (örneğin dil gibi) parçalı düzenleniştir. Bu düzen, inanılmaz zenginlikte varyasyon üretilmesini mümkün kılar. Fakat daha önemli olan bir benzerlik, hem genetik hem de simgesel sistemlerin kullanılan bilgi yerine saklı bilgiyi (ifade edilmeyen genler, hayata geçirilmeyen düşünceler) aktarabilmesidir. Bilginin parçalı düzenlenişi ve fiilen kullanılmayan bilginin aktarılabilmesi, genetik sistem ile simgesel sistemin her ikisinden de kaynaklanan zengin içerikli evrimin altında yatan neden olabilir. Varyasyonun aktarımı fiilen sergilenmekten ve ifade edilmekten ayrı bir süreç olarak işlerse, ileride kullanılabilecek bir varyasyon rezervuarının oluşması mümkündür. Durum gerçekten çelişkilidir, çünkü o an için işlevsiz ve ifade edilmeyen varyasyonların aktarımı söz konusudur, yani o anki kullanımları yerine geleceğe dair potansiyelleri aktarılır. Genetik sistem ile simgesel sistemlerin bu kadar büyük, çeşitlilik içeren evrimsel etkilere sahip olması böylece mümkündür! Ancak iki sistem arasındaki farkların benzerliklerden daha fazla olduğunu tekrar vurguluyoruz. Mem sempatizanları bile bunu kabul etmektedir.

I.M.: Mem görüşünün bana da cazip geldiğini itiraf ediyorum. Çok yalın, ama bununla birlikte sezgisel değil, yani anlamak için bilinçli bir düşünsel çaba istiyor. İşe yaramasını gerçekten isterdim. Şimdi de mem özelliği *taşımayan* bir şeyi ele alalım ve 4. bölümün sonunda anlattığınız gerbil soylarının davranışlarına geri dönelim. Bakalım bu olayı memlere dayanarak açıklayabilecek miyim. Eğer bu tuhaf örnekte memlerin işe yaradığını gösterebilirsem, memler her durumda geçerli olacaktır. Gerbillerin her neslinde, annenin hormon durumu, yavruların cinsiyet oranı, embriyoların gelişim süreçleri arasında bir etkileşim görüldüğünü söylemiştiniz. Saldırgan anneler daha çok erkek yavru dünyaya getirir, yani bu batında doğan dişi yavrular daha fazla testesteron hormonuna maruz kalmıştır, bunlar da büyüdüklerinde doğurdukları erkek sayısı fazla olan saldırgan dişiler haline gelir, falan filan. Bu gelişim paketinin bir parçası olarak dişilerin beyninde gerçekleşen kimi değişimlerin aktarıldığı açıktır. O halde neden sistemin bu bileşenine, değişime uğramış beyin devrelerine, yani memlere odaklanmayalım?

M.E.: Evet, sinir sistemindeki değişiklikler her nesilde tekrar oluşturulmaktadır. Fakat gelişim sırasındaki hormon yoğunluklarıyla diğer fizyolojik değişimlerin de başına gelen budur. Bizim bakış açımız için bu güzel bir örnek, çünkü hayvan fizyolojisinin sadece bir özelliğine odaklanmanın ne kadar aptalca olduğunu gösteriyor. Öğrenme söz konusuysa, sinir sisteminin ayrıcalıklı bir yeri vardır, fakat aslında bu sistemin diğer sistemlerle güçlü bir bağlantısı bulunur, çeşitli etkileşim ile iki yönlü kontrol mekanizmaları mevcuttur. Gerbil örneği, sinir sistemi ile başka sistemler arasındaki sıkı bağı gösteriyor. Burada sinir sistemini tek başına ele almak biyolojiye yakışmaz.

I.M.: Tamam, belki de bu örneği kullanmaya çalışmak aptalcaydı, çünkü hayvan fizyolojisinin çeşitli özellikleri gerçekten sıkı bir birlik meydana getiriyor. Şimdi daha gevşek bir birliğe, kültürel sistemlerin özerk olan özelliklerine bakalım. Eşleyici-araç ayrımı ciddiye alınırsa, eylemlerin taklidiyle çoğalan mem görüşünün sorunlarla karşılacağını görebiliyorum, çünkü araç memi dönüştürebilir. Kendimi belirli bir taklitçilik ya da kopyalamayla türüyle, yani üründen çok direktiflerin, kekin değil tarifin, müziğin değil notaların gerçekten otomatik olarak kopyalandığı örneklerlerle sınırlamama izin verin. Bu türdeki anlamdan yoksun ve otomatik kopyalamayı neden "kopyalama", ögelerini de "eşleyici" ile "mem" olarak adlandırmayalım ki?

M.E.: Bunu yapabilirsin, fakat yine de başına bir sürü dert açılır. Örneğin yazıyla aktarılan hikâye şüphesiz bir mem olabilirdi. Bununla birlikte, aynı hikâye ağızdan ağıza aktarılırsa, mem değildir, çünkü aktarımı çeşitli faal öğrenme süreçleri içerir ve yerel hayata uyarlanırken de bilinçli değişiklikler gerçekleşir. Yani bu, memin yalnızca özgün aktarım biçimiyle tanımlanması gerektiği anlamına gelir. Fakat daha büyük bir sorun, görüşlerin, davranışların, becerilerin vesairenin aktarımında eşzamanlı ve birbirleriyle etkileşim için-

de olan farklı öğrenme süreçlerinin yer almasıdır. Yalnızca bir özelliğe odaklanmakla çok yol alamayız. Simgesel aktarımın otomatik ve mekanik olmayan yönleri, yani güdümlü ve faal olarak yapılandırılmış özellikleri kültürel varyasyonların yaratılıp oluşturulmasında en baskın ve en ilginç özelliklerdir. Bu özellikler çoğunlukla da görmezden gelinip yok sayılır.

I.M.: Yani kültürel evrimin topluluk genetiğinin ya da epidemiyolojinin araçlarıyla modellenemeyeceğini mi düşünüyorsunuz? Basit kültürel evrim modelleri olduğunu ima etmiştiniz.

M.E.: Bazı şeyler modellenebilir. Alışkanlıkların frekansı ve doğasındaki değişimler betimlenip izlenebilir, örneğin nesiller boyunca balık köftesi yemek gibi. Fakat yapay şekilde yalıtılmış bu "birimin" değişim şablonunu sadece tarif etmenin yanında anlamak da istiyorsanız, bu işe psikoloji, antropoloji ve sosyolojinin de dahil olması gerekir. Bu arada aynısı hayvan kültürleri için de geçerlidir. Hayvanların psikolojisi ve sosyolojisi anlaşılmadan pek bir yere varılamaz.

I.M.: Kültürel evrim yararlı bir terim midir diye artık merak etmeye başladım! Kültürel evrimi, nesilden nesile toplumsal yollarla aktarılan davranışların frekansı ile doğasındaki değişimler olarak tanımlamıştınız. Bununla birlikte, son derece karmaşık toplumsal sistemlerde, toplumsal yollarla aktarılan bütün bu davranışları bireylerin ve grupların görüşlerine ve icraatlarına uyarlamak için bunlar yeniden oluşturuluyor, ayarlanıyor ve değiştiriliyorsa, bu tanımın anlamı nedir? "Kalıtımla aktarılan" nedir? Tam olarak neyin frekansı değişiyor? Seçilim tam olarak nedir? Bu direktifli ve yapıcı süreçlere daha büyük rol verildikçe, gerçekten de Darvinci evrime dair kanılarımıza uygun bir şeyden bahsettiğimiz konusunda kafam daha çok karışıyor.[29]

M.E.: Muhtemelen farkında değilsin, fakat bir önceki bölümde Dobzhansky'nin biyolojik evrim tanımının üzerine kurduğumuz ve hayvanların kültürel evrimi için kullandığımız tanımı örnek aldık. Dobzhansky, Modern Sentez'in kurucularından biriydi ve evrimi toplulukların genetik içeriğinde zamanla gerçekleşen değişim olarak tanımladı.[30] Elbette onun tanımı ile bizim türettiğimiz tanım çok genel ve şematiktir. Elbette evrim, kimi birim ya da süreç varyantlarının frekanslarındaki değişimden daha fazlasını içerir. Bununla birlikte, bu değişimler ekolojik ve toplumsal sistemin bütünündeki etkileşimler sonucunda şekillenmiş olsa bile kültürel değişim esnasında toplumsal yollarla öğrenilen davranışların frekansı hem artar hem azalır. Bu tanımın kesinlikle çok yüzeysel olduğunun farkındayız: bu işte görev alan gerçek süreçlerden

---

[29] I.M. Fracchia ile Lewontin'in "Does culture evolve?" (1999) makalesinde betimledikleri görüşten bahsediyor; onlar bu makalede, tarihsel değişimin herhangi bir anlamda evrimsel bir değişim olmadığını söylemişlerdi.

[30] Dobshanzky'nin evrimi "toplumların genetiğinin içeriğindeki değişim" olarak tarif etmesi için bkz. *Genetics and the Origin of Species*, 1937, s. 11.

hiç bahsedilmez, yani değişimlerin doğası ile rolü, varyasyonların yaratılması, toplumsal ve kültürel bütünün bir parçası olarak davranışların iletilip geliştirilmesi hakkında hiçbir şey anlatılmaz. Yapıcı kültürel evrimin ne olduğu hakkında bize pek bir şey söylemez, aynı şekilde Dobzhansky'nin gen temelli evrim tanımı da genetik evrimin gerçek süreçlerine fazla ışık tutmaz. Kişinin evrim görüşü *Yeni* Darvinci düşünceye dayanıyorsa, –yani aktarım sürecinde değişmeyen, üretilme ile yaygınlaşma ihtimalini değiştiren etkenler bağlamında gelişigüzel ortaya çıkan ayrı birimlerin üzerindeki seçilim temel alınarak düşünülüyorsa– o halde tarihsel ve kültürel değişimleri "evrim" olarak adlandırmak, bu terimin yanlış kullanımı gibi görülebilir.

I.M.: Kültürel evrimin ne basit bir varyasyon/seçilim ne de içsel gelişim yasaları tarafından yönlendirilen bir süreç olduğunu, bunun yerine tüm sosyokültürel sistemlerin değiştiği bir tür yapılanma süreci olduğunu söylüyorsunuz sanırım. Kültürel evrimi tanımlarken, her olayın yerel toplumsal ve kültürel sistemlerde derinlere gömüldüğünü, bu yüzden de her sistemin tarihte kendine özgü bir yeri olduğunu ima ediyorsunuz. Her şey eşsizdir, yani genelleme yapılamaz. O halde ne diyebilirsiniz? Bana öyle geliyor ki her kültürel değişim için zengin ve "hacimli" bir tanım yapabilir, fakat genellemelere gidemezsiniz. Bu tarihsel değişimleri "evrim" olarak adlandırmanın gerekçesi nedir?

M.E.: Her örneğin eşsizliğiyle ilgili savınız, kültürel evrime özgü değildir. Herhangi bir bitkinin ya da hayvanın evrimini yakından incelemek insanı benzer sonuçlara götürebilir. Genetik evrimin her örneği eşsiz bir ekolojik ve toplumsal ortamda oluşur. Organizmalar yaşam alanının özelliklerini ve seçilim şekli gibi evrimlerinde söz sahibi olabilecek diğer her türlü faktörü etkiler. Yakından incelemek, değişim sürecinin eşsiz özelliklerini öne çıkarmak için idealdir, fakat genel niteliklerin gözden kaçmasına sebep olabilir.

I.M.: O halde, sözüm ona kültürel evriminizdeki genel özellikler nelerdir?

M.E.: İlgilendiğimiz noktalar, tek adımda ortaya çıkmayan, ama biriken tarihsel süreçlerin sonucunda oluşan karmaşık kültürel uygulamalardır. Bu tür karmaşık kültürel uygulamalarda bizler tarihsel değişimler sırasında kültürel uygulamaları olgunlaştıran kültürel varyantların bir tür seçilimle elde tutulduğu varsayımına karşı söylenebilecek herhangi bir alternatif seçenek göremiyoruz. Elbette kültürel değişimlerin nasıl gerçekleştiğini ve nasıl yerleştiğini anlamamız gerekiyor. Bu süreçler geçerli birtakım bilişsel ve toplumsal psikoloji kuramlarına, toplumsal sistemlerin dinamiklerini ve mantığını anlamaya dayanıyor olmalı. Bu alanların her birine dair sağlam kuramlar vardır, fakat bunlar genel bir tarihsel kültürel değişim kuramında birleştirilmezler. Bu tür bir genel kuramın ya da kuramlar birliğinin meydana getirilebileceğine inanıyoruz. Elbette her örnekte, bu kuramlar ile eşsiz ve şarta bağlı toplumsal, kültürel durumlar arasında bir bağlantı kurmak gerekecek.

I.M.: Göreceğiz, ayrıca bu konuda gerçekten şüpheliyim! Kültürel değişimde şarta bağlı, eşsiz olına düzeyi bana, anlattığınız diğer evrim sistemlerine kıyasla yüksek gibi göründü. Madem sosyolojiden bahsediyoruz, sosyolojik bir soru sormama izin verin. Sürekli bahsedip durduğunuz bu direktifli, yapıcı özellikler, sizin de kabul ettiğiniz gibi bir tür Lamarckçı kültürel evrim anlamına geliyor. Lamarckçılık kültür alanında kabul görüyor mu?

M.E.:Günümüzde birçok kişi (herkes değilse de) kültürel evrimin en azında bir parça Lamarckçı bileşenleri olduğu konusunda hemfikirdir. Bu düşünce çizgisinin köklü bir geleneği vardır; Herbert Spencer'dan başlayıp Peter Medawar üzerinden Stephen Jay Gould'a uzanır. Medawar, Gould ve diğer birçok kişi Lamarckçı ögelerin kültürel evrimi çok farklı bir evrim türü haline getirdiğini fark ettiler, çünkü Yeni Darvinciliğe, edinilmiş bilgilerin kalıtımını eklemek evrim sürecini dönüştürmektedir. Simgesel sistemler aracılığıyla bilgi edinip aktarmak, hem iç hem de dış yapılandırma süreçlerini içerir, ki bunlar da evrim dinamiklerini değiştirir. Aktarım, kalıtım, varyasyon birimi gibi temel kavramlar yeniden değerlendirilmelidir, çünkü Lamarckçı yaklaşım kalıtım kavramına sadece bireylerin gelişiminin değil aynı zamanda toplumsal ve kültürel sistemlerin gelişiminin de bir özelliği olarak davranılmasını gerektirmektedir.

I.M.: Direktifli ve yapıcı dediğiniz süreçlerin rolü, kalıtımın dört boyutundaki yolculuğunuzda ilerledikçe daha da önemli bir hale geliyor sanki. Bana kalırsa, kültürel evrim söz konusu olunca sadece Lamarckçı değil, üç kat Lamarckçısınız! Simgesel varyasyonlar üç yola sapıyor: hedeflenmiş, yapılandırılmış ve geleceğe yöneltilmiş! Bununla birlikte, herkesin kültürel değişimin Lamarckçı olduğunu kabul etmediğinden bahsetmiştiniz. Lamarckçılığın karşısındaki savlar nedir?

M.E.: Etiketler ile "izm"ler her zaman kesin değildir, yani kültürel değişim süreçlerine uymayan Lamarckçılık tanımlarına rastlamak zor değil. Örneğin Amerikalı bilim felsefecisi David Hull, memetikte bile Lamarckçılık görüşünün kavramsal olarak hatalı olduğunu düşünüyor.[31] Bunun sebebi memlerin "edinilmediğini" düşünmesi değildir. Aksine, Hull'a göre memetikler edinilmiş memlerin kalıtımıyla *ilgilidir*, fakat Lamarckçı evrim edinilmiş fenotip özelliklerinin eşleyicilere aktarımını gerektirir, yani bir sonraki nesilde edinilmiş özellik, değişmiş eşleyicinin fenotipin gelişimi üzerindeki etkileri sayesinde ortaya çıkacaktır. Hull'un "mem" anlayışında memler fenotipe değil genlere benzedikleri için, mem edinmek, edinilmiş karakterlerin Lamarckçı kalıtımı sayılınaz, çünkü mem bir karakter değildir. Weismannvari bir Lamarckçılık görüşüdür bu. Bununla birlikte, çoğu biyolog için kalıtım, Ernst Mayr'ın deyişiyle "yumuşak kalıtım"sa, yani kalıtım malzemesinin (sürecinin) nesilden nesile sabit

[31] David Hull'un Lamarckçılıktaki konumu için bkz. Hull, "Taking memetics seriously: Memetics will be what we make of it", 2000.

kalmadığı, çevrenin ya da organizmanın eylemlerinin etkisiyle değişebildiği bir durumdaysa, Lamarckçı kalıtım niteliği kazanır.[32] Hull durduğu yer itibarıyla azınlıktadır, hatta memciler arasında bile azınlıktır. Daha önce dediğimiz gibi, kültürel evrimin Lamarckçı yanı olduğunu ileri sürmek biyologlar arasında ağır bir günah değildir. Birçoğu kültürel evrimde yapılandırıcı, Lamarckçı bir öğenin varlığını kabul eder.

I.M.: İnsan kültürünü ve davranışlarını genlerle bağdaştırmaya çalışan evrim psikologlarının, bu Lamarckçı süreçler konusunda çok hevesli olmadıklarını da tahmin ediyorum. İtiraf etmeliyim ki insan psikolojisine dair zihin modülleri görüşü beni hayli şaşırttı. Genler ile fenotip arasındaki basit neden-sonuç ilişkisi varsayımından bir adım geriye atılmış gibi geldi bana. İnsanların hâlâ böyle düşündüğüne inanmakta zorlanıyorum. Öjenizmin korkunç sonuçlarının bilimcilere ders olduğunu sanıyordum. Günümüzdeki bilimcilerin erkekler ile kadınlar arasındaki kültürel farkları genetik yollarla evrimleşmiş psikoloji mekanizmalarına atfetmelerine de inanamıyorum.

M.E.: Bazıları bunu yapıyor. Fakat evrim psikologlarının farklı insan topluluklarının başarılarının arasındaki farkların genetik farklardan kaynaklandığını iddia etmediklerini anlamalısın. Onlar ırkçı değil; tüm insanlarda ortak olan *evrensel bir insan doğasından* bahsediyorlar. Her kültürde var olan davranış ve psikoloji niteliklerinin, genetik seçilime uğramış ve az çok yalıtılmış zihin modüllerinden kaynaklandığına inanıyorlar. Bu yaklaşım, erkek ile kadınların arasındaki yaratıcılık farklılığı gibi gözlenmiş sosyopsikolojik unsurlara bu şekilde açıklama getirdikleri anlamına gelmez. Onlara kadınların yaratıcılık ürünlerinin son yüzyılda en az yüz kat arttığını gösterirsen bugünün "eşit" toplumlarında bile verim konusundaki eşitsizliğin hâlâ sürdüğünden bahsederler. Sonra da birçok hayvan türünde erkeklerin büyük renkli kuyruklar, incelikli danslar vesaire gibi abartılı ve yaratıcı kur davranışlarında bulunduğunu, ama dişilerin bunu yapmadığını anlatırlar. Yani basitlik ilkesinden faydalanarak, aynı evrimsel sürecin –seçici dişiler tarafından erkeklerin etkileyici davranışlarının seçiliminin– insanların erkeklerince daha fazla gerçekleştirilen kültürel üretimi açıkladığını ileri sürerler. Bu savın stratejisi, bizimle diğer hayvanlar arasındaki narin biyolojik karşılaştırmayı kullanmaktır, ki bu karşılaştırma kültürel toplumsal evrimin dinamiklerini ve karmaşıklığını göz ardı etmektedir. Elbette onlar iyi insanlardır ve insanlığın günümüzde yaşadığı adaletsizliklerin, karşı çıkılabilecek noktaların toplumsal koşulları değiştirerek iyileştirilebileceğine inanırlar, ancak bu genetik yapımızla o devrimi yapmanın zor olduğunu iddia ederler.

I.M.: Fakat bu modüllerin bazıları, yani şu psikolojik adaptasyonlar kula-

---

[32] Mayr'ın yumuşak kalıtım tanımı için bkz. Mayr, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, 1982, s. 959.

ğa mantıklı geliyor. Toplumsal farkındalık yaşamlarımızın o kadar merkezinde ki, insanların toplumsal kurallar söz konusu olduğunda sonuç çıkarma becerilerinin, toplumsal olmayan kuralların söz konusu olduğu duruma göre daha iyi oluşunun evrimleşmiş modüllerle açıklanması bana geçerli geliyor.

M.E.: Belki, fakat elimizde yedek güçler de var. Bu konuyu incelemenin başka yolları da vardır. Bir soy yeterince uzun süre toplumsal bir hayat sürmüşse, bizim primat soyumuzda olduğu gibi, doğal seçilimin toplumsal durumları ve ilişkileri dikkate alıp hızla öğrenerek değiştiren bir zekâ oluşturması olasıdır. İnsanların sonuç çıkarma yeteneği geliştikçe, bu yeteneği toplumsal bir bilince sahip olarak uyguladıkları iddiasında bulunabilirsin. Başka bir deyişle, primatların özellikle toplumsal uyum sağlamak konusundaki genel eğilimleri, türün genel zekâ seviyesi yükseldikçe kaçınılmaz olarak uslamlama yeteneğine yansımıştır. Fakat bu Tooby ile Cosmides'in iddiası değildir. Onların iddiası, aldatmacaları saptayan modülün insanlara özgü olduğu, Pleistosen döneminde ayrı bir bilişsel bölme olarak evrimleştiğidir; yani primatların *genel* sosyal farkındalıkları, daha iyi bir *genel* uslamlama yeteneğiyle birleşmenin sonucunda gerçekleşmemiştir. Az önce bahsettiğimiz açıklamanın doğru olduğunu ileri sürmüyoruz, sadece bu olasılığın da cidden düşünülmesi gerektiğini söylüyoruz.

I.M.: Yani birbirinin içine geçen karmaşık yapılarınızı tercih ettiğinizi söylüyorsunuz, mümkün olan en az sayıda modül bulunmalı ve kültürel birimler pek de bağımsız olmamalı. Ama diğer yaklaşımlardan da bazı yararlı görüşleri alamaz mısınız?

M.E.: Memcilerin kültürel evrimde algısal, duygusal ve bilişsel eğilimlerin rolüne yaptıkları vurgunun çok önemli olduğunu düşünüyoruz. Büyük çapta kültürel evrimin, beynimizin eğilimlerine uyan kültürel uygulamaların icadını içerdiğini de kabul ediyoruz. Örneğin bahsettiğimiz rakam sistemlerindeki değişim, Roma rakamlarından Arap rakamlarına geçiş, bu tür bir ayarlamayı çok iyi yansıtmaktadır. Ayrıca belirli davranışların ve düşüncelerin neredeyse kendiliğinden yayılmalarına yol açan psikolojik eğilimlere odaklanmanın bazı durumlarda faydalı olduğu konusunda hemfikiriz. Bunun dışında evrim psikolojisi çalışanların iddia ettiği gibi, belirli şeyleri öğrenmeyi kolaylaştıran genetik seçilim sonucu oluşmuş eğilimler olabileceğini ve bunların kültürün evrimsel bazlı açıklamasına dahil edilmesi gerektiğini de kabul ediyoruz. Fakat her durumda, hatta en aşırı örneklerde bile, en üst noktada fikirleri ve uygulamaları yaratanın etken öge, yani bireyler ile gruplar olduğunu düşünüyoruz. Bu yüzden eğilmemiz gereken konu, toplumsal, kültürel yapılandırma süreçleri olmalıdır.

I.M.: Etkileşimlerin korkunç düğümünü tanımladınız, fakat korkarım ki yeterince etkileşimli değiller. Bundan sonra nelerden bahsedeceksiniz? Dört boyutu da anlattınız. *Her* boyutta da evrime benzer bir şeyler gerçekleşiyor, bunu kabul ediyorum. Fakat aralarında nasıl bir ilişki var? Bizler dört muntazam ve ayrı boyuttan oluşmuyoruz; darmadağın bir bileşiğiz! Evrimleşen de

bu bileşiktir!

M.E.: Son kısımda, dağılan parçaları tekrar bir araya getireceğiz. Gelecek üç bölümde çabamız bu yönde olacak, konuları bir düzene sokmaya çalışacağız. Ama şimdi, şu ana dek kalıtımın dört boyutuyla ilgili söylediklerimizin bir kısmını özetleyeceğiz.

PERDE ARASI: ÖZET

III. kısımda, geride kalan altı bölümde anlattığımız dört bilgi aktarımı sisteminin arasındaki etkileşimi inceleyeceğiz. Şimdiye kadar çok geniş bir konuyu işlediğimiz için, dört sistemde göze çarpan özelliklerin bir özetini ve karşılaştırmasını vermek faydalı olabilir. Aşırı tekrardan kaçınmak adına, iki tablo oluşturduk. İlk tablo kalıtım ile evrimin dört boyutunda bilgiyi çoğaltma ile çeşitlendirme yollarını tarif ediyor. Bu tablo şunları içerir:

1. Bilginin organizasyonu parçalı mı (birimler tek tek değiştirilebilir) yoksa bütünsel mi (bütün yok edilmeden bileşenlerine müdahale edilemez);
2. Özellikle bu bilgi türünü kopyalamaya adanmış bir sistem var mı;
3. Bilgi saklı kalabiliyor mu, yani kullanılmadığı halde aktarılıyor mu;
4. Bilgi yalnızca yavrulara mı aktarılıyor (dikey) yoksa komşulara da geçiyor mu (yatay);
5. Varyasyonlar sınırsız mı ve sayısız varyasyon oluşturabilme imkânı var mı; yoksa sınırlı ve az sayıda farklılık mı aktarılıyor.

Bu tür tablolar her zaman kesin değildir, çünkü biyolojide olguları farklı sınıflara ayırmak nadiren mümkündür. Daha önce farklı epigenetik sistemlerin örtüştüğünü, ayrıca hayvanların dış görünüşünün gelişimini etkileyip iletilebilen maddeleri epigenetik kalıtım sistemlerine yerleştirirken, hayvan davranışlarını etkileyen maddeleriyse ayrı bir sınıfa sokmanın bir parça keyfi olduğunu söylemiştik. Aynı zamanda tablolarda ayrıntı vermek yerine "çoğunlukla" ve "bazen" gibi kelimeler geçer. Örneğin genetik sistemde aktarım yönünün "çoğunlukla dikey" olduğunu söylüyoruz. Bu, "DNA'nın bireyden bireye çeşitli taşıyıcılarla ya da doğrudan içine almayla aktarıldığı muhtemelen nadir durumlar dışında genetik aktarım ökaryotlarda dikeydir; bakterilerde ve diğer prokaryotlarda yatay aktarım oldukça yaygın ve evrim açısından da önemli olabilir, ama yine de ne kadar sık görüldüğüne dair elimizde yeterli veri yok" demenin kısa yoludur.

Tabloların yetersiz kaldığı yerler olabilir, yine de benzerliklerin ve farklılıkların altını çizmenin yararları vardır. Bu şekilde bakıldığında, genetik ve simgesel kalıtım sistemlerinin ne kadar benzeştiği görülür. İkisinde de varyasyonlar

Bilginin çoğaltması

Kalıtım sistemi	Bilginin düzenlenişi	Adanmış kopyalama sistemi	Saklı (dışa vurulmayan) bilgi aktarımı?	Aktarımın yönü	Varyasyonların ölçeği
Genetik	Parçalı	Evet	Evet	Çoğunlukla dikey	Sınırsız
Epigenetik					
Kendini sürdüren döngüler	Bütünsel	Hayır	Hayır	Çoğunlukla dikey	Döngü seviyesinde sınırlı, hücre seviyesinde sınırsız
Yapısal kalıplar	Bütünsel	Hayır	Hayır	Çoğunlukla dikey	Yapı seviyesinde sınırlı, hücre seviyesinde sınırsız
RNA susturması	Bütünsel	Evet	Bazen	Dikey, bazen de yatay	Tek RNA kopyası seviyesinde sınırlı, hücre seviyesinde sınırsız
Kromatin işaretleri	Parçalı ve bütünsel	Evet (metillenme için)	Bazen	Dikey	Sınırsız
Organizma düzeyinde gelişimsel miras	Bütünsel	Hayır	Hayır	Çoğunlukla dikey	Sınırlı
Davranışsal					
Davranış etkileyen maddeler	Bütünsel	Hayır	Hayır	Hem dikey hem yatay	Tek bir davranış düzeyinde sınırlı, yaşam tarzı düzeyinde sınırsız
Taklitçi olmayan toplumsal öğrenme	Bütünsel	Hayır	Hayır	Hem dikey hem yatay	Tek bir davranış düzeyinde sınırlı, yaşam tarzı düzeyinde sınırsız
Taklitçilik	Parçalı	Muhtemelen	Hayır	Hem dikey hem yatay	Sınırsız
Simgesel	Parçalı ve bütünsel	Evet, birkaç tane	Evet	Hem dikey hem yatay	Sınırsız

parçalıdır; ikisi de sık sık saklı bilgileri aktarabilir; ikisinde de varyasyonlar fiilen sınırsızdır. Doğal seçilim ile diğer süreçler tarafından ayıklanıp düzenlenen büyük miktarda kalıtsal bilgi sağladıkları için bu özellikler, her iki aktarım sistemine de muazzam bir evrim potansiyeli sunmaktadır. İlk tablo aynı zamanda, genetik ile epigenetik sistemlerde bilgi aktarım yönünün esasen dikey olduğunu, yani bilginin anne babadan döle geçtiğini, ama diğer sistemlerde hatırı sayılır bir yatay aktarım, yani komşulara ve yaşıtlara bilgi geçişi olduğunu gösteriyor. Aslında bilgi akışının yönünde bir tür sıçrama görülüyor. Davranış sistemlerine ve toplumsal öğrenmeye doğru ilerledikçe yatay aktarım miktarı çok daha yaygınlaşıyor. Bu durum seçilimin etkilerini belirgin şekilde değiştirmek üzere dengeyi bu sistemlerden yana bozarken, aynı zamanda davranışlar ya da simgelerle aktarılan bilgiye dayanan değişimlerin evrim açısından değerlendirilmesinde yeni konuların (yatay aktarımın neden, nasıl ve ne zaman gerçekleştiği gibi) hesaba katılması anlamına gelir.

İlk tablo bilginin doğası ve çoğaltılmasına odaklanmışken, ikincisi bilgi yaratmanın ve aktarmanın Lamarckçı taraflarını özetlemektedir. Bu tablo yaratılan varyasyonlara dair şunları gösterir:

1. Körlemesine ("gelişigüzel") mi yoksa belirli eylemler veya işlevler için hedeflenmiş mi;
2. Gelişim süzgeçlerinden geçip aktarımdan önce değişime uğruyor mu;
3. Doğrudan planlamayla mı oluşturuluyor;
4. Farklı çevre nişleri inşa ediyor mu.

Bizler genetik diyarından ayrılıp epigenetik bölgesine, davranışlara ve kültüre doğru ilerledikçe varyasyon yaratıp aktarma sürecinin direktifli yanlarının daha baskın ve daha çeşitli hale geldiği bu tablodan açıkça anlaşılıyor. Genetik sistemde çeşitli yorumlayıcı mutasyon türleri sayesinde bir parça hedefe yönelik davranılsa bile, gametojenez (gamet oluşumu) sırasında hücreler seçilim yüzünden ayıklansa bile, direktifli süreçlerin payı nispeten kısıtlıdır. Epigenetik sistemlerde hedefli hareket etme kavramı çok daha belirgindir. Çoğu epigenetik varyasyon tetiklenir, ayrıca kromatin işaretlerinin, kendini sürdüren döngülerin ve RNA susturumunun dış sinyallerden nasıl ve ne kadar etkileneceğini, genetik ağlar ile hücre ağlarının düzenleyici özellikleri belirlemektedir. Hücrelerin ya da organizmaların bir sonraki neslinde hangi varyantların üretileceği, gelişim sisteminin özelliklerine ve hücre varyantlarının arasındaki seçilime bağlıdır.

Davranışsal aktarımda, hem hedefli hareket etme hem de yapılandırma iyice öne çıkmaktadır. Varyasyonlar, evrimleşmiş zihinsel yatkınlıkların öğrenilecek şeyleri sınırlaması bağlamında hedeflenmiştir. Bu varyasyonlar, toplumsal ilişkilerin doğası tarafından kısıtlanıp yönlendirilen deneme yanılmalarla ve çeşitli toplumsal öğrenme tipleriyle oluşturulur. Simgesel sistemle aktarı-

Aktarılan varyasyonların hedeflenmesi, yapılandırılması ve planlanması

Kalıtım sistemi	Varyasyon hedeflenmiş mi (üretimde belirli bir eğilim var mı)?	Varyasyon, gelişim sırasında ayıklanmaya ve değişime maruz kalıyor mu?	Varyasyon doğrudan planlamayla mı oluşturulmuş?	Varyasyonlar, seçici çevreyi değiştirebilir mi?
Genetik	Genelde hayır, gelişim ile çeşitli yorumlayıcı mutasyon türlerinin parçası olan güdümlü varyasyonlar istisnadır.	Çoğunlukla hayır; yine de anlatımı gerçekleştirilmiş genetik değişiklikler, eşeyli ya da eşeysiz üreme öncesi hücrelerin maruz kaldığı seçilimi atlatmak zorunda kalabilir	Hayır	Sadece genlerin, bütün epigenetik, davranışsal ve kültürel özellikleri etkilediği ölçüde
Epigenetik	Evet; harekete geçirici özel sinyallere tepki olarak büyük miktarda epigenetik varyasyon üretilir	Evet; üremeden önce hücreler seçilime uğrayabilir; mayoz ile embriyojenezin ilk aşamaları sırasında epigenetik özellikler değiştirilebilir ya da tersine çevrilebilir	Hayır	Evet; çünkü hücre faaliyetlerin ürünleri hücrelerin, komşularının, döllerinin yaşadığı ortamı etkileyebilir
Davranışsal	Evet; duygusal, bilişsel ve algısal eğilimler yüzünden	Evet; hayvanın yaşamı boyunca davranışlar seçilime uğrar ve değişir	Hayır	Evet; yeni ortaya çıkan toplumsal davranışlar ile gelenekler hayvanların yaşadığı toplumsal koşulları, bazen de fiziksel koşulları değiştirir
Simgesel	Evet; duygusal, bilişsel ve algısal eğilimler yüzünden	Evet; birçok seviyede ve birçok şekilde	Evet; birçok seviyede ve birçok şekilde	Evet, çok yaygınlıkla; hayatın toplumsal, fiziksel koşullarını etkileyerek

lan varyasyonlar sayesinde, ailelerin, meslek gruplarının, toplulukların, devletlerin, ayrıca sanatta, ticarette, dinde vesairede üretilen her şeyi etkileyen diğer grupların toplumsal karmaşıklığına doğru dev bir adım atılmıştır. Yapılandırma ise varyantların üretilmesinde önemli bir görev üstlenir, bununla birlikte simgesel sistemlerin kendilerine gönderme yapma niteliği bulunduğu için, sistemlerin kuralları güçlü bir süzgeç işlevi üstlenmiştir. Simge kullanma yeteneğinin mümkün kıldığı bu önemli ve benzersiz beceri sayesinde insanlar, geleceğe dair varyantları zihinlerinde yapılandırıp aktarabilirler.

İkinci tablonun son sütunu, seçilimin gerçekleştiği nişin inşa edilişinde farklı kalıtım sistemlerinin öneminin ölçüsünü gösteriyor; ki III. kısımda bu konuya daha fazla eğileceğiz. Organizmalar, kendi yaşamlarına ettikleri gibi yaşadıkları ortama da soylarının gelişimi ve seçilimini etkileyecek şekilde müdahale edebilir. Gezegenemizin en eski sakinleri bakteriler ve mavi-yeşil algler (siyanobakteriler) bile ekoloji mühendisleri olarak nitelenebilir, çünkü metabolizmalarının ürünleri çevreye sızarak, etraflarını dönüştürür, böylece komşuları ve yavrularının yaşadığı seçilmiş ortam değişmiş olur. Daha yüksek seviyeli organizmalara bakacak olursak, İsrailli kara sıçanların beslenme alışkanlıklarını değiştirip Kudüs'teki çam ormanında yaşamaya başlayarak kendileri ve yavruları için yeni bir yaşam alanı oluşturduklarını hatırlayın. Çok daha ünlü bir örnek, kunduzların kurduğu barajlardır. Barajların soy üzerindeki etkisi uzun vadeli olabilir. Bu "kalıtsal" barajlar yeni kunduz soylarının içinde yaşadığı çevredir, üstelik barajdaki değişimler sadece yakında yaşayan bireyleri etkilese de, birçok nesil boyunca birikirler. İnsanların simgesel kültüründe, seçici ortamı inşa etme yeteneği çok daha büyüktür, genellikle birçok nesil boyunca sürerken, uzaktaki bireyler ile toplulukları da etkiler. Bu tür ekolojik, toplumsal yapılanmanın etkisi büyük olabilir. Jared Diamond, insan göçünün en önemli özelliklerinden bazılarının, yani sömürgeleştirme ile son onbeş bin yıldır devam eden köleleştirmenin, evcilleştirme sürecinin bir sonucu olduğunu söyler; evcilleştirme sayesinde belirli hayvan ve bitki türleri insan nişinin gerekli ögeleri haline gelmiştir.[1] Düşündüğümüzde, kendi algımız da dahil, insan dünyasında müdahale edilmemiş hiçbir taraf olmadığı açıklığa kavuşuyor. Örneğin yazılı simgeleri kullanmanın düşüncelerimizi ve algımızı değiştirmesi kaçınılmazdı, çünkü etkili bir şekilde yazıp okumak bilgileri hafızada tutma süremizi uzatırken, uslamlama yetimizi de geliştirir.

Dört kalıtım sistemi de, organizmanın çevresiyle etkileşimini yansıtan bil-

---

[1] Jared Diamond *Tüfek, Mikrop ve Çelik: İnsan Topluluklarının Yazgıları* (1997) adlı eserinde ana kültürel yeniliklerin ortaya çıkışı ve yayılışındaki ekolojik ve coğrafi etkenlerin öneminden bahseder. Örneğin, evcilleştirmenin kökeninin öncelikli olarak belirli (sınırlı) bölgelerdeki uygun türlerin varlığına bağlar. Evcilleştirmeyi başaran toplumlar komşuları karşısında avantaj sağlamış ve bunun getirdiği faydalarla birlikte yayılmaya uygun coğrafi fırsatların da değerlendirilmesi sayesinde tarım kıtalara yayılmıştır.

ginin ortaya çıkmasını ve aktarımını mümkün kılar. Gelecek nesiller için faydalı olabilecek, gelişimle edinilen veya öğrenilen bilgiler başka bireylere iletilebilir. Günümüzde tekhücreliler, mantarlar, bitkiler ve düşük seviyeli hayvanlardaki evrim, genetik ve epigenetik sistemlerle aktarılan bilgiye dayanırken, bu bilginin bir kısmı edinilmiş bilgi ile hedeflenmiş bilgidir. Davranış aktarımının gerçekleştiği hayvanlarda edinilmiş uyumsal bilgiyi yaratıp iletme yeteneği çok daha büyüktür. Öğrenilmiş kimi davranışlar gelenekleri meydana getirebilirken –gerçi biz bu konudan 8. Bölüm'de bahsedeceğiz– gelenekler de genetik sistem aracılığıyla evrimsel değişimleri etkileyip yönlendirirler. Bu hayvanlarda fazla bilgi, davranışlarla iletildiği için epigenetik varyantların nesilden nesile aktarımının önemi muhtemelen azalmış olsa bile, epigenetik sistem gelişimdeki önemini kaybetmemiştir. Simgesel sistemlerin ortaya çıkması ve ardından olgunlaşmasıyla birlikte, genetik sistem bile evrimde arka sıralara düşmüştür. İnsan tarihi boyunca uyumsal evrim kültür sistemi tarafından yönlendirilirken bu kültür sistemi, genlerin ve davranışların ifade edilip seçilime uğradığı koşulları da yaratmıştır. Genom projesinin vaatlerinin bir kısmı yerine gelirse, simgesel sistemin hakimiyeti kısa zamanda daha da büyüyebilir. Genlerimizi doğrudan değiştirme yeteneği edineceğiz, böylece gelecekteki nesilleri etkileyecek genetik temelli "bilinçli tahminler" yapabiliriz. Açıktır ki kalıtım ile evrimin boyutlarının değişik gruplardaki önemi farklılık gösterir, hepsinin birbirleriyle etkileşim içinde oldukları da aynı şekilde açıktır. Önümüzdeki bölümlerde bu etkileşimlerin doğasını ve sonuçlarını inceleyeceğiz.

III. Kısım

PARÇALARI BİR ARAYA GETİRMEK

Çeşitli bitkilerle örtülü, çalılarda öten kuşları, uçuşan böcekleri, nemli toprağında sürünen kurtçuklarıyla karmakarışık bir nehir kıyısını ve bu manzarayı seyreden, köşeli bir çeneye sahip XIX. yüzyıl doğabilimcisini gözümüzün önüne getirelim. Günümüzde yaşayan bir evrim biyoloğu bu görüntü hakkında, yani bitkiler, böcekler, kurtçuklar, ötüşen kuşlar, derin düşüncelere dalmış XIX. yüzyılın doğabilimcisi hakkında ne derdi? Bu sahneyi biçimlendiren evrim süreçleri hakkında ne derdi?

Şüphesiz ki ilk söyleyeceği, karmakarışık nehir kıyısı görüntüsünün epey tanıdık geldiğidir, çünkü *Türlerin Kökeni* kitabının kapanış paragrafındaki sahneden alıntı yaptık. Sahneyi seyreden XIX. yüzyıl doğabilimcisi de elbette Charles Darwin'dir. Biyologlar o ünlü son paragrafın sürekli alıntılandığını söyler; çünkü Darwin burada evrim kuramını özetlemiştir. Geçen uzun zaman içinde kalıtsal değişimlerin doğal seçilimiyle karmakarışık nehir kıyısındaki tüm o mükemmel ve birbirlerine bağlı canlı türlerinin ortaya çıktığını ileri sürer.

Çağdaş evrim biyoloğumuz büyük ihtimalle Darwin'in kuramının temelde doğru olduğunu düşündüğünü söyleyecektir. Bununla birlikte, Darwin'in basit görünen iddiasının birçok büyük zorluğu barındırdığını da ekler, çünkü kalıtsal varyasyonun çeşitli tipleri vardır, bunlar farklı yollarla aktarılırken, seçilim de aynı anda farklı özellikler ve farklı biyolojik organizasyon seviyelerinde etki eder. Üstelik seçilimi gündeme getiren koşullar –bitkinin veya hayvanın üreme başarısında farklılık oluşturacak ortamlar– ne değişmeden kalır ne de edilgendir. Karmakarışık nehir kıyısında bitkiler, ötüşen kuşlar, çalılar, uçuşan böcekler, kurtçuklar, nemli toprak ile bunları gözleyip inceleyen doğabilimcisi sürekli değişen etkileşimlerin bulunduğu karmaşık bir ağ oluştururlar. Bitkiler ile böcekler birbirlerinin doğal ortamlarının parçasıdır, ayrıca her ikisi de kuşların doğal ortamının parçasıdır; kuşlar da bunların doğal ortamlarının parçasıdır. Kurtçukların, bitkilerin ve kuşların hayat şartlarının belirlenmesinde katkısı vardır; bitkiler ve kuşlar da kurtçukların yaşam şartlarını etkiler. Her şey birbiriyle etkileşim içindedir. Evrim biyoloğumuzun yaşadığı zorluk, hem

bu topluluk içinde hem de buradaki türlerin kendi içindeki etkileşim şablonlarında gerçekleşen değişimlerin nasıl oluştuğunu açıklığa kavuşturmaktır.

Basit görünen bir şeyi ele alalım. Örneğin bitkiyle beslenen bir böceğin yumurtalarını bırakacağı yeri seçmesi gibi. Bu böcek genellikle belirli bir bitki türünü ısrarla tercih edecektir. Ama bu tercihi genleri tarafından mı, kendi deneyimleri tarafından mı, yoksa annesinin deneyimleri tarafından mı belirlenmiştir? Bazen böceğin genetik yatkınlığı bu tercihi açıklamak için yeterlidir, fakat çoğunlukla davranış damgalanması da işe dahil olur. Darwin bu meseleden lahana kelebekleri örneğinde bahsetmiştir. Dişi kelebek yumurtalarını lahanaya bırakırsa ve kuluçkadan çıkan tırtıllar da lahanayla beslenirse, tırtıllar kelebeğe dönüştüklerinde yavruları da benzer bir bitki yerine lahanaya yumurta bırakmayı tercih ederler. Bu durumda lahana tercihi, genetik olmayan bir yolla aktarılmıştır. Bu yüzden tercihlerin kalıtımı için en azından iki farklı yol vardır: genetik yapı ve davranışlar. Doğal olarak evrim biyologları bu ikisi arasında acaba bağlantı var mı, varsa nasıl diye sormaktadır. Deneyime dayalı tercihler, deneyime gerek duymayıp doğuştan gelen tepkilere dönüşmek üzere evrimleşebilir mi? Tersinden bakarsak, doğuştan gelen bir tercih daha esnek olmak üzere evrimleşebilir mi, ki böylece beslenme tercihleri yerel şartlara göre belirlenebilirdi?

Benzer sorular o nehrin kıyısındaki bitkiler için de sorulabilir. Böcek davranışlarının en açık etkisi bitkilerin hayatta kalıp üremesini yakından ilgilendirir. Böcek türlerinin tercih ettiği besin olmak bazıları için avantaj olabilir, çünkü bu, çiçeklerinin daha hızlı ve daha etkili bir şekilde dölleneceği anlamına gelir. Böylece böceklerin lezzetli bulduğu bitkiler yaygınlaşacaktır. Genetik veya epigenetik olsun bitkileri böcekler için daha cazip kılan ya da damgalanma etkilerini daha etkin veya güvenilir hale getiren herhangi bir varyasyon seçilecektir. Bunun aksine, böceklerin beslenme tercihleri bitkilere zarar veriyorsa, bitkileri daha itici ya da böcek saldırılarına daha dirençli hale getiren varyasyonlar öne çıkar. Örneğin bitkiler çoğunlukla koruyucu nitelik taşıyan zehirli maddeler üretir, çünkü bu zehirlere karşı böcekler savunmasızdır ve bu tür zehirleri üretme yeteneği seçilime uğrar. Bazı türlerde zehir üretimi tetiklenen bir tepkidir ve böcekler saldırdığında gündeme gelirken; bazı bitki türlerinde organizmanın yapısının kalıcı ögesidir. Bir kez daha, evrim biyoloğu bunun bir önemi var mı bilmek ister. Tetiklenmiş bir tepki varsa, muhtemelen gen faaliyetlerinin değişimi de söz konusudur, o halde bu durum bitki DNA'sındaki değişiklerin ortaya çıkma olasılığını ya da doğasını etkiler mi? Epigenetik varyasyonlar, genetik değişimlerin hızını ya da yönünü saptırır mı? Genetik ve epigenetik tepkiler bir biçimde birbirlerine bağlı mıdır?

Evrim biyologları, Darwin'in karmakarışık nehir kıyısında boy gösteren kurtçuklar hakkında ne düşünürdü? Toprak solucanları Darwin'in en gözde hayvanlarından biri olmalı, çünkü son kitabını bütünüyle onlara ayırmıştır. Yıllarca yaşadığı Down House'u ziyaret edenler, evin bahçesinde solucan de-

neylerinden kalan kalıntıları görebilir. Toprak solucanları, birçok bitki ile hayvan için geçerli olan şeye, kendi yaşam ortamlarının oluşmasına katkıda bulunmaya iyi bir örnek oluşturur. Darwin, toprak solucanlarının toprağı oyup altını üstüne getirerek, sindirim sistemlerinden geçirerek ve atıklarını yüzeye bırakarak toprağın niteliklerini değiştirdiklerini fark etmişti. Toprak solucanlarının eylemleriyle şekillenen ortam aslında kendilerinin ve yavrularının büyüyüp gelişeceği ve seçilime uğrayacağı ortamdır. Bu yüzden evrim biyologları, türün yaşadığı çevreyi değiştirme ve yeni oluşan çevreyi çocuklarına aktarma yeteneğinin, o türün evrimini nasıl etkilediğini bilmek istiyorlar. Bu gibi bir niş inşası ne kadar önemlidir?

Darwin, *Türlerin Kökeni* kitabının son paragrafında kendi evrim "yasalarını" özetlerken insanlardan söz açmaktan kaçınarak akıllılık etmiştir. İnsanların maymun benzeri atalardan evrimleştiklerini ileri sürmenin başını fena halde derde sokacağının farkındaydı ve zaten başında yeterince sorun da olacaktı. Kendi türünün de doğal seçilimin bir ürünü olduğunun bilincinde olsa bile, bu konuyu bir sonraki kitabına bırakmıştır. Bununla beraber *Türlerin Kökeni*'nde insanlara epey yer ayırmıştır. Özellikle, insanların evcilleştirme sırasında bitkileri ve hayvanları seçilim aracılığıyla değiştirmelerinden bahsetmiştir. Darwin, karmakarışık nehir kıyısını gözlemleyen doğabilimcinin, potansiyel olarak kıyı üzerindeki en güçlü evrimsel etki olduğunun pekâlâ farkındaydı. İnsanlar akıntının yönünü değiştirebilirdi; böylece o nehir kıyısı kurur ve orasını mesken tutmuş organizmaların birçoğu ölürdü; ya da insanlar yeni bitkiler ve hayvanlar getirerek kıyıdaki etkileşim ağlarını kökten değiştirebilirlerdi. Şüphesiz ki insanlar gezegenimizdeki en büyük seçilim etkenidir ve en köklü çevre değişimlerine (çoğunlukla yıkıma) neden olmuşlardır. İnsanlar günümüzde bitkileri ve hayvanları yapay seçilimle farklılaştırmanın yanı sıra organizmaların genetik, epigenetik ve davranışsal yapılarını doğrudan genetik, fizyolojik ve davranışsal müdahalelerle değiştirebilirler. Bu insan kaynaklı evrimsel devrimin şu anda henüz şafağındayız ve bu devrim diğer türleri olduğu kadar kendi türümüzü de etkileyecektir. Evrime böylesine müdahale etme becerimiz, insanların simgelerle düşünme ve iletişim kurma yeteneklerinden kaynaklanır. Simgesel sistem sayesinde planlama ve ileriyi görme gücüne sahibiz. Evrim biyoloğunun da bildiği gibi, bu güç biyolojik evrimi etkilemiştir ve etkilemeye devam edecektir.

Evrim biyoloğumuz nehir kıyısına baktığında, doğal seçilimin birbirleriyle etkileşim içindeki karmaşık canlı türlerini nasıl meydana getirdiğini açıklamanın zorlu bir görev olduğunu anlar. Uzmanlardan yardım isteyebilir, o sahnenin parçalarını açıklamak ancak böyle mümkün olabilir: Genetikçiler bitki ve hayvan topluluklarındaki genetik varyantları ve bunların hayatta kalıp üreme başarısını nasıl etkilediğini inceleyebilir; fizyologlar, biyokimyacılar ve gelişim biyologları bireylerin uyum gösterme yeteneklerini inceleyebilir; etologlar ve psikologlar hayvanların davranışlarından, bunların koşulları nasıl şekillendirdiğinden, bu davranışların da koşullar tarafından nasıl şekillendirildiğinden

bahsedebilir; sosyologlar ve tarihçiler o kıyının bugünkü haline gelişinde insanların payını anlatabilir; ekologlar ise bitkiler, hayvanlar ve fiziksel çevreleri arasındaki etkileşimi inceleyebilir. Uzmanlardan her biri muhtemelen, tüm resmin anlaşılması adına kendi bulgularının ve yorumlarının en büyük önemi taşıdığı, bu çalışmanın diğer parçalarının fazla önemli olmadığı görüşündedir. Bir sistemin yalıtılmış parçalarını ayrı ayrı incelediğinizde genelde karşınıza çıkan şey budur. Bu yaklaşımla büyük miktarda bilgi elde edilebilir, fakat nihayetinde tüm bunları, yani etrafa dağılan parçaları tekrar bir araya getirmek gerekecektir. Kalıtımın ve evrimin genetik, epigenetik, davranışsal ve kültürel boyutları birbirlerine nasıl uyar? Bunlar birbirlerini nasıl etkiler?

Önümüzdeki bölümlerde bu sorulara cevap vermeye çalışacağız. 7. ve 8. bölümlerde farklı kalıtım sistemlerinin etkileşimini ve birbirleri üzerindeki etkilerini inceleyerek aktarılabilir bilgiye dair parçaları toparlama çabasına gireceğiz. Evrim sırasında bilgi aktarımının yeni yolları ortaya çıktığı için 9. Bölüm farklı kalıtım sistemlerinin kökeni hakkındadır. Son olarak da 10. Bölüm'de bütün kalıtsal varyasyon tiplerini, yani genetik, epigenetik, davranışsal ve kültürel varyasyonları içeren evrim görüşünün fiili, felsefi ve ahlaki meseleleri nasıl etkilediğinden bahsedeceğiz.



7 | ETKİLEŞİM İÇİNDEKİ BOYUTLAR: GENLER VE EPİGENETİK SİSTEMLER

Bu bölümde genetik ve epigenetik sistemler arasındaki karşılıklı etkileşimle ilgileniyor, diğer etkileşim çeşitlerini 8. Bölüm'e bırakıyoruz.[1] Yani biraz uzmanlık gerektiren genetik ve hücre biyolojisi konularına geri dönüyoruz, ki söz konusu konulara aşina olmayanlar bu bölümü okumakta nispeten zorlanabilir. Anlaşılır kılmak için elimizden geleni yapacağız, fakat bazı bölümlerde konunun uzmanı olmayan okuyucularımız, seçkin İngiliz zoologu Sir Solly Zuckerman'ın zorlu matematik denklemleriyle karşılaştığında yaptığını yapabilir ve "hımm" deyip geçebilirler.[2] Ayrıntılar önemli değil, ancak anafikir önemlidir. Özellikle okuyucuların genetik asimilasyon kavramının özünü kavrayacağını umuyoruz, çünkü bu kavramın son derece önemli olduğuna inanıyoruz. Bu kavram sonraki bölümde genler, davranışlar ve simgesel iletişim arasındaki etkileşim çeşitlerine bakarken tekrar karşımıza çıkacak.

Kitabın başlarında, genetik ile epigenetik kalıtım arasındaki farkları vurgulamak adına müzikle ilgili bir benzetme kullanmıştık. Aynı benzetmeyi tekrar kullanmak genetik ve epigenetik sistem arasındaki etkileşimin ne anlama gelebileceğini göstermek için yararlı olabilir. Genetik sistem aracılığıyla bilgi aktarmanın, partisyonla müzik bilgisi aktarmaya paralel olduğunu, oysa genetik olmayan sistemlerle bilgi aktarmanın –ki bunlar fenotipleri aktarır– yazılı notaların belirli yorumlarının üretildiği kayıt ve yayın teknolojilerine paralel olduğunu ileri sürmüştük. Partisyonda yapılan değişikliklerle müzik parçası evrimleşebilir, fakat aynı zamanda notadan bağımsız olarak kayıt ve yayın teknolojileriyle aktarılan çeşitli yorumlar sayesinde de evrimleşebilir. Şu anda ilgilendiğimiz nokta, müziği aktarmanın iki yolunun nasıl bir etkileşim içinde olduğudur. Biyologlar, gendeki değişimlerin gelecek nesilleri etkilemesini doğal kabul etmektedir, aynen partisyonda yapılan değişikliklerin parçanın gelecekteki yorumlarını etkilemesinin doğal kabul edilmesi gibi. Alternatif seçeneğe,

---

[1] Genetik ve epigenetik sistemler arasındaki etkileşime dair anlatılar ve tartışmalar için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 7. ila 9. bölümler; "Epigenetic inheritance in evolution", 1998. Waddington'ın genetik asimilasyon çalışmalarını anlatan birçok makalesi *The Evolution of an Evolutionist* (1975) adlı kitabında bulunur.

[2] Solly Zuckerman'ın bu meşhur yorumu için bkz. Lewontin, *The Doctrine of DNA: Biology as Ideology*, 1993, s. 9

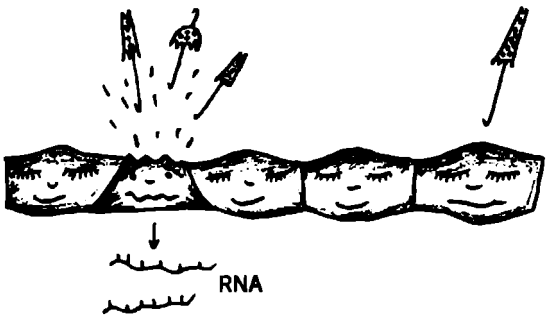
yani epigenetik varyantların genetik varyasyonların yaratılıp seçilimini etkileme ihtimalineyse nispeten daha az ilgi gösterilmektedir.

Bir müzik parçasının kaydedilmiş ve yayınlanmış yorumu, partisyonların kopyalanmasını ve gelecekteki yazgısını iki şekilde etkileyebilir. İlk olarak, parçanın kaydedilmiş bir yorumu, o yorumdaki hataların kopyalanmasını doğrudan etkiler. Örneğin kopyalayan kişi müzik parçasının belirli bir kaydını tekrar tekrar dinlemekten ötürü etkilenir ve kopyalama sırasında o yorumda bulunan bir hatayı tekrarlar: Popüler yorumda fazladan bir tril[3] vardır ve bunu hiç düşünmeden orijinal notalara ekler. İkinci olarak, yeni ve popüler bir yorum, gelecekteki yorumların yaratılmasında partisyonun hangi yorumlarının kullanılıp kopyalanması gerektiğini etkiliyorsa, daha dolaylı bir etki görülecektir. Geleneksel halk müziğini düşünelim. Bunlarda "ana partisyon" yoktur. Birbirine benzeyen ama özdeş olmayan yorumlar, farklı orkestralar tarafından çalınıp kaydedilir. Bunların herbiri kendi notalarını, müzik aletlerini ve yorumlarını kullanır. Yeni kaydedilmiş yorumlardan biri popülerleşir ve tekrar tekrar çalınırsa, buna benzeyen partisyonların kullanılıp kaydedilmesi ve kopyalanması, böylece daha yaygın bir hale gelmesi muhtemeldir. Uzun süren bu kültürel evrimin sonunda, partisyon ile duyulan müzik arasındaki mükemmel uyum insana sanki başka türlü olamazmış gibi gelir, sanki müzik artık baskın olan o partisyondan kusursuz bir şekilde akmaktadır. Bu örnekte, müziğin kaydedilmiş yorumu, partisyonun *seçilimini* etkilemiştir, oysa anlattığımız ilk örnekte kaydedilmiş yorum partisyonlardaki *varyasyonların yaratılmasını* belirli bir tarafa doğru yönlendirmektedir. Epigenetik sistemler, genetik sistemleri her iki şekilde de ayrı ayrı veya aynı anda etkileyebilir: DNA'da varyasyonlar yaratılmasını doğrudan yönlendirebilir veya varyantların seçilimine karışabilir ya da aynı anda ikisini birden yapabilirler. İlk olasılığa, yani epigenetik sistemlerin genetik varyasyonların üretimini doğrudan saptamasını inceleyerek başlayacağız. Bölümün geri kalanında da epigenetik varyasyonların, genlerin seçilime uğradığı hücresel ve fizyolojik nişleri inşa etmesinin yollarını inceleyeceğiz.

GENETİK VARYASYONUN YARATILMASINDA EPİGENETİK SİSTEMLERİN ETKİLERİ

Genetik ve epigenetik sistemler arasındaki ilişkiye geçmeden önce, ilk bölümlerde söz ettiğimiz genleri ve gen faaliyetlerini ilgilendiren bazı konuları özetlemeliyiz. En önemlisi DNA moleküllerinin hücre içinde çıplak olmamasıdır. Birçok farklı RNA ile protein molekülü DNA'ya bağlıdır ve hep beraber kromatin olarak bilinen karmaşık yapıyı meydana getirirler. Buna ek olarak, DNA'nın bazı bazlarına bağlanmış küçük kimyasal gruplar (yani metiller) bulunabilir. Böylesi DNA değişiklikleri ve kromatin bileşenleri gen anlatımını etkilemekte-

[3] *Tril*: İki yanaşık notayı hızlı, almaşık bir biçimde yineleyerek ortaya konan vokal ya da enstrümental süs. —*ç.n.*



Şekil 7.1
Mutasyon hızı (şemsiye sayısı) genlerin faal olmadığı bölgelere kıyasla, genlerin faal olduğu bölgelerde daha yüksektir.

dir: Faal olmayan genlerde kromatin, faal olan ya da faal olma potansiyeli bulunan genlere kıyasla daha sıkıdır. Hücre, kendi işlevsel konumunu değiştiren iç veya dış sinyallere tepki vermediği sürece, DNA kopyalamasının ardından epigenetik işaretler –yani gen faaliyetini etkileyen metil grupları ile kromatinin DNA harici parçaları– çoğunlukla yeniden oluşturulur.

Bu resme önemli bir katkıda bulunmalıyız: epigenetik işaretler sadece gen faaliyetini etkilemekle kalmaz, aynı zamanda o bölgenin genetik değişime uğrama ihtimalini de etkiler. Mutasyonlar, rekombinasyonlar ve sıçrayan genlerin devinimleri kromatinin durumundan etkilenirler, yani farklı kromatin işaretleri taşıyan aynı diziye sahip iki DNA parçasındaki genetik değişim ihtimali eşit değildir. Genelde, sıkışık bölgelere kıyasla kromatinin gevşek olduğu bölgelerde DNA değişime daha açık ve genler daha faaldir. Bunun sebebi faal bölgelerde DNA'ya kimyasal mutajenlerin yanı sıra bakım ve rekombinasyon enzimlerinin girişinin de kolaylaşmasıdır. Bu, arabanızdaki durumdan pek farklı değildir; garajda tutmak yerine sürmeye kalkarsanız kazalara ve değişimlere maruz kalabilir. Elbette istisnalar vardır. Sürekli park halinde duran arabaların akü sünün bitmesi daha sık görüldüğü gibi, bazı DNA değişimleri de faal olmayan genlerde daha yaygındır. Örneğin metillenmiş ise sitozin (C) bazının timine (T) dönüşme olasılığı artar; metillenmiş DNA da genelde sıkışık kromatine ve faal olmayan genlere özgüdür. Bununla birlikte, genel eğilim (Şekil 7.1) genlerin faal olduğu bölgelerde DNA'nın değişime daha açık oluşudur.[4]

Genetik değişim ihtimalini etkileyen kromatin yapısının gelişim ve evrimde herhangi bir önemi var mı diye artık sorabiliriz. Bu soruyu cevaplamak kolay değil; çünkü epigenetik ve epigenetik kalıtım sistemleri (EKS) üzerinde yalnızca son zamanlarda çalışılmakta, üstelik sağlam sayılabilecek kanıtların sayısı da az, fakat çok önemli olabileceğine dair ikna edici göstergeler var. Örneğin kanserin gelişiminde genetik ve epigenetik ögelerin karşılıklı etkileşimde bu-

[4] Kromatin yapısının DNA'daki dizi değişikliklerini yönlendirmesiyle ilgili genel bir tartışma için bkz. Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 7. bölüm.

lunduklarını gösteren veriler her geçen gün artıyor. Kimi tümörlerdeki hücresel anormalliklerin ilk belirtisi epimutasyonlardır: kromatin işaretlerindeki kalıtsal bir değişim ya da DNA metillenmesinde artış veya azalış gibi. Epigenetik değişimlerin arkasından genetik değişimlerin gelmesi yaygındır ve epigenetik değişimler de genetik değişimlere bağımlı olabilir. Kanser biyologları, epimutasyonların (normalde metillenme olmayan düzenleyici bölgelerin metillenmesi gibi) normalde DNA'yı onaran ya da hücreyi gözeten bir veya daha fazla genin faaliyetini durduruyor olabileceği görüşünü ortaya attılar.[5] Sonuçta DNA'daki hasarlar ile hatalar birikmektedir ve hücre bölünmek üzereyken kurallara itaat etmez. Hem epimutasyonlar hem de bunların sonucunda ortaya çıkan genetik değişiklikler yavru hücreler tarafından kalıtımla alındığı için, soyun hareketleri yeni mutasyonların ve epimutasyonların birikmesiyle giderek daha yıkıcı hale gelir, böylece hücrelerin rutin kontrolleri atlatması mümkün olur.

Tümör gelişimine yönelik bu bakış açısına göre, (artan metillenme gibi) epigenetik değişimlerin genetik değişimlere yol açması, genetik değişimlerin de (kromatin proteinlerini şifreleyen genlerdeki mutasyonlar gibi) daha fazla epigenetik değişime sebep olması sayesinde genetik ve epigenetik ögeler etkileşim içindedir. Kusurlu DNA dizisinin kalıtımının öne çıktığı, aile içinde seyreden birkaç kanser türünü istisna sayarsak; olayları başlatanın mutasyon mu yoksa epimutasyon mu olduğu çoğunlukla bilinmez. Çoğu kanser türünde, genetik ve epigenetik etkenlerin arasındaki etkileşimi sıraya koymak zaman alacaktır. Bununla birlikte, epigenetik boyut kanseri anlama görevini zorlaştırmış olsa da, bunun olumlu yanını, daha sağlam tanı ve daha iyi tedavi için umut aşılamayı da görmek gerekir. Artan metillenme türündeki epigenetik değişimlerin incelenmesiyle bazı kanser türlerini erken teşhis etmek ve ilerlemelerini daha kolay izlemek mümkün olabilir. Ayrıca, kromatin işaretleri çoğunlukla geri döndürülebilir olduğu için, epigenetik değişimleri geri alıp tümörün büyümesini durduran ilaç tedavileri bulmak ciddi bir olasılıktır.

Bazı kanser türlerinde genetik ve epigenetik sistemlerin karşılıklı etkileşiminin önemi artık yaygınlıkla kabul görüyor, fakat üreme hücrelerindeki mutasyonların ortaya çıkmasında epigenetik değişimlerin önemi hâlâ tartışılmaktadır. 3. Bölüm'de Barbara McClintock'ın yirmi yıl önce ortaya koyduğu iddiasından bahsetmiştik. Bu iddiaya göre, bitkiler fizyolojik baskıya genomlarını tekrar şekillendirerek tepki verir ve böylece yeni koşullara uymalarını sağlayacak genetik varyasyonları üretebilirler. McClintock'un savları, mısır bitkisiyle yaptığı

---

[5] Epimutasyonların kanserdeki olası rolü ilk defa Holliday tarafından "A new theory of carcinogenesis" (1979) adlı makalesinde ortaya atılmıştı. Günümüzde son derece faal bir araştırma alanı olan kanser epigenetiği için bkz. Verma ve arkadaşları, *Epigenetics in Cancer Prevention: Early Detection and Risk Assessment*, 2003. Tümör oluşumunda epigenetik ile genetik sistemler arasındaki karşılıklı etkileşim için bkz. Baylin ve Herman, "DNA hypermethylation in tumorigenesis: Epigenetics joins genetics", 2000.

deneylerde hareketli ögelerin (bunlar sıçrayan genler, transpozon ya da transpozon ögeleri diye de adlandırılmaktadır) baskı koşullarında faaliyete geçtiğini, yeni bölgelere atlayarak genler ile gen anlatımlarını değiştirdiğini göstermesiyle hayat bulmuştur.[6] Bugün moleküler biyoloji çalışmaları sayesinde, mısırda ve başka bitkilerde sıçrayan genlerin başka bölgelere nasıl ve neden atladığı konusunda çok daha fazla bilgiye sahibiz. Transpozon DNA dizisinin, kendisini olduğu yerden çıkarıp yeni bir bölgeye sokmasının, bunu yaparken de çoğunlukla kendisini kopyalamasının kimi etkenler dışında epigenetik durumuna da bağlı olduğunu biliyoruz, ayrıca bu epigenetik durumu da kalıtımla aktarılmaktadır.

Gen sıçraması DNA metillenmesiyle ilişkilidir: sıçrama kabiliyeti olan ögeler, normalde çok miktarda metillenme görülen faal olmayan ögelere kıyasla daha az metillenmiştir. Faal olma potansiyeli bulunan ögelerin metillenme işaretleri ise hücrenin bitki içindeki konumu, türediği hücrenin cinsiyeti, çeşitli iç ve dış koşullar gibi etkenlere bağlı olarak değişkenlik gösterir. Yaralanma, patojen enfeksiyonu ya da genom dengesizliği (bazı kromozomların veya kromozom bölgelerinin gereğinden fazla ya da az olması) gibi baskı koşulları metillenme işaretlerinde önemli değişikliklere yol açar ve bunun ardından da şiddetli sıçramalar oluşur. Hareketli ögeler bir yerden çıkıp başka yere girdikçe, hem düzenleyici hem de protein şifreleyen bölgelerde mutasyonlara sebep olurlar. Ayrıca faal kromozom bölgeleri de transpozon ögeleri için özellikle davetkâr yerlerdir.

McClintock ve onun açtığı yolda ilerleyenlerin çalışmaları incelendiğinde koşulların değişmesiyle oluşan kromatin yapısındaki epigenetik değişimlerin, genetik değişimlere yol açabileceği açıkça anlaşılıyor, fakat McClintock'un inandığı gibi, bunun herhangi bir uyumsal önemi var mı?[7] Transpozon ögeleri sadece bencilce çoğalıp genomda dolaşan ve bunu yaparken de bitkinin DNA

---

[6] Genomun biçimlendirilmesinde, transpozonların hareketinde baskının rolüne dair McClintock'ın görüşü için bkz. McClintock, "The significance of responses of the genome to challenge", 1984. Kimi transpozon hareketlerinin altında yatan moleküler mekanizmaların betimlenişi için bkz. Raina ve arkadaşları, "Epigenetic mechanisms in the regulation of the maize *Suppressor-mutator* transposon", 1998.

[7] Transpozonların uyumsal evrim ile genom yapısının evrimindeki rolü spekülasyonlara ve artan sayıda deneysel çalışmaya açıktır. Transpozonların konakçının evrimi ile gen kontrolü üzerindeki gerçek ve olası yararlı etkilerine dair veriler ile görüşler için bkz. Capy ve arkadaşları, "Stress and transposable elements: Co-evolution or useful parasites?", 2000; Kidwell ile Lisch, "Transposable elements and host genome evolution", 2000; Jordan ve arkadaşları, "Origin of a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements", 2003. Transpozonlar da dahil, tekrarlayan DNA dizilerinin uyumsal önemi Sternberg tarafından "On the roles of repetitive DNA elements in the context of a unified genomic-epigenetic system" (2002) adlı makalede güçlü bir şekilde savunulur. Transpozonların epigenetik süreçler sayesinde poliploidlik aracılığıyla yeni bitki türlerinin oluşmasında nasıl yer aldığını gösteren bulgular için bkz. Pikaard, "Genomic change and gene silencing in polyploids", 2001.

dizisini değiştiren asalak genler midir? Onları bu şekilde değerlendirebiliriz, fakat onların bu tip bir küresel mutasyon sistemi için pozitif seçilim olduğu da ileri sürülebilir. Transpozonların olası zararlı etkileri, metillenme gibi susturma mekanizmalarının seçilimi sayesinde en aza indirgenmiş olabilir. Metillenme işlemi transpozonları çoğu zaman suskun halde tutmaktadır, fakat koşullar hayati tehlike arz ediyorsa onların sıçrayıp mutasyon yaratmalarına izin verir.

Bu tür bir sistemin değerini anlamak zor değil, özellikle de bitkiler için. Bitkiler zorlu koşullardan yürüyüp uzaklaşamaz, yani yaşama şansları olacaksa, başka yollarla tepki vermek zorundadırlar. Değişmelerini mümkün kılan genetik ve epigenetik mekanizmaların evrim yoluyla devşirilmesi, bir şekilde zorlu koşullara tepki vermelerini sağlamış olabilir. Sahip oldukları belirli özellikler, bitkilerin hareketli ögeler tarafından tetiklenen mutasyon patlamalarını göründüğünden daha az zararlı hale getirerek bunlardan yararlanmalarını sağlayabilir. Birçok bitki parçalı bir düzenlenişe sahiptir; parçalar (örneğin ağacın dalları gibi) yarı özerktir ve her parça kendi üreme organlarını oluşturabilir. Başka bitkiler eşeysiz üremeyle dünyaya gelmiştir, bu yüzden de genetik yapıları birbirlerine eş olan yavru bitki grupları, yani klonlar oluştururlar. Bu klonların birbirleriyle bağlantısı gevşektir. Bunlara ek olarak beden ve üreme hücreleri birbirlerinden net çizgilerle ayrılmaz, yani beden hücrelerinin üreme hücrelerine dönüşmesi kolaydır. Bunların hepsi, bitkilerin parçalarında, klonlarında ya da beden hücrelerinde organizmanın yaşamını ve üremesini tehlikeye atmaksızın hem epigenetik varyasyonları hem de epigenetik sistem tarafından tetiklenmiş genetik varyasyonları deneyebileceği anlamına gelmektedir. Kimi parça ya da klon varyantları başarısız olabilir, fakat diğer varyantlar organizmanın kendisini aşabilir ve sonraki nesilde daha fazla yavru üretebilirler. Bu şekilde mutasyon hızını artıran epigenetik tepkilere sahip olan soylar, hayatta kalma konusunda diğer soylardan daha başarılı olabilir. Bu yüzden, koşullar zorlaştığında epigenetik varyantlar ile bunlar sayesinde genetik varyasyonlar yaratacak yetiyi aktarmak, bitkiler için önemli bir hayatta kalma stratejisi olabilir. Belki de bu sebepten ötürü bitkiler epigenetik değişikliklerin nesilden nesile aktarılabileceği yönünde bunca çok kanıt sağlıyordur.

Çok önemli olabileceklerini gösteren sebepler olsa bile EKS'nin mutasyon yaratmadaki evrimsel önemini şimdilik bütünüyle bilmiyoruz. İlgi çekici iddialardan birine göre, baskıyla tetiklenen epigenetik değişimin arkasından gelen yoğun bir transpozon hareketi birçok evrimsel yeniliğin hızla ortaya çıkışından sorumludur. İnsan genomunun en azından %45'i transpozonlardan türemiştir, bitkilerde ise bu oran yüzde elliye dek varır, yani sıçrayan genler evrimde mutlaka bir rol oynamış olmalı. Zorlu dönemlerde bunları harekete geçirmek şüphesiz büyük miktarda genetik varyasyon üretecektir. Üstelik hareketli ögeler genlerin düzenleyici bölgelerinin içine girdikleri veya dışına çıktıklarında, muhtemelen büyük öneme sahip bir mutasyon türünü ürettikleri de su götürmez, çünkü neden oldukları değişimler, genin faaliyetini etkileyen sinyallere

tepki verip vermemesini, verecekse de ne zaman ve nerede vereceğini etkiler. Bu tür değişimlerin gelişim üzerinde derin etkileri olur ve bu tür bir düzenleyici mutasyonun da hayvan veya bitkilerin düzenlenişinde birçok belli başlı evrimsel değişiklikten sorumlu olduğuna inanılır.

EPİGENETİK KALITIM SİSTEMLERİ (EKS'LER) GELİŞİMİN EVRİMİNİ NASIL BİÇİMLENDİRDİ?

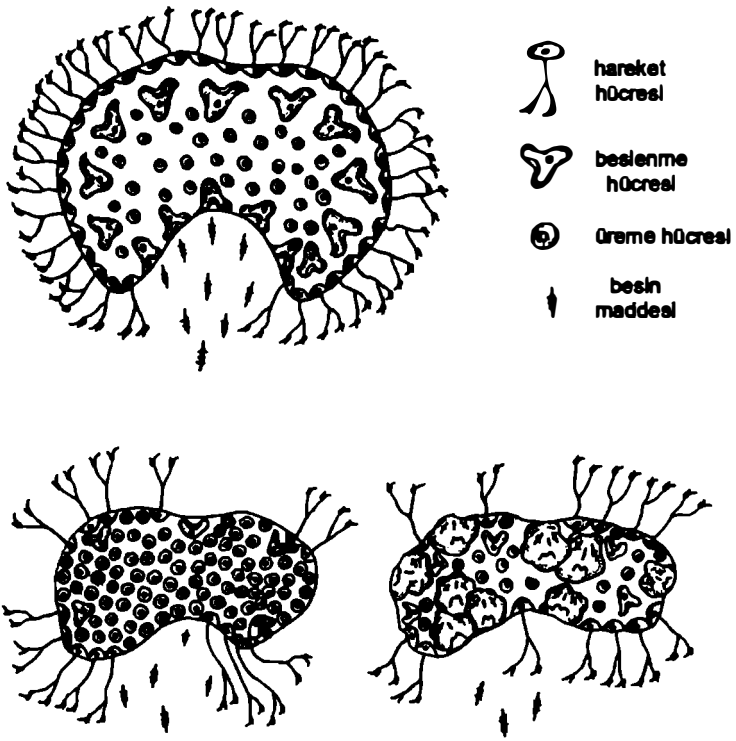
EKS'lerin evrim üzerindeki doğrudan etkilerinin çapı ne kadar olursa olsun, dolaylı etkilerinin çok büyük olduğu konusunda kimsenin şüphesi yoktur. Farklı görevler yerine getirmek üzere özelleşen hücrelerin bulunduğu karmaşık organizmaları ele alırsak, bu durum apaçık görünür. Hücre belleği olmasa, birçok farklılaşmış hücre tiplerini barındıran bitkilerin ve hayvanların evrimleşemeyeceği açıktır. EKS'ler hücre belleğini meydana getirir ve hücre soylarının kendi özelliklerini yaşatmasını mümkün kılar; bu yüzden karmaşık gelişimin evriminin ön şartlarından biridir.

Günümüzdeki tekhücreli organizmaların hepsinde farklı EKS tipleri bulunduğu için, EKS'lerin çokhücrelilerin tekhücreli atalarında da var olduklarını ve çokhücreliliğin evrimi için gerekli olduklarını varsaymak akla uygundur. Bu kanı yaygın kabul görmüştür. Bununla birlikte, her zaman kabul görmeyen görüş ise EKS'lerin sadece büyük ve karmaşık organizmaların evrimi için gerekli olmakla kalmayıp, aynı zamanda bu organizmaların gelişiminde kimi özgün ve tuhaf görünen karakterlerin evriminin biçimlenmesine de destek olmalarıdır.[8]

EKS'lerin karmaşık organizmaların evrimini nasıl şekillendirdiğini anlamak için, üç hücre tipine sahip ilkel bir çokhücreli organizma hayal edelim: beslenmekle meşgul hücreler, hareketi sağlayanlar ve üreme hücreleri. Bu tür bir organizmayı Şekil 7.2'de gösteriyoruz. Hücrelerde biraz epigenetik bellek olduğunu ve fenotiplerini sürdürüp yavru hücrelere aktardıklarını, yani bölünmeden sonra her hücrenin aynı görevi yaptığını varsayalım. Şimdi de bellek doğru düzgün çalışmayıp beslenme ile hareket hücrelerinin bir kısmı görev değiştokuşu yaparsa ya da bencilleşip durmadan bölünerek diğer hücrelerin sağladıkları kaynakları tüketir ve organizmaya karşı sorumluluklarını yerine getirmezlerse ne olacağına bakalım. Böyle bir şeyin gerçekleşmesi olasıdır, çünkü bellek son derece güvenilir olmasına rağmen günümüzdeki EKS'lerde bile hücreler zaman zaman görevlerini değiştirirler. İlkel organizmamızda EKS, günümüzdekilerin

---

[8] Basitçe anlatmak için, çokhücreli organizmalarda hücre ile hücre dışı ortam arasındaki etkileşimin sayesinde sürdürülebilen yapılardan bahsetmedik. Büyüme sırasında hayvan morfolojisinin korunması için karmaşık üç boyutlu kalıpların kullanıldığı süreçlere gerek varmış gibi gözüküyor, yine de iyice anlaşılmış bir olay değildir; bkz. Ettinger ve Doljanski, "On the generation of form by the continuous interactions between cells and their extracellular matrix", 1992.



Şekil 7.2
Üç hücre tipine sahip ilkel bir organizma. Üst tarafta normal organizma, aşağıdaysa organizmaların epigenetik belleklerinin kusurlu oluşu görülüyor. Soldakinin beslenme ve hareket hücresi sayısı yetersizdir, sağdaki organizmadaysa yeni ve işlevsiz hücreler ortaya çıkmıştır.

güvenilirliğine ulaşacak kadar evrimleşmemiştir, ayrıca özelleşmeye giden yolun oldukça basit olduğu bu organizmada alternatif bir hücre tipine dönüşmek oldukça muhtemeldir. Bu dönüşümün gerçekleşmesi kısıtlıysa ve canlıda da çok sayıda hücre bulunuyorsa, durum o kadar kötü olmayabilir, fakat bu durum küçük çokhücreli organizmalarda epey soruna yol açabilir.[9]

Bu gibi dönüşümlerden kaynaklanan ilk sorun genel bir sorundur: organizma daha az verimle işler. Çokhücreliler, hücreleri rekabet ettiği için değil, işbirliği yaptığı için var olmuşlardır. Eğer çok sayıda hücre görevini ihmal eder ya da değiştirirse, aralarındaki iş bölümü zarar görecektir. İşine sahip çıkmayan ve vücudun kaynaklarını bölünmek için kullanan hücreler organizmayı yok edebilir. Kanser hücrelerinin de çoğunlukla yaptığı budur. Çok fazla görev

[9] Hücrelerin dönüşmesiyle ilgili iyi bilinen bir örnek Drosophila'daki larva hücreleridir; bkz. Hadorn, "Transdeterminaton", 1978, s. 555-617.

değişiminin görüldüğü organizmaların verimi düşüktür, bu yüzden hayatta kalıp üremeleri zorlaşır, oysa uygunsuz görev değişiminden kaçınmanın yollarını bilen organizmaların sonraki nesile katkısı daha fazla olacaktır. Hücrelerin işlerini değiştirmesini ve sorumluluklarını ihmal etmesini engelleyecek herhangi bir mekanizma, doğal seçilim tarafından tercih edilir. EKS'lerinin mümkün olduğunca güvenilir olması ve sapma gösteren hücrelerin yok edilmesi organizmanın yararınadır. Genetik varyantların seçilimi aracılığıyla, normal gelişim için gerekli olan görev değişimlerini mümkün kılacak kadar esnek, fakat istenmeyen değişimlere fırsat vermeyecek kadar da özenli EKS'ler evrimleşmelidir.

Şimdi de bu çokhücreli ilkel organizmamızın bir miktar evrimleştiğini hayal edelim. Artık oldukça güvenilir olan EKS'nin yardımıyla daha çok hücre tipi barındırmakta. Omurgalı hayvanlardaki gibi yüzden fazla ya da bitkilerdeki gibi otuz civarında farklı hücre tipi olmasa da, bir düzineden fazla hücre tipine sahiptir. Bunlar bir dizi hücre dönüşümü sonrasında oluşur: Döllenmiş yumurta hücresi bölünüp A ile B hücre tiplerini oluşturur. B'den ise C ve D hücreleri üretilir. D ise D tipi hücreler yapmaya devam eder ve ek olarak E hücresini de meydana getirir; bu şekilde birçok farklı hücre tipi oluşur. Her hücre tipi bir progresif epigenetik değişim dizisinin sonucunda ortaya çıkar. Bu hücrelerden hangisi üreme hücrelerine dönüşüp sonraki nesile hayat verir? Kuramsal olarak, tüm epigenetik işaretlerin ve gelişim geçmişlerine dair diğer bütün izlerin silinmesi sağlanırsa, içlerinden herhangi bir tanesi bunu yapabilir. A ve B hücreleri için bunu gözümüzde canlandırmak kolaydır, bunlar sadece bir kere değişim geçirmiştir; ancak D ve E gibi hücreler için bunu düşünmek o kadar kolay değil, çünkü bunlar gelişim sırasında daha geç bir aşamada ortaya çıkıp birkaç kez değişime uğramışlardır. Bütün bu olaylar dizisini tersine çevirmek hataların oluşmasına yol açabilir, bir sonraki neslin gelişimini tehlikeye atarak soyun tükenmesine sebep olabilecek yanlışlıklar yapılabilir. Sonuçta hataların önüne geçme kabiliyetini, üreme hücrelerinin belirli bir yazgıya mahkûm olmayan epigenetik durumu, yani gelişimin başındaki duruma yakın bir durumu edinip sürdürme yeteneğini artıran herhangi bir gelişme, seçilimde avantaj sağlar.

Uygunsuz epigenetik işaretlere sahip hücrelerin üreme hücresine dönüşmesini engelleyen seçilimin sonucunda ortaya çıkan en az üç gelişim özelliği sayabiliriz. İlki, birçok epigenetik durumun tersine döndürülme zorluğunun evrimsel sebeplerinden biri olabilir: Bazı hücre tiplerinin kulvar değiştirip üreme hücresine dönüşme konusunda hiç şansı yoktur, çünkü geçmişlerinde kalıcılık adına seçilime uğradıkları için bu hücreleri oluşturan epigenetik değişiklikler geri döndürülemez ve bu yüzden epigenetik miraslarıyla ilgili sorun yersizdir, çünkü üreme hücresi olamazlar. İkincisi, üreme hücrelerinin epigenetik mirastan yoksun olmasına ihtiyaç duyulması, birçok hayvanın embriyo gelişiminde primordiyal (ilksel) üreme hücrelerinin diğer hücrelerden çok erken bir dönemde ayrılmasının evrimsel nedeni olabilir. Bu müstakbel üreme hücreleri fiziksel olarak ayrı dururlar, faaliyette değillerdir ve gelişimin geri kalanını boyunca

da nadiren bölünürler. Böylece bir sonraki nesle aktarılmadan önce silinmesi gereken epigenetik belleğin miktarı çok az olurken, epimutasyonların meydana gelmesi için fazla fırsat da oluşmaz. Üstelik üreme hücresi soyu fiziksel olarak ayrılmışsa, kendilerine biçilmiş görevlerini terk eden, bencilce çoğalıp vücudun başka bölgelerine saldıran serseri hücrelerin üreme hücresi görevi üstlenme şansı azalır. Üreme hücrelerinde epimutasyon olarak ortaya çıksalar bile uygunsuz epigenetik varyantları kuşaktan kuşağa aktarmanın karşısındaki üçüncü güvenlik poliçesi, kromatin yeniden yapılandırılırken oluşan mayoz bölünme ile gamet üretimi sırasında, ayrıca erkeklerde gametlerin büyük sitoplazma kaybına uğradığı dönemde görülen kapsamlı yeniden programlama işlemidir.

Gelişimin birçok özelliğinin, bir sonraki neslin düzenlenişine zarar verebilecek yersiz epigenetik bilginin taşınmasını engelleyen evrimleşmiş mekanizmalar olarak görülebileceğini ileri sürüyoruz. Hücre belleğinin verimi, farklılaşmış durumun kalıcılığı, beden hücrelerinin seçilimi ve ölümü, bazı hayvan gruplarında beden ve üreme hücrelerinin ayrılması, üreme hücrelerinin kromatinindeki büyük çaplı yeniden yapılanma gibi olayların hepsi kısmen EKS'lerin seçici etkileriyle şekillenir. "Kısmen" kelimesine vurgu yapıyoruz, çünkü gelişimin bu çok karmaşık özelliklerin bazı avantajları da vardır, ayrıca bu özelliklerin evrimi muhtemelen başka işlevleri de içerir.

GENOM DAMGALARI VE GEN SEÇİLİMİ

Üreme hücrelerine yapılan özel muameleye rağmen, gametler yine de epigenetik geçmişlerinin mirasını aktarabilir. Genom damgalaması[10] örneklerinde bu duruma rastlanır. Nispeten tuhaf olan bu olaydan 4. Bölüm'de bahsetmiştik. Bazen kromozomların görünüşü, tepkileri, gen anlatımları kromozomların ya

[10] Damgalama üzerine ilk çalışmaların özetlenişi için bkz. Jablonka ve Lamb, Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension, 1995, 5. Bölüm; burada damgaların kökeninde erkek ile dişi gametlerin kromatin paketlemesindeki farklar olduğu öne sürülür. De la Casa-Esperón ile Sapienza ise "Natural selection and the evolution of genome imprinting" (2003) adlı makalelerinde bu görüşü daha ileri götürür ve üreme hücrelerindeki damgaların kalıcılığının anne ile babadan gelen homolog kromozomların birbirlerini tanıması, eşleşmesi ve rekombinasyona girmesiyle bağlantılı olabileceğini ileri sürerler. Holliday de "The biological significance of meiosis" (1984) adlı makalesinde homolog kromozomlar arasındaki epigenetik farkların (özellikle metillenme farklarının) rekombinasyon için sinyal olduğunu iddia eder. Genom damgalamasıyla ilgili birçok evrim kuramı için bkz. Hurst, "Evolutionary theories of genomic imprinting", 1997; Wilkins ve Haig, "What good is genomic imprinting: The function of parent-specific gene expression", 2003. Damgalamanın başka özellikleriyle ilgili sağlam kaynaklar olarak bkz. Ohlsson, Genomic Imprinting: An Interdisciplinary Approach, 1999; Ferguson-Smith ile Surani, "Imprinting and the epigenetic asymmetry between parental genomes", 2001; Haig, Genomic Imprinting and Kinship, 2002.

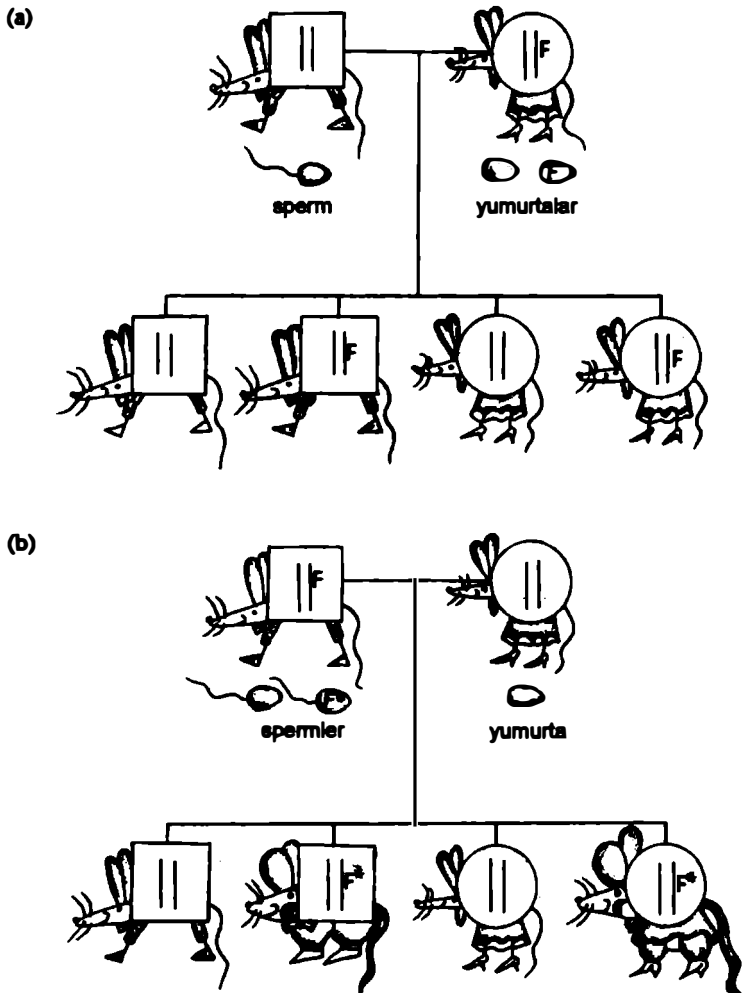
da genlerin anne veya babadan gelmesine göre değişir demiştik. Bunun sebebi anne veya babadan gelen kromozomların farklı işaretler (damgalar) taşımasıdır ve bu miras genlerin yavrularda hücre sinyallerine verdiği tepkileri etkiler. Örneğin bazı genler sadece "babadan" gelen damga varsa faaldir, diğer genler ancak "anneden" gelen damgayla çalışır. Sonuçta damgalı bir gen söz konusuysa, bir normal bir de kusurlu alele sahip olup genetik yapıları eş iki birey tamamen farklı görülebilir; bunlardan biri kusurlu aleli baba, diğeri anneden almışsa bu durum görünür. Damgalamayla ilgili basit bir örneği Şekil 7.3'te gösteriyoruz.

Damgalamaların temelini oluşturan kromatin işaretleri farklılıklarının, muhtemelen DNA'nın erkek ile dişi gametlerinde farklı paketlenmesi sonucunda kazara ortaya çıktığına inanıyoruz. Spermler çok küçük ve çok hareketlidir, faal olmayan genleri ve DNA'sı sıkı sıkıya paketlenmiştir; oysa yumurta hücresi çok daha büyüktür, kromatin daha gevşek ve genler ise çok faaldir. Kromatin yapısındaki bu gamet farkları döllenmiş yumurtaya nakledilir ve bu farkların çoğu gelişimin ilk dönemlerinde ortadan kaybolur, böylece anneden babadan gelen kromozomlar sonuçta birbirine benzer, fakat bazen farklar anne baba işaretleri ya da damgaları halinde sürdürülür. Bu farklar çoğunlukla gelişimde hiçbir fark yaratmaz: örneğin bu işaretler düzenleyici molekülün anneden gelen gene, babadan gelen gene kıyasla biraz daha rahat erişmesini sağlayabilir, yani anneden gelen gen daha erken faaliyete geçer, fakat bunun belirgin etkileri olması alışıldık bir durum değildir. Bununla birlikte, nadiren anneden ya da babadan gelen kromatindeki yapısal farklılık seçilim açısından avantaj sağlayabilir. Bu fark organizma için zararlıysa, seçilim, anne babadan birinde veya ikisinde birden bu işaretlerin oluşumuna müdahale eden değişiklikleri öne çıkarır ya da bu farkın, gelişimin ilk dönemlerinde ortadan kaybolmasını sağlar. İşaretlerdeki farklılık yararlıysa, bu farklar devam ettirilir, yerleştirilmelerini ve bakımlarını etkileyen genetik varyasyonların doğal seçilimi yoluyla daha da güçlendirilir.

Birkaç genom damgalaması örneğine göz atacak olursak, damgaların farklı gelişim işlevlerinde görev alıp değişime uğradığı durumlardan bazılarını da görebiliriz. Kimi türlerde, bunların cinsiyetin belirlenmesiyle ilgili rolleri vardır. Birbirinden bağımsız bazı böcekler çok tuhaf bir cinsiyet belirleme mekanizması evrimleştirmiştir: Her zamanki iki takım kromozoma sahip bireyler dişidir; tek takım kromozomu olan bireyler erkektir. Erkekler genelde döllenmemiş yumurtalardan gelişir, yani erkek bireyden gelen kromozomlardan mahrumdurlar. Bununla birlikte, pullu böceklerde erkekler döllenmiş yumurtadan gelişir, fakat yine de tek bir işlevsel kromozom takımına sahiptir; çünkü gelişimin ilk aşamalarında babalarından aldıkları kromozomlar yok edilir ya da faaliyeti durdurulur. Bir şekilde, kromozomların üzerindeki anne baba işaretleri tanınır, sonra da harekete geçilir, yine de bu tuhaf sistemin nasıl çalıştığı ve neden evrimleşmesi gerektiği esrarını korumaktadır.[11]

---

[11] Pullu böceklerin erkeklerinde kromozomların kapatılması veya elenmesi için bkz.



Şekil 7.3
Genom damgalaması. (a) ailesindeki anne ile (b) ailesindeki babanın kromozomunda F aleli var. Bunlar ve normal alel taşıyan eşlerinin hepsi zayıftır. İki ailede de yavruların genotipi birbirine benzer, dört yavrudan ikisinde F aleli bulunur. Bununla birlikte, (b) ailesinde F aleli sperm üretimi sürecinden geçtiği için üzerindeki işaretler değişime uğramış ve bunu alan iki yavruda da alel anlatımı gerçekleşmiştir, yani bunlar şişmandır.

Anne baba damgalarının memelilerde cinsiyet belirleme görevi yoktur, ancak genetikçilerin "doz telafisi" dedikleri olayda görev alırlar. Doz telafisi gereklidir, çünkü dişi memelilerin iki adet X kromozomu varken erkeklerde bir X bir de Y kromozomu bulunur. Genetikçi Susumu Ohno, Y kromozomuna "genetik kukla" der – küçüktür, sıkıştırılmıştır ve X kromozumuna kıyasla çok daha az protein şifreleyen bir DNA barındırır. Sonuçta erkekler çoğu X kromozomu geninden sadece tek kopya taşır, oysa dişilerde iki kopya vardır. 1961'de Britanyalı biyolog Mary Lyon iki cinsiyette dozun, dişilerdeki X kromozomlarından birinin faaliyetinin durdurulmasıyla eşitlendiği çıkarımında bulundu.[12] X kromozomu faaliyetinin durdurulması gelişimin başlarında gerçekleşir ve iki kromozomdan hangisinin bu işleme tabi tutulacağı rasgele bir seçim sonrası ortaya çıkar: Bazı hücre soylarında babadan gelen X kromozomunun faaliyeti durdurulurken, diğer hücre soylarında anneden gelen kromozom bu işleme maruz kalır. Hücredeki X kromozomlarından birinin faaliyeti durdurulduğunda, aynı X kromozomu bu hücrenin bütün yavru hücrelerinde de faal değildir, yani bu durum, kalıcı epigenetik kalıtım için güzel bir örnektir. X kromozomunun faaliyetinin durdurulması çoğunlukla rasgele olsa bile, bazı durumlarda, özellikle de embriyo dışı dokularda (fetüsü çevreleyen ve anneden besin gelmesini sağlayan, embriyodan türemiş dokular) faaliyeti durdurulan daima babadan gelen X kromozomudur. Bunun gerçekleşmesi için, iki X kromozomu da anneden ya da babadan geldiğini yansıtacak işaretler taşımalı, bu işaretler de embriyonun epigenetik gen susturma sistemleri tarafından tanınmalıdır. Embriyo dışı dokularda tercihen babadan gelen kromozomun faaliyeti durdurulurken, embriyonun içinde iki X kromozomunun da aynı şansa sahip olmasının nedeni, spekülasyon konusudur. Bununla birlikte bu durum, anne ve babadan gelen damgaların bazı doku-

---

White ve arkadaşları, Animal Cytology and Evolution, 1973, 14. bölüm. Cinsiyet kromozomları üzerine yapılan ilk çalışmaların mükemmel bir özeti için bkz. Ohno, Sex Chromosomes and Sex-linked Genes, 1967. Kısa süre önce Y kromozomunun zannedildiğinden daha fazla geni olduğu bulundu (protein şifreleyen 78 gen var, fakat toplamda bunlardan sadece 27 protein üretilir), fakat bu sayı X kromozomuyla karşılaştırılınca yine de düşüktür. Bkz. Skaletsky ve arkadaşları, "The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes", 2003.

[12] Lyon o meşhur hipotezini 1961'de *Nature* dergisinde yayımlanan "Gene action in the X-chromosome of the mouse (Mus musculus L)" adlı kısa bir makalesinde sunmuştur. X kromozomunun kapatılması konusuna eğilen son makaleler için bkz. Lyon "X-chromosome inactivation: A repeat hypothesis", 1998; Plath ve arkadaşları, "Xist RNA and the mechanism of X chromosome inactivation", 2002. Lyon'un 1999'daki "Imprinting and X-chromosome inactivation" adlı yazısı da embriyo dışı dokularda ve keseli hayvanlardaki damgalamayı ve gelişigüzel olmayan X kromozomu kapatılmasını anlatır. Park ve Kuroda ise "Epigenetic aspects of X-chromosome dosage compensation" (2001) adlı makalelerinde X kromozomu kapatılmasının epigenetik tarafına vurgu yaparlar.

larda görmezden gelinirken kimi dokulardaysa dikkate alındığını gösterir.

1980'lerin sonlarında David Haig Avustralya'da yüksek lisans öğrencisiyken, bazı organizmaların embriyo dışı dokularda genom damgalarını dikkate almasının nedeni hakkında evrimle bağlantılı güzel bir fikir geliştirdi. Onun hipotezi, epigenetik ile genetik sistemlerin muhtemelen etkileşim içinde olduğu yolları açıklamaktadır. Haig'in başlangıç noktası, memeliler ile çiçekli bitkilerde olduğu gibi embriyolar anneden gelen maddelerle beslendiğinde, anne ile babanın genomları arasında çıkar çatışması çıkabileceğiydi.[13] Çoğumuz için memelileri gözümüzün önüne getirmek daha kolaydır, o halde rahminde birden fazla babanın yavrusunu taşıyan hamile bir anne hayal edelim. (Ait olduğu türde, bir batında doğan yavrular birden fazla babanın olabilir, fakat sav bu koşula dayanmaz; bu örnek annenin zamanla iki veya daha fazla erkekten çocuk sahibi olabileceğini göstermek için verilmiştir.)

Şimdi de baba ve annenin yavrulara nasıl muamele edeceğini düşünelim. Babanın çıkarı, annenin veya üvey kardeşlerin zararına olsa bile, kendi yavrusunun anneden mümkün olduğunca çok besin alması yönündedir. Baba, annenin geleceğiyle ilgilenmez, çünkü bir daha kendi yavrusunu taşıması şüphelidir; ayrıca yavrusunun üvey kardeşleri de umurunda bile değildir, sadece kendi yavrusu için en iyisini ister. Öte yandan anne, o andaki ve gelecekteki bütün yavrularına aynı miktarda besin vermelidir. Hepsiyle eşit derecede akrabadır ve hepsinin iyiliği kendi çıkarınadır. Haig, böyle asimetrik bir durumda seçilimin, yavrunun anneden hakkı olandan daha çok besin almasını sağlayacak şekilde babadan gelen damgaları öne çıkaracağını ileri sürmüştü. Doğal seçilim yoluyla babanın yavrularına aktardığı kromozomdaki 'açgözlü' damgaları güçlendiren genlerin frekansı artar. Bununla birlikte, bu durum babadan gelen açgözlü embriyo stratejisine karşı çıkan anneden gelen kromozomlardaki damgaların seçilime yol açar, çünkü açgözlü embriyolar diğer yavrulara zarar vererek annenin genel üreme başarısını tehlikeye atar. Bu yüzden beklenen şey embriyonik gelişimle ilgili genlerdeki güçlü ve farklılık gösteren işaretlerin oluşmasıdır: babadan gelen aleller büyümeyi artırıcı işaretler barındırmalı, anneden gelen aleller ise büyümeyi baskılayan işaretler taşımalıdır. Fareler ile insanlarda büyümeyle ilgili kimi (hepsi olmasa da) genlerde gözlenen durum aynen budur.

Damgalardan faydalanmanın başka yollarını düşünmek zor değildir. Örneğin bundan birkaç yıl önce bizdeki gibi cinsiyet belirleme sistemine sahip organizmalarda, babaların kızlarını etkilemek için genom damgalamasını kullanabileceklerini söylemiştik. Dişiler XX'tir, anne ve babadan birer X kromozomu alıp tüm yavrularına bir X kromozomu verir. Erkekler XY'dir, anneden X ve babadan Y kromozomu alıp kızlarına X kromozomunu, oğullarına Y kromo-

[13] Haig'in hipotezi ile bu hipotezden dallanan budaklanan görüş ve açılımlar, bir araya getirilen makalelerinde bulunabilir; bkz. Haig, *Genomic Imprinting and Kinship*, 2002.

zomunu verirler. Babalar X kromozomunu sadece kızlarına verdikleri için seçilim, erkeğin X kromozomunda özellikle kızlara yarayan herhangi bir damganın etkisini artırmalıdır. Anne X kromozomlarını hem kızlara hem de oğullarına verdiği için, cinsiyet ayrımı yapacak fırsatı olmaz. Babanın, cinsiyetle ilgili farklılığı yavrularına benimsetebileceği bu yolu kullanıyor mu belli değildir.[14]

Damgalama üstüne hali hazırdaki bilgilerden yola çıkarsak, anne baba tarafından aktarılan kromatin işaretlerindeki cinsiyete dayanan farkların değişik şekillerde kullanıldığı görülmektedir. Damgalama işlemi kökeninde muhtemelen yumurta ve sperm farklılaşmasının yan ürünü olsa da, bugün gördüğümüz durum, en baştaki kromatin farklılıklarını yeniden şekillendiren farklı işlevlerin doğal seçilime uğramasıyla elde edilen sonuçtur. Bu kromatin farklılıklarından bazıları artırılmış, bazıları silinmiş, arta kalan da kendi haline bırakılmıştır. Anne baba damgaları için geçerli olan, muhtemelen diğer kromatin işaretleri için de geçerlidir: koşullar değişip yeni adaptasyonlar ortaya çıktıkça, hepsi seçilimli değişim ve uyarlanmalara maruz kalırlar.

TETİKLENMİŞ EPİGENETİK VARYASYONLAR İLE GENLERİN SEÇİLİMİ

Şimdi de, *tetiklenmiş* epigenetik değişimlerin, yani değişen çevre koşullarına tepki olarak ortaya çıkan değişimlerin genetik sistem aracılığıyla evrime etki etmesini inceleyerek devam etmek istiyoruz. Novosibirsk'deki Sovyet (artık Rusya) Bilim Akademisi'nin Sibirya Dairesi'nden Dimitri Belyaev tarafından başlatılan etkileyici çalışma, yola çıkmak için güzel bir noktadır. Belyaev inançlı bir Mendel genetikçisiydi; Lisenko'nun Mendel karşıtı ideolojisinin SSCB'de bilime ve insanlara verdiği zarara rağmen hayatta kalıp araştırma yapmayı başarmıştı. 1950'lerin sonlarında Novosibirsk'deki Sitoloji ve Genetik Enstitüsü'nün başına getirildi ve burada ticari değere sahip gümüş kürklü tilkilerin seçilimle evcilleştirilmesiyle ilgili uzun soluklu bir deney başlattı. Yani Belyaev ile meslektaşlarının yapmaya yeltendikleri, atalarımızın yapmak zorunda olduğu şeyle aşağı yukarı aynıydı. Atalarımız muhtemelen bilinçsizce ve sistematik yöntemden uzak bir şekilde çalışmışlarsa da, köpekleri, domuzları, sığırları, koyunları, artık yanınızda yaşayan diğer onca hayvan türünü evcilleştirmişlerdi. Belyaev'in 1985'te ölmesinden sonra da devam eden deney başarılı oldu. Bilimciler oldukça hızlı (evrimsel zaman ölçeğinde) biçimde uslu tilkilerden oluşan bir toplum elde ettiler. Bunlardan bazıları artık bakıcıları memnun edip ilgilerini çekmek

[14] X kromozomlarının asimetrik aktarımının anne ile babadan gelen kromozomların farklı işaretlenmesine yol açabileceği görüşü için bkz. Jablonka ve Lamb, "The evolution of heteromorphic sex chromosomes", 1990, s. 265. Bu görüş daha sonra Iwasa ve Pomiankowski tarafından "Sex specific X chromosome expression caused by genomic imprinting" (1999) adlı makalede genişletilip modellenmiştir.

söz konusu olunca köpekler gibi heyecanlı davranıyor.[15]

Gümüş kürklü tilki deneyinde ilginç olan, evcillik seçiliminde davranışlardan fazlasının etkilenmesidir. Yirmi nesilden kısa süre içinde dişilerin üreme mevsimi uzadı, tüy dökme zamanı değişti, baskı ve cinsellik hormonlarının seviyeleri farklılaştı. Fiziksel değişimler de görüldü: bazı tilkilerin kulakları sarktı, kuyruklarını taşıma şekilleri başkalaştı; kiminin kürkünde beyaz lekeler belirdi; az sayıda tilkinin daha kısa bacakları ve kuyruğu ya da farklı bir kafatası şekli vardı. Kalıtımla aktarılabilir bu fenotip değişimleri seçilim sürecinin çok erken bir evresinde ortaya çıktı, bu farklar hayvanların sadece küçük bir bölümünü (% 1) etkilemiş olsa da, tekrar tekrar meydana geldi. İlaveten, tilkilerin kromozomlarında da değişiklikler görüldü. Birçok tilkide fazladan birkaç mikrokromozom ortaya çıktı; bunların kromatini çok yoğun haldeydi, kromozomu oluşturan DNA ise protein şifrelemeyen birçok tekrar dizisinden ibaretti.

Sinir ve hormon sistemleri yakın akrabadır, yani evcilleştirme amaçlı seçilimin hormon düzeylerini, üreme döngüsünü değiştirmesi şaşırtıcı değildir. Fakat tilkilerin dış görünüşündeki değişime, mesela sarkık kulaklarına, kıvrık kuyruklarına ne demeli? Bunların gelişiminin, davranışlarla hiçbir ilgisi yokmuş gibi görülüyor. Bu değişimler nasıl açıklanabilir? Birkaç ihtimal vardı, fakat Rus bilimciler bazılarını elemeyi başarırken, diğerlerinin de pek olası olmadığı sonucuna vardılar. Örneğin yeni fenotipler mutasyon kaynaklı değişimlere kıyasla çok sık ortaya çıkıyordu, çiftleşme alışkanlıkları ise aile içi çiftleşmeye fazla imkân vermiyordu, yani bu açıklamalar reddedilmiş oldu. Aslında Belyaev'in deneyle ilgili yorumu biraz sıra dışıydı: yeni fenotiplerin ortaya çıkışını "uyuyan" dediği genlerin uyanışına bağladı. Belyaev'e göre, hayvanlarda büyük bir uyuyan gen rezervuarı mevcuttur. Bugünün diliyle bu genleri kalıcı şekilde faaliyeti durdurulmuş olarak tanımlayabiliriz. Belyaev, evcilleştirme gibi zorlu koşullarda hormon sistemi üzerindeki seçilimin bu genleri kalıtımla aktarılabilir bir biçimde faal hale getirdiğini ileri sürdü. Sonuçta toplulukta görülen çeşitliliğin miktarında çarpıcı bir artış oluşur ve Belyaev'in yorumuna göre, evcilleşmeye eşlik eden yeni fenotipler genetik değişimlerden çok epigenetik değişimlerden kaynaklanır. Belyaev, evcilleştirme seçiliminin tilkilerin hormon düzenini değiştirdiğine, bunun da kromatin yapısını etkileyerek beden ile üreme hücrelerinde

[15] Gümüş kürklü tilkilerle çalışan Rus ekibinin çalışması için bkz. Belyaev, "Destabilizing selection as a factor in domestication", 1979; Belyaev ve arkadaşları, "Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes", 1981. Bu çalışmanın tarihi, sonuçları ve son durumunu için bkz. Trut, "Early canid domestication: The farm-fox experiment", 1999. Belyaev'in uyuyan genler bağlamında kalıtım yorumu için bkz. Belyaev ve arkadaşları, "Inheritance of alternative states of the fused gene in mice", 1981; "Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes", 1981. Evcilleştirmenin ve baskının uyumsal evrimdeki rolü için bir model olabileceğine dair görüşü için bkz. Belyaev, "Destabilizing selection as a factor in domestication", 1979.

normalde suskun olan genleri faal hale getirdiğine inanmıştı. Mikrokromozomların bu işle bir ilgisi olabileceğini sanıyordu, ama yine de bildiğimiz kadarıyla (maalesef Rusça metinleri okuyamıyoruz) bu konunun üzerine pek gitmedi.

Belyaev ile Barbara McClintock'un görüşleri arasında açık bir benzerlik mevcuttur. Belyaev baskının kalıtımla aktarılabilir epigenetik etkilerini vurgularken, McClintock genom etkilerine odaklanmıştı, fakat ikisi de baskı yaratan ortamların sadece farklı bir seçilim rejimi oluşturmaktan fazlasını yaptığı konusunda hemfikirdi. Belyaev baskıyla ilgili görüşlerini 1978'de Moskova'da düzenlenen Uluslararası Genetik Kongresi'nde davet üzerine yaptığı konuşmasında anlattı. Anlattığı konunun başlığı hayvanların evcilleştirilmesiydi, evcilleştirmeyi en muhteşem biyolojik deneylerden biri olarak tanımladı. 15.000 yıldan kısa süre önce evcilleştirme başladığından beri, davranış ve dış görünüşte oluşan değişimin hızının, daha önce evrim tarihinde görülen hızdan çok daha fazla olduğuna işaret etti. Fakat bu değişimin hızının sadece uygulanan yoğun seçilimden kaynaklanmadığını vurguladı. Aynı zamanda baskının da sonucuydu; hormon sisteminde baskının tetiklediği değişimler daha önce saklı olan genetik çeşitliliği ortaya çıkarmış ve bunların seçilime maruz kalmasını sağlamıştı.

GENETİK ASİMİLASYON: PARÇANIN YORUMU, PARTİSYONUN SEÇİLİMİNİ NASIL ETKİLER

Baskı tarafından harekete geçirilen epigenetik değişimler, daha önce saklı olan genetik varyasyonları açığa çıkarmanın ötesine geçebilirler. Bunlar aynı zamanda genetik varyantların seçilimini de yönlendirebilir. Daha önce verdiğimiz müzik örneğinin terimleriyle söylersek, parçanın yeni kaydedilmiş bir yorumu, partisyonun hangi versiyonun seçilip gelecekte çalınacağını etkileyebilir. Buradan ne kastettiğimizi açıklamak adına, edinilmiş karakterlerin kalıtımla aktarılabileceği görüşüne dönmek istiyoruz.

İnsanlar her nesilde kullanma ve kullanmama yoluyla edinilmiş karakterlerin, en nihayetinde kalıtsal bir niteliğe kavuşacağına inandığı sürece, kalıtsal adaptasyonların genelde tetiklenmiş adaptasyonlara benzemesinin sebebini açıklamak sorun değildi. En revaçta olan örneklerden biri ayak tabanımızdaki kalın deridir. Bunun sert zeminde yürümeye uygun bir adaptasyon olduğu çok açıktır ve bu özelliğe sahip olarak doğarız. Fakat basınç ve sürtünme yüzünden ellerimizde veya vücudumuzun başka bölgelerinde de deri kalınlaşabilir. Lamarckçı görüşe göre evrimsel geçmişimizde ayaklar daima kaba muameleye maruz kaldığı için, aslında her kişinin yaşamı sırasında kalınlaşan bu deri sonunda uyarıcı bir etki olmadan ortaya çıkan bir kalıtım özelliğine dönüşmüştü. Benzer olarak Lamarckçılar, bazı hayvanların yılanlara karşı uyanık olmayı öğrenmeleri gerekirken diğer hayvanların da doğuştan gelen bir korkuyla hareket ettiklerine ve onlardan kaçındıklarına dair gözlemi, birçok nesil sonrasında edinilmiş karakterin, yani öğrenilmiş korkunun kalıtımla aktarılabilir bir ka-

raktere, bir içgüdüye dönüştüğünü söyleyerek açıklamaktadır.

Lamarckçı fikirlere duyulan coşku söndükçe, evrim biyologları kalıtımla aktarılabilir adaptasyonların çoğunlukla fizyolojik tepkileri ve davranışsal tepkileri taklit etmesini açıklamak için farklı sebepler bulmalıydı; ondokuzuncu yüzyılın sonunda da birkaç kişi öğrenilmiş tepkiyi içgüdüye dönüştürmenin Darvinci bir açıklamasını buldu. Bu kişilerin görüşlerini tartışmayı bir sonraki bölüme erteleyeceğiz, çünkü burada davranış tepkilerine girmek değil tetiklenmiş gelişimsel ya da fizyolojik değişimlerin herhangi bir uyaran olmaksızın ortaya çıkan, kalıtımla aktarılmış özelliklere nasıl dönüştüğünü incelemek istiyoruz. XX. yüzyılın ortasında bu meseleye getirilen Darvinci açıklama Britanyalı genetikçi ve embriyolog C. H. Waddington'a aitti.

Her özelliğin temelini oluşturan karmaşık gen ağlarını tarif ederken, Waddington ve onun epigenetik arazi görüşüne 2. Bölüm'de değinmiştik. Waddington'ın epigenetik arazisinin, epigenetik kalıtımla hiçbir ilgisi yoktur: Bu sadece gelişimde yer alan genetik sistemlerin karmaşıklığını anlatan görsel bir modeldir. Waddington bu modeli kurmaya başladığında, yani 1940'larda gelişim için doğru genler ile birçok genin etkileşiminin gerekli olduğu gerçeği, tek özelliği etkilemek için çok sayıda mutant genin gerekli oluşu yüzünden zaten biliniyordu. Bütün genetikçilerin farkında olduğu gibi, gelişimin genetik karmaşıklığı ile gelişimde ortaya çıkan kaçınılmaz hasarlara rağmen, normal fenotipin, yani genetikçilerin "yabanıl tip" dediği fenotipin değişmez oluşu olağanüstü bir şeydir. Waddington şöyle demişti: "Eğer herhangi bir türe mensup yabanıl hayvanlar bir araya getirilse, çoğunlukla 'tohumdaki bezelyeler kadar birbirlerine benzedikleri' görülür."[16] Ama tam aksine, aynı mutant gene sahip olan hayvanlar birbirlerinden çoğunlukla belirgin şekilde farklılık gösterirler. Örneğin *cubitus interruptus* mutant alelinin iki kopyasını taşıyan çoğu meyve sineğinin kübital (dirsek) kanat damarlarında boşluklar vardır, fakat boşlukların boyutu değişkenlik gösterir; bazılarında damarlar kusurlu bile değildir, yani kanat oldukça normal görülür. Kanat damarı anomalisi ortaya çıkıp çıkmayışı, çıkıyorsa da şiddeti, kısmen sineklerin büyüdüğü ortamın sıcaklığına bağlıdır. Burada sorulması gereken soru, mutantlar böyle değişkenlik gösteriyorsa, nasıl oluyor da yabanıl tip fenotip bu kadar değişmez kalabiliyor.

Waddington'ın terminolojisinde (daha önceki bölümlerde kullandık, çünkü genetik jargonunun bir parçası haline gelmiştir) yabanıl tip fenotipi nispeten

---

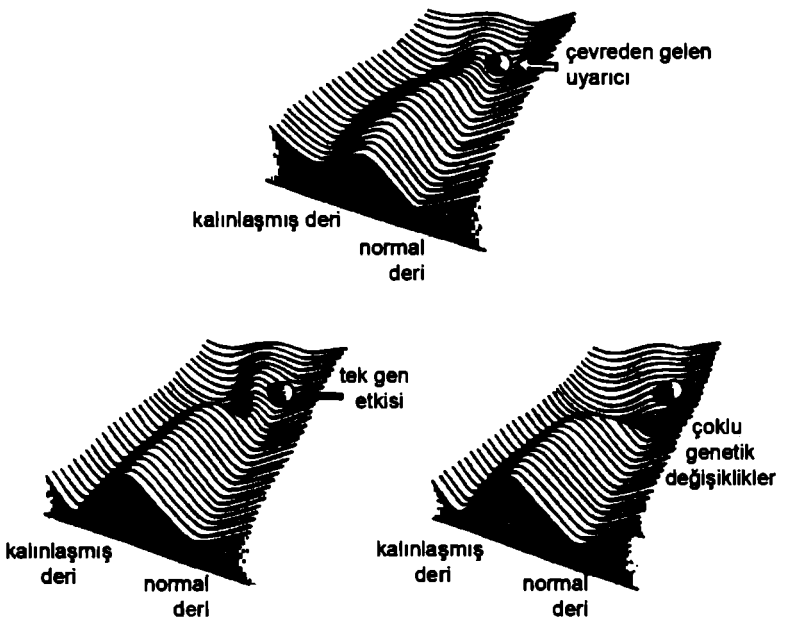
[16] Waddington'ın epigenetik ile gelişim terimlerini kullanımı çakışır, özellikle de bu terimler sıfat olarak kullanıldığında bu durum daha belirgindir. "Epigenetik bir değişim" farklılaşan bir fenotipe yol açan "gelişimsel bir değişimdir". Epigenetik sıfatı değişimin kalıtsal olduğu anlamına gelmez, yani "epigenetik değişim" ile "kalıtsal epigenetik değişim" aynı şey değildir. Waddington, hücre kalıtımının mekanizmaları meselesiyle ilgili herhangi bir ayrıntıya atıfta bulunmamıştır; "epigenetik kalıtım" kavramı daha sonra ortaya çıkmıştır.

değişmezdir, çünkü iyi "kanalize" olmuş veya dengelenmiştir. Nesiller boyunca değişmezlik yönünde işleyen doğal seçilim sayesinde, çevrede veya genlerde oluşan değişikliklerden kaynaklanan ufak kusurların gelişimin sonucunu etkilememesini sağlayan alel kombinasyonları yavaş yavaş şekillenmiştir. Mutant soylar gelişimlerini dengeleyecek doğal seçilime uğramadıkları için değişkendir. Bireylerin yetiştiği koşullarda ya da sahip olduğu diğer genlerdeki herhangi küçük bir fark, mutant genotipin anlatımını etkileyebilir.

Waddington'ın kanalize olma kavramının gerekçelerinden biri, doğal toplumlarda çok sayıda görünmez genetik varyasyonun bulunmasıdır ve bunu gözden kaçırmamak gerekir. Kanalize olma genetik değişimlerin birikmesine imkân verir, çünkü bunlar doğal seçilim tarafından "görülmez"ler, sadece sıra dışı çevre baskısı veya istisnai mutasyonlar gelişimi doğal kanalize seyrinden uzaklaşmaya zorlarsa ortaya çıkarlar. Bu olduğunda, seçilime bağlı ve yeni fenotipler üretilebilir. Bu yüzden, kanalize olma durumu genetik varyasyonları gölgeleyerek normal koşullarda fenotip sapmalarının önüne geçerken, gizli varyasyonların birikmesinin dış veya iç koşullar kökten değiştiğinde gerçekleşecek evrimsel değişimin potansiyelini artırması çelişkili gibi görülüyor.[17]

Waddington görüşlerinden bazılarını 1942'de *Nature* dergisinde yayımlanan kısa makalesinde anlattı. Makalenin başlığı "Edinilmiş Karakterlerin Kalıtımı ve Gelişiminin Kanalize Edilmesi"ydi ve aslında doğal şartların zorlamasıyla oluşan karakterlerin doğal seçilim sayesinde kalıtsal özelliklere nasıl dönüştüğünü anlatıyordu; ki bu süreci daha sonra "genetik asimilasyon" olarak adlandırdı. Altında kalan dokuları zarara uğramaktan koruyan kalınlaşmış deri örneğini verdi, fakat ayak tabanından bahsetmek yerine, Waddington daha pitoresk bir örneği, devekuşunun alt tarafındaki nasırları tercih etti. Bu sert deri parçalarının kuş çömelme konumundayken oluşabilecek hasarı önlediği varsayılır. Waddington, bu hayvanların atalarında derinin sadece basınç ve sürtünmeye tepki olarak kalınlaştığını, yani bu gerçekleşmeden önce genç hayvanların acı çektiklerini öne sürdü. Bununla birlikte, derilerinin uygun yerde ve daha hızlı kalınlaşmasını sağlayan genlere sahip bireyler diğerlerine göre daha başarılı oldukları için, kademeli olarak birçok nesil sonra bu adaptasyonu harekete geçirmek kolaylaştı, böylece deri en küçük bir sürtünme veya basınç altında hızla kalınlaşma özelliği kazandı. Waddington'ın söylemiyle, tepki verme kabiliyetinin seçilimi epigenetik araziyi baştan şekillendirip tepkiyi daha kanalize bir hale getirir ve böylece ufak bir uyarı yeterli olurdu. Şekil 7.4'te gösterildiği gibi, ya dokunun genetik dönüşümü sistemin içine yerleştiği için ya da seçilim tarafından oluşturulan genotip, uyarıcı bir etken olmadığı halde fenotipin üretilmesini mümkün kılan eşiği aştığı için, nihayetinde hiçbir dış etkinin gerekli olmadığı

[17] Kanalize olmakla ilgili görüşleri için bkz. Waddington, "Canalization of development and the inheritance of acquired characters", 1942; *The Strategy of the Genes*, 1957; *The Evolution of an Evolutionist*, 1975.



Şekil 7.4
Genetik asimilasyon. Üst tarafta orijinal epigenetik araziyi görüyoruz. Burada ana vadi normal deriye, yan kol ise kalınlaşmış deriye çıkar. Kalın deri yalnızca çevreden gelen bir uyaranın (beyaz ok) gelişimi sol tarafa kıvrılan vadiye itmesiyle oluşmuştur. Alt taraftaysa doğal seçilimin genetik asimilasyona yol açmasından sonra oluşmuş iki epigenetik araziyi görüyoruz. Seçilim aracılığıyla ikisinde de kalın deriye çıkan vadi derinleşmiş durumda, böylece bu yoldan gitmek kolaylaşmıştır. Soldaki şekilde büyük bir gen etkisi (siyah ok) gelişimi bu yola iter; oysa sağdaki şekilde birçok gendeki varyasyonların seçilimi araziyi öyle biçimlendirmiştir ki uyarıcı etkenlere gerek kalmamıştır. (C. H. Waddington'ın izniyle uyarlanmıştır; *The Strategy of the Genes*, 1957, s. 167.)

bir aşamaya ulaşıldı. Kalın deri fenotipi genetik asimilasyona uğramıştır. Tetiklenmiş (ya da edinilmiş) karakter artık kalıtsal bir özelliğe dönüşmüştür.

Genetik asimilasyon kavramı sayesinde Waddington, edinilmiş karakterlerin evrimin akışına nasıl önemli bir etkide bulunabileceğini gösterdi. Bunun sebebi yinelenen tetiklenmiş epigenetik değişimin, aynı fenotipi üreten genlerin seçilimini yönlendirebilmesidir. Bu görüşe destek meyve sinekleriyle yapılan basit deneylerden geldi. Bu deneylerden birinde, Waddington yabanıl tip *Drosophila* soyunun pupalarını birkaç saat boyunca yüksek bir ısıya maruz bıraktı. Bu ısı şokunun ardından ortaya çıkan sinekler çeşitli anormallikler sergiledi, fakat Waddington "çapraz damarsız" fenotipine sahip olanlara odaklandı. Çapraz damarsız sineklerin kanatlarındaki çapraz damarların hepsi veya bir kısmı eksiktir. Belirli bir gendeki (*çd*) mutasyon buna sebep olabilir, fakat Waddington'ın sineklerinde bu mutant aleli yoktu ve ısı şoku da bu alelin ortaya çıkmasına neden olmuyordu. Isı şoku, genleri değiştirmemişti; yalnızca gelişimi altüst edip genetik olmayan değişikliklere sebebiyet vermişti. Sonuçta bu sineklerin yak-

laşık yüzde kırkında çapraz damarsız fenotipi belirdi. Waddington bu sinekleri seçip bunlardan döl aldı ve yavrulara da pupa evresindeyken aynı ısı şokunu verdi. Bu yavrular yetişkin hale geldiğinde yine çapraz damarsızları seçip bunlardan döl aldı, pupalarına ısı şoku verdi vesaire. Yani her nesilde pupalara ısı şoku uyguluyor ve çapraz damarlardan mahrum olan sineklerden döl alıyordu. Buna devam ettikçe, çapraz damarsız fenotipi sergileyen sineklerin oranının arttığını, yirmi nesilden kısa bir süre içinde yüzde doksana ulaştığını gördü.[18]

Çapraz damarsız fenotipin üretimi için yapılan seçilim açıkça başarılıydı, fakat Waddington'ın deneyinin en ilgi çekici kısmı bu değildi. Daha çok heyecan uyandıran olay, ondördüncü nesil civarında seçilen soydaki kimi sineklerin pupaları *ısı şokuna uğratılmasalar bile*, bunların çapraz damarlardan yoksun olmasıydı. Bu sineklerden döl alan Waddington, hiçbir ısı şoku olmaksızın çapraz damarsız fenotipin neredeyse yüzde yüze ulaştığı sinek soyları elde etti. Başka bir deyişle, çapraz damarsızlık neredeyse tamamen genetik asimilasyona uğramıştı, yani bu fenotipin ortaya çıkması için artık ısı şokuna gerek kalmamıştı. Aslında edinilmiş bir karakter olan ve sadece ısı şokunun mevcut olduğu bir ortamda görülen çapraz damarlılık, seçilim sayesinde normal çevre koşullarında beliren ve kalıtımla aktarılabilir bir karaktere dönüşmüştü.

Waddington asimilasyona uğramış çapraz damarlı fenotipe sahip soyu inceledi ve durumun üretilmesinde birçok genin yer aldığını gösterdi. Genel anlamda yorumu, ısı şokunun kanat gelişiminde görev alan birçok genin kendi aralarındaki etkileşimi değiştirerek orijinal toplumdaki saklı genetik varyasyonları açığa çıkardığı yönündeydi. Epigenetik olaylar varyasyonları ortaya çıkardığında, cinsel karışım ve seçilim yeni fenotipi oluşturan alellerden bir kombinasyon meydana getiriyordu. Farklı uyarıcı etkenlerin kullanıldığı (örneğin yeni yumurtlanmış yumurtaları kısa bir süre için etere maruz bırakmak veya larvanın yaşadığı koşulları değiştirmek gibi), diğer tetiklenmiş özelliklerin seçiliminin incelendiği (örneğin farklı kanat değişimleri gibi) benzer deneyler

[18] Genetik asimilasyonun oluşabileceği basit ve idealleştirilmiş bir örnek aşağıdaki gibidir. Meyve sineklerindeki çapraz damar gibi bir özelliğe yol açan üç genin (A, B, C), her birinin iki aleli (A^1 ve A^2, B^1 ve B^2, C^1 ve C^2) olduğunu düşünün. A^1, B^1, C^1 (tip 1 aleli diyelim) alellerinin topluluktaki frekansları 1/10'dur, A^2, B^2, C^2 (tip 2 alelleri) alellerinin frekansıysa 9/10'dur. Normal çevre koşullarında, ısı şoku falan yoksa, anormal çapraz damarlar sinek ancak $A^1A^1B^1B^1C^1C^1$ genotipine sahipse ortaya çıkar. Bunun frekansı $(1/10)^6$ değerindedir, 1 milyon sinekte bir görülür, yani çapraz damarsız sinek bulma şansı çok küçüktür. Bununla birlikte, iki veya daha fazla tip 1 aleline sahip pupalar (örneğin $A^1A^2B^2B^2C^2C^1$, $A^2A^2B^2B^2C^1C^1$, $A^2A^2B^1B^1C^2C^1$ vs, bunların topluluktaki görülme oranı %17,5'tur) ısı şokuna maruz kalırsa çapraz damarsız fenotipi ortaya çıkar, bu fenotipe sahip sinekler de kendilerinden döl almak üzere sistematik olarak seçilirse, tip bir alellerin frekansı artar. Topluluk tip 1 aleli açısından zenginleştikçe, ısı şokundan bağımsız ve nadiren görülen genotipin ($A^1A^1B^1B^1C^1C^1$) görülme ihtimali artacaktır.

de başarılı oldu. Bütün bu sonuçlar, değişen koşulların bir gelişim sürecini destekleyen genlerdeki varyasyonları açığa çıkarmasının ardından, seçilim ve cinsel karışım sayesinde alternatif bir fenotip oluşturacak yeni alel kombinasyonlarının yaratılması bağlamında yorumlanabilir.[19]

Waddington İngiltere'de görüşlerini geliştirdiği sıralarda, SSCB'de Ivan Ivanovich Schmalhausen de benzer sonuçlara ulaşıyordu. *Factors of Evolution* adlı kitabının İngilizce çevirisi 1949'da yayımlandı. Amerika'nın önde gelen evrimcilerinden biri olan Theodosius Dobzhansky bu çalışmanın çevrilmesinde etkili bir rol oynadı, üstelik İngiltere'de çıkan baskıya coşkulu bir önsöz de yazdı. Bu durumda bile, Waddington'ın görüşleri gibi Schmalhausen'ın görüşleri de Amerika'da pek yankı bulmayacaktı. Amerikalı evrimciler, doğal seçilimin bireylerde genlerin kontrol ettiği süreçleri nasıl biçimlendirdiğinden çok genlerin topluluklara yerleşmesini nasıl sağladığı konusuyla ilgileniyorlardı. Britanya'daysa, Waddington'ın fikirleri nispeten daha çok ilgi uyandırdı, fakat orada bile epigenetik yaklaşımının etkisi kısa ömürlü oldu. 1960'lar ve 1970'lerde moleküler biyoloji moda haline geldikçe, gelişimle ilgili görüşler gen faaliyeti, gen dönüşümleri, düzenleyiciler, geri bildirim döngüleri gibi terimlerle ifade edilir oldu. Biyologlar, mikroorganizmalarda keşfedilmiş genetik kontrol sistemlerinin kısa zaman içinde çokhücreli organizmalarda da bulunacağına emindi. Sonuçta moleküler genetiğe duyulan ilgi büyüdükçe, epigenetik arazi gibi belirsiz soyutlamalar hem eski moda hem de gereksiz olarak görüldüler ve oldukça da hızlı bir şekilde gözden düştüler.

GENETİK ASİMİLASYON MOLEKÜLER BİYOLOJİ İLE TANIŞTIĞINDA

Son on yıldır, Waddington'ın görüşleri ikinci baharını yaşıyor. Bunun birkaç nedeni var. İlk olarak, daha ekoloji temelli düşünen biyologlar sayesinde, fenotiplerin belirlenmesinde yer alan çevre etkenlerine yönelik bir ilgi patlaması yaşandı. İnsanlar artık fenotip esnekliğinin genetiksel, gelişimsel ve evrimsel temellerini faal bir şekilde inceliyor; farklı koşullarda yetişen aynı genotipe sahip organizmaların, fenotip çeşitliliğini neden ve nasıl yarattığını araştırıyorlar. Waddington'ın çalışmasına uyanan ilginin ikinci sebebi, gen faaliyetini kontrol eden sistemlerin ayrıntıları anlaşıldıkça, epigenetik konusunun tekrar odak noktası olmasıdır. Gelişimin temelindeki düzenleyici ağların karmaşıklığının

[19] Waddington'ın görüşlerini yaratıcı bir biçimde kullananlardan biri olan Matsuda hayvanların larva aşmasına sahip olup olmaması gibi hayat geçmişindeki değişimlerin başlangıçta çevre tarafından değişime uğramış gelişim değişiklikleri olduğunu, sonradan bunların genetik asimilasyona uğradığını iddia eder: *Animal Evolution in Changing Environments with Special Reference to Abnormal Metamorphosis*, 1987. West-Eberhard da Matsuda'nın çalışmasından bahseder ve bu yönde birçok örnek verir: *Developmental Plasticity and Evolution*, 2003.

netliğe kavuşması, insanları bu tür sistemlerin nasıl evrimleştiğini düşünmeleri yönünde gayrete getirdi ve Waddington'ın kanıları da göze daha tutarlı görünmeye başladı. Waddington'ın çalışmasından yeniden bahsedilmesinin üçüncü ve çok önemli sebebi de Suzanne Rutherford ve Susan Lindquist gibi insanların, Waddington'ın genetik asimilasyon açıklamasının iskeletini genetikle biyokimya etiyle kaplayıp hayat vermeleridir.

Rutherford, Lindquist ile kimi meslektaşları protein katlanması ve bunun kusurları üzerinde çalışıyordu. Proteinlerin doğru katlanması tüm organizmalarda hücre işlevleri için yaşamsal öneme sahiptir, yanlış katlanmaysa ciddi sorunlara yol açar. (Prion proteinlerindeki yapısal değişimlerin korkunç etkilerini hatırlayalım; bunlar *kuru* ve CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) gibi hastalıklara sebep olur.) Protein katlanması her zaman polipeptit zincirindeki amino asit dizisinde kendiliğinden ortaya çıkan basit bir olay değildir. Doğru zamanda ve doğru yerde uygun yapıya kavuşmak için, kimi polipeptit zincirleri "şaperon" olarak bilinen protein ailesinin bir veya daha çok üyesinin yardımına gereksinim duyar. Bu şaperonlardan biri Hsp90'dır.[20] Bunlar isminden de anlaşılabileceği gibi, organizmalara ısı şoku uygulandığında proteinler ile genlerinin tepki vermesiyle keşfedilmiş bir grup proteinden biridir. Hakkında daha fazla bilgiye sahip olduğumuz şu günlerde "Hsp" yanlış bir adlandırma gibi geliyor insana, çünkü ısı şokunda olduğu gibi, oksijen kıtlığında ve diğer ciddi baskı koşullarında da görevi vardır.

Hsp90'ın ikili işlevi varmış gibi görülüyor. Normalde ve her günkü koşullarda, büyüyüp gelişimi kontrol eden proteinlerin yarı kararlı bir yapıda kalmalarına yardımcı olur ve bu durum proteinlerin hücresel sinyallere uygun bir biçimde tepki vermelerini mümkün kılar. Hsp90 olmadan bu düzenleyici proteinler yanlış katlanma eğiliminde olup görevlerini yerine getiremezler. Hsp90'ın ikinci işleviyse hücreler baskı altındayken (örneğin ısı şoku gibi) ve önemli birçok proteinin normal katlanışı bozulmuşken ortaya çıkar. Böyle bir şey gerçekleştiğinde Hsp90 hasarlı proteinlere ulaşır ve yapılarını eski haline getirir; bu yüzden düzenleyici proteinlerin bakımıyla ilgili alışılmış görevinden uzaklaşmış olur.[21]

Rutherford ile Lindquist, Hsp90 kıtlığında gelişime ne olduğunu görmek

---

[20] Hsp90: heat shock protein 90: ısı şoku proteini 90. —*çev. notu*

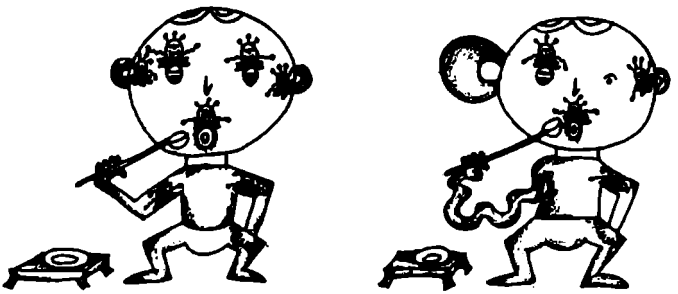
[21] Hsp90 şaperonlarının biyolojik rolü için bkz. Buchner, "Hsp90 & Co. – a holding for folding", 1999; Mayer ve Bukau, "Molecular chaperones: the busy life of Hsp90", 1999. Hsp90'ın *Drosophila*'daki etkileri üzerine yapılan deneyler için bkz. Rutherford ve Lindquist, "Hsp90 as a capacitor for morphological evolution", 1998. McLaren ise "Too late for the midwife toad: Stress, variability and Hsp90" (1999) adlı yazısında Waddington'ın genetik asimilasyon deneyleri de dahil bu deneyleri gelişimde tetiklenen karakterlerden tetiklenmeyen karakterlere geçişi gösteren başka gözlemlerin daha genel şartlarında anlatırken; kara kurbağalarının tartışmalara yol açan o ünlü yastıklarının genetik asimilasyon süreciyle meydana gelebileceğini iddia eder.

istiyorlardı. Deney için faydalandıkları hayvan da meyve sineği *Drosophila*'ydı. Bu canlı, ısı şoku proteinleri üzerine yapılmış deneylerde daha önce zaten kullanılmıştı. Üzerinde çalıştıkları sineklerde Hsp90 miktarı, ya iki gen kopyasından birinin mutant alel olması yüzünden ya da sineklerin yetiştiği ortamdaki besinin Hsp90'ı engelleyici geldanamycin maddesi içermesi yüzünden azalmıştı. Her iki durumda da sineklerden bazılarında kanat, göz, bacak deformasyonları, kusurlu kanat damarları ve sayısı artan sert kıllar gibi morfolojik anormallikler belirdi. Anormalliklerin yelpazesi ve şiddeti kullanılan sinek soyuna bağlıydı. Ortaya çıkan fenotipler kalıtsaldı, çünkü aynı anormalliğe sahip bireyler çiftleştirildiğinde döllerinden bir kısmı aynı kusuru miras alıyordu. Bununla birlikte, kalıtımla aktarılabilir bu kusurların mutasyonlardan kaynaklanması pek olası değildi, çünkü bu kusurların sayısı çok fazlaydı ve soya özgü aynı deformasyonlar da tekrar tekrar ortaya çıkıyordu.

Anormallikler kalıtsal olduğu için, yeni fenotipleri seçilime bağlı tutmak mümkündü. Araştırmacılar bunu yaptığında, yani deforme gözlere ya da damar bozukluğu bulunan kanatlara sahip bireylerden döl aldıklarında, bunların seçilimi çok başarılı oldu. Beş ila on nesil içinde, yeni fenotipin görülme yüzdesi bir ila ikiden yüzde altmış ila seksene çıkan soylar elde ettiler. Genetik analizler, farklı birkaç genin seçilmiş fenotipe katkıda bulunduğunu gösterdi, yani orijinal soylar seçilmiş özellikleri etkileme kabiliyetine sahip çok sayıda saklı genetik varyasyon içeriyor olmalıydı.

Vardıkları sonuçları açıklamak adına Rutherford ile Lindquist, Hsp90'ın normalde birçok genetik varyasyonun fenotip üzerinde etki etmesinin önüne geçen bir tür gelişim dengeleyici unsur olarak işlev gördüğünü ileri sürdüler. Hsp90 proteinleri doğru biçimde katlamak için amino asit dizisi konusunda o kadar titiz davranmaz, bu yüzden Hsp90 var oldukça ve görevini yerine getirdikçe genetik varyasyonlar telafi edilir. Hsp90 miktarı yetersiz kaldığındaysa Hsp90'a bağımlı kimi proteinler uygun şekilde katlanmaz ve düzgün çalışamazlar, böylece bunların yaşamsal öneme haiz olduğu birçok gelişim süreci bir parça yalpalar; sonuçta da normalde hiçbir etkisi olmayacak herhangi bir gen ürünü varyantı, gelişimi normal seyrinden uzaklaştırarak anormal bir fenotip üretebilir. Bu yüzden Hsp90 genel bir kanalize edici etken olarak işlev görür ve birçok farklı gendeki varyasyonları gölgeler. Hsp90 kıtlığında genetik varyasyonların açığa çıkması bu yüzdendir (Şekil 7.5).

Fakat hikâyemiz burada bitmiyor. Rutherford ile Lindquist aynı zamanda başka bir şey daha keşfetti: başlangıçtaki Hsp90 kıtlığının, Hsp90 geninin bir mutant kopyası yüzünden oluştuğu soylarda, seçilime uğrayan birkaç neslin ardından mutant alel ortadan kaybolmuş; fenotip anormallik ise yok olmamıştı, fakat inceledikleri sineklerin hepsinde tamamen normal Hsp90 genleri vardı. Bu sineklerde Hsp90 miktarının normal seviyesine döndüğü varsayılıp bu durumda da deformasyonun ortadan kalkması bekleniyordu; ama bu olmadı. Normal Hsp90 miktarlarında bile, sinekler nesiller boyunca aynı anormalliği sergileme-



Şekil 7.5
Genetik varyasyonların açığa çıkışı. Bu kişiler tek yumurta ikizidir; soldakinde şaperon Hsp90 miktarı normal seviyede, oysa sağdakinde bir miktar düşüktür, bu yüzden gelişimi için şaperona gereksinim duyan kimi özelliklerinde fenotip anormallikleri sergilemektedir.

ye devam ettiler.

Rutherford ve Lindquist'in kendi deney sonuçlarına getirdikleri yorum, aslında Waddington'ın asimilasyon deneyleri için ileri sürdüğü yorumla aynıydı. Deforme gözlü veya kanat damarı anormalliği bulunan sinekleri seçmenin, gözlerin ya da kanatların gelişimini etkileyen ve daha önceden saklı olan birkaç genetik varyasyonu bir araya getirdiğini iddia ettiler. Uygun aleller yeterli sayıda biriktiğinde, yeni nitelik normal Hsp90 seviyesinde bile ortaya çıkıyordu. Yani, başlangıçtaki düşük Hsp90 seviyesinin önemi, ısı şokunun önemiyle aynıdır. Örtülü varyasyonun üzerindeki sis perdesini kaldırıldığında bu varyasyon seçilime uğrayabilir. Nihayetinde, bu etken olmadığında bile aynı özellik ortaya çıkar, çünkü seçilmiş genler artık gelişimi yeni bir yola sokmuş, yeni fenotip daha kanalize hale gelmiştir. Waddington'ın deyimiyle, kısmen asimile edilmiştir.

Lindquist'in grubundaki diğer bilimcilerden olan Christine Queitsch ve Todd Sangster, düşük Hsp90 seviyesinin etkisini başka bir organizmada, *Arabidopsis thaliana*'da incelediler.[22] Bu bitki nispeten anlamsız bir ottur, fakat *Drosophila*'nın botanik bilimindeki karşılığı olduğu için önemlidir, yani bitki dünyasında genetik yapısı üzerinde en fazla çalışılmış organizmadır. Bu yüzden Hsp90'ın bitkilerdeki rolünü incelemek adına doğal bir tercihti. Bilimciler Hsp90 seviyesi ilaçlarla düşürüldüğünde yeni fenotiplerin ortaya çıktığını buldular. Meyve sineklerinde olduğu gibi, anomalilerin yelpazesi kullanılan soya bağlı olarak değişiyordu, fakat genel konuşmak gerekirse fenotipler sineklerde görülenler kadar ürkütücü değildi. Değişmiş yaprak biçimi veya daha koyu mor renk gibi bazı fenotipler, kendilerini yeni bir doğal çevrede bulan bitkiler için uygun seçilim adayları olabilecek gibi görülüyordu.

[22] *Arabidopsis thaliana*'da Hsp90 katlığının etkileri için bkz. Queitsch ve arkadaşları, "Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation", 2002.

Isı şoku veya düşük Hsp90 seviyesinin açığa çıkardığı varyasyon hikâyesinde ilginç bir sapma bulunur. Küçük boyutu ve kısa ömrü bir yana, *Arabidopsis*'i genetik çalışmalar için bu kadar faydalı yapan özelliklerinden biri normalde kendini döllemesidir. Bu yüzden soyların genetik yapısı kendi içinde oldukça saftır: neredeyse tüm bitki genlerinin iki kopyası da birbirinin eşidir, ayrıca soy içindeki bireyler arasında herhangi bir genetik farklılık önemsiz sayılacak kadar küçüktür. Sonuçta saklı varyasyon miktarı az olduğu için, Hsp90 önleyici ilaç tedavisinin ardından aynı soya ait bitkiler arasında görülen farklılıkların, gelişim sırasında oluşmuş rasgele kazalardan kaynaklandığı varsayıldı. Ama tam aksine, *Drosophila* deneylerinde orijinal sinekler muhtemelen birçok gen açısından heterozigottu, yani aynı soy içindeki sinekler genetik farklılık gösteriyordu. Bu yüzden ısı şoku veya düşük Hsp90 miktarı varyasyon açığa çıkardığında, yeni fenotipin seçilimi, Hsp90 seviyesi normale döndüğünde bile seçilmiş karakteri muhafaza edecek alel kombinasyonlarını bir araya toplayabilmişti. Saklı genetik farklılıklar olmadığında, seçilim etkisiz kalırdı. Ya da en azından son zamanlara kadar çoğu genetikçinin kanısı bu yöndeydi. Bununla birlikte, Douglas Ruden ile meslektaşlarının bazı çalışmaları sayesinde işler artık biraz farklı görülüyor.

Ruden'in grubu izojenik bir *Drosophila* soyundaki seçilimi inceledi.[23] İzojenik soylar, genetik müdahaleler ve karmaşık üreme programlarıyla oluşturulur, amaç da sinekleri çoğu gen açısından homozigot yapmaktır. Bu yüzden bunlar nispeten Queitsch ve meslektaşlarının kullandığı *Arabidopsis* soyları gibidir ve bu sinek ırkında çok az sayıda genetik varyasyon vardır. Araştırmacıların oluşturduğu belirli bir izojenik soy içinde *Krüppel* (kötürüm) geninin mutant aleli taşınıyordu. Bu alele sahip sineklerin gözleri daha küçük ve pürüzlüdür, ayrıca belirli koşullarda gözlerinde tuhaf çıkıntılar meydana gelebilir. Mesela Hsp90 önleyici ilaç, yani geldanamycin yemlerine eklendiğinde az sayıda sinekte bu çıkıntılar oluşuyordu. Bu yüzden Ruden ve meslektaşları yürüttükleri Lindquist'inkine benzer bir deneyde, sineklerin yemine ilaç katıp çıkıntıları olanlardan döl almaya başladılar. İlaçlı yem sadece bir nesile verilmiş olsa ve soyda pek genetik varyasyon bulunmasa bile, seçilimli üremeye tabi tutulan sineklerde altı nesil sonra anomaliyi sergileyenlerin yüzdesinin %1'den %65'e kadar fırlaması dikkate değer bir durumdur. Araştırmacılar on üçüncü nesilde deneyi durdu-

[23] İzojenik *Drosophila* soylarında epigenetik varyasyonların seçilimiyle gerçekleşen asimilasyona yönelik deneyler için bkz. Sollars ve arkadaşları, "Evidence for an epigenetic mechanism by which Hsp90 acts as a capacitor for morphological evolution", 2003. Ho ve arkadaşları "Effects of successive generations of ether treatment on penetrance and expression of the *bithorax* phenocopy in *Drosophila melanogaster*" (1983) adlı yazılarında saf bir *Drosphila* soyunun genetik yapısına yerleşmiş tetiklenen bir özelliği gösteren daha önceki bir deneyi anlatırlar. Epigenetik varyasyonların nicel kalıtsal özelliklere katkısı hakkında ilginç bir tartışma için bkz. Rutherford ve Henikoff, "Quantitative epigenetics", 2003.

rana dek söz konusu fenotipin yüzdesi yaklaşık bu seviyede kaldı. Sineklerin genetik yapısı birbirinden farklı değilse, seçilim neden bu kadar başarılı oldu?

Bu soruya dair ipucu, *Krüppel* aleli taşıyan sineklerin ya Hsp90 geninin ya da kromatin yapısının bakımı veya kalıtımıyla ilgili birkaç genden birinin kusurlu kopyasına sahip olan anneleriyle yapılan deneylerden geldi. Bu annelerin yavrularından bazıları, kusurlu Hsp90 ya da kromatin genini almamış olsalar bile göz çıkıntısı oluşturdular. Bu sineklerin seçilip bunlardan döl alınması anormal özelliklere sahip yavruların oranını yükseltti. Bu sonuçlar Ruden ile meslektaşlarını, izojenik soydaki varyasyonun genlerdeki farklılıklardan değil, kromatin yapısındaki kalıtsal farklılıklardan kaynaklanması gerektiği hükmüne ulaştırdı. Başka bir deyişle, bu sinekler epimutasyon taşıyordu. Bilimcilere göre gerçekleşen şey, kromatin üzerinde etkisi olan kusurlu gen yüzünden annenin üreme hücrelerindeki kromatin işaretlerinin değişmesiydi. Bu işaretler yavrulara aktarıldığında, genlerin anlatımının gerçekleştiği yer ile zamanı etkilemişlerdi ve göz gelişimi de zaten *Krüppel* tarafından sekteye uğratıldığı için kalıtsal epimutasyonlar göz çıkıntılarına sebep oldu.

Bu kısımda anlatılan çalışmayla, üzerindeki örtü kalktığında varyasyonlar üreten mekanizmalara dair cevaplanmamış hâlâ birçok soru mevcut. Örneğin Hsp90 kromatin yapısını etkiliyor mu? Epigenetik varyasyon çeşitli *Arabidopsis* soylarındaki birbirine benzemeyen tepkilere katkıda bulunuyor mu? Yakın gelecekte şimdiye kadar keşfedilen olguların moleküler biyolojisi hakkında daha fazla bilgiye ulaşacağımız su götürmez, ancak günümüzde *Drosophila* ve *Arabidopsis* ile yapılan nispeten karmaşık ama güzel deneyler, örtülü genetik farkların yanı sıra kalıtımla aktarılabilir epigenetik varyantların da genetik asimilasyonun temeli olabileceğini gösteriyor. Bunun çok önemli evrimsel etkileri olduğu açıktır. Biraz sonra buna değineceğiz, fakat önce Lindquist grubunun çalışmalarının başka bir yönüne, maya prionlarıyla yaptıkları araştırmaya bakmak istiyoruz. Bu çalışma ilginçtir, çünkü genetik farklılıkları saklayan ve açığa çıkaran etkileşim ağına başka bir EKS tipini, yeni yapısal kalıtımı dahil eder.

MAYALARDAKİ PRİONUN İFŞASI

4. Bölümde söylediğimiz gibi, prionlar aslında normal proteinlerin kalıtımla aktarılabilir yapısal varyantlarıdır. Bunların polipeptit zincirlerindeki amino asit dizisinde sorun yoktur; sadece sıra dışı bir biçimde katlanırlar. Bu anormal yapı kendini bulaştırabilir; prionlar ortaya çıktıktan sonra normal yapıya sahip diğer proteinleri kendi biçimlerine benzetirler. Prionlar çoğunlukla kümelendikleri ve normal proteinin işlevini yerine getirmedikleri için, hücresel faaliyetler aksar. *Kuru* ile deli dana hastalıkları prionların yol açtığı bir felakettir, fakat mayalarda bulunan prionlar oldukça iyi huylu görünüyor, hatta faydalı bile olabilirler.

Lindquist grubunun üzerinde çalıştığı maya prionlarından biri, mRNA'ları polipeptit zincirine çevirmekle görevli bir proteinin değişime uğramış biçimi-

dir. Açıklamamıza gerek olmayan sebeplerden ötürü, bu prion [PSI⁺] olarak adlandırılır ve varlığı da fenotip varyasyonlarına yol açar. True ve Lindquist bu varyasyonları, tek farkları bu prion olan yedi çift maya soyunun farklı koşullardaki koloni morfolojisini ve çoğalma özelliklerini karşılaştırarak gösterdiler. İnceledikleri olayların yarısında maya çiftlerinin prionlu ile prionsuz üyeleri çevreye farklı tepkiler verdiler. Farklar soya özgüydü ve prion barındıran soy zorlu koşullarla çoğunlukla daha rahat başa çıkabiliyordu.[24]

Prion barındıran soyların genetik yapısı, maya çiftinin prionsuz üyesinin genetik yapısıyla aynıydı, o halde neden farklı tepki veriyorlardı? Yanıt, prion proteininin normal biçiminin işlevinde yatıyordu. Bu protein, polipeptit zinciri üretiminin sonlandırılmasında yer alır. Ribozom mekanizması mRNA'daki dur emri veren kodona ulaştığında bu işlem gerçekleşir. Genetik şifrenin üçlü bir şifre olduğunu hatırlayalım; yani mRNA'nın nükleotit dizisi üçlü gruplar halinde okunur ve art arda sıralanmış üç nükleotit (kodon), polipeptit zincirine hangi amino asidin ekleneceğini belirler. Amino asit şifresi içermeyen az sayıda kodon da bulunur ve bunlara "dur kodonu" denir; ki bunların mesajı "polipeptitin sonuna geldik, daha fazla amino asit eklemeyin"dir. Prionlar kümelendiği için, [PSI⁺] içeren soylarda bu proteinden zinciri sonlandırmaya yetecek kadarı her zaman bulunmaz. Sonuçta bazen mRNA translasyonu dur kodonunun ötesine geçer. "Readthrough" [baştan savma okumak] denilen bu olay yüzünden sentezlenen proteine fazladan amino asit eklenir ve bunlar proteinin kararlılığını veya diğer moleküllerle kurduğu bağları etkileyebilir, yani protein sentezindeki hataların fenotipte etkileri görülebilir.

Readthrough'nun başka bir sonucu daha vardır: normalde asla tamamlanmayacak proteinlerin sentezlenmesine imkân verir. Genomda birçok genin birden fazla kopyası vardır ve fazla olan kopyalar da çoğunlukla mutasyonludur. Eğer bir mutasyon mRNA'nın ortasında yersiz bir dur kodonunun oluşmasına yol açmışsa, ortaya çıkan ürün normalden kısadır, muhtemelen de işlevsizdir. Bunun fazla bir önemi olmayabilir, çünkü genin mutasyona uğramamış kopyaları normal proteini üretecektir. Bununla birlikte, eğer [PSI⁺] mevcutsa, mutant mRNA'mn readthrough'su işlevsel bir proteinin meydana gelmesini mümkün kılabilir, fakat bu protein, normal genin ürününden biraz farklı olabilir. Bu protein de fenotipi etkileyebilir. Bu yüzden [PSI⁺] içeren hücreler, ya translasyonun normal durma noktasının ötesine geçmesi yüzünden ya da mRNA'nın ortasındaki dur kodonlarının atlanması yüzünden yeni işlev

[24] Maya prionu [PSI⁺] molekülünün davranışı Serio ve Lindquist tarafından anlatılırken ("Protein-only inheritance in yeast: Something to get [PSI⁺]-ched about", 2000); kalıtsal etkileri de True ve Lindquist tarafından ("A yeast prion provides a mechanism for genetic variation and phenotypic diversity", 2000) betimlenir. Protein yapısındaki kalıtsal varyasyonların evrimsel önemi için bkz. Chernoff, "Mutation processes at the protein level: Is Lamarck back?", 2001.

(veya hatalı işlev) kazanma potansiyeline sahip farklı protein ürünleri meydana getirebilir. Hangi ihtimal geçerli olursa olsun, yeni fenotipler DNA herhangi bir değişime uğramaksızın üretilmektedir.

[PSI$^+$] bir prion olduğu için, hem kendisini etrafa bulaştırır hem de yavru hücreler tarafından miras alınır. Sonuçta fenotip çeşitliliği oluşturan protein sentezinin düşük güvenilirliği de aktarılır ve [PSI$^+$] içeren bir soyun değişkenlik gösterme kapasitesi de sürdürülmüş olur. Zorlu koşullarda bu esneklik özelliği paha biçilmez değerdedir. Yine de her 100.000 ila 1.000.000 hücreden yalnızca biri kendiliğinden prionlu durumdan prionsuza ya da normal durumdan prionlu hale geçtiği için, bir toplulukta [PSI$^+$] içeren ve değişme kapasitesine sahip kimi hücre soyları bulunabilirken, bazı topluluklardaysa bu tip hücreler yoktur. Bunun genetik sistem aracılığıyla evrimi nasıl etkilediğine hemen önümüzdeki kısımda değineceğiz.

EPİGENETİK İFŞALAR

Epigenetik varyasyonların genetik asimilasyona nasıl yol açtığını açıklamaya çalışırken, gümüş kürklü tilkilerin evcilleştirilmesinden mayaların moleküler biyolojisine kadar uzandık; şu anda değindiğimiz ana noktaları özetlemek yararlı olabilir:

- Belyaev'in gümüş kürklü tilki çalışması, doğal topluluklarda saklı genetik varyasyonlar olduğu fikrini akla getirmiştir. Bu varyasyonlar evcilleştirme seçiliminde açığa çıkmıştı ve sebep muhtemelen baskıyla tetiklenen hormonal değişikliklerin uyku halindeki genleri uyandırmasıydı.
- Waddington ve Schmalhausen, yabanıl tip fenotipin dikkate değer değişmezliğini genetik ve çevre etkilerine karşı gelişim sürecini koruyan gen kombinasyonlarının geçmişteki seçilimine bağladılar. Waddington'ın deyişiyle, gelişim "kanalize edilmiştir". Bu yüzden genetik değişimlerin çoğu fenotipi etkilemez. Bununla birlikte, sıra dışı çevre baskısı veya mutasyonlar gelişimi normalde kanalize olduğu yoldan saptırabilir; bu gerçekleştiğindeyse bireyler arasındaki genetik farklar açığa çıkar ve seçilim oluşur.
- Waddington'ın deneyleri, varyasyonlar çevre şartlarından kaynaklanan bir baskı yüzünden açığa çıktığında, tetiklenmiş fenotip seçiliminin ilk önce bu fenotipin daha fazla tetiklenmesine ve sonrasında uyarıcı etki ortadan kaybolduğunda bile fenotip üretiminin sürdürülmesine yol açtığını gösterdi.
- Lindquist grubunun deneyleri, seçilime uygun varyasyonun, baskı proteini olan Hsp90'ın katlığında ya da yokluğunda ortaya çıkabileceğini gösterdi. Hsp90 gelişimde önemli paya sahip çeşitli proteinlerin doğru şekle kavuşmasına yardım eden bir moleküler şaperondur, bu yüzden

de organizmaların kimi protein dizilerindeki genetik kökenli küçük değişimlerle başa çıkabilmesini mümkün kılan dengeleyici veya kanalize edici etkenlerden biri olabilir.

- Ruden grubunun çalışması, soyda çok az miktarda veya hiç genetik varyasyon olmasa bile, kalıtsal fenotip varyasyonlar tetiklenip seçilebileceği için, bu varyasyonlardan bir kısmının epigenetik olması gerektiği fikrini akla getirdi.
- Mayalarda protein sentezini baltalayan bir prion, DNA'da herhangi bir değişim olmaksızın fenotip çeşitliliği yaratabiliyor; prionlar yavru hücrelere aktarıldığı için, aynı varyasyon yelpazesi sonraki nesillerde de görülebiliyordu.

Bütün bunlardan anlaşılan, ister genetik veya çevre etkenlerinden kaynaklanmış, isterse de sistemdeki gelişigüzel düzensizlikten dolayı meydana gelsin, epigenetik değişimler yeni fenotipler üretmeye gücü yeten saklı genetik varyasyonları ortaya çıkarabilir. Normal koşullarda, bireyler arasındaki birçok genetik farklılık maskelenir, çünkü geçmişte oluşan seçilim gelişimin temelini oluşturan etkileşim ağlarının ufak farklara kayıtsız kalmasını sağlamaktadır. Bu yüzden de toplulukta mutasyonlar birikir, fakat çoğu zaman bunların iyi veya kötü hiçbir etkileri yoktur. Şaperon Hsp90, üzerinde çalıştığı proteinlerin dizilerindeki farklara tahammül etmesi sayesinde, genetik varyasyonun gizli kalmasına yardımcı olan moleküllerden biri olarak görülüyor. Fakat gelişim sisteminin tahammül kapasitesi de sınırsız değildir ve bu eşik aşıldığında bireyler arasındaki genetik farklar görünür hale gelir.

Anlattığımız laboratuvar deneyleri, tetikleyici bir madde ya da baskı etkisiyle açığa çıkan fenotipin, seçilim yüzünden genetik asimilasyona uğradığını göstermektedir: Tetiklenmiş karakterin gelişimi uyarıcı etkiden bağımsız hale gelir. Ama karakter ile tetikleyici etken arasındaki ilişkinin Lamarckçı evrim olarak görülmeye yetmeyeceğine dikkat etmelisiniz. Kesin konuşmak gerekirse, Lamarckçı evrim, tetiklenen ve sonra da asimile olan fenotiplerin kendilerini açığa çıkaran koşullara *uyum göstermesini* gerektirir, fakat örneğin ısı şokuna maruz kalmış fenotipler, aşırı sıcağa yönelik bir adaptasyon değildir. Bununla birlikte, Waddington'ın deneylerinden birinde tetikleyici etkene karşı oluşan tepki uyumsal gibi görülüyor. Sinek larvalarına verilen besin çok tuzluydu. Bu diyet, onların anal papil organlarının morfolojik değişimiyle sonuçlandı; ki söz konusu organlar vücut sıvısındaki tuz miktarını kontrol etmekle yükümlüydü. Bu yüzden değişim muhtemelen yeni koşullara yönelik bir adaptasyondu. Larvaları nesiller boyunca tuzlu besinle yetiştirdikten sonra, değişime uğramış anal papil fenotipi asimilasyona uğradı ve larva normal besinle yetiştirilse bile bu fenotip ortadan kaybolmadı. Böylece, bu örnekte edinilmiş bir karakter, geleneksel anlamda kalıtsal bir karaktere dönüştü: söz konusu özellik uyumsaldı

ve genetik asimilasyon da yapay seçilimden çok doğal seçilimle gerçekleşmişti.[25]

Genetik asimilasyon deneyleri Darvinci mekanizmaların görünüşte Lamarckçı olan evrimi nasıl yaratabileceğini göstermişti. Bu, çarpıcı bir sonuçtur, fakat deneylerin o kadar önemli olmalarının sebebi yalnızca bu değildir. Çok daha önemlisi, bunlar çevre baskısıyla karşılaşıldığında tetiklenmiş gelişimsel değişimlerin mevcut genetik varyasyonları nasıl gün ışığına çıkardığını ve bu varyasyonların da daha sonra doğal seçilim tarafından nasıl ele geçirildiğini gösteriyorlardı. Kısa vadeli evrim mutasyonlara değil, toplumda mevcut olan genetik varyasyonları ortaya çıkaran epigenetik değişimlere dayanır. Bu varyasyonlar açığa çıktığında, söz konusu genler en uyumsal olan fenotipleri üreten kombinasyonlar yaratılana dek cinsel süreç tarafından yeniden düzenlenir.

Değişen çevre koşulları sayesinde ortaya çıkmış fenotipler bunları tetikleyen koşullarla doğrudan ilişkili olabilir ya da olmayabilir. Tuzlu yemle beslenen *Drosophila* larvaları örneğinde, koşulların özellikle anal papilleri etkileyen genler üzerinde epigenetik değişimleri tetiklemesi olasıdır, çünkü bu yapılarda gelişim sırasında ayarlama yapmak sineğin normal uyumsal tepkilerinden biridir. Bunun aksine, ısı şoku gibi baskılar gelişim süreçlerinin daha geniş bir yelpazesini etkileyebilir. Örneğin Hsp90 gelişimdeki rolünden sapıp baskı yüzünden hasar görmüş proteinlerle ilgilenmeye başlarsa ya da baskı metillenme seviyesine global bir etkide bulunursa, bireyler arasındaki tüm genetik farklar gün ışığına çıkabilir. Tetiklenmiş fenotiplerden bazıları şans eseri mevcut fenotipten daha uygun olabilir, yani seçilim yoluyla asimile olabilirler. Gelişim sürecine bu kadar zarar verip geniş bir varyasyon yelpazesi ortaya çıkardığında, geçici bir baskı unsuru bile önemli evrimsel değişimler başlatabilir. Daha kalıcı bir baskı unsurunun, yani aynı epigenetik tepkileri nesiller boyunca uyandıran baskının evrimsel bir yenilik yaratma şansıysa daha fazladır.

Tetiklenmiş kimi epigenetik durumların kalıtımla aktarılmasının, yani koşullar eski haline dönse bile fenotip varyantlarının ortadan kaybolmamasının keşfedilişi, Waddington'ın genetik asimilasyon görüşüne yeni bir boyut katmıştır. Tetiklenmiş kalıtsal epigenetik değişimler dört sebepten ötürü önemli olabilir. Birincisi, bunlar ek bir varyasyon kaynağıdır; eğer topluluklar küçükse ve genetik çeşitlilikten yoksunsa, bu durum çok önemli olabilir. İkincisi, yeni epigenetik varyantların çoğu koşullar değiştiğinde ortaya çıkar ve elbette en faydalı olacakları zaman da budur. Üçüncüsü, epigenetik varyantlar çoğunlukla geri alınabileceği için, varyantların seçilimi yüzünden pek fazla bir şey kaybedilmez: Eğer değişime uğramış koşullar kısa ömürlüyse, bu seçilimin etkisi geri alınabi-

[25] Tuz direnci ile anal papila değişimlerinin asimilasyonu deneyleri için bkz. Waddington, "Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters", 1959. Scharloo ise "Canalization: genetic and developmental aspects" (1991) adlı makalesinde, kanalize olmaya dair görüşleri anlatır, Waddington'ın çalışmalarına odaklanır ve tuz direnci deneylerine gereken değeri verir.

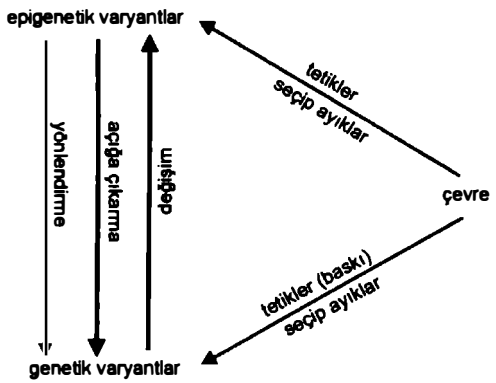
lir. Dördüncü sebep belki de mevcut şartlarda en ilgincidir, kalıtsal epigenetik varyantlar, genler yetişene kadar oyalama vazifesi üstlenmiş olabilir.

Prionların kalıtımını ya da bölünme veya parçalanma yoluyla eşeysiz üreyen organizmaların kromatin işaretlerini düşünecek olursak, bu "oyalama vazifesi" ile ne kastedildiğini anlamak kolaydır. Bu tür organizmalarda, genler cinsel süreç tarafından düzenlenmediği için, yeni genetik varyasyonlar ancak yeni mutasyonlar sayesinde hayat bulabilir. Bu yüzden de adaptasyon gayet yavaş bir süreç olabilir, özellikle birkaç genetik değişim gerekliyse. Ama EKS'ler aynı genomdan farklı fenotipler üreterek kalıtsal varyasyonların sayısını artırıyorsa bu süreç çok daha hızlanabilir. Bu durumda soyun, epigenetik varyantların seçilimi sayesinde adaptasyon kazanıp genetik değişim gerçekleşene kadar bunu elinde tutması anlamına gelebilir. Örneğin maya soyunda [PSI$^+$] prionlar, prionsuz soyların tükendiği koşullarda yaşayabilen soyların ortaya çıkmasını mümkün kılan "readthrough" işlemiyle ortaya çıkmış proteinler üretebilir. Prion soyunda sayı yükseldikçe, "readthrough" olmaksızın proteinlerin üretilmesine olanak veren mutasyonların ihtimali de artar. Bu gerçekleştiğinde mutantlar seçilime uğrayabilir ve prionun varlığı artık gereksiz olur. Benzer olarak, genleri kapalı tutan seçilmiş kalıtsal metil işaretlerinin yerini nihayetinde genleri devreden çıkaran mutasyonlar alabilir. Bir anlamda, epigenetik varyasyonların seçilimi, arkadan gelebilecek daha kalıcı genetik varyasyonlar için yol oluşturur.

Eşeysiz üreyen organizmalar için geçerli olan, eşeyli üreyenler için de geçerlidir. Epigenetik kalıtım, genetik asimilasyon olasılığını yükseltir, çünkü yeni bir gelişim süreci alellerin uygun kombinasyonunun seçilmesiyle kalıcı olarak yerleşene kadar, epigenetik kalıtım tarafından bu sürece sahip çıkılır. Bir sonraki bölümde davranışsal ve kültürel kalıtımın da genetik sistem yoluyla evrimsel değişimi nasıl benzer bir şekilde biçimlendirdiğini göstereceğiz.

Bu bölümde oldukça zor bir konu işledik, biyolog olan okurlarımızdan bazılarının bile kimi yerleri "hımm diyerek" geçtiklerini sanıyoruz. Bu yüzden en önemli mesajlarımızı Şekil 7.6'da özetledik. Burada dikkat edilmesi gereken ilk nokta, bu şekle göre hem genetik hem de epigenetik varyantlar doğal seçilime bağlıdır. Şekil ayrıca sadece genetik varyantların epigenetik varyantları değil (genlerin taşıdığı işaretleri, RNAi'de yer alan RNA'ların nükleotit dizilerini, kalıtsal hücre yapıları kuran veya kendisini sürdüren döngülerde rolü olan proteinlerin amino asit dizilerini vesaireyi etkileyerek), aynı zamanda epigenetik varyantların da genetik varyantları etkilediğini gösteriyor. Kromatin işaretleri bunu yapar, çünkü mutasyonların nerede ve ne zaman ortaya çıkacağına etki ederler. Gerçi daha önemlisi, çoğunlukla değişen çevre koşullarıyla tetiklenen epigenetik varyantlar, saklı olan genetik varyantları gün ışığına çıkarıp bunları doğal seçilime maruz bırakarak topluluktaki genetik varyantları etkileşmiş olur. Epigenetik sistem ile genetik sistem Şekil 7.6'da önerdiğimiz gibi birlikte değerlendirildiğinde, evrimi sadece genlerin seçilimi bağlamında düşünmenin birçok noktayı atlamamıza sebep olacağı açıktır. Yine de, şekilde gösterilen çer-

çeve bile birçok noktayı kapsamıyor, çünkü genetik ve epigenetik sistemlerin ürününün, yani organizmanın, çevreyi nasıl etkilediğini ihmal ediyor. Etkileşim ağının bu kısmına önümüzdeki bölümde geleceğiz.



Şekil 7.6
Genetik ve epigenetik sistemlerin etkileşimi.

SÖYLEŞİ

I.M.: EKS'nin evrimdeki rolü konusunda kafam hâlâ karışık. Çokhücreli organizmalarda EKS'nin sorunlara yol açabileceğinden bahsettiniz. Bunlardan biri serseri hücrelerin görevlerini değiştirebilmesidir. Bunlar üreme hücresine dönüşmeye çalışabilirler, dediniz. Bu aslında onların hakkını vererek altından kalkabilecekleri bir iş değil. Beden ve üreme hücrelerinin ayrılmasının evrimsel sebeplerinden birinin bu olduğunu ileri sürdünüz. Bununla beraber, bitkiler ile başka canlıların ayrılmış üreme hücreleri *olmadığını*, EKS yoluyla gerçekleşen evrimi bunlar için özellikle önemli kılan şeyin bu olduğunu üstüne basa basa söylediniz. Bir kez daha ne yardan geçiyorsunuz ne de serden! EKS böylesine tehlikeliyse, neden bitkiler bu sistemlerden bu kadar çok faydalanıyor ve ayrılmış üreme hücreleri olmadan da idare edebiliyorlar? Ayrıca söz konusu sistemler bu kadar muhteşem evrim etkenleriyse, ayrılmış üreme hücrelerine sahip canlılar EKS'nin sağladığı varyasyonlar olmaksızın nasıl idare edebiliyor?

M.E.: EKS'nin maliyeti ve getirisinin farklı organizmalarda farklı olduğunu anlamalısın. Söylediğimiz gibi, hayvanlar ve bitkilerin üreme ve gelişim stratejileri çok farklıdır. Bitki hücreleri sert hücre duvarlarıyla çevrilidir, yani hayvan hücreleri gibi etrafta dolaşıp konumlarını değiştiremezler. Bu özellik onların üreme hücresine dönüşmesini zorlaştırır, çünkü üreme organlarına göç edemezler. Üstelik bitkilerin ve üreme hücrelerinden mahrum olan diğer organizmalar parçalı bir düzenlenişe sahiptir, yani diğer parçalar değişmeden kaldığı sürece, bazı parçalar üreme hücrelerinde epigenetik varyantlar yoluyla deneme yapılmasını sineye çekebilir. Parçalı olmayan organizmalar bunun altından kal-

kamazlar. Sonuçta bitkilerin, mantarların ve basit hayvanların çevrelerine kısa sürede uyum göstermelerini sağlayacak merkezi bir kontrollü davranış seçeneği yoktur, yani başka bir yere doğru hareket edemezler; geçici ayarlamalar için epigenetik sistemleri kullanmak zorundalar. Toparlarsak, bu farklar bitkilerde EKS'nin maliyetinin hayvanlardaki kadar ağır olmadığı, kazancınsa çok daha yüksek olduğu kanısını uyandırıyor. EKS'nin evrimdeki kullanımı ve uyandırdığı evrimsel tepkinin bitkiler ile hayvanlarda farklı olmasının nedeni budur.

I.M.: Bir beden hücresinin kazara üreme hücresine dönüşmesinin omurgalılar ile böceklerde, bitkilere göre daha zor olmasını mı bekliyorsunuz?

M.E.: Vejetatif (bitkisel) eşeysiz üreme bitkilerde yaygın oluşuna rağmen, hayvanlarda yoktur. Bahçıvanlar kök, gövde ya da yaprak parçalarından tam bir bitki yapmayı her zaman başarırlar, fakat bunu omurgalılar veya böceklerle yapamazsınız. Bu, hücrenin kaderinin bitkilerde daha kolay değişebileceğini ve beden dokularında hayvan dokularına kıyasla daha rahat bir şekilde üreme hücresi meydana getirebileceklerini gösterir.

I.M.: Gerçekten önemli olan, üreme hücresine dönüşmüş eski beden hücrelerinin epigenetik yükünün başına ne geldiği, öyle değil mi? Bunlar ortadan kaldırılmamışsa, iddialarınıza göre gelecek nesiller üzerinde etki etmelerinin yanı sıra, genetik değişimlere de meyil gösterebilirler. Fakat epigenetik değişimlerin silinmesi veya kalıtımla aktarılması enzimlere ve diğer proteinlere, yani genlere bağlıdır. O halde epigenetiğin genetik ögesi hakkında düşünmek daha verimli değil mi? Bu yaklaşım biyologlara epigenetik kalıtımla ilgili kesinlikle daha temel bir görüş kazandırır.

M.E.: Bu, ilgilendiğin konuya göre değişir. Epigenetik kalıtımın genetiğini anlamak elbette hücre belleği ve damgalama da dahil olmak üzere gelişimin evrimini kavramamızı sağlar. 9. Bölüm'de bu konudan uzun uzun bahsedeceğiz. Fakat epigenetik kalıtımın bağımsız bir ekseni olduğunu kabul edersen, evrimi tek başına genler bağlamında görmek yetmeyecektir. Lisanların (İbranice veya İngilizce gibi) evrimiyle ilgili soracağın soruların çoğu ancak genetik varyasyondan bağımsız olduklarını düşündüğünde anlamlıdır. Aynı şey epigenetik kalıtım için de geçerli olabilir. Epigenetik kalıtımın bağımsız bir ekseni bulunuyorsa, bu eksene özgü ve ona bağlı evrimsel olaylar da mevcut olacaktır. Bunları ancak epigenetik seviyeye atıfta bulunan sorular sorarak anlayabilirsin. Elbette bazı evrim soruları için hem genetik hem de epigenetik boyutları hesaba katmalı.

I.M.: Yine de damgalamanın evrimiyle birlikte seçilim, en iyi epigenetik sonucu veren genetik varyasyonlara yönelikti. Damgalamayla ilgili bütün evrim hikâyeleri gerçekten hoşuma gitti, özellikle de Haig'in hipotezi. Mümkünse, biyoloğu oynamak ve damgaların kullanımı için bir öneri daha getirmek isterim. Haig damgalamayı evrimsel çatışma bağlamında açıklamıştı. Her anne ve baba aktarılan kromozomları kendine yararlı olması amacıyla işaretler. Size göre memelilerde babadan gelen X kromozomu muhtemelen kızlarına yaracak

biçimde işaretlenmiştir, çünkü baba X kromozomlarını sadece kızlarına verir. Bana kalırsa bu iki düşünce ilginç bir biçimde birbiriyle bağlantılı. Haig'e göre, baba kromozomlarını öyle işaretleyecek ki bunları alan yavrular anneden fazladan besin veya bakım elde edecekler. Fakat anne karşı saldırıya geçecek ve kromozomlarını işaretleyerek babadan gelen işaretleri etkisiz kılabilecek.[26] O halde, baba kromozomlarını embriyonun daha fazla büyüme faktörü üreteceği şekilde işaretlerse, anne tersini yapabilir ve kromozomlarını embriyonun daha az büyüme faktörü üretmesini sağlamak üzere işaretleyebilir, böylece dengeyi kendi lehine çevirebilir. Anne o andaki ve gelecekteki yavrularının çıkarını gözetmek zorundadır, yani üstünlüğü babanın kapmasına izin veremez. Bu noktada işe cinsiyet kromozomlarını dahil etmek istiyorum, çünkü baba X kromozomlarını kendi yavruları anneden alabildiklerini açgözlülükle almalarını sağlayacak şekilde işaretleyebiliyorsa, annenin başı belada demektir. Kendi X kromozom genlerini (ya da diğer kromozomları) babanın X kromozomlarına üstün gelecek şekilde işaretleyemez, çünkü kendi X kromozomunun yanına babadan X veya Y kromozomundan hangisinin geleceği belli değildir. Eğer Y kromozomu gelecekse, annenin kendi X kromozomunu embriyoyu hırstan uzak ve dizginlenmiş olacak şekilde işaretlemesi XY kromozomları taşıyan oğullarına zarar verecektir. Yani kendi kromozomlarını babanın X kromozomu damgalarına karşı işaretleyemediği için, tek seçeneği vardır – kızlarında babadan gelen X kromozomlarının faaliyetini durdurmalıdır! Bence bu, sert fakat etkili bir stratejidir. Böyle oluyor, değil mi? Faaliyeti durdurulan kromozomun bazen sadece babadan gelen kromozom olduğunu söylemiştiniz.

M.E.: Haklı olabilirsin! Sebepleri seninkilerden farklı olsa da, babadan gelen X kromozomunun faaliyetinin anneden gelen etkenler tarafından durdurulduğu daha önce söylenmişti. Dediğimiz gibi, memelilerin dişilerinde doz telafisi X kromozomunun faaliyetinin durdurulmasıyla gerçekleştiriliyor: dişilerin hücrelerindeki iki X kromozomundan birinin şalteri kalıcı olarak indirilir, böylece erkekler ile dişilerde X kromozomu genlerinin etkin dozu eşit olur. Dişinin döllenme sırasında babadan aldığı kromozomun, faaliyetini kısmen

[26] Babadan gelen X kromozomunun anneden gelen etkenler yüzünden kapatıldığı iddiası Moore ve arkadaşları tarafından "Genetic conflict and evolution of mammalian X-chromosome inactivation" (1995) adlı makalelerinde dile getirilir. Babadan gelen X kromozomunun zigottayken en başta kısmen faal olduğu, embriyoda faal hale getirildiği, embriyo dışı dokularda faaliyetinin durdurulduğu yönündeki bulgular için bkz. Huynh ve Lee, "Inheritance of a pre-inactivated paternal X chromosome in early mouse embryos", 2003. Az sayıda gene sahip küçük Y kromozomunun ortaya çıkışı için evrim biyologları bir sürü senaryo üretmiştir; çoğunlukla Y kromozomunun bu hali, X kromozomuyla rekombinasyona girmemesiyle bağdaştırılır. Bu senaryoya göre, X ile Y kromozomların kromatinleri farklıdır, bu durum da öteki hipotezlerle bağdaşır, çünkü kromatin yapısındaki farklar kromozomlar arasındaki rekombinasyonu azaltır. Bkz. Jablonka ve Lamb, "The evolution of heteromorphic sex chromosomes", 1990.

yitirmiş olduğu görülüyor. Embriyonun kendi dokularında her iki X kromozomu da çok kısa bir süre için tamamen faaldir, bunun ardından her hücrede kromozomlardan birinin rasgele kapatılması gelir. Bununla birlikte, fareler ile kimi memelilerin embriyo dışı dokuları fetusa besin taşımakla yükümlüdür ve bu dokularda seçilimin babadan gelen X kromozomunun kapatılması yönünde olduğu görülmektedir: babadan gelen X kromozomu bu dokularda tamamen susturulur. Söylediğin gibi, bunun evrimleşme sebebi, embriyo dışı dokuların babadan gelen gaspçı X kromozomunun en fazla zorbalık edeceği yer özelliği taşıması olabilir. Aslında fikrini geliştirebiliriz: gen fakiri Y kromozomu da anne kaynaklı kapatma stratejisinin kurbanı olabilir! Belki geçmişte baba, cinsiyet belirleyici Y kromozomunu öyle bir damgaladı ki anneden gelen besinleri zorla alabiliyordu ve anne de benzer şiddette bir strateji kullanarak zorba Y kromozomundaki genleri kapatmıştı. Anne, Y kromozomundaki damgalanmış "açgözlü genleri" kapatmışsa, o genler de nesilden nesile bu şekilde aktarılmışlarsa, evrim boyunca Y kromozomunun yozlaşmasının ve şimdi de bu kadar küçük olup az sayıda gen taşımasının sebeplerinden biri bu olabilir.

I.M.: Bu hipotezleri destekleyecek bulgulara nasıl erişebileceğinizi merak ediyorum. Tek bir X kromozomuna (anneden ya da babadan) sahip anormal embriyoların büyümesinin incelenmesi bize bir fikir verebilir. Belki de Y kromozomlarında farklı sayıda gen taşıyan türlerin (böyle türler varsa) birbirleriyle çiftleştirilmesi, yavrularının boyutlarına bakılması yardımcı olabilir. Fakat fikir üretmenin çekiciliğine daha fazla kapılmadan Haig'in hipoteziyle ilgili başka bir soruya geçmeliyim. Bu sefer felsefi bir sorum var. Bana kalırsa Haig'in görüşü bencil gen görüşüyle uyumludur, yani babadaki bencil genler annedeki bencil genlere karşı. Sizin biyoloji felsefesine pek uymuyor, değil mi?

M.E.: Bencil gen görüşünü, çatışmaya yönelik görüşle karıştırıyorsun. Dünya üzerinde çok sayıda çatışma olduğunu asla reddetmiyoruz: eşler arasında çatışma, anne baba ile yavruları arasında çatışma, avcı ile av arasında çatışma, ev sahibi ile asalak arasında çatışma vesaire. Adaptasyonların, organizmaların çevreleriyle içinde bulundukları diğer etkileşim türlerinin yanı sıra bu çatışmalar tarafından da şekillendirildiği açıktır. Bu kadarı, *herhangi* bir görüş açısından açıktır. Bencil gen görüşüne göre, herhangi bir seçilim sürecinde fayda gören sadece gendir, başka bir birim değildir. Damgalı genler arasındaki çatışmadan bahsetmek bu görüşe benzeyebilir, fakat bu iki görüş farklıdır. Mantıken, evrimsel çatışma bağlamında düşünmenin tek genin (alel) ya da başka bir varlığın seçilim birimi olmasıyla alakası yoktur. Bununla birlikte, çatışma görüşüne sahip kuramcıların bencil genler bağlamında düşünmeye meyilli oldukları doğrudur. Bildiğin gibi, biz dünyaya bencil gen görüşüyle bakmıyoruz: genlerden çok kalıtsal fenotip özelliklerinin aktarımı üzerine düşünmeyi tercih ediyoruz. Çoğu durumda, tek bir genin seçilimin veya evrimin birimi olmadığına, çünkü seçilebilir etkilerinin çeşitli ağlara bağımlı olduğuna ve ortalamada da seçilim açısından etkisiz kaldığına inanıyoruz. Bizim bakış açımızla, Haig'in

çatışma hipotezi iyidir. Bunu kabul etmekten utanç duymuyoruz. Fakat bu hipotez hücresel ve moleküler seviyede ete kemiğe bürünecekse, tek tek genlere odaklanmak yerine, işaretleme sürecinin temelini oluşturan gelişim ağlarını değerlendirmeye almamız ve bu ağların nasıl evrimleştiğini düşünmemiz gerekir.

I.M.: İstemeden de olsa çatışma ile bencil gen görüşlerinin arasındaki bağlantının mantıken şart olmadığını kabul etmek durumundayım, her ne kadar bu ikisi örtüşüyor gibi görülse de. Ama bırakın devam edeyim ve damgalamayla ilgili son bir soru sorayım. Sorum "damgalama" teriminin kendisiyle ilgili. Damgalamayı geni kapatacak veya açacak cinsiyete özgü bir işaret ile anne baba tarafından genin damgalandığı pozitif bir süreç olarak hayal ediyorum. Bu süreci biraz olsun anlıyorsam, damgalama yalnızca anne ve babadan kalıtımla alınan işaretlerin arasındaki farklar anlamına gelir, bu farklar da yavrudaki iki alelin ya da kromozomun farklı işlev görmesine sebep olur. Bu süreç değiştirilen genlerle ya da faaliyetini durdurmak yerine artırmak adına müdahale edilen genlerle ilgili kesinlikle hiçbir şey ifade etmez. Bu sadece benim sorunum mu, yoksa genel bir sorun mu bilmiyorum, fakat belki başka bir kelime bulunsa, bir şeye belirli bir şekil dayatıldığı çağrışımı yapmayan bir kelime kullanılsa daha iyi olabilirdi.

M.E.: Bu sadece senin sorunun değil. Kullanımı bazen biyologlar için de kafa karıştırıcı olabiliyor. "Damgalama", sonuçta meydana gelen şeyin kromozomun iki homolog bölgesi arasındaki epigenetik fark olması dışında, sürecin kendisi hakkında bize gerçekten hiçbir şey anlatmıyor. Maalesef artık bu terimi değiştirmenin hiçbir yolu yok, çünkü biyoloji jargonunun bir parçası haline geldi. Yine de dikkatli olmamız gerekiyor. Yazılana göre yargılara varırsak, kelimenin o an için "faal" olan anlamı bazen biyologlara sorun çıkarabiliyor.

I.M.: Artık damgalamayı bir kenara bırakalım ve genetik asimilasyonla devam edelim. Genetik asimilasyonun, evrimsel adaptasyonda büyük öneme sahip olduğunu düşünüyor gibi bir görüntü çiziyorsunuz. Mantığınızı anladıysam bu kanı, seçilim ve evrim birimlerinin tek tek genlerden çok özellikler ile gelişim ağları olduğu görüşünüzden kaynaklanıyor. Çoğu zaman seçilime uğrayanın, aşağı yukarı etkisiz olduklarında ısrar ettiğiniz alternatif aleller ya da genler değil, genetik farklılıklar barındıran alternatif gelişim varyantları olduğunu söylüyorsunuz. Bunun arkasından evrimin genelde gelişimdeki fenotip farklarını ortaya çıkaran koşullarda görüldüğü, ayrıca genetik asimilasyonun da bu işte yer aldığı geliyor. Doğru mudur? Genetik asimilasyonun bu kadar önemli olduğunu düşünmenizin sebebi bu mu?

M.E.: Evet, biz genetik asimilasyon ile seçilimin baskı yaratan ortamlarda uyumsal evrim için baş rolde olduklarını düşünüyoruz.[27] Fakat genetik asimi-

[27] West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution* (2003) adlı eserinde harekete geçirilen tepkilerin çoğunlukla uyumsal ayarlamalar olduğunu ileri sürer ve genetik değişimler de çevre koşulları tarafından tetiklenen değişimlerin ardından gelir. Bu görüş

lasyonun gerçekleşmesi için, çevrenin ikili bir rolü olmalı: hem gelişimi etkilemeli hem de seçici etkiye sahip olmalı. Durum her zaman böyle değildir. Bazen çevrede ortaya çıkan bir değişim, organizmaların gelişim veya davranış tarzında bir değişikliğe yol açmaz ya da yol açtığı değişiklikler seçilim açısından etkisiz, hatta zararsız olan farklardır. Bu durumda çevre sadece en çok yavru meydana getireni seçip belirlemiş olur. Bu durumda genetik asimilasyon yersizdir. Ancak sıklıkla, hatta muhtemelen çoğu durumda, çevre ikili role sahiptir: Hem gelişime yönelik uyumsal düzenlemelere yol açar hem de hayatta kalıp üreyecek bireyleri belirler. Çevreyle tetiklenen tepkiye dair gerçekleştirilen genetik ayarlama işte bu yüzden çok önemli olmalıdır. Gerçi, seçilime maruz kalabilecek farklılık üretmek için genetik varyasyonların bir araya getirilmesinin *her zaman* şart olmadığını da ekleyelim. Bazen tek bir gendeki değişimin tutarlı, faydalı ve fenotip etkileri olabilir. Fakat çoğunlukla tek bir gende varyasyon seçilim tarafından görülmez, sadece "doğru genetik şartlarda" (belirli alellerin eşliğinde) ya da "doğru çevrede" (genelde sıra dışı bir çevre şartında) kendini gösterebilir. Genel konuşmak gerekirse, birkaç alelin belirli kombinasyonlarının görünür ve seçilebilir fenotip farklılıkları için gerekli olduğunu düşünüyoruz.

I.M.: Fakat bu tür gen kombinasyonları aktarılamaz! Başarılı bir kombinasyon ortaya çıkaran cinsel süreç, aynı zamanda bunu yok da edecektir!

M.E.: Başlangıçta yavrunun, yeni ortaya çıkmış faydalı karakter açısından anne ve babasına benzeme ihtimali fazla yüksek olmayacaktır. Fakat seçilim devam ediyorsa, sonuçta genetik asimilasyon gerçekleşene kadar, topluluk yavaş yavaş "doğru" genler ve "doğru" kombinasyonlar yönünden zenginleşir, belki de tamamen asimile olurken, özelliği aktarma olasılığı da yüzde yüze çıkar. Birkaç gen söz konusuysa, evrim en başta yavaş seyreder, fakat çeşitli gen kombinasyonları tarafından üretilen fenotip varyasyonları büyük miktarda olabileceği için, hem özellik hem de özelliğin kanalize olması, yani gelişim sürecinin kalıcı olması yönünde seçilim gerçekleşecektir. Bazen bu tür bir sürecin kalıcı hale gelmesi için gerçekleşen seçilim, belirli bir fenotipin seçilimi kadar önemli olabilir. Örneğin zehirli böcekler daima uyarıcı bir işaret taşır. Birkaç can sıkıcı deneyimin ardından, avcılar kırmızı, sarı, siyah işaretlerin göz alıcı kombinasyonuyla ortaya çıkan desenin kötü tatla bağlantılı olduğunu öğrenirler ve bu deseni tanıyan avcılar böceklerden uzak dururlar. Bu durumda, tür içinde tüm bireyler aynı desene sahipse, renkli işaretlerin desen içindeki sıralanışı nispeten önemsizdir. Bu yüzden seçilim öncelikle "en iyi" fenotipi bulmaktan çok, kalıcılığı sağlamaya yöneliktir. Bununla beraber, çoğu durumda genetik asimilasyon

---

paylaşan Schlichting ve Pigliucci ise *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective* (1998) adlı kitaplarında, kanalize olma ile esneklik konularının ayrıntılı bir çözümlemesini sunarlar. Seçilimin kanalize olmaya nasıl yol açtığını gösteren kuramsal modeller için bkz. Meiklejohn ve Hartl, "A single mode of canalization", 2002; Siegel ve Bergman, "Waddington's canalization revisited: Developmental stability and evolution", 2002.

hem bu kalıcılığı hem de gelişim sürecinin ürününü etkileyecektir.

I.M.: Yeni türler evrimleştiğinde, üremeyle ilgili özelliklerin kalıcılığının özellikle önemli olduğunu varsayıyorum. Hayvanlar kendi türünden olanları fark edebilmeli. Dişi ile erkek çiftleşecekse birbirlerinden pek fazla da farklılaşmamalılar. Fakat başka bir şeyi merak ediyorum. Evcil köpeklere, gümüş kürklü tilkilere kıyasla çok daha alışkınım! İnsanlarca meydana getirilmiş bu türün evrimi sizin görüşünüze uyuyor mu? Ben öyle olduğuna inanıyorum. Burada da epigenetik değişimlerin epimutasyonlar ile genetik asimilasyonun yolunu açtığını, en nihayetinde de evcil köpeklerin oluştuğunu düşünüyor musunuz?

M.E.: Bu oldukça muhtemel, fakat köpeğin evrimini anlamak kolay değildir. "Köpek" seçiliminin karmaşık olduğu ve başlangıçta planlı bir eylem olmadığı konusunda fazla şüphe yok. Muhtemelen başlangıçta insanlar sürece faal olarak dahil değildi: sadece insan yerleşimlerinin etrafında dolaşan kurt sürüleri yemek artıklarını kovalamış, en korkusuz ve en dost canlısı hayvanlar en fazla yiyeceği alarak hayatta kalmış olabilir. Gümüş kürklü tilkilerde olduğu gibi, köpeklerde de evcilleştirmenin dişinin cinsel döngüsünde değişikliklere yol açtığı su götürmez. Bu durum köpeklerde ayrıca babanın yavruların bakımında görev almaktan uzaklaşmasına da sebep olmuştur. Evcil köpekler, babaların yavru bakımına katılmadığı tek köpekgil türüdür. Bununla birlikte, bir aşamada hormonal değişimler şüphesiz ortaya çıktıysa da, köpek evriminin epigenetik kısmını eldeki verilere bakarak anlamak zordur, çünkü hormonlara dayanan epigenetik değişimler, genetik varyasyonlar ortaya çıkardı mı, çıkardıysa ne zaman çıkardı ve bunlardan hangileri seçildi, bunu tam olarak söyleyemeyiz. Bu sürecin davranışlarla ilgili kısmından daha eminiz. Köpek adaylarından insanlara uyan davranışlarda bulunmayı öğrenenler hayatta kalmış ve bu konuda kendilerini geliştirmişlerdir. Bu örnekte, belirli bir şekilde davranmayı öğrenme yeteneği sayesinde davranış özelliklerinin genetik asimilasyona uğradığını düşünüyoruz. Bir zamanlar kurtlara verilen eğitim, köpeklerin doğasının bir parçasına dönüşmüştür. Fakat bu konuyu şimdilik bir kenara bırakmalıyız, çünkü davranışsal ve genetik sistemler arasındaki etkileşim bir sonraki bölümün konusudur.

8 GENLER VE DAVRANIŞLAR, GENLER VE DİL

Bir önceki bölümden çıkarılacak derslerden biri evrimde "çevre"nin epey karmaşık bir rolünün olduğudur. "Çevre" eskiden beri, hangi varyantların hayatta kalıp üreyeceğini belirleyen bir seçilim etkeni olarak görülmüştür. Bununla dışında, gelişimi de etkilediği için, hangi varyantların seçileceğinin belirlenmesinde bile payı vardır. Bu ikili rolün sonucu, gelişim üzerindeki çevre etkisinin, genetik varyantların seçilimini yönlendirebilmesidir. Bir önceki bölümde bu duruma, organizmanın dış görünüşünün, çevreyle tetiklenen gelişimsel değişimiyle ilgili olarak baktık. Tetiklenmiş bir değişimin, doğal seçilim sayesinde fenotipin nasıl kalıcı bir parçası haline geldiğini tarif etmiştik. Şimdi aynı görüşü biraz daha genişletip genetik asimilasyon ve davranışları ilişkilendirmek istiyoruz. Niyetimiz kökeninde çevre etkisiyle öğrenilmiş bir tepki olan bir davranışın, doğal seçilim sayesinde doğuştan gelen bir davranışa nasıl dönüşebileceğini göstermektir.[1]

Çevrenin evrimdeki rolünü değerlendirmemizi karmaşıklaştıran başka bir etkenden de bahsedeceğiz. Organizma, içinde yaşadığı ortamı seçmekten, bu ortamın kimi kısımlarını inşa etmekten çoğunlukla kendisi sorumludur. İngiliz tavşanları ile yaban tavşanlarını kırsal alana salarsanız, İngiliz tavşanları çalılara yönelirken yaban tavşanları seçim haklarını açık alandan yana kullanacaktır. Nerede yaşayacaklarına ve nerede üreyeceklerine kendileri karar verirler. Ayrıca iki hayvan da yaşadıkları ortamı dönüştürüp değiştirecektir. Bu durum İngiliz tavşanlarında açıkça görülür; beslenme ve oyuk açma alışkanlıkları araziyi dönüştürür. Çiftçiler bu eylemi kendi açılarından betimler ("harap etmek" veya "yok etmek" kullanacakları terimlerin en yumuşak olanlarıdır), fakat biyologlar bunu "niş inşası" olarak adlandırır.[2] Tüm organizmalar ucundan

---

[1] Bu bölümün ilk kısmı Avital ve Jablonka'nın *Animal Traditions* (2000) adlı kitaplarının 9. Bölüm'ünde öğrenmenin evrimini anlattıkları kısma dayanır. Dil yeteneğinin evriminde genler ve kültür arasındaki karşılıklı etkileşimi anlatan kısım ise Dor ve Jablonka'nın "From cultural selection to genetic selection: A framework for the evolution of language" (2000) adlı makalesinin üzerine kurulmuştur.

[2] Niş inşasıyla ilgili görüşler ve modeller için bkz. Odling-Smee, "Niche-constructing phenotypes", 1988; Odling-Smee ve arkadaşları, "Niche construction", 1996 ve *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, 2003. J. S. Turner *The Extended Organism: The Physiology of Animal-Built Structures* (2000) adlı eserinde niş inşasını farklı bir yönden ele alır: Birçok durumda niş içindeki biyolojik ilişkiler "geniş-organizma" oluşmasına yol açar, bu organizma birbirine yakın yaşayan birkaç türden meydana gelir ve bir bütün olarak büyüyüp gelişir.

kıyısından bile olsa niş inşasına bulaşır (5. Bölüm'de bazı örnekler vermiştik), fakat niş inşasının evrim üzerindeki etkileri; yaşadıkları nişi yapıtlar, davranışlar ve atalarının kültürüyle miras alan hayvanlar için bu durum özellikle belirgindir. Alışkanlıklar ve geleneklerdeki değişimler, bu hayvanların kendileri ve dölleri için çok farklı toplumsal ve fiziksel bir çevre meydana getirmeleriyle sonuçlanır. O halde bu canlıları evrimsel seçilimin edilgen nesneleri olarak ele almak yanlıştır. Bu durum özellikle de insanlar söz konusu olduğunda geçerlidir. İnsanların ayrıntılı kültürel yapıları yaşadıkları çevreyi büyük oranda belirler. Davranışsal ve simgesel sistemlerimiz sayesinde aktardığımız bilgilerin, genlerimizle aktardığımız bilginin seçiliminde derin bir etkisi vardır.

İnsan kültürünün genetik evrime yaptığı katkıların karmaşıklığını daha sonraya bırakıyor ve bu bölüme nispeten kolay bir meseleyle başlıyoruz: içgüdülerin evrimi. İçgüdüler, bazen öğrenilmesine bile gerek kalmayan ya da az bir öğrenmeyle elde edilen karmaşık davranışlardır. Uyumsal oldukları açıktır, doğuştan ortaya çıkmıyor olsalarsa da öğrenme aracılığıyla gelişirler; o halde içgüdüler hayvan yapısının kalıcı parçaları haline nasıl ve neden gelmişlerdir? Birçok küçük memelinin tıslama gibi yılanlarınkine benzer sesler duyduğu anlarda korkup kaçmalarının nedeni, sadece nadiren ortaya çıkan gelişigüzel mutasyonların kazara oluşmuş kombinasyonları mı? İnsan elinde büyümüş benekli sırtlanlar, aslanlarla ya da anne sırtlanların aslanlara verdiği tepkiyle hiç karşılaşmamış olsalar da aslan kokusu aldıklarında ürkerler; bu korku ne tür bir seçilimin sonucunda oluşmuştur? Yumurtadan yeni çıkmış martı yavrularının kızıl benekli uzun bir nesneye (kabaca yetişkin martıların gagasına benzeyen bir nesneye) gagalayarak tepki vermelerini doğal seçilim nasıl sağlamıştır?[3]

GENLER, ÖĞRENME VE İÇGÜDÜLER

İçgüdülerin evrimi meselesi ilk evrimcileri hem büyülemiş hem de kafalarını karıştırmıştır. Öğrenilen davranışlar doğrudan olmasa da kademeli olarak kalıtımla aktarılan bir özelliğe dönüşür diyen Lamarckçı açıklama duruma açıkça uyuyordu ve birçok insanı da tatmin etmişti, fakat Yeni Darvinciler bundan hoşnut değildir. Onlar içgüdülerin evrimini doğal seçilim bağlamında açıklamak mecburiyetindeydiler. Buna ilk teşebbüs edenlerden biri İskoçyalı biyolog Douglas Spalding'ti. 6. Bölüm'de Robinson Crusoe'nun papağanları hikâyesinin bir uyarlamasını simgesel iletişim sistemleri ile simgesel olmayan iletişim sistemleri arasındaki farkları göstermek için kullandığımızı hatırlarsınız. Aslında Spalding'in orijinal hikâyesinin amacı çok farklıydı; niyeti içgüdülere evrimsel bir açıklama getirmekti. Orijinal hikâye şöyledir:

---

[3] Sırtlanlar ve diğer hayvanların öğrenme olmaksızın verdikleri tepkilerle ilgili daha fazla bilgi için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions ...*, 2000, 9. Bölüm.

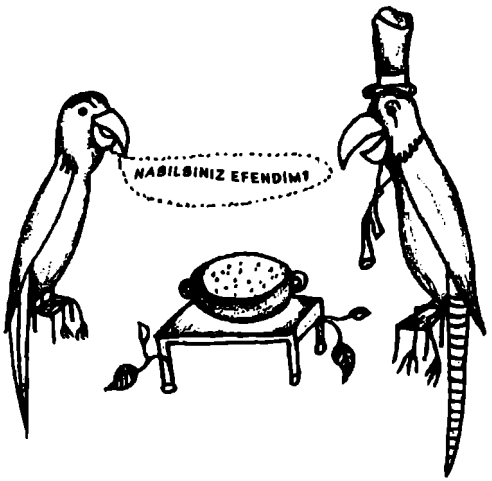
> Robinson Crusoe'nun adaya düştükten kısa süre sonra bir çift papağan edindiğini ve onlara çok iyi bir İngilizceyle "Nasılsınız efendim?" demeyi öğrettiğini varsayalım. Bay Crusoe ile bu kuşlar, genç papağan yavrularını da "Nasılsınız efendim?" demek üzere eğitmiş olsun. Fazla işi olmayan Bay Crusoe, Kalıtsal Bağlantı öğretisini, bu meseleyi doğrudan ele alan bir deneyle kanıtlamak için çalışmaya başlar. Eğitime devam eder ve her sene, önceki yıl ile ondan da bir önceki yıl en sık "Nasılsınız efendim?" diyip en iyi aksanla konuşan kuşlardan döl alır. Anne babalarının yanı sıra yüzlerce başka kuşu da sürekli "Nasılsınız efendim?" derken duyan yeterli sayıda yavru kuş neslinden sonra, yavrular bu kelimeleri tekrarlamaya o kadar erken bir dönemde başlarlar ki bunun içgüdü mü taklit mi olduğunu anlamak için deney yapmak gerekir; belki ikisinden de bir parça barındırır. Fakat en sonunda içgüdü olarak yerleşir. Bay Crusoe ölse ve arkasında çalışmasından hiçbir iz bırakmasa bile, içgüdü yok olmaz, en azından uzun bir süre kalır; papağanlar kendi kendilerine iyi İngilizceye önem vermeye başlar, en iyi konuşanlar cinsel açıdan rağbet görürse, bu içgüdü insanları şaşırtıp allak bullak etmek üzere devamlılığını şüphesiz sürdürür, gerçi aynı şekilde horozların ya da tarlakuşlarının ötüşleriyle de hayrete düşüyoruz.[4]

Bu hikâyede, en başta Bay Crusoe'dan öğrenilen, sonra da anne babadan yavrulara aktarılan sözlü ifade, nihayetinde öğrenme işlemi ve kültürel aktarımdan bağımsız hale gelir (Şekil 8.1). Bay Crusoe en iyi öğrenenleri seçmiş, yani o ifadeyi öğrenmek için cümleyi atalarından daha az sayıda duyması yeterli olmuş papağanları bir kenara ayırmıştı. Sonunda, davranışın fiilen doğuştan geldiğini sanmak için çok az öğrenme yeterli olmuş ya da davranış içgüdüye dönüşmüştü.

Crusoe öldükten sonra papağanların İngilizce kullanmaya devam etmesini açıklamak için Spalding'in başka bir Darvinci mekanizmadan, yani cinsel seçilimden zekice faydalandığına dikkat edelim. Papağanlar İngilizce konuşmaya devam ettiler, çünkü bir dil zevki edindiler ve iyi konuşanların da eş olarak seçilme şansı yüksekti, demişti Spalding. Bir papağan, dil becerisiyle karşı cinsi etkileyerek üreme başarısını arttırabiliyordu.

Cinsel seçilim düşüncesini bu kitabın yayımlanmasından iki sene önce Darwin, *İnsanın Türeyişi* kitabında ortaya atmıştı. Tavuskuşunun kuyruğu gibi saçma görünen karakterlerin evrimini bu yolla açıklıyordu. Bu gibi bir süs doğal seçilim sayesinde yerleşmiş olamaz, çünkü sahibinin hayatta kalmasına herhangi bir katkı sunmuyor, demişti. Fakat cinsel seçilim varsa ve dişiler en güzel kuyruklu erkekleri seçiyorsa bu erkeklerin daha fazla yavrusu olacak, sonuçta da şık kuyruklar yaygınlaşacaktı. Dâhiyane bir fikirdi ve Spalding de bundan faydalandı, fakat cinsel seçilim görüşü zamanında pek kabul görmedi. Baştaki tartışmaların sonrasında, cinsel seçilim yüzyıl sonra tekrar canlandırılıp formüle edilene dek genelde unutuldu; tekrar hayat bulduğundan beri de yaygınlıkla kullanıldı. 6. Bölüm'de bahsettiğimiz, erkekler ile kadınların yete-

[4] Spalding, "Instinct with original observations on young animals", 1873, s. 11.



Şekil 8.1
Bay Crusoe'nun eğitimli papağanları.

nekleri, erdemleri ve tavırlarında doğuştan geldiği varsayılan farkların açıklanmasında kullanılan temel öge budur.[5]

Spalding'in düşünce deneyinde Bay Crusoe'nun papağanlarına uygulanan seçilim başta yapay bir seçilimdi. Fakat insan etkisi olmasa bile, başta öğrenilen davranışın doğal veya cinsel seçilimle nasıl doğuştan gelen bir özelliğe dönüştüğünü görmek güç değildir. Yavruların ötüşleri yetişkinlerden öğrenmek zorunda olduğu bir ötücü kuş topluluğunu düşünün. Bölgeye yeni bir yırtıcı türünün geldiğini düşleyin, böylece hem yavru kuşlar hem de erkek kuşlar saptanıp saldırıya uğramamak için alıştıklarından daha az sayıda ötmelidir. Avcılar yüzünden, yavrular yetişkinlerin türe özgü ötüşünü daha seyrek duymaya başlar, daha az alıştırma yapma şansları olur. Sonuçta dişiler iyi ötücüleri eş olarak seçmeye devam ederse, ötüşleri hızlı ve doğru öğrenme yönünde güçlü bir seçilim olacaktır. Ötüşleri hızlı öğrenen erkekler daha fazla eşe sahip olur, böylece dünyaya daha çok sayıda yavru getirirler, bu yavrulardan bazıları da ötüş öğrenme yeteneğini kalıtımla aktarabilir. Bu koşullar sürer, avcı baskısı ile cinsel seçilim nesiller boyunca güçlü bir şekilde hissedilirse, sonuçta türe özgü ötüşleri birkaç kere duymakla (ya da hiç duymadan) öğrenen kuşlar ortaya çıkar. Ötüş, neredeyse tamamen doğuştan gelen bir özelliğe dönüşür.

Benzer bir savı, korku tepkilerinin evrimini açıklamak için kullanabiliriz. Memeli yavruları yeni ortaya çıkmış bir yırtıcıdan kaçınmak için kendi ya da anne babalarının deneyimlerine güvenmek zorundaysa, öğrenmek zaman alıyor ve onları tehlikeye açık hale getiriyorsa, en hızlı öğrenenlerin hayatta kalma

[5] Cinsel seçilim yoluyla evrim görüşünün tarihi için bkz. Cronin, *The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today,* 1991.

şansı muhtemelen daha yüksek olacaktır; ki böylece doğal seçilim "içgüdüsel" bir korku-sakınma tepkisi meydana getirebilir.

Öğrenilmiş bir tepkiyi veya alışkanlığı içgüdüye dönüştürebilen Darvinci bir mekanizma öne süren tek XIX. yüzyıl evrimcisi Spalding değildi. 1896'da Amerikalı paleontolog Henry Fairfield Osborn ile iki psikolog, İngiliz Conway Lloyd Morgan ve Amerikalı James Mark Baldwin doğal seçilimin edinilmiş karakterleri kalıtımla aktarılan karakterlere nasıl dönüştürebileceğine dair birbirlerinden bağımsız ve benzer görüşlerle ortaya çıktılar. O zamanlar, Yeni Lamarckçılar ile Yeni Darvinciler arasındaki savaş çok şiddetliydi ve onların önerileri de iki zıt odağın görüşlerini uzlaştırmanın basit bir yolu gibi görülmüştü. Baldwin bu görüşü "evrimde yeni bir etken" olarak tanımladı ve buna "organik seçilim" adını verdi. Bu bir parça haksızlık, ayrıca münasebetsizliktir, ama günümüzde her üç bilimcinin de ortaya attığı evrim mekanizması genellikle "Baldwin etkisi" diye bilinir.[6] Hayvanlar yeni bir zorlukla karşılaştığında, bireylerin önce öğrenme yoluyla uyum gösterdiğini her üç bilgin de ileri sürmüştü. Zorluk, yani seçilim baskısı devam ediyorsa bireylerin öğrendikleri, bunlara uyumlu kalıtsal değişimlerin ortaya çıkıp öğrenme sürecini gereksiz kılmaya yetecek bir süre boyunca toplumun hayatta kalmasını sağlar. Kalıtsal belirleyiciler ile seçilime odaklanan Yeni Darvincilik bu şekilde öğrenmeye ve bireylerin adaptasyonuna eğilen Yeni Lamarckçıların görüşleriyle nikâh masasına oturmuş; ki böylece edinilmiş karakterlerin kalıtımını açıklayan bir kuram geliştirilmişti.

---

[6] Osborn, Lloyd Morgan ve Baldwin'in birbirlerinden bağımsız olarak betimledikleri evrim mekanizmaları için "Baldwin etkisi" teriminin yerleşmesine "The Baldwin effect" (1953) adlı makalesiyle Simpson neden oldu. Bu üç akademisyen söz konusu görüşü aşağı yukarı aynı zamanda geliştirdiler ve birbirleriyle de iletişim halindeydiler. Groos'un *The Play of Animals* (1898) adlı kitabında Baldwin tarafından yazılmış bir ek vardır. Burada, şimdi Baldwin etkisi dediğimiz görüşün "Müdür Morgan ve Profesör Osborn ile ortak hareket edilerek birlikte hazırlandı" diye yazar. "Doğuştan gelen varyasyonlar" hakkındaki alıntı bu ekten yapılmıştır. Baldwin etkisinde yer alan görüşlerin orijinal kaynaklarının ayrıntıları Simpson'ın makalesinde ve Hardy'nin *The Living Stream: A Restatement of Evolution Theory and Its Relation to the Spirit of Man* (1965) adlı kitabında bulunabilir. Simpson genelde bu görüşe sıcak bakmaz, Hardy ise (6. bölüm) daha bir sempatiyle yaklaşır ve genetik asimilasyonla da karşılaştırır. Waddington ise genetik asimilasyon ile Baldwin etkisi arasında varsayılan farkları *The Strategy of Genes* (1957) adlı kitabının 5. bölümünde anlatır. Belirli bir tepki uyandıran etkenlerin seçiliminden çok, çevreye tepki verme yeteneğini belirleyen kalıtsal etkenlerin seçiliminin önemine vurgu yapar ve bunun da genetik asimilasyonu Baldwin etkisinden farklı kıldığına inanır. Fakat Lloyd Morgan tepkinin esnekliğindeki değişimin seçilimin etkilerinden biri olacağının kesinlikle farkındadır. Baldwin etkisinin tarihî ve felsefi çözümlemeleri için bkz. Weber ve Depew, *Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered*, 2003. Ancel ise "A quantitative model of the Simpson-Baldwin effect" (1999) adlı makalesinde Baldwin etkisinin işe yarar bir modelini kurmuştur.

Baldwin, Osborn ve Lloyd Morgan görüşlerini, Mendelci genetiğin doğuşundan hemen önce ileri sürdüler. Anlaşılan, öğrenilmiş bireysel tepkilerin yerini alacak kalıtsal varyasyonların doğası hakkında biraz kararsızlardı, fakat öğrenilmiş davranışların, canlıyı "doğuştan gelen varyasyonların seçilimini uyumsal değişikliklerle aynı yöne" sürükleyeceğine emindiler. Aynı zamanda bunun kademeli ve birikimli bir süreç olduğunun da farkındaydılar. Waddington arada kavram farklılığı olduğu konusunda ısrarcı olsa da, Baldwin etkisi birçok açıdan Waddington'ın genetik asimilasyon görüşüne benzer.

Genetik asimilasyonun Baldwin etkisiyle aynı olup olmadığının takdiri biyoloji tarihçilerine bırakılabilir. Burada peşine düşmek istediğimiz, iki psikoloğun yani Lloyd Morgan ile Baldwin'in düşünce sisteminde önemli olan bir fikirdir. Bu fikre göre davranış değişimleri önce gelir ve bunları da kalıtsal (genetik) değişimler izler. Açık nedenlerden ötürü, Baldwin etkisi yerine Waddington'ın genetik asimilasyon görüşünün çerçevesini kullanacağız, çünkü öğrenilmiş bir tepkinin mevcut alellerin kombinasyonları üzerine etki eden seçilim sayesinde içgüdüsel bir tepkiye nasıl dönüştüğünü göstermek istiyoruz.

Hayvanların yeni bir besinle başa çıkmayı ya da yeni bir yırtıcı türünden saklanmak için oyuk açmayı nasıl öğrendiklerini düşünerek başlayabiliriz. Yeni bir etkinlik öğrenmek hem riskli hem de zaman ve enerji anlamında maliyetli olacağı için, fazla zorlanmadan öğrenip bunu uygulayan bireyler hayatta kalıp üreme konularında diğerlerine kıyasla daha başarılı olurlar. Yeni zorluk ortaya çıkmadan önce, bu belirli etkinliği öğrenme yeteneğindeki varyasyonun seçilim açısından bir önemi yoktu. Hızlı ya da verimli bir şekilde öğrenmek kimseye yarar sağlamıyordu, çünkü o etkinliği öğrenmek gereksizdi. Fakat öğrenmek acil bir ihtiyaç haline gelince, bireyler arasında daha önce saklı olan farklar açığa çıkar, bu varyasyonlar tekrar tekrar cinsel karışım ile seçilim sayesinde daha etkin genotip organizasyonları meydana getirebilir. O etkinliği öğrenme yeteneği kademeli gelişir. Bu davranış daha kanalize hale gelir. Birçok nesilde etki eden seçilim sonrasında, kimi bireyler o kadar hızlı tepki vermeye başlar ki öğrenilmiş tepki fiilen içgüdü haline gelmiştir.

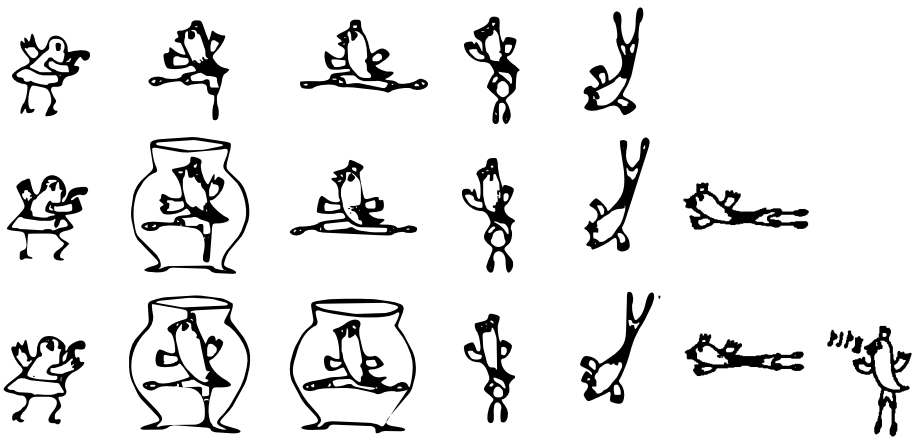
Çoğu asimilasyon süreci, tamamen içselleştirilmiş içgüdüsel tepkiler doğurmaz. Asimilasyon daha çok kısmi olmaya meyillidir: öğrenmeye halen gerek vardır, fakat öğrenme çok daha hızlı ve çok daha verimli olmuştur. Asimilasyon ister kısmi ister tam olsun, zihin seçilim sayesinde uyumsal davranış tepkisinin ortaya çıkma ihtimalini yükseltecek şekilde biçimlenmiştir.

REPERTUVARI GENİŞLETMEK: ASİMİLASYON-ESNEKLİĞİ İLKESİ

Şimdiye kadar, genler ile öğrenme arasındaki karşılıklı etkileşim hikâyesi nispeten tek taraflı anlatıldı. Aslında, daha verimli öğrenmeye yönelik seçilimin, öğrenme sürecini baltaladığını gördük! Öğrenme ile hızlı öğrenmeye yönelik istikrarlı baskı, davranışın artan ölçekte genetik sistem tarafından ve daha

az oranda olsa bile öğrenmeyle kontrol edilmesine yol açıyor. Evrimi yırtıcıların, beslenmenin, toplumsal tepkilerin ya da yaşamın başka yönlerinin gittikçe daha hızlı öğrenilmesi için aynı yönde nesiller boyunca devam eden istikrarlı bir seçilim altında, yani değişmeyen çevre koşullarında anlattığımız için bu noktaya ulaştık. Bunun yerine seçici çevrenin kalıcı olmayıp değiştiğini ve dalgalanma gösterdiğini varsayalım. Örneğin meyve yiyen bir canlı türü meyve miktarının bölgeden bölgeye ve mevsimlerle değiştiği, aynı meyve için rekabet eden bir sürü türün mevcut olduğu bir çevreye ulaştığında, bu tür bir seçilim gerçekleşebilir. Bu durumda içgüdüsel tepkilerin evrimleşmesi için bireysel öğrenme ile toplumsal öğrenmeye daha çok iş düşmesini bekleriz. Bununla birlikte, çevre koşulları kalıcı olduğunda, hızlı öğrenmeye yönelik seçilim içgüdüsel tepkilere yol açtığında bile, yine de basitleşmiş davranışlar ortaya çıkmaz. Çünkü seçilim davranışların karmaşıklaşmasına neden olur.

Bunun nasıl olduğunu görmek için, erkeklerin art arda gelen dört farklı eylemi, örneğin dans gösterisinde yapılan dört hareketten oluşan diziyi öğrenme yeteneğine sahip bir kuş türünü gözümüzde canlandıralım. Diyelim ki bu dört hareket bir şekilde deneyimli erkeklerden öğreniliyor, ayrıca dört hareketten fazlasını öğrenmek kuş için çok zor, çünkü türün öğrenme kapasitesi kısıtlıdır. Dişiler erkeğin dansını çok çekici buluyor, en iyi dansçıyı da eş olarak seçiyorlar, yani erkeklerin dansı çabuk, etkili ve doğru öğrenmeleri için istikrarlı bir seçilim baskısı vardır. Bu yoğun seçilimin sonucu, dört adımdan birinin genetik asimilasyona uğramasıdır: artık öğrenilmesine gerek kalmaz ve doğuştan gelen bir özelliğe dönüşmüştür. Erkeklerin bundan sonra sadece üç hareket öğrenmeleri gerekir, yani dansı öğrenmek kolaylaşmıştır. Fakat farklı bir gelişme yaşanır: değişmeden kalmış dans etme kapasiteleri "serbest kalmıştır". Dört hareket öğrenme potansiyelleri varken ancak üç hareket öğrenmeleri yetmektedir. Sonuçta dişiler en güzel, en ilginç dansları tercih ediyorsa, erkekler danslarına fazladan bir hareket (başta deneme yanılmayla öğrenilen) ilave edebilirler. Artık dansları, bir tanesi doğuştan gelen dördü öğrenilmesi gereken toplam beş hareketten oluşmaktadır. İncelikli danslar dişilere hâlâ cazip geliyorsa, sebep oldukları seçilim sayesinde öğrenilmiş hareketlerden bir başkası da genetik asimilasyona uğrayabilir. Bu sayede öğrenme kapasitesi yine serbest kalacaktır, böylece erkekler danslarına bir öğrenilmiş hareket daha ekleyebilir; artık doğuştan gelen iki ve öğrenilmiş dört hareket vardır. Öğrenilmesi gereken hareketlerin miktarı sabit kalsa da, bunların sırayla genetik asimilasyona uğramasıyla birlikte hareketler dizisi uzadıkça uzar. Şekil 8.2'de gösterilen bu genel süreci Avital ile Jablonka asimilasyon-esnekliği ilkesi olarak adlandırmışlardır: daha önceden ağırlıkla öğrenmeye dayalı davranış kısmen genetik asimilasyona uğrar, bu da öğrenilen yeni ögelerin davranışa eklenmesini mümkün kılar. Avital ve Jablonka, asimilasyon-esnekliği ilkesinin birçok karmaşık davranış



Şekil 8.2
Asimilasyon-esnekliği ilkesi aracılığıyla evrim. En üstte, erkek kuş dişisi için dört hareketten ibaret bir dans sergiliyor; her hareket öğrenilmelidir. Orta sırada, orijinal dört hareketten birincisinin genetik asimilasyonuyla, dansa öğrenilmesi gereken yeni bir hareket eklendiği görülüyor. Alt sırada altı hareketten oluşan bir dans görüyoruz; orijinal hareketlerden ikisi asimilasyona uğramıştır. Basit olsun diye asimilasyon hareketler dizisinin başında gösteriliyor, yeni hareketler de arkaya ekleniyor, fakat öğrenilmesi gereken ilave hareketler ile mevcut hareketlerin asimilasyonu dizinin herhangi bir yerinde meydana gelebilir.

biçiminin evrimine temel oluşturabileceğini de ileri sürmüşlerdir.[7]

Genetik asimilasyonun başka bir ilginç etkisi daha vardır: sınıflandırmanın evrimine yol açabilir, bu da hayvanın çevre algısını değiştirir. Havadan gelen yeni bir yırtıcıyla, maymun yiyen kartalla karşılaşıp hayatları tehlike altına giren bir maymunlar topluluğunu düşünelim. Elbette bireylerin kartalı tanıyıp ondan sakınmayı öğrenmeleri gerekir. Kartalın şekli, uçuş biçimi vesaire gibi özelliklerini saptayıp hafızalarında tutma konularında en iyi olan maymunların hayatta kalma şansı yüksektir. Sonuçta bu yırtıcı kuş, maymunların bu yeteneklerindeki saklı genetik varyasyonu açığa çıkartır ve seçilime uğrayan birçok maymun neslinin ardından topluluğu oluşturan bireylerin genetik yapısı eskisine oranla çok daha etkili bir şekilde yırtıcıyı tanıyıp ondan sakınmalarını mümkün kılar. Fakat maymun yiyen kartallardan sakınmanın ancak kısmen genetik asimilasyona uğradığını varsayalım, çünkü seçilim yeterince yoğun ya da uzun süreli değildi. Tam asimilasyona uğramış sakınma tepkisi özellikle maymun yiyen kartala yöneliktir, oysa kısmi asimilasyon şekilleri ve uçuşları kabaca kartalınkine benzeyen tüm uçan yırtıcılara yönelik bir tepkiye yol açar. Bunun anlamı, maymunlar fiilen yeni bir kavramsal sınıfa sahiptir: "uçan yırtıcılar" sınıfı. Artık kendi dünyalarının bazı niteliklerini bu sınıf bağlamında algılayacaklardır.

[7] Avital ve Jablonka, *Animal Traditions* ..., 2000, 9. bölüm.

KÜLTÜREL NİŞ İNŞASI

Buraya kadar genetik sistemin, hayvanların öğrenmesi gereken davranışların yerini almasıyla ilgilendik. Bu davranışları nasıl öğrendikleriyse savlarımız için önemli değildi: her nesilde belirli bir eylemi öğrenmeleri gerektiği sürece, birbirlerinden ya da deneme yanılmayla öğrenmiş olmaları fark etmiyordu. Şimdi öğrenilmiş davranışların ya da hayvan eylemlerinin sonuçlarının nesilden nesile aktarıldığı daha karmaşık bir durumla devam etmek istiyoruz. Bu durumda genetik ve davranışsal sistemlerde ortaya çıkan değişimler kaçınılmaz olarak etkileşim içine girecektir. Bu iki kalıtım sisteminin birbiri üzerindeki etkileri en rahat insanlarda görülür, fakat bu durum sadece insanlar ya da toplumsal hayvanlarla kısıtlı değildir. Bir neslin eylemleri sonraki neslin hayat koşullarını biçimlendiriyorsa, kalıtımla aktarılan genler ile kalıtımla aktarılan niş arasında karşılıklı etkileşim vardır. Sonraki nesle bırakılan niş, kimyasal ya da fiziksel çevrenin değişime uğramış bir yönü olabilir, solucanların niteliğini değiştirdiği toprak ya da tavşanların kazarak oluşturdukları oyuklar gibi, fakat incelemek istediğimiz örnekler insanların kendileri için inşa ettikleri kültüre dairdir.

"Biyolojik" (genetik) niteliklerin seçiliminde "toplumsal kalıtımın" etkisini ilk öne çıkaranlardan birisi, Baldwin etkisi olarak bildiğimiz düşüncenin kurucularından olan James Mark Baldwin'di. Kültürel etkenlerin, çeşitli zihinsel ve fiziksel niteliklere sahip insanların hayatta kalıp üreme ihtimallerini belirleyebileceğini fark etmişti.[8] Bununla beraber, bu düşünce pek ileriye götürülmedi; son zamanlara kadar da evrim biyologları genetik ve kültürel değişimlerin birbirleri üzerindeki etkilerine çok az ilgi göstermişti. Çoğu kişi, insan evrimini kültür ya da genler bağlamında düşünmeyi tercih eder. Böyle düşünmeyenlerden biri de Amerikalı antropolog William Durham'dır. Kendisi birkaç yıldır genlerin ve kültürün birlikte evrimleşmesinden bahsediyor.[9]

Durham, yaşam tarzındaki değişimlerin bazı insan genlerinin frekansını etkilediği kimi çarpıcı örnekleri inceledi. Bunlardan bir tanesi sütçülükle bağlantılı olan genetik değişimdir. Yaklaşık 6.000 yıl önce, sığırların evcilleştirilmesinin ardından, insanlar süt, peynir, yoğurt gibi süt ürünlerinden besin olarak faydalanmaya başladı. Fakat taze sütü besin olarak kullanmak pek de dolambaçsız bir iş değildi. Kendilerine "süt mükemmel bir besindir" denen ve "günde yarım

---

[8] Baldwin'in toplumsal kalıtıma duyduğu ilgi bir çok yazısından bellidir; 1896'da yazdığı "A new factor in evolution" adlı makale bu yazılardan biridir.

[9] "Birlikte evrim" kavramı günümüzde farklı süreçler için kullanılır. Orijinalinde iki farklı türün birbirlerine bağımlı bir şekilde genetik evrimi için kullanılıyordu, örneğin asalak ile ev sahibinin evrimi gibi, fakat artık insan evriminde genlerin ve kültürün birbirlerine bağımlı bir şekilde seçilimini anlatmak için de kullanılmaktadır. Durham, genlerin ve kültürün birlikte evrimini, laktoz emiliminin genetik ve kültürel yönlerini de yazdığı *Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity* (1991) kitabında anlatır.

litre süt için"[10] gibi sloganlarla beyni yıkanan Batılılar, dünyadaki yetişkinlerin çoğu için sütün çok az besin değeri taşıdığını veya hiç taşımadığını öğrendiklerinde genellikle şaşırır. Bu durum 1960'lı yılların ortalarında keşfedildiğinde insanlar, açlık çekilen ülkelere süt tozu göndermenin hiçbir amaca hizmet etmediğini fark ettiler. Aslında, süt tozu o insanlara zarar verebilirdi. Kana geçebilecek basit şeker moleküllerinin sütten alınabilmesi için, sütteki laktozun ince bağırsakta parçalanması gerekir ve bu iş için laktoz enzimine ihtiyaç duyulur. İnsanların çoğu da dahil tüm memelilerde laktoz sindirme yeteneği bebek sütten kesildikten sonra azalır. Yetişkinlerin bağırsaklarında ancak az miktarda laktoz enzimi bulunur. Yetişkin kişi taze süt içerse, sonuçta fazla faydasını görmez, hatta bağırsaktaki bakterilerin sindirilmemiş laktoz üzerindeki faaliyeti yüzünden hazımsızlık ve ishalden mustarip olabilir. Çoğunlukla insanlar peynir ve yoğurt gibi süt ürünlerini sindirmekte sorun yaşamazlar, çünkü bunlarda çok az laktoz vardır: imalatları sırasında mikroorganizmalar laktozun büyük kısmını yıkar. Doğru düzgün sindirilemeyen sadece taze süt ve taze süt ürünleridir.

Yan etkilerine maruz kalmadan süt sindirebilen insanlar laktoz geninin belirli bir alel varyantına sahip oldukları için bunu yapabilirler. Bu alel genin üzerindeki kontrol mekanizmasını etkiler, böylece kişi yetişkinliğe ulaştığında laktoz hâlâ faal olur. Bu etki baskındır, yani laktoz devamlılığını sağlayan genin tek kopyasına sahip olan yetişkinler "emicidir" ve sütün besin değerlerinden sonuna kadar faydalanabilirler. Alelin farklı toplumlardaki dağılımının son derece gelişigüzel olması ilginçtir: emiciler özellikle Kuzey Avrupalı toplumlar (bir de denizaşırı ülkelerdeki akrabalarında) ile Ortadoğu ve Afrika'daki belirli toplumlarda yaygındır, fakat çoğu toplumda azınlıkta kalırlar.

Ne zaman genetik varyantların böyle tuhaf bir dağılımına rastlansa, biyologlar bunun için evrimsel bir neden aramaya başlar. Bazen şans dışında bir sebep bulamazlar, fakat bu örnekteki verilerin analiziyle, laktoz emicilerinin yüksek görülme sıklığının, sütçülüğe dair kültürel edimlerle nedensel bir ilişki içinde olduğu sonucuna ulaşıldı. Sığırların evcilleştirilmesinin insanların yaşadığı seçici ortamı değiştirdiği, kimi toplumlarda yetişkinlikte de laktoz yıkma yeteneğine sahip olmayı avantajlı kıldığı iddia edildi. Sonuçta doğal seçilim yoluyla, insanların süt içmesini mümkün kılan alelin frekansı artmış oluyordu.

Hem etnografik hem de genetik bulgulara dayanan Durham, süt içmeye neden olan kültürel evrim ile laktoz devamlılığı sağlayan alelin frekansındaki artışın, her zaman aynı nedenden ötürü olmasa bile birkaç defa gerçekleştiği sonucuna ulaştı. Ortadoğu ve Afrika'da sütçülükle uğraşan göçebe toplumlarda açlık ve belki de susuzluk epey yaygındı, bu yüzden aslında etleri için evcilleştirilmiş hayvanlar değerli bir besin ve içecek kaynağı olarak taze süt

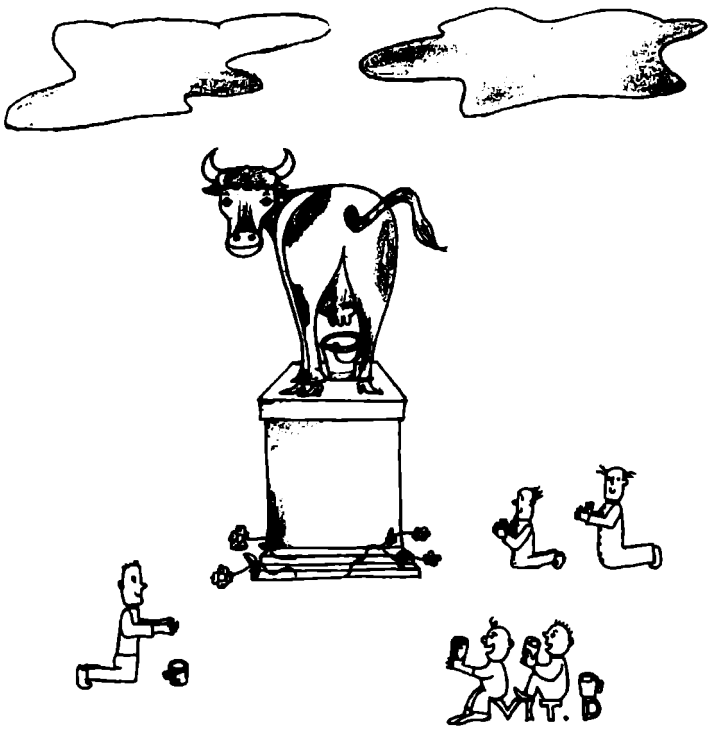
[10] "Günde yarım litre süt için" İngiltere Milli Sütçülük Konseyi'nin 1960'ların ikinci yarısında kullandığı çok başarılı bir slogandı. Kültürel evrim sayesinde "yarım litre" sözü, yarım litrelik süt şişesi için yaygınlıkla kullanılan eşanlamlı bir kelime haline geldi.

veriyorlardı. Bu göçebe toplumlarda laktoz sindiriminin devamlılığını sağlayan alele sahip olmak faydalıydı, çünkü kişinin sütün bütün besin değerlerine ulaşmasına imkân veriyordu. Alele sahip olan kişinin güçlenip çocuk sahibi olması bu aleli taşımayan kişiye kıyasla daha muhtemeldi ve böylece de emicilerin sayısı arttı.

Bu iddiaya göre sütçülükle meşgul olan *bütün* toplumlarda emicilerin artması beklenir, fakat sayıları her toplumda artmamıştır. Sebep muhtemelen kültüreldi. Akdeniz kıyılarındaki toplumlar gibi, sütçülük yapan birçok toplumda sütten besin olarak yararlanıldı, fakat çoğunlukla peynir, yoğurt ve benzer ürünler biçiminde. Bu besinlerde laktoz miktarı düşüktür ve sindirimi kolaydır. Sonuçta laktoz devamlılığını sağlayan aleli taşımak kişinin lehine değildir. Aslında aleyhine olabilir, çünkü emicilerin katarakt ile başka hastalıklara yakalanmaya daha yatkın olduklarına dair bazı bulgular (güçlü olmasa da) mevcuttur. Akdenizlilerin taze süt içmek yerine süt ürünlerine yönelmeleri kültürel geçmişleriyle ilgilidir. Sürülerini oradan oraya götürme sıklığı ve zamanı, evcil hayvanlar ile süte ne kadar bağımlı oluşları gibi etkenler bu konuda etkili olmuştur. Laktoz devamlılığı sağlayan aleller muhtemelen bütün bu toplumlarda vardı, fakat bu alel pek önem taşımıyordu ve bu yüzden hiç yaygınlık kazanamadı.

Yalnızca sütçülük değil karışık tarım yapılıyor olsa da, laktoz devamlılığı sağlayan alelin yaygınlaştığı bir bölge de Orta Avrupa ile Kuzey Avrupa'ydı. İskandinav ülkelerinde halkın yüzde doksanından fazlası laktoz emicidir. Durham'a göre, bunun sebebi sütün sadece mükemmel bir enerji kaynağı olmasının yanı sıra, D vitamini gibi laktozun da bağırsaklardan kalsiyum emilimini kolaylaştırmasıdır. Normalde güneşli bölgelerin insanları yeterli D vitamini alır, çünkü gün ışığı derideki öncü molekülü D vitaminine dönüştürür. Fakat kuzeye doğru ilerledikçe, gün ışığının az geldiği dönemler uzar ve insanlar da genelde soğuğa karşı vücutlarını örtmeye eğilimlidir. Bazen D vitamini kıtlığı bile çekerler. Bu durum kalsiyum emiliminin azalmasına yol açar, sonuçta raşitizm ile osteomalasi (kemik yumuşaması) hastalıklarına meyilli olurlar. Süt içmek bu sorunlarının önüne geçmeye yardımcı olur, çünkü laktoz kalsiyum emilimini artırır ve sütte de kalsiyum bol miktarda mevcuttur. Süt sindirimini mümkün kılıp laktoz devamlılığını sağlayan alel, taşıyıcılarındaki kemik hastalıklarını azaltır ve sonuçta da kuzey toplumlarında yayılır.

Fakat laktoz geni ile sütçülük kültürü arasındaki evrim oyunları burada bitmiyor. Durham ile meslektaşları, Hint-Avrupa kültürüne dahil yerel mitolojilerde, halk hikâyelerinde ineğin öneminin coğrafi enlemle birlikte arttığını da gösterdiler. Güney kültürlerinde mitler boğalar, kurban verme ve hayvan kesimi üzerinedir; daha kuzeydeki kültürlerdeyse ineklere, süte ve beslenmeye çok daha büyük bir vurgu yapılmaktadır. Kuzey mitlerinde yaratılışın ilk hayvanlarından biri olarak betimlenen inekler, kurban edilmeyip süt vermek için yaşadılar, verdikleri sütü de devler ve tanrılar içtiler. Süt, büyük güçlerinin, dünyayı besleme yeteneklerinin kaynağıydı. Bu mitler açıkça taze sütün o toplumlar



Şekil 8.3
İneğe tapınmak.

için önemini yansıtır, muhtemelen "her gün yarım litre süt için" sloganından da daha eğiticidir! Süt içmeyi cazip kılarak, mitler de laktoz emicilerinin seçilimine katkıda bulundu, böylece kültürel ve genetik değişim birbirini güçlendirdi.[11]

Sütçülük öyküsü genlerin ve kültürün birlikte evrimini gösteren iyi bir örnektir. Yaşanan değişimler hem sütçülük uygulamalarını hem de süt tüketimini öne çıkarmıştır. İlişkinin bu kadar ahenkli olmadığı başka birlikte evrim örnekleri de vardır. Durham'ın anlattıklarından biri, Afrika'nın belirli bölgelerinde uygulanan kesme-yakma tarzı tarımın sonuçlarıdır. Ormansızlaştırma çalışmaları, tatlı su göllerinin de bulunduğu, güneş alan açık alanlar ortaya çıkardı. Bu göllere üşüşen sivrisinekler yüzünden sıtma geldi. Sonuçta hemoglobin genine ait orak hücre alelinin görülme sıklığı arttı. Bu alelin moleküler biyolojisini 2. bölümde anlatmış, fakat tüm etkilerinden bahsetmemiştik. Orak hücre aleli ho-

[11] Laktoz emicilerin frekansının belirlenmesinde kültürel süreçlerin rolünün güncel bir çözümlemesi için bkz. Holden ile Mace, "Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults", 1997. Swallow ile Hollox ise "Genetic polymorphism of intestinal lactase activity in adult humans" (2001) adlı yazılarında laktoz emiliminin bütün yönlerini anlatırlar.

mozigotlarında, yani bu alelin iki kopyasını taşıyanlarda ciddi anemi (kansızlık) görülür ve çoğunlukla da erken ölüm söz konusudur. Fakat tek bir kopyaya sahip olmak (heterozigot, yani "taşıyıcı" olmak), kişiyi sıtmaya karşı korur, çünkü sıtma asalağı bu kişinin kırmızı kan hücrelerinde yaşayamaz. Tarım uygulamaları yüzünden ormansızlaşan ve sıtmanın kol gezdiği alanlarda, taşıyıcılar daha fazla hayatta kaldığı için orak hücre aleli yaygınlık kazandı. Bunun olumsuz bir sonucu, hem anne hem de babadan aleli alan insan sayısı artmasıdır, böylece insanlar yıkıcı anemi hastalığına tutuldular. Tarımdaki değişimin ardından gelen genetik değişim bu şekilde epey zarar vermiş oldu, ama yine de bu genetik değişim olmadan toplum yaşamını hiç sürdüremeyebilirdi.

Hem evcilleştirme hem de ormansızlaştırma kültürel evrimden kaynaklanan kalıcı çevresel değişimlerin, belirli alellere sahip olmanın göreli faydaları ve zararlarını değiştirebileceğine dair iyi birer örnektir. Bununla birlikte, itiraf etmemiz gerekir ki bunlar kadar ikna edici olan birlikte evrim örneği çok azdır, bu örneklerde de aradaki bağlantı o kadar yakın değildir, sebebi ise muhtemelen, insanların bu gibi ayrıntılı çalışmalara girmemesidir. Fakat başka bağlantılara işaret eden bol miktarda ipucu bulunmaktadır. Belirli bir genetik hastalığın ortaya çıkmasındaki farkların ilgili grupların kültürüyle bağlantılı olduğu sık sık gündeme getirilir. Örneğin Tay-Sachs hastalığını ele alalım.[12] Çekinik karakter taşıyan bu hastalık hayatın ilk birkaç ayında ortaya çıkar ve çocuğu dört yaşına ulaşamadan öldürür. Bu yıkıcı hastalık, Askenazi Yahudilerinde diğer herhangi bir gruba kıyasla çok daha yaygındır. Kimi bilimciler bunun sadece rastlantıyla gerçekleştiğini söylerken, başkaları bu durumun Yahudi kültürü ile tarihinin dolaylı bir sonucu olabileceğine inanıyor. Tay-Sachs aleli taşıyıcılarının (birkaç farklı alel mevcuttur) tüberküloza yakalanma şanslarının başka insanlara göre düşük olduğunu gösteren anlamlı bulgular vardır. Kültürel hoşgörüsüzlükle bağlantılı sebeplerden ötürü Yahudiler genelde varoşlar ve gettolarda yaşamaya mecbur edilmişlerdir. Tüberküloz bu tür mahalleleri kasıp kavurur. Yani iddiaya göre, Tay-Sachs aleli taşıyıcıları gettolarda hayata kalmak konusunda daha başarılı oldukları için, bu alel Yahudi toplumunda yaygınlaşmıştır. Tay-Sachs alelinin frekansı üzerindeki bu tarihsel-kültürel etkinin arkasında duracak çok fazla delil yoktur, yine de makul olduğu su götürmez. Günümüzdeyse her şey tersine işliyor ve alel kültürü etkiliyor. Evlenecek kişilerin birbirini seçmesiyle ilgili alışkanlıklar değişiyor: hastalık yaygın ve zararlı olduğu için birçok Yahudi toplumunda hasta çocuk sayısının düşmesi için evlilik öncesi genetik danışmanlık ve genetik test hizmeti veriliyor.[13]

---

[12] İnsanlarda görülen orak hücre anemisi ve Tay-Sachs hastalığı gibi genetik hastalıkların evrimsel özellikleri için bkz. Diamond ve Rotter, "Evolution of human genetic diseases", 2002.

[13] Çöpçatanlık aşırı dindar Yahudi cemiyetlerinde görülen bir uygulamadır ve evlilik öncesi genetik danışmanlık da oldukça yaygındır.

Kültürel ve genetik değişimlerin arasındaki etkileşimin dinamiği karmaşık ve anlaşılması zordur. Ne süt ne de sıtma öykülerinde bunları anlatmaya teşebbüs ettik. Sağduyu ile çok sayıda dolaylı bulgu, adaptasyonların genetik değişimlere kıyasla davranışlar sayesinde çok daha hızlı gerçekleşmesinden ötürü, öğrenilmiş ve toplumsal yolla aktarılan davranışların birlikte evriminden kaynaklanan değişimlerin sürücü koltuğunda oturduğu izlenimini uyandırır.[14] Yeni öğrenilen alışkanlıklar muhtemelen ilk uyumsal değişimlerdir ve bunlar da genetik varyasyonların seçilime uğrayacağı çevreyi inşa eder. Fakat burada bir sorun var: bu durum, hayat koşullarındaki kültürel değişim kalıcı ve sabitse, ayrıca hızlı ve sık ortaya çıkan değişimler gerçekleşmiyorsa anlamlıdır. Kültür, inşa ettiği nişin algısal, bilişsel, fiili yönlerini değiştiriyorsa, genetik evrim bu hıza nasıl yetişebilir? İnsanlarda genlerin ve kültürün birlikte evriminin anlaşılmasını bu kadar zorlaştıran sorunlardan biri de budur. İnsan evrimi boyunca kültürel değişimin çok önemli olduğu, genetik evrimi etkilediğindeyse bunu hızlı bir şekilde yaptığı konularında kimsenin şüphesi yok; fakat bunu nasıl ve ne kadar yaptığı meselesi belirsiz. Dili ele alalım; günümüzde onu insanın kültürel evrimindeki en önemli etken olarak görüyoruz. Dil yeteneğinin evriminin, kendisi teşvik eden kültürel evrimin yanı sıra kendisinin de teşvik ettiği kültürel evrimle nasıl bir ilişkisi vardır? Genler bu işe hangi noktada dahil olur?

DİL NEDİR?

Herkes dili kullanmasını bilir, kimileri de bunu muhteşem bir belagat ve güzellikle yapar, yine de tanımlanmasının zorluğundan gelen kötü bir şöhreti vardır. Dilin iletişime ve temsile ait kudretli bir simgesel sistem olduğu açıktır. Fakat bu, ne tür bir simgesel sistemdir? Dil, bir kelimeler ve onların anlamları meselesi midir? Yoksa dilbilgisi kurallarıyla ilgili bir konu mudur? Yoksa mesele fiilen kullanımı mıdır? Ya da hepsini mi içerir? Nasıl evrimleştiğini tartışmadan önce dil yeteneğini anlamamız gerekiyor.[15]

---

[14] *Developmental Plasticity and Evolution* (2003) adlı kitabında West-Eberhard, başlangıçta çevre koşulları yüzünden tetiklenen veya öğrenilen birçok evrimsel adaptasyonun çözümlemesini yapar.

[15] Dilin gelişimi ve kökenine dair esaslı bir hikâye için bkz. Aitchison, *The Seeds of Speech: Language Origin and Evolution*, 1996. 1990'lardan bu yana dilin evrimine duyulan ilgi artmıştır; ki bunu artan konferans ve makalelerin sayısından anlamak mümkündür. Bkz. Hurford ve arkadaşları, *Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive Bases*, 1998; Knight ve arkadaşları, *The Evolutionary Emergence of Language: Social Function and the Origins of Linguistic Form*, 2000; Wray, *The Transition to Language*, 2002; Christiansen ve Kirby, *Language Evolution*, 2003. Trabant ile Ward'un editörlüğünü yaptığı *New Essays on the Origin of Language* (2001) adlı kitap, dilin evrimiyle ilgili tarihi yaklaşımlar ve işaret dillerini içerirken; Briscoe'nun editörlüğünü yaptığı *Linguistic Evolution through Language Acquisition* (2002) adlı kitap ise dilin he-

Dilin ne olduğu sorusuna verebilecek birbiriyle çelişen iki yanıt vardır. İlki, Amerikalı dilbilimci Noam Chomsky ve takipçilerinin verdiği yanıttır. Chomskycilere göre, dilin özü biçimsel yapısında, yani dilbilgisindedir. Chomsky'nin aklında olan İngilizce ya da İbranice gibi belirli bir dilin dilbilgisi değildir, tüm dillerde ortak olan evrensel dilbilgisini (ED) kasteder. ED evrensel olduğu için dünya dillerinden herhangi birinin mantıklı bir şekilde çözümlenmesiyle ortaya çıkarılabilir. Her dilin kendi kuralları olsa bile Chomsky'ye göre bu kuralların şekillenmesine rehberlik eden evrensel ilkeler ya da üst kurallar mevcuttur. Amerikalı dilbilimci Steven Pinker, ED'yi, segmentli omurgaya, eklemli dört bacağa, kuyruğa, kafatasına vesaireye sahip olan bütün omurgalılar gibi, belirli bir canlı grubunda bulunan ortak vücut yapısına benzetir. Kuşlar, balinalar, kurbağalar, insanlar birbirlerinden çok farklı görülseler de, balinaların arka bacakları, insanlarla yetişkin kurbağaların kuyrukları belli belirsiz olsa da, her şeye rağmen bu hayvanların temel mimarileri aynıdır. Aynı şekilde, diller de birbirlerinden çok farklı görülebilir, fakat bunların ortak bir temel yapısı vardır. Birtakım üstün kurallar, hangi dilde olursa olsun, cümlelerin yorumlanmaya imkân verecek şekilde kurulmasını sağlar. Örneğin hangi dilde olursa olsun, "zalim, ısırır, adam, köpek" kelimelerinin kombinasyonu bir anlam taşıyacaksa, bu kelimeler belirli bir dilbilgisi kuralı çerçevesinde düzenlenmelidir, örneğin İngilizcede belirli bir kelime sırası izlenmelidir.

Cümle yapılarını analiz eden dilbilimciler, özyinelemeyi (kendi kendini bir konuda kaynak göstermeyi) olanaklı kılan soyut bir işlem sisteminin eşsiz dil yeteneğimizin özünde bulunan olgulardan biri olduğu sonucuna vardılar: Bir dil ögesini başka bir dil ögesine iliştirerek sonsuz çeşitlilikte ifade yaratma yeteneğine sahibiz. "Daha sonra kutsal kişi geldi ve babamın iki zuz (drahmi) verip satın aldığı çocuğu yiyen kediyi ısıran köpeği döven sopayı yakan ateşi söndüren suyu içen öküzü öldüren kasabı öldüren ölüm meleğini öldürdü" gibi cümleler kurup anlarız. Aramcası kulağa daha hoş gelen bu cümle, Hamursuz (Pesah) bayramı yemeğinde söylenen şarkının sonundaki bölümdür. Karmaşıklığına rağmen, çocuklar bile bunu anlar ve keyifle söylerler. İngilizcedeki "Bu, Jack'in inşa ettiği evdir" tekerlemesiyle aynı yapıya ve çekiciliğe sahiptir, bu tekerlemenin de sonu şöyledir:

Jack'in inşa ettiği evdeki
Mahsulü mideye indiren fareyi
Öldüren kediyi
Korkutan köpeğe
Toslayan boynuzlu ineği
Sağan geline
Elini öptüren partal adamı
Evlendiren rahibi

---

saplama modellerine odaklanır.

Uyandıran horozun
Sahibi olan çiftçi mısır ekiyor.

Chomsky'ye ve ekolüne göre, çocuklar bu tür karmaşık yapıları kavrar, çünkü ED'nin temel yapısı doğduklarında beyinlerinde bulunuyordur. Bu, genetik mirasımızın bir parçasıdır. Özyinelemeyi, farklı kelime sınıflarıyla, farklı cümlecik sınıflarıyla neyi yapabilip neyi yapamayacağımızı belirleyen diğer dil araçları ile kuralları doğuştan biliyoruz. Başka bir deyişle, Chomsky'nin "lisan organı" dediği şeye sahibiz, yani dil için bir zihinsel modülümüz var. Her dil (sağırların işaret dili de dahil) ED'nin özel bir uygulamasıdır. ED'nin içinde bir dizi seçenek (*parametreler*) yerleşiktir ve çocuğun maruz kaldığı dil bu seçeneklerden hangisinin kullanılacağını belirler. Örneğin İngilizcede kelime sırası önemlidir, bir İngiliz çocuğunun gelişimi sırasında dil modülü "belirli kelime dizimi" için harekete geçirilecektir (yani "zalim köpek adamı ısırır" ifadesinin anlamı "adam zalim köpeği ısırır" ifadesinden farklıdır); kelime diziminin daha önemsiz olduğu başka dillerde, kelimeleri değiştirme görevi bulunan son ekler, ön ekler ya da "köpek", "adam", "zalim" kelimelerinin cümlede hangi görevi üstleneceğini belirleyen değişiklikler gibi diğer parametrelerin yanı sıra "serbest kelime dizimi" de harekete geçirilecektir. Lisan organı ve kullanımını Chomsky şöyle anlatır:

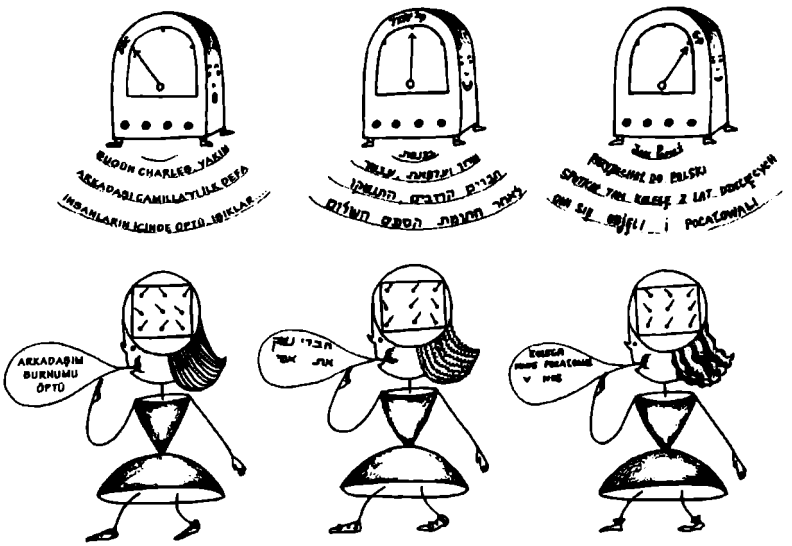
> Dil yeteneğinin başlangıçtaki durumunu bir müzik kutusunun üzerindeki düğmelere benzetebiliriz; bu düğmelerin bütünü dilin ilkelerini meydana getirirken, tek tek düğmeler de deneyimle belirlenecek seçenekleri temsil eder. Düğmelere belirli bir şekilde basılırsa Svahili dili öğreniriz; başka bir biçimde basılırsa Japonca. Her dil düğmelere belirli bir şekilde basılmasıyla tanımlanır; teknik terminoloji kullanırsak düğmelerin bu durumuna parametrelerin düzeni diyebiliriz.[16]

Chomsky'nin tasvirini Şekil 8.4'te gösterdik.

Çocuklar sadece kendi dillerinin kelimelerini kolaylıkla öğrenmekle kalmaz, ayrıca kelimelerin cümlecikler ve cümlelerdeki görevlerini belirleyen kelimeleri değiştirip kullanmakla ilgili dile özgü kuralları da rahatlıkla kaparlar. Bu kuralları genelleyip uygulamaya çok çabuk başlarlar, elbette dilbilgisinin o dile özgü kurallarını öğrenmek ile kuralların istisnaları dışında. İkinci bir dil öğrenen çocukların anne babaları, bu çocukların dilbilgisi kurallarını (hiç farkında olmadan) yanlış dilde kullanmaya çalıştıklarını sıklıkla görürler. İbranice konuşan dört yaşındaki çocuk İngiltere'ye gittiğinde, bu sulak ülkede hayatın bir parçası olan salyangozları keşfeder, büyülenir. "Salyangoz" öğrendiği ilk İngilizce kelimelerden biri olur. Yeni tanıştığı bu harika yaratıkların nemli kaldırımlarda ilerlediğini görünce heyecanlanır, "Bak bak, salyangoziml" diye

---

[16] Chomsky, *New Horizons in the Study of Language and Mind*, 2000, s. 8. Ayrıca bkz. Chomsky, *Reflections on Language*, 1975. Chomskyci duruşun özeti için bkz. Pinker, *The Language Instinct*, 1994.



Şekil 8.4
Chomsky'nin müzik kutusu. Üç çocuk farklı diller öğreniyor: İngilizce, İbranice, Lehçe. Tüm çocuklar aynı ağ örgüsüne (aynı evrensel dilbilgisine) sahipler, fakat farklı dilleri dinlemeleri beyinlerinde parametrelerin düğmelerini değişik biçimlerde düzenledi. Sonuçta çocuklar kendi dillerinin dilbilgisi kurallarını kullanırlar. İngilizce konuşan çocuğun cümlesinde her sözcüğün görevi kelime dizimi tarafından belirlenir, aynca ne fiil ne de isimler cinsiyete sahiptir. İsrailli çocuğun cümlesi aynı anlamı taşır, ancak dilbilgisi yapısı "arkadaş(erkek)-ım(son ek) öptü(erkek) burnu-mu(son ek)" şeklindedir. Lehçede aynı anlama, kelime diziminin daha az önem taşıdığı bir cümleyle ulaşılır, kelimeler şu sırayla kullanılır: "arkadaş(erkek) - beni öptü(erkek) - burnumdan."

bağırır. İbranicedeki kuralları İngilizceye uygulamaktadır: İbranicede isimlerin cinsiyeti vardır, tekil erkek isimlerin çoğu sessiz harfle biter; erkek isimlerin çoğulu *–im* eki alır, dişi isimlerin çoğulu ise *–ot* eki alır. O halde doğal olarak "salyangoz" isminin çoğulu "salyangozim" olacaktır.

Küçük yaşta yaşanan lisan deneyimi, sistemde yerleşik olan alternatif (ama tamamen doğuştan gelen) parametrelere göre ED'nin değişmez ilkelerinin ayarını yapar. Chomskyci görüş, kelime dağarcığını, ne zaman ve nasıl konuşmamız gerektiğini vesaire öğrenmek zorunda olduğumuzu söyler, fakat dilbilgisi bir iletişim sistemini dile dönüştürme niteliğine sahiptir ve dilbilgisi öğrenilmez. Dilbilgisini öğrenmeyi *mümkün kılan* ED'dir. Bu anlayış, genel zekâ ile dilbilgisi yeteneğinin farklı varlıklar olduğunu da ekler. Evrimleşmiş kavrama yeteneğimizin çeşitli parçaları etkileşim içinde olabilir, aynen kalp ile böbreklere benzer morfolojik organların etkileşim içinde olması gibi, fakat yine de bu çeşitli "bilişsel organlar" kalp ile böbrek gibi birbirinden ayrı, birbirinden bağımsız olarak değerlendirilmelidir. Chomskyci görüşe göre, dil ögeleri içeren bir ortamda yaşayan şempanzeler simgelerle iletişim kurarken ortaya çıkan şey ne olursa olsun dil değildir, çünkü dilbilgisinden yoksundur.

Evrim açısından bakarsak, Chomsky'nin yaklaşımında bir sorun olduğunu görürüz. Lisan organı bu kadar karışık ve karmaşıksa, o zaman Darvinciler olarak doğal seçilimin birikimli etkisiyle evrimleştiğini varsaymalıyız. O halde, seçilime uğrayan neydi? Hangi işlevin uyumsal değeri vardı? Dil edinmek için ED'nin önceden var olması gerekiyorsa, o halde işlevin itici güç olduğunu ve adım adım ilerleyen evrim süreciyle ortaya çıktığını zihinde canlandırmak çetin bir iştir. Chomsky'nin kendisi, dile eşsiz olma özelliğini (sesler ile anlamlar arasında bağlantı kuran hesaplama sistemi) kazandıran özgün parçanın, iletişimin gelişmesi yönündeki seçilim sayesinde evrimleşmediğini düşünüyor. Son zamanlara kadar Chomsky, ED'nin kendi kökeni, işlevi hakkında bir şey söyleyemeyeceği konusunda ısrarcıydı, dil yeteneğinin evrimiyle ilgili sorulardan uzak durmak istiyordu. Korktuğu başına gelince de, şakayla karışık bunu sıçramalı bir olay olarak tanımladı: kendi içinde muhtemelen ehemmiyetsiz olan genetik değişim, yeni, son derece karmaşık, özelleşmiş bir lisan organı ortaya çıkarmak üzere insansı beyninin çeşitli bilişsel yeteneklerini bir araya getirerek, tek seferde mükemmel bir dil zekâsı yarattı. Bir Darvincinin bu görüşü kabul etmesinin zor olduğunu söylemek gereksizdir, zaten Chomsky de yaklaşımını bir parça değiştirdi, daha özel bir kuram oluşturdu.[17] Evrimci düşünceye sahip iki biyologla birlikte yeni bir evrim senaryosu geliştirdi. Bu biyologlardan Marc Hauser iletişimin ontojenezi ile evrimi üzerine çalışıyor, Tecumseh Fitch ise hayvanların ses ile işitme sistemlerini inceliyor.

Chomsky'nin kuramının yeni yorumunun yazarları "geniş anlamda dil yeteneği" (GDY) kavramını tanımlamışlardır. Bu olgu, birbirleriyle etkileşim içinde olan üç altsistemden meydana geliyor. Bir tanesi dil sinyallerini üreten ve alan duyumotor sistemi, yani konuşup duyan parça; ikincisi, toplumsal ve ekolojik işaretleri sınıflandırma, düzenleme ve anlama yeteneğinin temelini oluşturan kavram-bilinç sistemi, yani düşünen parça. Hesaplama sisteminin civarında yer alan üçüncü bir altsistem ise ilk iki altsistemi birbirine bağlar. Bu altsistem kavram-bilinç sisteminin yarattığı içsel simgeleri duyumotor sistemi tarafından üretilen sesler ya da işaretlerle eşleştirir. Hauser, Chomsky ve Fitch özyineleme özelliğini barındıran bu hesaplama sistemini "dar anlamda dil yeteneği" (DDY) olarak adlandırırlar. DDY'nin dile dayattığı eğilimler ve kısıtlamalar öğrenilebilecek dilleri sınırlamaktadır; ayrıca bunlar aşağı yukarı ED'ne denktir.

Hauser, Chomsky ve Fitch duyumotor ile kavram-bilinç altsistemlerimizin başka hayvanlarda da bulunan mekanizmalara dayandığına inanıyorlar. Bu

---

[17] Birçok evrim biyoloğu Chomsky'nin dilin sıçramalı evrimi görüşünü eleştirir. Örneğin bkz. Pinker ve Bloom, "Natural language and natural selection", 1990; Dor ve Jablonka, "From cultural selection to genetic selection: A framework for the evolution of language", 2000; Christiansen ve Kirby, *Language Evolution,* 2003. Chomsky'nin dilin evrimiyle ilgili en son görüşü için bkz. Hauser, Chomsky ve Fitch, "The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?", 2002.

altsistemler olağan Darvinci usulle evrimleşmiştir; insansılar ayırt edilebilir net sesler çıkarabilmek, gelişmiş bir toplumsal zekâ, kuram oluşturabilecek bir zihin ve sesleri taklit etme yeteneği gibi önemli, hatta muhtemelen hayati adaptasyonları kademeli olarak kazanmışlardır. Fakat gerçekten yeni olan şey, bu altsistemlerin DDY ile birbirine bağlanmasıydı. Bu gelişmenin sonucunda dil ortaya çıktı. DDY'nin, sayı sayma, yön bulma ya da özyineleme özelliğini gerektiren farklı bir yetenek gibi başka bir sebepten ötürü evrimleştiği, başlangıçta da iletişim sisteminin bir parçası olmadığı varsayılıyor. DDY diğer iki altsistemle etkileşim içine girdiğindeyse yaratıcılığı ve konuşma ile anlam arasındaki neredeyse mükemmel eşleşmeyi olanaklı kıldı. Başka bir deyişle, insanların dilsel iletişim sistemi ortaya çıktı.

Mevcut birkaç yeteneğin birleşmesinin önemli ve şaşırtıcı evrimsel yeniliklere yol açacağından şüphe duymak için hiçbir sebep yoktur. Yaşamın evrimleşmesi sırasında bu olay defalarca gerçekleşmiştir, mesela kökeninde koruyucu pullar olan tüyler, bedenin ısı düzenlemesi ve hareket kabiliyetinde görev almıştır. Bununla beraber, uçmak ya da lisan gibi incelik gerektiren uyumsal bir uzmanlaşmanın, doğal seçilimin katkısı olmaksızın tek başına ortaya çıkmasını kabullenmek güçtür ve geleneksel *uyumsal* Darvinci açıklamayı kullanmak çok daha makuldur. Buna göre, mevcut bir sistemin (tüyler ya da DDY'nin hesaplama kapasitesi) yeni bir işlev (hareket veya iletişim) kazanmasının ardından sistem, bu yeni çerçeve içinde kademeli bir şekilde evrimsel olarak ıslah edilip mükemmelleşir. DDY'nin özelliklerinin kavramsal sisteme daha fazla uyum göstermesi beklenmektedir; yani bunun anlamı, Chomsky'nin ED kuramının iddiasının aksine bu özellikler soyut ve anlamdan yoksun olamaz demektir. ED'nin doğal seçilimle kademeli olarak evrimleştiğine inanan Chomskyci dilbilimciler bile (bu tür dilbilimciler vardır), ED'nin bileşenlerinin bir anlam taşımadığını kabul ederler. Gerçi bundan daha sonra bahsedeceğiz, ama, dil yapısının birçok parçası kendi işlevine uyum göstermiştir, bu durum da dilin kökenine ve evrimine nasıl bakılması gerektiğini açıkça etkiler.

Şimdilik Chomsky ekolünün düşüncelerini bir kenara bırakalım, dil nedir sorusuna diğer grubun verdiği yanıta bakalım. İşlevciler olarak bilinen diğer grubun görüşü, Chomskycilerin tamamen karşısındadır.[18] Dili zihnin özel bir yeteneği olarak görmek yerine genel bilişsel süreçlerin ve mekanizmaların bir

[18] İşlevcilerin duruşunun birçok versiyonu vardır: bir dilbilimci tarafından yapılmış etkili işlevci bir çözümleme Givón'un *Functionalism and Grammar* (1995) adlı kitabıdır. Elman ve arkadaşları *Rethinking Innateness: A Connectionist Perspective on Development* (1996) adlı çalışmalarında hesaplamacı ve psikolojik bir bakış açısından işlevci bir yaklaşıma sahiptir. Deacon *The Symbolic Species: The Co-evolution of Language and the Brain* (1997) adlı kitabında dilin evriminde beynin evrimine vurgu yaparken; Lieberman ise *Human Language and Our Reptilian Brain: The Subcortical Bases of Speech, Syntax, and Thought* (2000) adlı eserinde motor sistemin evrimine odaklanır.

ürünü olarak değerlendirirler. Onların görüşlerine bakarsak, dil öğrenmenin özel bir yanı yoktur. Dil, dille alakası olmayan başka bilişsel işlevlerle aynı şekilde ve onların yanı sıra gelişir. Belirli bir bedene, belirli duyulara ve belirli bir beyne sahip olmanın dayattığı kısıtlamalar, kimi zihinsel yetenekleri biçimlendirdiği gibi dili de biçimlendirir. Dilbilgisi kuralları doğuştan gelen evrensel bir dilbilgisinden değil, konuşma kanalının fiziksel özellikleri, hafıza üzerindeki kısıtlamalar, dikkatin ancak sınırlı bir süre boyunca yoğunlaşabilmesi, *bütün* bilgilerin işlenme şekli ve bunlar gibi şeylerden doğar. İnsanlar (yani dile sahip kuyruksuz maymunlar) ile şempanzelerin (öncü dile sahip kuyruksuz maymunlar) benzer bedenlere ve benzer beyinlere sahip olduğu açıktır, fakat insan beyni çok daha büyüktür; insanların olgunlaşmış dil yeteneği, beynin büyümesini sağlayan özellik olarak görülür. Bu yüzden dilin evrimleşmesi sadece genel zekânın evrimleşmesini ilgilendiren bir meseledir. Buna göre dil tek başına evrimleşmedi; son derece zeki, sosyal, iletişim halindeki insansıların beyin büyüklüğü bir dönüm noktasına erişince bu yetenek ortaya çıktı. Sadece bu işe adanmış bir "lisan organı"nın olduğunu varsaymaya gerek yoktur. İşlevciler için, örneğin bonobo şempanzelerinin konuşulan İngilizceyi iki buçuk yaşındaki bir çocuk kadar anlamaları, dilin evrimini anlamak açısından önemlidir.

İlk bakışta işlevcilerinin yaklaşımı evrim açısından mantıklıdır. Bu yaklaşım hayvanlardaki diğer yapılar ve işlevlerinde olduğu gibi, dil gelişiminin temelini oluşturan mekanizmaların genelgeçer olup sadece ortaya çıkan sonucun özgün olduğunu ileri sürer. Dilin doğal seçilimle evrimleştiğini iddia ettiği için, bağışıklık sistemi ya da göz yapılarının işlevleriyle bağlantılı olması gibi dilin yapısı da işlev(ler)iyle bağlantılı olmalıdır. Buradaki sorun, dilde işlevcilerin görüşüne uymayan en az iki özellik olmasıdır. İlki, dilin çok kısıtlı bir iletişim sistemi olduğu. Bu iddiayı şaşırtıcı bulduysanız, kelimelerle anlatılamayan, fakat resim, müzik, dans, yüz ifadesi vesaireyle anlatılan ne kadar çok şey olduğunu düşünün. (Babanızın gülümsemesini kelimelerle anlatabilir misiniz gerçekten?) Sonra da neredeyse *sadece* dille ifade edilebilen şeyleri düşünün, örneğin "Çevreyoluna sapmadan San Fransisco'ya nasıl gidebilirim?" gibi. Bunları düşünürseniz dilin ne kadar özelleşmiş bir iletişim sistemi olduğunu, birçok amaç için kullanılabilecek bir araç olmadığını anlarsınız. Herhangi bir evrimsel açıklama bunu hesaba katmak zorundadır. İncelediğimiz bir sistemin neden öyle evrimleştiğini bilmemiz gerektiği için, kurbağanın görme sisteminden bahsederken sadece görmek için evrimleştiğini söylemenin yeterli olmayışı gibi, dilin de iletişim için evrimleştiğini söylemek yeterli olmaz. İnsanlardaki dil sisteminin nasıl özgün, kısıtlı bir iletişim sistemi olmak üzere evrimleştiğini açıklamamız gerekir.

Dil konusunda işlevcilerin basit terimleriyle açıklamanın kolay olmadığı ikinci özellik ise çocuklarda dil yeteneğinin hızlı bir biçimde ve kolayca olgunlaşmasıdır. Aslında, dile doğru düzgün maruz kalmasalar bile çocuklarda dilsel iletişim sistemleri çabucak gelişir. En iyi örneklerden biri, Nikaragualı sağır çocuklardan oluşan bir topluluğun karalamalardan meydana getirdiği yeni, olgun

ve dilbilgisi kurallarına uyan bir işaret dilidir.[19] 1979'da Sandinista cephesi iktidarı ele geçirince sağır çocuklar için bir okul inşa ettiler, okula da daha önce aileleriyle dil özelliği taşımayan jestlerle anlaşan çocukları topladılar. Çocuklara dudak okumayı öğretme çabaları ağır bir başarısızlıkla sonuçlandı, ancak çocuklar kısa zamanda kendi kendilerine yeni bir işaret dili icat etti. İlk ortaya çıkan dil kabaydı, dilbilgisine sahip değildi, fakat okula sağır çocuklar geldikçe ve bunlar da bu kaba dili duydukça dilbilgisine sahip bir dil ortaya çıktı. Bütün bunların gerçekleşmesi sadece on yıl sürdü. Bunun anlamı, dilin genel zekânın bir aracı olmasındansa, insan beyni dilin çabucak öğrenilip icat edilişine yönelik özel bir organizasyon evrimleştirmiştir.

Bize kalırsa ne temel işlevci görüşü ne de Chomskycilerin sesleri ya da işaretleri bir şekilde anlamlarla eşleştiren DDY görüşü, dilin evrimini ya da yapısı ve öğrenilmesinin kendine özgü niteliklerini açıklamak için uygun bir çerçeve sunar. Biz İsrailli dilbilimci Daniel Dor'un kısa bir süre önce geliştirdiği dil görüşünün genel evrim düşüncesiyle daha uyumlu olduğuna inanıyoruz. Bu görüş dilin yapısını dile özel iletişim işleviyle ilişkilendirmektedir ve evrim biyologlarına cazip gelmesinin sebebi de budur.[20]

Dor ile diğer dilbilimciler, yan cümleler ile cümlelerin dilbilgisi yapısının, cümledeki kelimelerin temsil ettiği kavramlarla ilgili olduğunu buldular. Dili kullanırken, otomatik olarak ama bilinçsizce olayları ve nesneleri çeşitli sınıflara ayırıyor, yan cümleler ile cümleler kurarken de bu sınıflara sanki farklı muamele ediyoruz. Örneğin kullandığımız dilbilgisi şablonları bir olayda yer alanların etkin olmasına ya da olmamasına göre değişir; eylemin nesnenin durumunda bir değişikliğe yol açmasma göre değişir; olayların gerçek ya da kurgu olmasına göre değişir; nesnelerin sayılabilir (şişeler ile insanlar gibi) ya da sayılamaz (bira ile sis gibi) olmasına göre değişir; olayların ne zaman gerçekleştiğine (geçmiş, şimdi ve gelecekte) göre değişir vesaire. Nesneleri, olayları, özellikleri vesaireyi sınıflandırmanın sayısız yolu bulunsa bile, dilbilgisi şablonlarındaki farklarla yansıtılan sınıfların, kullanabileceklerimizin ancak küçük bir kısmı

---

[19] Nikaragua'daki işaret dilinin gelişimini inceleyen çalışmanın ayrıntıları için bkz. Kegl ve arkadaşları, "Creation through contact: Sign language emergence and sign language change in Nicaragua", 1999. Helmuth ise "From the mouths (and hands) of babes" (2001) adlı yazısında bu işaret dilinden kısaca bahseder ve bu dilin gelişimi yüzünden çıkan tartışmaları anlatır.

[20] Dor'un görüşlerinin kökleri, Frawley, Levin, Levin ile Rappaport Hovav tarafından betimlenen anlambilim temelli sözdizim yaklaşımındadır. Bkz. Dor, "From the autonomy of syntax to the autonomy of linguistic semantics: Notes on the correspondence between the transparency problem and the relationship problem", 2000; Frawley, *Linguistic Semantics*, 1992; Levin, *English Verb Classes and Alternations: A Preliminary Investigation*, 1993; Levin ve Rappaport Hovav, *Unaccusativity: At the Syntax-Lexical Semantics Interface*, 1995.

olması çarpıcıdır. Yani bütün dillerde, bir olayda yer alan etkin katılımcılar ile edilgen katılımcılar arasındaki ayrım, gerçek olaylar ile kurgusal olaylar arasındaki fark ile değişime yol açan eylemle yol açmayan eylem arasındaki fark gibi dilbilgisinin bir yönüyle yansıtılsa bile, diğer sınıfsal ayrımlar yansıtılmaz. Hiçbir dilde "dost" ile "düşman" sınıflarının arasındaki fark dilbilgisiyle belirlenmez; benzer olarak "sıkıcı etkinlik" ile "ilginç etkinlik" sınıfları arasındaki fark herhangi bir dilde dilbilgisiyle anlatılmaz. Başka nesne, olay sınıfları kimi lisanlarda dilbilgisiyle gösterilir, fakat hepsinde değil.

Dor'un buna dayanarak ulaştığı sonuç, dilin yapısal tasarımının bazı şeylerin iletilmesine daha uygun olduğudur. Dilin tasarımı, dilbilgisi yapısında yansıtılan olaylar ve durumlarla, bunların zamanı ve yeriyle, bu olaylarda yer alanlarla ilgili nispeten kısıtlı sınıflara dayanan mesajlarla uğraşmasına olanak tanır. Dilbilgisiyle anlatılmaları dilden dile farklılık gösterse de, tüm dillerde tanımlanabilen sınıflardan oluşmuş bir öz vardır. Buna ilave olarak, kimi dillerde aralarında yapısal ayrım yapılamayan sınıflar, başka dillerde ayırt edilebilir. Bu yüzden Dor'un dil görüşü, dili tarif eden evrensellik ve çeşitliliği birlikte içerir.

DİL GENLERİ NASIL DEĞİŞTİRDİ

Dille ilgili farklı görüşlerin bu uzun sunumunun ardından orijinal konumuza, yani genetik ve kültürel kalıtım sistemlerinin evrimsel etkileşimine geri dönebiliriz. Daniel Dor ile Eva Jablonka dili anlattığımız şekilde tanımlamanın, dilin evrimiyle ilgili soruyu yeniden şekillendirdiğini fark ettiler. Artık soru Chomskyci ED kurallarının nasıl oluştuğu, hatta DDY'nin özyineleme mekanizmasının, iletişim sisteminin bir parçası haline nasıl geldiğiyle ilgili değildir. Ayrıca çok amaçlı lisan aracının, beyin ile zekânın evrimleşmesi sırasında ortaya çıkan bir yan ürün olmasıyla da ilgili değildir. Esas soru, özelleşmiş işleve sahip kısıtlı bir iletişim sisteminin evriminin sebeplerinin gösterilmesiyle ilgilidir. Bu iletişim sisteminde evrensel olarak paylaşılan semantik sınıflar konuşmadaki yapısal nizamlarla eşleştirilmiştir, ayrıca semantik sınıfların ayrıca kümelenmesi bütün dillerde olmasa da bazılarının yapısında belirgindir.

Dor ile Jablonka dilin evrimini kültürel ve genetik kalıtım sistemlerinin sürekli etkileşiminin bir sonucu olarak görürler; burada hem niş inşası hem de genetik asimilasyon önemlidir.[21] Çizdikleri resmi, çeşitli iletişim yollarına sahip olan bir grup insansıyla başlayarak anlatacağız. Bunlar jestler, yüz ifadeleri,

---

[21] Genetik asimilasyonun dilin evriminde önemli olabileceği görüşü Waddington tarafından "The evolution of altruism and language" (1975) adlı yazısında dile getirilir. Dor ve Jablonka ise "From cultural selection to genetic selection: A framework for the evolution of language" (2000) adlı yazılarında bu görüşü ileri götürerek kısmi genetik asimilasyonun dilin evriminde can alıcı olduğunu söyler. Briscoe da "Grammatical assimilation" (2003) adlı makalesinde genetik asimilasyonun dil evrimindeki önemini vurgular.

vücut dili ve kısıtlı simgesel seslerle iletişim kurmaktadırlar. Bununla birlikte, dil sistemleri çok basittir, tek kelimelik sözlü ifadeler ve düzensiz kısa kelime dizilerinden oluşur. Bu insanlar söyleyebildiklerinden kesinlikle daha fazlasını hissedip düşünürler: sağlam bir toplumsal ilişki anlayışları mevcuttur, grubun diğer üyelerinin niyetlerini ve arzularını anlayabilirler. Grup halinde yaşayan hayvanlar olarak birbirleriyle iletişim kurmaları ve bilgi paylaşmaları gereklidir, yani kısıtlı dil sistemleri onlar için önemlidir (özellikle birbirleriyle göz teması sağlayamadıklarında), bu dili sıklıkla ve rahatça kullanırlar. Grubun kültürü geliştikçe dillerinin önemi artar; öğrenmeleri ve birbirlerine aktarmaları gereken bilgi miktarı da gittikçe büyür.

Şimdi de bir veya birkaç kişinin dilde bir yenilik bulduğunu düşünelim. Bu, yeni bir kelime, kimin kime ne yaptığını netliğe kavuşturacak kelime düzenine dair kural gibi bir dilbilgisi yapısı, iyelik veya çoğul eki olabilir. Bu yenilik, çocuklar oynarken rastlantıyla ortaya çıkabilir ya da değişen çevre koşulları sayesinde icat edilmiştir; ortaya çıkış sebebi grup nüfusunun artması, toplumsal ilişkilerin değişmesi olabilir ya da başka bir insansı grubuyla ilişki içine girilmesi sonucunda kazanılmıştır. Kaynağı ne olursa olsun, bu tamamen kültürel bir yeniliktir, bu aşamada genetik değişim ise söz konusu değildir.

Çoğu yenilik, faydalı olma potansiyeli taşıyanlar bile, asla grubun diline yerleşmez.[22] İcat edilmiş bile olsalar, duygular ya da el işaretleri gibi şeylerle ilgili olan yenilikler nadiren kalıcı olur, çünkü bu tür şeyler diğer kişilere yüz ifadesi, vücut dili ya da taklitle çok daha rahat iletilir. Nihayetinde dile yerleşen yeni sesler ya da yapılar, iletişim için yararlı olan, öğrenmesi, hatırlaması ve kullanımı kolay olanlardır. Birçok durumda kullanılabilen kelimeler ile yapılar, kısıtlı kullanımı olanlara kıyasla çoğunlukla daha kalıcı olur. Mesela, neden sonuç ilişkisi göstermenin yolları ("çünkü" kelimesi, yapıları) çabucak yerleşir, yaygınlıkla da uygulanır. Eğer belirsizliği azaltıyor ya da bilginin kestirme yollardan aktarılmasını mümkün kılıyorlarsa, anlaşılması ve kullanımı özellikle kolay olmayan kelimeler, hatta yapılar bile zaman zaman grubun diline yerleşir.

Kullanmayla birlikte orijinal icatlar gelişir, etkinlik alanları artar ve bunların üzerine de yeni icatlar yapılır. Kelimeler ve yapılar biriktikçe, öğrenilmesi gereken bilginin miktarı kademeli olarak artar. Açıktır ki dilin genişlemesi insanların kapladıkları toplumsal nişi değiştirmektedir. Buna uyum sağlamak zorundalar. Dili kullanma yeteneğinin bireylerin ve grubun hayatta kalması için gittikçe daha çok önem kazanmaya başladığını varsayabiliriz, çünkü, ör-

[22] Genetik, epigenetik, davranışsal veya simgesel olsun çoğu yenilik, her ne kadar yararlı olma potansiyelleri bulunsa da kısa ömürlüdür. Bir yeniliğin yerleşmesi ve düzenli şekilde aktarılması için gerekli olan koşullar oldukça zorlayıcıdır. Örneğin, insanlarda kültürel bir yeniliğin kabul görüp yayılması için yeniliği yapanın diğer insanları bunun işe yarar bir şey olduğuna ikna etmesi, doğru bağlantılara sahip olması vesaire gerekir. Güzel fikirlerin çoğu asla uygulanmaz ve birçok büyük icat hiçliğe mahkûm olur.

neğin avlanma gibi toplu eylemler planlanır ya da zehirli veya ilaç olarak kullanılabilecek bitkilerle ilgili konuşarak bilgi verilirken dilden faydalanılır. Toplu halde yapılan eylemlerde iyi konuşanlar başı çekiyorsa, dilde uzmanlaşan kişinin toplumsal konumu, cinsel cazibesi olumlu yönde etkilenebilir, bu yüzden istenilen bir eş haline gelebilir. Yani birçok sebepten ötürü, dili daha iyi öğrenip daha güzel kullanmak kişilerin lehinedir.

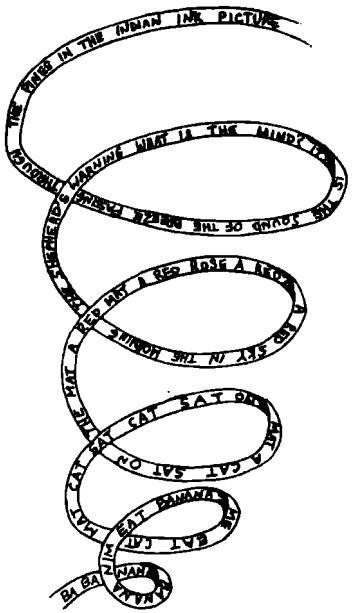
Şimdiye kadar anlattığımız dil evriminin tamamen kültürel değişimlerle ilerlediğine dikkat edin.[23] Şimdi bu değişimlerin genetik sistemdeki etkisine bakmak istiyoruz, çünkü dili anlayıp kullanmayı öğrenme yeteneğinin genlerden etkilendiğini varsaymak mantıklıdır. Kimi bireyler, kültürel yollarla gelişmiş dili daha kolay öğrenip daha rahat kullanmalarını sağlayan genetik yapıya sahip olacak ve bunun verdiği seçilim avantajıyla da bu bireylerin toplumdaki oranı yükselecektir. Bu kişilerin genel zekâsı, hafızası ve seslerin istemli kontrolü daha iyi, toplumsal bilinçleri daha sofistike olacaktır; hepsi de dili kullanmayı hızlı ve doğru bir şekilde öğrenecektir. Fakat hepsi bu kadarla kalmıyor. Dil öğrenme ve kullanma yeteneğinin seçilimi, insanların (genel hafızadan çok) *kelime* hatırlama kapasitelerindeki *kelimeler aracılığıyla* (başka iletişim sistemlerinden ziyade) ifade edilen niyetleri anlama yeteneklerindeki ve yan cümlelerin dilbilgisi yapısını değerlendirmekte temel olan kavramsal ayrımları ilişkilendirme yeteneklerindeki çeşitliliği açığa çıkaracaktır. Örneğin dille bağlantısı olmayan sebeplerden ötürü insan grubumuz canlı ile cansız, şimdi ile gelecek, erkek ile dişi arasındaki farkın ayırdındadır, fakat bu sınıflar ile diğer sınıfların ayrımına varmakta, bu sınıfları kelimeler ve kelimelerin art arda dizilip oluşturdukları dilbilgisi yapılarıyla ilişkilendirmekte ne kadar iyi oldukları konusunda çeşitlilik gösterirler. Bunları iyi yapabilenler dil öğrenirken avantajlıdır ve bu yüzden işleri yolunda gidip çoğalırlar.[24]

Burada anlattığımız dil yeteneğinin kısmi genetik asimilasyonudur. Kültürle kurulmuş, sofistike dil sisteminin farklı taraflarını daha hızlı öğrenenler avantajlıdır, toplum da zamanla, kültürle evrimleşmiş kelimeleri ve dil yapılarını daha hızlı ve daha iyi öğrenen bireylerden oluşur. Daha önce anlattığımız dansın evriminde olduğu gibi, önceden öğrenilmesi gereken bazı dil özelliklerinin kısmi asimilasyonu dil öğrenme kapasitesini serbest bırakır. Arkasından kültürel yenilikler aracılığıyla gerçekleşen dil evrimi devam edebilir, yine kısmi asimilasyon oluşup ortaya daha fazla dil yeniliği çıkar vesaire. Asimilasyon-

---

[23] Dil evriminin kültürel yönleri Kirby tarafından *Function, Selection, and Innateness: The Emergence of Language Universals* (1999) ve "Learning, bottlenecks and the evolution of recursive syntax" (2002) adlı çalışmalarında anlatılıp modellenir.

[24] Normal işlevi dil yeterliliğinin gelişimiyle (diğer işlevlerin yanı sıra) ilgili olan bir gen Lai ve arkadaşları tarafından "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder" (2001) adlı makalede saflaştırıldı; fakat bu genin dilin evrimindeki rolü muğlaktır.



Şekil 8.5
Dilin evrimi: şempanze benzeri seslerden Japonca şiire.

esnekliği ilkesi burada iş başındadır.

Dilin tüm yönleriyle genetik asimilasyona uğraması pek akla yatkın değildir. Sadece durmaksızın ve istikrarlı bir şekilde kullanılan, insanların yaşam koşulları ve toplumsal alışkanlıklarındaki değişimleri ortadan kaybolmadan atlatabilen yönleri genetik asimilasyona uğrar. Belirli kelimeler ya da özgün dilbilgisi özellikleri (sözgelimi -ler, -lar çoğul eki) gibi unsurlar o kadar hızlı değişir ki asimile olmalarına ihtimal yoktur. Buna sadece zaman yetmez. Kültürel evrim genetik evrimden daha hızlı ilerler. Örneğin nesne ile olay sınıflandırmaları arasındaki temel ayrım gibi hayatın kalıcı yanlarına uyan kuralların asimile olması muhtemeldir. Fakat erkek/dişi, tekil/çoğul, şimdi/şimdi değil, canlı/cansız gibi temel sınıflandırmaların arasında yapılan ayrımın bile tamamen asimile olması pek olası değildir, çünkü süregiden kültürel evrim esnekliğe büyük öncelik verir. Bu ayırt edilebilir sınıflandırmaların belirteçleri asla doğuştan gelen bilgiye dönüşmeyecek, ancak kısmi genetik asimilasyon sayesinde kuralların öğrenilmesi çok kolaylaşacaktır. Başka bir şey daha olacak: genetik asimilasyon devam ettikçe, gelecekte dil evrimini yönlendirip kısıtlayacaktır. Şimdilik sadece algının genel kısıtlamaları ile genel zekâya değil, aynı zamanda öğrenilmesinin ve kullanımının gittikçe büyüyen genetik bileşenine ayak uydurmak mecburiyetinde.

Anlatılanları özetleyelim. Dor ile Jablonka'nın görüşü, dilin evriminde kültürel ve genetik sistemlerin etkileşiminin yer aldığını söyler. Sonuçta bazı nes-

ne, durum ve olay sınıflandırmalarına yönelik daha dar çerçeveli bir iletişim sistemi ortaya çıkmıştır. Bu sınıflandırmalardan bazıları tüm dillerde fark edilebilir, bunlar da sınıflandırmaların özündeki ayrımları yansıtan çeşitli dilbilgisi yapıları ve ekleriyle gösterilirler. Dil evriminin başını çeken kültürdü, fakat bu süreç, toplumsal ve teknolojik evrimlerle, ses aygıtının evrimiyle, ses üretiminin istemli kontrolünün evrimiyle, şu anda ismini sayamadığımız diğerleri gibi aynı zamanda gerçekleşen diğer kültürel ve genetik evrim süreçleriyle sürekli etkileşim içindeydi. Kültürel evrim insanların çevre algısının genişlemesine yol açtı, sonuçta insanlar öğrenebilip aktarabilecekleri daha çok bilgiyle yüz yüze geldiler. Doğal seçilim sayesinde, dilin kültürel yollarla edinilmiş bazı tarafları genetik asimilasyona uğradı, böylece bunlar için daha az öğrenme yeterli oldu. Bunun gerçekleşmesinde asimilasyon-esnekliği ilkesi çok önemlidir: eski kurallar asimile oldukça yeni dil kuralları öğrenilebilirdi. Dil evrimi süreci bundan dolayı etkileşimli ve helezonik ilerleyen bir süreçtir, kültürel evrim, bazı özellikleri değişmeden kalsa bile sürekli değişen kültürel bir niş inşa ederek genetik evrime rehberlik eder. Kısmi genetik asimilasyona uğrayan ve evrensellik ile çeşitliliğin bir karışımı olarak tezahür eden dilleri ortaya çıkaran bu kalıcı öğelerdir.

SÖYLEŞİ

I.M.: Bu bölümdeki esas niyetinizin simgesel kültürel evrim ile simgesel olmayan kültürel evrimin genetik evrimi güdebileceğini göstermek olduğunu anlıyorum. Kültürel evrimin inşa ettiği ortamda genler seçilime uğrar. Benzetme yapacak olursak, kültür, genetik arabasını çeken attır. Bu terminolojide ısrar ederseniz, kültürel evrimin Lamarckçı bir süreç olarak değerlendirilmesini kabul etmeye hazırım, fakat Baldwin etkisinin Lamarckçılıkla ne ilgisi olduğunu anlayamıyorum. Neden buna Lamarckçılık ile Darvinciliği uzlaştırmanın bir yolu olarak bakılıyor? Bana kalırsa bu, bildiğimiz basmakalıp bir Darvinci süreçtir.

M.E.: Evet, Darvinci bir süreçtir. Baldwin etkisinde Lamarckçılık ve Darvinciliğin uzlaştığı düşünülüyordu, çünkü öğrenilmiş veya başka biçimde edinilmiş bir karakterin, seçilim sayesinde doğuştan veya "kalıtsal" olma niteliğini nasıl kazandığını açıklıyordu.[25] Elbette ne Lamarck ne de Darwin böyle bir uzlaştırmaya gerek duymuşlardı. Lamarck, adaptasyonların kalıtımını mutlak addediyor; Darwin ise evrimsel değişikliği açıklamak için hem seçilimin hem de "kullanma ve kullanmama"nın gerekli olduğunu düşünüyordu. Baldwin etkisi *Yeni* Darvinciler ile *Yeni* Lamarckçıların arasındaki tartışmada uzlaştırıcı görülür.

I.M.: Baldwin etkisi ile genetik asimilasyon, bana kalırsa zihin modülleri-

[25] Öğrenilmiş davranışların genetik asimilasyonuna yönelik sinir sistemi temelli bir model için bkz. Hinton ile Nowlan, "How learning can guide evolution", (1987).

nin varlığını çok iyi bir şekilde açıklıyor. Ama bu meseledeki duruşunuz benim için tam olarak açık değil. 6. Bölüm'de zihin modülü düşüncesine epey saldırdınız, fakat şimdi sizde bunlara karşı bir eğilim seziyorum. Bazılarının birden bire ortaya çıkmak yerine evrimleştiğine açıkça inanıyorsunuz, çünkü aslanlarla asla karşılaşmamış yeni doğan sırtlan yavrularının korkması gibi doğuştan gelen davranışları anlattınız. Bu tür davranışların genetik asimilasyon sayesinde evrimleştiğini vurguladınız, ki böylesi mantıklıdır. O halde bilişsel zihin modülü meselesindeki kesin duruşunuz nedir? Kafamı iyice karıştırdınız.

M.E.: Genetik asimilasyonun, bazı davranışların parçalı düzenlenişine yol açtığını kabul ediyoruz. Ama çoğu örnekte asimilasyonun tam olmadığının altını çizdik. Tam asimilasyon sadece nadir, uç ve çarpıcı örneklerde görülür. Aynı zamanda bunu tersini, yani dar bir tepki yerine geniş kapsamlı bir tepkinin seçilime uğradığı süreci gözümüzde kolayca canlandırabiliriz. Başlangıçta seçilim, yenilebilir besin maddelerinin hafızada tutulmasına yönelik olabilir ("besin seçme modülü" diyebilirsin), fakat bu hafızayı yırtıcılar veya rakipler gibi diğer şeylere uygulamak üzere genelleştirmek canlının lehine olabilir. Zihnin tamamen parçalı ya da genel zekâ görüntüsüne yakın olması anlamında gerçekten bir "duruşumuz" yok. Kimi adaptasyonların bölgelere özgü, kimilerinin de genel olduğuna, yani bu konuda bir yelpaze olduğuna inanıyoruz. Duruşumuz ortada ve can sıkıcıdır, fakat biyoloji anlayışımız buna inanmamızı gerektiriyor.

I.M.: Davranışların genetik asimilasyona uğrayabileceğini gösteren herhangi bir deneysel bulgu var mı?

M.E.: Bildiğimiz kadarıyla hiçbir deney yapılmadı. *Drosophila* ile deney yürütülebilirdi, çünkü meyve sinekleri öğrenebilir ve hatırlayabilir. Fakat davranışların asimilasyonu modellenmiştir ve modeller de başlangıçta deneme yanılmayla öğrenilen davranışların, öğrenmeye gerek kalmaksızın doğuştan gelen davranışlara dönüşmesini hoş bir biçimde gösteriyor. Davranışların genetik asimilasyonuna yönelik bol sayıda dolaylı bulgu da mevcut, evrimsel değişimlerin çoğunu açıklamanın en kolay yolu budur. Naif Lamarckçıların önermesindeki gibi, asimilasyon, öğrenilmiş, kazanılmış karakterlerin kalıtım malzemesini doğrudan etkilediklerini varsaymayı gereksiz kılar. Bu önerme aynı zamanda, organizmanın davranışlarıyla alakası olmayan gelişigüzel mutasyonlar ile seçilimin uyumsal "içgüdüler" ürettiğini varsaymayı da gereksiz kılar.

I.M.: Kanalize olma ve genetik asimilasyonun savlarınızda merkezi bir yerde durduğunu görebiliyorum. Fakat esnekliğin seçilimine ne demeli, böylece bireylerin farklı koşullara tepki verme yeteneği artar. Bu, kesinlikle kanalize olmak kadar önemlidir. Evrimin bu yönünün üzerinde neden durmuyorsunuz?

M.E.: Kanalize olmayı anlattığımız mantık çizgisini, artan esnekliğin evrimini açıklarken de kullanabilirsiniz. Başlangıç noktası çevredir; ki çevre değişebilir ya da ona sürekli yeni ögeler dahil olabilir, örneğin yeni yırtıcılar veya

yeni potansiyel besin kaynakları gibi etkenler çevreye girebilir. Bu tür çevre koşulları bireylerin değişen çevre şartlarına uyum gösterme kabiliyetlerindeki varyasyonları gün ışığına çıkarır – ki bu varyasyonlar, koşulların değişmediği çevrede görünür değildir. Değişen çevreye uyabilen bireylerin hayatta kalıp üreme şansı daha yüksektir, yani bu durumu mümkün kılan genlerin frekansı artar. Bu cins esnekliğin seçilimi evrimde muhtemelen çok önemli olmuştur, ama evrim biyologlarının karşısına özel bir kuramsal sorun çıkarmaz. Sezgisel olarak mantıklıdır. Bu durumda "öğrenilmiş" ya da "kazanılmış" esnek karakterlerin "kalıtımla aktarılan" karakterlere dönüşmesinde olduğu gibi bir bilmece yoktur. Bununla birlikte, hem genetik asimilasyon hem de esnekliğin seçilimi aynı temel ilkeleri, yani daha önce saklı olan varyasyonların ortaya çıkarılmasını ve seçilimini içerir. Özellikle West-Eberhard, evrimde bu tür süreçlerin yaygınlığını vurgulamış ve fenotip tepkilerinin seçilimi yoluyla genetik yapının kalıcı hale gelmesi için de "genetik uyum" terimini önermiştir.[26]

I.M.: Kültürün evrimine döneyim. Burada sanki genetik uyum düşüncesine benzer bir şeyler mevcut. Kültürel değişimlerin, genlerin seçilimi yoluyla dilimizin evrimini etkilediğinde ısrar ediyorsunuz, fakat bu ne kadar gerçek, merak ediyorum. *Homo* türünün evriminin başlarında gerçekten belirleyici bir "kültürel evrim" gerçekleşti mi? Günümüzde hızlı ve aşamalı bir kültürel değişim görüyoruz diye, 2 veya 3 milyon yıl önce de böyle olduğunu düşünmemiz gerekmez. Gerçekten öyle değilse, dilin evrimiyle ilgili savlarınız çöker.

M.E.: 5. Bölüm'de birçok hayvan geleneğinden bahsettik. Hayvan yaşamının her alanında gelenekler var: Beslenme biçimleri, eş seçimleri, yırtıcılardan kaçış, nerede yaşanacağına karar vermeleri, yavru bakımı, haberleşme işaretlerinin kullanımında vesaire. Nereye baksanız gelenekleri görürsünüz. Özellikle evrim ağacında kuzenlerimiz olan ileri seviye primatlarda gelenekler belirgindir. Afrika'da yaşayan dokuz şempanze toplumuyla yapılan uzun soluklu çalışmalardan söz etmiştik. Bu araştırmada şempanzelerin otuz dokuz farklı geleneğe sahip olduğu ve bunlardan beşinin haberleşmeyle ilgili olduğu anlaşılmıştı. Şempanzelerde gelenekler evrimleşmişse, geleneklerin ilk *Homo*'larda da evrimleştiğini varsaymak elbette makuldur. İnsansıların kültürel evrimi, özellikle de ilk dönemleri hakkında büyük varsayımlarda bulunmuyoruz. Kültürel evrimin hızı nispeten düzensiz olabilir, kültürün farklı yönleri de farklı hızlarda evrimleşmiş olabilir, ancak soyumuzun evrimi boyunca kültürel değişimin biriktiğini –yani "kültürel evrimi"– reddetmenin saçmalık olacağını düşünüyoruz.

I.M.: Chomsky'nin birden ortaya çıkan mükemmel lisan organı düşüncesini kabul etmekteki gönülsüzlüğünüzün nedeni bu olmalı. Daha kademeli bir gelişmede ısrar ediyorsunuz. Bu noktaya kadar tavrınızı kavrayabiliyorum. Dilin "aniden ortaya çıktığını" ileri süren herhangi bir görüşün sorunu, mutasyonu

[26] Bkz. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, 2003, 6. bölüm.

taşıyan ilk kişinin, o yalnız dâhinin iletişim kuracağı birine ihtiyaç duymasıdır.

M.E.: Hauser, Chomsky ve Fitch'in yaptığı gibi yapıp dilin evrimini anlatmak için, DDY ya da haberleşmeyle alakası olmayan bir şeyle, örneğin yön bulma yeteneğini düzene soktuğu için seçilen bir kabiliyetle başladığını iddia edebilirsin. DDY'nin kavram-bilinç ve duyumotor altsistemleriyle etkileşim içine girmesini sağlayan "dil mutasyonu", o dâhinin çocukları da söz konusu geni kalıtımla alacağı için toplum içinde yaygınlaşabilir. Bu şanslı aile ile bu aileden türeyenler, komşularının kullandığı ilkel haberleşme işaretlerini gerçek bir dile dönüştürmeyi başaracak, birçok cephede avantajlı konuma geçecektir.

I.M.: Yine de bir tür genetik mucizeye, muhteşem bir mutasyona, büyük yaratılışa, Büyük Patlamaya ihtiyaç var. Bu varsayım gerçekten gerekli mi? Bazı Chomskycilerin dilin evrimleştiğini düşündüğünü söylemiştiniz. ED ya da DDY'nin soyut bir hesaplama sistemi olduğunu iddia eden temel Chomskyci varsayımı kabul ederseniz, dil kurallarının, iletişimin evrimi bağlamında kademeli olarak biriktiğini hayal edebilirsiniz. Bir kişi iletişimde genel belirsizliği azaltan bir kuralı kendi kendine icat eder, diğerleri de bu kuralı öğrenip kabullenirse, bu durum iletişime büyük katkı sağlayacak ve o kural ile kullanıcıları da evrimde seçilecektir. Görünürde çılgınca olan kuralların varlığı bile hiç kural olmamasından iyidir! En önemlisi herkesçe paylaşılan yararlı bir kuralın yerleşmesidir. Birinin keyfine göre çıkmış olsun olmasın, kuralın doğasımn önemi çok daha küçüktür. Yani kurallar seçilime uğrar, ardından tam bir genetik asimilasyon gelir, sonrasındaysa anlamdan yoksun başka bir kural icat edilir ve yine genetik asimilasyon gerçekleşir vesaire. Bu neden yeterli değil ki? Sonuçta elimize geçen anlamdan yoksun, soyut ama çok yararlı bir sürü kural olacaktır.[27]

M.E.: Buna benzer bir düşünce Amerikalı dilbilimci Steven Pinker ile çalışma arkadaşı psikolog Paul Bloom tarafından önerilmişti. İnsanların hangi gelenekleri ya da kuralları bulup kabul ettiği hakkında gerçekten düşünürsek, insanların günlük deneyimleri ile ihtiyaçları üzerine düşünüp haberleşmelerine yardımcı olan geleneklerin hem bulunma hem de kabul edilme şansının en yüksek olduğunu anlarız. Buluşun gerçekleştiği süreç, hedefi şansa vurduğunuz rasgele yapılmış bir sinir sistemi atışı değildir. Ortak anlayışı geliştiren iki kuralı ele alalım: bir tanesi anlamdan yoksun kuraldır, diğeri anlamla bağlantılıdır. Diyelim ki sorun cam şişelerin geri dönüşümü; olası iki kural mevcut. İlk kural "mavi camı birinci kutuya, yeşil camı ikinci kutuya, kahverengi camı üçüncü kutuya, şeffaf camı dördüncü kutuya at" olsun; ikinci kural ise "mavi camı mavi kutuya, yeşil camı yeşil kutuya, kahverengi camı kahverengi kutuya, şeffaf camı beyaz kutuya at" olsun. Bu kurallardan hangisinin icat edilip toplumda yerleşme şansı daha yüksektir? Bizce ikincisinin. Birçok dilbilgisi ya-

[27] Dil kurallarının, keyfi geleneklerin seçilimi yoluyla evrimleştiği görüşü için bkz. Pinker ve Bloom, "Natural language and natural selection", 1990.

pısının anlamdan yoksun olmadığını ve bu yapıların insanların dünya hakkındaki kanılarına uyduğunu gösteren deneysel bulgulara ulaşılacağından eminiz. Keyfi ortaya çıkmış az sayıdaki dilbilgisi yapısı, sırf insanlar bunları kullanmaya başladı ve bunlar da insanlar tarafından anlaşıldı diye yerleşmiş olsa bile, *tüm* dilbilgisi ögelerinin anlamdan yoksun olduğuna inanmak abartılıdır.

I.M.: Fakat birçok önemli nesne ve olay sınıfının özel dilbilgisi kurallarıyla ilgili *olmadığı* görülüyor. Dost-düşman, sıkıcı etkinlik-ilginç etkinlik arasındaki farkın herhangi bir dilde dilbilgisi kurallarıyla bağlantı olmadığını söylediniz. Sıkıcı/ilginç farkının bilinmemesine şaşırmadım. İlk atalarımızın sıkılacak zamanı olduğundan şüpheliyim, yani düşüncelerinde pek de şekillenmemiş olmalı. Fakat "düşman" sınıfı kesinlikle önemliydi. O halde neden bir şekilde dilbilgisinde kendine yer bulmadı?

M.E.: Sizin de çok iyi bildiğiniz gibi, bir şeyin neden evrimleşmediğini sormak, uygun bir soru değildir! Ancak bizim düşüncemizi merak ediyorsanız, "düşman" sımfı dilbilgisinde kendine yer bulmadı, çünkü her zaman farklı bir şekilde, yani ses tonuyla ve sesin perdesiyle gösterildi. Bu yüzden bir de dilbilgisiyle de göstermek gereksiz olacaktı.

I.M.: Bence sizin duruşunuz ile Chomskyciler arasında pek bir fark yok. İki taraf da mevcut yatkınlıkların dil öğrenmeyi kolaylaştırdığını kabul ediyor. Sadece siz buna lisan organı demek istemiyorsunuz, neden böyle yaptığınızı da bilmiyorum. Bana kalırsa yalnızca bu yatkınlığı tanımlama yolunuz ayrı.

M.E.: Yüzeysel bir benzerlik var. Sinir sisteminin "dilbilgisine yönelik" gelişmeye yatkınlığı olduğu konusunda onlarla hemfikiriz. Fakat Chomsky, ayrı bir "lisan organından" bahseder. Bunu kabul edemeyiz, her ne kadar Chomsky gibi biz de aşırı uçta duran işlevcilerin görüşleriyle aynı kanıda olmasak da. Dilin birden ortaya çıkışıyla ilgili dar kapsamlı bir görüşü benimseyebiliriz, yani dil sistemi daha güçlü bir hafızanın, ses sisteminde artan istemli kontrolün, toplumsal ilişkileri ve olayları daha sofistike bir biçimde sınıflandırmanın, sesli haberleşmede artan çeşitliliğin (ses öykünmesi de dahil) vesairenin evrimleşip bütün bunların bir araya gelmesi sonucunda ortaya çıkmıştır. Bu tür bir kombinasyonun, işaretlerin basit cümlecikler halinde düzenlenmesini nasıl olanaklı kıldığını bile gözümüzde canlandırabiliriz. Fakat bunun sadece dilin temelini oluşturduğuna inanıyoruz, daha özelleşmiş dil düzenlemeleri bu şekilde ortaya çıkmış olamaz. Bunların birikimli doğal seçilim, yani esasen kültürel seçilim ve biraz da genetik seçilim sayesinde evrimleşmiş olması gerekir. Chomsky ile aramızdaki ana farklardan bir başkası da Chomsky'nin biçimsel ve işlevsiz ED görüşüdür. Bizim yeğlediğimiz kuram Dor ve Jablonka'nın kuramıdır, yani dilbilgisini özgün işleviyle tanımlamaya dayanan kuramın arkasındayız.

I.M.: Bu durumda, beyinde özyinelemeye izin veren, yaratıcı nitelikte ve farklı bölgeler arasında iletişim sağlayan DDY ya da bunun gibi genel bir hesap-

lama mekanizması olduğunu kabul eder misiniz? Dil dışında başka işlevler için de kullanılan genel bir mekanizmanın sizin düşüncelerinize uyacağını düşünebilirdim, dilin çok özel bir simgesel iletişim türü olduğunu kabul ettiğiniz için.

M.E.: Ayrık ve soyut bir DDY'nin serap olmadığına emin değiliz. DDY'nin özü gibi duran özyinelemenin toplumsal iletişim bağlamında (özellikle dedikodu) evrimleşmemesi için bir neden göremiyoruz. Herhangi bir belediye otobüsünde "Jack sana, Victoria'nın Mark'a ... anlatırken duyduğunu söylediğini söyledi mi?" gibi sohbetlere kulak misafiri olursunuz. Dedikodu ile özyineleme yanyana yürür! Chomsky'nin öne sürdüğü ED'nin bir özelliği olan kalıtsal parametrelerin barok tarzı karmaşıklığına herhangi bir açıklama getirememesi DDY ile ilgili başka bir sorundur. Dilde DDY gibi bir bileşen bulunduğunu kabul etsek bile, kavramsal ve duyumotor sistemleriyle bağlantılı bir şekilde evrimleşmesi gerektiğine inanıyoruz. Bir anda ortaya çıkıp diğer sistemleri birleştirdiğini ve mükemmel bir üstün dil sistemi oluşturacak biçimde düzenlediğini kabul edemeyiz. Böyle olsaydı, kurallar tamamen soyut veya anlamdan yoksun olamazdı.

I.M.: Etkileşimlerden doğan kurallar görüşü sanki sizi işlevcilere yaklaştırıyor. Fakat sanırım bu konuda kendinizle çelişiyorsunuz. Bir taraftan, 6. Bölüm'de mevcut özelliklerin bir araya gelmesinin okuryazarlık gibi özgün bir yeteneğe yol açabileceği konusunda beni ikna etmiştiniz. Öte yandan işlevcilerin dilin evrimi konusundaki çok amaçlı bilişsel araçlara dayanan açıklamasını kabul etmiyorsunuz; onlara göre dilin özgünlüğü büyük insan beyninin evrimine has niteliklerin ve ses çıkaran mekanizmanın anatomisinin, konuşmayla ilgili kısıtlamaların, genel öğrenme mekanizmalarının sonucunda ortaya çıkmıştır. İşlevcilerin kurduğu mantıkta neyin yanlış olduğunu anlayamıyorum.

M.E.: Dilin eşsiz dilbilgisi nizamlarını, öğrenilmesi ve kullanılmasındaki kolaylığı ya da dilin icadını bile sadece genel zekâyı, beyin gelişimini, motor sinirlerinin gelişimini ve kültürel evrimi göz önüne alarak çıkarabilirsen seviniriz. En hesaplısı ve en şıkı bu olacaktır. Ama henüz kimse yapmadı. İşlevcilerin genel savlarını kabul ediyoruz, fakat hayatın başında dili bu kadar kolay öğrenip kullanabilmemizi yeterince açıklayamadıklarını düşünüyoruz. Bize kalırsa, bunu gerekçelendirmek için temel evrensel kavramlar ile ilgili kuralları öğrenme yeteneğinin, kısmen genetik asimilasyona uğradığından bahsetmek gerekir.

I.M.: Dilin genetik evriminin, genel zekâ ile algılarımızın, hareketlerimizin ve toplumsal davranışlarımızın dayattığı kavramsal "ilke"ler tarafından belirlenirken, karmaşık ED kurallarının kültürel evrim tarafından güdüldüğünü neden varsaymayalım?

M.E.: Bu olasılığı dışlayamayız, fakat buna inanmamız güç; bunun nedeni de öncelikle hayatın başında dil öğrenmenin hızı yüzünden, ikinci olarak dile dayalı haberleşmedeki *sınırlamalar* yüzünden, üçüncü olarak da süreç uzunsa ve belirli bir yönü varsa, gen ile kültürün birlikte evriminin kaçınılmazlığı yü-

zündendir. Bizce dil evrimi böyle gerçekleşmiş olmalı.

I.M.: Fakat tüm dillerde ortak olan bir kural, kültürel evrim sırasında her birinde bağımsız olarak ortaya çıkmış olamaz mı?

M.E.: Tüm dillerde bulunan *kimi* dilbilgisi nizamlarının tek bir hedefe yönelen kültürel evrimin sonucunda ortaya çıkmış olması muhtemeldir. Dilin ortak ve *çoktan evrimleşmiş* yapısı muhtemelen yeniliklere karşı güçlü kısıtlamalar getiriyordu. Yani tüm diller birbirine benzeyen kültürel icatlar sonucu ortaya çıkmış dilbilgisi yapılarına ev sahipliği yapabilir. Fakat bu durum ancak dil sistemi, temel kuralları evrimleştirdikten sonra görülebilirdi. Bu kurallar daha sonra yeni kuralların oluşumuna kılavuzluk edebilirdi.

I.M.: Farkındasınızdır, evrim senaryonuzda birçok öğeyi dışarda bıraktınız. Dili bu kadar avantajlı kılanın ne olduğu ya da dilin ilk olarak nasıl ortaya çıktığı konularında fazla bir şey söylemediniz. Bunların her ikisi de kesinlikle hikâyeniz için oldukça önemlidir.

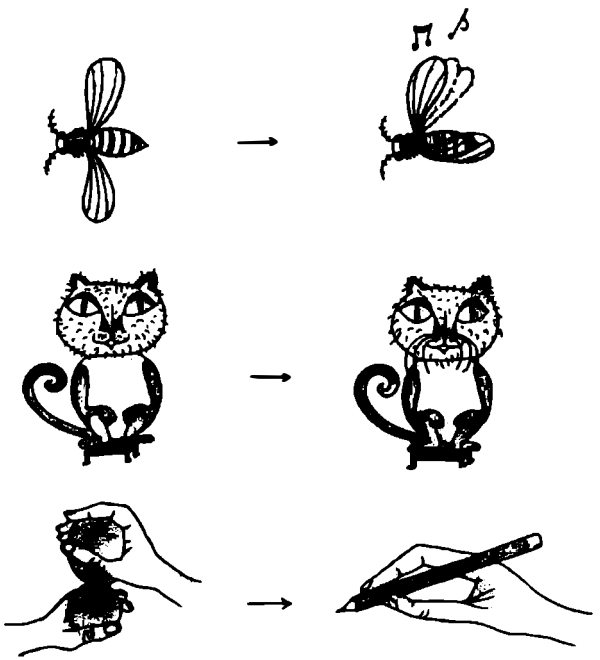
M.E.: Doğrudur. Dil evrimi sürecinde toplumsal evrimin çok önemli olduğunun ipucunu verdik. Burada birbirine paralel birkaç avantaj düşünülebilir, çünkü dil çok işlevlidir, muhtemelen de baştan beri böyleydi. Bu süreçte yer almış olabilecek seçilim türlerine yönelik çok sayıda ilginç çalışılma yürütülmüştür, ayrıca dil evriminin aşamaları üzerinde de çalışılmıştır, fakat sorunun her yönüyle ilgilenmeyi denemedik, sadece genler ile kültürün etkileşimine eğildik. Sadece dilde değil, anlattığımız tüm kalıtım sistemlerinde evrimsel kökenle ilgili sorulardan kaçındık. Köken meselesiyle önümüzdeki bölümde boğuşacağız.

9 | EVRİMLEŞEN LAMARCKÇILIK: BİLİNÇLİ TAHMİNİN EVRİMİ

Sondan bir önceki bu bölüme ulaşan okuyucuların kalıtımın tepeden tırnağa sadece DNA'dan oluşmadığına ikna olduklarını umuyoruz. Bilgi bir nesilden diğerine, etkileşim içindeki birçok kalıtım sistemi tarafından aktarılır. Üstelik güncel öğretinin aksine, doğal seçilimin etkilediği varyasyonlar, kökeninde her zaman rasgele ya da körlemesine bir işleve sahip değildir: O anki hayat koşullarına tepki olarak yeni kalıtsal varyasyonlar meydana gelebilir. Varyasyonlar çoğunlukla *hedeflenmiştir*, yani organizmaların yaşadıkları çevreye daha iyi uyum göstermesini sağlayacak işlevler ya da eylemler gözetilir. Varyasyonlar aynı zamanda *yapılandırılmıştır*, yani kökenleri ne olursa olsun hangi varyantların kalıtımla aktarılacağı ve bunların alacakları nihai biçim, aktarımdan önce, aktarım sırasında görülen farklı "eleme" ve "düzeltme" süreçlerine bağlıdır.

Kimi biyologlar evrimin bu "Lamarckçı" tarafını kabullenmekte çok güçlük çeker. Onlara göre varyasyonların bir amaç doğrultusunda ortaya çıkmasından teleoloji (erek bilimi) kokusu gelmektedir. Sanki Tanrı'nın eli arka kapıdan sızılüp evrime dokunuvermiştir Fakat elbette bu olanlar ne doğaüstü ne de gizemlidir, sadece çeşitli kalıtım sistemlerinin özelliklerinin, iç ve dış etkilere verdikleri tepkinin sonucunda oluşan olaylardır. Bununla birlikte, bir konuya dokunmadığımızın farkındayız ki bu yüzden hikâyemiz hâlâ bir parça naif teleoloji anlayışı barındırıyor görünebilir. Şimdiye dek, uyumsal varyasyonları yaratan ve aktaran kalıtım sistemlerinin *zaten var olduklarını* farzettik. Bu varsayımla evrime daha başlangıçta gizemli bir zekâyı sinsice yerleştirmiş olabilir miyiz? Eğer Tanrı'nın elinin bu işe karışmadığına yönelik en ufak bir şüphe kalmasın istiyorsak, bu akıllı sistemlerin nasıl ortaya çıktığını açıklamak gerekir.

Evrime direktifli ögeler katan sistemlerin kökenlerine bakmadan önce savlarımızın çoğunun temelinde bulunan, evrimsel biyolojinin eski, yerleşik bir parçasına değinmeliyiz. Çoğu yeni adaptasyon başlangıçta farklı işlevler için seçilime uğrayan karakterlerin yan ürünleri veya değişime uğramış halleri olarak ortaya çıkar. Örneğin omurgalı çenesinin kökeni, ilkel çenesiz balıklarda solungaçları (solunum organı) destekleyen iskelet parçalarına dayanır. Ön solungacı destekleyen yapı zamanla beslenmeyle ilgili yeni bir işlev de kazandı, böylece daha sonra ortaya çıkan balıklarda çeneye dönüştü. Değişim bununla sınırlı kalmadı: daha sonra ortaya çıkan omurgalılarda beslenme alışkanlığındaki değişimler çene yapısını başkalaştırdı ve çenenin arka tarafındaki bazı kemikler serbest kalmış oldu. Bunların yeni kullanım alanı, titreşimleri iletmekti. Sonunda orta kulağımızdaki üç minik kemiğe dönüştüler. Yani solumaya yardım amacıyla ortaya çıkan yapılar önce beslenme, sonra da duyma aygıtı



Şekil 9.1
İşlev açısından evrimsel değişimler. Üst tarafta meyve sinekleri kur yapmak için kanatlarını titretiyor, oysa bu yapılar aslında uçmaya yaraması için seçilime uğramıştı. Orta kısımda, aslında vücut ısısının düzenlenmesi için seçilime uğrayan memeli tüyünün bıyıklar haline dönüşerek duyu görevi üstlendiğini görüyoruz. Altta, nesneleri tutmak için seçilime uğrayan insan eline, artık simgesel iletişimde görev alırken rastlıyoruz.

olarak evrimleştiler. Başta belirli bir işlev için seçilime uğrayan yapı çok farklı bir işleve kavuşacak şekilde evrimleşmiştir.[1]

Mevcut yapı yeni bir göreve atandığında çoğunlukla eski işlevini yitirmez, yani birkaç işlev birden kazanmış olur. Memelilerin tüyleri buna güzel bir örnektir: muhtemelen ısı yalıtımı ve düzenlemesi amacıyla evrimleşmiştir, çoğu memelide de hâlâ en önemli görevi budur, fakat kimi memelilerde kur yapmak ve kamuflajda da payları vardır. İlaveten bazı tüyler duyu organı işlevine de sahiptir. Memelilerin burnundaki "bıyık" dokunmaya karşı çok hassas kıllar olarak evrimleşmiştir. Bu örneği, işlevlerin evrimsel değişimi ve çeşitliliğiyle ilgili başka örnekleri Şekil 9.1'de gösterdik, önümüzdeki kısımlarda benzer değişimlerin farklı kalıtım sistemlerinin evrimine nasıl katkı yaptığını anlatacağız.

[1] Mevcut fenotipler başka işlevler kazanıp değişen koşullarda seçilime uğradığında yeni yapılar ve yeni işlevlerin ortaya çıktığı görüşünün kökeni Darwin'in yazılarındadır ve evrimle ilgili her kitapta da boy gösterir. Örneğin, Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, 1995; Wilkins, *The Evolution of Developmental Pathways*, 2002.

YORUMLAYICI MUTASYONLARIN KÖKENİ VE GENETİĞİ

Hayatın kökeni hakkında çok şey yazılmıştır. Bir zamanlar metafizik sorunu olarak görülen bu konu artık bilimsel bir statü de kazanmıştır. Biyoloji öncesi evrim üzerinde çalışan bilimciler, canlıların nasıl oluştuğuna dair makul ve sınanmaya açık kuramlar geliştirmeye yaklaşıyorlar. Bunlarla oyalanmayacağız, çünkü hayatın kökeni gerçekten de bu kitabın kapsamı dışındadır.[2] Biz burada konuya doğal seçilimin olasılıkla büyük bir paya sahip olduğu karmaşık kimyasal ve biyokimyasal evrim süreci sayesinde DNA'nın kalıtım malzemesine dönüşmesiyle başlamak istiyoruz. Doğal seçilim bu molekülün düzenini ve eylemlerini etkiliyordu, ki bir aşamada da 3. Bölüm'de "yorumlayıcı mutasyon" olarak adlandırdığımız ögeleri yaratan mekanizmaları oluşturdu. Bunlar, evrime Lamarckçı bir boyut kattı. Sorulması gereken şey bu mekanizmaların nasıl evrimleştiğidir. Nasıl oluyor da bu genetik değişimler arada sırada ve özellikle genomda belirli bir yerde ya da faydalı olabilecekleri bir zamanda meydana geliyorlar.

Yorumlayıcı mutasyonları yaratan sistemleri anlatırken, ciddi baskı koşulları altındaki hücrelerde bazen bütün genomda görülen mutasyon artışıyla ilgili farklı görüşlerin var olduğunu söylemiştik. Kimi insanlar bunun bir adaptasyon olduğundan bile şüphe duyarlar. Onlar bunun bir patoloji olduğunda ısrar ederler ve DNA'nın bakımını üstlenen sistemler de dahil olmak üzere hücrede her şeyin çöküyor oluşunun bir yansıması olduğunu söylerler. Onlara göre mutasyonların coşması, hücrenin DNA'yı onaramamasının sonucudur. Başkalarıysa çok farklı bir görüştedir ve bu mutasyon patlamasına sebep olan yetinin doğal seçilimle oluşmuş bir uyumsal tepki olduğunu söylerler.

SOS tepki sistemi diye bilinen hücresel bir sistem çok ilginçtir ve baskıyla tetiklenen mutasyona dair iki karşıt görüşe de uygunluk gösterir. Adından da anlaşılabileceği gibi işler çıkmaza girdiğinde SOS sistemi devreye girer, böylece hücre üreyemez. Tüm bakım ve onarıma rağmen DNA'daki hasar, kopyalama sürecini askıya aldıracak kadar ciddiyse, bu sorunu tanıyan bir protein hareketa geçer ve bu protein SOS genlerinin kontrol bölgelerine bağlı olup genlerin fa-

---

[2] Fry, *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview* (2000) adlı eserinde hayatın kökeniyle ilgili farklı görüşleri özetler; güncel kuramlar ile ortaya nasıl çıktıkları bu özete dahildir. İlk biyolojik varlıkların evrimine yönelik ilginç bir yaklaşım Macar kimyacı ve kuram biyoloğu Tibor Gánti'nin 1960'lardaki yaklaşımıdır; bkz. Gánti, *The Principles of Life*, 2003. Bu yaklaşım, genetik ve epigenetik sistemlerin paralel ve birbirlerine bağımlı evrimi görüşümüze uyumludur. En basit biyolojik varlıkla ilgili soyut bir model kuran Gánti, bu varlığa "chemoton" der. Chemoton birbirine bağımlı üç altsistemden meydana gelir ve bunlar birlikte kendilerini sürdürebilir. Bu altsistemler sitoplazmaya (kendini sürdüren metabolik çevrimler), hücre zarına (üç boyutlu yapıların kendi kendilerine bir araya gelmesine dayanır) ve genetik malzemeye (kopyalanan doğrusal polimer) karşılık gelirler.

aliyet geçmesini engelleyen molekülleri yok eder. Bu engelleyici moleküller yok olduğunda SOS genleri faaliyete geçer. Şifreledikleri proteinler DNA'ya yama yaparak eksik devreleri tamamlar, böylece kopyalama işlemi tamamlanır. Bununla birlikte, ortaya çıkan DNA kopyaları aslına tamamen uymaz. Bu yüzden SOS sistemi kopyalamanın sürmesini sağlasa da, tetiklenebilir küresel mutasyon sistemi gibi iş görür ve yavru DNA moleküllerinde birçok değişikliğe yol açar.

SOS tepkisinde payı olan birçok genin başka hücresel işlevleri de vardır, yani bu sistemin kökenini ve doğal seçilim sayesinde nasıl biçimlendiğini ancak tahmin edebiliriz. Bununla birlikte, sistemin şu anki faaliyeti Fransız mikrobiyolog Miroslav Radman'ı içindeki bazı genleri "mutaz" olarak adlandırmaya itti.[3] Radman SOS sisteminin kökeni ne olursa olsun, mutasyonları kontrol eden bir sistem haline gelmek üzere evrimleştiğine ve baskı zamanlarında mutasyonların frekansını artırdığına sarsılmaz biçimde inanır. Bu sistem seçilimden başarıyla geçmiştir, çünkü şansa dayalı genetik değişimlerin, baskının neden olduğu hücresel değişimleri hataya eğilimli DNA onarım sistemleriyle ilişkilendirdiği hücre soyları hayatta kalma konusunda daha başarılıydı. Artan mutasyon hızı, baskı ortamında birçok hücrenin öleceği anlamına gelse de, birkaçı hayatta kalıyordu, çünkü baskıyla başa çıkmalarına imkân veren mutasyonları yakalayacak kadar şanslıydılar.

Şüphesiz, mutasyonların büyük kısmı işleri düzeltmek yerine kötüleştirir, bu yüzden baskıyla tetiklenen mutasyonlar, değiştiklerinde hücreyi kurtarma ihtimali bulunan genlerle sınırlı tutulsa çok daha verimli olurdu. Hücrelerin sadece doğru zamanda değil, doğru yerde de mutasyon yarattığı örnekler biliyoruz. 3. Bölüm'de Barbara Wright'ın çalışmasını anlatmıştık. Bu çalışma, *E. coli* bakterisinin ara sıra yerli yerinde mutasyon tahminleri yaptığını göstermiş; belirli bir amino asitin kıtlığında, mutasyona uğrasa hücrenin kayıp amino asiti üretmesini sağlayabilecek gende mutasyon hızının arttığını bulmuştu. Bu kesinlikle uyumsal bir tepkidir, nasıl evrimleştiğini zihnimizde canlandırmak da zor değildir. Genleri açıp kapayan mekanizmaları, DNA tamirinde yer alan hataya açık mekanizmalarla ilişkilendiren genetik değişimlerin seçilimi bu işi çözer. Baskı zamanlarında genleri açan tetiklenebilir sistem, bu genlerde mutasyon yaratılmasını da sağlayacaktır.

Yorumlayıcı mutasyon sınıflarından başka bir tanesinin doğal seçilimle nasıl evrimleştiğini gözümüzün önüne getirmek daha da kolaydır. Bu sistem çoğunlukla patojen mikroorganizmalarda bulunan sistemdir; söz konusu organizmaların genomunda belirli bölgelerin genetik değişim hızı istikrarlı bir

---

[3] SOS sistemi için bkz. Alberts ve arkadaşları, *Hücrenin Moleküler Biyolojisi*, 2002 [2008], 5. bölüm. Radman'ın görüşleri için bkz. Radman, "Enzymes of evolutionary change", 1999; Taddei ve arkadaşları, "Genetic variability and adaptation to stress", 1997; Radman ve arkadaşları, "Evolution *of* evolvability", 1999.

şekilde yüksek tutulmaktadır.[4] Bu "sıcak noktalarda" mutasyon başka yerlere kıyasla yüzlerce kat daha hızlı oluşur. Genomun başka bölgelerinde felaketle sonuçlanabilecek böyle bir mutasyon hızı sıcak noktalarda pek de sorun yaratmaz, çünkü sıcak noktalardaki genlerin şifrelediği ürünlerin sık sık değişmesi gerekmektedir. Örneğin ev sahibinin bağışıklık sistemiyle sürekli savaş halinde olan patojen bir organizma düşünelim. Bağışıklık sistemi bu patojeni protein örtüsünden tanımaktadır. Patojen, sahip olduğu protein örtüsünü değiştirirse bir süreliğine saptanılmaktan kurtulabilir, fakat ev sahibinin bağışıklık sistemi hemen arayı kapatıp yeni örtüyü de tanıyacak hale gelir. Protein örtüsünü bir kez daha değiştirmek gerekli olmuştur. Patojen, ev sahibinin bağışıklık sisteminden sürekli bir adım önde olmalıdır. Örtü proteini genleri bu sıcak noktalardaysa, patojenin bağışıklık sisteminden sakınmayı başarması muhtemeldir.

Bu tür mutasyonlara açık sıcak noktaların var olmasının sebebi belirli DNA dizilerinin kopyalama ve onarım hatalarına açık olmasıdır. Örneğin genlerin içinde ve çevresindeki kısa tekrar dizileri sorun çıkarmaya yatkındır, çünkü kopyalama enzimleri bazı tekrar dizilerinin üstünden "kayar", bunları kaçırır ya da fazladan kopyasını yapar. Bulundukları bölgeyi hataya açık hale getirirler. Sık sık oluşan genetik değişim faydalıysa, DNA'nın kopyalanması ya da onarılması sırasında hatalara neden olabilecek kısa tekrar dizileri ya da başka diziler seçilecektir. Dizilerin bu özellikleri şans eseri ortaya çıkar, fakat genleri mutasyonlara daha açık hale getirip soyun sürekli değişen koşullarda hayatta kalma ihtimalini yükseltiyorlarsa, bu diziler elde tutulacak ve birikeceklerdir.

Bu kabataslak açıklamadan, yorumlayıcı mutasyon üreten sistemlerin kökeninde büyük bir gizem yatmadığı anlaşılır. Bazıları muhtemelen acil durum DNA onarım sistemlerinin yan ürünleri olarak ortaya çıktı, bu sistemler arada sırada gen faaliyetini kontrol eden sistemlerle bağlantılı hale geldi, oysa başka sistemlerin kökeni kısa tekrar dizileri gibi yaygın ve gelişigüzel DNA değişikliklerinde yatar. "Amaçlı" gibi görünen gelecekteki etkilere sahip yorumlayıcı mutasyon sistemlerinin başlangıçta kazara ortaya çıkmış kaba hali için bu kadarı yeterliydi. Elbette sonradan evrimleşerek gelişmeleri için seçilime gerek oldu, fakat bu seçilimin oluştuğu konusunda şüpheye düşmek için bir neden yoktur.

EPİGENETİK KALITIM SİSTEMLERİNİN KÖKENİ VE EPİGENETİĞİN GENETİĞİ

4. Bölüm'de birbirlerinden çok farklı epigenetik sistemlerden bahsettik. Hepsinin ortak noktası DNA niteliği taşımayan bilgiyi, anne hücreden yavru hücrelere aktarabilmeleri ve tetiklenen değişimlerin kalıtımını sağlayacak yollar sunmalarıdır. Bu EKS'ler çokhücreli organizmaların gelişiminde kilit bir rol oy-

[4] Genomun farklı bölgelerinde mutasyon hızlarının evrimi ve küresel genom baskısına yönelik tepkisi için bkz. Moxon ve Wills, "DNA microsatellites: agents of evolution?", 1999.

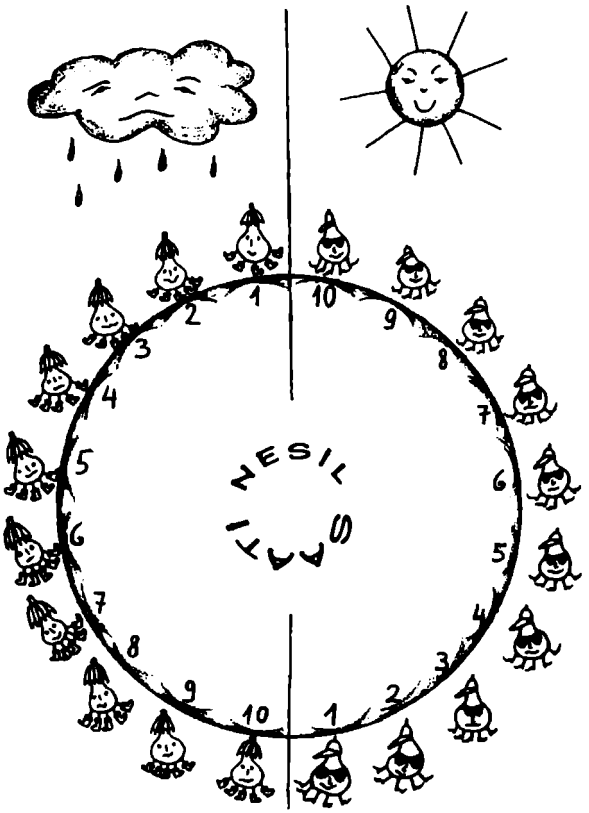
nar. Gelişimde hücrelerin işlevsel durumlarıyla ilgili bilgiyi aktarmaları vazgeçilemeyecek bir özelliktir, fakat EKS'ler protozoalarda bile vardır. Yani, EKS'ler çokhücreli yaşamına uyacak şekilde biçimlenmiş gibi görülse de, aslında çok eski sistemlerdir. Bu doğruysa, kökenlerini ve evrimini anlamak için onların kadim tekhücrelilerdeki rolünü sorgulamalıyız. Bu hücrelerin epigenetik durumlarını yavru hücrelere aktarmalarının faydası neydi?

Olası yanıtlardan biri EKS'lerin, ilk hücrelerin sürekli değişen koşullarda hayatta kalmasını mümkün kıldığı için seçildiğidir. Bu tür bir ortamda, farklı kalıtsal durumların arasında geçiş yapmak muhtemelen hücre soylarının lehineydi. Bir kalıtsal durum belirli koşullar için avantaj sağlarken, farklı şartlarda başka bir kalıtsal durum daha iyiydi. Genetik sistem alternatif durumları aktarabilir, fakat çoğu koşulda epigenetik varyantları daha uygun kılacak kimi sebepler vardır. Öncelikle üretildikleri hız genelde mutasyon hızından çok daha yüksektir ve koşullar sık sık değişiyorsa, bu özellik çok faydalı olabilir. Bununla bağlantılı ikinci neden epigenetik varyantların çoğunlukla geri alınabilir olmasıdır, mutasyonlar ise genelde bu niteliğe sahip değildir. Üçüncü neden, epigenetik varyantların yaratılması ve geri alınması işlemiyle değişen koşullar arasındaki bağın belki de işlevsel bir niteliğe sahip olmasıdır; mutasyonlar için bu nadiren geçerlidir.

Sürekli ve düzensiz bir şekilde değişen koşullar bu yüzden epigenetik kalıtımın evriminde belki de itici gücün bir parçası olmuştur, fakat tahmin edilebilir ve kalıcı çevre özelliklerinin burada daha büyük bir önemi olduğuna inanıyoruz.[5] Neredeyse tüm organizmalar oldukça düzenli bir döngü içindeki ortamlarda yaşar: ışık ile karanlık döngüsü günlüktür (genellikle bunlara ısı değişimleri eşlik eder); gelgitlerle bağlantılı döngüler, mevsimsel döngüler vesaire vardır. Organizmalar eğer hayatta kalacaklarsa, düzenli olarak değişen bu şartlara uyum göstermelidir. Bunu farklı şekillerde başarırlar. Uzun ömürlü organizmalar bir çok değişim döngüsüne katlanır, çoğunlukla fizyolojileri ya da davranışlarıyla uyum gösterirler. Örneğin kış yaklaşırken birçok bitki yapraklarını döker, kimi hayvanlar kış uykusuna yatar, memelerin genellikle kürkleri kalınlaşır, bazen kuşlar göç yollarına düşer; ilkbahardaysa her şey eski haline döner. Bu fizyolojik ve davranışsal adaptasyonun aksine kısa ömürlü organizmalar döngünün her fazında birçok nesil meydana getirirler, bunlarınki genetik bir adaptasyon olabilir: belirli bir faza uygun olan genetik varyantların yerini, doğal seçilim sayesinde diğer faza uygun olan varyantlar alır. Kısa ömürlü organizmalar ile uzun ömürlü organizmalar arasında bir yerde bizi ilgilendiren türler duruyor, bunlar

---

[5] Nanney "Microbiology, developmental genetics and evolution" (1960) adlı makalesinde düzensiz değişen çevre koşullarında epigenetik kalıtımın avantajlarını ortaya çıkarır. Bu tür koşullarda nesilden nesile geçen belleğin etkisi Jablonka ve arkadaşları tarafından "The adaptive advantage of phenotypic memory in changing environments" (1995) adlı yazılarında modellenmiştir.



Şekil 9.2
Nesil saati. Düzenli olarak her on saatte bir değişen çevrede yaşayan ve saat başı bölünen tekhücreli canlı, on nesil boyunca uyumsal durumunu devam ettirmesini sağlayan bir bellek evrimleştirir.

döngünün her fazında birkaç nesil (çok fazla değil) oluşturur.[6] Örneğin iki fazlı bir döngü hayal edelim, hava on saat soğuk, on saat sıcak olsun ve tekhücreli bir organizma da saatte bir bölünsün. Döngünün her fazının üreme süresinden on kat uzun olduğu bu koşullarda organizma için en iyi strateji hangisidir?

Sezgilerimizle vardığımız ama matematik modelleriyle desteklenen yanıt (sezmek evrimsel düşüncede her zaman iyi bir kılavuz değildir), organizmanın her on nesilde bir kalıtsal durumunu değiştirmesidir. Bunun için, edinilen du-

[6] Lachmann ve Jablonka "The inheritance of phenotypes: An adaptation to fluctuating environments" (1996) adlı yazılarında, her çevresel döngü fazında birkaç nesil üreten organizmalarda nesilden nesile geçen epigenetik kalıtımın evrimini anlatıp modelini kurarlar.

rumu on nesil boyunca koruyacak, sonra da diğerine geçmeyi sağlayacak bir bellek sistemine ihtiyaç duyar (Şekil 9.2). Organizmada böyle bir sistem mevcutsa, yavrular o an için uyumsal olan durumu kalıtımla alır, yani mevcut koşullara uygun tepkiyi bulmak için zaman ve enerji harcamalarına gerek yoktur; anne hücreden bilgiyi "bedavaya" alırlar. Bu yüzden doğal seçilim, farklı işlevsel durumların kalıcılığı ve kalıtsallığını döngüdeki fazların uzunluğuna göre biçecektir. Organizmalar her fazda ancak birkaç nesil ürettikleri için, doğal seçilimin etkin bellek sistemi olması için bilediği sistemler muhtemelen, yüksek varyasyon ve geri alınma hızına sahip epigenetik sistemlerdir. Bu gibi koşullarda tam hedefi vuran güdümlü DNA değişimleri yaratan mekanizmalar da evrimleşebilir, aslında bazı tekhücreli organizmalarda hücre belleğinin temelini oluşturabilirler. Yine de düzenleyici epigenetik sistemleri, uyumsal esneklikleri sayesinde düzenli olarak değişen koşullarda yaşayan tekhücrelilerin bellek sistemlerine dönüşme konusunda öncelik kazanmıştır.

Epigenetik kalıtım sistemlerinin ilk tekhücreli organizmalarda seçilim hedefi olmasının açıkçası birkaç sebebi vardır, fakat şimdiye kadar evrimlerinin dönüm noktasını atladık ve nasıl ortaya çıktıklarına bakmadık. Bu kısmın arta kalanında niyetimiz bu konuyu açmaktır. 4. Bölüm'de anlattığımız dört EKS türü birbirinden çok farklı olduğu için her birini ayrı ayrı ele alacak, bu sistemlerin kökenini ve nasıl değiştiklerini sorgulayacağız.

KENDİNİ SÜRDÜREN DÖNGÜLER

Bu tip EKS'nin evrimsel kökeni hakkında tahmin yürütmek zor değildir, çünkü kendini sürdüren döngülerin aktarımı, hücre büyümesi ve çoğalmasının neredeyse kaçınılmaz bir sonucudur. 4. Bölüm'de basit bir pozitif geri bildirim döngüsü anlatmıştık. Temelde, dış ya da iç etkenle faaliyete geçen genin ürünü, faaliyetini sürdürmesini sağlayacak şekilde genin kendisiyle etkileşim içine giriyorsa (doğrudan olmasına gerek yok), o sistem kendini sürdüren bir sistemdir. Bu tip bir sistemde, etrafta yeterli miktarda kendi ürününden bulundukça, gen faal halde kalacaktır. Bir sebepten ürünün miktarı azalırsa, gen kapanır ve devre dışı kalır.

Söz konusu genin faal olduğu hücre bölündüğünde, iki yavru hücre mevcut gen ürünü moleküllerini paylaşır. Her biri yeterli miktarda ürün alırsa, genin faaliyetinin iki yavru hücrede de devam etmesi sağlanmış olur. Genin faal (ya da faal olmayan) durumunun aktarımı bu yüzden geri bildirim döngüsü ve hücre bölünmesinin doğasının otomatik bir sonucudur: kalıtım, hücre içinde gen faaliyetini devam ettiren sistemin sadece bir yan ürünüdür. Anne hücrenin gen faaliyetiyle ilgili durumunu miras almak canlının lehineyse, bu işlemi daha güvenilir kılan herhangi bir şey sisteme yerleşir. Örneğin doğal seçilim, gen ürününü daha kalıcı hale getiren, genin düzenleyici bölgesiyle gen ürünü arasındaki etkileşimi sağlamlaştıran ya da hücrede gen ürünün miktarını artırıp

yavru hücrelerin genin faaliyetini sürdürecek kadar molekül almasını sağlayan genetik değişimleri öne çıkarabilir.

Kendini sürdüren çoğu döngü, birçok genin bulunduğu büyük, karmaşık hücresel ağların bir parçasıdır ve bu ağların her birinin düzenleyici etkileşim görevleri vardır. Bu tür ağlarda genlerin sayısı, gen ürünlerinin birbirleriyle ve diğer genlerle etkileşimi sistemin davranışını belirler. Basit özelliklere sahip düzenleyici ağların kuramsal modellere dayanan canlandırmalarını kullanan Amerikalı biyolog Stuart Kauffman, her biri başka genler tarafından kontrol edilen ve etkileşim halindeki birçok genden oluşan sistemlerin farklı durumlarda bulunabileceğini gösterdi; bu durumların hepsi de oldukça kalıcıdır ve hücre bölünmesinin ardından otomatik olarak yavru hücrelere aktarılırlar. Kauffman'ın deyişiyle, bu dinamik kalıcılık "bedavaya gelen bir düzendir", çünkü bu, düzenleyici ağın yapısının kaçınılmaz bir sonucudur. Doğal seçilim sayesinde sisteme ince ayar yapılabilir. Böylece sistemin bileşenleri, bileşenlerin bağlantıları ayarlanabilir, fakat ortaya çıkan mutasyonların çoğu, etkileşim ağlarının meydana getirdiği durumlarda büyük bir değişikliğe yol açmaz.[7]

YAPISAL KALITIM

İkinci tip EKS üç boyutlu yapıları oluşturur ve bunları yavru hücrelere aktarır; ki bu EKS'nin kökeni ile başlangıçtaki faydasını da gözümüzde canlandırmak kolaydır. Hücreler büyüyüp çoğaldıkça, hücrelerin ya da hücre zarlarının iç iskeletini oluşturan yapılar gibi molekül seviyesindeki karmaşık yapıların da bir araya gelip dağıldığını biliyoruz. Yapılanma süreci muhtemelen, mevcut yapılar kalıp ya da kılavuz gibi kullanıldığında daha hızlı ve daha güvenilirdir. Mevcut yapı bir tür kalıp gibi düşünülebilir, serbest dolaşan bileşenleri kendisine çeker. Bu tür "yönlendirilmiş bir montaj" hücrenin işlevini ve yaşatılmasını geliştiriyor ya da hücreler arasındaki etkileşimi kalıcı hale getiriyorsa, o halde doğal seçilimin hedefi, bileşenlerin kimyasal ve topolojik özelliklerini etkileyerek mevcut yapılar ile bileşenlerin birbirlerine olan yatkınlıklarını değiştiren genetik değişimler olacaktır. Hücre evriminin başlarında, bu tip seçilim hücrenin yaşatılmasını geliştirmekle kalmamış, hücre bölünmesinin ardından hücre yapılarının gelişmesi için de önemli olmuştur. Başka bir deyişle, kendini sürdüren döngülerin kalıtımı gibi, yapısal kalıtım da hücresel yapıları ve işlevleri devam ettirmek üzere seçilen sistemlerin otomatik yan ürünüdür. Sonradan, kalıpla oluşturulan yapı kalıcı hale geldi ve bileşen moleküllerin yapısal özelliklerini etkileyen genetik varyasyonların seçilimiyle gelişti.

Susan Lindquist'in laboratuvarında yürütülen çalışmalardan bir kısmı oldukça basit genetik değişimlerin, proteinin kendine kalıp olma niteliğine sa-

---

[7] Düzenleyici ağlarla ilgili görüşleri için bkz. Kauffman, *The Origin of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, 1993.

hip bir yapıya kavuşma şansını nasıl artırdığını ya da azalttığını göstermiştir. 7. Bölüm'de Lindquist'in ekibinin iki farklı yapıya sahip olabilecek maya proteinleri üzerine çalışmasını anlatmıştık, normal protein ile nadir bulunan ve protein sentezinin doğru düzgün çalışmasını etkileyen prion biçiminden [PSI+] bahsetmiştik.[8] Bu çalışmanın bir parçası olarak, Liu ve Lindquist, oluşturdukları mutant soylarda kısa bir amino asit zincirinin kopya sayısını değiştirdiler. Normalde bu zincir proteinde birbirinin tamamen eşi olmayan beş kopya halinde bulunur. Kusurlu beş tekrar dizisi barındıran normal proteinin priona dönüşme ihtimali düşük olsa bile, iki kopyanın daha eklenmesiyle kendine kalıp görevi gören özelliğiyle beraber prion yapısının ortaya çıkma şansı yükseliyordu. Bunun aksine, dört tekrar dizisinin silinmesi proteinin prion oluşturma eğilimini kaybetmesine neden oluyordu. Memeli prionlarına dönüşen proteinin geni için de benzer bir şey bulundu: Proteinde bir amino asit zincirinin kopya sayısını artıran aleller, aynı zamanda prion hastalığının ortaya çıkına ihtimalini de yükseltiyordu. Bu bulgular tekrarlayan amino asit dizilerinin normal bir proteini kaçınılmaz olarak priona dönüştüreceği anlamına gelmez, ama bu örnekler proteinlerin yapısını ve kalıp görevi görme özelliklerini etkileyen seçilime açık varyasyonlara ne tür genetik değişimlerin yol açtığını gösterir.

Terliksi hayvanın kortikal organizasyonu gibi karmaşık kalıtsal yapıların evrimi sırasında seçilime uğrayan varyasyonların doğası, gizemini hâlâ büyük oranda korumaktadır, fakat Tom Cavalier-Smith karmaşık hücre zarlarının evrimi konusunda ilgi çekici bazı görüşler ortaya atmıştır.[9] Uygun koşullarda ve doğru yağ moleküllerin varlığında basit zarlar kendiliğinden meydana gelebilir, fakat günümüz canlılarındaki protein içeren zarlar bunu yapamaz. Biyolojik evrimin başlarında zarlar kendi kendilerine toplanma özelliğini yitirdiler ve yapısal kalıtım sistemlerine dönüştüler. Mevcut proteinler ile yağlar, aynı tür zarın oluşturulması için moleküllerin girişini yönlendiriyordu. Cavalier-Smith'e göre, "genetik zar" diye adlandırdığı bu yapılar evrim boyunca ilk protohücrelerin belirmesinden günümüzün ökaryotik hücrelerinin ortaya çıkmasına kadar çok önemliydi. Günümüzdeki çoğu biyolog gibi Cavalier-Smith de önceden alaya alınan, çeşitli bakteri türlerinin ökaryotik hücrelerin ataları tarafından hücre içine alınıp hücre yapısına yerleştiğini ve nihayetinde hücre için yaşamsal olan organellere dönüştüklerini öne süren XIX. yüzyıl görüşüne katılır. Tekhücreli canlılarla yaptığı çalışmasında, önceden bakteri olan bu organeller genomlarını yitirmiş olsa bile, zarlarının temel yapısı ile içeriğini korudukları sonucuna ulaştı. Diğer genetik zarlar gibi, kadim bakteri zarları da son derece kalıcıydı ve hâlâ da öyledirler. Cavalier-Smith farklı kalıtsal zar türlerinin ortaya çıkma-

---

[8] Prion oluşturan proteinlerle ilgili deneylerinin ayrıntıları için bkz. Liu ile Lindquist, "Oligopeptide-repeat expansions modulate 'protein-only' inheritance in yeast", 1999.

[9] Hücre zarının evrimiyle ilgili görüşleri için bkz. Cavalier-Smith, "The membranome and membrane heredity in development and evolution", 2004.

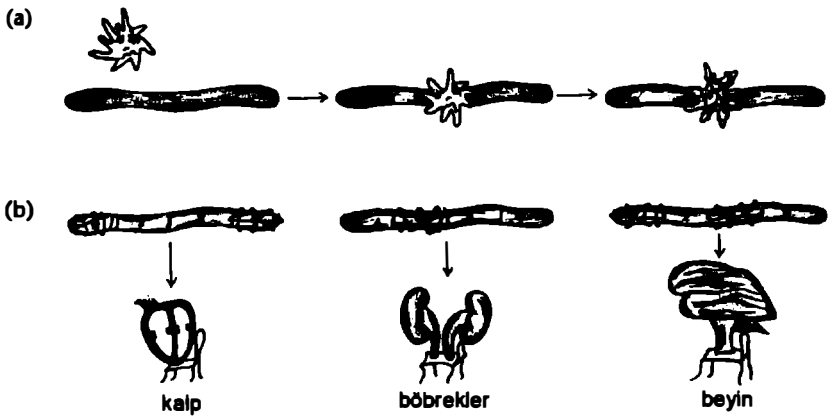
sının ya da yitirilmesinin yaşam tarihinde nadir rastlanan bir olay olduğuna inanır, ancak bu olay oluştuğunda önemi gerçekten çok büyüktür.

KROMATİN İŞARETLERİ

Şüphesiz ki kromatin, hücresel bilginin saklanıp iletilmesinde büyük bir rol oynar, fakat çevresel ve gelişimsel etkilere yanıt verip bu yanıtla ilgili bilgiyi yavru hücrelere aktaran bir sistem olarak nasıl evrimleştiğini tahmin etmek hiç kolay değildir. Histonlar ile diğer kromatin proteinlerinin birbirleriyle ve metillenmiş ya da metillenmemiş DNA bölgeleriyle nasıl etkileşim içine girdiği konusunda çok az bilgimiz olması sorunun bir kısmıdır. Bildiğimiz kadarıyla kromatin evriminde farklı seçilim baskıları sahne almış olmalı. Uzun DNA moleküllerini küçük bir çekirdeğe sıkıştırmak, kopyalanmış DNA'yı yavru hücrelere doğru bir şekilde geçiren mekanizmaların oluşması, gen anlatımının farklılaşması, DNA'yı koruma vesaire yönünde işleyen seçilim tarafından kromatin yapısı etkilenmiş olabilir. Kromatinin evrimini etkileyen bu kadar çok etken varken kalıtsal işaretleri resme yerleştirmek güçtür.

Evrimsel kökeni spekülasyona en çok maruz kalan kromatin işaretleme tipi metillenmedir. İlk olarak bu sistemi anlatacağız. Bu EKS'nin, hücreleri öncelikle yabancı ve serseri DNA dizilerine karşı savunmak üzere evrimleşen bir sistemin yan ürünü olduğu söylenmişti. Günümüz mantarları, bitkileri ve hayvanlarının hepsinde metillenmeye dayanan savunma sistemi bulunur, her grupta aynı olmasa da bu geniş dağılım, sistemin çok eski olduğu, canlıların ana âlemlerinin birbirinden ayrılmasının öncesine uzandığı kanısını uyandırmaktadır. Günümüzde, DNA metillenmesi sanki genom bağışıklık sisteminin bir parçası gibidir.[10] Bu bağışıklık sisteminde hücreler yabancı DNA parçalarını saptayıp etkisiz hale getirirler. Bu sisteme ihtiyaç duyulur, çünkü virüsler hücreyi istila ettiğinde ev sahibi hücrenin kaynaklarından faydalanarak çoğalırlar, bazen de virüs DNA'sının kopyaları ev sahibinin genomuna yerleşir. Bu gerçekleşirse, yabancı DNA'mn birkaç kopyasına ulaşabilen ev sahibi hücre bunların kendine ait olmadığını fark eder ve bunlara da metil molekülleri iliştirir. Aynı muamele, vücuttaki kanser hücrelerine benzer şekilde genomda çoğalıp yayılan transpozonlar gibi serseri DNA parçalarına da uygulanmaktadır; bunlar da metillenip devre dışı bırakılırlar. Metilleme mekanizmasının çift iplikli DNA dizilerini tam olarak nasıl tanıdığı bilinmiyor, fakat bu gibi diziler sıra dışı yapılar meydana getirir ve bunları metillenmenin hedefi haline getiren de bu yapılar olabilir. Metillenen DNA, özel protein türlerini kendine çeker. Bu proteinler

[10] DNA metillenmesinin genom savunma sistemi olarak evrimleştiği görüşü için bkz. Bestor, "DNA methylation: Evolution of a bacterial immune function into a regulator of gene expression and genome structure in higher eukaryotes", 1990; Yoder ve arkadaşları, "Cytosine methylation and the ecology of intragenomic parasites", 1997.



Şekil 9.3
Savunma ile düzenlemede metilleme.
(a) Yabancı genetik öge (örneğin virüs) hücreye girer (sol) ve DNA'sı ev sahibinin genomuna yerleşir (ortada), fakat hücrenin evrimleşmiş savunma sistemi (sağ virüsün DNA'sını metilleyerek (zincirlenmiş öge) susturur. (b) Normalde metilleme sistemi, çeşitli dokularda istenmeyen genleri susturmak için kullanılır.

DNA'ya bağlanıp transkripsiyonun önüne geçerler. Yabancı ve serseri diziler böylece susturulur, bir terslik olmadığı sürece de çevrelerine daha fazla zarar veremezler. Hücre soyu hayatta kalacaksa istenmeyen DNA dizilerini kontrol altında tutmak şüphesiz gereklidir, bunun gibi bir savunma sisteminin evriminin başında bir proteini metilaz gibi davranmaya iten ve böylece DNA kopyalamasının hemen ardından metil dağılımının tekrar oluşmasına yardımcı olan herhangi bir genetik değişim, seçilimde avantajlı olacaktır.

Eğer DNA metillenmesi aslında genom savunmasındaki rolü nedeniyle seçilmişse, daha sonra normal gen anlatımı ve hücre belleğinin kontrolü görevine de atanabilirdi (Şekil 9.3). Yabancı DNA kaynaklı olabilecek tekrar dizileri, ürünü daima gerekli olmayan bir genin civarındaysa, metillenme ve genin faaliyetinin durdurulması için sinyal görevi görebilirdi. Metillenme durumunun kalıtımla aktarılması sayesinde faaliyeti duran DNA, yavru hücrelerde de aynı şekilde kalır ve metillenmenin gen faaliyetinin düzenlenmesindeki değeri artar. Bu sistem kademeli olarak evrimleşir, diğer DNA dizileri metillenir ve metillenmiş DNA'ları tanıyan daha fazla protein gen susturulmasının kontrolünde görev alır.[11]

Metilleme sisteminin hücre savunmasının bir parçası olarak ortaya çıktığını söyleyen görüşün sorunu, gözlenen birçok olgunun açıklanamamasıdır.

[11] DNA metillenmesinin gen susturmasının arkasından geldiği yönündeki bulgular için bkz. Mutskov ile Felsenfeld, "Silencing of transgene transcription precedes methylation of promoter DNA and histone H3 lysine 9", 2004.

Histonlar aracılığıyla kromatinin yeniden biçimlendirilmesi ya da düzenleyici proteinlerin bağlanması gibi etkenler genleri kapattıktan sonra metillemeli susturma mekanizmasının sahne almasının hesabını veremez. Sanki metillemeli susturma mekanizması mevcut durumun oluşmasını sağlamak yerine sadece kalıcı hale getirerek devamını sağlıyor. Genom savunmasıyla ilgili görüşün başka bir sorunu da üreme hücresindeki DNA'ların metillenme miktarının çoğunlukla düşük olmasına rağmen, üreme hücrelerinde bu tür bir savunmanın çok gerekli olmasıdır; çünkü burada gerçekleşecek transpozon hareketleri gelecek nesillerde mutasyon yükünü artırabilir. Genom savunması görüşü ayrıca farklı canlı türlerinde metillenme seviyesinin neden bu kadar farklı olduğu konusunda da herhangi bir ipucu vermez.[12] Örneğin nematod solucanı *Caenorhabditis elegans* türünde metillenmiş baz yoktur ve meyve sineği *Drosophila*'daysa o kadar azdır ki yıllarca kimse fark edememiştir. Bu tür nedenlerden ötürü, metil işaretlerinin öncelikle bir savunma sistemi olarak evrimleştiğinden ya da günümüzdeki çoğu canlıda yabancı ve yıkıcı DNA'ları susturmanın öncelikli görevi olduğundan şüpheliyiz. Gen faaliyeti kontrolündeki sabitleyici rolünün genom savunmasında kullanımından önce ya da eş zamanlarda ortaya çıkmış olmasını ve ancak protein işaretleme sistemleri devreye girdikten sonra savunmada görev almasını daha muhtemel buluyoruz.

Protein işaretleri en başta muhtemelen kazara aktarılmıştır ve bu durum kopyalama sırasında eski DNA ipliklerine bağlı kalmış protein yapılarının kalıntıları sayesinde gerçekleşmiş olabilir. Yavru DNA moleküllerine giden yolların otostopla aşan proteinler, yeni proteinlerin orada meydana getirdiği kümenin özünü oluşturdular ve böylece anne kromozomdaki aynı kromatin yapısının meydana gelmesine yardımcı oldular. Bu eksik protein işaretlerinin kalıtımı faydalı olduysa, seçilim, aktarım şansları yüksek olan proteinleri öne çıkarmıştır. Seçilim aynı zamanda DNA'yı da etkilemiştir: Kontrol proteinleri için benzer bağlanma yerleri sağlayan tekrar DNA dizileri kromatin kalıtımını daha da sağlamlaştırmış olabilir ve metillenme gibi özelleşmiş DNA işaretleme sistemleri

[12] Farklı canlı sınıflarında metillenmenin dağılımını temel alan Regev ve arkadaşları "The role of DNA methylation in invertebrates: Developmental regulation or genome defense?" (1998) adlı yazılarında, gen faaliyetinin düzenlemesinin DNA metillenmesinin çok eski bir işlevi olduğunu öne sürerler ve bu işlev savunma görevinden önce ya da onla birlikte ortaya çıkmış olmalıdır. DNA metilleme işlevlerinin çeşitliliği "Eukaryotic DNA methylation as an evolutionary device" (1990) adlı makalelerinde Colot ve Rossignol'ü, DNA metillenmesinin türler arasında korunduğu sonucuna ulaştırdı, çünkü farklı birçok işlevi vardır. Bunlar arasında transkripsiyonun başlamasını engellemek, transkripsiyonun ilerlemesini askıya almak, damgalama sinyali olarak işlev görmek ve homolog rekombinasyonunun baskılanması sayılabilir. Bird ise "DNA methylation patterns and epigenetic memory" (2002) adlı makalesinde farklı canlı sınıflarında DNA metillenmesi şablonlarını karşılaştırır ve omurgasızlar ile omurgalılar arasındaki farkları, genom ile gen faaliyetinin düzenlemesindeki farklı stratejilere bağlar.

de bunu yaparlar. Bakterilerde çeşitli DNA bazlarını metilleyen enzimler mevcuttur, yani bunlar muhtemelen ökaryotlar ortaya çıkmadan önce vardılar ve sonradan değişime uğrayıp kromatin işaretleme sistemine girmiş olabilirler.

Bütün kalıtsal kromatin işaretlerinin evrimi, bu işaretleri taşıyan DNA dizilerindeki değişimlerle yakından ilgili olmalı. İşaretlerin ancak küçük bir kısmı kalıtımla aktarılabildiği için, sonraki nesillere aktarılan "inatçı" işaretleri hangi DNA dizilerinin taşıyabileceğini sormalıyız. Günümüzdeki canlılarda işaretlerin inatçılığı, CG nükleotitlerinin yoğunluğu ve çeşitli kısa tekrar dizilerinin sayısı gibi DNA özellikleriyle bağlantılıdır.[13] Art arda sıralı tekrar dizileri ile CG kümelenmesinin olduğu yerler, mitoz ve mayoz bölünme ile embriyo gelişimi sırasında kromatinin tekrar yapılanmasında kaybolmayan işaretlerin çoğunu barındırır. Evrimin başında, kopyalama sırasında yapılan hatalar ve transpozonların hareketi gibi yollarla ortaya çıkabilecek böylesi varyasyonlar, kromatin yapısındaki farklılıklara bağlı olan gen faaliyetinin kalıtsal durumunun seçilimi için hammadde sağlamış olmalı.

RNA MÜDAHALESİ

EKS'lerimizin sonuncusu olan RNA müdahalesi (RNAi) bir çok yerde mevcuttur, yani muhtemelen kökleri çok eskiye dayanır. Genom bağışıklık sistemi niteliğiyle evrimleşmiş olabileceğinden zaten bahsetmiştik (bkz. 4. Bölüm), fakat burada aynı görüşü tekrar anlatacağız.[14] Bu sistemde çift iplikli RNA yapıları parçala-

---

[13] "İnatçı işaret" terimi *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension* (1995) adlı eserlerinde Jablonka ve Lamb tarafından embriyo ya da gamet oluşu sırasında hemen silinmeyen kromatin işaretlerini anlatmak için kullanılır; CG nükleotitleri açısından zengin ya da tekrar motifleri gibi DNA dizleri tarafından taşındıkları söylenir. Dover"ın "moleküler hamle" dediği süreçler tarafından yaratılan, yayılan DNA değişiklikleri, tekrar dizilerinin boyutunda, içeriğinde seçilim olmadan bile muazzam varyasyonlar meydana getirebilir, bu durum da epigenetik belleğin evrimi için önemli olabilir: Bkz. Dover, *Dear Mr Darwin: Letters on the Evolution of Life and Human Nature*, 2000. Rakyan ve arkadaşları ise "Metastable epialleles in mammals" (2002) adlı makalelerinde, değişime açık kalıtsal işaretleri taşıma kapasitesine sahip alelleri (farelerdeki sarı renk aleli gibi) "metastas epialelleri" olarak betimler ve bunları da transpozon dizilerinin varlığıyla bağdaştırırlar.

[14] RNAi'nin savunma sistemi olarak kökeni Plasterk tarafından "RNA silencing: The genome's immune system" (2002) adlı makalesinde anlatılır. RNAi ile ilgili birçok işlevden bahseden Cerutti ise "RNA interference: Traveling in the cell and gaining functions?" (2003) adlı yazısında, mikroRNA'ların düzenleyici rolünün çok eskiye dayandığını söyler. Protein şifrelemeyen RNA'ların yaygın olduğu, hücre düzenlemesi ve gelişimde önemli görevlere sahip olduğu yönünde yığınla bulgu olması yüzünden muhtemelen bunların evrimsel kökeni ile rolü yeniden değerlendirilmelidir. Varlığı DNA'nın öncesine uzanan RNA dünyası hakkında bkz. Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major*

nır, bu parçalar orijinal RNA'yı ve aynı diziyi taşıyan diğer RNA'ları yok edecek enzim sistemlerini harekete geçirir. Ara sıra bu RNA'nın sentezlendiği genin metillenmesine ve faaliyetinin durdurulmasına da neden olurlar. Anlaşılamayan bir şekilde, bazı canlılarda harekete geçmiş susturma sisteminin ögeleri hücreden hücreye taşınabilir, yani ortaya çıkmasından itibaren susturma işlemi yayılır. RNA virüsleri ve transpozonlar kopyalama sırasında çoğunlukla çift iplikli RNA ürettikleri için, RNA müdahalesi sisteminin bunların faaliyetlerini içerecek şekilde evrimleştiği öne sürülmüştür. Bu savunma işlevi daha sonra gen anlatımının uzun menzilli ve uzun vadeli düzenlenmesinde de görev almıştır.

Bu evrim senaryosu makul olsa bile, küçük RNA'ların savunma işlevinden önce düzenleyici görevleri olduğundan şüpheleniyoruz. Birçok biyolog evrimin ilk dönemlerinde, DNA'nın bilgi taşıyıcısı olarak öncü görevi üstlenmesinden önce, yaşamın RNA merkezli olduğuna inanmaktadır. Bu "RNA dünyasında", RNA hem bilgi taşıyordu hem de moleküler tepkimeleri etkileyen bir enzimdi. RNA temelli etkileşim ağlarının bulunduğu bu ortamda, doğal seçilim sayesinde kimi RNA moleküllerinin benzer diziye sahip diğer moleküllerin eylemlerini engelleyebildiğini ve böylece bu RNA'ların koşullardaki değişimlere tepki verebildiğini zihinde canlandırmak zor değildir. Örneğin bu moleküllerin yapılarını, onların bazlarıyla kendi bazlarını eşleştirerek değiştirmiş olabilirler. Evrim tarihinin sonraki aşamalarında, nükleik asitlerin (nihayetinde DNA'nın) bilgi taşıyıcısı, proteinlerin ise ana enzimler ve düzenleyici moleküller olması sayesinde aralarında iş bölümü belirginleştikçe, eski RNA kontrol sistemlerinin kalıntıları elde kalmış olabilir. Bu RNA sistemleri değişime uğrayıp yeni bilgi sistemine uyum sağlamış, o sistemi yabancı RNA ve DNA dizilerine karşı savunma görevi üstlenmiş olabilir.

Bu söylediğimiz çok belirsizdir, spekülasyona açıktır ve hiçbir bulguya da dayanmaz. Biyologların RNAi sisteminin nasıl çalıştığını henüz pek bilmemeleri yüzünden kökeni hakkında yorum yapmak için henüz erkendir denebilir. Bununla birlikte, kromatin işaretleme sisteminde olduğu gibi, RNAi sisteminin öncelikle genom savunması için evrimleştiğini kabullenmeye pek istekli değiliz; çünkü en başından itibaren hücre kalıtımına katkı yapan bir epigenetik kontrol sistemi olarak seçilime uğramaması için bir sebep göremiyoruz. Çok ilkel tekhücreli canlılarda bile hücrenin mevcut durumunu aktarmanın avantaj sağladığına ve bunu mümkün kılan sistemlerin de seçileceğine inancımız tamdır. DNA metillenmesi ve RNAi'nin savunma sistemleri olarak evrimleştikleri görüşünün bu kadar vurgulanmasının sebeplerinden birinin, üzerlerinde yapılan çalışmaların bağlamı olduğunu sanıyoruz. Bu konudaki bilgimizin büyük kısmına, özellikle de RNAi için, araştırmacılar, bitki ile hayvan hücrelerinin genlerine ya da gen anlatımına müdahaleye etmeye çalışırken, bu sistemlerin

---

Transitions in Evolution, 1995, 5. bölüm.

"savunmaya" geçmesi sayesinde ulaşıldı. Bilimcilerin hücre içine yerleştirmeye çalıştığı DNA ya da RNA çoğunlukla susturuluyordu. RNAi ile DNA metillenmesi hücresel mekanizmaları kontrol altına almaya çalışan bilimcilerin çabalarını boşa çıkarabildiği için, söz konusu sistemlerin, bu tür müdahalelerde bulunan serseri DNA dizilerinin ve virüslerin önünü kesmek için evrimleştiklerini varsaymak kolay oldu. Fakat savunma görevi bu sistemlerin önemli bir görevi olsa bile, savunma bunların orijinal görevi ya da günümüzdeki tüm canlılarda öncelikli görev olmak zorunda değildir.

HAYVAN GELENEKLERİNİN KÖKENİ: TOPLUMSAL DİKKAT VE TOPLUMSAL ÖĞRENMENİN SEÇİLİMİ

Epigenetik sistemleri terk edip davranışsal kalıtımın kökenini değerlendirmeye başladığımızda her şey biraz daha berraklaşır, çünkü davranışlar söz konusu olduğunda evrim biyologlarının gözde bir aracından faydalanmak, yani mevcut türleri karşılaştırmak imkânı vardır. Kimi hayvanlar davranışlarıyla bilgi aktarırken, kimileri bunu yapmaz, yani davranışların canlının lehine olduğu koşulları anlama şansına sahibiz. Elbette biraz dikkatli olmalıyız, çünkü hayvanlar davranışlarıyla bilgi aktarıyor mu her zaman anlayamıyoruz; onlara bilgi gibi görünen bize öyle görünmeyebiliyor veya bunun tam tersi de mümkündür.[15]

Yumurta, dışkı, memeli sütü vesairedeki davranış etkileyici maddeler aracılığıyla aktarılan bilginin türü ya da miktarı hakkında gerçekten hiç fikrimiz yok; çünkü bu bilgi akışı yolları çok az incelenmiştir. Davranış etkileyici maddelerin aktarımı sandığımızdan daha yaygın olabilir; çünkü doğal seçilim, kısa zaman sonra yavruların içinde yaşayacakları dünya hakkında "ileri seviye bilgi" almasını kesinlikle destekler. Bunun gibi bir sistemin nasıl evrimleşebileceğini hayal etmek zor değildir. Diyelim ki belirli bir besinle beslenen annenin dışkısına rastlantıyla bu besinin kalıntıları geçti. Yavruları aynı besini bulup yiyerek bundan faydalanır ve doğal seçilim de annenin dışkısındaki besin maddesinin kalıntılarını belirginleştirerek yavruların bu kalıntılara tepki verme ihtimalini artıran fizyolojik ve davranışsal değişimleri öne çıkarır. Başlangıçta kazara ortaya çıkan bir yan etki, doğal seçilim aracılığıyla bilgi aktarımın güvenilir bir rotasına dönüşebilir.

5. Bölüm'de bireyler arasında bilgi aktarımını sağlayan çeşitli toplumsal öğrenme tipleri anlattık. "Toplum aracılığıyla öğrenme" terimi (çoğunlukla sadece "toplumsal öğrenme" denir) geniş kapsamlıdır ve bu genişlik önemlidir. Öğrenmenin "toplum aracılığıyla" gerçekleştiğini söyleyebilmek için gereken, deneyimli bir bireyin, yani bir şey bilip yapan veya belirli tercihleri bulunan hayvanın, bir başka hayvanı etkilemesi, saf hayvanın benzer davranışı kazanıp

[15] Farklı şartlardaki toplumsal öğrenmenin kökeni ve evrimi için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000, 9. bölüm.

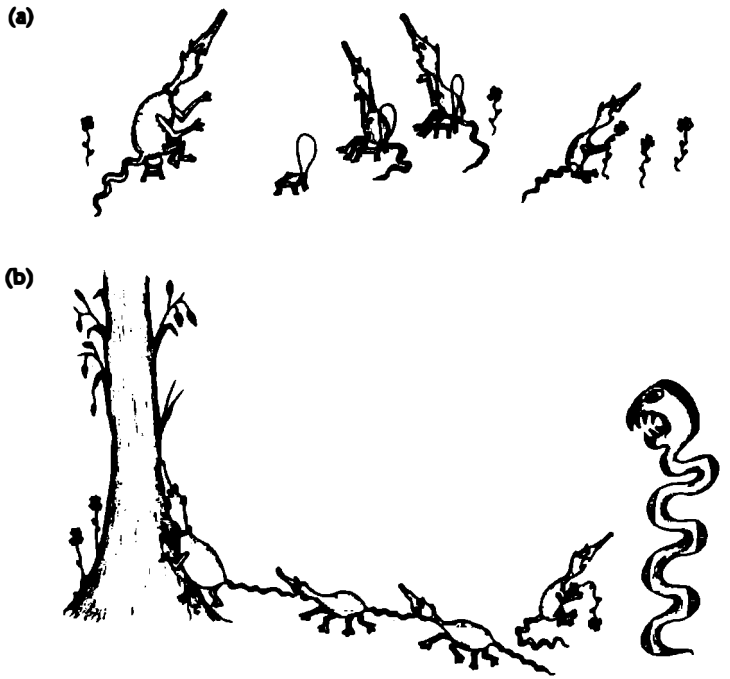
uygulaması veya aynı tercihlere uymasıdır. Genelde deneyimli hayvan davranışlarıyla saf hayvanın ilgisini kendi çevresinde daha önce fark etmediği şeylere çeker. Daha sonra saf hayvan aynı davranışı kendi kendine deneme yanılmayla öğrenir.

Bildiğimiz kadarıyla, toplumsal öğrenme ile toplumsal olmayan öğrenme sırasında beyinde gerçekleşen olaylar temelde farklı değildir ve biri diğerini dışlamaz. Sadece toplumsal öğrenmede başka hayvanlar öğrenmenin gerçekleştiği çevrenin önemli parçalarıdır. Bir davranış toplum aracılığıyla öğrenilse bile, birey bunu kendine has davranış repertuvarına katmaya çalışırken çoğunlukla toplumsal olmayan öğrenme ile ince ayar yapılır. Öğrenme her an gerçekleşir ve davranışlar da sürekli olarak duruma göre ayarlanır, özellikle yavru hayvanlar için geçerlidir bu.

Az önce söylediklerimizden, kulağa sanki toplum aracılığıyla öğrenme, yavruların toplumsal koşullarda öğrenmesinin bir yan ürünüymüş gibi gelebilir. Gerçekten öyledir, fakat bu, böyle bir davranışın kökenini ve evrimi açıklamaz, çünkü yavruların etrafındaki deneyimli bireylerin eylemlerine dikkat kesildiğini önceden kabul eder. Bunu neden yapsınlar? Yavru kendi başına deneme yanılmayla da kesinlikle birçok şey öğrenebilirdi. Çocukken hangimize başka insanların yaptıklarını izlemek yerine kendi işimizle ilgilenirsek daha iyi olacağı söylenmedi ki? Yavruların başka bireylerin eylemlerine dikkat etmesinin ne anlamı var? Bunu yapmanın bir faydasını görüyorlar mı?

Elbette faydalıdır. Tam anlamıyla asosyal öğrenmeyle ilgili iki sorun vardır. İlki, bir hayvan kendi başına öğrenirken hata yapma ihtimali yüksektir ve bunlardan bazılarının bedeli ağır olabilir: Örneğin denediği yiyecek zehirli çıkarsa ödeyeceği bedel çok yüksektir. Yırtıcılardan sakınması gerektiğini öğrenmek için en azından bir tanesiyle karşılaşması gerekeceği için, bunun bedeli daha da ağır olabilir (Şekil 9.4). Bu bilgiyi deneyimli yetişkinlerin davranışlarını gözleyerek elde etmesi evrimsel bağlamda çok daha iyidir, çünkü hayatta kalma şansı yükselir. Asosyal öğrenmenin ikinci sorunu, yararlı bilgi miktarının hayvanın kendi başına keşfedemeyeceği kadar çok olmasıdır. Kapalı bir süt şişesinin yanında duran deneyimsiz bir baştankara bunun besleyici bir kaymak tabakası içerdiğini fark eder mi? Genelde asosyal yolla öğrenen hayvan, tekerleği daima kendi başına icat etmelidir. Fakat toplumsal öğrenme söz konusuysa, deneyimli tekerlek kullanıcılarını izleyen hayvanın, tekerlek hakkında bir fikri olacaktır. Bu yüzden toplumsal öğrenme, bireyin kendi başına öğrenirken ödediği bedeli daima belirgin şekilde azaltıyor veya hayvanların normalde ulaşamayacağı yararlı bilgileri elde etmelerini mümkün kılıyorsa, anne babayı ve diğer bireyleri gözlemenin evrimleşmesi muhtemeldir.

Toplumsal öğrenme omurgalılarda, özellikle kuşlar ile memelilerde yaygındır ve muhtemelen de birçok kez bağımsız olarak evrimleşmiştir. Yavruların deneyimli ve yaşlı bireylerle birlikte yaşadığı bir toplum düzeninde, eski neslin bazı alışkanlıkları muhtemelen gençlere geçer. Bazen de alışkanlıklar birçok nesil



Şekil 9.4
Toplumsal ilginin faydaları. (a) İki yavru annelerini izliyor, ama üçüncü yavru dikkat etmiyor.
(b) Bu yavrunun farklı davranışı başına dert açıyor. Dikkatli yavrular tehlikeden kaçan annelerini izlerken dikkatsiz yavrunun kaderi belirsiz.

boyunca sürdürülür. Bu durumda, yeni varyasyonlar ortaya çıkıp davranışlar buna göre şekillendikçe, alışkanlıklar da kültürel evrim geçirir. Bunun gerçekleşmesi yapılandırılmış ekolojik ve toplumsal çevrenin devamlılığına, davranışı öğrenip hatırlama kolaylığına, davranışın ne kadar faydalı olduğuna, bu davranışın etkileriyle diğer davranış türleri arasında gelişen etkileşime, davranışın aktarılması için çıkan fırsatlara vesaireye bağlıdır. Fakat öğrenme sürdükçe ve deneyimli hayvanlar ile saf hayvanların yakın ilişki kurduğu toplumsal gruplar var oldukça, hayvan geleneklerinin gelişmesi kaçınılmaz sayılabilir.

SİMGELER ARACILIĞIYLA İLETİŞİMİN EVRİMİ İÇİN GEREKEN NEDİR?

Farklı ve birbirinden bağımsız kökenlere sahip birçok hayvan geleneği vardır; yani biyologlar bunları karşılaştırabilir ve nasıl evrimleştikleri konusunda işe yarar genellemeler çıkarabilirler. Fakat bildiğimiz kadarıyla tam teşekküllü simgesel sisteme sahip tek bir kültür meydana gelmiş ve bu, insan ırkında gerçekleşmiş ve başka bir yerde buna rastlanmamıştır. Bu yüzden farklı gruplar-

daki simgesel sistemleri karşılaştıramayız, genellemelere ulaşamayız. Bize özgü bilgi aktarım sistemine giden evrim yolunu yeniden çizebilmek için, kendimiz ile diğer toplumsal ve akıllı hayvanlar, özellikle de yakın akrabalarımız olan kuyruksuz maymunlar hakkında bildiklerimize güvenmeliyiz.

Simgesel düşüncenin ve iletişimin kökenlerini açıklamak için insan kavrayışı ile bilincinin evriminden yola çıkmalıyız, fakat karmaşıklık ve belirsizliğin hüküm sürdüğü bu geniş alana girmeye cüret etmeyeceğiz. Bunun yerine daha basit bir seçeneği ele alacak, bizce simgesel iletişimin başlaması için neyin gerekli olduğunu anlama yolunda en önemli katkıyı yapan deneysel bir çalışmayı anlatacağız. Bu çalışma Atlanta'daki Georgia Eyalet Üniversitesi Dil Araştırma Merkezi üyeleri Sue Savage-Rumbaugh ile arkadaşlarına aittir ve bu ekip dil eğitimi verilen şempanzelerle çalışıyordu.[16]

Yakın akrabalarımız olan şempanzelerin iki türü vardır, bildiğimiz şempanzeler ile pigme şempanzesi de denilen bonobo şempanzeleri. Biz, bonobolarla yapılan çalışmaya bakacağız. Kongo ormanları bonoboların doğal yuvasıdır ve burada erkeklerle dişiler birlikte büyük gruplar halinde yaşar. Çoğu şempanze ve insan toplumlarına kıyasla epey sakin hayvanlardır. Gruplar arası çatışma ya da bebekleri katletmek gibi zaman zaman şempanzeler ve insanlarda görülen davranışlar bonobolarda yok gibidir. Toplumları sanki daha eşitlikçidir, ataerkil değillerdir (hâkimiyetten bahsedeceksek dişiler biraz daha ayrıcalıklıdır), sık sık, büyük bir yaratıcılık da göstererek hem heteroseksüel hem de eşcinsel ilişkiler yaşarlar. Cinselliğin bonobo toplumunda çok önemli bir rolü olduğu açıktır; arkadaşlıkları pekiştirip çatışmaları dindirmeye yarar.

Sue Savage-Rumbaugh, insan kültürü, insan konuşması ve dil simgeleriyle tanışıp laboratuvarlarda büyümüş bonobo yavrularının, simgelerle bilinçli bir şekilde anlaşıp iletişim kurabildiklerini fark etti. Başka bir deyişle, dil kullanmayı öğrenmişlerdi. Yavruların insanlara ait simgesel kültüre maruz kaldıklarını belirttiğimize ve bunun eğitimini aldıklarını söylemediğimize dikkat edin. Bu önemlidir, çünkü Sue Savage-Rumbaugh ödüllendirmeye dayalı bir yöntemle öğretmeye kalkmamıştır, ki hayvanlar genelde bu yöntemle eğitilir. Savage-Rumbaugh, çocuklar gibi bonobo yavrularının da sadece konuşan yetişkinleri dinleyip onlara tepki vermeleri sayesinde konuşulan İngilizceyi anlamak ve simgelerle iletişim kurmak gibi oldukça sofistike yetenekler edindiklerini kazara keşfetmişti.

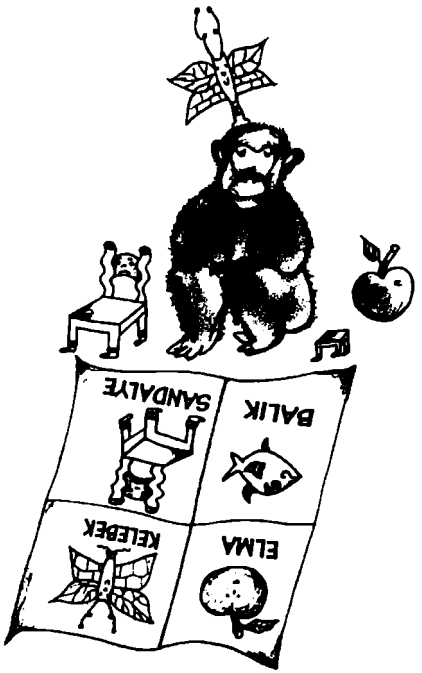
Simgeleri anlayıp bunlarla haberleşme yeteneğini kendiliğinden açıkça gösteren ilk bonobo Kanzi adında bir erkek yavruydu. Temel becerileri yaşı altı bu-

[16] Sue Savage-Rumbaugh'nun bonoboların dil edinmesiyle ilgili çalışmaları için bkz. Savage-Rumbaugh ve Lewin, *Kanzi: The Ape at the Brink of the Human Mind,* 1994; Savage-Rumbaugh ve arkadaşları, *Apes, Language, and the Human Mind,* 1998. Bonoboların hayatı ve biyolojisi De Waal ile Lanting'in *Bonobo: The Forgotten Ape* (1997) kitabında sevgiyle betimlenir ve çizimlerle anlatılır.

çuk ayla iki buçuk yıl arasındayken edindi ve bu süre zarfında araştırmacılar, simgeler içeren bir tablo kullanarak üvey annesine iletişim kurmayı öğretmeye çabalıyordu. Bu tablo, kelimeleri gösteren soyut resimlerden oluşur, bonobolar ile bakıcıları bir şey söylemek istediklerinde bu resimlere dokunur. Bu yöntem önemlidir, çünkü dil kullanma yeteneği geliştireceklerse, şempanzelerin kendilerini gerektiği zaman, gerektiği yerde faal olarak ifade etmeleri gerekir, ama ses borularının anatomik yapısı insanlarınkine benzer sesler çıkarmaya uygun değildir. Kanzi'nin etrafındaki insanlar onunla, bebeklerle konuşur gibi normal İngilizceyle konuştular, bazen de tabloda söyledikleri kelimelere denk gelen resimleri göstererek konuşuyorlardı, fakat bunu yöntemli bir şekilde yapmadılar, çünkü asıl ilgilendikleri yavrunun annesiydi. Olağanüstü bir şey oldu, bakıcılar fark etmeden Kanzi dil öğrenmeye başladı. Annesinden ayrılmadan önce bakıcılar bunu keşfedemedi, fakat durumu anladıktan sonra öğrendiği kadarının üzerine bir şeyler eklemeyi başardılar. Sonunda Kanzi (daha sonra da kız kardeşleri) bir çocukla aynı dil yeterliğine sahip olmuştur.

Karmaşık bir dille ifade edilen isteklere verdiği doğru tepkiler Kanzi'nin konuşulan İngilizceyi gerçekten anladığını gösterir. Dikkatle gerçekleştirilen denemelerde anlayışının iki buçuk yaşındaki bir çocuğunkiyle aynı (aslında biraz daha üstün) olduğu bulundu. İnsan ve bonobo yavrularının yaptıkları hatalar çok benziyordu. Kanzi'nin "konuşma" (jestler, çıkardığı sesler eşliğinde resimleri göstermek) yeteneğinin konuşulan İngilizceyi anlama yeteneği kadar etkileyici olmadığı doğrudur, fakat aynısı çocuklar için de geçerlidir, başlarda dili anlama kabiliyetleri konuşmalarının ötesindedir. Ayrıca, üzerinde yüzlerce resim bulunan tabloların (lexigram) kullanışsız olduğunu aklımızdan çıkarmamalıyız, bunları insanlar bile kullanırken zorlanır, yani şartlar Kanzi'nin aleyhineydi.

İnsanlara kıyasla Kanzi'nin dil yeteneği kısıtlı görülebilir, ancak simgeleri kullandığı su götürmez, ayrıca karmaşık cümleleri anlamak için gerekli olan söz dizimi gibi kuralları uygulayabiliyordu. Bunları, Chomsky'nin ileri sürdüğü türde bir lisan organı, DDY ya da atalarında evrimleşmiş herhangi bir dil modülü bulundurduğu için yaptığını sanmıyoruz. Bildiğimiz kadarıyla, bonobolar doğal ortamlarında dilsel simgelerle iletişim kurmuyor. (Bunu söylerken bir parça dikkatli olmalıyız, çünkü doğal ortamlarındaki bonobolar hakkındaki mevcut bilgi çok az, insanlar da yaşam alanlarını yok etmeye devam ederse, daha fazla bilgi toplamak mümkün olmayacak.) Bonoboların birbirlerinin niyetlerini, ve duygularını anlayıp sezebildikleri, zaman zaman da karşılarındakinin duygularını yönlendirdiklerine dair ikna edici bulgular var. Aynı zamanda sopalar ve dallar kullanarak beslenme yerlerini, gidecekleri yönleri işaretlediklerine dair bulgular da mevcuttur. Merak uyandıran kimi ipuçları da grup yaşamını idare etmek için toplumsal kurallara sahip olduklarını gösteriyor. Yani simgesel iletişimin evrimleşmesi için gereken tüm başlangıç koşulları hazır gibi görülüyor. Bununla birlikte, doğal koşullarda yaşayan bonobolarda simgesel



Şekil 9.5
Okumayı öğrenmek.

dil sisteminin gelişmediği görülüyor. Kapalı tutuldukları şartlarda bu tür bir sistemi öğrenebilmeleriyse, eksik olan nedir sorusunu akla getiriyor. İnsansılarda simgesel sistemin evrimini başlatan neydi?[17]

Birbiriyle bağlantılı iki koşulun atalarımızı dil yolunda ileri doğru ittiği görülüyor. İlki, değişime uğramış ekolojik ve toplumsal çevredir; böylece iletişimin gelişmesi için güçlü ve sürekli bir itici güç sağlanmıştı. Çoğu antropolog ilk insansıların ormanı terk etmesinin yaşam tarzı ile toplum düzeninde yuvarlandıkça büyüyen kartopu etkisi yarattığında hemfikirdir. Bu durum onları yeni iletişim yolları bulmaları yönünde zorladı. Bununla ilgili ikinci koşul ana-

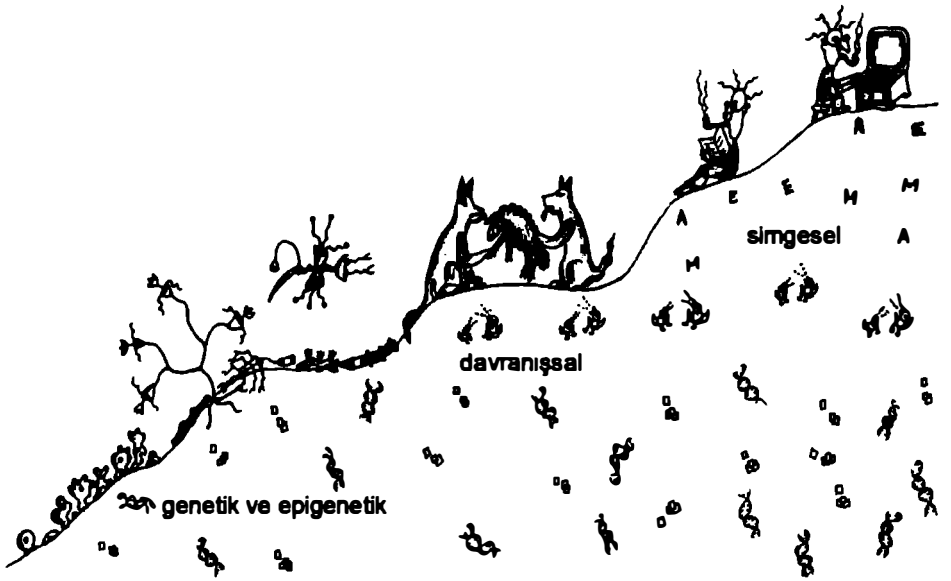
[17] Bonobo zekâsına sahip toplumsal insansıların dilsel iletişiminin kökeni dilin evrimine ilgi duyan birçok araştırmacı tarafından ele alınmış, fakat herkes meselenin farklı yönlerine eğilmiştir. Örneğin: Lieberman, *Human Language and Our Reptilian Brain: The Subcortical Bases of Speech, Syntax, and Thought* (2000) adlı eserinde istemli kontrolün evrimine odaklanır; Dunbar, *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*'de (1996) grubun büyüklüğüyle ilgilenir; Bickerton, "Foraging versus social intelligence in the evolution of protolanguage" (2002, s. 207-225) adlı yazısında ekolojik etkenleri ele alır; Tomasello ise *The Cultural Origins of Human Cognition* (1999) adlı eserinde bilinçli taklidin önemine vurgu yapar.

tomi ve fizyolojiyle bağlantılıdır. Bonobolarda eksik olan parçanın, istemli ses çıkarmaya bağlı iletişim işaretleri olduğu görülüyor. Ses çıkarmalarında anatomik kısıtlamalar vardır, bir yerden bir yere hareket etmek için kollarını kullanmaları gerektiği için el ile parmak kontrolünün gelişimi evrimleşmemiştir. El hareketlerinin, çıkarılan sesin istemli kontrolü ile jestleri, sesleri taklit etme yeteneği muhtemelen insansılarda dilin evrimleşmesi için önemli etkenlerdi. İnsanların ortaya çıkışının görüleceği soyda iki ayak üzerine kalkılmasıyla birlikte eller serbest kaldı. Besin arama, alet yapma yönündeki seçilim sayesinde ellerin kontrolü gelişti ve iletişim için el işaretleri kullanılır oldu. İki ayak üzerine kalkmanın başka bir sonucu da gırtlağın ortaya çıkışı ve ses borusundaki diğer değişimler oldu, yani daha incelikli sesler çıkarmaya başladılar. Net seslerin, özellikle de sessiz harflerin istemli bir şekilde çıkarılması, sesin iletişim için özelleşebileceği anlamına geliyordu.

İstemli çıkarılan sesler ile el işaretlerini taklit etmek sayesinde kültürel aktarımı olanaklı kılan toplumsal sistem, dil kullanan öncü bir toplum yaratabilirdi, fakat simgesel sistem sadece kültürel evrimle nereye kadar evrimleşebilirdi? Bonobolarla yapılan çalışmanın önemi buradadır, çünkü toplumda uygun simgeler olduğunda bu tür bir sistemin nereye kadar esnetilebileceği hakkında bize fikir verir. İlk insansılar evrimleşirken simgeleri sağlayacak resimli tablolar ya da konuşulan İngilizce olmadığı için, kontrollü sesler ya da jestlerle yapılan iletişim devreye girdikçe, kültürel aktarım sayesinde işaretler ve kurallardan oluşan basit bir sistemin evrimleştiğini varsaymak zorundayız. Er geç Kanzi'nin ulaştığı seviyeye gelinmiştir, sesli işaretler ve jestlere dayanan işaretleri birtakım kurallar çerçevesinde birleştiren basit bir dili kullanmaya başlamışlardır. Bununla birlikte, sistemin bonoboların ulaştığı seviyenin, yani Kanzi'nin ya da iki buçuk yaşındaki bir çocuğun dil becerisinin ötesine geçmesi için kültürel ve genetik evrimlerin daha da ileriye gitmesi gerekir. Önceki bölümde anlattığımız gibi, ortaya çıkan dilin başlangıçta kültürle aktarılan çeşitli özelliklerinin daha sonra genetik asimilasyona uğradığı görüşündeyiz. Genetik sistem ile kültürel sistem arasındaki sürekli etkileşim tam teşekküllü, kendine özgü bir dil sisteminin meydana gelmesi için gereklidir. Gene de, bundan önce insansılar genel zekânın, istemli seslerin, hareketlerin ve hafızanın gelişmesi ile kültürel evrim sayesinde simgesel bilgi sisteminde uzun bir mesafe katetmiş olabilirler.

EVRİM DAĞINDA GEÇİŞLER

Bu bölümde verilen açıklamalardan anlaşılması gereken, çeşitli kalıtım sistemlerinin kökenleri hakkında öğrenilecek daha çok şey olsa bile, Tanrının elini bunların doğumuna karıştırmaya lüzum olmadığıdır. Genelde evrimsel kökenleri anlatırken yaptığımız gibi, açıklamalarımızın çoğuna aslında "Başlangıçta ...nın yan ürünü vardı" cümlesiyle başlayabilirdik. Çoğu örnekte bu yan ürün daha sonra doğal seçilim tarafından başlangıçta ilgili olduğu adaptasyondan



Şekil 9.6
Evrim dağı: yukarılara doğru çıktıkça yeni organizma tiplerinin kullandığı yeni kalıtım sistemlerine rastlıyoruz.

çok daha farklı bir şeye dönüştürülmüştür.

Genetik olmayan kalıtım sistemlerinin kökenleri sıra dışı olmasa da, bazı etkileri geniş bir yankı bulmuştur, yani bu bölümü yaşamın tarihini nasıl etkilediklerine genel bir bakışla bitireceğiz. Şekil 9.6'da gösterilen panoramik görüntü, büyük evrimsel geçişlerden kimilerinin, örneğin tekhücrelilerden çokhücrelilere, bireylerden toplumsal gruplara, toplumsal gruplardan kültürel toplumlara geçişlerin, bilgi aktarımındaki bir yeniliğin üstüne kurulduğu fikrini uyandırır. Yeni bir bilgi aktarım yolu eklenip de farklı evrim kapasitesine sahip canlı türleri ortaya çıktıkça, mevcut kalıtım sistemlerinin rolü ve önemi değişti.[18]

Evrim dağının eteklerinde hem genetik hem de epigenetik kalıtım sistemlerine sahip olan tekhücreli canlılar bulunuyor. Hayatın ortaya çıktığı ilksel çorbanın doğası ve ilk gerçek hücrelerin yapısı bilinmiyor, fakat bir noktada genler bir araya gelip kromozomlara dönüştüler ve genetik şifre ile translasyon mekanizmasını barındıran DNA bilgi sistemi meydana geldi. Daha sonra ökar-

[18] Biyolojik organizasyonun yeni seviyelerine geçiş ve yeni bilgi türlerinin evrimi için bkz. Jablonka, "Inheritance systems and the evolution of new levels of individuality", 1994; Jablonka ve Szathmáry, "The evolution of information storage and heredity", 1995; Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, 1995; Jablonka ve arkadaşları, "'Lamarckian' mechanisms in darwinian evolution", 1998.

yotik hücreler evrimleşti; bu hücrelerde kromozomlar çekirdeğin içinde kapalı tutulur, hücreler mitoz ve mayoz bölünme geçirir. Bütün bu geçişler, DNA bilgisinin düzenindeki, aktarımındaki ve yorumlanmasındaki değişimlerle bağlantılıdır. Fakat aynı zamanda epigenetik sistemler de değişime uğramıştı, bu sistemlerin işlemesi genetik yapıda şifrelenmiş, yapıtaşları olan proteinlerin üretilmesine dayanır.

Epigenetik sistemler incelik kazandıkça, bilgi aktarım sistemi olarak etkinlikleri arttı ve 4. Bölüm'de anlattığımız gibi farklı hücre türleri barındıran çokhücreli canlıların evrimini de mümkün kıldılar. Epigenetik ve genetik kalıtım sistemleri (yorumlayıcı mutasyonlar da dahil) bitkilerin, mantarların, basit hayvanların ve tekhücrelilerin evriminde en büyük paya sahip olmaya devam etti. Bununla birlikte, merkezi sinir sistemine sahip karmaşık hayvanların ortaya çıkmasıyla davranışlar ve davranışlarla aktarılan bilgi önem kazandı. Davranışsal aktarım sayesinde hayvanlar, nesilden nesile aktarılan epigenetik kalıtım ya da gen mutasyonlarıyla imkânsız veya çok zor olan şekillerde uyum gösterme potansiyeline sahip oldular. Toplumsal öğrenmenin hayvanlarda yaygınlaşmasının ardından, karmaşık toplum yapıları, toplumsal ilişkiler ve grup gelenekleri gelişti. Sonunda primatlardaki simgesel iletişim ortaya çıktı, insanlarda gördüğümüz büyük kültürel değişimlere yol açtı ve bu canlı türünün evriminde simgeler öncü bir rol üstlenmiş oldu. Evrim tarihi boyunca gördüğümüz gibi, üst seviyedeki kalıtım sistemi artık, genetik sistem de dahil olmak üzere alt seviyedeki kalıtım sistemleri aracılığıyla evrimi yönlendiriyordu.

Bilgi aktarımına odaklanan evrim görüşünü ele alarak, evrim düşüncesinde yeni ortaya çıkmış bir modaya uyduk. Biyolojik bilginin doğasına, depolanmasına, aktarımına duyulan ilgi, 1. Bölüm'de anlattığımız seçilim ile evrimin birimleri ve seviyeleri hakkındaki tartışmadan dolayı arttı. Sorunun özü grupların bireylerden, bireylerin hücrelerden oluşması, hücrelerin kromozomlara ve kromozomların da genlere sahip olması, seçilimin de bu seviyelerin herhangi birinde etkili olabilmesidir. Yine de ileri seviye varlıklar iç içe geçmiş işlev birimleridir, evrimsel geçmişte kendi başlarına bağımsız olarak çoğalan varlıklara benzeyen bileşenlerden oluşsalar da, bu canlılar ancak tek bir birim olarak çoğalabilir. O halde ileri seviye varlıklar nasıl evrimleşti? Düşük seviye varlıkların arasındaki seçilim ileri seviye varlıkların işleyişine neden zarar vermez? Örneğin bencil hücrelerin arasındaki rekabet hayvan ya da bitki bireylerinin bir bütün olarak hareket etme yeteneğini neden yok etmiyor?

Bu meseleleri ele alan kitapların en etkilisi John Maynard Smith ile Eörs Szathmáry'nin birlikte yazdığı *The Major Transitions in Evolution* [Evrimdeki Ana Geçişler] kitabıdır. Kitapta yazarlar karmaşıklık seviyelerinin etraflı bir evrimsel çözümlemesiyle birlikte sekiz ana geçiş ortaya koyuyor: 1. kendini kopyalayan moleküllerden bölmelerde toplanan molekül topluluklarına (protohücreler); 2. bağımsız genlerden kromozomlara; 3. hem bilgi taşıyıcı hem de enzim olarak işlev gören RNA'dan bilgi taşıyıcı DNA'ya ve enzim olarak da proteinlere; 4. prokaryot-

lardan ökaryotlara; 5. eşeysiz klonlardan eşeyli topluluklara; 6. tekhücreli ökaryotlardan farklılaşmış hücrelere sahip çokhücreli organizmalara (bitkiler, mantarlar, hayvanlar); 7. yalnız bireylerden kolonilere ve sosyal gruplara; 8. primat toplumlarından dile sahip insan toplumlarına. Maynard Smith ile Szathmáry bütün bu geçişlerin, bilginin saklanması, aktarılması ve yorumlanmasındaki değişimle bağlantılı olduğunu öne sürdüler. İleri seviye varlıkların, düşük seviye birimleri etkileyen seçilim sayesinde nasıl evrimleşebileceğini gösterdiler, çünkü düşük seviye birimler rekabetten çok işbirliğinin faydasını görebilirlerdi. Çoğu geçişte –ki 3, 5 ve 8 birer istisnadır– bir zamanlar bağımsız olarak çoğalan birim, bileşik bir sistemin parçası haline gelmektedir ve bu sistem de tek başına çoğalabilen yeni bir birimdir. Örneğin bağımsız gen, kromozomun bir parçası olmuştur; tek hücreler içinse yeni birim çokhücreli canlılardı. Maynard Smith ile Szathmáry'e göre eski varlık çoğalabilen daha büyük bir birimin parçasına dönüştüğünde artık tek başına hayatta kalamaz ya da üreyemez, çünkü ileri seviye varlığın ortaya çıkışıyla birlikte devamlılığını sağlayan ve bileşenlerine bölünmesinin önüne geçen mekanizmalar da hayat bulmuştur.

Bizim evrime yaklaşımımız Maynard Smith ile Szathmáry'nin yaklaşımına benzer, yani bilgi aktarımı evrimin merkezindedir. Bununla birlikte, yeni ya da değişmiş kalıtsal bilgiye odaklanmamız, bunları yeni ortaya çıkan seviyelerdeki canlıların evrimleşmesinde önemli etkenler olarak görmemiz yüzünden bizim yaklaşımımız farklıdır, oysa Maynard Smith ile Szathmáry ilk hücrelerin ortaya çıkışıyla insansıların dil kazanımı arasındaki tüm evrimi genetik sistemdeki değişimler bağlamında değerlendirir. Doğal olarak, EKS'lerin çokhücreli canlıların gelişimi için önemli olduğunu kabul ederler, fakat bunları evrimi doğrudan etkileyebilecek, kendi başına bilgi aktarım sistemleri olarak görmezler. Benzer olarak, nesilden nesile davranışlarla aktarılan bilginin de onların evrim senaryosunda doğrudan bir rolü yoktur. EKS ile davranışsal aktarım, evrimin doğrudan etkenleri yerine bir sonucu olarak görülür. Dilsel sistemin sağladığı varyasyonlar dışında, ki dil kültürel evrimin başını çeker, Maynard Smith ile Szathmáry, doğal seçilimin üzerinde etki ettiği bütün kalıtsal varyasyonların genetik farklılıklar tarafından sağlandığını varsayar. Kalıtımla ilgili bu kısıtlı görüş, Maynard Smith ile Szathmáry'nin evrim düşüncesinde, insan toplumları dışında direktifli süreçlere yer olmadığı anlamına gelir. Biz bunun bir hata olduğuna inanıyoruz.

Evrimdeki bütün ana değişimler için kalıtımın en az iki boyutunun hesaba katılması gerektiğine kanaat getirmiş durumdayız: genetik boyut ile epigenetik boyut. Çoğu hayvanda, davranışlarla aktarılan bilginin yer aldığı üçüncü bir boyuttan söz edilebilir, insanlardaysa simgesel sistemler dördüncü boyutu meydana getirir. Bilgi aktarımının dört yolu da farklı dereceler ve şekillerle evrime direktifli mekanizmalar sokar. Hepsi de evrimsel değişimi biçimlendirir. Yine de şimdiye kadar direktifli süreçlerin evrim düşüncesine çok az etkisi olmuştur. Bu bir an önce değişmeli. Moleküler biyoloji, genetik ve epigenetik

kalıtımla ilgili daha çok bilgiyi ortaya çıkardıkça, davranışlar üzerine yürütülen çalışmalar genetik olmayan yollarla aktarılan bilginin ölçeğini belirledikçe, evrim biyologları, neredeyse yüzyıl önce, genetiğin ilk zamanlarında moda olan bugünkü kalıtım anlayışlarını terk etmek zorunda kalacaktır. Eğer Darwin kuramı kalıtım ile evrim hakkındaki mevcut bilgi birikimiyle temas halinde kalacaksa, çoklu kalıtım sistemlerinin ve bunların ürettiği bilinçli tahminlerin kuramda yer alması için çaba sarf edilmelidir.

SÖYLEŞİ

I.M.: Bu bölümde söylediklerinizin bir kısmıyla ilgili genel bir sorunum var, fakat buna geçmeden önce DNA metillenmesine dair bir soru sormalıyım. Bunun iyi bir hücre belleği sistemi olduğunu ve hücreleri genom asalaklarına karşı savunduğunu söylediniz. Ayrıca muhtemelen ilk tekhücreli organizmalarda da bulunduğunu eklediniz. Öyleyse, neden günümüzdeki bütün organizmalarda görülmüyor? Söylediğinize göre, meyve sineklerinde çok az DNA metillenmesi var, *C. elegans* nematodundaysa hiç yok. Bu hayvanlar da iyi bir hücre belleği sisteminden ve genom asalaklarını etkisiz hale getirme yeteneğinden faydalanamaz mıydı?

M.E.: Evet, fakat bunlar için metillenme gereksiz bir lüks olurdu. Metillemenin bedeli ağırdır – mutasyonları artırır.[19] Metillenmiş sitozinler durup dururken timine dönüşmeye çok yatkındır ve kimi kritik DNA dizilerinde C'nin T'ye dönüşmesi felaketlere yol açabilir. Yani iyi bir hücre belleği sistemi gerekli olmadıkça, metillenme olmadan idare etmek çok daha iyidir. Bizim gibi uzun ömürlü hayvanlarda hücreler hasarlı ya da yıpranmış hücrelerin yerini almak üzere devamlı bölünürler, epigenetik bilgiyi güvenilir bir şekilde aktarmak vazgeçilmez bir özelliktir. Fakat *C. elegans* ile meyve sineği gibi kısa ömürlü küçük hayvanlarda hücre devri azdır ve uzun vadeli hücre belleği gereksizdir. Bunlarda metillenmeden kaynaklanabilecek mutasyonların zararı gelecek faydayı aşar, böylelikle bu EKS'yi kullanmayı terk etmiş veya azaltmışlardır. Seçilim süreci bunlarda protein işaretlemesi ve kararlı durum sistemleri gibi alternatif bellek sistemlerini öne çıkarmıştır.

I.M.: Mantıklı. Şimdi de kafamı kurcalayan o genel meseleden bahsedeyim. Acaba organizmalar evrimsel değişim gerçekleştirecek bir yetenek evrimleştirdi mi? Bu bölümde, kimi insanların, koşullar çetinleşince bakterilerin mutasyonları artırmasının evrimleşmiş bir tepki olarak değerlendirdiğini söylediniz, organizmaların gerektiği anda evrimsel değişime yol açabilecek varyasyonlar yaratabildiklerinden ve "akıllıca" görünen diğer yollardan bahsettiniz. Bunları

---

[19] Farklı omurgasız sınıflarının gelişimde hücre belleği ve dokuların devamlılığı için metillenme seviyelerinin önemiyle ilgili veriler için bkz. Regev ve arkadaşları, "The role of DNA methylation in invertebrates: Developmental regulation or genome defense?", 1998.

evrimleşme kapasitesine yönelik adaptasyonlar olarak kabul ediyor musunuz yoksa evrimdeki etkilerine rağmen bunların kazara ortaya çıkmış yan ürünler olduğunu mu düşünüyorsunuz?

M.E.: Bu, bazı insanların kızıp köpürdüğü bir konudur. Kimileri evrimleşebilmenin seçilimini, yani seçilebilecek fenotip varyantları yaratma yetisini gerçek bir küfür olarak görür.[20] Bu durum onlara sanki evrim düşüncesine bir akıllı tasarımcı sokulmuş gibi görünmektedir. Bu kişiler doğal seçilimin hiçbir önceden görme yeteneği olmadığında ısrar ederler. Grup seçilimi olmadan organizmaların gelecekte yararlanacağı sistemler evrimleşemez. Senin de anlayacağın gibi grup seçilimi insanların çok hassaslaştığı bir konu. Evrimleşme yeteneğinin evrimi bireylerden çok soylar arasındaki seçilimi gerektirmektedir. Hayatta kalan soylar ölüm tehlikesi içeren koşullara kalıtsal varyasyonlar yaratarak tepki verenlerdir ve bu varyasyonların bir kısmının faydalı etkileri olabilir. Elbette soylar arasında da bu gibi bir seçilim görülse bile, bu durum varyasyonları yaratan sistemlerin başlangıçta bu sonuca varmak üzere evrimleştiği anlamına gelmez.

I.M.: Soyların seçiliminde bu kadar karşı çıkılacak ne olduğunu anlayamıyorum. Bana kalırsa soyları geniş zaman aralığı içindeki bir birey olarak değerlendirebiliriz, sanki eşeysiz bir soymuş gibi, sonuçta birçok bakteri ırkı böyledir. Hayatta kalma şansını artıracak herhangi bir şey tanım gereği kesinlikle seçilecektir. Çetin koşulların seçilebilir varyasyonların miktarını artırdığından bahsettiğiniz bütün o örnekleri gözünüzün önüne getirin. SOS sistemi ile sıçrayan genlerin artan faaliyeti sayesinde ortaya çıkan varyasyonları, Hsp90 ile tuhaf maya prionlarının etkilerinin gün ışığına çıkardığı varyasyonları anlattınız. Bunların gerçekten sadece bir yan ürün olduğunu mu düşünüyorsunuz? Bu sistemlerin en azından bir kısmı kesinlikle seçilmiş olmalıdır, çünkü evrimsel değişimi körüklüyorlar.

M.E.: İşi gücü bırakıp kendimizi bu konuya adamak istemiyoruz, çünkü elde yeterince bulgu yok. Bir organizmanın, biyolojik yapısının sahip olduğu belirli bir özellik evrimi hızlandırdığı için evrimleştiğini varsaymak fazlasıyla kolaydır. Örneğin genom damgalaması memelilerin eşeyli üremesini mümkün kılan etkili bir yoldur.[21] Partenojenezin (bakirelerin doğurması) önüne geçer,

---

[20] Evrimleşebilmenin tanımı Gerhart ve Kirscher'in *Cells, Embryos, and Evolution: Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability* (1997) adlı kitabının 597. sayfasındaki tanıma dayanır. Onlar bu kavramı "seçilimin etki edebileceği ölümcül olmayan, dişe dokunur ve fenotip varyasyonları yaratma yeteneğindeki artış" olarak tanımlamışlardı.

[21] Memelilerde eşeyli üremenin (kısmen) damgalamayla devam ettirildiği görüşü Solter tarafından "Inertia of the embryonic genome in mammals" (1987) adlı makaleyle ileri sürüldü, fakat Haig bu görüşü eleştirmiştir; bkz. Haig, *Genomic Imprinting and Kinship*, 2002, 10. makale.

çünkü normal gelişim için hem anneden hem de babadan gelen genomların damgalanmasına gerek duyuyorsanız cinsiyeti bir kenara bırakamazsın. Evrim sahnesinde cinsiyetlerin bulunduğu soyların partenojenez yapan soylardan daha uzun kalmasından ötürü (cinsiyet seçilebilir bir varyasyon yaratır ve değişim için daha çok imkân sağlar) damgalamanın eşeysiz üremeye dönüşü engellemek adına evrimleştiğini, yoksa türün yok olabileceğini öne sürebilirsiniz. Bununla birlikte, bu özelliğin damgalamanın bir işlevi niteliğinde evrimleşmesini pek olası görmüyoruz. Yine de kazara ortaya çıkmış bu etki önemlidir ve evrimleşebilmeyi korur. Evrimsel değişimi körüklüyor gibi görünen bu sistemlerin çoğunun, bunu yapmak üzere ortaya çıkmış adaptasyonlar olmadığını hissediyoruz. Fakat bazılarının kısmen de olsa baskıyla tetiklenen varyasyon ürettikleri için yaşatıldıklarını kabul ediyoruz. Örneğin 7. Bölüm'de bahsetmiştik, bitkiler gibi parçalı organizmalarda transpozonların baskıyla harekete geçmeleri çoğunlukla yararlıdır, bu sistem belki de doğal seçilim yoluyla sürdürülmüş ve böylece karmaşık bir yapıya kavuşmuştur. Genelde, sorduğun soruya verilebilecek basit bir evet ya da hayır yanıtı olmadığını düşünüyoruz. Bazı gruplarda baskıyla tetiklenen varyasyonlar evrimsel değişimi hızlandırır ve seçilim tarafından bu yöne doğru iteklenirken; diğerlerindeyse başka adaptasyonların seçilmemiş yan ürünleri olarak kalırlar.

I.M.: Fakat baskıyla tetiklenen varyasyonları yaratan sistemlerin seçiliminin yanında ya da buna karşı doğrudan bulgular kesinlikle elde edilebilir. Yapılmış hiçbir deney yok mu?

M.E.: Çok bilgilendirici olan birkaç deney var.[22] Örneğin Fransız bilimcilerden oluşan bir ekibin yaptığı çarpıcı çalışmada dünyanın farklı bölgelerinden toplanan birbirinden farklı yüzlerce *E. coli* soyunun mutasyon hızları karşılaştırıldı. Bazıları havadan, bazıları topraktan, bazıları sudan, bazıları hayvan dışkısından ve benzer yerlerden örnekler almıştı. Bütün bu soyların açlık gibi baskı unsurlarına karşı mutasyon hızını artırarak tepki verdiğini gördüler. Fakat gerçekten ilginç olan şey, baskı kaynaklı bu artışın boyutunun soydan soya değişmesiydi. Sadece rasgele bir değişkenlik de değildi. Mutasyon hızı soyların

[22] Doğal *E. coli* toplumlarının mutasyona uğrayışı için bkz. Bjedov ve arkadaşları, "Stress-induced mutagenesis in bacteria", 2003. SOS sistemlerini içeren mutasyon sistemlerinin evrimi hızlandırma potansiyellerine yönelik deneyler için bkz. McKenzie ve arkadaşları, "The SOS response regulates adaptive mutation", 2000; Yeiser ve arkadaşları, "SOS-induced DNA polymerases enhance long-term survival and evolutionary fitness", 2002. Genetik varyasyonları artırarak organizmaların kendi evrimlerini hızlandırabileceği görüşü için bkz. Chicurel, "Can organisms speed their own evolution?", 2001; Rosenberg ile Hastings, "Modulating mutation rates in the wild", 2003. Poole ve arkadaşlarıysa "Prokaryote and eukaryote evolvability" (2003) adlı makalelerinde, evrimleşebilmeyle ilgili ilginç bir tartışma sunar, özellikle de hem prokaryotlar hem de ökaryotlardaki baskıyla tetiklenen tepkilerden bahsederler.

ait olduğu çevre nişleriyle de açıkça bağlantılıydı. Örneğin bu hız, etoburların dışkısından toplananlarda, otoburların dışkısından toplananlara nazaran daha yüksekti. Bu sonuçlar baskıyla ortaya çıkan mutasyonların altında yatan mekanizmanın doğal seçilim sayesinde şekillendiğini gösteriyor. Başka bir deyişle, bu mekanizma evrimleşmiş bir sistemdir.

I.M.: Hsp90 şaperonu ve maya prionlarına ne demeli? Zorlu koşullarda genetik varyasyonların üzerindeki örtüyü kaldırabileceklerini 7. Bölüm'de söylemiştiniz. Bunların evrimi hızlandırmak adına seçilimden geçtiğini gösteren deneysel bulgular mevcut mudur? Bunlar da evrimleşmeyi hızlandırabilir mi, yoksa bu da mı sadece bir yan etki?

M.E.: Bilmek çok zor. Evrimleşmeyi artıran işlevler ortaya nasıl çıkmış olursa olsun (muhtemelen yan etki olduklarından şüpheleniyoruz), baskı yaratan ve değişen koşullara uyum göstermeyi mümkün kılarlar. Birbirinden bağımsız yaratılmış, daha önce saklı olan genetik varyasyonların ortaya çıkardığı fenotip etkileri seçilime uğrayabilir. Soy seçiliminin varyasyonları saklama işlevinde bir rolü olabileceğini düşünüyoruz, fakat emin olamayız. Bunu ortaya çıkarmanın bir yolu, baskı altındaki ortamda çok miktarda Hsp90 üreten bir soy yaratıp (belki de bakterilere baskıyla harekete geçen, fazladan Hsp90 geni vererek) baskı şartlarında normal hücrelerle aralarındaki rekabete bakmak olabilir.[23] Benzer şekilde, [PSI$^+$] prion yapısını oluşturan soylar ile oluşturamayanları alıp baskı yaratan ve değişken bir ortamda nesiller boyunca aralarındaki rekabetin gidişatını seyretmek bilgilendirici olabilir.[24] Varyasyonları gün ışığına çıkarma yetisi olan soylar diğerlerinden daha başarılı olursa, bu özelliğin evrimsel bir önemi olduğu yönündeki görüş destek bulmuş sayılır, çünkü bu özellik baskı koşullarında genetik değişimi körüklemektedir. Belirtmeye gerek yok, böyle bir deney evrimleşebilmenin evrimi sorusuna genel ve net bir yanıt vermeyecektir.

---

[23] Eaglestone ve arkadaşları "Translation termination efficiency can be regulated in *Saccharomyces cerevisiae* by environmental stress through a prion-mediated mechanism" (1999) adlı makalelerinde baskı koşullarında prion varyantı [PSI$^+$] molekülüne sahip maya hücrelerinin nispeten yüksek bir çoğalma hızı olduğunu gösterirler.

[24] Kanalize olmayı engelleyici etkenler olan Hsp90 ile [PSI$^+$] moleküllerinin evrimleşebilmekteki rolüyle ilgili farklı görüşler için bkz. Dickinson ve Seger, "Cause and effect in evolution", 1999; Dover, "Results may not fit well with current theories...", 2000; Lindquist,"...but yeast prion offers clues about evolution", 2000; Partridge ve Barton, "Evolving evolvability", 2000. Masel ve Bergman "The evolution of the evolvability properties of the yeast prion [PSI$^+$]" (2003) adlı yazılarında prion oluşturma yeteneğinin muhtemelen evrimleşebilmenin seçiliminin bir sonucu olduğunu iddia ederler. Onların kurdukları matematik modelleri, çevre şartları bir milyon yılda bir dur kodonlarının atlanmasıyla adaptasyonlar çıktığı sürece, prion oluşturma yeteneğine sahip maya soylarının seçilimde avantajlı olacağını gösterir.

I.M.: Zorlu koşullarda organizmaların kalıtsal varyasyonlar yaratma yetisi evrim sırasında kesinlikle bir önem taşımış olmalı. Baskı unsuru hem varyasyonları tetikliyor hem de saklı varyasyonları açığa çıkarıyorsa, hızlı uyumsal evrimden, hatta yeni türlerin ortaya çıkmasından bile büyük oranda sorumlu olamaz mı?

M.E.: Elde deneysel bulgular olmasa da, baskı unsurunun çok önemli olduğuna inanıyoruz. Belki de Belyaev'in evcilleştirme konusunda yaptığı çalışmadan bazı ipuçları elde edebiliriz. Hatırlayacağın gibi Belyaev, gümüş kürklü tilkilerle çalışan Rus biyologdu. Evcil hayvanlarımızdaki son derece hızlı değişimlerin, evcilleştirme baskısının seçilime uğrayabilecek yeni varyasyonlara yol açmasından kaynaklandığına inanıyordu.[25]

I.M.: Bir dakika, orada dur un! Yabani hayvanları evcilleştirmek ve onlardan döl almak bu hayvanların üzerlerinde kesinlikle baskı yaratır ve bunu doğada gerçekleşen bir olayla ilintilendirmek aşırıya kaçmaktır!

M.E.: Biz öyle düşünmüyoruz. Aksine, kalıcı, baskı yaratan ve değişken koşulların birçok yeni türün ortaya çıkmasında payı olabileceğine inanıyoruz. Birkaç birey alışık olmadıkları koşullarda yaşamak zorunda oldukları yeni bir bölgeye gelirlerse, davranışları ve fizyolojileri aşırı baskıya maruz kalacaktır. Buradaki baskı unsuru, genetik değişim ile yeni çevreye uyumu artıracak epigenetik ve genetik varyasyonların ortaya çıkmasını tetikleyebilir. Toplum yalıtılmış bir şekilde kalırsa, bu adaptasyonların kazara ortaya çıkan bir yan ürünü yüzünden ana tür ile bu tür arasında bir üreme engeli kurulabilir. Bu durum çiftleşmeyi engelleyen farklılıklar yüzünden gerçekleşebilir, belki de Belyaev'in gümüş kürklü tilkileri ile köpeklerde olduğu gibi üreme döngülerindeki değişimler yüzünden meydana gelebilir. Ya da bireyler ana türle çiftleşirse, kromatin ile kromozom yapısını etkileyen genetik ve epigenetik farklar (bunlar da Belyaev'in gümüş kürklü tilkilerinde gözlenmişti) yüzünden doğru düzgün gelişmeyen ya da kısır olan yavrular doğabilir, çünkü mayoz bölünme ile üreme hücresi üretimi normal gidişinde seyretmez. Yeni türler muhtemelen farklı şekillerde ortaya çıkabilir, ancak kalıtsal epigenetik ve genetik varyasyonları harekete geçiren baskı belki de bunların oluşmasında çoğunlukla ana etkendi. Bize kalırsa, baskı yüzünden harekete geçen varyasyonlar uyumsal evrimde ve türleşmede çoğunlukla büyük öneme sahip olmuştur.

I.M.: Kimsenin elinde türleşmeyi doğrudan gösteren bulgular olmadığını söyleyeceğinizi bilsem de, elinizde hiç bulgu olmaması şanssızlık. EKS'lerin kö-

---

[25] Evcilleştirmenin evrim modeli olarak değeriyle ilgili görüşleri için bkz. Belyaev, "Destabilizing selection as a factor in domestication", 1979. Türleşmede baskı unsurlarının rolüne dair tartışmalar için bkz. Hoffman ve Parsons, *Extreme Environmental Change and Evolution*, 1997; Jablonka ve Lamb, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, 1995, 9. bölüm.

keni ile o çarpıcı evrimleşebilme konusunu terk etmeden önce son bir sorum var. EKS'lerin sayesinde, aynı genotipe sahip farklı fenotiplerin nesiller boyunca sürdürüldüğünü görüyoruz. O halde bu varyasyonların aktarımını, neden zamana yayılan fenotip esnekliğinin bir belirtisi olarak algılamayalım? Olaya bu şekilde bakmak, EKS'lerin kökeni ile evrimini anlamanıza yardımcı olmaz mı?

M.E.: Evet. Ara sıra bu şekilde düşünmek yararlıdır. Sadece EKS'ler için değil, aynı zamanda genetik olmayan diğer kalıtım sistemleri için de geçerlidir bu. Bütün bu sistemler, bireyden türeyen dölün hayatta kalma ve üreme yetilerini geliştirdikleri için seçilmiş ve gelişimin geçici olarak uzatılmış etkileri gibi görülebilir. İnsanlar anne etkisini, yani gelişimin bir sonraki nesile taşınan sonuçlarını çoğunlukla bu şekilde ele alırlar. Bunun ötesine geçip neden büyükbaba etkisi ya da büyük büyükbaba etkisi vesaire olarak ele alınmasın? Hepsi geçici esneklik olarak kabul edilebilir. Fakat bu atasal etkilere sadece bu şekilde bakmamak için iki sebep var. İlki, fenotip kalıtımını sadece geniş bir zaman aralığına yayılmış, gen bazlı gelişim esnekliği bağlamında görüyorsan, genetik olmayan kalıtım sisteminin özerkliğini ve diğer kalıtım sistemlerinin evrimine yaptığı etkiyi gözden kaçırabilirsin. Başka bir deyişle, Jaynus yaratıklarının ve tarbutniklerin gösterdiği evrim dikkatinden kaçabilir. Evrimin ilk aşamalarını, yani hayatın kökenlerini, bugün bildiğimiz şekliyle genlerden önce olup biteni düşünecek olursak, kendini sürdüren kimyasal döngüler ile yapısal kalıplara dayanan fenotip devamlılığının (muhtemelen de temelini kurmuşlardır) genetik sistemden önce var olması gerektiğini anlamamız, genetik bakış açısının hakim olmasına fırsat tanımamamız için ikinci nedendir. Bu konuya ayrıntılarıyla girmekten kaçındık, ancak insanların yaptığı çalışmalar ve oluşturdukları modeller, hayatın evriminin başlangıçta kendini yayan sistemlerin arasındaki etkileşimler içerdiği fikrini akla getiriyor; şimdi elimizde olsalar bu sistemlerin genetik bazlı olduğunu söyleyemeyiz.

I.M.: Ortaya koyduğunuz sebeplerden ilki benim için yeterliydi! Şimdi de toplumsal sistemlerde anlamadığım bir şeyi sormak istiyorum. Toplumsal öğrenme ve geleneklerin, toplumsal dikkatin, yani başkalarının yaptıklarını izlemenin evrimiyle ilintili olduğunu söylediniz. Fakat toplumsal dikkatin kendisi toplumsallaşmanın evriminin parçasıdır, öyle değil mi? Bu ikisini nasıl ayırabilirsiniz?

M.E.: Ayrılamaz ki. Biyolojide genellikle olduğu gibi, neden sonuç döngüsü (ya da tercihen helezonu) yüzünden toplumsal kaynaşmanın artmasını toplumsal dikkatteki artış izler, ya da tam tersi olur. Bizler burada toplumsal öğrenmenin, geleneklere giden evrimsel yol haritasını çıkarmaya çalışmıyoruz. Farklı gruplarda başka başka olacaktır, çünkü toplumsal kaynaşmaya giden her yol kendine özgüdür. Toplumsal dikkatin altını çizdik, çünkü toplumsal öğrenme için çok önemlidir, ancak onun daima toplumsal sistemlerin evrimini başlattığını iddia etmiyoruz.

I.M.: Benim dikkatimi maymun Kanzi çekti. Bu deneyler hakkında hiçbir

şey bilmiyorum, fakat Kanzi konuşamıyorsa ve konuşulanları anladığı kanısına sadece dille yapılan isteklere verdiği davranış tepkilerini göz önüne alarak ulaşıyorsak, işaretleri tıpkı insanlar gibi anladığına nasıl emin olabiliriz? Başka türlü anlıyor olabilir, belki dil veya simgelerle alakası olmayan bir şekilde algılıyordur. Bir çocukla aynı tepkiyi veriyor olsa bile belki de algılamaları farklıdır.

M.E.: Mantıklı bir soru, ayrıca Sue Savage-Rumbaugh ile arkadaşlarının Kanzi'yle elde ettiği sonuçların yorumlanmasında bu eleştiri sık sık dile getirilmiştir. Fakat Kanzi'nin çoğunlukla doğru tepki verdiği İngilizce cümlelerden bazı örneklere bakalım:

Git ve Rose'a kola getir
Rose'u oyuncak tavşanla kaşı.
Git ve buzdolabındaki oyuncak köpeği getir.
Oyuncak tavşana tatlı patates yedirebilir misin?
Havuçları dışarı çıkar.
Dışarı çık ve havuçları bul.
Kolayı limonataya dök.
Limonatayı kolaya dök.

Bunlar Kanzi ile bir insan çocuğunu sınamak için kullanılan 600'ü aşkın cümlenin sadece sekiz tanesi.[26] Dediğimiz gibi, Kanzi, iki buçuk yaşındaki çocuktan birazcık daha iyi bir performans gösterdi. İki küçüğün de hataları birbirine benziyordu, genelde bir kelimeyi yanlış anladıkları için hata yapıyorlardı. Söylemeye çalıştığımız, bir hayvan ördek gibi görülüyor, ördek gibi vaklıyor ve yürüyorsa, bizce tersi ispatlanana dek o bir ördektir. Kanzi sanki İngilizce kelime dizimini anlıyor, cümle içinde yanına gelen diğer kelimelere bakarak aynı kelimenin farklı anlamlarını ayırabiliyordu. Hatta yeni kelime kombinasyonları üretebiliyor ve daha önce duymadığı kombinasyonları anlayabiliyordu, çünkü doğru tepki verdiği 600'ü aşkın cümlenin çoğu onun için yeni bir kombinasyondu. Geleceğe dair eylemlere ve hayali olaylara atıfta bulunuyordu. Bu dili anlamak, kullanmak değilse, eleştirenler daha ikna edici açıklamalarla ortaya çıkmalı, uygun ve adil testler önermeliler. Kuyruksuz maymunların dili anlayamadığıyla ilgili önceki duruşun genel savı ile bu yüzden ne yaparlarsa yapsınlar dil değildir demek bilimde işe yaramaz. Kanıtlama yükünün bunu eleştirenlerin omuzunda olduğunu düşünüyoruz.

I.M.: O halde bana bonoboların, muhtemelen diğer büyük kuyruksuz maymunların da simgeleri anlayacak zekâya nasıl ulaştıklarını anlatabilirsiniz. Bu, doğada asla yapmadıkları bir şeydir. Belki de büyük evrimsel sıçrama simge kullanan insanlarla simgeleri kullanmayan kuyruksuz maymunlar

[26] Kanzi'nin dili anlamasıyla ilgili örnek Savage-Rumbaugh ve Rumbaugh'nun "The emergence of language" (1993) adlı yazısından alınmıştır.

arasında değil, simgeleri anlama ve bunlarla haberleşme potansiyeline sahip büyük kuyruksuz maymunlar ile hayvanlar dünyasının bu yetenekten yoksun geri kalanı arasındadır.

M.E.: Öne sürdüğümüz gibi, büyük kuyruksuz maymunların sofistike toplumsal ve ekolojik zekâları, kontrollü iletişim işaretleri üreten uygun bir sistem ve kültürel evrim ile birleştiğinde, muhtemelen basit bir simgesel sistem ortaya çıkmaktadır. Fakat istemli üretilen, hatırlanabilir, ayrık ve kullanımı kolay iletişim işaretleri gibi, bunlardan oluşan bir kültürel sistemin evrimleşmesi de önemsiz değildir. İşaretler sistemi mevcutsa, ki Kanzi'den bu işaretlerin ciddi bir eğitim olmaksızın kendiliğinden öğrenilebildiğini biliyoruz, sebebi muhtemelen yavruların gelişen beyninin sahip olduğu büyük esnekliktir. O halde simgesel iletişime giden yolda ana engellerin (bunlar aynı zamanda büyük engellerdir) üretim sisteminin evrimi ile kültürel evrimi itekleyen koşullar olduğunu sanıyoruz. Gerekli olan, jestlerin ve seslerin istemli kontrol edildiği bir üretim sistemi, aynı zamanda jestler ile seslerden oluşan bu işaretleri çok amaçlı kullanılabilecek önemli, gelenekselleşmiş ve karmaşık toplumsal araçlara çevirecek bir kültürel evrimdir. Bonobolarda ve diğer büyük kuyruksuz maymunlarda (muhtemelen yunuslar ve balinalarda da) kendilerine gösterilen simgeleri öğrenme ve anlama yeteneklerinin nasıl evrimleştiği yanıtlanması zor bir sorudur. İletişim kurmak için büyük bir motivasyona sahip toplumsal hayvan yavrusunun büyük beyni, sanki bir zamanlar sanıldığından çok daha büyük bir potansiyel barındırmaktadır. Daha genel hatlarla düşünecek olursak, her hayvanın elinde tuttuğu ihtimaller göründüğünden fazladır, çünkü her yapının birçok farklı kullanımı söz konusu olabilir. İnsanlar aya uçabilir ve bonobolar da temel ingilizceyi anlayabilir.

I.M.: Bu dediğiniz çok belirsiz, fakat farklı hayvanlarda beyindeki ince ayrıntılara, toplumsal sisteme, toplumsal ilişkilere, ekolojik fırsatlara vesaireye bağlı olarak simgesel iletişim potansiyelinin farklılık göstereceğini söyleyeceksiniz sanırım. O halde şimdilik bunu bir kenara bırakalım, evrim dağınızla ilgilenelim. Bu dağ birçok soruyu akla getiriyor, özellikle de çokhücrelilerin ortaya çıkışından öncesi, dağın geniş alt kısmı. Epigenetik kalıtımın evrimin en başından itibaren görev aldığını söylediniz, fakat günümüzdeki hücreleri oluşturan en baştaki geçişlerde bunun ne işi var? Evrimin ilk dönemlerinin ana başlıklarınızdan biri olmadığını biliyorum, fakat bana bir örnek gösterin!

M.E.: Sana en açık örneği vereceğiz. Kromozomların evrimini düşün. Maynard Smith ile Szathmáry bağımsız genlerin birleşmesini seçilimin nasıl öne çıkardığı konusunda ikna edici bir açıklama ortaya koydular, fakat bu açıklama günümüz hücrelerinde gördüğümüz kromozomların evrimini açıklayacak kadar ileri gitmiyor.[27] Genleri bitiştirmeye devam edersen, sonunda çok uzun

[27] Kromozomların kökeniyle ilgili görüşleri için bkz. Maynard Smith ile Szathmáry, *The*

bir DNA molekülü elde edersin. Bu molekül hücre içinde öyle bir paketlenmeli ki düzenli kopyalanması mümkün olmalı ve transkripsiyon için genlere de ulaşılabilmeli. DNA molekülleri için uygun destek, koruma, bağlanma sistemleri gereklidir ve evrim sırasında muhtemelen çeşitli proteinler bu işlevler için seçilip değişime uğramıştır. DNA paketlemesinin, hücre bölünmesinin hemen ertesinde gen faaliyetlerinin tekrar eski haline getirilmesiyle uyumlu oluşunun kritik bir nokta olduğuna inanıyoruz, yani güvenilir ve kopyalanabilir bir tür kromatin işaretleme sistemi mevcut olmalıydı. Kromozom evriminin bu yönüyle ilgili pek bir bilgi yok, yine de kromozomların evrimini anlamak istiyorsak açıkçası bu çok önemlidir. Ökaryotların kromozomlarında histonlar, bir sürü özelleşmiş kromatin proteini bulunur, ayrıca DNA dizileri ile EKS'lerin birlikte evrimleşmiş olması gerektiği fazlasıyla açıktır.

I.M.: Evrim dağıyla ilgili, nispeten farklı başka bir sorum var. Dağınız evrimin zamanla ilerlediği izlenimini net bir biçimde uyandırıyor: Organizmalar daha çok sayıda kalıtım sistemiyle meydana geliyor, yapılan bilinçli tahminlerin karmaşıklığı artıyor, yaratıklar karmaşıklaşıyor. 8. Bölüm'deki dil sarmalı resmi de benzer bir görüş ortaya koyan ve doğrusal ilerleme anlatan bir resimdi. Bunun nispeten modası geçmiş bir görüş olduğunu sanıyordum. Biyoloji çevrelerinde evrimsel ilerlemeden bahsetmek bugünlerde uygunsuz düşmüyor mu?

M.E.: Yalnızca ilerleme evrimin amacı gibi gösterilirse. Bu ilerlemeci görüşün altına imzamızı atmıyoruz. Anlattığımız öykü bilgi sistemlerinin evrimini ve bunların yeni ortaya çıkan bireylerle ilgisini kapsıyordu; ki bu öykü evrimsel değişimin birçok farklı rotasından belirli birini anlatır. Belirli yollardan ilerledik, çünkü bunları diğerlerinden daha ilginç buluyoruz. Bununla birlikte, birçok alternatif seçenek mevcuttur, kimileri ters yönde gider, karmaşıktan (yani çokhücreliler) basite (tekhücre) doğru, kimi yollar da her türlü yöne dallanır.[28] Fakat, çoğu insanın da fark ettiği gibi, evrim yoluna mümkün olan en basit başlangıçtan girersen, bazı soylarda karmaşıklığın artması kaçınılmazdır. Yine de, bunun nerede, ne zaman ve nasıl gerçekleşeceği, ne tür bir karmaşıklık yaratacağı bilinemez. Aşina olduğumuz bilgi sistemlerinin bulunmadığı paralel bir dünyada gerçekleşen evrimi hayal edebiliriz. Örneğin Jaynus dünyamızda organizmaların merkezi sinir sistemi yoktu, yani davranışlarla bilgi aktarmıyorlardı. Hayali tarbutniklerimiz ise sanal varoluşlarına toplumsal öğrenme olmadan başlamışlardı, ayrıca simgesel sistemin olmadığı bir dünyayı düşlemek çok kolaydır. Sonuçta simge dediğin şey, gezegenimizde nispeten yenidir. Bilgi aktarım sistemlerinin karmaşıklığının, sayısının ve sofistikeliğinin birikerek artmasının evrimine ilgi duyduğumuz için özür dilememiz gerektiğini sanmıyoruz.

Major Transitions in Evolution, 1995, s. 114.

[28] Nitecki tarafından *Evolutionary Progress* (1988) adlı bir kitapta toparlanan makaleler evrimsel ilerlemenin felsefi, tarihî, biyolojik yönleri hakkında faydalı tartışmalar sunar.

I.M.: Son bir genel soru o zaman: kökenleri ne olursa olsun, Lamarckçı sistemler dediğiniz genetik olmayan sistemlerinizin evrimi, aynı zamanda evrimin evrimi hakkındadır, öyle değil mi?

M.E.: Evet. Bu kalıtım sistemleri Lamarckçı özellikleriyle birlikte ortaya çıktıklarından beri evrimi şekillendiriyorlar, evrimleşmek için yeni yollar açıyorlar, evrimin hızını artırıyorlar ve bazen de evrime yeni bir yön veriyorlar. Kalıtım sistemleri bu sonuca ulaşmak için ortaya çıkmamıştı, ama etkileri bu şekilde olmuştur. Bahsettiğimiz duruşu kabul etmek, kalıtımın tanımını tekrar değerlendirmek ve evrim sorunlarına yaklaşımımızı değiştirmek anlamına gelir. Dört boyut görüşünün çeşitli ve birçok yansıması vardır. Bunların bir kısmını soru-yanıt şeklindeki son bölümde ele alacağız. Kitabımızın ana mesajı, düşündüklerini özetleyerek bir işe başlamanın faydalı olduğudur. Bunu biz de başlangıç noktası olarak kabul etmeliyiz.

10 | SON BİR SÖYLEŞİ

I.M.: Kalıtımın harikalar dünyasında beni epey dolaştırdınız, bahsedilen her konuya tekrar girecek değilim. Bunun yerine savınızın özüne, kitabın başında, önsözde ortaya koyduğunuz iddialara değinmek istiyorum. İlk iddianız kalıtımda genlerden başka ögeler de olduğuydu. Herhangi birinin buna karşı çıkacağını sanmam, epigenetik varyasyonlar (ki biyolog olmayan çoğu insan bunları duymamıştır) konusunda bile itiraz gelmez. Sonraki iddianız bireyler arasındaki kalıtsal farklılıklardan bazılarının rastlantısal olmadığıydı. Buna da karşı çıkmak zordur: açıktır ki kalıtsal varyasyonlar birçok şekilde ortaya çıkabilir. Kimileri kesinlikle kazara oluşmuştur, fakat çoğu varyasyonun oluşma sebebi organizmaların, ne zaman, nerede, hangi cins varyasyonların ortaya çıkacağını belirleyen sistemler evrimleştirmesidir. Biyologlar, gen mutasyonları gelişigüzel mi, yoksa değil mi gibi sorulara kaçamak cevaplar verebilir, fakat kimsenin epigenetik ile kültürel farkların rasgele olmamasına itiraz edeceğini sanmıyorum. Sizin dilinizle söylersek, bilinçli tahminlere yol açan birçok farklı direktifli süreç vardır. Bu neredeyse kaçınılmaz olarak bir sonraki iddianızın, yani edinilmiş bilginin kalıtımla aktarılabileceği iddiasının geçerli olması gerektiği anlamına gelir. Evrim biyologlarının "edinilmiş" bir şeyin kalıtımla aktarılmasını kabullenmekte zorlandıklarını, çünkü bunun Lamarckçılıkla ilgisi bulunduğunu söylemiştiniz, fakat birinin kalkıp da tetiklenmiş veya öğrenilmiş epigenetik, kültürel varyasyonların aktarılamadığını ciddi ciddi öne sürdüğünü kafamda canlandırmakta zorlanıyorum. Bana kalırsa, edinilmiş bilginin kalıtımına karşı sürdürülen genel dava düşmelidir: edinilmiş bilginin *kalıtımı* söz konusu olduğu sürece, davanız ikna edicidir.

Şimdi evrim için gerçekten anlamlı, aynı zamanda çok da tartışmalı bir konuya geçelim. Evrimsel değişimin seçilim kadar direktiflerle de ortaya çıkabileceğinden bahsediyorum, önsözdeki son ana iddianız da buydu. Bu anlayış, evrim kuramı görüşünüzü, hâkim olan görüşten nispeten farklı kılıyor. Nasıl bir fark olduğunu birinci bölümde yaptığınız şeyi tekrarlayarak gösterebilirim. Darwin kuramının kimi tarihî dönüşümlerinden bazılarının ana özelliklerini öne çıkarmıştınız. Postmodern (yoksa postpostmodern mi?) Sentezinizin ana özelliklerini şöyle görüyorum:

- Kalıtım, genler ile diğer aktarılabilir biyokimyasal ve davranışsal ögeler aracılığıyla gerçekleşir.

- Kalıtsal varyasyonlar –yani genetik, epigenetik, davranışsal, simgesel varyasyonlar– gelişim sırasında oluşan kazalar ile direktifli süreçler sayesinde ortaya çıkar.
- Seçilim, üreme başarısını etkileyen değişken kalıtsal özellikleri geliştiren ögeler arasında görülür. Bu tür bir seçilim hücrelerin içinde, hücreler arasında, organizmalar arasında ve organizma gruplarının arasında görülebilir.

Ağırlığı kalıtımın epigenetik, davranışsal, simgesel boyutlarına verdiğiniz için, evrimsel değişimin genetik değişimleri beklemek zorunda olmadığı açık. Bunlar sonradan yetişebilir. Fenotip değişimleriyse çoğunlukla ilk önce ortaya çıkar.

Darvinciliğin bu yorumu evrim şablonlarına, süreçlerine nasıl bakacağımızı belirler. Bunlardan birkaçını gösterdiniz. Belki de en açık olanı, birden çok kalıtım sisteminin, rastlantısal olmayan varyasyonların sayesinde, çokhücreli canlılara geçiş ya da türleşmenin başlaması gibi evrimsel değişimler için başka açıklama seçeneklerinin mümkün olmasıdır. Fakat en büyük ilgiyi sizin Darvincilik yorumunuzda sözü edilen, evrimsel değişimin dinamikleriyle ilgili imalar çekiyor. Bu imalar evrimin çok hızlı olabileceğini söylüyor, çünkü tetiklenen bir değişim çoğunlukla tekrar tekrar ortaya çıkar ve birçok bireyde aynı anda oluşur; bu tür bir değişim büyük ihtimalle uyumsal bir öneme de sahiptir, çünkü zaten evrimleşmiş bir esneklikten gelmektedir. Seçilim olmasa bile, evrimleşmiş esneklik ağırlığını evrim yönüne doğru koyacaktır, çünkü tetiklenen varyasyonlar gelişigüzel değildir. Gördüğüm kadarıyla, yine de benimsediğiniz Darvincilik yorumunun en önemli imalarından biri, hayat koşulları köklü bir değişime uğradığında, yığınla her türlü kalıtsal varyasyonun harekete geçirilmesidir. Genom, epigenom, kültürel sistem (varsa) yeniden şekillendirilebilir, sonuçta fenotipin birçok özelliğinde hızlı evrimsel değişimler görülebilir.

Görüşlerinizin bu özeti etraflı sayılmaz, biliyorum, fakat iddialarınızın adil bir özeti olduğunu umarım. Başarabilmiş miyim?

M.E.: Evet, yine de bu özete incelik kazandırma dürtüsüne karşı koymamız gerekiyor, akademiden gelen bir alışkanlık işte.

I.M.: Güzel. O halde bazı genel maddelere döneyim. Dört boyutlu görüşünüzün beni özellikle ilgilendiren üç yönü var. Ben basit bir insanım; bu yaklaşımın tıp, tarım ve çevrede, yani insanları ilgilendiren meselelerde ne gibi farklar yaratacağını duymak isterdim. Biyolojinin dışında kalan dünyadaki etkilerinden birazını dile getirdiniz, fakat hepsini benim için toparlamanızı istiyorum. Felsefeyi severim, bu yüzden de görüş açınızın biyoloji düşüncesi ve biyoloji felsefesini ilgilendiren meselelerde ne tür farklar yarattığını bana anlatabilirsiniz. Son olarak da yaklaşımınızın ahlak açısında nasıl farklar doğuracağını bilmek istiyorum. Bu konudan kaçmamalısınız. Fakat günlük hayattaki etkilerinden bahsetmeden önce, biyoloji alanından meslektaşlarınızla görüşleriniz hakkında konuşurken en fazla ne gibi itirazlarla karşılaştığınızı da bilmek istiyorum,

ki aynı soruların tekrar tekrar sorulduğuna eminim.

M.E.: Evet, öyle. Genelde dört soru yöneltiliyor. Fakat bunlara gelmeden önce, çok daha genel bir meseleden bahsetmeliyiz. Bu durum her zaman açıkça belirtilmemiştir ve bize sorulan sorularla da ancak kısmen konu edilir, fakat yine de biyologların söylediğimiz şeylere dair en temel sorunu budur. Zaten söylemiştin, çoğu biyolog bir kalıtım sistemi yerine dört tane olmasını kolaylıkla kabul ediyor; tüm kalıtsal varyantların kökeninde gelişigüzel olmadığını, hepsinin körlemesine gerçekleşen bir kopyalama süreciyle aktarılmadığım kabul etmeye de hazırlar. Öne çıkan nokta bunun Lamarckçılık anlamına gelmesidir, yani konu evrimsel süreçleri yorumlama şeklimizde yarattığı değişikliktir. Gelişimin ve öğrenmenin varyasyonların yaratılıp aktarımına etkisi varsa, evrimsel değişimin nedenlerini anlamak için bunların nasıl çalıştığım bilmemiz gerekiyor; ama birçok biyolog bu durumu fark etmek konusunda isteksiz davranmakta. Bütün kalıtsal varyasyonların aslında hata olan ya da hataymış gibi muamele gören şeylerden kaynaklandığını varsaymak mümkün olduğu sürece, evrimsel adaptasyonlara şeklini veren varyasyonların kökeni, konuyla ilgisiz olarak değerlendirilip görmezden gelinebildi: Adaptasyon çalışmalarının merkezinde tek başına seçilim vardı. Bununla birlikte, daha geniş bir kalıtım görüşüne sahip olup aktarılabilir bilgideki tüm değişimlerin kazara ortaya çıkmadığının kabullenilmesiyle, artık yalnızca seçilime odaklanmak mantıklı değildir. Adaptasyonu anlamak için, varyasyonların yaratılma ve aktarımındaki direktifli süreçler ile bunların seçilimle etkileşimi de incelenmeli. Kimi biyologlar bunu kabul etmekte zorlanıyorlar.

I.M.: Bu zorluk, size sorulan sorularla bağlantılı mı?

M.E.: Dolaylı olarak. İlk soru neredeyse her bire bir konuşmadan sonra gelen bir sorudur ve "fakat yine de her şey genlerde olup bitiyor, değil mi?" sorusunun uzun versiyonudur diyebiliriz. İddiaya göre, proteinleri yapan ve kontrol eden şey genler olduğu için –ya da genler en azından proteinleri etkiledikleri için– proteinlerin üretimi ve bunların yer aldığı etkileşimlerin meydana gelmesi (bunun üst seviyesindeki bütün organizasyonların oluşumu da), kalıtım ve evrim düşüncesi genlere indirgenmektedir. Bu soru yüzünden adeta bir mantra okur gibi, DNA varyasyonlarına bağlı olmayan kalıtsal varyasyonlardan bahsettiğimizi tekrarlayıp duruyoruz. Kimi insanlar esneyen lastik bir bant gibi davranıyor, biz konuşurken savlarımızı anlıyor, fakat bir süre sonra dönüp o soruyu tekrar soruyorlar: "neden hepsi genlere indirgenmiyor?" Bu sebepten Jaynus yaratıklarının ve tarbutniklerin öyküsünü anlattık. Bir genotipi, hatta epigenotipi "dondursak" bile ilginç kalıtım ve evrim olayları gerçekleşecektir. Mantramızdan tekrar tekrar bahsederken sıkıldıysan, özür dileriz, fakat bunu yapmamızın sebebini üstte anlattık. Lastik bant sendromundan korkmuştuk.

I.M.: Biyolog olmadığım için belki bu hastalığa dirençliyim! Ama aklımda dört boyut görüşünüze karşı daha ilginç bir itiraz var. Ki bu itiraz da şimdi

bahsettiğiniz itirazın aslında ayna görüntüsüdür. Bence birbirinden ayrılmayacak şeyleri ayırıyorsunuz. Gelişimin genetik, epigetik ve davranışsal özelliklerini birbirlerinden ayırmak mantıksızdır. Genler her zaman için mutlaka gerekli olacaklardır. Epigenetik de temel bir ögedir – her şey bir yana gen anlatımının kontrolü söz konusu. Ayrıca canlı çeşitli davranışlara sahipse, bunlar da çok önemlidir. Ama siz bir ayrım yapıyor ve sonra da onu somutlaştırıyorsunuz.

M.E.: Elbette canlılar ve işleyen organizmalardaki organizasyon seviyelerini birbirlerinden ayıramazsın. Fakat farklı organizasyon seviyelerinde bulunan kalıtsal varyasyonların arasındaki ayrımı belirleyebilirsin. Bu yüzden kalıtım ile evrimin farklı boyutları arasında ayrım yapabilirsin. Eğer gelişen ve birbirleriyle etkileşim içinde olan canlıları incelerken, bir yandan da süregiden bu gelişim süreciyle ilgili sorular sorarsan, o zaman elbette bunları ayıramazsın.

I.M.: Karşılaştığınız diğer itirazlar nelerdir?

M.E.: İkincisi nispeten epigenetik kalıtım sistemlerine özgüdür. Birçok insan epigenetik kalıtımın, evrim ve kalıtım düşüncesini anlamak için önemsiz olduğunu, kalıtsal epigenetik varyasyonların büyük morfolojik etkilerinin bulunmadığını iddia ederler.

I.M.: Oysa bunlar iki ayrı konu, öyle değil mi? Epigenetik etkilerin ölçeği beni tatmin etmişti. *Linaria* örneği, yani canavara benzeyen çiçek varyantı, açıkçası köklü, doğasında da morfolojik bir değişimdi, ayrıca şu zavallı obez sarı fareler de oldukça ikna ediciydi. 4. Bölüm'de, aktarılan başka epigenetik varyantlar da olduğunu söylediniz, fakat daha fazla örnek görmeye gerçekten ihtiyaç duymuyorum. Bana gereken şey, epigenetik varyantların seçiliminin evrimde gerçekten önemli olduğunu gösteren bulgular.

M.E.: Doğrudan bir bulguya sahip değiliz, fakat bunun aranmaya değeceğine eminiz. Eleştirmenler bunu yapmanın bir anlamı olmadığını düşünüyor. Farkımız burada. Temel biyoloji ilkelerinden, şimdiye kadar bulunanlara dayanarak yapılan tahminlerden yola çıkarak, eldekilerden çok daha fazla epigenetik kalıtım örneği olduğuna inanıyoruz. İnsanlar bu konuda çalışmaya daha yeni yeni başladılar. Çok daha fazlasının bulunacağını tahmin ediyoruz, özellikle bitkilerde, basit canlılarda, ama sadece bunlarda değil. Şu sarı farelere bir göz atalım; bunlar muhtemelen buzdağının sadece görünen kısmıdır. Artık birçok organizma genomunun DNA dizisini biliyoruz, çeşitli bilimciler metillenme veya kromatin yapısının başka özellikleri üzerinde çalışıyorlar ve biz de onların büyük miktarda varyasyon bulunacağına ikna olmuş durumdayız. Rastlantısal ve tetiklenmiş birçok epimutasyon muhtemelen sadece kısa ömürlü bir etkiye sahip olacaktır, fakat bir kısmı da kalıtımla aktarılacaktır, her ne kadar kalıcılıkları farklı olsa da. Esas mesele epigenetik varyantların var olması, bunların fenotip özelliklerinin kalıtımının da temelini oluşturmalarıdır, bunlardan bazıları tipik Mendel kalıtımına uymazsa da uymasın. Bu yüzden epigenetik varyantların incelenmesi gerekir. Epigenetik boyutta kalıtım varsa, o boyutta evrim de vardır.

I.M.: Üçüncü itirazın ne olduğunu tahmin edebilir miyim? İnsanlar görüşünüzün karmakarışık olmasından şikâyetçi değiller mi? Genlere indirgenmiş bir evrimi anlamak daha kolay ve gen temelli modeller aslında birçok konuyu kapsıyor diyebilir miyiz? Bu basitleştirme gerçekten işe yarayacak modelleri ortaya çıkarabilir, oysa karmaşıklık araştırmaları felce uğratmaz mı?

M.E.: Hayır, en çok karşılaştığımız itirazlardan üçüncüsü bu değil. Bunu da duyduk, ama dile getiren fazla olmadı. Yine de yanıtlayalım, çünkü sordun artık. Basitleştirmek iyidir, fakat doğru yapılmalı. Sadece tek bir alet, diyelim ki bıçak kullanarak sandalye yapabilirsin, fakat aynı zamanda testere, çekiç, keski de kullanırsan işin kolaylaşır. Tek alet yerine dört aleti kullanmayı öğrenmek çok daha zorlayıcı olabilir, fakat sandalye yaparken çok daha rahat edersin, daha iyi sandalyeler yaparsın; üstelik bıçakla yapamayacağın eşyalar da imal edebilirsin. İnsanlar bir zamanlar hayvanların işleyişini mekanik ilkelerle birlikte anatomik yapılarına dayanarak açıklamaya çalışmıştı, fakat umarız sen de katılırsın ki, devreye biyokimya girdikten sonra bu çaba bir anlama kavuştu. Bazı açılardan macerayı zorlaştırdı denebilir, çünkü aynı anda birçok şeyi hesaba katmamız gerekir, fakat biyokimya boyutunu eklemek işleri basitleştirdi, çünkü basit mekanikle açıklamanın çok zor olduğu eylemleri anlamak biyokimyanın yardımıyla epey kolaylaştı. Aynısı kalıtım ile evrim için de geçerlidir. Bir süre için insanlar sırtlarını gen temelli açıklamalara dayadılar, incelemek için seçtikleri olaylarda da işe yaradı bu yaklaşım. Fakat kalıtım daha ayrıntılı çalışıldıkça, her şeyi genlere dayandırarak açıklamak gittikçe zorlaştı. Yani genetik olmayan sistemlerin devreye girme zamanı geldi, çünkü kalıtımı bu şekilde değerlendirerek daha iyi sonuçlara ulaşabiliriz.

I.M.: O zaman en sık karşılaştığınız üçüncü itiraz nedir?

M.E.: Üçüncü itiraz şunun gibi bir şey: "Lamarckçılığın gerçekten var olduğunu gösterseydiniz ilginç olurdu, fakat göstermediniz. Sizin de kabul ettiğiniz gibi, incelikle yönlendirilmiş mutasyonlar için doğrudan bir bulgu yok, yorumlayıcı mutasyonlarınız da sadece Yeni Darvinci düşüncelerin bir uzantısıdır. Şimdiye kadar kimse Lamarckçı davranışı ve kültürel evrimi ciddi bir şekilde sorgulamadı, fakat gerçekten Lamarckçı bir süreç değildir bu, çünkü bilgide edinilmiş değişiklikler genlere doğrudan aktarılmaz."

I.M.: Yani?

M.E.: Söylediğimiz onca şeyden sonra bunu yanıtlamanın gerekli olmadığına inanmak isterdik. Öncelikle biyoloji ve kalıtım genlerle başlayıp genlerle bitmez. İkincisi, neyin Lamarckçı olup neyin olmadığı sorunlu bir söylemdir. 1. Bölüm'de söylemiştik, bugün kimsenin Darwin'in Darvinciliğine inanmaması gibi, Lamarck'ın Lamarckçılığına da inanılmıyor. Yine de bu terimler genel bir anlam kazandı. Bu terminolojiden kaçınabilirsin, fakat bunun bir bedeli vardır, çünkü bunu yaptığında kendini bir düşünce geleneğinden ve bu muğlak terim-

lerle ifade edilen genel ama önemli kavramlardan koparmış oluyorsun. Kimi eleştirmenlerin "Lamarckçılık" olarak addetmeye değer bulduğu Lamarckçılığın özgün bir yorumuna göre vücuttaki olaylar üreme hücrelerindeki DNA'yı doğrudan uyumsal bir şekilde etkiler. Bu, August Weismann'ın duruşuydu (her ne kadar DNA'dan haberi olmasa ve onun yerine "belirleyiciler" dese de), günümüzde de filozof David Hull aynı duruşu sergilemektedir.[1] Ona göre, yorumlayıcı mutasyonlar Lamarckçı kalıtım olayları değildir, çünkü tetiklenen değişimler DNA'dadır; edinilmiş epigenetik varyasyonların, yemek tercihindeki farklılıkların ve yeni davranış şekillerinin aktarımı da Lamarckçı olaylar değildir, çünkü fenotipten genotipe (ya da memotipe) bilgi aktarımını içermezler.

Geçmişteki ve günümüzdeki Lamarckçıların çoğu bu değerlendirmeye katılmazlar. Onlar genetik, epigenetik ya da davranışsal-kültürel olsun varyasyonların büyük bölümünün hedeflenmiş, yapılandırılmış ve insanoğlunun durumundaysa aynı zamanda geleceğe yönelik olduğunu kabul ederler. Bu gibi varyasyonlar nesilden nesile aktarıldığında, buna Lamarckçı kalıtım derler. Başka bir deyişle, kalıtım çevresel ve gelişimsel etkenler tarafından biçimlendirilecek kadar "yumuşak" ise "Lamarckçı" olarak değerlendirilir. Bizceyse Lamarck karşıtları, farklı iddiaları birbirine karıştırıyorlar. Lamarckçılar proteinden DNA'ya, üründen plana, tariften keke giden bilgi hakkında herhangi bir iddiada bulunmaz. Bunun gibi tersine işleyen bir yapının çok zor olduğu, çoğu durumda da mümkün olmayacağı konusunda Dawkins ile Hull'a katılıyoruz. Aynı zamanda Lamarckçılar kalıtım malzemesinin doğası hakkında da herhangi bir varsayım ileri sürmezler. Onlar kalıtsal olmuş uyumsal değişimlerin sadece doğal seçilimden değil, hayat koşullarına tepki olarak "akıllı tahminler" yürüten içsel (evrimleşmiş) sistemlerden de kaynaklandığını iddia ederler. Lamarckçılar, olup bitenden haberli bu tür varyasyon kaynaklarının, kalıtım ve evrim çalışmalarında önemli sonuçlar doğuracağını söylerler. Tüm mesele uzun süre kara bir leke gibi görülmüş olan Lamarckçılığın kötü şöhretidir ve çoğu insan herhangi bir Lamarckçı düşüncenin anlamsız olacağını varsayar. Sonuçta bilimsel anlamı olan herhangi bir şey, tanım gereği Lamarckçı değildir! İnsanlar çoğu zaman Lamarckçılığın tarihsel ve kuramsal yanlarını birbirine karıştırır. Umarız ki kitabımız bu anlayışı değiştirmeye yarar.

I.M.: Bunun olacağına hiç de emin değilim. Dil çok güçlü bir araçtır. Duruşunuzu "Lamarckçı" hatta "Darvinci-Lamarckçı" olarak belirleyerek kendi-

---

[1] Lamarckçılıktaki konumları için bkz. Weismann, *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*, 1893, 13. bölüm; Hull, "Taking memetics seriously: Memetics will be what we make of it", 2000. Bir biyoloğu Lamarckçı olarak yaftalamak hâlâ aşağılayıcı bir anlama gelse de, bunun değişmekte olduğu da görülüyor. Örneğin, genelde kabul görmüş ve "saygın" fikirleri yansıtan *Science* dergisinde çıkan Balter'ın "Was Lamarck just a little bit right?" (2000) adlı makalesinde, evrimin bazı yönlerinin Lamarckçı olabileceği temkinli bir şekilde kabul edilir.

nize kötülük ettiğinizi düşünüyorum. İnsanları görüşünüzün geçerli ve verimli olduğuna ikna etmek istiyorsanız, açıkça farkında olduğunuz gibi, insanların sizi kafası karışmış bir çift sersem olduğunuzu düşünmelerini sağlayacak bir terimi kullanmakta neden ısrar ediyorsunuz? Bu yüzden sizi dinlemeyi kesinlikle reddedeceklerdir. Yaptığınız şey önünde sonunda kuramlardan ve verilerden kendinize özgü bir karışım hazırlamak olduğu için, neden "Lamarckçılık" lafından tamamen uzak durmuyorsunuz. Görüşünüzün Lamarck'ın orijinal kuramlarıyla pek ilgisi yok, hatta XX. yüzyılın başında ortaya çıkan Lamarckçılığın kimi yorumlarına da oldukça uzak. Bunun yanı sıra insanların kafasını da karıştırıyor olabilirsiniz. Çoğu insan için Lamarckçılık ile Darvincilik uzlaşamaz iki görüştür. Ya bundan yanasındır ya da diğerinden. Siz geliyorsunuz, hem iyi birer Darvinci (bunda ısrar da ediyorsunuz!) hem de iyi birer Lamarckçı olduğunuzu söylüyorsunuz. Bu terimi bir kenara bırakmakla hiçbir şey kaybetmeyeceğinizi görmüyor musunuz? Bunda herhangi bir zarar göremiyorum, üstelik insanları ikna etmek için faydası olacağını da sanıyorum. Gözde felsefecinizin de iyi bildiği gibi, güzel söz söyleme sanatı önemsiz değildir.

M.E.: Aynı zamanda da günümüzde farklı anlamlarda kullanıldığı ve özgün anlamının bir kısmını kaybettiği için "Darvinciliği" de bırakmamızı ister miydin? Darvinciler, günümüzde evrimi açıklamak için doğal seçilimden daha fazlasını hesaba katmak gerektiğinin farkındalar. Örneğin Stephen Jay Gould, Gabby Dover gibi insanlar sağlam Darvinci olarak kabul edilir, fakat ikisinin de evrimde vurguladığı noktalar doğrudan doğal seçilime dayanmaz. Bugünün Darvinciliği doğal seçilim kuramıyla aynı anlama gelmez. Yani mevcut sorunlarına rağmen, ki bunların farkındayız, Lamarckçılık konusunda da daha açık görüşlü olmanın zamanı geldiğine inanıyoruz. Bu durumda biraz daha uzun olan bir terimin anlaşılması kolaylaşabilir, çünkü bu araştırma geleneği çok ilginçtir, her ne kadar işe yaramaz birçok şey barındırsa da (Darvincilik de dahil bir çok araştırma geleneğinde olduğu gibi), bundan bir şeyler öğrenebiliriz. Duruşumuzun tarihten silindiğini varsaymanın ya da düşüncelerimizi sadece Darvinci kaynaklardan beslemenin insanları yanlış yönlendireceğini düşünüyoruz.

I.M.: Buna katılmıyorum. Bence davanıza zarar veren bir terminoloji kullanmakta ısrar ediyorsunuz. Fakat seçiminiz kafanızı tuğla bir duvara çarpmaksa, bu sizin sorununuz. Neyse, biz devam edelim. En sık duyduğunuz dördüncü itiraz ya da soru nedir?

M.E.: Biz buna karşılaştırmalı soru diyoruz. Bir genel, bir de özelleşmiş versiyonu var. Genel soru şöyle: çeşitli kalıtım sistemlerinin göreli önemi nedir? Özelleşmiş versiyonuysa şu biçimdedir: İnsanlarda kültürün genler karşısındaki göreli önemi nedir ya da genetik varyantlarla karşılaştırıldığında epigenetik varyantlar bitkilerde ne kadar önemlidir?

I.M.: Bunu yanıtlar mısınız? Bağımsız birtakım ölçütler var mı?

M.E.: Bir yerde bu soru saçma. Belirli bir kalıtım sisteminin önemi, söz konusu özelliğe, değerlendirmeye alınan zaman aralığına, genetik ve sosyal toplum yapısına, ekolojik koşullara vesaireye bağlıdır. Bu soru genlerin mi yoksa çevrenin mi daha önemli olduğunu sormaya benzer. Sorunun genel hali tamamen anlamsız. İyi tanımlanmış örnekler için farklı kalıtım sistemlerinin etkisi hakkında tahmin yürütülemeyeceğini söylemiyoruz. Amerikalı matematikçi biyolog Marcus Feldman ve çalışma arkadaşları kültürel kalıtımın etkilerinin hesaba katmanın yollarını tasarladılar. Benzer endişeler Eva Kisdi ve Eva Jablonka'yı epigenetik kalıtımın etkilerinin nasıl ölçülebileceğini düşünmeye itti.[2]

I.M.: "Kalıtılabilirlik" diye bir ölçü olduğunu görüyorum. Bu ölçü insan varyasyonlarının ne kadarının genetik farklılıklarla belirlendiğini söylüyor olmalı. 2. Bölüm'de anlattığınız yenilik arama davranışı gibi birçok kişisel özelliğin kalıtılabilirliğinin %40 ila 50 civarında olduğunu okudum. Bu beni şaşırttı, çünkü beni inandırdığınız biçimde genlerin etkileşimi bu kadar karmaşıksa, hayat tarzına ve çocuğun yetiştirilme şekline bağlıysa, insanlardaki farkların genetik sebeplerinin daha az etkili olması beklenmelidir. Diğer aktarılabilir bilgi kaynakları hesaba katılmadığı için genetik bileşene dair tahminlerin abartıldığını düşünüyor musunuz?

M.E.: Evet, iddiamızın içinde bu da vardır. Fakat soruyu ayrıntılarıyla yanıtlamadan önce, kalıtılabilirliğin ne olduğunu açıklığa kavuşturmalıyız, çünkü bu terim son derece yanlış anlaşılıyor. Kalıtılabilirliğin biyolojide incelikli bir teknik anlamı vardır: belirli bir zamanda, belirli bir ortamda ve belirli bir toplumdaki bireylerin arasındaki genetik farklılıktan kaynaklanan belirli bir özelliğin görünür ve fenotipsel varyasyonlarının ölçüsüdür. Bireyin gelişimde genler ile çevre etkenlerinin göreli rollerinin ölçüsü değil, toplumun bir ölçüsüdür. Tarımda kullanmak, yani mahsul rekoltesi, süt üretimi vesaire gibi şeyleri incelemek üzere ortaya çıkarılmıştır, fakat artık maalesef çoğunlukla insan özellikleri için kullanılmaktadır. Bu değeri tahmin etmenin bir yolu yakın akrabaların birbirine ne kadar benzediğine bakmaktır. Tek ve çift yumurta ikizlerini, anne babalar ve çocukları, kuzenleri vesaireyi karşılaştırırsın. Çeşitli akrabaların arasındaki genetik ilişkiyi Mendel genetiğinin ilkelerinden dolayı bildiğin için, fenotip benzerliklerinden bütün varyasyonlardan ne kadarının genetik varyasyon olarak kabul edilebileceğini tahmin edebilirsin.

Bununla birlikte, kalıtılabilirliğin sabit olmayışının değeri anlaşılmalıdır: Bir özellik aynı genotipe sahip olsa bile değişken ortamlarda (burada varyas-

---

[2] Feldman ve Laland "Gene-culture coevolutionary theory" (1996) adlı yazılarında, IQ tahminlerinin, diğer davranışsal ve kişisel özelliklere yönelik tahminlerin kültürel kalıtımın hesaba katılmasıyla birlikte nasıl değiştiğini göstermişlerdir. Kisdi ve Jablonka (hazırlık aşamasında) epigenetik kalıtıma atfedilebilecek kalıtsal varyasyon bileşenini tahmin etmenin bir yolunu geliştirdiler.

yonların çoğu çevre etkenlerine atfedilir) düşük kalıtılabilirliğe, kararlı bir ortamdaysa yüksek kalıtılabilirliğe sahip olabilir. Özelliğin kalıtılabilirliği düşükse, bireyler arasında genetik farklılık olmadığı anlamı çıkarılmamalıdır, çünkü özellik sadece iyi kanalize edilmiş olabilir. Anlaşılması önemli başka bir şey ise akrabalar arasındaki yakın bağ yüzünden bir özelliğin kalıtılabilirliği yüksekse, bu, insanların aynı, hatta benzer olduğu anlamına gelmez! Anne babalar ve çocuklarda ölçülebilir kişilik özelliği değerleri yakından ilgili olabilir, yine de çok farklıdır, çünkü her çocuk, ölçümde anne babasının ortalamasının on puan üstündedir. Fakat % 40 ila 50 oranındaki kalıtılabilirlik iddialarına geri dönelim.[3]

Çoğu durumda, tüm kalıtsal varyasyonların genetik olduğu varsayılır. Bununla birlikte, hesaplamalara Feldman'ın önerdiği gibi bir kültürel kalıtım bileşeni dahil edilirse, kalıtılabilirlik değeri belirgin bir biçimde düşer. Epigenetik kalıtım dahil edildiğinde de aynısının geçerli olacağını varsayıyoruz. Aynı zamanda davranışsal kalıtımı da hesaba katmalısın, örneğin 5. Bölüm'de bahsettiğimiz kendini sürdüren doğum öncesi etkiler ve çocuk bakımının aktarılabilir etkileri gibi olanları. Kimi durumlarda "kalıtılabilirliğe" katkı yapan farklı kaynaklar arasında bir ayrım yapmak çok zor olabilir ve tahminleri birbirinden ayırma çabası da boşa çıkabilir. İnsanlar için yapılan kalıtılabilirlik tahminleri o kadar çok basitleştirilmiş varsayıma dayanır ki işe yaradıkları daima şüphelidir, fakat genetik olmayan kalıtımı hesaba katmayarak varyasyonlardaki genetik katkıyı epey abarttıklarına inanıyoruz. İşin özü, genetikçilerin kalıtılabilirlik tahminleri insanı yanlış yönlendirebilir, çünkü kalıtımda genlerden fazlası vardır.

I.M.: Fakat kalıtılabilirlik tahminleri kısıtlı olsa bile, tarım alanında hâlâ fiili önemleri vardır, belki epigenetik bileşenler hesaba katılsa daha da yararlı olabilir. O halde şimdi de yaklaşımınızın günlük hayattaki etkilerini biraz konu edelim mi. Simgesel ve genetik sistemlerin nasıl bir araya geldiğini, genetik mühendisliğinin kültürel uygulamalarıyla dünyamızı nasıl değiştirdiğini görebiliyorum, fakat bu nispeten sıra dışı buluşma noktasının ötesine bakarsak, dört boyut görüşü hayatlarımızda nasıl bir fark yaratır?

M.E.: Tam bir yanıt vermek çok zor, ancak ilk adımı atabiliriz. Elimizdeki azıcık bilgi şimdiden bazı apaçık ve oldukça köklü etkileri akla getiriyor. İşe tıp, yorumlayıcı mutasyonlar ve epigenetik varyasyonlarla başlayalım. Mikroorganizmalar zorlu koşullarda mutasyon hızını artıran sistemlere sahipse, o halde mikrop hastalıklarıyla mücadele ederken bu sistemler hedef alınabilir; yoksa bu silahlanma savaşını kaybedebiliriz. Örneğin bakterilere karşı tedaviler tasarlarken bakterileri öldüren ilaçlara ek olarak mutasyon yaratan sistemlerini engelleyen veya yok eden bir şey de katmalıyız, böylece hayatta kalan herhangi bir bakteri bu sistemleri harekete geçirip ilaca dirençli bir soy yaratamaz.

---

[3] Kalıtılabilirliğin ve bunun sınırlarının basit, makul bir anlatımı, özellikle de IQ meselesini ele alan bir tartışma için bkz. Rose ve arkadaşları, *Not In Our Genes: Biology, Ideology and Human Nature*, 1984, 5. bölüm.

EKS'lere gelince, önemlerinin anlaşılmaya başlandığı birkaç tıp alanını zaten saydık. Öncelikle, birçok kanser türünün, metillenme şablonu ile kromatin yapısının kimi özelliklerindeki değişimler gibi hücrelerin kalıtsal epigenetik modifikasyonlarıyla ilgili olduğu biliniyor. Bunu bilmek riskleri daha iyi değerlendirmeyi sağlayabilir ve daha başarılı tanılar konmasını mümkün kılabilir, ayrıca epigenetik değişimlerin geri alınma potansiyeli olduğu için, bazı kanser türlerine karşı daha yetkin engelleme, tedavi yöntemleri geliştirilebilir. İkinci olarak, epimutasyonlar kimi kalıtsal hastalıklarda etkin olabilir. Kalıtımdaki birtakım tuhaf örüntülerin damgalamadaki kusurlarla ilgisi olabileceğini biliyoruz ve insan genetikçileri de bunları incelemektedir, fakat kalıtsal epigenetik kusurların damgalanan genlerle kısıtlı olması pek olası değildir. 4. Bölüm'de bahsettiğimiz sarı fareler, transpozondan türemiş dizinin üzerindeki metil işareti yüzünden şeker hastalığı ve kanser konusunda kalıtsal bir yatkınlığa sahipti. Hastalıklarda etkili olan buna benzer kalıtsal epigenetik işaretlerin insanlarda da bulunacağı konusunda bahse girmeye hazırız, çünkü insan genomunda sağa sola dağılmış, transpozonlardan türemiş binlerce dizi var, bunlardan bazıları da gen faaliyetini etkileyen çeşitli epigenetik işaretler taşır. Bununla birlikte, çoğu epimutasyon muhtemelen sadece bireyi etkileyecek ve yayılmayacaktır, çünkü beden hücrelerinde ortaya çıkarlar. Tek yumurta ikizlerinin ara sıra fenotiplerinde büyük farklılıklar göstermesinin nedenlerinden biri bu olabilir.[4]

Üçüncü önemli alan, ki çok açık bir şekilde ortadadır; CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) ve *kuru* gibi prion hastalıklarıyla yapılan çalışmalardır. Dördüncü alan çevresel tıp ve salgın hastalıklardır; çünkü açlık ve kimi ilaç tedavileri (muhtemelen Thalidomide ilacı da) gibi çeşitli etkenlerin nesilden nesile geçen birtakım etkileri olduğu yönündeki bulgular artıyor. Kişinin beslenmesinin sadece çocuklarının sağlığını değil torunlarının sağlığını da etkilediği çoktan bilinen bir gerçektir. Bu, kadınlar için olduğu kadar erkekler için de geçerli. Hayvanlarla yapılan çalışmalar baskı ve hormon tedavilerinin birkaç nesil boyunca süren etkileri olduğu izlenimini uyandırmıştır. Salgın hastalıkları araştıran programlar ile tıbbi uygulamalar, bu tür bilgilere uyum göstermek zorundadır, böylece günahlarımızın ya da felaketlerimizin etkilerini gelecek nesillere aktarmaktan kaçınabiliriz. Önem taşıyan beşinci alan ise RNA müda-

---

[4] İnsan hastalıklarında kalıtsal epigenetik kusurların önemi için bkz. Holliday, "The inheritance of epigenetic defects", 1987 tarafından gösterilir. Kanserin epigenetik yönü için bkz. Verma ve arkadaşları, *Epigenetics in Cancer Prevention: Early Detection and Risk Assessment,* 2003. İnsan hastalıklarında damgalama kusurlarının rolü için bkz. Murphy ve Jirtle, "Imprinted genes as potential genetic and epigenetic toxicological targets", 2000. Dennis, "Altered states" (2003) adlı makalesinde tek yumurta ikizlerindeki farklara neden olma yolları da dahil, epigenetik varyasyonların insan hastalıklarındaki daha genel rolünü ele alırken; Jablonka ise "Epigenetic epidemiology" (2004) adlı yazısında epidemiyoloji için epigenetik kalıtımın önemini anlatır.

halesi çalışmalarıdır. Yapay RNA parçaları sayesinde hastalıklarla bağlantılı genleri susturabiliriz, bunlar söz konusu genlerin RNA'larını tanıyarak etkisiz hale getirir ve ardından genin kendisini kapatabilirler. Kuramsal olarak birçok virüs hastalığını ve kanseri bu şekilde tedavi edebilir, bunları en azından başlangıç aşamasında durdurabiliriz. Bu teknolojinin daha ilk günlerinde sayılırız, fakat temkinli bir iyimserliğimiz var.

I.M.: Beslenmenin nesilden nesile geçen etkileri hakkında söylediklerinizi korkutucu. Bu gerçekten doğruysa, toplumsal adaletsizliğin kökleri insanların atalarının gametlerinde ya da rahimlerinde olabilir. Baskı altında olan ya da kötü beslenen kişilerden türeyenler dezavantajlı doğuyorlar. Bilimciler bu tür konularda çalışıyor mu?

M.E.: Evet. Günümüzde bilimciler çeşitli baskı koşullarının uzun vadeli ve nesilden nesile geçen etkileriyle ilgili verileri düzenleyip inceliyorlar. Şükür ki bazı verilere zaten sahibiz, bunlar aslında başka amaçlar için toplanmıştı. Hamilelikleri sırasında yeterince beslenmeyen kadınların çocuklarının kalp ve şeker hastalıklarına daha yatkın olduğunu, başka sorunlardan da çektiklerini kısmen bu şekilde biliyoruz. Uzun vadeli ve nesiller boyunca aktarılan etkiler kesinlikle inceleniyor, fakat henüz ikinci nesilden sonrasına geçilmedi.[5] Fareler ve sıçanların kullanıldığı çalışmalardan sonraki nesillere bakmamız gerektiği fikri çıkabilir, her ne kadar şu an için bu zor olsa da. Atasal epigenetik durumun sürdürülmesi, yeni neslin hayatına epigenetik bir dezavantajla başlamaması için atanın başına gelen felaketi telafi edecek yöntemlerin gerekli olduğu anlamına gelmektedir. Atadan gelen zararlı işaretleri taşıyan bireylerin normal bir çevrede gelişmesi tek başına yeterli olmayabilir; bu insanların özel bir beslenme programına ya da epigenetik miraslarına karşı koyacak başka muamelelere tabi tutulmaları gerekebilir. Sarı farelerle yapılan türde çalışmaların bu kadar önemli olmasının nedeni budur; hatırlayacağın gibi bu çalışmada beslenme şartları epigenetik işaret taşıyan sarı renk alelinin gen anlatımını etkilemişti. Biyologlar için ilginç olan sadece sonuçlar değildir: salgın hastalıklarla ilgili

---

[5] İnsanların doğum öncesi deneyimlerinin uzun süreli etkileri için, Hollandalı ekibin açlıkla ilgili çalışmasında ortaya çıkan sonuçlar da dahil olmak üzere bkz. Barker, *Mothers, Babies and Health in Later Life*, 1998; Couzin, "Quirks of fetal environment felt decades later", 2002. İnsanlarda nesilden nesile babadan aktarılan etkilere yönelik bulgular ve bu bulguların genel açılımları için bkz. Kaati ve arkadaşları, "Cardiovascular and diabetes mortality determined by nutrition during parents' and grandparents' slow growth period", 2002; Pembrey, "Time to take epigenetic inheritance seriously", 2002. Thalidomide ilacının ileriki nesilleri etkileme ihtimali için bkz. Holliday, "The possibility of epigenetic transmission of defects induced by teratogens", 1998. Hayvanlarda nesilden nesile geçen etkileri gösteren ilk çalışmalar için bkz. Campbell ve Perkins, "Transgenerational effects of drug and hormonal treatments in mammals: A review of observations and ideas", 1988.

çalışmalarda ne tür olgulara bakılması gerektiğiyle de ilgileniyorlar.

Epigenetik kalıtımın diğer tıbbi yönleri üzerine de yapılmış çok sayıda çalışma vardır. İnsanlar kanserin epigenetiğini sıkı bir şekilde araştırıyor; prion hastalıkları daha önceki deli dana hastalığı çalışmalarından daha yoğun bir şekilde ele alınıyor; senin de düşünebileceğin gibi, RNAi'e yönelik yoğun bir araştırma yürütülüyor, çünkü bu işte ilaç şirketlerinin çıkarı var. İlaveten, biyoteknoloji firmaları insan dokularının metillenme haritasını çıkarıyor ve hastalık belirtisi olabilecek anormal metillenme şablonlarına tanı koyabilmeyi umuyorlar; böylece hastalığa yol açabilecek epigenetik işaretleri değiştiren ilaçlar bulabilecekler. Yani evet, çalışmalar kesinlikle başlatıldı, ölçeği de muhtemelen büyüyecek. Epigenetik mühendisliği çağı hemen kapımızda.[6]

I.M.: Peki, tarım ne olacak? Orada da dört boyut yaklaşımına gerek var mı?

M.E.: Elbette. Epigenetik kalıtımın tarımdaki önemi zaten yaygınlıkla kabul edilir, çünkü ürünleri geliştirmeyi hedef alan genetik mühendisliğinin başına çok dert açmıştır. Kalıtsal birçok epigenetik etki bu şekilde keşfedilmiştir: Yerleştirilen yabancı genler DNA metillemesi ya da RNAi tarafından etkisiz hale getirildi, böylece yararlı yabancı genlerin anlatımının sürekliliğinin sağlanması çabalarında bilimcilerin gözü korktu. Yine de sorunu aşacak yollar buldular. Olumlu yandan bakarsak, epigenetik varyasyonlardan bir kısmı çevre etkisiyle tetiklenebileceği için, bu tetikleyici etkilerden faydalanan tarım uygulamalarını devreye sokup, böylece "epigenetik mühendisliği" sayesinde tarım ürünlerini geliştirmek mümkün olabilir. Bunun için siRNA'lar muhteşem araçlar olacaktır, çünkü bilimciler yapay siRNA'larla istedikleri her geni susturabilirler.

Genetiğin ötesinde bakman gereken başka bir alan da klonlamadır. Klonlama tarım alanında daima önemli olmuştur. Aşılayarak yeni bir bitki üretmek hatırlanmayacak kadar eski zamanlara dayanır, kısa süre önce de tek hücreden bitki üretilmeye başlandı. Fakat bildiğin gibi, hayvanları klonlamakta daha az başarı elde edildi. Koyun Dolly yolu açtı, yetişkin hücrelerden klonlama yapmanın mümkün olduğunu gösterdi, fakat bu işlem hâlâ çok verimsiz ve ayrıca klonlanmış birçok hayvanda anormallikler gözleniyor. Bazı olaylarda bu anormalliklerin metilleme farklılıklarıyla bağlantılı olduğu biliniyor. Şimdiye kadar hiç kimse epigenetik işaretleri sıfırlamanın bir yolunu bulamadı, normal bir gelişim için bunu yapmak gereklidir oysa. Bu başarıldığında (ki bizce uzun sürmeyecektir), muazzam açılımları olacak ve bunlar tarımla da sınırlı kalmayacaktır. Bilimciler insanları klonlama yolunda ilk adımları attı bile, gerçi şükürler olsun ki amaçları sadece tedavi amacıyla kullanılacak embriyonik hücreler elde etmek, böylece kişinin kusurlu veya hasarlı dokuları yenisiyle değiştirilebilir. Hâlâ aşıl-

---

[6] RNAi teknolojisinin tıptaki potansiyel kullanımı ve RNAi'ye artan ticari ilgi için bkz. Check, "RNA to the rescue?", 2003. İnsan genomunun metillenme profilini çıkarmayı amaçlayan projeyle ilgili bilgi için bkz. www.epigenome.org.

ması gereken birçok sorun olduğunun farkındayız, özellikle de damgalamayla ilgili sorunlar var, muhtemelen şu an için bilmediğimiz sorunlar da çıkacaktır, fakat insan klonlanmasında işi sonuna dek götürmek imkânsız olmayabilir.[7]

I.M.: Bu ihtimal gözünüzü korkutmuyor mu? Ahlaki sorunlara ne diyeceksiniz?

M.E.: Zaten kamuoyunda yaygınlıkla tartışılıyor ve tartışılması da sağlıklı bir olaydır. Yasa koyucuların bu tartışmaları dinlediğinden emin olmalıyız. Bu teknolojiden para kazanmayı bekleyen bireylerin ya da şirketlerin baskılarına karşı direnilmeli. Şu an için ahlaki kabul görse bile (bundan şüpheliyiz), kişinin vücut hücrelerini kullanarak benzer bir birey klonlama çabaları bilimsel sorumsuzluk olacaktır. Çözüme kavuşturulmamış birçok biyolojik sorun hâlâ mevcut. Bununla birlikte, tedavi amaçlı klonlamanın uzun vadede büyük bir potansiyeli olduğunu düşünüyoruz, her ne kadar insanların çekincelerinin bulunduğunun farkında olsak da. Belki de bir zamanlar insanların organ nakline yüzünü ekşiterek baktıklarını hatırlamaya değer, fakat şimdi hepimiz bunu kabullenmiş durumdayız. Aynı kabullenme klonlamanın en azından kimi kullanımları için de gerçekleşecektir. Üstelik klonlama teknolojisi muhtemelen organ naklinden çok daha iyi olacaktır.

I.M.: İyimserliğinizden etkilendim! Peki, kalıtımın diğer boyutuna, davranışsal kalıtıma ne demeli? Bunun herhangi kullanım alanı var mı?

M.E.: Daha önce konu ettiğimiz bir ihtimal, belirli otlarla beslenen böceklerin damgalanması, böylece bu otların yayılmasının denetim altında tutulması olabilir. Belki de uygulanamaz, fakat bilimcilerin böceklerin beslenme tercihlerinin annelerinin beslenme alışkanlığı tarafından nasıl etkilendiğini kesinlikle bilmesi gerekiyor ve bu konu üzerinde de çalışıyorlar. Beslenme tercihlerinin aktarımı, böceklerin bir bitkiyi bırakıp diğeriyle beslenmeye bu kadar hızlı geçmelerinin sebeplerinden biri olabilir.

I.M.: Şimdi ekoloji alanına temas ettiniz, o halde söyleyin bana, görüşünüzün bu alandaki en bariz açılımları nedir? Örneğin çevreyi koruma ve biyoçeşitlilik meselelerinde ne gibi anlam çıkartabiliriz?

M.E.: Canlıların bir yere kadar kendi ortamlarını inşa ettiklerini defalarca tekrarladık. Çoğunlukla davranışsal ve simgesel sistemlerin ekolojik, sosyal nişleri kurmasından bahsettik, fakat bu işte EKS ile gelişim miraslarının da payı vardır. Kültürel evrimle başlayarak kısa bir özet geçelim. Hem hayvanlar hem de insanlarda kimi alışkanlıklar kendini sürdürüp yayar, çünkü aktarımlarını olanaklı kılan sosyokültürel bir çevre inşa ederler. Bunun en bariz ör-

---

[7] Klonlanmış embriyolarda sorunlu gelişime yol açan epigenetik programlama hataları için bkz. Solter, "Mammalian cloning: Advances and limitations", 2000; Rhind ve arkadaşları, "Human cloning: Can it be made safe?", 2003.

nekleri dildir ve kuşların ötüş lehçeleridir. Bunların öğrenilmesi gerekir, başka bireyler tarafından öğrenilmesi için de alıştırma yapılması zorunludur. Rastlantıyla ya da insanların zalimliği ve saplantılığı yüzünden çocuklar dille hiç karşılaşmadan gençlik yıllarına ulaşırsa, dili asla doğru düzgün öğrenemezler.[8] Dil konuşan normal bir toplumda, dil üzerinden iletişimin devam etmesi için normal bir gelişime ihtiyaç vardır. Dilin kullanılması tamamen imkânsız hale gelirse o dil kaybolur, nesli tükenir. Aynı şey kuşların ötüşleri için de geçerlidir.

Geleneklerin ve kültürün devam etmesi için kesintisiz bir şekilde toplumsal ve kültürel niş inşası gerekir, buna başka türlerle etkileşim içine girmek de dahil olabilir. Etrafta hiç fındık ağacı kalmazsa şempanzelerin fındık kabuğu kırma geleneği devam edemez. Benzer olarak, ortama rekabetçi yeni bir tür girerse, kuşların anne babalarından öğrendikleri beslenme alışkanlıkları değişebilir. Bu durum sonra başka türleri, hem aynı kaynak için rekabet edenleri hem de yırtıcıları etkileyebilir. Türler birlikte ortak bir niş inşa eder ve bunun devamlılığını sağlarlar. Bu türler arasında daima karmaşık bir etkileşim ağı vardır. Tropikal yağmur ormanları gibi yerlerde bunun çarpıcı örneklerine rastlayabilirsin, buradaki karşılıklı etkileşimin ulaştığı boyutlar insanı gerçekten çarpar. Uzman olmayan insanların uzaktan "ağaç" olarak gördükleri yapıya yakından bakınca aslında bunu bir araya toplanmış farklı bitkiler yığını olduğu anlaşılır, bu yığının içinde her türlü böcek, kuş, kurbağa vesaire yaşamaktadır. Görünür ve yakın etkileşim içinde olan yüzlerce tür vardır, bir bitkinin bitip diğerinin başladığı yeri tahmin etmek de çoğunlukla olanaksızdır. Üstelik bu sadece çıplak gözle görebildiğimiz kadarı, mikroskopik seviyede olanları hayal bile etmek neredeyse imkânsızdır. Ne tür etkileşimler olduğunu bilmiyoruz, ancak kalıbımızı basarız ki bu gibi toplulukların yaşamının devam etmesinde bitkilerin birbirlerinde kalıtsal değişimleri tetiklediği epigenetik kalıtım yer almaktadır.

I.M.: Yani bir türü yok ettiğimizde, tüm topluluğu mu yok ederiz?

M.E.: Asalakları ve ortakyaşamcılarıyla birlikte her organizma bir topluluktur. Amerikalı biyolog Lynn Margulis bu noktayı yıllardır vurguluyor.[9] Ancak bir türün yok olması yağmur ormanındaki o "ağacın" etkileşim ağını yıkmayabilir, bu ağaç genetik ağlar gibi oldukça sağlam olabilir. Konumuz o değil gerçi. Toplulukları tümüyle yok ediyoruz; toptan yıkım gerçekleştiriyoruz, mesele budur. Yağmur ormanlarını yok ederken, devasa, karmaşık ve muhteşem ekolojik ağları tarihten siliyoruz. Üstelik bunları sonsuza kadar yok etmiş oluyoruz.

---

[8] Çocukların dil ile karşılaşmadığında dil gelişiminin nasıl etkilendiğine yönelik en iyi bilinen örnek Genie'nin trajik hikâyesidir. Bu kız, bebeklik ile ergenliği arasında hiçbir insanla temas etmemiş ve konuşmamıştı. Bkz. Curtiss, *Genie: A Psycholinguistic Study of a Modern-day "Wild Child"*, 1977.

[9] Simbiyozun evrimdeki rolüyle görüşleri için bkz. Margulis, *Ortakyaşam Gezegeni: Evrime Yeni Bir Bakış*, 1998 [2001].

I.M.: Belki de hayvanların, bitkilerin tohumlarını, embriyolarını, DNA'larını dondurmalı ve ekolojik açıdan daha mantıklı, güzel bir gelecekte kullanmak üzere saklamalıyız. Tabi böyle bir gelecek olacaksa.

M.E.: Bu hiçbir işe yaramaz. O topluluğun yeniden inşa edilmesi gerekir. Genellikle bu topluluklar çok eskidir, geçmişe dair anıları da epigenetik ile davranışsal sistemlerde saklanır. Bu sistemler "kimliklerinin" ve kalıcılıklarının bir parçasıdır. Bu anıları donduramazsın: bunlar kullanımla yaşatılıp aktarılır, yani bu toplulukları bileşen parçalarından tekrar inşa edemezsin. Bir tarih, o tarihi taşıyan toplulukla birlikte yok olmuştur.

I.M.: Yani bir topluluğu yok ettiğimizde, üyelerinin tüm epigenetik ve davranışsal varyasyonlarını da yok ediyoruz. Fakat bu toplulukların kendilerini yeniden inşa edemeyeceklerine nasıl emin olabiliyorsunuz?

M.E.: Emin olabilmek için elimizde çok az bilgi var, fakat başka topluluklarda aynı genler ve aynı aleller başka kombinasyonlarla var olsalar bile, sahip oldukları epigenetik işaretler ve tarihsel miras kaybolmuş demektir. Bu daha çok bir kültürü ya da dili yok edip, o insanların DNA'ları hâlâ elimizde olduğu için bunların yeniden yaratılabileceği düşüncesiyle kendimizi teselli etmeye benzer. Saçma! DNA tek başına yetmez. Fenotipsel (sadece genotipsel değil) devamlılık da çok önemlidir. Neyin yeniden yaratılıp neyin yaratılamayacağını bilmiyoruz, fakat büyük miktarda bilginin sonsuza kadar kaybolacağı kesindir. İnsan tarihinde bunun çok iyi bilinen bazı örneklerine rastlamak mümkün. Bir tanesi Güney Pasifik'teki Paskalya adasıdır, insanlar bu bereketli tropikal cenneti her şeyiyle, geri dönülemez biçimde öyle sömürdüler ki birkaç yüzyıl içinde adanın bitkileri, hayvanları ve çarpıcı kültürü dünyadan tamamen silindi.[10] Bu örnekleri çoğaltmak mümkün. Kibirliyiz, hem de inanılmaz bir kibrimiz var. Ekosistemleri benzeri görülmemiş bir şekilde yok ediyoruz, yaptığımızın sonuçlarını önceden göremiyoruz bile.

I.M.: Farklı kalıtım sistemleri hakkında en ufak bir bilgim olmaksızın aynı vaazı ben de verebilirdim!

M.E.: Belki, fakat bu kalıtım sistemlerini göz önüne alırsan, eylemlerimizin etkisinin ne kadar geri alınamaz ve ne kadar zararlı olduğunu daha da açık bir şekilde görebilirsin. Canlı değişkenliğini ve çeşitliliğini düş gücümüzün de ötesinde yok ediyoruz, bu yıkım çoğunlukla çeşitliliğin genetik olmayan tarafında gerçekleşiyor, özellikle de tarihsel boyutunda. Toplulukların kalıcılığı buna bağlı olabilir. Soyu tehlike altında olan toplumsal hayvanları tekrar doğaya salmaya çalışıldığında bu daha net görülüyor. Bir grup hayvanı alıp genlerinin ne yapacaklarını söylemesini umarak doğal ortamlarına öylece bırakıvermek

[10] Paskalya adasındaki felaket için bkz. Daily, "Developing a scientific basis for managing Earth's life support systems", 1999.

çoğunlukla işe yaramaz. Ölürler. Doğaya kazandırma çalışmalarının başarısı için, hayvanat bahçeleri ve doğal parklar gibi doğal olmayan ortamlarda uzun süre yaşamış hayvanlara nasıl davranacakları, ne yiyecekleri ve hangi yırtıcılardan kaçacakları vesaire öğretilmelidir. Ancak o zaman işe yarayabilir. Fakat çoğu durumda bitkilere ya da hayvanlara ne "öğretmemiz" gerektiğini ve etkileşim ağlarını yeniden nasıl oluşturacağımızı bilemeyebiliriz.[11]

I.M.: Organizmaların ve çevrenin bu devasa etkileşim ağına dair izlenimi nereye kadar taşımayı düşünüyorsunuz? James Lovelock'un tüm gezegenimizin, yani Gaia'nın tek bir büyük birim, kendini yaşatıp besleyen canlı bir varlık olduğu görüşüne katılır mıydınız?

M.E.: Organizmalar ile çevreleri arasında kendini sürdüren, karmaşık ve henüz fazla anlaşılamamış etkileşim ağları olduğu, ayrıca genel anlamda canlıların gezegeni hayatın devam etmesine uygun bir şekilde inşa ettiği su götürmez. Gaia'yı canlı bir organizma olarak vasıflandırmamız gerekir mi? Kendini sürdüren küçük bir ekolojik sisteme organizma demeli miyiz? Bir varlığın canlı olması için kalıtım ve üreme sistemlerine sahip olması gerektiği görüşündeyseniz, o zaman Gaia ve kendini sürdüren ekolojik sistemler canlı değildir. Hayatın metabolik tanımını yeğliyorsanız ki buna göre bir varlık enerji ile madde akışının dinamik kontrolü sayesinde zaman içinde organizasyonunu devam ettiriyorsa canlıdır, o zaman Gaia ve kimi ekolojik topluluklar canlı olarak değerlendirilebilir. Bize göre Gaia'nın canlı veya cansız olduğuyla ilgili tartışmalar ne işe yarar ne de ilginçtir. Biz bu gezegenin uzun süre boyunca, yani milyarlarca yıldır canlılar için kendini sürdüren inanılmaz bir çevre sağlamasının çok önemli ve çok etkileyici olduğuna inanıyoruz. Yerküre üzerinde yaşam devam etti, çünkü yerkürenin sahip olduğu sistemler gezegenin ısısı ile atmosfer bileşenlerini kararlı bir halde tuttu, her ne kadar güneşin parlaklığı, dünyada yaşam üç milyar yıl önce başladığından beri %30 artmış olsa da. Bu inanılmaz dinamik kararlılık haline dikkat çeken Lovelock, önemli bir biyoloji sorusunu, yani küresel sistemin kendisini nasıl örgütlediği sorusunu vurgulamış oldu. Bu soruya henüz uygun yanıtlar bulamadık.[12]

I.M.: Epigenetik kalıtımla ilgili çalışmalarda çevreye dair bu endişeler güdülüyor mu? Gaia ya da küçük ölçekli ekoloji topluluklarıyla ilgili düşünceler

---

[11] Soyu tehlike altında olan kuş, memeli türlerinin doğal ortamlarına dönebilmesi için toplumsal öğrenmenin önemi için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000, 10. bölüm.

[12] Gaia hipotezini sahibinden duymak için bkz. Lovelock, *The Ages of Gaia: A Biography of Our Living Earth*, 2. edisyon, 1995. Lynn Margulis, *Ortakyaşam Gezegeni: Evrime Yeni Bir Bakış*, 1998 [2001] adlı eserinde bu görüşü kendisinin simbiyotik görüşüyle birleştirirken; Markoš da *Readers of the Book of Life: Contextualizing Developmental Evolutionary Biology* (2002) adlı kitabında Gaia'nın prokaryotlardaki önemli rolünü anlatır.

ve çalışmalar göz önüne alınıyor mu?

M.E.: Bildiğimiz kadarıyla pek değil. Türlerin ve toplulukların korunmasıyla ilgili birçok çalışmada (aslında bu çalışmalardan çok daha fazla konuşmalar yapılıyor) insanlar jeolojik ve biotik etkenlerin etkileşimini inceliyor, fakat epigenetik bakış açısından faydalanmıyorlar. Ekolojinin epigenetik tarafını çalışmak bir yana, sözü bile zar zor ediliyor. Yine de yakın gelecekte yeni bir alanın, yani epigenetik ekolojinin ortaya çıkmasını bekliyoruz. Ekolojik değişimlerin etkilerine bakıp çevreyi koruma politikalarının sonuçlarını tahmin etmeye çalışırken, şimdiye kadar insanlar genetik değişkenliğe odaklanıyordu. Doğal toplumlardaki kalıtsal epigenetik varyasyonlar üzerine hiç kimse bir çalışma yürütmedi. Yine de yanıtlarını bilmediğimiz birçok temel soru mevcuttur. Örneğin eşey kromozomu olmayan tipik bir kromozom ortalamada zamanının yüzde ellisini erkeklerde, yüzde ellisini dişilerde geçirse de, büyük bir toplumda farklı aktarım geçmişi olan kromozomların dağılımı söz konusudur. Sırf şansa birkaç kromozom nesiller boyunca sadece erkekler aracılığıyla aktarılacaktır, başkaları da sadece dişiler aracılığıyla, her ne kadar çoğu kromozom tek cinsiyette art arda en fazla birkaç nesil taşınacak olsa da.

Böylesi farklılıklar gösteren aktarım geçmişleri kromozom işaretlerini nasıl etkiler? Bu konuda gerçekten fikrimiz yok, fakat buna da, benzer sorulara da yanıt bulmamız gerek, çünkü o yanıt hem ekolojide hem de tıpta bir karşılık bulacaktır. Dediğimiz gibi, tıpçılar zaten hastalıkların epigenetik yönünü inceliyor, ayrıca İnsan Genomu Projesi'nin uyandırdığı ilginin bir parçası olan geleceğe dair umutların hepsinin tek başına DNA bilgisiyle karşılanamayacağının farkındalar. EKS'lerin tıbbi ve tarımsal açılımları o kadar bariz ki gittikçe daha fazla insan bu konu üzerinde çalışır oldu. Ekoloji açılımıysa göze o kadar batmıyor, çoğu insan için de bunun bir aciliyeti yok. İnsanlar, aşina olmadığımız çevre sorunlarını bir yana bırakın, farkında olduğumuz çevre sorunlarıyla bile başa çıkmak için hayat tarzlarını değiştirmeye gönülsüzler. Fakat temel çalışmalar bittiğinde, çevrenin korunmasında epigenetik kalıtımın önemi anlaşılacaktır. Bu sadece bir zaman meselesi.

I.M.: Korkarım ki zamanımız yetmeyebilir. Karamsarlığımı hoş görün, fakat inanılmaz derecede safsınız. 2. Bölüm'de, dünyanın sağlık sorunlarını çözmeyi gerçekten dert edinseydik, o zaman herkese yiyecek, temiz su, temiz hava vermenin sorunların çoğunu çözeceğini söylemiştiniz ve o kadar da pahalıya gelmeyecekti. Richard Lewontin bunu yıllardır söylüyor.[13] Genetiğin (kendi alanı) hem tarımda hem de adli tıpta politik ve ekonomik çıkarlara, kimi toplumsal önyargılara uyacak şekilde uygulandığına dikkat çekti. Çoğu sermaye

[13] Siyasi, toplumsal etkenlerin biyoloji araştırmalarıyla nasıl bir etkileşim içinde olduğu yönündeki görüşleri için bkz. Lewontin, *The Doctrine of DNA: Biology as Ideology,* 1993; *It Ain't Necessarily So: The Dream of the Human Genome and Other Illusions,* 2000.

grubunun, hatta kesinlikle çoğu hükümetin ve büyük şirketlerin çıkarları arasında dünyanın fakir halklarının durumunu iyileştirmek gibi bir şey yoktur. Tütün endüstrisine bir bakın! Aynısı ekolojik sorunlar için de geçerli. Ekolojik sistemleri yaşatmanın olası birçok yolu var, bazıları da başarıyla uygulanıyor. Ekolojik çeşitlilik açısından en önemli bölgeleri koruma altına almak ekonomik olarak mümkündür, fakat bu yapılmıyor. Açlığın, çevre kirliliğinin ve ekolojik yıkımın gelecekteki nesillere kalacak çevrede oluşturacakları epigenetik etkilerin engellenmesi amacıyla çok para harcanacağına inanmakta zorlanıyorum!

M.E.: Biz buna katılmıyoruz. Gittikçe kirlenen ve mahvolan bir dünyada yaşıyoruz, fakirler tarafından daha sert bir şekilde hissedilse de, sorunlarımızın çoğu etnik ve ekonomik ayrım gözetmiyor. Epigenetik bileşeniyle kanser bunun en açık örneklerden biri. Ayrıca otuz yıl öncesine kıyasla ekolojiye karşı daha çok duyarlılık gösteriliyor, hatta bu duyarlılık politik bir güç de sağlıyor. Yani EKS'ler için ve çeşitli çevresel etkenler ile şartların genetik olmayan kalıtsal etkileri için yapılacak araştırmalara gereken para bulunacaktır.

I.M.: Büyük şirketler büyük kârlar elde ettikçe, şüphesiz ki hepsinin keyfi yerinde olacaktır. Davranışsal ve kültürel/simgesel sistemlerden bahsetmediniz. Bu alanda neler oluyor?

M.E.: Hayvanların davranış gelenekleri eskiye göre daha çok ilgi çekiyor, kültürel evrime de ilgi her zaman vardı. Yıllar boyunca sosyal bilimlerden dikkatlice ayrı tutulduktan sonra, biyolojiyle ilgilenen çevreler artık insanların toplumsal ve kültürel evrimiyle ilgili düşüncelere katkı yapıyor.

I.M.: Biyologların katkısının o kadar da harika olduğunu sanmam: bir yanda sosyobiyoloji, bir yanda memcilik. Pek iştah açıcı bir öğün değil!

M.E.: Bir alanın diğerini etkilemesi kaçınılmaz bir durum. Sosyal bilimler ile biyolojinin arasındaki sınırlar yıkılıyor. İnsanlar ne toplumsal ne de biyolojik evrimin tek başına inceleneceğinin farkındadır.

I.M.: Bu sadece geçici bir kültürel akım olabilir, XIX. yüzyılın ikinci yarısında olduğu gibi. Darvincilik ve diğer evrimci düşünceler insanları biyolojik ve toplumsal devamlılık konusunda düşünmeye itmişti. Herbert Spencer, evrimleşen evrenle ilgili harika ve birleştirici görüşünü ortaya koymuştu. Bu görüş bugün okuduğum bir çok şeyden daha sofistike, her ne kadar kimi korkunç ırksal, cinsel ve sınıfsal önyargılarla lekelenmiş olsa bile.[14]

M.E.: Spencer'ın pis bir cinsiyet ayrımcısı ve ırkçı bir sosyal Darvinci olarak o kadar kötü bir şöhreti var ki çalışmasını çok az kişi okur. Muhtemelen Darwin'den ve diğer çağdaşlarından daha ırkçı ya da daha cinsiyet ayrımcısı

[14] XIX. yüzyıl evrim temelli dünya görüşleri Bowler tarafından *Evolution: The History of an Idea* (1989) adlı eserinde anlatılır. Spencer'ın görüşleriyse *First Principles* (1862) kitabında bulunabilir.

değildi, yine de bu onu masum yapmaz, ancak kendisini içinde bulunduğu kültürel ve toplumsal koşullarla değerlendirmeliyiz. Sadece kayıtlara geçmesi ve tarihsel adaletin yerine gelmesi için söylemeliyiz ki, hayatı boyunca kölelik ile sömürgeciliğin sağlam bir karşıtı olmuştur. Çok ilginç bir düşünürdü ve çalışmalarından da birçok şey öğrenebiliriz. Kültürel helezon, XIX. yüzyılın ikinci yarısında olduğu gibi günümüzde de evrim görüşüne olan ilginin tekrar canlandığı bir noktadadır, o zamanlar Spencer bu görüşün söz söyleme sanatında en yetenekli avukatıydı.

I.M.: Bu, en çok ilgilendiğim ikinci konuyla, görüşünüzün felsefi yönüyle bir parça ilgili. "Eğitimli halk" denen benim gibi insanlarda evrime büyük bir ilgi var. 1. Bölüm'de de dediğiniz gibi, evrimciler arasında hararetli bir ihtilaf sürüyor. Yani kimi müttefik kimi karşıt olarak gördüğünüzü bilmek isterdim, her ne kadar benim gibi biyolog olmayan birine siz evrimciler arasındaki anlaşmazlıklar nispeten önemsiz gibi görünse de. Her şey bir yana, Dawkins de Gould da resmin bütününde doğal seçilimin, genlerin, çevresel ve gelişimsel kısıtlamaların önemli olduğunu, şansın da bir rolü bulunduğunu söylediler.[15] Siz de bütün bunları kabul ediyorsunuz. Bana kalırsa anlaşmazlığın çoğu vurgunun nereye yapılması gerektiğinden kaynaklanıyor. Bu Bolşevikler ile Menşevikler arasındaki kavgaları, radikal sol grupların tartışmalarını andırıyor biraz. Kılı kırk yaran bu gruplar küçük farkları olmayacak kadar büyütürler. Bir yabancının kulağına ve gözlerine bütün bunlar hem eğlendirici hem de üzücü geliyor. Bence siz ile bencil gen taraftarlarının arasında ayrılıktan çok ortak noktalar var, ayrıca Gould'un evrim görüşünden de çok uzak değilsiniz.

M.E.: Yaratılışçıların sözde bilimine karşı tavrımız düşünüldüğünde hepimiz aynı nota kâğıdından fırlamış ezgiler gibiyiz: hepimiz bunun saçmalık olduğunu düşünüyoruz. Farklılıklarımız hakkında söylediklerinde gerçeklik payı var: Uyuşmazlıklarımızın dinamiğinin bir kısmı politik, bilimsel, edebi veya

---

[15] Dawkins'in kalıtımda genlere yaptığı vurgu *The Extendend Phenotype* ile *Kör Saatçi* kitaplarında açıkça görülür. Maynard Smith'in benzer bakış açısı *Evolutionary Genetics* (1989) kitabında öne çıkar. Oyama, GSK bakış açısını *The Ontogeny of Information* (1985/2000) kitabında sunar. Bu görüş Griffiths ile Gray tarafından "Developmental systems and evolutionary explanation" (1994) ve "Darwinism and developmental systems" (2000, s. 195-218) adlı yazılarında geliştirilmiştir. Sterelny ve Griffiths ise (1999) GSK görüşünü özetleyip dengeli bir değerlendirmesini yaparlar. Depew ile Weber de (1995) evrim kuramında gelişime yer verilmesi gerektiğini ileri sürer ve canlının kendi organizasyonunun önemini vurgularlar. Oyama ve arkadaşlarının editörlüğünü yaptığı *Cycles of Contingency* (2001) ise GSK'nın farklı yönlerini anlatıp eleştiren makaleler içerir. Lewontin'in görüşleri *The Doctrine of DNA* (1993) ve *Üçlü Sarmal* (2000 [2007]) kitaplarında bulunabilir; Kültürel evrimle ilgili görüşleri için bkz. Fracchia ile Lewontin, "Does culture evolve?" (1999). Gould ise duruşunu *The Structure of Evolutionary Theory* (2002) adlı kitabında bütünüyle anlatır.

herhangi başka bir sebepten kaynaklansın, duruşumuzdaki küçük farkların abartılmasından ötürüdür. Kendi duruşumuz ile diğerlerinin duruşu arasındaki benzerlikleri ve ayrılık noktalarını açıkça görebiliyoruz. Dört boyut görüşümüz kalıtımı vurguluyor, odaklandığımız nokta kalıtsal varyasyonlar, bunların üretimi ve evrimsel etkileridir. Örneğin bu açıdan Darwin ile Maynard Smith'in duruşunu paylaşıyoruz, ancak onlardan kalıtımın gelişimsel yönlerine odaklandığımız için ayrılıyoruz. Bizim inancımız, epigenetik varyasyonlar ile davranışsal varyasyonların evrimde hem doğrudan hem de dolaylı olarak önemli rol oynadığıdır.

Genel biyoloji yaklaşımlarını paylaştığımız başka insanların, yani bizim gibi sadece gen seçilimi bağlamında düşünmeyi reddedenlerin vurgusu bizimkinden farklılık gösterir. Bunlar, hayat döngüsünün bir bütün olduğu ve çoklu katkısının parçalarına ayrılamadığı bir gelişim sürecini vurgular. Örneğin Susan Oyama ile biyologlar ve biyoloji felsefecilerinden oluşan koca bir grubun bakış açısıdır bu, bunların görüşü gelişim sistemleri kuramı (kısaca GSK) olarak bilinir. Gen merkezli ve gelişimi içermeyen evrim görüşüne yönelttikleri eleştirilere katılıyoruz, ulaştıkları sonuçların birçoğunu da gönülden paylaşıyoruz. Bununla birlikte, onlardan farklı olarak gelişim yerine kalıtıma odaklanıyoruz, evrimi de farklı kalıtsal varyasyon türleri bağlamında ele alıyoruz. Bu varyasyonların kökeninin açık bir şekilde anlaşılması gerektiğine inanıyoruz, yani GSK yandaşlarından farklı olarak değişik kalıtım sistemlerini parçalara ayırıyor ve aralarında aşağı yukarı kesin ayrımlar yapıyoruz. Tekrar bir bütün halinde birleştirmeden önce her parçanın evrimsel etkisine bakmanın gerekli olduğunu düşünüyoruz.

Aynı zamanda Lewontin'in de birçok görüşünü paylaşıyoruz; özellikle de genler ve karakterleri eşleştirmenin karmaşıklığı ile organizmanın, kendi yaşadığı çevrenin inşasında aldığı etkin role dair görüşlerine katılıyoruz. Bununla birlikte genetik olmayan kalıtımı yadsıdığı için hatalı olduğunu düşünüyoruz, kültürel değişimle ilgili duruşuna da katılmıyoruz; o kültürel değişim için öne sürülen evrimsel mantığın uygun olmadığına inanıyor. Ayrıca Gould'un gelişimsel ve tarihsel kısıtlamalara atfettiği önemi kabul ediyoruz, kendisi bunların herhangi bir evrimsel açıklama için temel olduğuna inanıyor, fakat kalıtım sistemleri ve genetik olmayan varyasyonlar bağlamında bir çözümlemenin hem evrimi hem de gelişimi doğru anlamak için gerekli olduğunu hâlâ söylüyoruz.

Gördüğün gibi, başka evrim biyologlarıyla aramızda büyük bir fikir birliği var. Evrim kuramlarının adeta bir parçası olan saldırgan polemiklerden uzak durduk, çünkü faydalı olmadığını düşünüyoruz. Bizim duruşumuzla diğerlerinin duruşunun gerçekten çakıştığı yerler var, ama fark ettiğin gibi büyük farklılıklar da var. Esas fark kalıtsal çeşitliliğin kökenine dair yaptığımız vurgudan kaynaklanıyor, bunlardan bazılarının tamamen körlemesine olmayıp yarı güdümlü olduğu konusunda ısrarcıyız. Evrimin seçilim süreçlerinin yanı sıra direktifli süreçler bağlamında da görülmesi gerektiği iddiamız buradan çıkıyor.

I.M.: Bencil gen ya da mem görüşlerini ele alırken "indirgemecilik" ya da

"indirgemeci" kelimelerini kullanmaktan kaçındığınızı fark ettim. Bu görüşlere karşı olduğunuz açık. Oysa bu görüşlere saldıranlar genelde "indirgemecilik" suçlamasında bulunur. Siz bundan neden kaçındınız?

M.E.: Bunu gerçekten gerekli veya faydalı görmedik. Biz sentezci bir yaklaşımın avukatlığını yapıyoruz, fakat bu yaklaşımın başlangıcı çözümlemedir ve bu yüzden entegre edilecek bütünlerin az çok tanımlanmış parçalara veya alt-sistemlere bölünmesi gerekir. Yaklaşımımızın bu çözümleyici tarafı bir anlamda indirgemecidir, çünkü kalıtımı parçalara ayırıp farklı parçaların incelenmesiyle önemli bilgilere ulaşılabileceğine inanıyoruz. Bu tür bir çözümlemeyle her şeyi açığa çıkaramazsın, fakat yöntembilimsel bir yol izlemek gerekli. Farklı kalıtım sistemlerini ayrı ayrı ele alıp sonra bir araya getirmemizin sebebi de budur.

I.M.: Fakat eşleyici kavramından hoşlanmıyorsunuz, ki bu da net bir çözümleyici araçtır. Onu kullanabileceğinizi düşünüyor musunuz?

M.E.: Bu noktaya dönüp duruyorsun, o halde bunu kullanmayışımızın sebeplerini tekrar açıklamaya çalışalım. Senin de kabul edeceğin gibi, iyi tanımlanmış genetik dışı bazı sistemler canlıların fiziksel ya da bilişsel gelişimleri sırasında ortaya çıkan varyasyonları aktarabilir, öyle olunca da kalıtım ile gelişim birbirine karışır. Bu da gelişimin evrimde faal bir rolü olduğu anlamına gelir. Gelişim sadece imkânsızı tanımlayan bir tür kısıtlama değildir, bazen de belirleyici olur. Kalıtımı gelişimden ayıramazsın, yani kalıtım (eşleyicilerin alanı) ile gelişim (araçların alanı) arasındaki ayrımın merkezsel olduğu bir eşleyici kavramıyla tek bir arpa boyu bile yol alınamaz.

I.M.: Daha geniş bir eşleyici kavramına uyduramaz mısınız? Kopyalama sürecinin doğasını dikkate almadan, Dawkins'in eşleyiciler için ortaya koyduğu orijinal tanımdan, yani "kopyası yapılan herhangi bir şey" tanımından faydalanabilirsiniz. Bunu yaparsanız, DNA dizileri, metillenme şablonları, prionların üç boyutlu yapısı, kendini sürdüren döngüler, fizyolojik, davranışsal örüntüler, düşünceler ve yapıtların hepsi de eşleyici olabilir. Neden olmasın?

M.E.: Bu seçenek Kim Sterelny ve çalışma arkadaşları tarafından gündeme getirildi. Bunlar "The Extended Replicator" (1996) başlıklı makalelerinde bu "genişletilmiş eşleyici" fikrini ortaya koymuşlardı. Bu görüşle ilgili birkaç sorunumuz var. Öncelikle, eşleyicinin ne olduğu bile belli değil: genetik sistemi bile ele alsak, eşleyicinin tek bir gen mi yoksa kanalize bir ağ mı olduğu açık değildir. Dawkins tek bir nükleotiti hatta üçlü kodon şifresini eşleyici makamına yerleştirmedi, çünkü bunlar bağımsız işlevsel birimler değildir; fakat oldukça kanalize bir sistem içinde, gen de bağımsız bir işlevsel birim değildir. İkinci sorunumuz metillenme şablonları, metabolik döngüler, hücre zarları ya da davranış biçimleri gibi bahsettiğimiz birçok şeyin gelişimle ortaya çıkan fenotip özellikleri olmasıdır. Yine de eşleyici kavramı kopyalamanın ya da "kopyalamanın", gelişimin arta kalanından farklı olduğunu güçlü bir sesle ima eder. O yüzden bu kavramdan kaçınmanın ve varyasyonların oluşturulması ile gelişim süreçleri yoluyla

bunların aktarımının üzerine eğilmenin çok daha iyi olduğunu düşünüyoruz.

I.M.: Duruşunuzun birim temelli olmaktan çok süreç temelli olduğunu anlıyorum. Fakat kimi sorunlar için tüm gelişim süreçlerinden ortaya çıkan sonucun bütününe odaklanmanız gerekir. Söyleyip durduğunuz gibi bu süreçler birbirine bağımlıdır; uyumlu ve kalıcı bir bütün oluşturmak için birlikte hareket ederler. Benzetme yapacak olursam, olgulara bu kadar yakından bakmamalısınız derdim. Gerçekten bir tür birime odaklanmanız gerek, böylece canlılar ile evrimleri hakkında genel sorular sorabilirsiniz. Böylesi soruları tamamen süreç temelli bakış açısıyla yanıtlamak zor, çünkü bu yaklaşımda ortaya çıkanı değil her zaman gelişim matriksini görürsünüz. Evrim kuramının ihtiyaç duyduğu birim eşleyici ya da araç olmayabilir, bunun yerine varlıkların evrimi ile gelişiminin tartışılmasını mümkün kılan bir şey olabilir. Bir seçeneğiniz var ım?

M.E.: Eşleyicinin ve aracın yerini alabilecek seçenekler mevcuttur. Senin de bildiğin gibi, eşleyiciler yerine "kalıtsal çeşitlilik gösteren özelliklere" odaklanmayı yeğliyoruz. Gelişimden geçen, evrim sırasında seçilime uğrayan birimler bunlardır. Bu birimlerin kalıcılığı ile değişkenliğini anlamaya çalışıyoruz. Kalıtsal çeşitlilik gösteren özellikler bağlamında düşündüğümüzde, bireye ya da gene dayanan görüşlerden kaynaklanan sorunlardan uzak duruyor, bu özelliklerin ortaya çıkışında ve kanalize edilmesinde gelişimin katkısını anlayabiliyoruz. Yani kalıtsal çeşitlilik gösteren özellik, eşleyicilerin yerini alabilecek seçeneğimizdir. Bireyin yerini alabilecek başka bir birim türü ise Amerikalı felsefeci James Griesemer tarafından öne sürüldü. "Türetici" terimini seçilimin biyolojik hedefi olarak ileri sürmüştür ve biz de bunun akıllıca belirlenmiş bir kavram olduğunu düşünüyoruz. Griesemer'ın türeticisi çoğalmanın, gelişimin ve kalıtsal varyasyonun birimidir. Ortaya koyduğu çoğalma düşüncesi anne baba ile yavrular arasında maddesel bir örtüşme içerir: anne baba varlığından parçalar, yavru varlığına aktarılır, yavruyu gelişim yetenekleriyle donatır, en azından daha fazla çoğalmak için gerekli olan gelişim kapasitesini sağlar. Bu yüzden türetici, gelişim ile kalıtımı birleştirir. Eşleyici/araç kavramının yarattığı karşıtlıklardan uzak durur, yani kalıtım ile gelişim, evrim ile gelişim arasında karşıtlık yaratmaz. Türetici RNA dünyasındaki RNA moleküllerini, hücreyi, çokhücreli canlıları ve bütünüyle toplumu kopyalayabilir. Doğal olarak farklı organizasyon seviyelerindeki varyasyonları hesaba katmayı mümkün kılarken, evrimde seçici ve direktifli süreçlerin herhangi bir karışımına olanak verir.[16]

---

[16] Jablonka "From replicators to heritably varying traits: The extended phenotype revisited" (2004) adlı makalesinde eşleyici kavramının eleştirisini yapar ve "kalıtsal çeşitlilik gösteren özellikler"in evrimsel varyasyonun birimi olduğunu iddia eder. Griesemer ise 2000 yılındaki "The units of evolutionary transition" ve "Reproduction and the reduction of genetics" adlı yazılarında, seçilimin hedefinin, evrimsel geçişlerin biriminin türetici olması gerektiğini söyler. Üreme için maddi bir örtüşme gerektiği yönündeki değerlendirmesi deneysel gözlemlere dayanır, bir aksiyom değildir. Maddi örtüşme

I.M.: Türetici kavramının görüşünüze nasıl uyduğunu görebiliyorum. Gelişimi evrimsel değişimin bir etkeni olarak gördüğünüzün de farkındayım. Fakat dört boyut görüşünüzün gelişimi nasıl *aydınlattığı* konusuna emin değilim. Gelişim hakkında daha önce bilmediğimiz ne öğreniyoruz?

M.E.: Olaylara farklı bir bakış açısı kazanıyoruz. Evrim sorunları için gelişim yaklaşımını yeğleyen genetikçiler, geleneksel olarak gelişimin birbirini tamamlayan iki yönünü, kanalize olma ile esnekliği açıklamakla ilgilenirler. Kanalize olma, gelişimin genetik ve evrimsel değişkenliğe karşı direncini anlatır: oldukça farklı genomlara, çevre şartlarına rağmen canlılar tipik bir fenotipi yaşatabilir. Esneklik, gelişen canlıların farklı koşullara fenotiplerinde bir değişim oluşturarak tepki vermelerini tarif eder: aynı genotip farklı fenotipler ortaya çıkarabilir. Esneklik ile kanalize olma genetik varyasyonlar ile fenotip varyasyonlarının eşlenmek zorunda olmadığını gösterir. Bunlar iyi bilinen konulardır; ki Britanyalı Conrad Waddington ve Sovyetler Birliği'nden İvan Schmalhausen gibi biyologlar bunu elli yıl önce tartışıyorlardı, yine de ancak son on yılda gelişim esnekliğine duyulan ilgi yeniden gündeme geldi.[17]

Kısa zaman önce çıkan *Developmental Plasticity and Evolution* [Gelişimsel Esneklik ve Evrim] adlı önemli kitabında Mary Jane West-Eberhard, esnekliğin uyumsal evrimi anlamak için kilit noktalardan biri olduğunu söyler. Onun başlangıç noktası gelişim, bizimkisiyse kalıtım olsa bile, yine de evrim görüşümüzde benzerlikler vardır. Bizim gibi o da ne gelişimin ne de evrimin genlere ya da genomlara indirgenebileceğine inanıyor; ayrıca nesiller arasında fenotip devamlılığı olduğunu vurguluyor; ki bu bizim dört boyutlu kalıtım bağlamında ifade ettiğimiz bir şeydir. West-Eberhard'ın çözümlemesi, gelişimin evrimleşmiş esnekliğinin büyük bir genetik değişim olmadan uyumsal fenotiplerin evrimini nasıl mümkün kıldığını gösteriyor, çünkü gelişime etki eden çevre şartları aynı kalırsa varyasyonlar kendini yaşatabilir. Bununla birlikte West-Eberhard, canlının hayat döngüsünde görülen esnek tepkilere odaklanıyor, anne etkisi dışında da, çevrenin fenotip üzerindeki baskısı kalktığında bile esnekliğin birkaç

"anne baba" için de "yavru" için de aynı gelişim şartlarının olmasını sağlar ve böylece aktarımın güvenirliği artar; gelişim kaynakları bir şekilde güvenilirse, maddi örtüşmeye gerek yoktur. Bu yüzden evsahibi hücrenin güvenilir ortamında yaşayan retrovirüsler buna ihtiyaç duymaz (Grisemer ile kişisel iletişim, 2003).

[17] Evrimde esnekliğe duyulan ilginin yeniden canlanması Matsuda, *Animal Evolution in Changing Environments with Special Reference to Abnormal Metamorphosis*, 1987; Schlichting ve Pigliucci *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*, 1998; Stearns, *The Evolution of Life Histories* (1992) gibi insanların çalışmaları sayesinde olmuş; fakat West-Eberhard *Developmental Plasticity and Evolution* (2003) adlı eserinde bunun önemini belirten en anlaşılır özeti ve açıklamayı sunmuştur. Fenotip esnekliğini merkeze alan biraz farklı, çok da önemli bir başka yaklaşım için bkz. Newman ile Müller, "Epigenetic mechanisms of character origination", 2000.

nesil boyunca süreceğini söylemiyor, oysa bizim görüşümüz süreceği yönünde. Biz çeşitli kalıtım sistemleri aracılığıyla yeniden üretilen ve yeniden kurulan fenotiplere odaklanmanın, evrim kadar gelişime dair de *tüm* bilgi kaynaklarının önemini vurgulayacağına inanıyoruz.

I.M.: Yeniden üretilen veya yeniden kurulan şey sadece canlının fenotipi değil, öyle değil mi? Aynı zamanda içinde yaşadığı koşullar da buna maruz kalıyor. Biyologlar niş inşasının evrimde önemli bir etken olduğu konusunda fikir birliğinde midir?

M.E.: Lewontin niş inşasının önemini yıllardır belirtiyor, fakat son zamanlarda kimi biyologlar onun düşüncelerini ele alıp kapsamını genişlettiler. Artık bazı ekologlar enerji ile madde akışını kontrol altında tutarak bütün bir ekosistemde "mühendislik yapan" canlılardan bahsediyor. Olay sadece canlıların nişlerini inşa etmesi değildir, aynı zamanda nişlerini kalıtımla aktarıyorlar, çünkü başlangıç koşulları ile inşa için gerekli olan kaynaklar döllerine aktarılıyor. Kuram biyologları artık niş inşasının etkilerini inceliyor ve bunun genetik evrimin yönünü ve dinamiklerini değiştirmekte ne kadar güçlü olabileceğini gösteriyorlar.[18] Elbette niş inşası canlıların yer aldığı, onları etkileyen inşa süreçlerinden sadece biridir. Ayrıca gelişim yollarının, hayvanların sosyal nişlerinin parçası olan tercihleri ile yeteneklerinin yaratılması ile döllerinde yeniden yaratılması da hesaba katılmalıdır. Yeniden yaratma işlemine rastladığımız birbirine bağımlı tüm bu süreçlerin evrimsel bir önemi mevcuttur. Kitabımızın ana mesajlarından biri bu olmuştur. Kaçınılmaz olarak kalıtsal gelişim ile davranış seçenekleri arasında seçilim vardır, gelişim kalıcılığının ya da esnekliğinin kendisi doğal seçilim tarafından şekillendirilmiştir. Tüm evrimsel değişimler için genetik değişimin gerçekleşmesi gerekli değildir: Her ne kadar çoğunlukla genetik sistemde yer alsalar dahi epigenetik ve davranışsal kalıtım sistemleri ile kendini sürdüren ekolojik etkileşim ağları da çok iş görürler.

I.M.: Bununla ilgili bir model kurabilir misiniz? Genetik görüşün en çekici yanlarından biri kalıtsal aktarımın ve evrimin modelinin kurulabilmesidir. Mendel genetiğinin temel kurallarına seçilim, mutasyon, göç, şans vesaire gibi etkenleri katarsınız, böylece evrimin nasıl ilerlediği hakkında bir fikriniz olur. Topluluk genetikçileri bunu uzun süredir başarıyla yapıyorlar: 1930'larda ortaya çıkan Modern Sentez görüşünün büyük bölümünün bundan oluştuğunu 1. Bölüm'de söylemiştiniz. İleri sürdüğünüz görüşteki sorun her şeyin birbirine bağımlı olması ve ayrıca yerel koşullara da dayanmasıdır. Size göre seçilim,

---

[18] Odling-Smee ve arkadaşları *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution* (2003) adlı eserlerinde niş inşasını betimleyip değerlendirir ve buna "evrimde görmezden gelinmiş süreç" derler. Organizmaların ekosistem mühendisleri olduğu görüşüyse J. S. Turner tarafından *The Extended Organism: The Physiology of Animal-Built Structures* (2000) adlı kitabında daha da ileri götürülür.

varyasyonun yaratılmasıyla birlikte hareket eder; davranışsal varyantlar söz konusuysa, ikisi de göçten etkilenirler. Bundan daha kötüsü, farklı kalıtım sistemlerinizin nispeten farklı işliyor olmasıdır. O zaman bize ne kaldı? Hiç genel bir model yok mu? Genel modeller ortaya koyamazsanız, insanların görüşlerinizi kabul etmesini nasıl beklersiniz?

M.E.: Belki de tek bir evrensel model olmasını beklememeliyiz. Bir tane yerine elimizde dört kalıtım türü var ve her kalıtım sistemi de kendi modelini gerektiriyor. Eğer kalıtım ile evrimin tüm boyutları için birleştirici tek bir model bulunursa, bu harika olur, ancak böyle bir şey gerekli de değildir. Gerekli olan belki de birden fazla modelin olmasıdır. Niş inşası modellenebilir ve modelleniyor da; kültürel evrimin belirli yönleri de modelleniyor; epigenetik kalıtım ve evrim için bile birkaç model var. Birçok model türü olduğu unutulmamalı – tanımlayıcı modeller, bilgisayar simülasyonları ve klasik topluluk genetiğinde kullanılmış matematiksel modeller gibi. Bizler modellemeyi ana engel olarak görmüyoruz. Bir kalıtım sisteminin temel özelliklerinin bir kısmını anladığınızda, onu modelleyebilirsiniz ve insanlar da bunu yapıyorlar. Bize kalırsa, dört boyut görüşünün deneysel değerlendirmesi ve fiili açılımları bu aşamada modellerden çok daha önemlidir.

I.M.: Yine de ben modellerin karmaşık sistemlerin anlaşılması için mutlaka gerekli olduğunu düşünüyorum. Odaklanılmış soruları sorabilmeniz için sizin onlara ihtiyacınız vardır; yani modellemenin yapılabilmesiyle ilgili iyimserliğinizde umarım haklısınızdır. Bununla birlikte kafamdaki son konuya geçmek istiyorum – yani görüşlerinizin ahlaki etkilerine bakalım. Lütfen her kuramın farklı, hatta birbiriyle çelişen şekillerde kullanabileceğini söylemeyin bana. Bunu biliyorum. Ayrıca "öyledir" ile "öyle olmalıdır" arasındaki ayrımın da farkındayım. Burada bildiğimiz bir şey ile bununla ahlaka dayanarak ne yapmamız gerektiği arasındaki fark söz konusu. Fakat tartışan bir toplum içinde yaşamıyor, ona göre hareket etmiyoruz; acı verecek kadar katı bir toplumsal ve entelektüel çevrede yaşıyoruz, görüşlerinizi böyle bir ortamda sunuyorsunuz. Günümüzün toplumsal ve ahlaki tutumları ile endişelerini göz önüne alırsak, görüşünüzün ahlaki açılımları nelerdir?

M.E.: Ahlak felsefesi meselesine dair sorulara derinlemesine girmek istemiyoruz, fakat insanların bildiği şeylerin, nasıl davranmaları gerektiği yönündeki inançlarını etkilediğine katılıyoruz. Bu durum insanların ahlaka uygun davranışlar ile ahlak dışı davranışlar hakkındaki hükümlerini etkiliyor; her ne kadar bunu yapma biçimi toplumsal ideolojilere ve inançlara bağlı olsa da. Musevi-Hıristiyan kültür geleneklerine göre yetişmiş insanlar birden bire ineklerin duyguları ve zekâlarıyla birçok açıdan "bize" benzediğini keşfederse, muhtemelen ineklere karşı davranışlarının tarzı değişecektir. Ama bu durum Budistlerde büyük bir fark yaratmayabilir, çünkü onların dünya görüşü diğerlerinden çok değişiktir ve zaten ineklere çok farklı davranıyorlar. Yine de bil-

diğimizi sandığımız şeyle uygulanan ahlak anlayışı arasında ilişki olduğu için, bilimcilerin toplumsal bir sorumluluğu vardır.

I.M.: Umarım bütün yükü bilimcilerin sırtına yüklemeye ve halk bu işlerde yer almadığı için sadece bilimcileri suçlamaya çalışmıyorsunuz. Bizi Musevi-Hıristiyan geleneklerle yetiştirenler, hayvanlara işkence etmeyi bırakmalarına yetecek kadar onların duygularından ve duygusal hayatlarından da elbette haberdardıktık, fakat bu zalimlik durmadı. İnsanın aklına İngiltere'deki tilki avları geliyor ve et ticaretinde de korkunç şeyler oluyor.

M.E.: İnsanlar hayvan psikolojisiyle ilgili bilgilerden, zalim uygulamaları durdurma çabası içinde yararlanırlar. Duruşlarını desteklemek için hem ahlaki savlar hem de hayvanlarla ilgili yeni bilgiler ileri sürülmektedir. Elbette buna direnç gösteren ekonomik ve siyasal çıkarlar da vardır. Ancak köleliğin kaldırılması ve kadın haklarında da durum aynıydı. Bilgi birikimi açısından düşünecek olursak, bunların gerçekleşmesi için de çok zaman geçmesi gerekmiştir. Bilimsel savlar ile bilginin böyle bir değişimi gerçekleştirmek için yeterli olduğunu iddia etmiyoruz, ama önemleri vardır.

I.M.: O halde görüşlerinizin ahlaki açılımları nelerdir?

M.E.: Kalıtım ve evrim için farklı yaklaşımlara sahip olan biyologların genel toplumsal amaçları ve değerleriyse çoğunlukla benzerdir. Çoğu ırkçılığın karşısındadır; çoğu daha iyi ve daha adil bir dünya vesaire ister. Esas sorun çeşitli biyolojik düşünceler için halkta oluşan izlenimdir. Birçok biyolog, insan davranışlarının genetik yönünü vurguladığı için, görüşleri sıklıkla ortak davranışların (çoğunlukla nispeten itiraz edilebilir olanlar) "genetik", "doğal" ve basit tekgenli hastalıklar gibi kaçınılmaz olduğu inancına yol açacak şekilde yorumlanır. Bu saçmadır, fakat düşünceleri bu şekilde algılanıyor, çoğu da bu algıya karşı çıkmak için yeterince uğraşmıyorlar. Kalıtım ve evrime yöneltilen daha geniş bir bakış açısı önümüzdeki olasılıkların değerini, bireyler veya grup olarak eylemlerimizin yaşadığımız dünyayı biçimlendirdiği gerçeğini görünür kılmaktadır. Özellikle de bir geçmişe sahip olduğumuzun, geleceğimizi planlayabileceğimizin, ortak düşsel dünyalar kurabileceğimizin farkında olmamız ve sistematik şekilde bunları keşfedip bunlar için çabalayabileceğimizi bilmemiz özgürlüğümüzü büyük ölçüde artırmaktadır. İnsan davranışlarının esnekliği muazzamdır. Şu anki biyoloji bilgisi temelinden bakıldığında tarihsel toplumsal yapılanmanın gücünü yadsımanın, toplumsal ve davranışsal statükoyu genler ya da memler bağlamında açıklamanın yolu yoktur. Bu varlıklara açıklayıcı bir güç ile sorumluluk yükleyemeyiz![19]

[19] Pinker'ın çok satan kitabı *Boş Sayfa* (2002, [2010]) sosyobiyolojinin kaba versiyonun tuzaklarına karşı insanları uyarır, yine de karşıt görüşte olanlarla kendisi de dalga geçer. İnsan kalıtımı ve evrimi için neredeyse sadece gen merkezli bir görüşü ele alan Pinker, kültürel yapılanma ve kültürel evrimin rollerini en aza indirirken, bunların

I.M.: Bu bir insan sosyobiyolojisi eleştirisidir, değil mi?

M.E.: Bu, o dalın "public persona"sına, yani halkın gözündeki izlenimine yönelik bir eleştiridir ve bunun sorumluluğu da büyük oranda sosyobiyologların omuzlarındadır. Biz hem adil hem de açık olmak istiyoruz – çoğu sosyobiyolog genlerimizin kölesi olduğumuza inanmaz. Sorun, kimilerinin halkın gözünde kabaca genetik yapı tarafından belirlenen "yatkınlıklar" imajı oluşturmaya çalışmasıdır. Bu açıdan, rakipleriyle alay ediyorlar, hayal ürünü düşmanlar yaratıp zafer borularıyla düşmanı mahvediyorlar ve şaka yapmaktan tecavüz etmeye değin her türlü davranış şeklini uzak geçmişte seçilime uğramış bir adaptasyonun tezahürü olarak yorumluyorlar. Thornhill ve Palmer'ın *A Natural History of Rape* [Tecavüzün Doğal Tarihi] adlı kitapları bu tarzın önde gelen örneklerinden biridir.[20] Tecavüz etme eğilimi gibi bir davranışın ortaya çıkmasını engelleyemeyeceğimizi söylemiyorlar, ancak bunun kolay olmadığını, çünkü bu olayın zihnin evrimleşmiş bir modülünde ve derinlerde saklı olduğunu ima ediyorlar. Söylemek gereksizdir; ki ortada bu tür bir evrimi iddia edecek bulgu kırıntısı yok. Bunlar sadece öylesine anlatılan hikâyelerdir.

I.M.: Bana kalırsa "sadece öylesine hikâye" deyişi siz evrim biyologlarının hoşlanmadığınız önermeler için kullandığınız bir terim! Hepiniz hikâye anlatıyorsunuz, mesleğinizin bir parçası bu.

M.E.: Elbette haklısın, fakat tecavüz örneğinde hikâye nispeten sorgulanabilir verilere dayanıyor, evrimleşmiş zihin modülüyle ilgili iddiaların ne anlama geldiği de açık değil. Eğitim ve toplumsal değişim sayesinde davranışsal eğilimleri değiştirmenin imkânsız olduğunu mu ima ediyorlar? Bu görüşlerin avukatları kesinlikle bunun ima edilmediğini söyleyecek, aksine davranışlarımızın hoş olmayan yanlarıyla sorunu olan insanların bunu aşmak için nasıl eğitileceklerini, toplumun bu yönde nasıl şekilleneceğini bilmemize yardımcı olduklarını belirteceklerdir. Fakat genetik yapıda mevcut olan tecavüz eğiliminin ortaya çıkmadığı bir toplumu nasıl kurmamız gerektiği bize söylenmiyor. Cinsel davranışların cazip, çok satan kitaplara yaraşır tanımları ve uygunsuz davranışların engellenmesi ya da kontrolüyle ilgili, örneğin ehliyet almadan önce erkeklere cinsel davranış kursları verme ya da genç kızlara daha mütevazı giyinmeyi (bekâret kemeri savunulmuyor) tavsiye etme gibi bayağılıklar dışında, herhangi bir katkı göremiyoruz. Bu "bilimsel" hafif pornoda gerçek içerik çok az. Elbette bu uç bir örnek; insanlara dair tüm sosyobiyoloji hikâyeleri bu kadar boş değil. Sorun, daha makul sosyobiyologların saflarından bu hikâyelere karşı yükselmesi gereken sesin gerektiği kadar güçlü çıkmaması. Daha önce de belirttiğimiz gibi, kimi sosyobiyoloji tezleri epey mantıklıdır, zihinleri sarsar

---

insan davranışlarının evrimindeki etkilerini görmezden gelir.

[20] Antropologlar, evrim biyologları, felsefeciler, sosyologlar ve psikologların Thornhill ile Palmer'ın görüşlerine tepkileri için bkz. Travis, *Evolution, Gender, and Rape*, 2003.

ve doğru da olabilirler. Fakat böyle bile olsa, tartışmaya açık dil örneği dışında, deneysel destekten yoksundurlar. Yine de bu hipotezler tek ciddi kuramlar olarak sunuluyor. Kaba versiyonları da sıra dışı şekilde popülerdir.

I.M.: Peki, neden bu kadar popüler? Ne tür ihtiyaçları tatmin ediyorlar? Belki yansıttıkları dünya görüşü hakkında bir ipucu elde edebiliriz.

M.E.: Muhtemelen bunun tek bir yanıt yok. Belki klasik fizikte olduğu gibi tek bir neden bağlamında düşünme dileğini yerine getiriyorlar. Newton yasaları gök cisimlerinin hareketini açıklar, Mendelci genler ise insan davranışlarını. Böylece karmaşıklık basitçe ve bilimsel olarak açıklanmış oluyor. Fakat genlerle büyülenmemize ters düşen bir yan var. Genler geçmişimize ve atalarımıza bir bağlantı noktası olarak görülüyor, onlar bize akıl dışı ve gizemli bir şekilde hükmediyor. Bu düşüncede romantik bir yan var – sonsuz karanlık ile genlerin rehberlik gücü. Romantizm ile bilimselliğin bu tuhaf kombinasyonu birçok sosyobiyoloğun evrim hikâyesinde kendine yer bulmaktadır. Belki de bu yüzden insanlar, insan davranışlarının genlere dayanan açıklamalarını böylesine cazip buluyorlar.

I.M.: Genleri hem kader hem de büyülü olarak görüp insan doğasının bilimsel kilidi olarak kabul etmek, sanki daha önce söylediğiniz "genetik astroloji" fikrini besliyor. Biliyorsunuz, bu büyülü genler konusunda bazen çok huzursuz oluyorum. Sanki biyolojik düşüncenin ve araştırmaların büyük bölümüne hükmediyorlar. En sevdiğim kitaplardan biri Lewis Carroll'ın büyük ve soyut bir maceranın anlatıldığı *Köpan Avı* adlı uzun şiiridir. Avcıların ele geçmez köpan'ı yakalamak için nasıl çaba sarf ettiklerini hatırlarsınız:

> Yüksüklerle aramak, titizcene aramak
> Avlayıvermek onu çatallarla, umutla
> Demiryolu hissesi ile gözdağı vermek
> Ve büyülemek onu, gülüşlerle, sabunla

Günümüzde olsaydı Carroll "demiryolu hisseleri" yerine "biyoteknoloji şirketlerinin hisseleri" derdi sanırım. Carroll şiirini harika fakat karamsar bir şekilde bitirir. Avcılardan biri, cesur ve umutlu Fırıncı, köpanlardan (bu yaratıklar "zarar vermek istemez") biri yerine bilmeden korkunç Böğhörk'ü bulur.

> Sözcüğünün ortasından anlatmaya çalışmış,
> Gülücüklerin ve coşkun sevincin arasında,
> Yumuşacık, ansızın yok olmuştu Fırıncı
> Çünkü köpan gerçekten de Böğhörk'tü yaa!..[21]

Gazeteleri okurken bazen bugünün umutlu bilimcilerinin de bir Böğhörk bulacağını hissediyorum. Birçok moleküler proje için ana motivasyonları para gibi

[21] Lewis Carroll, *Köpan Avı*, 1876 [Barış Pirhasan çevirisi, 1991], 5. Bölüm ile 8. Bölüm'ün sonu.

görülüyor: büyük biyoteknoloji firmaları tarafından destekleniyor ve onların çıkarlarına hizmet ediyorlar. Projelerin önemiyle ilgili siyasal, ideolojik iddialar dolaylı olarak ekonomik çıkarlardan türüyor. Bunun çeşitli Böğhörkler ortaya çıkarabilecek olması beni endişelendiriyor.

M.E.: Çoğu insan bu konuda endişeleniyor. Moleküler biyolojinin büyük bölümü iş çevrelerinin ekonomik çıkarları uyarınca yapılıyor, her ne kadar genetik riskler yadsınamazsa da, çok fazla toplumsal ve siyasal Böğhörkler ortaya çıkabilir. Biyoteknoloji pahalıdır, yani ticari şirketlerin işe karışması kaçınılmaz, fakat biyoteknoloji endüstrisinde bunca moleküler biyoloğun şahsi parasal bağları olması endişe verici. Yaklaşımlarının ve bakış açılarının kâr etmesi gereken şirketlerin ihtiyaçları doğrultusunda bükülmeyeceğini ummak zorundayız. Bu günlerde ideolojiler hakkında konuşmak neredeyse kabalık olarak görülüyor ve dinsel yanı olmayan toplumsal ütopyalar da pek rağbet görmüyor. Bununla beraber, iyi ki insanın merak duygusunu evcilleştirmek imkânsızdır; böylece bilimin yapıldığı her yerde bir tür saçma ve umut dolu bir köpan avı daima sürüyor. Uzun vadede, merak hissi kişisel çıkarlar ya da dogmalardan daha güçlüdür.

I.M.: Belki, fakat kısa vadede, örneğin benim ömrüm kadar bir sürede gözümü böğhörklere karşı dikkatle açmalıyım. Hâlâ genlere çok fazla vurgu yapıldığını düşünüyorum. "Gen avının" biyolojik araştırmaları yoksullaştırdığını düşünmüyor musunuz?

M.E.: Aslında hayır. Genetik felsefe taşının arayışında ortaya çıkan buluşların, doğrudan ya da dolaylı olarak genetik büyücülüğündeki saf inançların altını oymaya başladığını unutmamalısın. Genler artık kalıtsal bilginin tek kaynağı olarak görülmüyor. Bizce, biyolojik bakış açısında büyük bir değişim gerçekleşiyor. Avukatlığını yaptığımız kalıtımda dört boyut görüşü sadece geleceğe yönelik değildir. Bu konudan fazla bahsedildiğini duymasak da, insanlar şimdiden farklı kalıtım sistemleri üzerinde çalışıyor ve farklı yöntemler geliştirip uygulamaya koyuyorlar. Bu böyle devam ettikçe, genetik olmayan kalıtımın, evrim çalışmalarında daha çok yer almasını bekliyoruz. Kitabımızın birçok insanı bu yola girmeye yüreklendirmesini umuyoruz. Çinli büyük yazar Lu Şun'un dediği gibi, "Birçok kişi aynı yerden geçerse, orada bir yol oluşur."[22]

[22] Lu Şun'un sözü "My Old Home" (1972) adlı hikâyesinin o güzelim son paragrafından alınmıştır: "Tam biraz kestireyim demiştim, zümrüt yeşili bir sahil kendini gözlerimin önüne serdi; yukarı baktığımda ay altından bir tepsiydi ve lacivert gökyüzüne gömülmüştü. Düşüncelere daldım: umut yok denemez ve umuda yeşerme de diyemezsiniz. Bu iş toprak yollar gibidir. Toprağın üstündeki o yollar hep var mıydı sanki. Yoktu, yoktu, ama birçok kişi aynı yerden geçerse, orada bir yol oluşur."

KAYNAKÇA

Aisner, R. ve J. Terkel. 1992. "Ontogeny of pine cone opening behaviour in the black rat, Rattus rattus", Animal Behaviour, 44: 327-336.

Aitchison, J. 1996. *The Seeds of Speech: Language Origin and Evolution.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Alberts, B., A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts ve P. Walter. 2002. *Molecular Biology of the Cell*, 4. edisyon. New York: Garland Science. [*Hücrenin Moleküler Biyolojisi*, Türkiye Bilimler Akademisi, 2008]

Ancel, L. W. 1999. "A quantitative model of the Simpson-Baldwin effect", *Journal of Theoretical Biology*, 196: 197-209.

Aunger, R., (ed.) 2000. *Darwinizing Culture: The Status of Memetics as a Science.* Oxford: Oxford University Press.

——. 2002. *The Electric Meme: A New Theory of How We Think.* New York: Free Press.

Avital, E. ve E. Jablonka. 1994. "Social learning and the evolution of behaviour", *Animal Behaviour*, 48: 1195-1199.

——. 1996. "Adoption, memes and the Oedipus complex: A reply to Hansen", *Animal Behaviour*, 51: 476-477.

——. 2000. *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Avital, E., E. Jablonka ve M. Lachmann. 1998. "Adopting adoption", *Animal Behaviour*, 55: 1451-1459.

Badano, J. L. ve N. Katsanis. 2002. "Beyond Mendel: An evolving view of human genetic disease transmission", *Nature Reviews Genetics*, 3: 779-789.

Baker, R. 1996. *Sperm Wars: Infidelity, Sexual Conflict and Other Bedroom Battles.* Londra: Fourth Estate. [*Sperm Savaşları: Sadakatsizlik, Cinsel Çatışma ve Diğer Yatak Odası Savaşları*, çev. Melek Dürüst, Klan Yayınları, 2007]

Baldwin, J. M. 1896. "A new factor in evolution", *American Naturalist*, 30: 441-51, 536-53.

Balter, M. 2000. "Was Lamarck just a little bit right?", *Science*, 288: 38.

Banerjee, D. ve F. Slack. 2002. "Control of developmental timing by small temporal RNAs: A paradigm for RNA-mediated regulation of gene expression", *BioEssays*, 24: 119-29.

Barker, D. J. P. 1998. *Mothers, Babies and Health in Later Life*, 2. edisyon. Edinburgh: Churchill Livingstone.

Barkow, J. H., L. Cosmides ve J. Tooby. 1992. The *Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture.* New York: Oxford University Press.

Bateson, P.P.G. 1982. "Preferences for cousins in Japanese quail", *Nature*, 295: 236-37.

Bateson, W. 1894. *Materials for the Study of Variation, Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species.* Londra: Macmillan.

——. 1909. *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University

Press.

Baylin, S. B. ve J. G. Herman. 2000. "DNA hypermethylation in tumorigenesis: Epigenetics joins genetics", *Trends in Genetics*, 16: 168-174.

Beisson, J. ve T. M. Sonneborn. 1965. "Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in *Paramecium aurelia*", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 53: 275-282.

Bell, G. 1982. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. Londra: Croom Helm.

Belyaev, D. K. 1979. "Destabilizing selection as a factor in domestication", *Journal of Heredity*, 70: 301-308.

Belyaev, D. K., A. O. Ruvinsky ve P. M. Borodin. 1981a. "Inheritance of alternative states of the fused gene in mice", *Journal of Heredity*, 72: 107-112.

Belyaev, D. K., A. O. Ruvinsky ve L. N. Trut. 1981b. "Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes", *Journal of Heredity*, 72: 267-274.

Benjamin, J., L. Li, C. Patterson, B. D. Greenberg, D. L. Murphy ve D. H. Hamer. 1996. "Population and familial association between the D4 dopamine receptor gene and measures of novelty seeking", *Nature Genetics*, 12: 81-84.

Bennett, J. H., F. A. Rhodes ve H. N. Robson. 1959. "A possible genetic basis for kuru", *American Journal of Human Genetics*, 11: 169-187.

Bernstein, C. ve H. Bernstein. 1991. *Aging, Sex, and DNA Repair*. San Diego: Academic Press.

Bestor, T. H. 1990. "DNA methylation: Evolution of a bacterial immune function into a regulator of gene expression and genome structure in higher eukaryotes", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 326: 179-187.

Bickerton, D. 2002. "Foraging versus social intelligence in the evolution of protolanguage", *The Transition to Language* içinde, ed. A. Wray. Oxford: Oxford University Press.

Bilkó, A., V. Altbäcker ve R. Hudson. 1994. "Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer", *Physiology and Behavior*, 56: 907-912.

Bird, A. 2002. "DNA methylation patterns and epigenetic memory", *Genes and Development*, 16: 6-21.

Birdsell, J. A. ve C. Wills. 2003. "The evolutionary origin and maintenance of sexual recombination: A review of contemporary models", *Evolutionary Biology*, 33: 27-138.

Bjedov, I., O. Tenaillon, B. Gérard, V. Souza, E. Denamur, M. Radman, F. Taddei ve I. Matic. 2003. "Stress-induced mutagenesis in bacteria", *Science*, 300: 1404-1409.

Black, D. L. 1998. "Splicing in the inner ear: A familiar tune, but what are the instruments?", *Neuron*, 20: 165-168.

Blackman, R. L. 2000. "The cloning experts", *Antenna*, 24: 206-214.

Blackmore, S. 1999. *The Meme Machine*. Oxford: Oxford University Press.

——. 2000. "The power of memes", *Scientific American*, 283(4): 52-61.

Boakes, R. 1984. *From Darwin to Behaviourism: Psychology and the Minds of Animals*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Bowler, P. J. 1983. *The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

——. 1988. *The Non-Darwinian Revolution: Reinterpreting a Historical Myth*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

——. 1989*a*. *Evolution: The History of an Idea*, düzeltilmiş baskı. Berkeley: University of California Press.

——. 1989*b*. *The Mendelian Revolution: The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society*. Londra: Athlone Press.

Box, O. H. ve K. R. Gibson, (editörler) 1999. *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Boyd, R. ve P. J. Richerson. 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.

——. 1988. "An evolutionary model of social learning: The effects of spatial and temporal variation", *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* içinde, editörler: T. R. Zentall ve B. G. Galef, Jr. Hillsdale, NJ: Lawrence Eribaum, s. 29-48.

Brink, R. A. 1973. "Paramutation", *Annual Review of Genetics*, 7: 129-152.

Briscoe, T., ed. 2002. *Linguistic Evolution through Language Acquisition*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

——. 2003. "Grammatical assimilation", *Language Evolution* içinde, editörler: M. H. Christiansen ve S. Kirby. Oxford: Oxford University Press, s. 295-316.

Brown, A. 1999. *The Darwin Wars: The Scientific Battle for the Soul of Man*. Londra: Simon & Schuster.

Buchner, J. 1999. "Hsp90 & Co. – a holding for folding", *Trends in Biochemistry*, 24: 136-141.

Burkhardt, R. W., Jr. 1977. *The Spirit of the System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Burt, A. 2000. "Sex, recombination, and the efficacy of selection – was Weismann right?", *Evolution*, 54: 337-351.

Bush, G. L. 1974. "The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae)", *Genetic Mechanisms of Speciation in Insects* içinde, editör: M. J. D. White. Sydney: Australia and New Zealand Book Company, s. 3-23.

Buss, D. M. 1994. *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*. New York: Basic Books.

——. 1999. *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*. Boston: Allyn & Bacon.

Butler, S. 1879. *Evolution, Old and New; or The Theories of Buffon, Dr. Erasmus Darwin, and Lamarck, as Compared with That of Mr. Charles Darwin*. Londra: Hardwicke & Bogue.

Byrne, R. W. 2002. "Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean?", *Advances in the Study of Behavior*, 31: 77-105.

Cairns J., J. Overbaugh ve S. Miller. 1988. "The origin of mutants", *Nature*, 335: 142-145.

Campbell, J. H. ve P. Perkins. 1988. "Transgenerational effects of drug and hormonal treatments in mammals: A review of observations and ideas", *Progress in Brain Research*, 73: 535-553.

Caporale, L. H., ed. 1999. *Molecular Strategies in Biological Evolution. Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 870.

——. 2000. "Mutation is modulated: Implications for evolution", *BioEssays*, 22: 388-95.

Capy, P., G. Gasperi, C. Biémont ve C. Bazin. 2000. "Stress and transposable elements: Co-evolution or useful parasites?", *Heredity*, 85: 101-106.

Carroll, L. 1876. *The Hunting of the Snark.* Londra: Macmillan. Tekrar basımı: 1995 Penguin Press. Harmondsworth, Middlesex, İngiltere: Penguin Books.

Casadesús, J. ve R. D'Ari. 2002. "Memory in bacteria and phage", *BioEssays,* 24: 512-518.

Cassirer, E. 1944. *An Essay on Man: An Introduction to a Philosophy of Human Culture.* New Haven, CT: Yale University Press. [*İnsan Üstüne Bir Deneme İnsan Kültürü Felsefesine Bir Giriş*, çev. Necla Arat, Yapı Kredi Yayınları, 1997]

——. 1953-1957. *The Philosophy of Symbolic Forms*, 3 cilt, New Haven, CT: Yale University Press. Çevirisi R. Manheim, *Philosophie der Symbolischen Formen*, 3 cilt, 1923-1929. Berlin: Bruno Cassirer. [*Sembolik Formlar Felsefesi*, 3 cilt, çev. Milay Kõktürk, Hece Yayınları, 2005]

Catchpole, C. K. ve P.J. B. Slater. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Cavalier-Smith, T. 2000. "Membrane heredity and early chloroplast evolution", *Trends in Plant Science,* 5: 174-182.

——. 2004. "The membranome and membrane heredity in development and evolution", *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny: An Evolutionary Synthesis in the Age of Genomics* içinde, editörler: R. P. Hirt ve D. S. Horner. Boca Raton: CRC Press.

Cavalli, G. 2002. "Chromatin as a eukaryotic template of genetic information", *Current Opinion in Cell Biology,* 14: 269-278.

Cavalli-Sforza, L. L. ve M. W. Feldman. 1981. *Cultural Transmission and Evolution.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Cerutti, H. 2003. "RNA interference: Traveling in the cell and gaining functions?", *Trends in Genetics,* 19: 39-46.

Chakravarti, A. ve P. Little. 2003. "Nature, nurture and human disease", *Nature,* 421: 412-414.

Chandler, V. L., W. B. Eggleston ve J. E. Dorweiler. 2000. "Paramutation in maize", *Plant Molecular Biology,* 43: 121-145.

Check, E. 2003. "RNA to the rescue?", *Nature,* 425: 10-12.

Chen, T., T. Hiroko, A. Chaudhuri, F. Inose, M. Lord, S. Tanaka, J. Chant ve A. Fujita. 2000. "Multigenerational cortical inheritance of the Rax2 protein in orienting polarity and division in yeast", *Science,* 290: 1975-1978.

Chernoff, Y. O. 2001. "Mutation processes at the protein level: Is Lamarck back?", *Mutation Research,* 488: 39-64.

Chicurel, M. 2001. "Can organisms speed their own evolution?", *Science,* 292: 1824-27.

Chomsky, N. 1968. *Language and Mind.* New York: Harcourt, Brace & World. [*Dil ve Zihin*, çev. Ahmet Kocaman, Ayraç Yayınları, 2001]

——. 1975. *Reflections on Language.* New York: Pantheon.

——. 2000. *New Horizons in the Study of Language and Mind.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Christiansen, M. H. ve S. Kirby, eds. 2003. *Language Evolution.* Oxford: Oxford University Press.

Churchill, F. B. 1978. "The Weismann-Spencer controversy over the inheritance of acquired characters", *Proceedings of the XVth International Congress of the History of Science* içinde, editör: E. G. Forbes, Edinburgh: Edinburgh University Press, s. 451-468.

Clark, M. M. ve B. G. Galef, Jr. 1995. "Prenatal influences on reproductive life history strategies", *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 151-153.

Clark, M. M., P. Karpiuk ve B. G. Galef, Jr. 1993. "Hormonally mediated inheritance of acquired characteristics in Mongolian gerbils", *Nature*, 364: 712.

Coen, E. 1999. *The Art of the Genes: How Organisms Make Themselves*. Oxford: Oxford University Press.

Collias, N. E. ve E. C. Collias. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Collinge, J. 2001. "Prion diseases of humans and animals: Their causes and molecular basis", *Annual Review of Neuroscience*, 24: 519-550.

Colot, V. ve J.-L. Rossignol. 1999. "Eukaryotic DNA methylation as an evolutionary device", *BioEssays*, 21: 402-411.

Cook, G. M. 1999. "Neo-Lamarckian experimentalism in America: Origins and consequences", *Quarterly Review of Biology*, 74: 417-437.

Cosmides, L. ve J. Tooby. 1997. "Evolutionary psychology: A primer", www.psych.ucsb.edu/research/cep/primer.html.

Couzin, J. 2002a. "Quirks of fetal environment felt decades later", *Science*, 296: 2167-69.

——. 2002b. "In yeast, prions' killer image doesn't apply", *Science*, 297: 758-61.

Crick, F. H. C. 1958. "On protein synthesis", *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 12: 138-163.

——. 1970. "Central dogma of molecular biology", *Nature*, 227: 561-563.

Cronin, H. 1991. *The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Crouse, H. V. 1960. "The controlling element in sex chromosome behavior in *Sciara*", *Genetics*, 45: 1429-1443.

Cubas, P., C. Vincent ve E. Coen. 1999. "An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry", *Nature*, 401: 157-161.

Curtiss, S. 1977. *Genie: A Psycholinguistic Study of a Modern-day "Wild Child."* New York: Academic Press.

Daily, G. C. 1999. "Developing a scientific basis for managing Earth's life support systems", *Conservation Ecology*, 3(2): 14. www.consecol.org/vol3/iss2/art14.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Londra: John Murray. E. Mayr'in önsözüyle tıpkıbasımı 1964. Cambridge, MA: Harvard University Press. [*Türlerin Kökeni*, çev. Öner Ünalan, Onur Yayınları, 1976]

——. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 cilt, Londra: John Murray. 2. edisyon (1883) H. Ritvo'nun önsözüyle yeniden basımı 1998. Baltimore: John Hopkins University Press.

——. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Londra: John Murray. J. T. Bonner ve R. M. May'in önsözüyle tıpkıbasımı 1981. Princeton, NJ: Princeton University Press. [*İnsanın Türeyişi*, çev. Sevim Belli, Onur Yayınları, 1973]

——. 1881. *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on Their Habits*. Londra: John Murray. S. J. Gould'ın önsözüyle tıpkıbasımı 1985. Chicago: University of Chicago Press.

Datta, A. ve S. Jinks-Robertson. 1995. "Association of increased spontaneous mutation rates with high levels of transcription in yeast". *Science* 268: 1616-1619.

Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene.* Oxford: Oxford University Press. [*Gen Bencildir*, çev. Asuman Müftüoğlu, Tübitak Yayınları, 2007]

——. 1982. *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection.* Oxford: Freeman.

——. 1986. *The Blind Watchmaker.* Harlow, İngiltere: Longman. [*Kör Saatçi*, çev. Feryal Halatçı, Tübitak Yayınları, 2002]

Deacon, T. W. 1997. *The Symbolic Species: The Co-evolution of Language and the Brain.* New York: Norton.

Debat, V. ve P. David. 2001. "Mapping phenotypes: Canalization, plasticity and developmental stability", *Trends in Ecology and Evolution,* 16: 555-561.

De la Casa-Esperōn, E. ve C. Sapienza. 2003. "Natural selection and the evolution of genome imprinting", *Annual Review of Genetics,* 37: 349-370.

Dennett, D. C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meaning of Life.* New York: Simon & Schuster.

——. 2001. "The evolution of culture", *The Monist,* 84: 305-324.

Dennis, C. 2003. "Altered states". *Nature* 421: 686-688.

Depew, D. J. ve B. H. Weber. 1995. *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection.* Cambridge, MA: MIT Press.

De Vries, H. 1909-10. *The Mutation Theory: Experiments and Observations on the Origin of Species in the Vegetable Kingdom,* 2 cilt, Chicago: Open Court. Çevirisi J. B. Farmer ve A. D. Darbishire, *Die Mutationstheorie: Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich.* 1901-1903. Leipzig: Veit.

De Waal, F. 2001. *The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections by a Primatologist.* New York: Basic Books.

De Waal, F. ve F. Lanting. 1997. *Bonobo: The Forgotten Ape.* Berkeley: University of California Press

Diamond, J. 1991. *The Rise and Fall of the Third Chimpanzee.* Londra: Radius.

——. 1997. *Guns, Germs and Steel: The Fates of Human Societies.* Londra: Jonathan Cape. [*Tüfek, Mikrop ve Çelik: İnsan Topluluklarının Yazgıları*, çev. Ülker İnce, Tübitak Yayınları, 2003]

Diamond, J. ve J. I. Rotter. 2002. "Evolution of human genetic diseases", *The Genetic Basis of Common Diseases* içinde, editörler: R. A. King, J. I. Rotter ve A. G. Motulsky, 2. edisyon. New York: Oxford University Press, s. 50-64.

Dickinson, W. J. ve J. Seger. 1999. "Cause and effect in evolution", *Nature,* 399: 30.

Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species.* New York: Columbia University Press. S. J. Gould'un önsözüyle yeniden basımı 1982.

Donald, M. 1991. *Origins of the Modern Mind: The Stages in the Evolution of Culture and Cognition.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Doolittle, W. E ve C. Sapienza. 1980. "Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution", *Nature,* 284: 601-603.

Dor, D. 2000. "From the autonomy of syntax to the autonomy of linguistic semantics: Notes on the correspondence between the transparency problem and the relationship problem", *Pragmatics and Cognition,* 8: 325-356.

Dor, D. ve E. Jablonka. 2000. "From cultural selection to genetic selection: A framework for the evolution of language", *Selection,* 1: 33-55.

Dover, G. 2000. *Dear Mr Darwin: Letters on the Evolution of Life and Human Nature.*

Berkeley: University of California Press.

——. 2000b "Results may not fit well with current theories...", *Nature,* 408: 17.

Drake, J. W., B. Charlesworth, D. Charlesworth ve J. F. Crow. 1998. "Rates of spontaneous mutation", *Genetics,* 148: 1667-1686.

Dunbar, R. 1. M. 1996. *Grooming, Gossip and the Evolution of Language.* Londra: Faber & Faber.

Dunbar, R., C. Knight ve C. Power, eds. 1999. *The Evolution of Culture: An Interdisciplinary View.* Edinburgh: Edinburgh University Press.

Dunn, L. C. 1965. *A Short History of Genetics.* New York: McGraw-Hill.

Durham, W. H. 1991. *Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity.* Stanford, CA: Stanford University Press.

Dykxhoorn, D. M., C. D. Novina ve P. A. Sharp. 2003. "Killing the messenger: Short RNAs that silence gene expression", *Nature Reviews Molecular Cell Biology,* 4: 457-467.

Eaglestone, S. S., B. S. Cox ve M. F. Tuite. 1999. "Translation termination efficiency can be regulated in *Saccharomyces cerevisiae* by environmental stress through a prion-mediated mechanism", *EMBO Journal,* 18: 1974-1981.

Eddy, S. R. 2001. "Non-coding RNA genes and the modern RNA world", *Nature Reviews Genetics,* 2: 919-929.

Elman, J. L., E. A. Bates, M. H. Johnson, A. Karmiloff-Smith, D. Parisi ve K. Plunkett. 1996. *Rethinking Innateness: A Connectionist Perspective on Development.* Cambridge, MA: MIT Press.

Ettinger, L. ve F. Doljanski. 1992. "On the generation of form by the continuous interactions between cells and their extracellular matrix", *Biological Reviews,* 67: 459-489.

Fedoroff, N. ve D. Botstein, eds. 1992. *The Dynamic Genome: Barbara McClintock's Ideas in the Century of Genetics.* Plainview, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Feinberg, A. P. ve B. Tycko. 2004. "The history of cancer epigenetics", *Nature Reviews Cancer,* 4: 143-153.

Feldman, M. W. ve K. N. Laland. 1996. "Gene-culture coevolutionary theory", *Trends in Ecology and Evolution,* 11: 453-457.

Ferguson-Smith, A. C. ve M. A. Surani. 2001. "Imprinting and the epigenetic asymmetry between parental genomes", *Science,* 293: 1086-1089.

Fire, A., S. Xu, M. K. Montgomery, S. A. Kostas, S. E. Driver ve C. C. Mello. 1998. "Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*", *Nature,* 391: 806-811.

Fisher, J. ve R. A. Hinde. 1949. "The opening of milk bottles by birds", *British Birds,* 42: 347-357.

Foster, P. L. 1999. "Mechanisms of stationary phase mutation: A decade of adaptive mutation", *Annual Review of Genetics,* 33: 57-88.

——. 2000. "Adaptive mutation: Implications for evolution", *Bioessays,* 22: 1067-1074.

Fracchia, J. ve R. C. Lewontin. 1999. "Does culture evolve?", *History and Theory, Özel Sayı 38. The Return of Science: Evolutionary Ideas and History,* s. 52-78.

Francis D., J. Diorio, D. Liu ve M. J. Meaney. 1999. "Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat", *Science,* 286: 1155-1158.

Francis, D. D., K. Szegda, G. Campbell, W. D. Martin ve T. R. Insel. 2003. "Epigenetic

sources of behavioral differences in mice", *Nature Neuroscience*, 6: 445-446.

Frawley, W. 1992. *Linguistic Semantics*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.

Fry, I. 2000. *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview*. New Brunswick, NJ: Rutgers University Press.

Futscher, B. W., M. M. Oshiro, R. J. Wozniak, N. Holtan, C. L. Hanigan, H. Duan ve F. E. Domann. 2002. "Role for DNA methylation in the control of cell type – specific maspin expression", *Nature Genetics*, 31: 175-179.

Gadjusek, D. C. 1977. "Unconventional viruses and the origin and disappearance of kuru", *Science*, 197: 943-960.

Galton, F. 1871. "Experiments in pangenesis, by breeding from rabbits of a pure variety, into whose circulation blood taken from other varieties had previously been largely transfused", *Proceedings of the Royal Society of London*, 19: 393-410.

——. 1875. "A theory of heredity", *Contemporary Review*, 27: 80-95.

Gánti, T. 2003. *The Principles of Life*. Oxford: Oxford University Press.

Gayon, J. 1998. *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Gerhart, J. ve M. Kirschner. 1997. *Cells, Embryos, and Evolution: Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Malden, MA: Blackwell.

Gillham, N. W. 2001. *A life of Sir Francis Galton: From African Exploration to the Birth of Eugenics*. New York: Oxford University Press.

Givón, T. 1995. *Functionalism and Grammar*. Philadelphia: John Benjamins.

Gottlieb, G. 1997. *Synthesizing Nature-Nurture: Prenatal Roots of Instinctive Behavior*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.

——. 2002. "Developmental-behavioral initiation of evolutionary change", *Psychological Review*, 109: 211-218.

Gould, S. J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge MA: Harvard University Press.

Grandjean, V., Y. Hauck, C. Beloin, F. Le Hégarat ve L. Hirschbein. 1998. "Chromosomal inactivation of *Bacillus subtilis* exfusants: A prokaryotic model of epigenetic regulation", *Biological Chemistry*, 379: 553-557.

Greenfield, T. J. 1986. *Variation, Heredity, and Scientific Explanation in the Evolutionary Theories of Four American Neo-Lamarckians, 1867-1869*. Doktora tezi, University of Wisconsin, Madison.

Grell, R. F. 1971. "Heat-induced exchange in the fourth chromosome of diploid females of *Drosophila melanogaster*", *Genetics*, 69: 523-527.

Grell, R. F. 1978. "A comparision of heat and interchromosomal effects on recombination and interference in *Drosophila melanogaster*", *Genetics*, 89: 65-77.

Grisemer, J. 2000a. "The units of evolutionary transition", *Selection* 1: 67-80.

——. 2000b. "Reproduction and the reduction of genetics", *The Concept of the Gene in Development and Evolution: Historical and Epistemological Perspectives* içinde, editörler: P. J. Beurton, R. Falk ve H-J. Rheinberger. Cambridge: Cambridge University Press, s. 240-285.

Griffiths, P. E. ve R. D. Gray. 1994. "Developmental systems and evolutionary explanation", *Journal of Philosophy*, 91: 277-304.

——. 2001. "Darwinism and developmental systems", *Cycles of Contingency* içinde, editörler: S. Oyama, P. E. Griffiths ve R. D. Gray. Cambridge, MA: MIT Press.

Grimes, G. W., ve K. J. Aufderheide. 1991. *Cellular Aspects of Pattern Formation: The Problem of Assembly. Monographs in Developmental Biology*, cilt 22. Basel: Karger.

Grishok, A., H. Tabara ve C. C. Mello. 2000. "Genetic requirements for inheritance of RNAi in *C. elegans*", *Science*, 287: 2494-2497.

Groos, K. 1898. *The Play of Animals. A Study of Animal Life and Instinct*. Londra: Chapman & Hall.

Gu, Z., L. M. Steinmetz, X. Gu, C. Scharfe, R. W. Davis ve W.-H. Li. 2003. "Role of duplicate genes in genetic robustness against null mutations", *Nature*, 421: 63-66.

Gustafsson, Å. 1979. "Linnaeus' peloria: The history of a monster", *Theoretical and Applied Genetics*, 54: 241-248.

Hadorn, E. 1978. "Transdeterminaton", *The Genetics and Biology of* Drosophila içinde, editörler: M. Ashburner ve T. R. F. Wright, cilt 2c. Londra: Academic Press.

Haig, D. 2002. *Genomic Imprinting and Kinship*. New Brunswick, NJ: Rutgers University Press.

Haldane, J. B. S. 1954. "Introducing Douglas Spalding", *British Journal of Animal Behaviour*, 2: 1-11.

Hall, J. C. 1994. "The mating of a fly". *Science* 264: 1702-1714.

Hamer, D. ve P. Copeland. 1998. *Living with Our Genes: Why They Matter More Than You Think*. New York: Doubleday. [*Genlerimizle yaşamak*, çev. Fatih Özbay, Evrim Yayınevi, 2000]

Hamilton, W. D. 1964a. "The genetical evolution of social behaviour", I, *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.

——. 1964b. "The genetical evolution of social behaviour", II, *Journal of Theoretical Biology*, 7: 17-52.

——. 1996. *Narrow Roads of Gene Land. The Collected Papers of W. D. Hamilton*, cilt 1. *Evolution of Social Behaviour*. Oxford, İngiltere: Freeman.

Hannon, G. J. 2002. "RNA interference", *Nature*, 418: 244-251.

Hardy, A. 1965. *The Living Stream: A Restatement of Evolution Theory and Its Relation to the Spirit of Man*. Londra: Collins.

Hauser, M. D., N. Chomsky ve W. T. Fitch. 2002. "The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?", *Science*, 298: 1569-1579.

Helmuth, L. 2001. "From the mouths (and hands) of babes", *Science*, 293: 1758-1759.

Hendrickson, H., E. S. Slechta, U. Bergthorsson, D. I. Andersson ve J. R. Roth. 2002. "Amplification-mutagenesis: Evidence that "directed" adaptive mutation and general hypermutability result from growth with a selected gene amplification", *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 2164-2169.

Henikoff, S., T. Furuyama ve K. Ahmad. 2004. "Histone variants, nucleosome assembly and epigenetic inheritance", *Trends in Genetics*, 20: 320-326.

Heyes, C. M. 1993. "Imitation, culture and cognition", *Animal Behaviour*, 46: 999-1010.

Heyes, C. M. ve B. G. Galef, Jr., eds. 1996. *Social Learning in Animals: The Roots of Culture*. San Diego: Academic Press.

Hinton, G. E. ve S. J. Nowlan. 1987. "How learning can guide evolution", *Complex Systems*, 1: 495-502.

Hirata, S., K. Watanabe ve M. Kawai. 2001. "'Sweet-potato washing' revisited", *Primate Origins of Human Cognition and Behavior* içinde, editör: T. Matsuzawa. Tokyo: Springer-Verlag, s. 487-508.

Ho, M. W., C. Tucker, D. Keeley ve P. T. Saunders. 1983. "Effects of successive generations of ether treatment on penetrance and expression of the *bithorax* phenocopy in *Drosophila melanogaster*", *Journal of Experimental Zoology*, 225: 357-368.

Hoffmann, A. A. ve P. A. Parsons. 1997. *Extreme Environmental Change and Evolution*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Holden, C. ve R. Mace. 1997. "Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults", *Human Biology*, 69: 605-628.

Hollick, J. B., J. E. Dorweiler ve V. L. Chandler. 1997. "Paramutation and related allelic interactions", *Trends in Genetics*, 13: 302-308.

Holliday, R. 1979. "A new theory of carcinogenesis", *British Journal of Cancer*, 40: 513-522.

——. 1984. "The biological significance of meiosis", *Controlling Events in Meiosis, Symposia of the Society for Experimental Biology* içinde, editörler: C. W. Evans ve H. G. Dickinson, cilt 38. Cambridge, İngiltere: Company of Biologists, s. 381-394.

——. 1987. "The inheritance of epigenetic defects", *Science*, 238: 163-170.

——. 1990. "Mechanisms for the control of gene activity during development", *Biological Reviews*, 65: 431-471.

——. 1994. "Epigenetics: An overview", *Developmental Genetics*, 15: 453-457.

——. 1996. "DNA methylation in eukaryotes: 20 years on", *Epigenetic Mechanisms of Gene Regulation* içinde, editörler: V. E. A. Russo, R. A. Martienssen ve A. D. Riggs. Plainview, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, s. 5-27.

——. 1998. "The possibility of epigenetic transmission of defects induced by teratogens", *Mutation Research*, 422: 203-205.

Holliday, R. ve J. E. Pugh. 1975. "DNA modification mechanisms and gene activity during development", *Science*, 187: 226-232.

Huffman, M. A. 1996. "Acquisition of innovative cultural behaviors in nonhuman primates: A case study of stone handling, a socially transmitted behavior in Japanese macaques", *Social Learning in Animals: The Roots of Culture* içinde, editörler: C. M. Heyes ve B. G. Galef. San Diego: Academic Press, s. 267-289.

Hull, D. L. 1980. "Individuality and selection", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 311-332.

——. 2000. "Taking memetics seriously: Memetics will be what we make of it", *Darwinizing Culture: the Status of Memetics as a Science* içinde, editör: R. Aunger. Oxford: Oxford University Press, s. 43-67.

Hurford, J. R., M. Studdert-Kennedy ve C. Knight, eds. 1998. *Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive Bases*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Hurst, L. D. 1997. "Evolutionary theories of genomic imprinting", *Genomic Imprinting* içinde, editörler: W. Reik ve A. Surani. Oxford: IRL Press, s. 211-237.

Huynh, K. D. ve J. T. Lee. 2003. "Inheritance of a pre-inactivated paternal X chromosome in early mouse embryos", *Nature*, 426:*857-862.

Hyver, C. ve H. Le Guyader. 1995. "Cortical memory in *Paramecium*: A theoretical approach to the structural heredity", *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*,

Série III: Sciences de la Vie, 318: 375-380.

Immelmann, K. 1975. "The evolutionary significance of early experience", *Function and Evolution in Behaviour: Essays in Honour of Professor Niko Tinbergen, FRS* içinde, editörler: G. Baerends, C. Beer ve A. Manning. Oxford: Clarendon Press, s. 243-53.

Irwin, D. E. ve T. Price. 1999. "Sexual imprinting, learning and speciation", *Heredity*, 82: 347-354.

Issa, J.-P. 2000. "CpG island methylation in aging and cancer", *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 249: 101-118.

Iwasa, Y. ve A. Pomiankowski. 1999. "Sex specific X chromosome expression caused by genomic imprinting", *Journal of Theoretical Biology*, 197: 487-495.

Jablonka, E. 1994. "Inheritance systems and the evolution of new levels of individuality", *Journal of Theoretical Biology*, 170: 301-309.

——. 2002. "Information: Its interpretation, its inheritance, and its sharing", *Philosophy of Science*, 69: 578-605.

——. 2004. "From replicators to heritably varying traits: The extended phenotype revisited", *Biology and Philosophy*, 19: 353-375.

——. 2004. "Epigenetic epidemiology", *International Journal of Epidemiology*, 33: 929-35.

Jablonka, E. ve M. J. Lamb. 1989. "The inheritance of acquired epigenetic variations", *Journal of Theoretical Biology*, 139: 69-83.

——. 1990a. "The evolution of heteromorphic sex chromosomes", *Biological Reviews*, 65: 249-276.

——. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press.

——. 1998a. "Bridges between development and evolution", *Biology and Philosophy*, 13: 119-124.

——. 1998b. "Epigenetic inheritance in evolution", *Journal of Evolutionary Biology*, 11: 159-183.

——. 2002. "The changing concept of epigenetics", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981: 82-96.

Jablonka, E. ve G. Rechav. 1996. "The evolution of language in light of the evolution of literacy", *Origins of Language* içinde, editör: J. Trabant. Budapeşte: Collegium Budapest, s. 70-88.

Jablonka, E. ve E. Szathmáry. 1995. "The evolution of information storage and heredity", *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 206-211.

Jablonka, E., M. Lachmann ve M. J. Lamb. 1992. "Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characters", *Journal of Theoretical Biology*, 158: 245-268.

Jablonka, E., B. Oborny, E. Molnár, E. Kisdi, J. Hofbauer ve T. Czárán. 1995. "The adaptive advantage of phenotypic memory in changing environments", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 350: 133-141.

Jablonka E., M. J. Lamb ve E. Avital. 1998. "'Lamarckian' mechanisms in darwinian evolution", *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 206-210.

Jacob, F. 1989. *The Logic of Life: A History of Heredity*. Harmondsworth, Middlesex, İngiltere: Penguin Books. Çevirisi: B. E. Spillman, *La Logique du vivant: Une histoire de l'hérédité*, 1970. Paris: Editions Gallimard.

Jacob, F. ve J. Monod. 1961a. "On the regulation of gene activity", *Cold Spring Harbor*

Symposia on Quantitative Biology, 26: 193-211.

Jacob, F. ve J. Monod. 1961b. "Genetic regulatory mechanism in the synthesis of proteins", *Journal of Molecular Biology*, 3: 318-356.

Jacobsen, S. E. ve E. M. Meyerowitz. 1997. "Hypermethylated *SUPERMAN* epigenetic alleles in *Arabidopsis*", *Science*, 277: 1100-1103.

Jaenisch, R. ve A. Bird. 2003. "Epigenetic regulation of gene expression: How the genome integrates intrinsic and environmental signals", *Nature Genetics*, 33(Ek): 245-254.

Jenuwein, T. ve C. D. Allis. 2001. "Translating the histone code", *Science*, 293: 1074-1080.

Johannsen, W. 1911. "The genotype conception of heredity", *American Naturalist*, 45: 129-159.

Jones, P. A. ve S. B. Baylin. 2002. "The fundamental role of epigenetic events in cancer", *Nature Reviews Genetics*, 3: 415-428.

Jordan. I. K., I. B. Rogozin, G. V. Glazko ve E. V. Koonin. 2003. "Origin of a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements", *Trends in Genetics*, 19: 68-72.

Jorgensen, R. A. 2002. "RNA traffics information systematically in plants", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 11561-11563.

Judson, H. F. 1996. *The Eighth Day of Creation: Makers of the Revolution in Biology*, 2. edisyon New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Kaati, G., L. O. Bygren ve S. Edvinsson. 2002. "Cardiovascular and diabetes mortality determined by nutrition during parents' and grandparents' slow growth period", *European Journal of Human Genetics*, 10: 682-688.

Kang, Y.-K., K.-K. Lee ve Y.-M. Han. 2003. "Reprogramming DNA methylation in the preimplantation stage: Peeping with Dolly's eyes", *Current Opinion in Cell Biology*, 15: 290-295.

Kauffman, S. A. 1993. *The Origin of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. New York: Oxford University Press.

Kay, L. E. 2000. *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*. Stanford, CA: Stanford University Press.

Kegl, J., A. Senghas ve M. Coppola. 1999. "Creation through contact: Sign language emergence and sign language change in Nicaragua", *Language Creation and Language Change* içinde, editör: M. DeGraff. Cambridge, MA: MIT Press, s. 179-237.

Keller, E. F. 1995. *Refiguring Life: Metaphors of Twentieth-Century Biology*. New York: Columbia University Press.

——. 2000. *The Century of the Gene*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Keller, E. F ve J. C. Ahouse. 1997. "Writing and reading about Dolly", *BioEssays*, 19: 741-742.

Keller, L. ve K. G. Ross. 1993. "Phenotypic plasticity and 'cultural transmission' of alternative social organizations in the fire ant *Solenopsis invicta*", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 121-129.

Kidwell, M. G. ve D. R. Lisch. 2000. "Transposable elements and host genome evolution", *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 95-99.

Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

King, C.-Y. ve R. Diaz-Avalos. 2004. "Protein-only transmission of three yeast prion strains", *Nature*, 428: 319-323.

Kirby, S. 1999. *Function, Selection, and Innateness: The Emergence of Language Universals.* New York: Oxford University Press.

——. 2002. "Learning, bottlenecks and the evolution of recursive syntax", *Linguistic Evolution through Language Acquisition* içinde, editör: T. Briscoe. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press, s. 173-204.

Klar, A. J. S. 1998. "Propagating epigenetic states through meiosis: Where Mendel's gene is more than a DNA moiety", *Trends in Genetics,* 14: 299-301.

Knight, C., M. Studdert-Kennedy ve J. R. Hurford, eds. 2000. *The Evolutionary Emergence of Language: Social Function and the Origins of Linguistic Form.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Koestler, A. 1971. *The Case of the Midwife Toad.* Londra: Hutchinson.

Krementsov, N. L. 1997. *Stalinist Science.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Kuper, A. 2002. "Culture", *Proceedings of the British Academy,* 112: 87-102.

Lachmann, M. ve E. Jablonka. 1996. "The inheritance of phenotypes: An adaptation to fluctuating environments", *Journal of Theoretical Biology,* 181: 1-9.

Lai, C. S. L., S. E. Fisher, J. A. Hurst, F. Vargha-Khadem ve A. P. Monaco. 2001. "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder", *Nature,* 413: 519-523.

Lakoff, G. ve M. Johnson. 1999. *Philosophy in the Flesh: The Embodied Mind and Its Challenge to Western Thought.* New York: Basic Books.

Laland, K. N. 1994. "On the evolutionary consequences of sexual imprinting", *Evolution,* 48: 477-489.

Laland, K. N. ve G. R. Brown. 2002. *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour.* Oxford: Oxford University Press.

Lamarck, J. B. 1809. *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux.* Paris: Dentu. İngilizceye çevirisi H. Elliot, 1914, *Zoological Philosophy: An Exposition with Regard to the Natural History of Animals.* Londra: Macmillan. Yeniden basımı University of Chicago Press, 1984.

Lamb, M. J. 1994. "Epigenetic inheritance and aging", *Reviews in Clinical Gerontology,* 4: 97-105.

Lenneberg, E. H. 1967. *Biological Foundations of Language.* New York: Wiley.

Levin, B. 1993. *English Verb Classes and Alternations: A Preliminary Investigation.* Chicago: University of Chicago Press.

Levin, B. ve M. Rappaport Hovav. 1995. *Unaccusativity: At the Syntax-Lexical Semantics Interface.* Cambridge, MA: MIT Press.

Lewontin, R. C. 1970. "The units of selection", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 1: 1-18.

——. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change.* New York: Columbia University Press.

——. 1978. "Adaptation", *Scientific American,* 239(3): 156-169.

——. 1993. *The Doctrine of DNA: Biology as Ideology.* Harmondsworth, Middlesex, İngiltere: Penguin Books.

——. 1997. "The confusion over cloning", *The New York Review of Books,* Ekim 23, s. 18-23. Tekrar basımı: Lewontin 2000a, s. 273-291.

——. 2000a. *It Ain't Necessarily So: The Dream of the Human Genome and Other Illusions.*

Londra: Granta Books.

——. 2000b. *The Triple Helix.* Cambridge, MA: Harvard University Press. [*Üçlü Sarmal*, çev. Ege Deniz Özsoy, Tübitak Yayınları, 2007]

Li, E., T. H. Bestor ve R. Jaenisch. 1992. "Targeted mutation of the DNA methyl-transferase gene results in embryonic lethality", *Cell,* 69: 915-926.

Lieberman, P. 2000. *Human Language and Our Reptilian Brain: The Subcortical Bases of Speech, Syntax, and Thought.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Lindegren, C. C. 1949. *The Yeast Cell, its Genetics and Cytology.* St. Louis: Educational Publishers.

——. 1966. *The Cold War in Biology.* Ann Arbor, MI: Planarian Press.

Lindquist, S. 2000. "...but yeast prion offers clues about evolution", *Nature,* 408: 17-18.

Liu, J.-J. ve S. Lindquist. 1999. "Oligopeptide-repeat expansions modulate 'protein-only' inheritance in yeast", *Nature,* 400: 573-576.

Lorenz, K. 1970. *Studies in Animal and Human Behaviour,* cilt 1. Londra: Methuen.

Lovelock, J. 1995. *The Ages of Gaia: A Biography of Our Living Earth,* 2. edisyon, Oxford: Oxford University Press.

Lu Hsun. 1972. *Selected Stories of Lu Hsun,* 3. edisyon. Çevirisi Y. Hsien-yi ve G. Yang. Peking: Foreign Language Press.

Lyko, F. ve R. Paro. 1999. "Chromosomal elements conferring epigenetic inheritance", *BioEssays,* 21: 824-832.

Lyon, M. F. 1961. "Gene action in the X-chromosome of the mouse (*Mus musculus* L)", *Nature,* 190: 372-373.

——. 1998. "X-chromosome inactivation: A repeat hypothesis", *Cytogenetics and Cell Genetics,* 80: 133-137.

——. 1999. "Imprinting and X-chromosome inactivation", *Genomic Imprinting: An Interdisciplinary Approach* içinde, editör: R. Ohlsson. Berlin: Springer-Verlag, s. 73-90.

Maniatis, T. ve B. Tasic. 2002. "Alternative pre-mRNA splicing and proteome expansion in metazoans", *Nature,* 418: 236-243.

Margulis, L. 1998. *The Symbiotic Planet: A New Look at Evolution.* Londra: Weidenfeld & Nicolson [*Ortakyaşam Gezegeni: Evrime Yeni Bir Bakış*, çev. Ela Uluhan, Varlık Yayınları, 2001].

Markoš, A. 2002. *Readers of the Book of Life: Contextualizing Developmental Evolutionary Biology.* New York: Oxford University Press.

Masel, J. ve A. Bergman. 2003. "The evolution of the evolvability properties of the yeast prion [PSI$^+$]", *Evolution,* 57: 1498-1512.

Matsuda, R. 1987. *Animal Evolution in Changing Environments with Special Reference to Abnormal Metamorphosis.* New York: Wiley

Mattick, J. S. 2003. "Challenging the dogma: The hidden layer of non-protein-coding RNAs in complex organisms", *BioEssays,* 25: 930-939.

Matzke, M., A. J. M. Matzke ve J. M. Kooter. 2001. "RNA: Guiding gene silencing", *Science,* 293: 1080-1083.

Mayer, M. P. ve B. Bukau. 1999. "Molecular chaperones: the busy life of Hsp90", *Current Biology,* 9: R322-R325.

Maynard Smith, J. 1964. "Group selection and kin selection", *Nature,* 201: 1145-1147.

——. 1966. *The Theory of Evolution,* 2. edisyon, Harmondsworth, Middlesex, İngiltere:

Penguin Books. [*Evrim Kuramı*, çev. Hüsen Portakal, Evrim Yayınevi, 2002]

——. 1978. *The Evolution of Sex.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

——. ed. 1982. *Evolution Now: A Century after Darwin.* Londra: Macmillan.

——. 1986. *The Problems of Biology.* Oxford: Oxford University Press.

——. 1989. *Evolutionary Genetics.* Oxford: Oxford University Press.

——. 2000. "The concept of information in biology", *Philosophy of Science,* 67: 177-194.

Maynard Smith, J. ve E. Szathmáry. 1995. *The Major Transitions in Evolution.* Oxford: Freeman.

Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Mayr, E. ve W. B. Provine, eds. 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

McClintock, B. 1984. "The significance of responses of the genome to challenge", *Science,* 226: 792-801.

McKenzie, G. J., R. S. Harris, P. L. Lee ve S. M. Rosenberg. 2000. "The SOS response regulates adaptive mutation",. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 97: 6646-6651.

McKusick, V. A. 1998. *Mendelian Inheritance in Man: A Catalog of Human Genes and Genetic Disorders,* 12. edisyon, Baltimore: John Hopkins University Press. www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=OMIM.

McLaren, A. 1999. "Too late for the midwife toad: Stress, variability and Hsp90", *Trends in Genetics,* 15: 169-171.

McLaren, A. 2000. "Cloning: Pathways to a pluripotent future", *Science,* 288: 1775-1780.

McNairn, A. J. ve D. M. Gilbert. 2003. "Epigenomic replication: Linking epigenetics to DNA replication", *BioEssays,* 25: 647-656.

Meiklejohn, C. D. ve D. L. Hartl. 2002. "A single mode of canalization", *Trends in Ecology and Evolution,* 17: 468-473.

Mennella, J. A., C. P. Jagnow ve G. K. Beauchamp. 2001. "Prenatal and postnatal flavor learning by human infants", *Pediatrics,* 107: e88. www.pediatrics.org/cgi/content/full/107/6/e88.

Metzgar, D. ve C. Wills. 2000. "Evidence for the adaptive evolution of mutation rates", *Cell,* 101: 581-584.

Michod, R. E. ve B. R. Levin, eds. 1988. *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas.* Sunderland, MA: Sinauer.

Midgley, M. 2002. "Choosing the selectors", *Proceedings of the British Academy,* 112: 119-133.

Miller, G. 2000. *The Mating Mind: How Sexual Choice Shaped the Evolution of Human Nature.* Londra: Heinemann. [*Sevişen Beyin: Eş Bulma Süreci İnsan Doğasını Nasıl Belirledi?*, çev. M. Asım Karaömerlioğlu, NTV Yayınları, 2010]

Moore, T., L. D. Hurst ve W. Reik. 1995. "Genetic conflict and evolution of mammalian X-chromosome inactivation", *Developmental Genetics,* 17: 206-211.

Morange, M. 1998. *A History of Molecular Biology.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Morange, M. 2001. *The Misunderstood Gene.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Morgan, H. D., H. G. E. Sutherland, D. I. K. Martin ve E. Whitelaw. 1999. "Epigenetic

inheritance at the agouti locus in the mouse", *Nature Genetics*, 23: 314-318.

Moss, L. 2003. *What Genes Can't Do*. Cambridge, MA: MIT Press.

Moxon, E. R. ve C. Wills. 1999. "DNA microsatellites: agents of evolution?", *Scientific American*, 280(1): 72-77.

Moxon, E. R., P. B. Rainey, M. A. Nowak ve R. E. Lenski. 1994. "Adaptive evolution of highly mutable loci in pathogenic bacteria", *Current Biology*, 4: 24-33.

Müller-Hill, B. 1988. *Murderous Science: Elimination by Scientific Selection of Jews, Gypsies, and Others, Germany, 1933-1945*. Oxford: Oxford University Press.

Mundinger, P. C. 1980. "Animal cultures and a general theory of cultural evolution", *Ethology and Sociobiology*, 1: 183-223.

Murphy, S. K. ve R. L. Jirtle. 2000. "Imprinted genes as potential genetic and epigenetic toxicological targets", *Environmental Health Perspectives*, 108(Ek 1): 5-11.

Mutskov, V. ve G. Felsenfeld. 2004. "Silencing of transgene transcription precedes methylation of promoter DNA and histone H3 lysine 9", *EMBO Journal*, 23: 138-149.

Nanney, D. L. 1960. "Microbiology, developmental genetics and evolution", *American Naturalist*, 94: 167-179.

Newman, S. A. ve G. B. Müller. 2000. "Epigenetic mechanisms of character origination", *Journal of Experimental Zoology*, 288: 304-317.

Nitecki, M. H., ed. 1988. *Evolutionary Progress*. Chicago: University of Chicago Press.

Novina, C. D. ve P. A. Sharp. 2004. "The RNAi revolution", *Nature*, 430: 161-164.

Odling-Smee, F. J. 1988. "Niche-constructing phenotypes", *The Role of Behavior in Evolution* içinde, editör: H. C. Plotkin. Cambridge, MA: MIT Press, s. 73-132.

Odling-Smee, F. J., K. N. Laland ve M. W. Feldman. 1996. "Niche construction", *American Naturalist*, 147: 641-648.

——. 2003. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Ohlsson, R., ed. 1999. *Genomic Imprinting: An Interdisciplinary Approach*. Berlin: Springer-Verlag.

Ohno, S. 1967. *Sex Chromosomes and Sex-linked Genes*. Berlin: Springer-Verlag.

Okano, M., D. W. Bell, D. A. Haber ve E. Li. 1999. "DNA methyltransferases Dnmt3a and Dnmt3b are essential for de novo methylation and mammalian development", *Cell*, 99: 247-257.

Olby, R. 1985. *Origins of Mendelism*, 2. edisyon, Chicago: University of Chicago Press.

——. 1994. *The Path to the Double Helix: The Discovery of DNA*, 2. edisyon, New York: Dover.

Opie, I. ve P. Opie. 1959. *The Lore and Language of Schoolchildren*. Oxford: Oxford University Press.

Orel, V. 1996. *Gregor Mendel: The First Geneticist*. Oxford: Oxford University Press.

Orgel, L. E. ve F. H. C. Crick. 1980. "Selfish DNA: The ultimate parasite", *Nature*, 284: 604-607.

Oyama, S. 2000. *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*, 2. edisyon, Durham, NC: Duke University Press.

Oyama, S., P. E. Griffiths ve R. D. Gray, eds. 2001. *Cycles of Contingency*. Cambridge, MA: MIT Press.

Pál, C ve L. D. Hurst. 2004. "Epigenetic inheritance and evolutionary adaptation". R. P. Hirt ve D. S. Horner, eds., *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny: An Evolu-*

tionary Synthesis in the Age of Genomics. Boca Raton: CRC Press, s. 353-370.

Park, Y. ve M. I. Kuroda. 2001. "Epigenetic aspects of X-chromosome dosage compensation", *Science,* 293: 1083-1085.

Partridge, L. ve N. H. Barton. 2000. "Evolving evolvability", *Nature,* 407: 457-458.

Pasquinelli, A. E. ve G. Ruvkun. 2002. "Control of developmental timing by microRNAs and their targets", *Annual Review of Cell and Developmental Biology,* 18: 495-513.

Payne, R. B., L. L. Payne, J. L. Woods ve M. D. Sorenson. 2000. "Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*", *Animal Behaviour,* 59: 69-81.

Pembrey, M. E. 2002. "Time to take epigenetic inheritance seriously", *European Journal of Human Genetics,* 10: 669-671.

Pepperberg, I. M. 1999. *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Persell, S. M. 1999. *Neo-Lamarckism and the Evolution Controversy in France, 1870-1920.* Lewiston, NY: The Edwin Mellen Press.

Petronis, A. 2001. "Human morbid genetics revisited: Relevance of epigenetics", *Trends in Genetics,* 17: 142-146.

Pfeifer, E. J. 1965. "The genesis of American neo-Lamarckism", *Isis,* 56: 156-167.

Pikaard, C. S. 2001. "Genomic change and gene silencing in polyploids", *Trends in Genetics,* 17: 675-677.

Pinker, S. 1994. *The Language Instinct.* Londra: Allen Lane.

——. 2002. *The Blank Slate: The Modern Denial of Human Nature.* Londra: Allen Lane [*Boş Sayfa,* çev. Mehmet Doğan, Boğaziçi Üniversitesi Yayınevi, 2010].

Pinker, S. ve P. Bloom. 1990. "Natural language and natural selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 13: 707-784.

Plasterk, R. H. A. 2002. "RNA silencing: The genome's immune system", *Science,* 296: 1263-1265.

Plath, K., S. Mlynarczyk-Evans, D. A. Nusinow ve B. Panning. 2002. "*Xist* RNA and the mechanism of X chromosome inactivation", *Annual Review of Genetics,* 36: 233-278.

Plotkin, H. 1997. *Evolution in Mind: An Introduction to Evolutionary Psychology.* Londra: Allen Lane.

——. 2000. "Culture and psychological mechanisms", *Darwinizing Culture: The Status of Memetics as a Science* içinde, editör: R. Aunger. Oxford: Oxford University Press, s. 69-82.

Poole, A. M., M. J. Phillips ve D. Penny. 2003. "Prokaryote and eukaryote evolvability", *BioSystems,* 69: 163-185.

Provine, W. B. 1971. *The Origins of Theoretical Population Genetics.* Chicago: University of Chicago Press.

Prusiner, S. B. 1995. "The prion diseases", *Scientific American* 272(1): 48-57.

——. 1998. "Prions". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 13363-13383.

Queitsch, C., T. A. Sangster ve S. Lindquist. 2002. "Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation", *Nature,* 417: 618-624.

Radman, M. 1999. "Enzymes of evolutionary change", *Nature,* 401: 866-869.

Radman, M. ve R. Wagner. 1988. "The high fidelity of DNA duplication", *Scientific Ameri-*

can, 259(2): 24-30.

Radman, M., I. Matic ve F. Taddei. 1999. "Evolution of evolvability", *Annals of the New York Academy of Sciences,* 870: 146-155.

Raina, R., M. Schläppi ve N. Fedoroff. 1998. "Epigenetic mechanisms in the regulation of the maize *Suppressor-mutator* transposon", *Novartis Foundation Symposium 214: Epigenetics,* Chichester, İngiltere: Wiley, s. 133-143.

Rakyan, V. K., J. Preis, H. D. Morgan ve E. Whitelaw. 2001. "The marks, mechanisms and memory of epigenetic states in mammals", *Biochemical Journal,* 356: 1-10.

Rakyan, V. K., M. E. Blewitt, R. Druker, J. I. Preis ve E. Whitelaw. 2002. "Metastable epialleles in mammals", *Trends in Genetics,* 18: 348-351.

Rakyan, V. K., S. Chong, M. E. Champ, P. C. Cuthbert, H. D. Morgan, K. V. K. Luu ve E. Whitelaw. 2003. "Transgenerational inheritance of epigenetic states at the murine $Axin^{Fu}$ allele occurs after maternal and paternal transmission", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 100: 2538-2543.

Regev, A., M. J. Lamb ve E. Jablonka. 1998. "The role of DNA methylation in invertebrates: Developmental regulation or genome defense?", *Molecular Biology and Evolution,* 15: 880-891.

Rendell, L. ve H. Whitehead. 2001. "Culture in whales and dolphins", *Behavioral and Brain Sciences,* 24: 309-382.

Rhind, S. M., J. E. Taylor, P. A. De Sousa, T. J. King, M. McGarry ve I. Wilmut. 2003. "Human cloning: Can it be made safe?", *Nature Reviews Genetics,* 4: 855-864.

Rhodes, R. 1997. *Deadly Feasts: Tracking the Secrets of a Terrifying New Plague.* New York: Simon & Schuster.

Riggs, A. D. 1975. "X inactivation, differentiation and DNA methylation", *Cytogenetics and Cell Genetics* 14: 9-25.

Roberts, B. T. ve R. B. Wickner. 2003. "Heritable activity: A prion that propagates by covalent autoactivation", *Genes and Development,* 17: 2083-2087.

Robinson, G. 1979. *A Prelude to Genetics.* Lawrence, KS: Coronado Press.

Rose, H. ve S. Rose, eds. 2000. *Alas, Poor Darwin.* Londra: Jonathan Cape.

Rose, S., L. J. Kamin ve R. C. Lewontin. 1984. *Not In Our Genes: Biology, Ideology and Human Nature.* Harmondsworth, Middlesex, İngiltere: Penguin Books.

Rosenberg, S. M. 2001. "Evolving responsively: Adaptive mutation", *Nature Reviews Genetics* 2: 504-515.

Rosenberg, S. M. ve P. J. Hastings. 2003. "Modulating mutation rates in the wild", *Science,* 300: 1382-1383.

Rutherford, S. L. ve S. Henikoff. 2003. "Quantitative epigenetics", *Nature Genetics,* 33: 6-8.

Rutherford, S. L. ve S. Lindquist. 1998. "Hsp90 as a capacitor for morphological evolution", *Nature,* 396: 336-342.

Sapp, J. 1987. *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics.* New York: Oxford University Press.

Savage-Rumbaugh, S. ve R. Lewin. 1994. *Kanzi: The Ape at the Brink of the Human Mind.* New York: Doubleday.

Savage-Rumbaugh, S. ve D. M. Rumbaugh. 1993. "The emergence of language". ed. K. R. Gibson ve T. Ingold, *Tools, Language and Cognition in Human Evolution.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press, s. 86-108.

Savage-Rumbaugh, S., S. G. Shanker ve T. J. Taylor. 1998. *Apes, Language, and the Human Mind.* New York: Oxford University Press.

Scharloo, W. 1991. "Canalization: genetic and developmental aspects", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 22: 65-93.

Schlichting, C. D. ve M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective.* Sunderland, MA: Sinauer.

Schmalhausen, I. I. 1949. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection.* Rusçadan çevirisi I. Dordick. Philadelphia: Blakiston.

Schneeberger, R. G. ve C. A. Cullis. 1991. "Specific DNA alterations associated with the environmental induction of heritable changes in flax", *Genetics,* 128: 619-630.

Schwartz, S. 2002. "Characters as units and the case of the presence and absence hypothesis", *Biology and Philosophy,* 17: 369-388.

Scriver, C. R. ve P. J. Waters. 1999. "Monogenic traits are not simple: Lessons from phenylketonuria", *Trends in Genetics,* 15: 267-272.

Sebeok, T. A. 1994. *An Introduction to Semiotics.* Londra: Pinter.

Segerstråle, U. 2000. *Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociology Debate and Beyond.* Oxford: Oxford University Press.

Sept, J. M. ve G. E. Brooks. 1994. "Reports of chimpanzee natural history, including tool use, in 16th- and 17th-century Sierra Leone", *International Journal of Primatology,* 15: 867-878.

Serio, T. R. ve S. L. Lindquist. 2000. "Protein-only inheritance in yeast: Something to get [PSI⁺]-ched about", *Trends in Cell Biology,* 10: 98-105.

Shapiro, J. A., ed. 1983. *Mobile Genetic Elements.* New York: Academic Press.

——. 1992. "Natural genetic engineering in evolution", *Genetica,* 86: 99-111.

——. 1999. "Genome system architecture and natural genetic engineering in evolution", *Annals of the New York Academy of Sciences,* 870: 23-35.

Sherry, D. R ve B. G. Galef, Jr. 1984. "Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds". *Animal Behaviour* 32: 937-938.

Si, K., M. Giustetto, A. Etkin, R. Hsu, A. M. Janisiewicz, M. C. Miniaci, J.-H. Kim, H. Zhu ve E. R. Kandel. 2003a. "A neuronal isoform of CPEB regulates local protein synthesis and stabilizes synapse-specific long-term facilitation in *Aplysia*", *Cell,* 115: 893-904.

Si, K., S. Lindquist ve E. R. Kandel. 2003b. "A neuronal isoform of the *Aplysia* CPEB has prion-like properties", *Cell,* 115: 879-891.

Siegel, M. L. ve A. Bergman. 2002. "Waddington's canalization revisited: Developmental stability and evolution", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 99: 10528-10532.

Simpson, G. G. 1953. "The Baldwin effect", *Evolution,* 7: 110-117.

Sing, C. F., M. B. Haviland, A. R. Templeton ve S. L. Reilly. 1995. "Alternative genetic strategies for predicting risk of atherosclerosis", *Atherosclerosis X* içinde, editörler: F. P. Woodford, J. Davignon ve A. Sniderman. Amsterdam: Elsevier, s. 638-644.

Skaletsky, H., T. Kuroda-Kawaguchi, P. J. Minx ve 37 yazar daha. 2003. "The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes", *Nature,* 423: 825-837.

Slabbekoorn, H. ve M. Peet. 2003. "Birds sing at a higher pitch in urban noise", *Nature,* 424: 267.

Slechta, E. S., J. Liu, D. I. Andersson ve J. R. Roth. 2002. "Evidence that selected amplification of a bacterial *lac* frameshift allele stimulates Lac$^+$ reversion (adaptive mutation) with or without general hypermutability", *Genetics*, 161: 945-956.

Smocovitis, V. B. 1996. *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Snyder, M. ve M. Gerstein. 2003. "Defining genes in the genomics era", *Science*, 300: 258-260.

Sober, E. ve D. S. Wilson. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Sollars, V., X. Lu, L. Xiao, X. Wang, M. D. Garfinkel ve D. M. Ruden. 2003. "Evidence for an epigenetic mechanism by which Hsp90 acts as a capacitor for morphological evolution", *Nature Genetics*, 33: 70-74.

Solter, D. 1987. "Inertia of the embryonic genome in mammals", *Trends in Genetics*, 3: 23-27.

——. 2000. "Mammalian cloning: Advances and limitations", *Nature Reviews Genetics*, 1: 199-207.

Soyfer, V. N. 1994. *Lysenko and the Tragedy of Soviet Science*. New Brunswick, NJ: Rutgers University Press.

Spalding, D. 1873. "Instinct with original observations on young animals", *Macmillan's Magazine* 27: 282-293. J. B. S. Haldane'in önsözüyle yeniden basımı 1954, *British Journal of Animal Behaviour* 2: 1-11.

Spencer, H. 1862. *First Principles*. Londra: Williams & Norgate.

——. 1893a. "The inadequacy of natural selection", *Contemporary Review*, 63: 153-166, 439-456.

——. 1893b. "A rejoinder to Professor Weismann", *Contemporary Review*, 64: 893-912.

Sperber, D. 1996. *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*. Oxford: Blackwell.

Stahl, F. W. 1988. "A unicorn in the garden". *Nature* 335: 112-113.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.

Steele, E. J. 1981. *Somatic Selection and Adaptive Evolution: On the Inheritance of Acquired Characters*, 2. edisyon, Chicago: University of Chicago Press.

Steele, E. J., R. A. Lindley ve R. V. Blanden. 1998. *Lamarck's Signature: How Retrogenes Are Changing Darwin's Natural Selection Paradigm*. St. Leonards, NSW, Australia: Allen & Unwin.

Sterelny, K. 2001. *Dawkins vs. Gould: Survival of the Fittest*. Cambridge, İngiltere: Icon Books.

——. 2003. *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*. Oxford: Blackwell.

Sterelny, K. ve P. E. Griffiths. 1999. *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: University of Chicago Press.

Sterelny, K., K. C. Smith ve M. Dickison. 1996. "The extended replicator", *Biology and Philosophy*, 11: 377-403.

Stern, C. ve E. R. Sherwood, eds. 1966. *The Origin of Genetics: A Mendel Source Book*. San Francisco: Freeman.

Sternberg, R. v. 2002. "On the roles of repetitive DNA elements in the context of a unified genomic-epigenetic system", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981: 154-188.

Strohman, R. C. 1997. "The coming Kuhnian revolution in biology", *Nature Biotechnology*, 15: 194-200.

Sturtevant, A. H. 1965. *A History of Genetics*. New York: Harper & Row. Tekrar basımı 2001, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. www.esp.org/books/sturt/history

Sutherland, H. G. E., M. Kearns, H. D. Morgan, A. P. Headley, C. Morris, D. I. K. Martin ve E. Whitelaw. 2000. "Reactivation of heritably silenced gene expression in mice", *Mammalian Genome*, 11: 347-355.

Swallow, D. M. ve E. J. Hollox. 2001. "Genetic polymorphism of intestinal lactase activity in adult humans", *The Metabolic and Molecular Bases of Inherited Disease* içinde, editörler: C. R. Scriver, A. L. Beaudet, W. S. Sly ve D. Valle, 8. edisyon, cilt 1. New York: McGraw-Hill, s. 1651-1663.

Taddei, F., M. Vulić, M. Radman ve I. Matić. 1997. "Genetic variability and adaptation to stress", *Environmental Stress, Adaptation and Evolution* içinde, editörler: R. Bijlsma ve V. Loeschcke. Basel: Birkhäuser-Verlag, s. 271-290.

Tanaka, M., P. Chien, N. Naber, R. Cooke ve J. S. Weissman. 2004. "Conformational variations in an infectious protein determine prion strain differences", *Nature*, 428: 323-328.

Templeton, A. R. 1998. "The complexity of the genotype-phenotype relationship and the limitations of using genetic 'markers' at the individual level", *Science in Context*, 11: 373-389.

ten Cate, C. 2000. "How learning mechanisms might affect evolutionary processes", *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 179-181.

ten Cate, C. ve D. R. Vos. 1999. "Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: A reassessment", *Advances in the Study of Behavior*, 28: 1-31.

Terkel, J. 1996. "Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*)", *Social Learning in Animals: The Roots of Culture* içinde, editörler: C. M. Heyes ve B. G. Galef, Jr. San Diego: Academic Press, s. 17-47.

Teubner, G. 2002. "Idiosyncratic production regimes: Co-evolution of economic and legal institutions in the varieties of capitalism", *Proceedings of the British Academy*, 112: 161-181.

Thieffry, D. ve L. Sánchez. 2002. "Alternative epigenetic states understood in terms of specific regulatory structures", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981: 135-153.

Thornhill, R. ve C. T. Palmer. 2000. *A Natural History of Rape: Biological Bases of Sexual Coercion*. Cambridge, MA: MIT Press.

Tomasello, M. 1999. *The Cultural Origins of Human Cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Trabant, J. ve S. Ward, eds. 2001. *New Essays on the Origin of Language*. Berlin: Mouton de Gruyter.

Travis, C. B., ed. 2003. *Evolution, Gender, and Rape*. Cambridge, MA: MIT Press.

True, H. L. ve S. L. Lindquist. 2000. "A yeast prion provides a mechanism for genetic variation and phenotypic diversity", *Nature*, 407: 477-483.

Trut, L. N. 1999. "Early canid domestication: The farm-fox experiment", *American Scientist*, 87: 160-169.

Turner, B. M. 2001. *Chromatin and Gene Regulation: Mechanisms in Epigenetics*. Oxford:

Blackwell.

Turner, J. S. 2000. *The Extended Organism: The Physiology of Animal-Built Structures.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Urnov, F. D. ve A. P. Wolffe. 2001. "Above and within the genome: Epigenetics past and present", *Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia,* 6: 153-167.

Van Schaik, C. P., M. Ancrenaz, G. Borgen, B. Galdikas, C. D. Knott, I. Singleton, A. Suzuki, S. S. Utami ve M. Merrill. 2003. "Orangutan cultures and the evolution of material culture", *Science,* 299: 102-105.

Velkov, V. V. 2002. "New insights into the molecular mechanisms of evolution: Stress increases genetic diversity", *Molecular Biology,* 36: 209-215.

Verma, M., B. K. Dunn ve A. Umar, eds. 2003. *Epigenetics in Cancer Prevention: Early Detection and Risk Assessment. Annals of the New York Academy of Sciences,* cilt 983.

Voinnet, O. 2002. "RNA silencing: Small RNAs as ubiquitous regulators of gene expression", *Current Opinion in Plant Biology,* 5: 444-451.

Waddington, C. H. 1942. "Canalization of development and the inheritance of acquired characters", *Nature,* 150: 563-565.

——. 1957. *The Strategy of the Genes.* Londra: Allen & Unwin.

——. 1959a. "Evolutionary adaptation". ed. S. Tax, *Evolution after Darwin,* cilt 1. Chicago: University of Chicago Press, s. 381-402. Yeniden basımı Waddington 1975a, s. 36-59.

——. 1959b. "Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters", *Nature,* 183: 1654-1655.

——. 1961. "Genetic assimilation", *Advances in Genetics,* 10: 257-293.

——. 1968. "The basic ideas of biology". ed. C. H. Waddington, *Towards a Theoretical Biology,* cilt 1, *Prolegomena.* Edinburgh: Edinburgh University Press, s. 1-32.

——. 1975a. *The Evolution of an Evolutionist.* Edinburgh: Edinburgh University Press.

——. 1975b. "The evolution of altruism and language", *The Evolution of an Evolutionist* içinde, editör: C. H. Waddington. Edinburgh: Edinburgh University Press, s. 299-307.

Wagner, A. 2000. "Robustness against mutations in genetic networks of yeast", *Nature Genetics,* 24: 355-361.

Waters, E. R. ve B. A. Schaal. 1996. "Heat shock induces a loss of rRNA-encoding DNA repeats in *Brassica nigra*", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 93: 1449-1452.

Watson, J. D. 1968. *The Double Helix: A Personal Account of the Discovery of the Structure of DNA.* Londra: Weidenfeld & Nicolson. [*İkili Sarmal: DNA Yapı Çözümünün Öykūsū*, çev. Alev Serin, Tūbitak Yayınları, 1993]

Watson, J. D. ve F. H. C. Crick. 1953a. "A structure for deoxyribose nucleic acid", *Nature,* 171: 737-738.

——. 1953b. "Genetical implications of the structure of deoxyribo nucleic acid", *Nature,* 171: 964-967.

Watson, J. D., N. H. Hopkins, J. W. Roberts, J. A. Steitz ve A. M. Weiner. 1988. *Molecular Biology of the Gene,* 4. edisyon, Menlo Park, CA: Benjamin/Cummins.

Weatherall, D. J. 1998. "How much has genetics helped?", *Times Literary Supplement,* Ocak 30, s. 4-5.

Weber, B. H. ve D. J. Depew, eds. 2003. *Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered.* Cambridge, MA: MIT Press.

Weismann, A. 1891. *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems,* 2. edisyon, cilt 1. Çevirisi E. B. Poulton, S. Schönland ve A. E. Shipley. Oxford: Clarendon Press.

——. 1893a. *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity.* 1892 Almanca edisyonundan çevirisi W. Newton Parker ve H. Rönnfeldt. Londra: Walter Scott.

——. 1893b. "The all-sufficiency of natural selection", *Contemporary Review,* 64: 309-338, 596-610.

——. 1904. *The Evolution Theory,* 2 cilt. 1904 Almanca baskısından çevirisi: J. A. Thomson ve M. R. Thomson. Londra: Edward Arnold.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution.* New York: Oxford University Press.

Wheeler, M., J. Ziman ve M. A. Boden, eds. 2002. *The Evolution of Cultural Entities.* Oxford: Oxford University Press.

White, M. J. D. 1973. *Animal Cytology and Evolution,* 3. edisyon Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Whitelaw, E. ve D. I. K. Martin. 2001. "Retrotransposons as epigenetic mediators of phenotypic variation in mammals". *Nature Genetics* 27: 361-365.

Whiten, A. ve R. Ham. 1992. "On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal of a century of research", *Advances in the Study of Behavior,* 21: 239-283.

Whiten, A., J. Goodall, W. C. McGrew, T. Nishida, V. Reynolds, Y. Sugiyama, C. E. G. Tutin, R. W. Wrangham ve C. Boesch. 2001. "Charting cultural variation in chimpanzees", *Behaviour,* 138: 1481-1516.

Wilkins, A. S. 2002a. "Interview with Ernst Mayr", *BioEssays,* 24: 960-973.

——. 2002b. *The Evolution of Developmental Pathways.* Sunderland, MA: Sinauer.

Wilkins, J. F. ve D. Haig. 2003. "What good is genomic imprinting: The function of parent-specific gene expression", *Nature Reviews Genetics,* 4: 359-368.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Wilson, D. S. 1983. "The group selection controversy: History and current status", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 14: 159-187.

Wolff, G. L., R. L. Kodell, S. R. Moore ve C. A. Cooney. 1998. "Maternal epigenetics and methyl supplements affect agouti gene expression in A^{vy}/a mice", *FASEB Journal,* 12: 949-957.

Wray, A., ed. 2002. *The Transition to Language.* Oxford: Oxford University Press.

Wright, B. E. 2000. "A biochemical mechanism for nonrandom mutations and evolution", *Journal of Bacteriology,* 182: 2993-3001.

Wright, B. E., A. Longacre ve J. M. Reimers. 1999. "Hypermutation in derepressed operons of *Escherichia coli* K12", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 96: 5089-5094.

Wright, S. 1968-1978. *Evolution and the Genetics of Populations,* 4 cilt. Chicago: University of Chicago Press.

Wu, C.-t. ve J. R. Morris. 2001. "Genes, genetics, and epigenetics: A correspondence", *Science,* 293: 1103-1105.

Wynne-Edwards, V. C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

Yeiser, B., E. D. Pepper, M. F. Goodman ve S. E. Finkel. 2002. "SOS-induced DNA polymerases enhance long-term survival and evolutionary fitness", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 8737-8741.

Yoder, J. A., C. P. Walsh ve T. H. Bestor. 1997. "Cytosine methylation and the ecology of intragenomic parasites", *Trends in Genetics*, 13: 335-340.

Yokomori, N., R. Moore ve M. Negishi. 1995. "Sexually dimorphic DNA methylation in the promoter of the *Slp* (sex-limited protein) gene in mouse liver", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 1302-1306.

Zhivotovsky, L. A. 2002. "A model of the early evolution of soma-to-germline feedback", *Journal of Theoretical Biology*, 216: 51-57.

Ziman, J., ed. 2000. *Technological Innovation as an Evolutionary Process*. Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Dizin

Aisner, Ran 174, 175
Antirrhinum (aslanağzı) 146
Aplysia (deniz sümüklüböceği) 130
Arabidopsis thaliana 269, 270, 271
Ascaris (kurtçuk) 78, 92
Asimov, Isaac 87
ateş karıncaları (*Solenopsis invicta*) 194
Avital, Eytan 9, 161, 290

Bacillus 143
Baldwin etkisi 288, 289, 292, 309
Baldwin, James Mark 288, 289, 292
Bateson, Patrick 190
Bateson, William 34, 35, 50
Belyaev, Dimitri 259, 260, 261, 273, 345
Blackmore, Susan 210, 211, 214
Bloom, Paul 312
Bowler, Peter 20, 32, 34, 368
Boyd, Robert 208
Brassica nigra (hardal) 107
BSE (*bovine spongiform encephalopathy*, deli dana hastalığı) 127, 129, 130
Buss, David 219
Butler, Samuel 32

Caenorhabtidis elegans (C. elegans) 138, 140, 149, 328, 341
Cairns, John 88, 89, 97
Caporale, Lynn 104, 109
Carroll, Lewis 378
Cassirer, Ernst 196, 197
Cavalier-Smith, Tom 126, 127, 325
Cavalli-Sforza, Luca 208
Chomsky, Noam 221, 298, 299, 300, 301, 302, 304, 305, 311, 312, 313, 314, 335
CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) 127, 128, 129, 267, 360
Cnemidophorus uniparens (kamçı kuyruk kertenkele) 91
Coen, Enrico 147
Correns, Carl 35
Cosmides, Leda 219, 233
Crick, Francis 41, 42, 58, 59, 157, 158
Crouse, Helen 144
Crusoe, Robinson 198, 199, 200, 285, 286, 287

çekirdek tekeli 40

Daphnia (su piresi) 92
Darvincilik 11, 19, 20, 21, 22, 23, 30, 31, 32, 34, 35, 38, 44, 50, 51, 52, 53, 95, 110, 122, 143, 163, 208, 211, 215, 229, 262, 275, 286, 288, 301, 302, 309, 351, 352, 355, 356, 357, 368
Darwin, Charles 11, 12, 13, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 50, 51, 52, 146, 150, 180, 241, 242, 243, 309, 317, 341, 355, 368, 370
Dawkins, Richard 42, 44, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 65, 80, 87, 110, 193, 209, 210, 211, 212, 356, 369, 371
Deacon, Terrence 196
de Vries, Hugo 34, 35, 36, 39, 50, 146, 147
Diamond, Jared 196, 239
disleksi 218
Dobzhansky, Theodosius 40, 229, 266
Donald, Merlin 226, 227
Dor, Daniel 9, 284, 304, 305, 308
Dover, Gabby 329, 357
Drosophila (meyve sineği) 38, 78, 79, 85, 92, 111, 135, 205, 264, 267, 268, 269, 270, 271, 275, 310, 328
Durham, William 292, 293, 294, 295
D vitamini 294

Feldman, Marcus 208, 358, 359
Fitch, Tecumseh 301, 312

Gadjusek, Carleton 128, 129

Gaia 366
Galton, Francis 24, 33, 34, 50
Gánti, Tibor 318
geldanamycin 268, 270
gemül 24, 25, 26, 31, 33
Gilbert, Gilbert 221
Goethe, J. W. von 146
Gould, Stephen Jay 49, 50, 231, 357, 369, 370
Griesemer, James 9, 21, 372

Haemophilus influenzae 102, 103, 104
Haig, David 258, 278, 280
Hamilton, William D. 45, 46, 47, 48, 49
Hauser, M. D. 205, 301, 312
Hirschbein, Luisa 143
Holliday, Robin 118, 133, 135, 147, 248, 254, 360
Hsp90 267, 268, 269, 270, 271, 273, 274, 275, 342, 344
Hull, David L. 48, 231, 356

Ifça Mistabra (Karşıt Görüş) 12
Immelmann, Klaus 188

İnsan Genomu Projesi 57, 240, 367

Jablonka, Eva 123, 161, 216, 284, 290, 305, 308, 313, 358, 360, 372
Johannsen, Wilhelm 38, 39, 48, 55

Kammerer, Paul 33
Kanzi (maymun) 334, 335, 337, 346, 347, 348
kara kurbağaları 33, 267
Kauffman, Stuart 324
Keller, Evelyn Fox 9, 77
Kisdi, Eva 358
Koşima adası 182, 183, 184, 187, 223
Krüppel (kötürüm) geni 270, 271
kuru hastalığı 127, 128, 267, 271, 360

Lamarck 23, 26, 32
Lamarckçılık 32, 33, 34, 35, 112, 261, 288, 356

Lenneberg, Eric 221
Lewontin, Richard 21, 83, 367, 370, 374
Linaria vulgaris 146, 147, 153, 154, 354
Lindegren, Carl 54, 55
Lindquist, Susan 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 324
Linnaeus, Carl 145, 146, 147
Lisenko, T. D. 54, 56, 259
Liu, J.-J. 325
Lodish, Harvey F. 68
Lorenz, Konrad 171
Lovelock, James 366
Lu Şun 379
Lyon, Mary 257

Margulis, Lynn 364
Maynard Smith, John 21, 44, 45, 51, 52, 63, 112, 125, 339, 340, 348, 370
Mayr, Ernst 112, 231
McClintock, Barbara 97, 98, 102, 248, 249, 261
Medawar, Peter 231
membranome 127
Midgley, Mary 223
Miller, Geoffrey 219, 220
Morgan, Conway Lloyd 288, 289
Morgan, Thomas Hunt 38, 40, 50, 56
Moxon, Richard 102, 104
Mutasyonculuk 34, 35, 38, 39

Neurospora (ekmek küfü) 55, 59

Ohno, Susumu 257
Osborn, Henry Fairfield 288, 289
Oyama, Susan 63, 369, 370

Palmer, C. T. 377
Pangenesis hipotezi 24, 25, 26, 32, 33
Paskalya adası 365
Pasteur, Louis 26
Payne, Robert 189
petunyalar 138
Pinker, Steven 298, 312
Podospora 130
Prusiner, Stanley 128

Pugh, John 118, 133

Queitsch, Christine 9, 269, 270

Radman, Miroslav 319
Rechav, Geva 216
Richerson, Peter 208
Riggs, Arthur 118, 133
Ruden, Douglas M. 270, 271, 274
Rutherford, Suzanne L. 267, 268, 269

Sangster, Todd A. 269
Savage-Rumbaugh, E. Sue 334, 347
Schmalhausen, Ivan Ivanovich 266, 273, 373
Sciara sineği 144
scrapie hastalığı 127, 128, 158
Shapiro, James A. 80, 87, 97
Shaw, George Bernard 32
Solenopsis invicta (Ateş karıncaları) 194
Sonneborn, Tracy 126
Spalding, Douglas 171, 198, 285, 286, 287, 288
Spencer, Herbert 32, 231, 368, 369
Sperber, Dan 208
Steele, Ted 157
Sterelny, Kim 50, 221, 371
su pireleri (Daphnia) 91, 92
Szathmáry, Eörs 52, 125, 339, 340, 348

Tay-Sachs hastalığı 66, 296
Templeton, Alan 9, 70
Terkel, Yosi 174, 175
Thalidomide ilacı 360, 361
Thornhill, R. 377
tohum seçilimi 30
Tooby, John 219, 233
True, H. L. 272
Tschermak, Erich von 35
Tûrlerin Kökeni 19, 20, 22, 24, 32, 50, 241, 243
tûtûn bitkisi 138

Variation of Animals and Plants under Domestication 24
Virchow, Rudolph 26

Waddington, Conrad 72, 73, 74, 86, 117, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 269, 273, 274, 275, 288, 289, 305, 373
Watson, J. D. 41, 58, 59
Weatherall, David 84
Weismann, August 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 35, 36, 42, 45, 48, 50, 78, 231, 356
West-Eberhard, Mary Jane 72, 266, 281, 297, 311, 373
Whitelaw, Emma 147, 148
Wright, Barbara E. 105, 106, 319
Wright, Sewall 43, 50, 123

yamyamlık 128
yaşlanma 135
Yeni Darwincilik 11, 26, 32, 39, 40, 42, 47, 48, 51, 88, 97, 224, 225, 230, 231, 285, 288, 309, 355
Yeni Lamarckçılık 31, 32, 34

Zuckerman, Sör Solly 245

Moleküler biyolojinin ulaştığı bulgular, Darwin kuramının gen merkezli yorumuna, yani adaptasyonların sadece şansa dayalı DNA varyasyonlarına dayandırılmasına meydan okuyor. Çünkü günümüzde kalıtım ve evrim görüşlerinde büyük bir devrim yaşanıyor. Bu devrimin peşinden giden ve kalıtımda genlerden başka unsurların da olduğunu ileri süren Jablonka ile Lamb, evrimin "dört boyutu"nun, yani evrimde rol oynayan dört kalıtım sisteminin izini sürüyorlar. Bu sistemler; genetik, epigenetik (ya da özellikleri, DNA temelli olmayan hücresel aktarım sistemleriyle geçirmek), davranışsal ve simgesel (dil ve diğer simgesel iletişim sistemleriyle aktarım) olarak isimlendirilmektedir. Bugün geniş çevrelerce kabul görmüş gen merkezli ve tek boyutlu görüşe kıyasla zengin ve karmaşık bir evrim görüşü ortaya koyan Jablonka ile Lamb'in yeni sentezi, tetiklenmiş ve edinilmiş değişikliklerin de evrimde rol oynadığını açıklığa kavuşturuyor. Jablonka ile Lamb, önce her kalıtım sistemini ayrıntılarıyla ele alıp daha sonra da tüm bu sistemlerin nasıl bir etkileşim içinde olduğunu göstererek parçaları birleştiriyorlar.

Eva Jablonka 1957'de Polonya'dan İsrail'e göç etti. Tel Aviv Üniversitesi, Cohn Bilim ve Görüşler Tarihi ve Felsefesi Enstitüsü'nde profesör.

Marion J. Lamb, emekliliğinden önce Londra Üniversitesi, Birkbeck Koleji'nde okutmandı. Eva Jablonka ile birlikte, kalıtım ve evrim üzerine çok sayıda makale ve kitap yayınlamışlardır.

38.00₺

048296
AFL

ISBN 978-605-4238-37-8

9 786054 238378

BOĞAZİÇİ ÜNİVERSİTESİ YAYINEVİ