Evrimin Dört Boyutu

Yaşam Tarihinde Genetik, Epigenetik, Davranışsal ve Simgesel Değişimler

Eva Jablonka, Marion J. Lamb

Anna Zeligowski'nin illüstrasyonlarıyla

GENİŞLETİLMİŞ 3. Baskı



BOĞAZİÇİ ÜNİVERSİTESİ YAYINEVİ

Evrimin Dört Boyutu

Eva Jablonka, Marion J. Lamb

EVRİMİN DÖRT BOYUTU

YAŞAM TARİHİNDE GENETİK, EPİGENETİK, DAVRANIŞSAL VE SİMGESEL DEĞİŞİMLER

Mehmet Doğan 1976 Bursa doğumlu. ODTÜ Biyoloji mezunu. NYU Biyoloji'de master yaptı. Serbet çevirmenlik yapıyor. Başlıca çevirileri: *Genom*, (Matt Ridley) 2007, *Gen Çeviktir*, (Matt Ridley) 2009; *Haklı Savaş Haksız Savaş* (Michael Walzer), 2010; *Neo-Liberal Genetik* (Susan McKinnon), 2010. *Boş Sayfa* (Steven Pinker) 2010. *Çift Görmek* (Peter Pesic) 2010. e-posta: memeddogan@gmail.com

EVRİMİN DÖRT BOYUTU

Yaşam Tarihinde Genetik, Epigenetik, Davranışsal ve Simgesel Değişimler

EVA JABLONKA, MARION J. LAMB

Anna Zeligowski'nin illüstrasyonlarıyla

Çeviren: Mehmet Doğan

GENİŞLETİLMİŞ BASIM

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, 2014. All rights reserved.

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

© BÜTEK A.Ş. 2017. Tüm hakları saklıdır.

ISBN 978-605-4238-37-8

Bütek Boğaziçi Eğitim Turizm Teknopark
Uygulama ve Dan. Hiz. San. Tic. A.Ş.
Rumeli Hisarı Mahallesi, Boğaziçi Üniversitesi
Güney Kampüs No: 11/2 Sarıyer/İstanbul
Telefon: (0212) 287 03 12-13

Yönetim Yeri:
Boğaziçi Üniversitesi Yayınevi
Boğaziçi Üniversitesi Kuzey Kampüs
ETA B Blok, 5. Kat, No: 705
Sarıyer/İstanbul

bupress@boun.edu.tr
www.bupress.org
www.bounyayin.com
Telefon ve faks: (0212) 257 87 27
Sertifika No: 10821

Genel Yayın Yönetmeni: Murat Gülsoy
Yönetici Editör: Ergun Kocabıyık
Baskı: Acar Basım ve Cilt Sanayi Ticaret A.Ş.
Beysan San. Sitesi Birlik Cad., No: 26
Acar Binası, Haramidere, İstanbul
Telefon: (0212) 422 18 00
Sertifika No: 11957

Birinci Basım: Şubat 2011
İkinci Basım: Mart 2013
Genişletilmiş Basım: Ocak 2018

Bu eserin bütünüyle veya kısmen fotokopisinin çekilmesi, mekanik ya da elektronik araçlarla çoğaltılması, kopyalanarak internette ya da herhangi bir veri saklama cihazında bulundurulması, 5846 Sayılı Fikir ve Sanat Eserleri Kanunu'nun hükümlerine aykırıdır ve hak sahiplerinin maddi ve manevi haklarının çiğnenmesi anlamına geldiği için suç oluşturmaktadır.

Genetik, epigenetik ve kültürel
ana babalarımıza ve çocuklarımıza

İÇİNDEKİLER

Genişletilmiş Baskıya Önsöz, *xi*

Teşekkür, *xiii*

Önsöz, 15

I

BİRİNCİ BOYUT, 19

1. DARVİNCİLİĞİN YAŞADIĞI DÖNÜŞÜMLER, 19

Darwin'in Darvinciliği, 25 ❖ Weismann'ın Yeni Darvinci Kuramı: Edinilmiş Karakterlerden Vazgeçilmesi, 32 ❖ Darvinciliğe Dair Şüpheler, 38 ❖ Modern Sentez: Gelişimin Gözden Kayboluşu, 42 ❖ Moleküler Yeni Darvincilik: DNA'nın Egemenliği, 49 ❖ Bencil Genler ve Bencil Eşleyiciler, 54 ❖ Darvinciliğin Dönüşümleri, 60 ❖ Söyleşi, 62.

2. GENLERDEN KARAKTERLERE, 69

DNA'dan Proteinlere, 70 ❖ Bilgi Nedir?, 76 ❖ Genler, Karakterler ve Gen Falcılığı, 79 ❖ Etkileşimlerin Dolaşık Ağı, 84 ❖ Parçalanmış Genler, 90 ❖ Gelişim Sırasında DNA'nın Değişimi, 93 ❖ Söyleşi, 96.

3. GENETİK VARYASYON: KÖRLEMESİNE Mİ, GÜDÜMLÜ MÜ, YORUMLAYICI MI?, 106

Cinsellik Aracılığıyla Genetik Varyasyon, 108 ❖ Mutasyonlar Sayesinde Varyasyon, 114 ❖ Rasgeleliğin Sorgulanması, 115 ❖ Edinilmiş, Gerekli, Yorumlayıcı Mutasyonlar?, 121 ❖ Evrimleşmiş Genetik Tahminler, 129 ❖ Söyleşi, 132.

II

DİĞER ÜÇ BOYUT, 139

4. EPİGENETİK KALITIM SİSTEMLERİ, 143

Jaynus'ta Evrim, 145 ❖ Kendini Sürdüren Döngüler: Gen Faaliyetinin Belleği, 150 ❖ Yapısal Kalıtım: Mimari Bellek, 153 ❖ Kromatin İşaretleme Sistemleri: Kromozom Belleği, 159 ❖ RNA Müdahalesi: Genleri Susturmak, 165 ❖ Epigenetik Varyasyonları Yavruya Aktarmak: Canavar Çiçekler ve Sarı Fareler, 172 ❖ Söyleşi, 182.

5. DAVRANIŞSAL KALITIM SİSTEMLERİ, 192

Tarbutniklerin Evrimi, 193 ❖ Toplumsal Öğrenme Yoluyla Bilgi Aktarmak, 199 ❖ Davranışları Etkileyen Maddelerin Aktarımı Aracılığıyla Kalıtım: Ardıç Yemişi ve Havuç Suyu Tercih Etmek, 200 ❖ Taklitçi Olmayan Toplumsal Öğrenme Aracılığıyla Kalıtım: Süt Şişelerini Açmak ve Çam Tohumlarına Ulaşmak, 204 ❖ Taklitçi Öğrenme: Şarkı Söyleyen Balinalar ve Cıvıldayan Kuşlar, 212 ❖ Gelenekler ve Birikimli Evrim: Yeni Yaşam Tarzlarının Evrimi, 216 ❖ Söyleşi, 221

6. SİMGESEL KALITIM SİSTEMİ, 234

Bay Crusoe'nun Büyük Deneyi, 236 ❖ Bir Kalıtım Sistemi Olarak Simgesel İletişim, 244 ❖ Kültürel Evrim ve Simgesel İletişim, 247 ❖ Kültürel Evrimde "Bencil Mem" Görüşü, 249 ❖ Evrimsel Psikoloji ve Zihin Modülleri, 256 ❖ Okuryazarlık Modülü, 258 ❖ Evrimden Tarihe, 265 ❖ Söyleşi, 269.

PERDE ARASI: ÖZET, 279

III
PARÇALARI BİR ARAYA GETİRMEK, 287

7. ETKİLEŞİM İÇİNDEKİ BOYUTLAR:
GENLER VE EPİGENETİK SİSTEMLER, 293

Genetik Varyasyonun Yaratılmasında Epigenetik Sistemlerin Etkileri, 295 ❖ Epigenetik Kalıtım Sistemleri (EKS'ler) Gelişimin Evrimini Nasıl Biçimlendirdi?, 300 ❖ Genom Damgaları ve Gen Seçilimi, 304 ❖ Tetiklenmiş Epigenetik Varyasyonlar ile Genlerin Seçilimi, 309 ❖ Genetik Asimilasyon: Parçanın Yorumu Partisyonun Seçilimini Nasıl Etkiler, 312 ❖ Genetik Asimilasyon Moleküler Biyoloji ile Tanıştığında, 318 ❖ Mayalardaki Prionun İfşası, 324 ❖ Epigenetik İfşalar, 325 ❖ Söyleşi, 330.

8. GENLER VE DAVRANIŞLAR, GENLER VE DİL, 339

Genler, Öğrenme ve İçgüdüler, 341 ❖ Repertuvarı Genişletmek: Asimilasyon-Esnekliği İlkesi, 346 ❖ Kültürel Niş İnşası, 348 ❖ Dil Nedir?, 354 ❖ Dil Genleri Nasıl Değiştirdi, 364 ❖ Söyleşi, 368.

9. EVRİMLEŞEN LAMARCKÇILIK:
BİLİNÇLİ TAHMİNİN EVRİMİ, 376

Yorumlayıcı Mutasyonları Kökeni ve Genetiği, 377 ❖ Epigenetik Kalıtım Sistemlerinin Kökeni ve Epigenetiğin Genetiği, 381 ❖ Kendini Sürdüren Döngüler, 384 ❖ Yapısal Kalıtım, 385 ❖ Kromatin İşaretleri, 387 ❖ RNA Müdahalesi, 391 ❖ Hayvan Geleneklerinin Kökeni: Toplumsal Dikkat ve Toplumsal Öğrenmenin Seçilimi, 393 ❖ Simgeler Aracılığıyla İletişimin Evrimi İçin Gereken Nedir?, 396 ❖ Evrim Dağında Geçişler, 401 ❖ Söyleşi, 405

10. SON BİR SÖYLEŞİ, 416

IV
DOKUZ YILIN ARDINDAN, 451

11. GELİŞEN EVRİM, 453

Altbölüm 1: Genetik Boyut, 458 ❖ Altbölüm 2: Epigenetik Boyut, 469 ❖ Altbölüm 3: Davranışsal Boyut, 504 ❖ Altbölüm 4: Simgesel Boyut, 512 ❖ Altbölüm 5: Evrim Kuramının Menzilini Uzatmak, 535.

Kaynakça, 545

Dizin, 585

GENİŞLETİLMİŞ BASKIYA ÖNSÖZ

Evrimin Dört Boyutu ilk yayımlandığından bu yana biyolojide tonla yeni ve heyecan uyandırıcı keşif yapıldı. Yeni buluşların pek çoğu, 2005'te ele almış olduğumuz konularla doğrudan ilişkili; o zamanlar ileri sürdüğümüz savları çoğunlukla destekleyip güçlendiriyorlar. Yeni olgulara ilaveten, evrimle ilgili yeni fikirler de boy gösterdi; biyologlar, yirminci yüzyıl evrim kuramının temel aldığı varsayımları sorguladı ve evrime ilişkin sorunlara yaklaşmanın yeni yollarını öne sürdü. Kitabın bu basımında, bu yeni bilgilerin ve taze fikirlerin kimilerini tanıtıyoruz. Bu yeniliklerin, evrim kuramının gen temelli, eski, Modern Sentez versiyonunun, yirmi birinci yüzyıl için yetersiz olduğu görüşümüze ağırlık kazandırdığına inancımız tam.

İlk kitabı I. kısımdan III. kısıma kadar neredeyse hiç değiştirmedik, sadece birkaç ufak tefek düzeltme yaptık, bunlar da çoğunlukla yazım hatalarıydı. Yeni malzemenin çoğunluğu IV. kısımda. Bu kısım, uzun tek bir ilave bölümden oluşuyor. Okura bu bilgileri tanıtırken, kitapta yer yer faydalandığımız sohbet biçiminden faydalanıyoruz: Sorgulayıcımız (IM), bize (ME) sorular soruyor, verdiğimiz yanıtları sorguluyor. Bölümün beş altbölümü var; ilk dördünde, evrim boyutlarının her birini ele alıyoruz; daha önce sunulmuş olan fikirleri ve olguları gözden geçirip güncelliyoruz. Kalıtımın öteki boyutlarında epigenetiğin rolüne epey yer ayırdık; çünkü bu alanda bilginin kapsamı hızla genişledi. Bu durum, evrim kuramı açısından hem deneysel hem kavramsal olarak çığır açıyor. Beşinci altbölümde, betimlemiş olduğumuz çalışmaların, evrim fikirleri açısından içerimlerine göz atıyoruz.

Her bölümün ilk dipnotuna, kısa bir "dokuz yılın ardından" paragrafı iliştirdik. Taze bilginin bilimsel literatürde bulunabileceği yerlere bu paragraflarda işaret ediyoruz. Kaynakçaya pek çok kay-

nak eklendi ve dizinde ilave maddeler var. Anna Zeligowski'nin çizimlerinin yardımıyla, yeni malzemeyi, asıl kitabın ruhunu koruyup yararlılığını artıracak şekilde sunmaya çabaladık.

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 ortamı 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 hamusta çorbası uzun süren yorucu günlerde dayanmamızı sağladı ve birçok sorunu lokantasının masalarında çözdük.

Son olarak Beauty-the-cat adlı kedimizin katkısını takdir etmemiz gerekir. Taslağın tüm sayfalarının üzerine oturarak 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; bu sentez son elli yıldır biyolojik düşünce hayatına hükmeden Yeni Darvinciliğin gen merkezli uyarlamasına meydan okuyor.

Oluşan kavramsal değişimler biyolojinin neredeyse tüm dallarını kapsıyor, fakat 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, uyarlanımlar (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 ayağını 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 organizmaların en az iki kalıtım sistemine sahip olduğu 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 dil unsuru insanoğlunun evriminde büyük rol oynuyor. Bu yüzden kalıtım ve evrim hakkında sadece genetik sistem bağlamında değerlendirme yapmak oldukça yanlıştır. Epigenetik, davranışsal ve simgesel kalıtımlar da doğal seçilimin gösterebileceği çeşitliliği sağlamaktadır.

Bu dört kalıtım sistemi ve aralarındaki etkileşimler dikkate alın-

dığında, 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 uyarlanımsal evrimini, gelişigüzel ortaya çıkmış ve işlevleri belirsiz genetik varyasyonların seçilimlerine bağlamak 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, 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 dil 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'de kendi duruşumuzu özetliyor, ayrıca bazı siyasi 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



Ifça Mistabra

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 İpça Mistabra (kısaca İ.M.) olarak adlandırmayı tercih ettik. *İpça 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 okurun bunları ilgi çekici ve faydalı bulabileceğini düşünüyoruz; çünkü bu söyleşiler, biz evrime dair görüşlerimizden bahsederken öğrencilerimizin ve başkalarının kafasında beliren soruları ve merak ettikleri noktaları yansıtıyor.

Kitabın sadece mesleki anlamda bilimle uğraşanlar tarafından değil aynı zamanda biyolojiyle ilgili görüşlere ilgi duyan, özellikle de başta modern genetik olmak üzere günümüzde biyolojideki düşünce akımlarından etkilenenler (zaman zaman da endişe duyanlar) tarafından da okunabileceğini umuyoruz. Bilimsel bilginin niteliğini fazla düşürmeksizin kitabı kolay okunur hale getirmek amacıyla, uzmanlık gerektiren açıklamaları ve bilgi kaynaklarını metin içinde dipnotlara havale ettik. Görüşlerimizi netliğe kavuşturmak için çok sayıda örnek ve düşünce deneyinden faydalandık, fakat biyolog olmayanların bazı bölümleri (özellikle 3., 4. ve 7. bölümleri) okurken zorlanaca-

ğının farkındayız. Derdimizi şüpheci biyologlara iyice anlatmak amacıyla bu bölümlerde moleküllerle ilgili birçok ayrıntı verdik. Kitabın bu zor tarafına bulaşmak istemeyen okurlar 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 yoluyla evrim kuramına değil, bu kuramın gen temelli ve tek boyutlu yorumuna karşıdır. Kalıtımın dört boyutu vardır ve bunların diğer üçünü görmezden gelmek olmaz. Çok daha eksiksiz bir evrim anlayışına ulaşmak istiyorsak bunların dördü de dikkate alınmalıdır.

BİRİNCİ BOYUT

Kalıtımın ve evrimin birinci boyutu genetik boyuttur. Genetik boyut, 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 görüldü.

Yirminci 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 bahsediyordu. Tüm bu mecazlar insan genomu dizisinin okunmasına atfen yapılıyordu. İddialarına göre genetikçiler, genomun dizisini bireyin kalıtsal olarak sahip olduğu zayıflıklarını ve güçlü yanlarını 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 gözden geçirilmiştir), bunların dizisi okunmuş ve kromozom üzerindeki yerleri belirlenmişti. Gazeteler artık daha cesur ve daha sağlıklı yeni 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. Öte yandan yeni bir tevazu duygusu oluştu; işin ironik yanıysa bu tevazuyu ortaya çıkaran şeyin, moleküler biyolojinin ulaştığı başarılar olmasıydı. Çünkü yapılan keşifler, varlığa dair her şeyin aslında ne kadar karmaşık olduğunu göz önüne sermekteydi. Nasıl bir önceki yüzyılda teleskop, astronomlara yeni ufuklar açmış ya da mikroskop, biyologların önüne yeni dünyalar sermişse 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 açıyordu. Görünüşe göre, genlere ve genetiğe eski yöntemlerle bakmak artık mümkün değildi.

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. Psikiyatrlar, biyokimyacılar ya da *genetikçi olmayan* (ama yine de genetikle ilgili meselelerde kendilerini dikkate değer bir rahatlıkla ifade edebilen) birtakım bilimciler hâlâ genleri basit nedensel etkenler olarak gösterseler de, kendilerini dinleyenlere her türlü sorun için hızlı çözüm vaadinde bulunsalar da, bu insanlar, aslında bilgisi veya niyeti şüpheli olan birer propagandacıdan 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 başka molekül tiplerinin arasındaki etkileşimin yanı sıra bireyin yetiştiği çevrenin payı da vardır. Şu an için, öngörülen bir gelecekte, birbirle-

riyle 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.

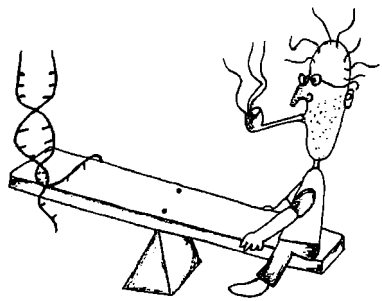
Bu gelişmelerle aşka gelen bilimciler ile iş çevrelerinin bulaşıcı tepkileri gerçekten büyüleyici ve aynı zamanda önemlidir; zira gelecekte paranın ve zamanın nereye yatırılacağını bu insanlar belirleyecek, fakat biz şimdi dikkatimizi, yirminci yüzyılın son yirmi yıllık diliminde gerçekleştirilmiş moleküler 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 ihtiyaç 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, başka 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 bel bağladığı için tek bir gendeki değişimin, etkilediği özellikte çoğunlukla istikrarlı bir tesiri de yoktur. Bazı bireylerde ve bazı koşullarda bu değişimin yararlı etkisi görülürken, başka bireylerde 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 bağla-

mında düşünmek artık sorgulanmalıdır. Örneğin tek tek genlerin frekanslarını ele almak yerine aralarındaki etkileşim ağlarının frekanslarındaki değişime odaklanmak daha uygun olabilir.

Genler ve genom 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, çevre şartları tarafından tetiklenen genom değişimlerinin kalıtımı anlamına gelen "yumuşak kalıtım"a, 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 sapkınlık olarak görülüyordu.

Genomun dinamik doğasını ve gen etkileşimlerinin karmaşıklığını ortaya çıkaran moleküler biyoloji, evrim kuramındaki genetik boyutun tekrar değerlendirilmesini zorunlu kılmaktadır. Kitabımızın 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 istisna değildir. Bilimcileri mantığın sakin ve berrak ışığında, duygulardan arınmış halde kuramları 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 hâlâ süren 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 söyleyebilmesiydi. Baştan itibaren, Darwin'in evrim kuramını kabul edenler bile kuramın eksiksizliğini ve yeterliliğini sorgulamış, kalıtıma 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, bunlar devamlı gözden geçirilip yenilendi. Sonuçta evrim ve kalıtım kavramlarına dair anlayışta büyük değişimler yaşandı.[1]

Günümüzde çoğu biyolog, kalıtımı genler ve DNA dizileri bağlamında düşünürken, evrimi birbirinin yerini alabilecek genlerin frekanslarındaki değişimler bağlamında görmektedir. 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.

[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 on dokuzuncu 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 anlatmıştır.
Dokuz yılın ardından: Evrim fikirlerinin tarihsel arkaplanının kısa bir bahsi de 11. Bölüm'de sunuluyor. Yeni-Lamarckçılık ve Modern Sentez bahsi için ayrıca bkz. Gissis ve Jablonka (2011), bölümler 2-14; Darwin'den itibaren kalıtımla ilgili fikirlerin gelişiminin kolay anlaşılır bir açıklaması için bkz. Schwartz (2008); türeyiş örüntüleri hakkında evrimci düşünce için bkz. Sapp (2009).

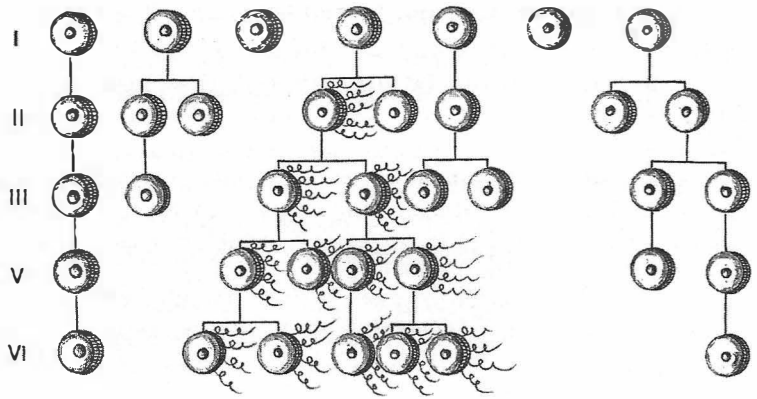
DARWIN'İN DARVİNCİLİĞİ

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. Başlangıçta yaşamın bir ya da birkaç forma nefesin çeşitli güçleriyle birlikte üflendiğini söyleyen yaşam görüşünde bir görkem vardır; bu gezegen değişmez yerçekimi 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 işaret ettiği "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:[2]

[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 yaklaşımları arasındaki farkları ortaya koymasının yanı sıra



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.

- *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.

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.

kendi görüşlerini daha geniş bir felsefi ve biyolojik zemine oturtmuştur.

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 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 kozmolojiye, ekonomiye, kültüre ve diğer alanlara da uygulandığını açıklar.

Darwin elbette ki Mendel yasaları, genler ve DNA hakkında hiçbir şey bilmiyordu. Bu kavramlar yirminci yüzyıla dek evrimi kuramsallaştırmanın bir parçası olmadı. Aslında, Darwin'in yaşadığı günlerde geçerli hiçbir kalıtım kuramı yoktu ve bu da sorun yaratıyordu. O günlerde çoğu insan, ana 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; 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 sürdü-

[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 ve kuramına getirilen eleştirilere yanıt verecektir.

ğü 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 inanıyormuş. Uzamış boyunları yavrularına geçmiş ve her nesilde birlikte boyunları daha da uzamış. Bu hikâyeye göre Lamarck, evrimi, kullanmanın (ya da kullanmamanın) kalıtımla aktarılan etkilerinin sonucu olarak görmektedir. Lamarck'ın büyük hatası "edinilmiş karakterler"in, yani hayvanın yaşamı boyunca yapısında veya işlevinde oluşan değişikliklerin kalıtımla aktarılabileceğini varsaymasıydı. 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.

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.[4] Üstelik edi-

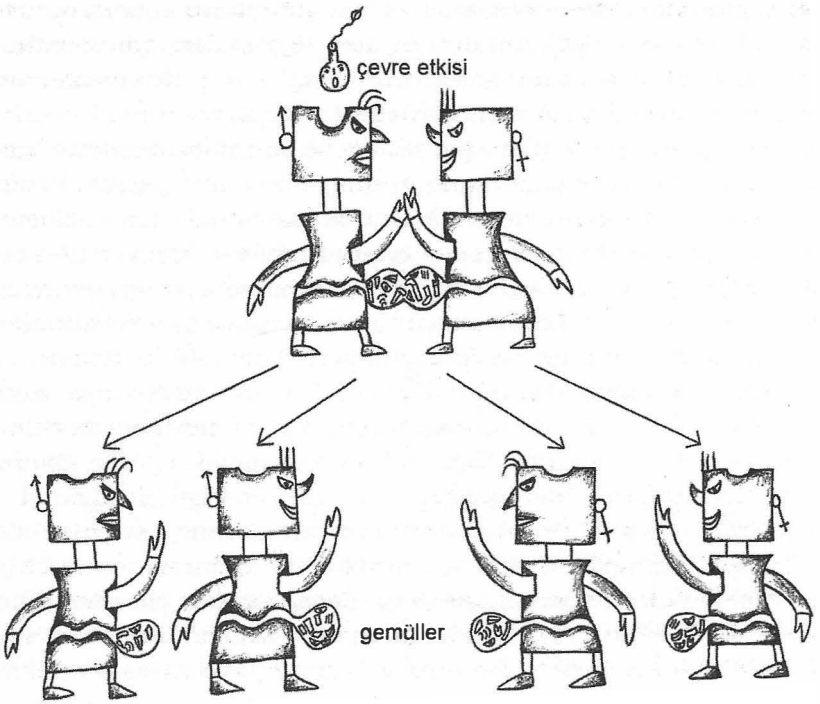
[4] Lamarck, evrime dair görüşlerini *Philosophie Zoologique* (1809) adlı kitabında açıklamış, fakat daha sonraki yayımlarında görüşlerinin bir kısmını gözden geçirip yenilemiştir. Lamarck'ın kuramının bir özeti ve yaptığı değişiklikler için bkz. Burkhardt, *The Spirit of the System: Lamarck and Evolutionary 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.

nilmiş karakterlerin kalıtımla aktarıldığı düşüncesini ortaya atan kişi de Lamarck değildi; on dokuzuncu yüzyılın başında neredeyse bütün biyologlar bu düşünceyi benimsemişti ve o yüzyıl sona ererken birçok biyolog hâlâ aynı görüşteydi. Bu kavram hiç kuşkusuz Darwin'in 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'de 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.[5] Hipotezi pek özgün değildi ve hiç popüler olmadı, fakat tüm eleştirilere rağmen Darwin görüşünü asla terk etmedi. Darwin'in pangenesis kuramı anlatılmaya değer, çünkü on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısındaki diğer kalıtım kuramlarının çoğu ona epeyce benzer. Hepsi de günümüzde kabul gören kalıtım kuramından bütünüyle farklıydı.

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 neresin-

[5] Pangenesis hipotezi için bkz. Darwin, *The Variation of Animals and Plants under Domestication,* 1868, 2. cilt, 27. Bölüm. On dokuzuncu 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 vücut yapılarından gelen gemüller de değişmiştir, fakat dişiden gelen etkilenmemiş gemüller yüzünden bunların etkisi seyrelmiştir.

den gelmişse sonuçta aynı yapıyı oluştururlardı. Eşeyli üreyen organizmalardaysa yumurtada ve spermde istiflenmiş gemüller gelişim başlamadan önce bir araya gelirdi (Şekil 1.2). Bu yüzden yavru, anne ve babadan gelen özelliklerin karışımıdır; ama Darwin'e göre bazen 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 ana babadan gelen benzer gemüllerin birbirlerine 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 bir yapı, örneğin "kullanma ve kullanmama" yüzünden değişime uğramışsa, buna uygun şekilde değişip farklılaşmış gemüller üretilirdi. Yeni edinilmiş bu karakter kalıtımla aktarılır; ama bu karakter yine de çok güçlü bir şekilde ortaya çıkmayabilirdi; çünkü değişime uğramış gemüller, hem üreme organlarındaki mevcut gemüllerle 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 artırır 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 bitkilerin ve hayvanların doğal seçilim yoluyla evrimleşmelerinin nedeni olarak ihtiyaç duyulan kalıtımı ve varyasyonu açıklama konusunda gemüller iyi iş çıkarmıştır. Darwin'in doğal seçilim kuramı çok genel bir kuramdır; belirli bir kalıtım mekanizmasıyla ya da varyasyon nedeniyle kısıtlanamaz.

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

WEISMANN'IN YENİ DARVİNCİ KURAMI: EDİNİLMİŞ KARAKTERLERDEN VAZGEÇİLMESİ

Bilimsel ilerleme hızındaki büyük artışın genelde yirminci yüzyılda başladığını varsayıyoruz, ama bir de 1850'lerin son yıllarında biyolog olmanın nasıl bir şey olduğunu düşünün. İlk önce Rudolph Virchow, hücrenin ancak diğer hücrelerden türediği kuramını ileri sürmüştü; hücresel olmayan maddelerden hücre meydana gelemezdi. Bundan kısa süre sonra da Darwin dünyaya, türlerin sadece başka türlerden doğduğunu söyledi. Bunlar özel bir yaratılışla değil, doğal seçilimle üretilir. Sonra da Louis Pasteur canlıların durup dururken ortaya çıkmadığını deneyleriyle kanıtladı; organizmalar ancak diğer organizmalardan üreyebilirdi. On dokuzuncu 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 değerlendirecek denli bilgisinin olmadığını düşündüğü için suçlanmamalı. Yani yeni gelişen hücre biyolojisi bilimini kalıtım ve evrimle ilintilendirme görevini başkalarına bırakmıştı. On dokuzuncu 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 görüyor-

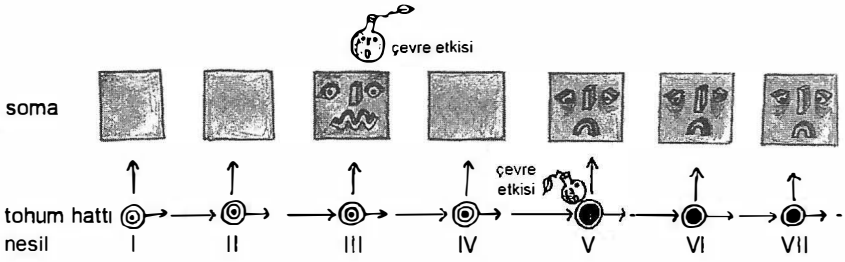
[7] Darwin, Virchow'un hücre kuramı ve hücre oluşumuyla ilgili alternatif görüşlerini *The Variation of Animals and Plants...* kitabının ilk edisyonunun 27. Bölümünde anlatır (1868, 2. cilt, s. 370). Kitabın 2. edisyonunda (1883) düşünceleri aşağı yukarı aynıdır, fakat bu cümle metinden çıkarılmıştır.

[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.

du. Sıradan vücut hücrelerinin *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 açıklığa kavuşmuştu.

Eğer çekirdekteki kromozomlar kalıtım materyali barındırıyorsa, nesiller arasındaki kalıtımda bir sorun çıkması gerektiğini Weismann fark etmişti. Eşeyli üreyen organizmalarda nesiller arası bağlantı, yumurta ve sperm (günümüzdeki deyişle gametler) aracılığıyla kurulur. Fakat yumurta ve sperm diğer hücrelerle benzer kromozom içeriğine sahipse, döllenmiş yumurtada ve ondan gelişen organizmada ana 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. Bu hücrelerde "*indirgeyen* bölünme" gerçekleştiğini söyledi; yani yavru hücreler, ana 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 olmaktadır.

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, kol hücrelerindeki ve dokularındaki mevcut özelliklerin babanın sperm hücrelerine aktarılmasının herhangi bir yolu yoktur. Aynısı sünnet işlemi



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

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 öğeler ile gelecekteki nesilleri ortaya çıkarmakla yükümlü öğeler arasındaki işbölümü, yani *soma* (beden) hücreleri ile tohum hattı arasındaki işbölümü ele alınır. Weismann, gelişimin başlangıcından itibaren, kromozomal malzemenin bir parçasının (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 öteki hücrelerden ayrılırdı. Bazen ilk oluşan hücreler tohum hücreleri olurdu, fakat bu hücreler daha sonraki evrelerde oluşsalar bile bunların tohum plazmaları, döllenmiş yumurtanınkiyle özdeşti. Weismann'a göre, bedeni oluşturan diğer 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 olduğunu 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 grupların 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, o halde Darwin'in kuramı için gerekli olan tüm o varyasyonların nasıl ortaya çıktığını düşünüyordu? Weismann'ın işte bu meseleye getirdiği anlayış önemlidir;[9] 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

[9] 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.

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."[10]

Farklı ataların kalıtım malzemesini birleştiren cinsellik, böylece sınırsız çeşitlilik sağlayabilirdi, fakat yine de Weismann, atalardan gelen tohum plazmalarının işin en başında nasıl farklılaştığını açıklamak zorundaydı. 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 da bu belirleyicileri değiştirebilirdi. Bazıları hayatta kalıp başkalarından daha fazla çoğalabilir, yani belirleyicilerin geçirdiği doğal seçilim sayesinde tohum plazması kademeli olarak değişecektir. 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 bir seçilime inandığı gibi, dokuda 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

[10] Weismann, *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, 1891, s. 279.

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. Kalıtsal 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'a göre 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 da (bunlar doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleşmesi için gerekliydi) 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 kurgusal ve fazlasıyla karmaşık olsa da, bu kuramdaki öğeler, yirminci yüzyılın başında ortaya çıkan yeni genetik biliminde kendilerine yer buldu. Keza, Weismann'ın Darvincilik yorumu da fazlasıyla dar kapsamlı görülüyordu; bununla birlikte bu yorumun, sonraki yıllarda evrim hakkındaki düşüncelerin gittiği doğrultu üzerinde 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 yirminci 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.[11] Yeni Lamarckçılıkta baskın görüş, uyarlanımların "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 kuvvetlerin varlığına inanıyordu. Bu tür fikirler uyarlanım kavramına, evrimsel geçmiş denen olguya güçlü bir temel sağlıyormuş gibi görünüyor; 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.

[11] Bowler'ın on dokuzuncu yüzyılın sonlarıyla yirminci 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. On dokuzuncu 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.

Bilim camiasının hem içinden hem de dışından gelen insanlar, Weismann'ın görüşlerine her yönden saldırdı; her zaman da alçakgönüllü bir dil kullanmadılar. Herbert Spencer, Samuel Butler, hatta daha sonra George Bernard Shaw gibi ünlü isimler, evrimin Lamarckçı açıklamasının kamuoyunda yaygınlaşmasını sağladılar. On dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısının önde gelen düşünürlerinden Herbert Spencer, *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanışından önce de biyolojik evrime inanıyordu.[12] Aslında *evrim* terimini genel kullanıma sokan kişi de oydu. Kelime, en basitinden en karmaşık yapıya dek her türlü gelişim sürecini anlatmak için kullanılıyordu. Evrim sözcüğü güneş sisteminde, toplumda, bireyin hayatı boyunca yaşadığı bedensel ve zihinsel gelişimde yaşanan, nesiller boyunca soyların yapılarında ve işlevlerinde gerçekleşen olayları birbirine bağlayan açıklayıcı bir terimdi. Spencer'ın gözünde evrim kavramı, biyolojinin ötesindeydi ve tüm evrimsel değişimlerin yakıtının benzer mekanizmalar olduğunu varsayıyordu. Edinilmiş karakterlerin kalıtımının hem biyolojik hem de toplumsal evrimde başlıca rolü oynadığına kanaat getirmişti. Geniş çevrelerce okunan *Contemporary Review* dergisinin sayfaları Weismann ile Spencer'ın bu konuda halk önündeki çatışmasının zemini oldu.

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 yarayabilirdi; çünkü edinilmiş karakterlerin kalıtımı görüşüyle uyumludur, fakat bu hipotez biraz da, Darwin'in kuzeni olan Francis Galton'ın bazı çalışmaları yüzünden hiç rağbet görmedi. Galton, kürk rengi farklı tavşanlar arasında büyük çaplı kan nakilleri yaptığı deneyleriyle pangenesis hipotezini sınamıştı.[13] Darwin

[12] 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.

[13] 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.

haklıysa beyaz tavşanlardan gri tavşanlara kan nakledildiğinde, beyaz kürk gemülleri de iletilmeli, bunların da bir kısmı gri tavşanların üreme organlarına ulaşabilmelidir, mantığıyla yola çıkmıştı. Dolayısıyla gri tavşanların yavrularında beyaz kürk de görülmelidir. Darwin'in bahtsızlığına, böyle olmadığı anlaşıldı. Darwin, kuramı için duyduğu utançtan sıyrılmak için gemüllerin *kanda* dolaştığını asla söylemediğini belirtse de, Galton ve birçok kişi bu deneyin pangenesis hipotezini çürüten bir bulgu olduğunu düşündü. Yine de pangenesis gibi kuramların gözden düşmesinin ana sebebi, bunları destekleyecek deneysel bulguların yokluğundan çok, hücre biyolojisi bilimiyle uyuşmamalarıdır. Hücre kuramı daha da geliştirilip yerine oturdukça, gemüller ya da vücudun her yerinden gelen benzer kalıtım parçacıklarının varlığı fikrini, sperm ve yumurta hücreleri de dahil bütün hücrelerin yine ancak hücrelerden türediği 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 kurgusaldı. Hem onlar hem de rakipleri edinilmiş karakterlerin kalıtımını destekleyecek veya çürütecek deneylere defalarca yeltendi ve bu çabalar yirminci yüzyıla dek sürdü.[14] Bu deneylerin ayrıntılarını ve bunlarla ilgili tartışmaları burada

Bölüm. İki kitap da Galton'ın kalıtım kuramını açıklıyor.

[14] Güya Lamarckçı evrimi gösteren yirminci 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 uyarlanımsal 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. Vargas (2009), Svardal (2010) ve Gliboff (2010), modern epigenetikten yararlanarak Kammerer'in çalışmasını yeniden inceleyince yeni ihtilaflar doğdu. On dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında ve yirminci yüzyılın ilk yarısında Amerikan Yeni-Lamarckçılığının durumuyla ilgili büyüleyici açıklamalar için bkz. Pfeiffer (1965), Greenfield (1986), Cook (1999). Persell (1999), on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında ve yirminci yüzyılın ilk yarısında Fransız Yeni-Lamarckçılığının durumunu betimliyor.

anlatmaya 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.

On dokuzuncu yüzyılın sonlarında Darvinciliğe saldıran sadece Yeni Lamarckçılar değildi. *Küçük* varyasyonların seçilimi yoluyla *kademeli* evrim görüşü de saldırıya uğramıştı. İnsanlar, evrimsel değişikliklerin sıçramayla meydana geldiğini 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 üzerinde istatistiki bir çalışma yaptı. Darwin, devamlılık gösteren karakterlerin, yani boy gibi olası değerlerin geniş bir yelpazeye yayıldığı karakterlerin, evrim açısından çok önemli olduğunu düşünüyordu. Darwin'e göre, kademeli değişime yol açan unsur, ufak farklılıkların nesiller boyunca seçilime uğramasıydı. Fakat Galton, bu tip bir seçilimin sonuç vermeyeceğini düşünüyordu. Sadece ana 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. De Vries'e göre, evrimin itici gücü *mutasyonlardı,* tohum plazmasını aniden ve geri dönülemeyecek şekilde sebepsiz yere değiştiren bir süreçti bu. Mutasyon tek adımda yeni bir organizma tipi yaratıyordu.[15]

De Vries ile Bateson, Mendelciliğin yirminci yüzyılın ilk on yılındaki gelişimi bakımından önemli kişilerdi; onlar gibi genetiğin diğer öncülerinin neredeyse tümü "mutasyoncu" olarak anılabilir. *Mutasyon* terimi o dönemde günümüzdeki anlamında kullanılmasa da, kalıtım malzemesinde belirli miktarda değişimi ifade ediyordu. 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 birleştirildi. Karşılaştırmalı anatomi, sistematik, popülasyon biyolojisi ve paleontoloji bilimlerinin farklı yönleri bu çerçeve içinde kullanılarak, doğal seçilim bağlamında açıklandı. Burada bu konunun ayrıntılarına girecek değiliz, fakat 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 kendi adını taşıyan yasaları dünyaya armağan etmiş oldu. Makalesi bir sonraki yıl cemiyetin dergisinde yayımlandı, fakat önemi ancak onlarca yıl sonra anlaşılabilmiştir.[16]

[15] Küçük farklılıkların doğal seçilime uğramasından çok, yeni türlerin ani ve büyük değişimlerle (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...,* 1909-1910. Mutasyoncular ile Darvinciler arasındaki tartışmalar için bkz. Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics,* 1971, 3. Bölüm.

[16] Mendel'in özgün makalesinin çevirisi ile Mendel'i tekrar keşfedenlerin makaleleri

1900'de Hugo de Vries (mutasyoncu), Alman Carl Correns, Avusturyalı Erich von Tschermak adlı üç botanikçi, kendi deneylerinin sonuçlarını duyuruncaya dek, Mendel'in otuz yılı aşkın süre önce ortaya koyduğu yasaların geçerliliği onaylanmayacaktı. Günümüzde, 1900 yılı, William Bateson'ın bu tarihten birkaç sene sonra *genetik* adını verdiği alanın doğum tarihi olarak kabul edilir.

Yirminci yüzyılın başlarında üretilen Mendel kuramının formülasyonuna göre, bireylerin sahip olduğu kalıtım birimleri, bireylerin sahip oldukları özelliklerin 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 birbiriyle 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 indirgeyen bölünme gerçekleşir, böylece kalıtım malzemesini yarıya düşer. 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 gametlerdeki 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 ve pek çok alel çiftinin var olduğu düşünülürse, bu yasa gametlerde büyük miktarda kalıtım çeşitliliği görüleceği anlamına gelir. Bu sav, Weismann'ın öne sürdüğü savla temelde aynıdır, herhangi iki yumurtada 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

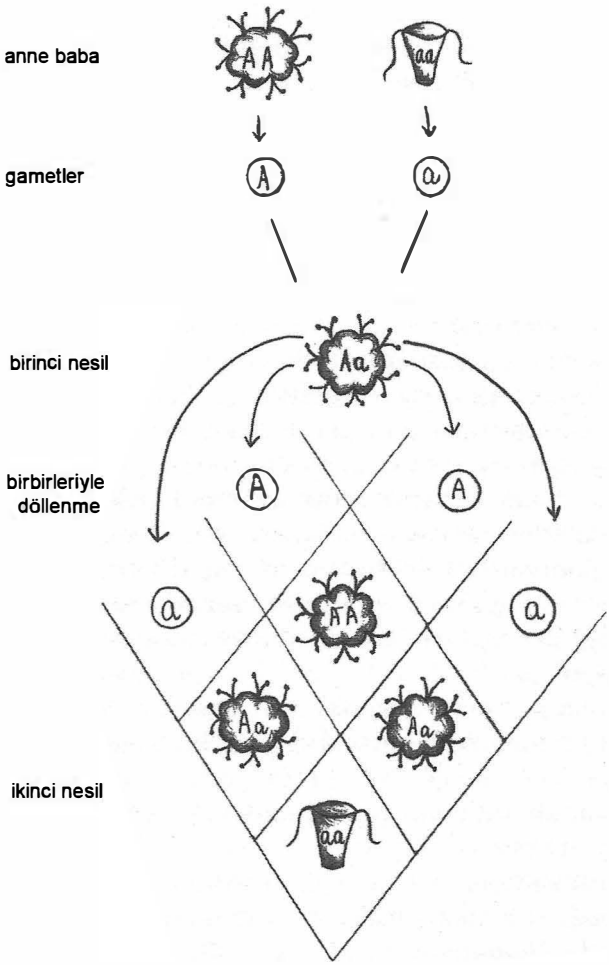
ve genetiğin ilk günlerine dair diğer yazılar için bkz. Stern ve Sherwood, *The Origin of Genetics: A Mendel Source Book,* 1966. Mendel'in keşiflerinin arkaplanı için bkz. Olby, *Origins of Mendelism,* 1985; Orel, *Gregor Mendel: The First Geneticist,* 1996.

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 ana baba çiftinden oluşan döl, sarı bezelyeden *Y* ve yeşil bezelyeden *y* alıp *Yy* olur. 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 hayvanlarla 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 bunu dert etmemize gerek yok. Sadece kısa süre içinde, genlerin ip üzerindeki boncuklar gibi sıralanmış ayrı parçacıklar olarak görülmeye başlandığını söylememiz yeterli.[17]

Devam etmeden önce, ilk bakışta nispeten önemsiz gibi görülen bir noktanın altını çizmeliyiz. Mendel genetiği, farklılıkların analizine dayanır. Aleldeki farklar görünüşe yansıyorsa, ana baba ile çocuklarının genetik yapısı hakkında fikir sahibi olabiliriz. Çocuklardaki farklı tiplerin oranlarına bakarak ana babanın sahip olduğu muhtemel aleller üzerine bir şeyler söyleyebiliriz. Buna karşılık ana babanın genetik yapısını biliyorsak, her çocuk tipinin beklenen oranını

[17] Klasik (Mendelci) genetiğin tarihi ve yirminci 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.



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.

tahmin edebiliriz. Fakat ortada görünür bir farklılık yoksa genetik yapı hakkında hiçbir şey söyleyemez ve kalıtım hakkında hiçbir şey bilemeyiz.

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 belir-

li 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 uyarlanımsal evrimin ihtiyaç duyduğu varyasyonları sağlayabiliyordu.

Genlerin sahip olduğu etkileri nasıl yansıttıkları konusu başlangıçta hiç bilinmiyor, bunun Mendel analizi ve evrim kuramları açısından 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. 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 mesaisini başlattılar; bu deneyler sayesinde genlerin ve genleri taşıyan kromozomların aktarımı hakkında geniş bir bilgi hazinesi oluşturdular. İleride evrimin Modern Sentez'inin 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 bu terimi ekleyen de yine Johannsen'dir. Johannsen genetik açıdan saf bitki soylarıyla, yani tek bireyden dağan ve sürekli kendini dölleyen soylarla çalışmıştı. Soylar 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.[18] Genotip

[18] *Genotip, fenotip* ve *gen* terimlerinin tanımları için bkz. Johannsen, "The genotype

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 olacağı, 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 özdeş genlerin bulunması* olarak tanımlanabilir."[19] Kullandığı kalıtım birimi, yani gen, ne fenotipin bir parçası ne de onun temsiliydi. Gen, fenotipin potansiyeliyle ilgili bilginin birimidir. Bilginin kullanılma şekli genleri etkilemez. Genler son derece sabittir; 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.[20] Onlar hem Vries türü mutasyonculuğu hem de her türlü Lamarckçılığı reddediyordu. 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 yapının kontrolü altında bulunan ve birbirinin yerine geçebilecek iki karakterin az çok matematiksel gene-

conception of heredity", 1911.

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

[20] Modern Sentez'i, 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.

tikçilerin denklemlerinde öngörüldüğü gibi davrandığını kısa sürede gösterdi. Modern Sentez'e göre:

- Kalıtım, tohum hattındaki genlerin aktarımı aracılığıyla gerçekleşir ve bunlar çekirdekteki kromozomların üzerinde bulunan farklı birimlerdir. Genler, karakterlerle ilgili bilgileri taşır.
- Varyasyonlar, eşeysel süreçler 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 içeriğinde değişiklik" olarak tanımladı.[21] 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.

Elbette Modern Sentez'in içerdiği kalıtım görüşüne karşı çıkanlar da 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 yayıldı ve bitki ile hayvan yetiştiricilerinde, insan topluluklarını ıslah edip "geliştirmek" isteyen öjenikçilerde görüldü.

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

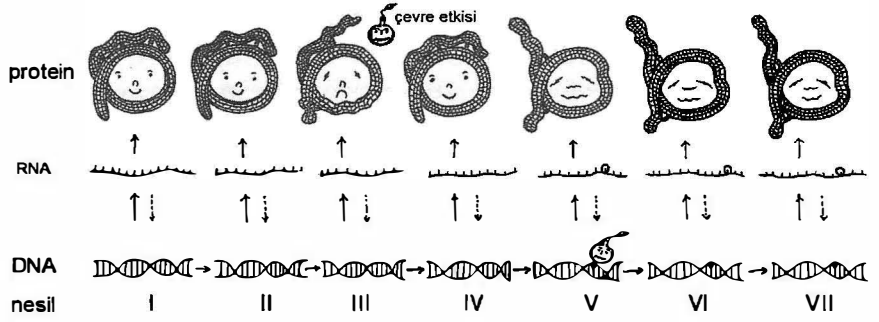
MOLEKÜLER YENİ DARVİNCİLİK: DNA'NIN EGEMENLİĞİ

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 hücrelerde ve dokularda gerçekleşen birçok kimyasal süreç anlaşıldı.[22] Mikroorganizmaların 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. Öte yandan bakterilerde doğru düzgün çekirdek yoktur ve kromozom çiftleri bulunmaz, yani Mendel yasaları onlar için geçerli değildir. Bununla birlikte onlar da bir tür eşeysel sürece sahiptir, yani genetik analiz yapmak mümkündür. İncelenen bakterilerde genlerin tek bir dairesel kromozom üzerinde art arda dizildikleri anlaşılmıştır.[23]

Çeşitli organizmalarda yapılan biyokimyasal ve genetik analizlerinin birlikte değerlendirilmesi sayesinde, genlerin, proteinlerin üretiminde görev aldığı anlaşılmıştı. 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 gösterdi. 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: Keşfedilen şeyin

[22] Moleküler genetiğin ilk safhalarını anlattığımız kısım zorunlu kalışımız yüzünden biraz kabataslaktır; 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.

[23] 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.

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; 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" 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.[24] Şekil 1.5'te gösterildiği gibi, ana dogma

[24] 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 uyarlanımların kalıtımı, embriyolojinin ana dogmasını ihlal eder" (s. 173) gibi ifadeler içeren Dawkins'in *The Extended Phenotype* (1982) adlı ki-

Weismann'ın öğretisine, bedende gerçekleşen olayların üreme hattını etkilemediğini söyleyen öğretiye kavramsal olarak çok benzer.

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 yapısında 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 kloroplast organellerinde DNA yapılı genler bulundu. Bunun anlamı, artık çekirdek kromozomlarına kalıtım bilgisinin depolandığı tek yer olarak bakılamayacağıydı.[25]

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 (nötrlük) savlarına arka çıkanların söylediği gibi bu farkların çoğu-

tabında görülebilir. Dawkins "ana dogma"yı özgün anlamında kullanırken (s. 168) referans belirtmez.

[25] Yirminci yüzyılda çekirdek genlerinin kalıtımdaki hakimiyetine karşı çıkışlar için bkz. Sapp, *Beyond the Gene...*, 1987.

nun seçilimle bir ilgisi olmayıp bunlar bir toplulukta şans eseri mi bulunuyor?[26] Şans etkisinin evrim kuramında kendine ilk defa yer buluyor değildi: 1930'lardan beri Sewall Wright, tartışmaya açık bir şekilde, küçük topluluklardaki farkların sadece seçilimle değil şansla da şekillendiği iddiasını söyleyip duruyordu.[27] Matematik hesaplamalarına dayanarak bu sonuca ulaşmıştı, fakat şimdi bu konuya dair elde gerçek biyokimyasal veriler de vardı.

Birkaç yıl süren hararetli tartışmalardan sonra, proteinlerdeki 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?[28] Bu terim ve DNA'nın "çöp" olması fikri hakkında epey tartışılmıştır ve hâlâ tartışılmaktadır. Bazı şifresiz DNA parçaları kesinlikle kontrol özelliği barındıran dizilerdir; ayrıca bunlar, DNA'daki bilginin ne zaman, 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

[26] Moleküler teknikler kullanılarak açığa çıkarılan çok miktarda varyasyonun evrim kuramı bakımından ne tür sonuçlar doğuracağı hakkında bkz. Lewontin, *The Genetic Basis of Evolutionary Change,* 1974. Moleküler evrimin nötrlük kuramının tarifi Kimura'da *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (1983) bulunabilir.

[27] 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.

[28] 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.

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 öğeler"den 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.[29] 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.[30] Bir başka İngiliz biyolog Richard Dawkins, genotipi kek tarifine, fenotipiyse pişmiş keke benzetti.[31] 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.

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 ilintilendirildi.
- Daha gelişmiş organizmaların hem çekirdeğinde hem de sitoplazma organellerinde de DNA yapılı kromozomların bulunduğu anlaşıldı.

[29] Genetik program kavramının tartışıldığı bir kaynak için bkz. Keller, *The Century of the Gene*, 2000, 3. Bölüm.

[30] 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.

[31] Dawkins, *Kör Saatçi*, 1986, s. 295-298.

- 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 öğelerin DNA üzerinde bir yerden bir yere sıçramasıyla ortaya çıkar. Kimi fiziksel ya da kimyasal etkenler (mutajenler), mutasyonların oluşma hızını artırır, fakat bilhassa uyarlanımsal varyasyonların sayısını artırmadıkları için, tetikledikleri 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 başka bir sorunla, seçilimin etkisini gösterdiği örgütlenme seviyesi sorunuyla meşguldü.[32] Yukarıda belirttiğimiz gibi, on dokuzuncu 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 başlayınca bu ilgi tekrar canlandı. 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 kendi yavruları olmaz. Kuşların uyarı ötüşleri gibi o kadar uç olmayan örnekler de vardır. Öten kuş olası bir tehlike gördüğü için diğerlerini uyarır, fakat çoğunlukla bunun kendisine faydası olmaz; tam aksine kendisinin yırtıcı tarafından görülüp av-

[32] 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.

lanma 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 genlerin 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 arası 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 suçlandı. 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 yitip gitmediğiyle ilgili soruna başka bilimciler farklı yaklaşımlar getirdi. Yirminci yüzyılın ikinci yarısındaki en özgün evrim biyologlarından biri olan Bill Hamilton'ın bulduğu çözüm, başlangıçta grup seçilimi görüşü için geçerli bir seçenek olarak değerlendirildi.[33] 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: ana 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

[33] 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.

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. 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* uyarlanımsal özelliklerin evrimini anlamamıza yardım edeceğini öne sürdü. *Bencil gen* terimini uydurdu.[34] 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. Uyarlanımlar daima genin "yararınadır". Uyarlanımlar 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 sürekliliğe ve istikrara sahiptir, fakat seçilim birimi olabileceği düşünülen diğer adayların çoğunda bu özellikler yoktur. Bireylerin bedenlerini ele alalım, çocuk ana babanın nispeten

[34] 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.

zayıf bir kopyasıdır. Anne ile babanın hayatları boyunca kazandıkları özelliklerin çoğunu kalıtımla almaz, üstelik eşeyli üreme sırasında ana babaya ait karakterler ayrılır ve birbirleriyle harmanlanır. Başka bir ifadeyle 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.[35] İlk bakışta bu tanım çok genel görülebilir, çeşitli türde varlıkları ve süreçleri içeriyor gibidir; çünkü "kopyalamak" oldukça belirsiz bir sözcüktür. Fakat Dawkins, "kopyalamak" sözcüğüyle 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 maksadıyla Dawkins, başka bir varlığı, yani "araç" kavramını tanımladı:

> Araç, bu ismi vermeye değecek kadar müstakil, yapısında eşleyiciler toplamış, bunları koruyup aktaran herhangi bir birimdir.[36]

Bu yüzden de bireylerin bedenleri araçtır, eşleyici değildir.[37]

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 fe-

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

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

[37] 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.

notip için ortaya koyduğu ayrımdan türetilmiştir; 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 eylemesini 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 uyarlanımsal 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, başka bir eşleyici tipini, *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 kimileri, bencil gen görüşünden yana olanlar ile doğal seçilimin odağının bireyler ve gruplar olduğunda ısrar edenler arasında başlangıçta ortaya 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. Başka 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 evrimine getirdiği açıklama da dahil olmak üzere, başka herhangi bir doğal seçilim modeli kadar gen merkezlidir. Birçok biyolog, akraba seçiliminin bir tür grup seçilimi olduğunu artık gönül rahatlığıyla kabul etmektedir; 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 idi.[38] 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 başaramayan bireyler, gruplar veya türlerdir, genler değil. Üstelik Gould, hayvanların çeşitliliğini ve uyarlanımları sadece genlerin, bireylerin veya başka bir şeyin doğal seçilimiyle açıklayamayacağımızı söylüyordu. 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 uyarlanımları 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.[39] Evrimsel düşünce tarihinde yer alan birçok tar-

[38] 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).

[39] 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 uyarlanım nasıl mümkün olabilir? diye sorarken, Gould, neden özellikle bu uyarlanımı görüyoruz? diye sormaktadır. Sahip oldukları

tışma gibi bu da acı, kin dolu, çoğunlukla da haksızlıklarla dolu bir tartışmaydı. Savlar anlamsızlaşana dek zorlanıyor, hayal ürünü düşmanlar yaratıp sonra da yok etmek üzere dildeki belirsizlikler kötüye kullanılıyordu. 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.

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 tartışmalara konu oldu, zaman zaman talihi açıldı, kimi zamanlar da işi rast gitmedi. Bazen hâkim olan görüş, doğal seçilimin evrimde yalnızca küçücük bir rolü bulunduğuydu; ama gün geldi evrim sürecinin en önemli parçası sayıldığı da 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

bu farklı bakış açıları yüzünden Dawkins doğal seçilime odaklanırken (çünkü karmaşık uyarlanımların evrimini bir tek bu açıklar), Gould ise bir özelliğin evrimini etkileyen bütün etkenlerin toplamına bakmaktadır.

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 (çoğunlukla) + belirleyiciler, hücreler, organlar	Bireyler, hücreler ya da belirleyicilerden oluşan topluluk
Yeni Darvinciliğin Modern Sentezi	Tohum 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

anlamına gelmez. Aslında, Darvinciliğin başka bir dönüşüm geçirmek üzere olduğu yönünde güçlü bir his var ve ileriki bölümlerde bunun gerekçelerini ortaya koyacağız.[40]

SÖYLEŞİ

İ.M.: Maynard Smith'ten yaptığınız alıntıda, evrimi doğal seçilim aracılığıyla tanımlamanın içerimlerini pek çözemedim. Yanlış anlamadıysam, hem Maynard Smith hem de Dawkins doğal seçilimi yalnızca uyarlanımsal 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 sezgilerimizle çelişiyor. Sizin bu konudaki duruşunuz nedir?
M.E.: "Hayatın tanımı" meselesi zor bir konudur.[41] Her şeyden önce, kendini üretmek doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleşmesi için yeterli değildir. Bunun dışında robotların üretimi sırasında gerçekleşen varyasyonları aktaracak bir mekanizmaya da gereksinim vardır; ancak o zaman doğal seçilim yoluyla evrim ortaya çıkabilir. Kalıtsal varyasyon yaratmak zorundasınız. Aynı zamanda varyasyonlar robotun kendi kendini üretme ihtimalini de etkileyip değiştirebilmeli.
İ.M.: Diyelim ki robotlarım kendilerini üretebiliyor, üretme sürecinde ortaya çıkan kimi varyantları da aktarabiliyor. 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

[40] Bateson, Darwin, de Vries, Galton, Weismann, Mendel, Morgan, Wright ve diğerlerinin 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

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

olduğu bu örnekleri "sınırlı kalıtım" sistemleri olarak niteler.[42] 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 alameti farikasıdır. Belki de canlılar ile cansızlar arasında kesin bir ayrım var mı diye konuşmak yerine hayatın başka belirtilerinden bahsetmeliyiz. Belki de arada net bir sınır çizgisi yoktur.

İ.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? Anlattığınız gibi, Dawkins birleştirici bir şema ileri sürdü ve böylece özgecilik davranışı gibi çelişkili olanlarla birlikte birçok basit özelliğin evrimini anlamamıza yardımcı oluyor. Bana oldukça mantıklı geliyor. Sizce buradaki 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 başka birçok insan gibi biz de bu savın yanıltıcı olduğunu düşünüyoruz; çünkü kimse, bireylerin, Dawkins'in ima ettiği anlamda kalıtım birimi, seçilim birimi olduğunu zaten düşünmemişti. Gen seviyesinin üstündeki örgütlenişleri inceleyen evrim biyologları bireyin bütününe değil, özelliklerine odaklanır; örneğin Darwin'in küt çenesi, burnunun şekli ya da zekâsının bir yönü gibi. Yani birbirlerinin yerine geçebilecek birimler genler ya da bireyler değil, genler ya da özellikler olmalıdır.[43] Birbirlerine alternatif olan özelliklerin izi nesilden nesile sürülebilir ve frekansları değişebilir. Birçok gen eş zamanlı olarak bunları etkilese ve bu genler eşeylik sayesinde her nesilde yeniden düzenlense bile, özelliklerin, evrim birimi olmaya yetecek kalıcılığı vardır.

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

[43] 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.

Bize göre Dawkins'in varsayımındaki ikinci zorluk, eşleyici ile aracın arasındaki ilişkinin tek yönlü olmasıdır. Eşleyicideki (gen) değişimler aracı (bedeni) 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 başka 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.

İ.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 davranış seviyesindeki 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.

İ.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 yirminci 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,

fakat 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 bağlı. 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 öjeniği 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 belirler. ABD'de 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 siyasi 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.[44]

[44] Yirminci yüzyılın ilk yarısında Anglosakson dünyada yürütülen genetik çalışmaların 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). Yirminci yüzyıl öjeniğinin 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 kapıp ölüm kamplarındaki "araştırma malzemesinden" faydalanabilmişlerdi.

İ.M.: Örneğin neye karar vermişler?
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 sonucunda ortaya çıktıklarına inanmak kolaydı. Çok sayıda gen varsa, bunlar da etkileşime 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. Henüz 1949'da Lindegren, *Neurospora* denilen ekmek küfünde bulduğu mutasyonların üçte ikisinin gametlere Mendel ilkeleri uyarınca dağılmadığını belirtmişti.[45] Fakat çoğu bilimci, aslında genler içinde çoğunluğu oluştursa bile bu durumu görmezden geldi. Bu sonuçlar sistemdeki "uğultu"nun bir parçası sayıldı. Bu sapkın özelliklerin var oldukları kabul edildiğinde bile bunlar üzerinde çalışılmadı, sadece mazur görülmüş oldular. Örneğin mısırdaki sıçrayan genler ya da tekhücreli organizmalardaki kabuklu yapıların garip kalıtımı örnekleri gibi biraz tuhaf görüngüler oluşturdukları konusunda fikir birliği sağlandığında bile, bunlar halının altına süpürüldü. Olsa olsa genel resmi değiştirmeyen ilginç olaylar olarak değerlendiriliyor ya da sadece görmezden geliniyorlardı.

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. Başka bir 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 hücreleri arasında gerçek bir ayrım yoktur, elbette gelişimleri de çevre şartlarından etkilenir. Genelde, botanikçilerin zoologlara kıyasla kalıtım hakkındaki tutumları hep

[45] *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.

daha az dogmacı olmuştur, fakat onların Modern Sentez görüşünü etkiledikleri söylenemez.

İ.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 yapıldı. Bunlara dayanarak genellemelere ulaşılmasına, tüm genetik görüngülerin bu araştırmaların ışığında değerlendirilmesine yönlik 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 gösteriliyor, 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.

İ.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 genetikle ilgili araştırmalara büyük katkısı oldu, fakat bazıları da evrim kuramı için engel oluşturdu. Örneğin meyve sineğinde üreme hücreleriyle beden hücreleri birbirinden 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 araştırma usulü 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 kazandı. Özellikle savaş öncesinde Almanya'da farklı yaklaşımlar getirenler oldu, fakat onlar hem bilimsel hem de bilimsel

olmayan çeşitli sebeplerden ötürü bu mücadeleyi kaybetti.[46]

İ.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 içerimleri 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.

[46] Mendelci-Morgancı görüşün kalıtım biliminde nasıl hâkim bir konuma geldiği konusunda 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 koydu; 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 tüm o dikkat çekici ve karışık olayların temeli nasıl olabilir. Bir kez daha, genlerin tam olarak ne yaptığını 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. Anemizden 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 ana babalardan çocuklara madde ve bilgi akışını sağlayan birkaç yol var. Önümüzdeki bölümlerde hepsi-

[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.

nin evrimde yeri olabileceğini göstermeye çalışacağız. Kalıtım sistemleri, bilginin türü, aktarılma şekli, miktarı, güvenilirliği ve aktarılan bilgiyle bunun etkileri arasındaki ilişkiye göre farklılık gösterir. Dolayısıyla genetik sistemin bu yönlerine yoğunlaşacağız.

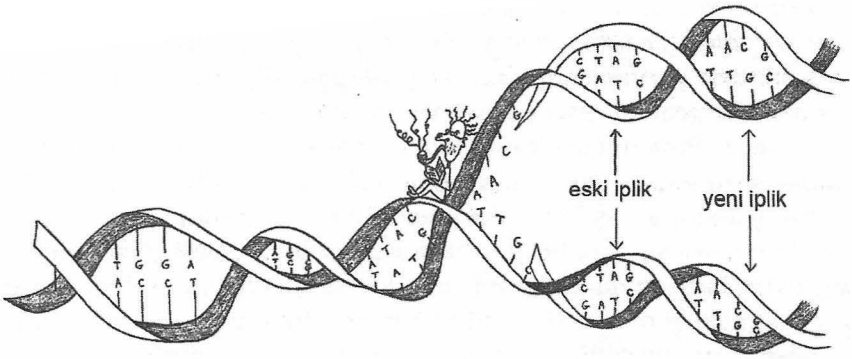
DNA'DAN PROTEİNLERE

DNA yapısının 1953'te Watson ve Crick tarafından keşfedildiğinden bahsetmiştik. 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. Bu iki işlev de mümkündür; çünkü DNA doğrusal bir moleküldür ve birkaç farklı bileşenin oluşturduğu zincirlerden oluşur.[2]

Şekil 2.1, yirminci 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. Bazlar öyle bir şekilde birleşir ki 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

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



Şekil 2.1
DNA yapısı ve kopyalaması

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 baştaki 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, boşta kalan ipliğe nükleotitleri bağlayacak, yavru molekülleri oluşturacak ve hata yapılmamasını denetleyecek bir sürü enzim ve başka proteinler kopyalama sürecinde görev alır. Kopyalama becerisi DNA'nın değil, hücresel sistemin bir özelliğidir.

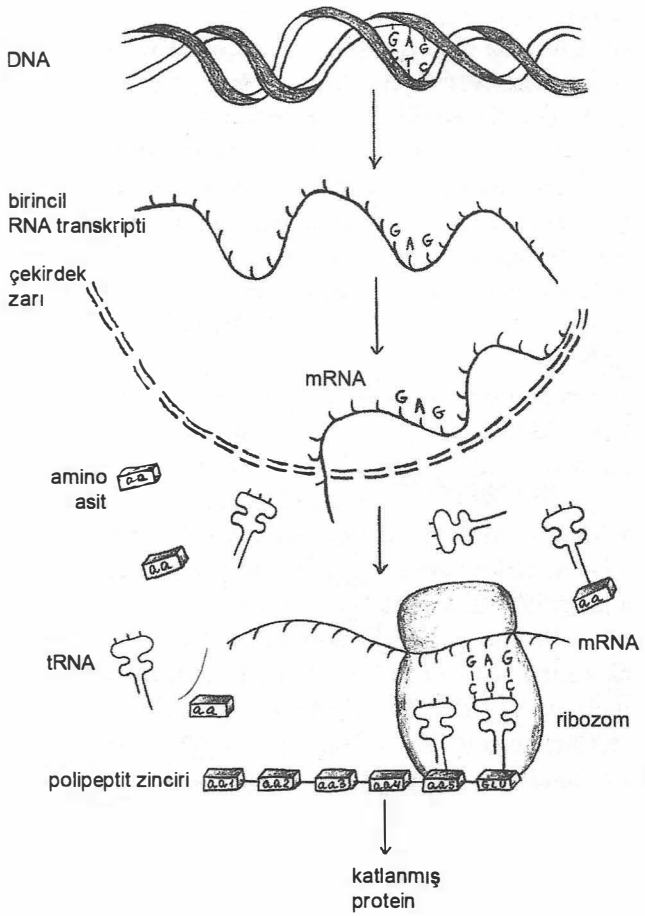
Watson ve Crick, DNA yapısına bakarak nasıl kopyalandığını anlamakla kalmadılar, ayrıca "baz dizisinin genetik bilgiyi taşıyan şifre" olduğu sonucunu da çıkardılar. O zamanlar, yani 1950'lerin başında biyologların, hücrelerde deşifre edilen bilgileri genlerin taşıdığı görüşüyle alıp veremedikleri yoktu. 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 çer-

çevesini etkiledi.[3] 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 şifre barındırdığı nihayet deneylerle kanıtlandı. Art arda sıralanan üç nükleotitten oluşan gruplar, bir proteinin polipeptit zincirini oluşturan amino asit dizisine çevriliyordu.

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 iplikli ve nispeten kısa oluşuyla 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

[3] Moleküler biyologların biyokimyacılar, iletişim mühendisleri ve fizikçilerle yaptıkları ortak çalışmalar ile bunların moleküler bilgi aktarımı ve örgütlenme 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.



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

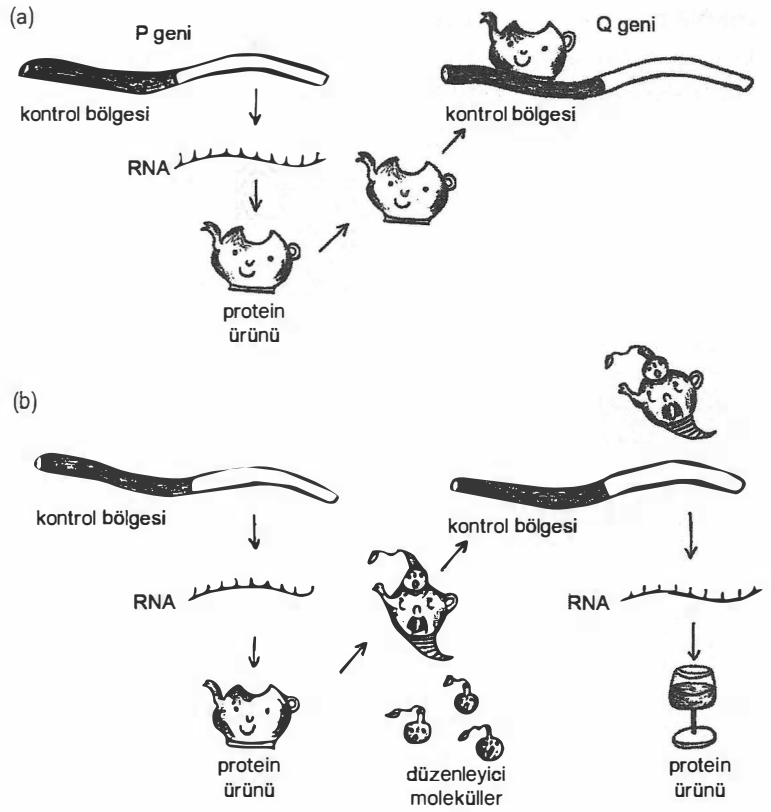
olan ribozomal RNA'lardan (rRNA) oluşmuş devasa bir molekül bileşimidir. Ribozomlar, mRNA'ların polipeptit zincirlerine dönüştürülmesine imkân verir. mRNA'daki her nükleotit üçlüsü ("kodon" olarak bilinir) belirli bir amino asidin şifresidir ya da polipeptit zincirinin başlangıç ya da bitiş sinyali olarak işlev görür. 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 da hücrelerdeki ve dokulardaki yapısal unsurların yapıtaşlarıdır; bazıları ise translasyonu 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, olsa olsa %1,2'sinde protein şifresi bulunduğu tahmin ediliyor. Yaklaşık %75'i tRNA'ya, rRNA'ya ve proteine çevrilmeyen başka RNA'lara çevrilir; gelgelelim yaklaşık %25'inde transkripsiyon hiç gerçekleşmez. 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. Her gen, her hücrede sürekli faal değildir. Hücrelerin 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



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 kadehi) çevriliyor.

tarafında gösterildiği gibi, ikinci düzenleyici molekül tipinin gelmesiyle P proteininin 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.[4]

[4] Genetik düzenlemeye dair iki tarihî makale için bkz. Jacob ve Monod, "On the

BİLGİ NEDİR?

DNA'daki bilgi 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.[5] DNA dizisinin bilgi taşıdığını ya da içerdiğini söylemek ne anlama geliyor? Buna verilecek en açık yanıt, DNA parçasının belirli bir polipeptit zinciri için amino asit dizisinin şifrelenmiş biçimini 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?

"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 varlığının bize hava durumu hakkında bilgi verdiğini söyleriz; saat ise zaman hakkında bilgi verir; lokantadaki kokular yemek hakkında bilgi verir; gazeteler dünyada olup bitenler 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"?

Bizce (evrim bakış açısıyla), bir şeyin (bir kaynağın) bilgi içer-

regulation of gene activity" (1961) ve "Genetic regulatory mechanism in the synthesis of proteins" (1961). Genlerin gelişimdeki rolünün ve gen düzenlemesinin karmaşıklığının net bir tarifi için bkz. Coen, *The Art of the Genes: How Organisms Make Themselves*, 1999.

[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.

mesi 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 biçimiyle 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 başka 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 olsa da, her biri 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 tarifini, DNA'yı veya yazılımı değiştirmez. Alıcının tepkisinden sonra da kaynaklar eskiden oldukları gibi kalır. Bilgi kaynakları, besin ya da doğal kaynakların aksine 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 birimlerden 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} 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 alfabesinin temel birimleri olan 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

[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.

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 arasındaki ilişkiye bakmalıyız.[7]

GENLER, KARAKTERLER VE GEN FALCILIĞI

Bugünkü bilgimize dair terimlerle anlatıldığında, DNA'nın transkripsiyonu, onun proteine çevrilmesi ve bu süreçlerin düzenlemesiyle ilgili sunduğumuz taslak çok basit kalmaktadır; 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 şu oldukça basit cevabı gösterir: Genin DNA dizisindeki bir değişiklik (mutasyon) mRNA'yı değiştirir, bu da proteinin polipeptit zincirini değiştirir, böylece görünürdeki fenotip değişmiş olur.

Bu fevkalade basit cevap, birkaç "tek gen" hastalığı için doğru-

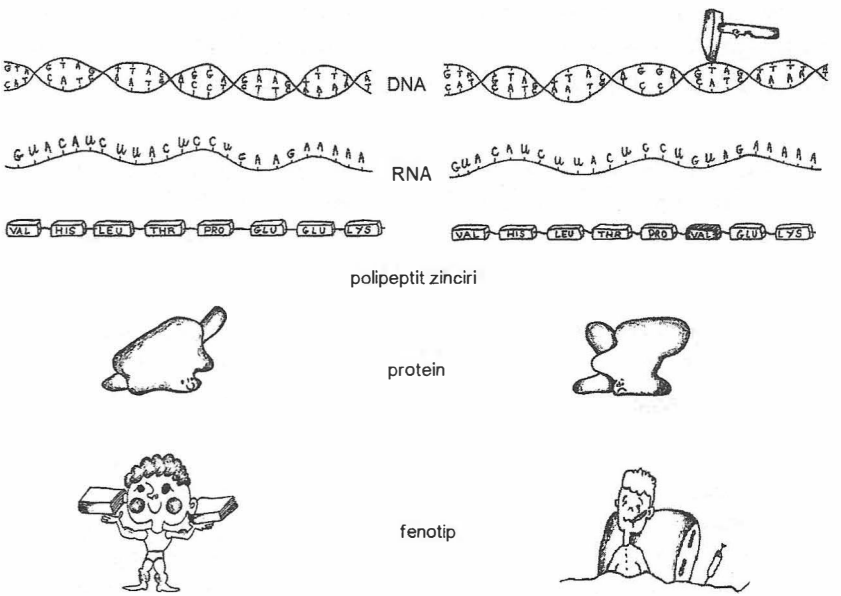
[7] "Karakter" terimini tanımlamak kolay değildir. Schwartz'ın "Characters as units and the case of the presence and absence hypothesis" (2002) adlı makalesindeki tarihî çözümlemesinde genetikçilerin karakter terimiyle neyi kastettiği ve karşılaştıkları sorunlar görülebilir. "Karakter" terimiyle biz, gelişimle ortaya çıkan bir özelliği veya vasfı kastediyoruz; bu özellik de bireyden bireye farklılık gösterebilir. Gen kavramının tarihiyle ilgili mükemmel bir betimleme ve tartışmanın yanı sıra genin bugün ne anlama 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. Dokuz yıl ardından: ENCODE (DNA Öğeleri Ansiklopedisi) konsorsiyumu sonuçlarını 2012'de yayımladı ve insan genomunun, proteine çevrilen kısmının %1,2 olduğunu tahmin ediyor; RNA'ya çevrilen kısmı yaklaşık %75'tir; işlevsel önem taşıyan kısmı %80,4'tür. Konsorsiyumun kimi üyelerinin vurguladığı üzere, genomdaki işlevsel öğelerin bu çözümlemesi, "gen" tanımını daha da muğlak kılıyor. (Şu makalelere bakınız: Nature 489, no. 7314, 2012 ya da http://www.nature.com/encode/#/threads)

dur. 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.[8] İnsanı güçten düşüren bu hastalık, adını hastanın 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.

Şekil 2.4'te değişen DNA dizisiyle başlayıp anemiye yol açan 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 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. Bizler çeşitli özellikler için genlere sahibiz (göz rengi, burun şekli, utangaçlık, zekâ, cinsel yönelim vs.) ve karşınızda gördüğünüz kişi de büyük oranda genlerinin etkisinin toplamı üzerine hafifçe atılmış toplumsal-eğitimsel ciladan ibarettir. Birey, genleri tarafından yönetilen ve sofistike bir

[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.

robottan birazcık daha üstün görünür.[9]

Genlerin etkilerini bu şekilde algılamak, açıkçası biyoteknolojinin genetikçilere sınırsız güçler kazandıracağı 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

[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 tek gen hastalıkları ile daha karmaşık hastalıklar arasındaki ayrımın nasıl da aşırı basitleştirildiğini gösterdiler; çünkü sözüm ona tek gen hastalıkları 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 okur için yazılmış olsa bile, genler ile hastalıklar arasındaki ilişkinin aslında ne kadar karmaşık olduğunu gayet güzel bir şekilde betimlemektedir.

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 dölleme 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 yirmi birinci 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 histerik kamuoyu tepkisinin sebeplerinden biridir. Bu küçük kuzu, insanlarda tuhaf duygular uyandırdı; çünkü bir taraftan kişisel ölümsüzlük umudu uyandırıyor, öte yandan 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 zararlıdır.[10]

[10] ABD'de politikacıların ve diğerlerinin klonlamaya verdikleri tepkiler için bkz. Le-

Gelecekte embriyonun istikbalini DNA'sından okuduğunu (şarkı söylerken dinletebileceğini) iddia edecek enstitülerin kurulmayacağından emin olamayız. Talep olursa, böyle enstitüleri kurmak isteyen insanlar çıkacaktır. Fakat bu tür gen falcılığına 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 istenen karakterin ortaya çıkması için "gen"in, ne yeterli ne de gerekli oluşudur.

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 savaş 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. Fakat bu söylentiye yol açan özgün 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

wontin, "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.

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

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 olabilir. Üstelik görünüşe göre araştırmacılar analizlerinde doğum sırasını da hesaba katmamışlardı; ama diğer araştırmacılar bu sıranın 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, üstelik denetlenemeyen yığınla etken vardır daima. Belirli bir alel ile bir insan davranışı arasında bağıntı olduğu gösterilse bile, bu ilişkinin *nedensel* olduğunu kabul etme 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 başka 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 karşı konulmalıdır; çünkü açıklamanın çok farklı olması gerekiyor. Nedenini anlamak için, Amerikalı genetikçi Alan Templeton'ın, meselenin

karmaşıklığını sergilemek amacıyla kullandığı örnekten faydalanacağız. Templeton'ın ele aldığı sorun, çok sık görülen koroner atardamar hastalığıdır. Bununla ilgili gen de *APOE* genidir.[12] 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.

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

[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 diğ.'nin "Alternative genetic strategies for predicting risk of atherosclerosis" (1995) makalesiyse Templeton'ın değerlendirdiği çözümlemenin bazı teknik ayrıntılarını sağlamıştır.

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 beslenmeyle, sporla 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 jargonda "genetik zemin" olarak bilinir) yanı sıra hayat koşulları da belirler.[13]

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, gen falcılığının gerçekçi olmayışına 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 fenotipi doğurmaz. Biyologların uzun zamandır bildiği

[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 uyarlanımsal/uyarlanımsal olmayan, tersine döndürülebilir/döndürülemez, etkin/edilgin, sürekli/kesintili tepkileri içerir.

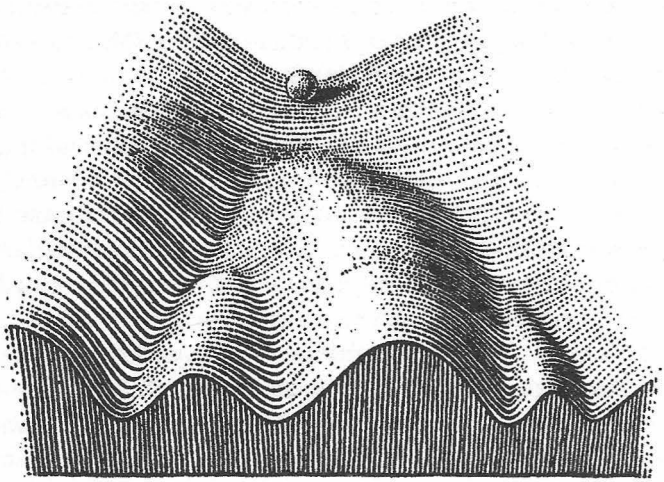
gibi, insanlar da dahil olmak üzere çokhücreli tüm organizmaların gelişimsel esnekliği epeyce yüksektir; fenotipleri, DNA'ya olduğu kadar çok sayıda çevre etkenine de bağlıdır.

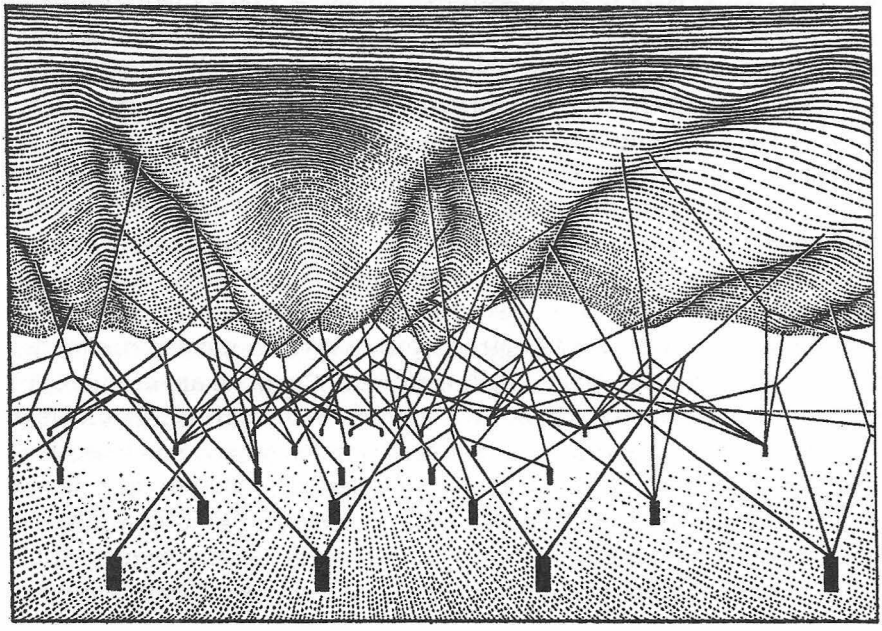
DNA'mızdan fenotipimizi tahmin etme hırsımızın işini zorlaştıran başka bir şey daha var. Bazen farklı bileşenlere sahip iki veya daha fazla etkileşim ağı, aynı fenotipi üretebilir. Bu fenotipin bazı özellikleri genetik ile çevre farklılıklarına rağmen, dikkat çekecek kadar değişmez görünüyor; yani bir tarafta farklı fenotipler ortaya çıkaran özdeş genler varken, diğer tarafta da benzeşmeyen 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 işleyen bir göz, beyin, kalp organları gibi belirli bir sonu olan gelişim süreçlerini temsil eder.[14] 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. 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 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 ürün-

[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.





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."

ler 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.[15]

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 başladığında ortaya çıktı. 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.

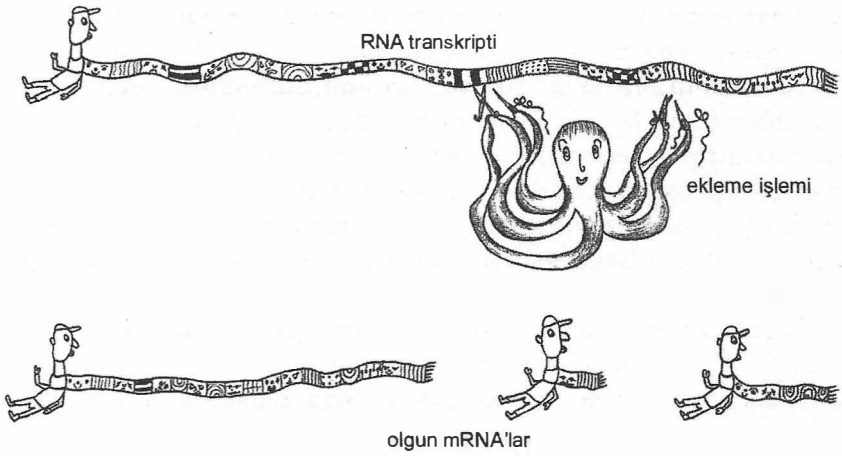
"Knock out" deneyleri, genomda birbirinin yerine geçen bir yığın yapısal ve işlevsel öğe bulunduğunu, gelişim süreçlerinin de kendi mecralarında (genetikçilerin jargonuyla "kanalize olduklarını") sarsılmadan seyrettiğini, yani genlerdeki çok sayıda değişikliğin fenotipe çok az yansıdığını göstermiştir. 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

[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 diğ. "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.

ayarlayan süreç, 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 çevrilen 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 bileşikleri ("spliceosome"lar) birincil RNA transkripsiyonundaki



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.

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 kadar gelişim ile çevre koşullarına da bağlıdır.[16]

Alternatif ekleme için *cSlo* geni özellikle uç bir örnektir.[17] (*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

[16] Alternatif ekleme için bkz. Maniatis ve Tasic, "Alternative pre-mRNA splicing and proteome expansion in metazoans", 2002.

[17] *cSlo* genine dair çalışmaların özetlenişi için bkz. Black, "Splicing in the inner ear: A familiar tune, but what are the instruments?", 1998.

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 edebilirmiş gibi görünüyor. 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.

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 aldığımızda, "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 şartlarda 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, nerede üretileceği konusu diğer hücrelerde olup bitenlerin yanı sıra çevre şartlarının durumuna da bağlıdır. Hücre ve gelişim ağları o kadar karmaşıktır ki, sadece DNA'sına bakarak bir insanın neye benzeyeceğini tahmin etmenin aslında hiç yolu yoktur. Büyük bir belagat ve pazarlama gücüne sahip olsa da, gen falcılığı rüyası sadece bir rüyadır.

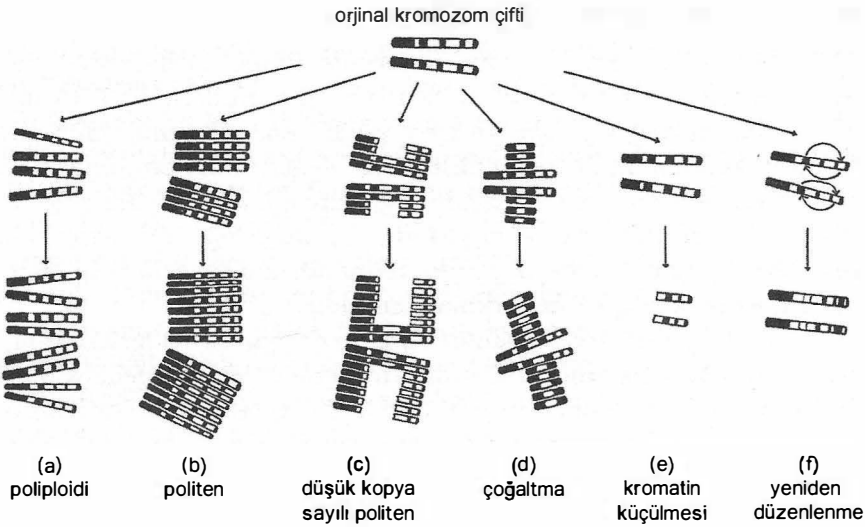
GELİŞİM SIRASINDA DNA'NIN DEĞİŞİMİ

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.[18]

DNA'da gelişimsel değişimin en göze çarpan örneklerinden biri bizim bağışıklık sistemimizde bulunur. Lenfositlerin (enfeksiyonlarla savaşıp yabancı hücreleri yok etmek için gerekli olan antikorları üreten beyaz kan hücreleri) olgunlaşması sırasında, antikor genlerindeki DNA dizileri bir yerden başka bir 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 hücrelerden 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. On dokuzuncu yüzyılın sonlarında August Weismann ile başka 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, araştırmalar açısından harika bir malzemedir; çünkü sayısı az olan kromozomları epeyce büyüktür. 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. Bölüm'de

[18] 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.



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.)

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.[19]

Ascaris şüphesiz tuhaftır. Çoğu hayvan, vücut hücrelerini oluştururken kromatinlerini böyle toptan küçültmez. Yine de başka hayvanların kromozomlarına ve DNA'larına yakından bakarsanız, şaşırtıcı sayıda hayvanın "tuhaf" davranışları olduğunu ve bu tuhaflıkların kendilerini farklı şekillerde gösterdiğini keşfedersiniz. Genetik biliminin yük beygiri sayılan meyve sineği *Drosophila*'yı ele

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

alalım. Bütün hücrelerindeki DNA aynı mıdır? Hiç de değil. Bazı hücreler poliploittir; 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 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 derece 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.

Örnekleri artırarak 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 süreçlerindeki olduğu gibi hücresel çevre koşulları tarafından düzenlenirler. Varlıkları, DNA ile fenotip arasındaki ilişkiyi değerlendirişimizi etkiler. Birinci bölümde bahsettiğimiz, Dawkins'in DNA'yı "kek tarifi", vücudu "kek" olarak betimlediği benzetmeye dönecek olursak, "tari-

fin" 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 etkilemez. 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.[20]

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

İ.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 görünmediğini 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

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

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 böylece çocuğun gelecekteki beslenme tercihini kendisininkine benzeten annenin durumunu ele alalım. Besin molekülleri keyfî 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.

İ.M.: O halde bekleyip göreceğim. "Gen falcılığını" 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; ortalama değerin tüm gayesi budur. Çoğu alelin *ortalamada* seçilim açısından etkisiz olduğunu 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.

İ.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!

İ.M.: Karmaşık örnekleri ele alabilecek yöntemlerin geliştirilemeyeceğinden 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 unsurlar var. Ne yardan geçiyorsunuz ne serden! Bir taraftan, birbirinden farklı sonsuz sayıda olasılık olduğunu iddia edip öte yandan hepsinin eşit olduğunu, temelde aynı fenotipi oluşturduklarını söyleyemezsiniz. Dediğiniz doğruysa, genetik öğeler 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 düşünülmeli. 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.

İ.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 değ-

şikliğe bakılarak özellikteki değişiklik okunamaz.

İ.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, vicdansızlık değilse eğer o zaman 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 değil.[21]

İ.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.[22] Bu hâlâ geçerlidir. Yine de Weatherall gibi biz de bu yanıta biraz hak vermeliyiz, çünkü moleküler genetik, doğum öncesinde kimi genetik kusurları sapta-

[21] Chakravarti ve Little "Nature, nurture and human disease" (2003) adlı makalelerinde insan hastalıklarına "barkod" usulü 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.

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

yabilmektedir. Hastalıkların %2'sini oluşturan tek gen hastalıklarının çoğunda embriyonun hücreleri veya dokuları test edilebilir, çocuk hastalığa yakalanacaksa ana 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 elde edildi. Fakat genetik etkinin bulunduğu hastalıkların geri kalan %98'i için ne tahmin yapmak ne de bunları tedavi etmek henüz mümkün. Sıklıkla kulağımıza çalınan şu veya bu hastalığa yol açan "gen"in keşfedildiği iddiaları ya safçadır, ya kafa karışıklığındandır veya sadece aldatıcıdır. Bir avuç 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.[23] 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 olmak anlamına gelmez.

İ.M.: Yazık. Ne olursa olsun, moleküler genetik önemli araştırma araçları sağlıyor. 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.

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.

[23] Petronis (2001)

İ.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.[24] Bu sayılar bizimkinden çok da az değil. Açıkçası fenotipin karmaşıklığı gen adedi veya kombinasyonların sayısıyla bağlantılı değil.

İ.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 uyarlanımın 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.

İ.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 açısın-

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

dan 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 gerektiğini 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 uyarlanımı 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.[25]

İ.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.

İ.M.: Ne fark eder ki? Yine de uyarlanımları mümkün kılan genetik

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

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 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.

İ.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 robotlardan, organizmaları kontrol eden genlerden 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 girmeyeceğiz.

İ.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.[1] 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

[1] Güdümlü mutasyonlarla ilgili tartışmanın kıvılcımını çakan makale Cairns ve diğ.'ne 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 diğ.'nin anlattığı örnekte muhtemelen uyarlanımsal mutasyonların özel olarak tetiklenmediğinin ileri sürülüşü için bkz. Hendrickson ve diğ., "Amplification-mutagenesis: Evidence that "directed" adaptive mutation and general hypermutability result from growth with a selected gene amplification", 2002; Sletcha ve diğ., "Evidence that selected amplification of a bacterial *lac* frameshift allele stimulates Lac$^+$ reversion (adaptive mutation) with or without general hypermutability", 2002.
Dokuz yılın ardından: DNA'da hedefli değişikliklerle ilgili son çalışmaları 11. Bölümde ele alıyoruz. Bu bölüm aynı zamanda, yatay gen naklini de inceliyor. Bu konuyu 2005'te atlamıştık. Şu anda bilinen, gelişigüzel olmayan DNA değişikliklerinin yelpazesinden anlaşıldığı kadarıyla, bu bölümde betimlemiş olduğumuz dört kategorinin sunduğu güdümlü mutasyonlara kıyasla daha ayrıntılı, çok yönlü mutasyonlara gereksinim duyulur. Shapiro (2011), günümüzde bilinen pek çok mekanizmanın ayrıntılarını sunar.

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 diğ.'nin 1988'de meydan okudukları görüş buydu. Daha önce yapılan deneylerin yanlış yorumlandığını ileri sürdüler. Kendi deneylerinden, bakterilerdeki kimi mutasyonların hem hayat şartlarına tepki olarak 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 âleminin yanı sıra popüler basında da sağanak halinde gelen tepkilere 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.

1988'deki *Nature* makalesinin ardından gelen bütün bu iddialar ile karşıt iddianın ayrıntılarına girmek istemiyoruz. Muhasebesini yaparsak, günümüzdeki deneysel bulguların Cairns ve meslektaşlarının muhtemelen yanıldıklarını gösterdiğini düşünüyoruz; inceledikleri mutasyonlar, oluşturdukları çevre koşullarına doğrudan 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 eşeysellik. 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 bariz kaynağıdır. Bizim gibi hayvanlarda eşeyli üreme ana babada mevcut olan genlerin kombinasyonları sayesinde muazzam miktarda çeşitlilik üretir. Kişisel deneyimlerimizden bir ailedeki çocukların ne kadar farklı olabileceklerini, nadiren sadece bir babadan olduklarını bildiğimiz örneklerde bile aynı batında dünyaya gelen kedi yavrularının birbirlerine hiç benzemediklerini biliyoruz. Eşeyli üremenin sonucu olan bu çeşitliliğin, ana babanın yaşadığı çevreyle uyarlanımsal 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 hayvanda ve bitkide kromozomlar, anneden ve babadan gelen birer kromozomun oluşturduğu çiftler halindedir. Gametleri üreten hücre bölünmesi (mayoz) sırasında kromozom sayısı yarıya iner, böylece her spermde 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 "çapraz değişim" (*crossing-over*) olarak bilinen süreç sayesinde oluşan rekombinasyonudur [yeniden karışım]. 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 "çapraz değişim" 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. "çapraz değişim" farklı üreme hücrelerinde farklı yerlerde gerçekleşebileceği için bu rekombinasyon işlemi gametlerde neredeyse sınırsız varyasyon üretebilir.

Şu ana dek söylediklerimizden, eşeyli üreme esnasında genlerin 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 ana babaya kıyasla hayatta kalıp üreme ihtimali daha düşüktür. O halde, ana babanın genomlarının bütünlüğünü bozmamak için 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.

[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.

Bu meselenin kökeni, hasarlı DNA'yı onaran sistemlerin seçilimiyle bağlantılı olabilir, belki de DNA onarımı hâlâ en önemli işlevlerinden biridir; fakat günümüzdeki organizmalarda cinselliğin uyarlanımsal 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, ana babaların uyum sağlamış gen kombinasyonunu koruyan eşeysiz üremenin kısa vadede ve dengeli bir çevrede en iyisi olduğu konusunda görüş birliğindedir. Buradaki gizli engel, ana 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 karışmasıyla ve rekombinasyonuyla bazı yavruların şansı yaver gider ve ana babalarına göre daha az zararlı mutasyonların biriktiği gen gruplarını alabilirler. Dolayısıyla 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 eşeylik, eşeysiz üreyen soylara kıyasla daha hızlı bir evrimleşmeye yol açar.

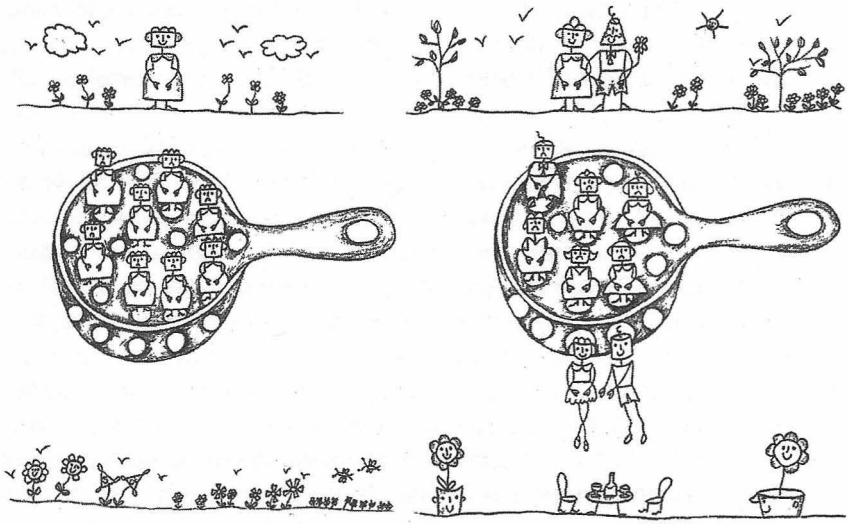
Eşeyli üremenin potansiyel yararlarının yanı sıra zararları da olduğu için, farklı türlerde değişik ölçü ve şekillerde kullanılması şaşırtıcı değildir. Bugün, koca bir üreme kipi yelpazesini ve cinsel süreçlerin çeşitli tadilatlarını görüyoruz.[3] Çoğu, kısa süre önce orta-

[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. Eşeyliğin uyarlanımsal değeriyle ilgili kuramların açıklayamadığı gözlemlerden biri de *bdelloid rotifer* adlı tekhücreli su canlısının uzun süreler boyunca tamamen eşeysiz üremesidir.

ya çıkmış ve nispeten kısıtlı bir evrimsel gelecekleri olsa da, bazı canlılar cinsellik olmadan da türlerini sürdürmekte başarılı olmuştur (kamçıkuyruk kertenkele denilen *Cnemidophorus uniparens* gibi). Başka türler ve gruplar (örneğin yaprakbitleri, mayalar, su pireleri, birçok bitki) hem eşeyli hem de eşeysiz üremiştir. Üremenin daima eşeyli olduğu örneklerde bile, türler eşeyliğin hayat döngüsündeki yerine göre ayrılır. Bazılarında 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 boyutlarda ve şekillerde bulunurlar, ayrıca homolog kromozomlar arasındaki çapraz değişim hızı türden türe, cinsiyetten cinsiyete (dişi kelebekler ve eril *Drosophila*'larda çapraz değişim olmaz), kromozomdan kromozoma, hatta bazen kromozomların kendi içinde bile farklılık gösterir.

Bu farklılıkların eşeyli üreme açısından ne anlamı var? Yanıt şudur: Birçoğunun ne anlama geldiğini bilmiyoruz, hatta herhangi bir uyarlanımsal önemleri de olmayabilir; fakat en azından bazılarının, sonraki nesilde gerçekleşecek genetik varyasyonların miktarını belirleyen uyarlanımlar olduğu düşünülüyor. 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] Keza 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 iyiyse ve çevre şartları da değişmiyorsa, eşeysiz üremeyle yaratılıp aynı genlere sahip olan yavru da muhtemelen başarılı olacaktır. Öyleyse neden değiştirilsin ki?

[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.

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 yavruların 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 yönünün, yani kromozomlar arasındaki çapraz değişim 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 ana 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.[5] Aynı türe mensup toplulukların arasında ortalama rekombinasyon hızının farklılık gösterdiğini, seçilimin de rekombinasyon hızını değiştirebileceğini laboratuvar deneylerinden biliyoruz. Hatta bazı genlerin ve alellerin, rekombinasyonu etkilediğinden de haberdarız. Yani, ortalama rekombinasyon hızının ekolojik şartlarla ve türlerin hayat tarzlarıyla bağlantılı olduğunu gösteren etraflı bulgular olmasa da, rekombinasyon hızının doğal seçilim tarafından ayarlanmaması şaşırtıcı olurdu.

Bu konudaki bilgimizde büyük boşluklar var, ama biyologlar eşeyli üremedeki birçok farklılığın uyarlanımsal 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 etkileyen yapısal değişimlerin seçilim açısından önemi olduğunu da söylerler. Cinsel süreçteki her varyasyonu uyarlanım kavramıyla açıklayamadıkları doğrudur, aslında bazı durumlar için bir açıklama olmayabileceğini de kabul ederler. Buna rağmen, eşeyli üremenin ne zaman ve nasıl kullanılacağından, yarattığı varyasyonun miktarını doğal seçilimin etkilediğinden kimsenin şüphesi yoktur.

Eşeyliğe dair son bir noktaya değinelim: Eşeylik daima üremeyle bağlantılı değildir. Bakterilerde 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 eşeysel 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 yı-

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

ğınla enzimin ve proteinin görev aldığını söylemek gereksiz. Bunların çoğu, önceki bölümde bahsettiğimiz, hücrenin doğal genetik mühendisliği sisteminin parçasıdır. Enzimlerden ve diğer moleküllerden oluşan bu grup, organizmanın gelişimi sırasında belirli hücrelerde özgün DNA değişikliklerini mümkün kılar. Yine de bu grubun üyelerinin en önemli rolü ve evrimsel kökeni büyük ihtimalle daha temel bir görevde, yani DNA'nın bakımına ve onarımına uzanır. Tüm genetik varyasyonların esas kaynağı olan mutasyonlara dair bir şeyler söyledikten sonra bu konu biraz daha netleşecektir.

MUTASYONLAR SAYESİNDE VARYASYON

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]

[6] DNA kopyalaması ve bakımındaki tesadüfi kazalar yüzünden oluşan mutasyonların kökeni hakkındaki açıklama için bkz. Alberts ve diğ., *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.

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 genelde düşük seyretmesini sağladı. Mutasyonlar oluşur, ama bunlara çok sık rastlanmaz.[7]

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 eşeysel süreçlerle ortaya çıkan varyasyonların yerinin ve zamanının çevre etkenlerinden etkilendiğini hep kabul etti, ama aynı durumun mutasyonlardan kaynaklanan varyasyonlar için de geçerli olabileceğini kabul etmekte yakın geçmişe 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 yerde ve zamanda oluşabileceği düşüncesi, değerlendirmeye bile nadiren alınmıştı. Bütün mutasyonların körlemesine yapılmış hatalar ve sistemdeki üretim sorunları olduğu varsayılmıştı. Bazı mutajen etkenlerin 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

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

farklı işlevlere sahip ve her türlü proteini şifreleyen her türlü gende bulunurlar; yani morötesinin yarattığı hasar işleve özgü olamaz. Birçok diğer mutajen de belirli bir DNA dizisine özgüdür, fakat onlar da belirli genlere veya işlevlere has değildir. Genelde, mutasyonların uyarlanımsal 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, hücrenin 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 usavurumda 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 transkripsiyon faaliyetlerinde 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 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 de-

ğişikliklerin 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 genomun hücre 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. 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.[9] Baskı yaratan ortamlarda (örneğin ani bir ısı değişimi ya da uzun süreli açlık) üretilen bu yeni genetik varyasyon *yarı* güdümlüdür; çünkü çevreden gelen sinyallerle harekete geçen bu tepki ne benzersizdir ne de illa ki başarılı bir uyarlanımsal 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 uyarlanımsal değişimler niteliğindeki) bütünüyle güdümlü varyasyonlar arasında bir yerdedir.

Baskıyla tetiklenen mutasyonlar meselesi tartışmaya hâlâ açık olsa da, McClintock'un görüşlerinin en azından kısmen haklı olduğu gösterilmiştir.[10] Genetik varyasyonların kökeni sanıldığından ke-

[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. Uyarlanımsal genetik değişimlere dair daha yeni görüşler için bkz. Caporale, *Molecular Strategies in Biological Evolution*, 1999.

[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.

sinlikle daha karmaşıktır. Mutasyonları artık sadece, DNA bakımında ve tamirinde gerçekleşen rasgele hatalar olarak düşünemeyiz. Baskı yaratan koşulların, DNA'nın bakımını ve tamirini üstlenmiş enzim sistemlerinin işleyişini etkilediğini biliyoruz. Bu sistemlerin bazı kısımlarının DNA değişiminin yerini ve miktarını kontrol eden öğelerle 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 Muhafazakârlar kavminin insanları için uymaları gereken bağlayıcı bir örnek olarak kabul ediliyor. Bu kavimdeki birçok kadın ve erkek, geniş arşivlerinin korunmasıyla 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, o da kazara bir çözüm bularak bu acil durumu bir şekilde atlatmayı başarıyor. Hayatta kalanlar "ata" olarak kutsanıyor, eylemleri de kutsal kitaplara ekleniyor.

İkinci kavmin insanları, yani "Kâşifler" tamamen farklı bir felsefe benimsemiş. 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 merkezî 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 bu-

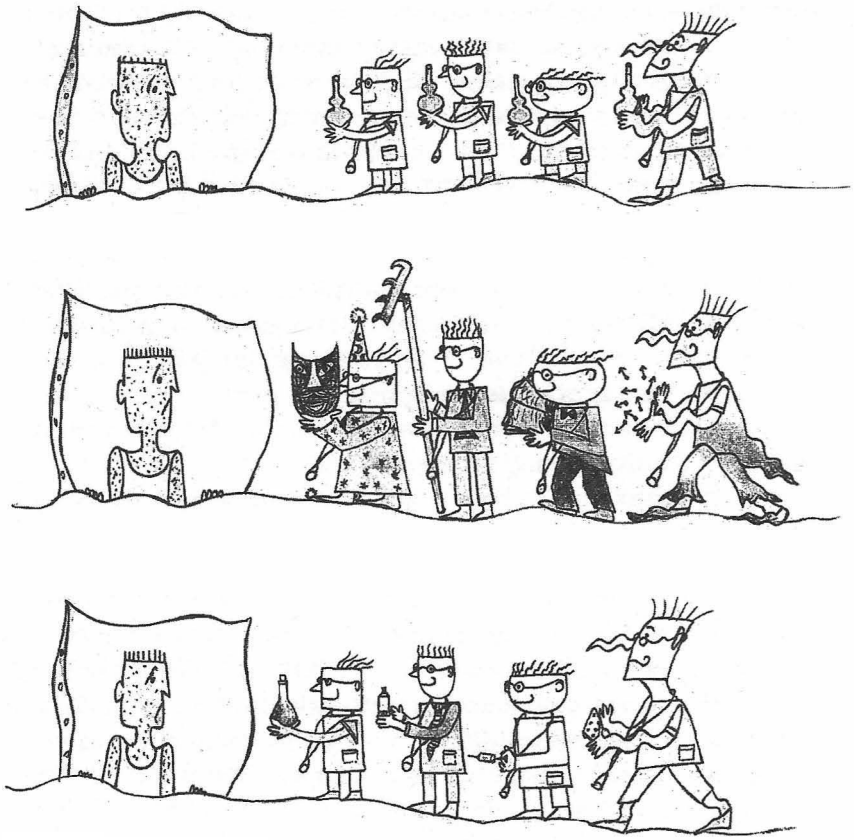
Bjedov ve diğ., "Stress-induced mutagenesis in bacteria", 2003.

lunmadan önce birçoğu telef oluyor.

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



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.

yen 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

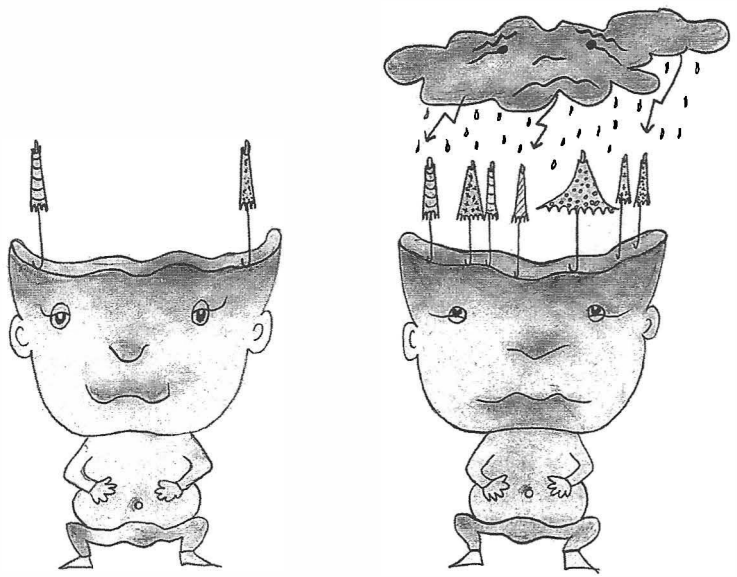
kişi ölebilir. Fakat büyük bir toplumda işe yarayan bir mutasyonun ortaya çıkma ihtimali yüksektir, böylece soyun hayatta kalma şansı büyüktür. Topluluk küçüldükçe, neslinin tükenme olasılığı artar.

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 öğeler olsa da, mutasyonların "yorumlayıcı" olarak doğdukları yer ve zaman, evrimsel geçmişe bağlıdır. Bölümün kalanında dikkatimizi aslında bu tür mutasyon süreçlerine vereceğiz; çünkü bunların evrimsel uyarlanımlarda 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 öğrendiklerimize 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 mutasyonlar 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 birkaç tanesinin kurtarıcı bir mutasyon yakalama şansı artar. Bu durum çaresizlik içindeki fakir insanların piyango bileti almasına benzer biraz. 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 taktik, Kâşifler kavminin sorunlarla başa çıkma yöntemine yakındır: Bir şeyin işe yarayacağı umuduyla her şeyi denemelisin. Bunu Şekil 3.3'te gösterdik.



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 uyarlanımsal olur (açık olan şemsiye).

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, uyarlanımsal olabilir. Bu olay en çok bakterilerde incelenmiştir, fakat bitkilerde de benzerleri gerçekleşir. Barbara McClintock yıllar önce bitki genomundaki hareketli öğelerin baskı yaratan koşullarda topluca harekete geçtiklerini keşfetmiş ve bu olayı uyarlanımsal 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 ih-

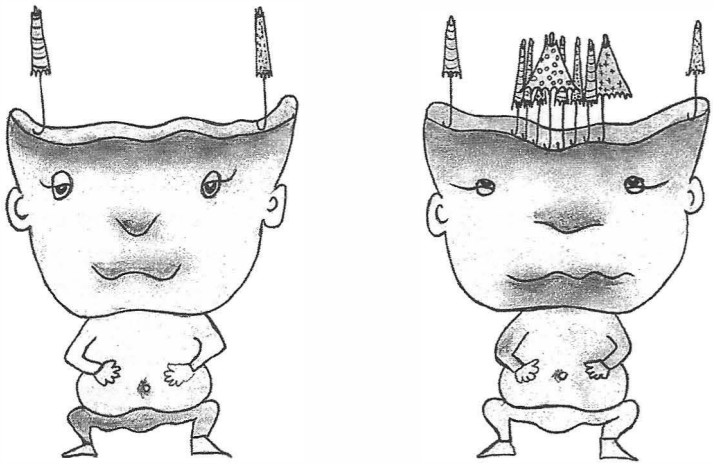
timali daha yüksektir. Yığınla birey telef olsa bile baskıyla tetiklenen küresel mutasyon soy düzeyinde uyarlanımsal bir tepkidir.

Bununla birlikte, baskıyla tetiklenen mutasyonların evrimleşmiş bir uyarlanım olduğunu herkes kabul etmez; kimileri, zorlu şartlarda mutasyonların çağlamasının, baskı yüzünden artan bozuklukların yan ürünü olduğunu öne sürüyor. Hücreler baskı altındayken ve özellikle de açlık çekerken, DNA bakımı ve onarımı için gerekli olan proteinleri üretemeyebilir. Besinsiz kalan hücreler, enerji tasarrufu yüzünden 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 uyarlanımsal tepki değildir.

Tetiklenmiş küresel mutasyonun evrimleşmiş bir uyarlanımsal 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 uyarlanım 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). Bunlar genetik jargonunda "sıcak mutasyon noktalarıdır". Bu sıcak noktalardaki genler, çok çeşitli hücresel işlevlere sahip ürünleri şifreler. Bu sebeple de yüksek yerel mutasyon hızı uyarlanımsal bir tepkidir.

İngiliz genetikçi Richard Moxon ve meslektaşları yerel hipermutasyonu, menenjit hastalığına yol açan *Haemophilus influenzae* adlı bakteride incelediler.[11] Diğer patojenlerde olduğu gibi, bu bakterinin hayatı da mücadeleyle geçer. Vücudun farklı bölgelerine saldırıp oralarda yerleştikçe değişik mikroçevrelerle karşı karşıya gelir, üstelik konakçı organizmanın bağışıklık savunmasına karşı bitip tükenmeyen bir savaş verir. Son bölümde kısaca anlatmıştık, memelilerin muhteşem bağışıklık sisteminde kontrol altındaki DNA düzenlemeleri ve mutasyonlar sayesinde hücreler patojenlerle savaşta ihtiyaç

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



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 uyarlanımsal (açık şemsiyeler).

duyulan yeni antikor tipleri üretebilir. 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. Kolayca mutasyona uğrayan bu genler, bakterinin yüzey yapısını belirleyen proteinleri şifreler. Mutasyona çok açık oldukları için bakteri alt-toplulukları yüzey yapılarını değiştirerek konakçı organizmadaki farklı mikroyaşam alanlarında yaşayabilir. Üstelik konakçının 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 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. Kopya-

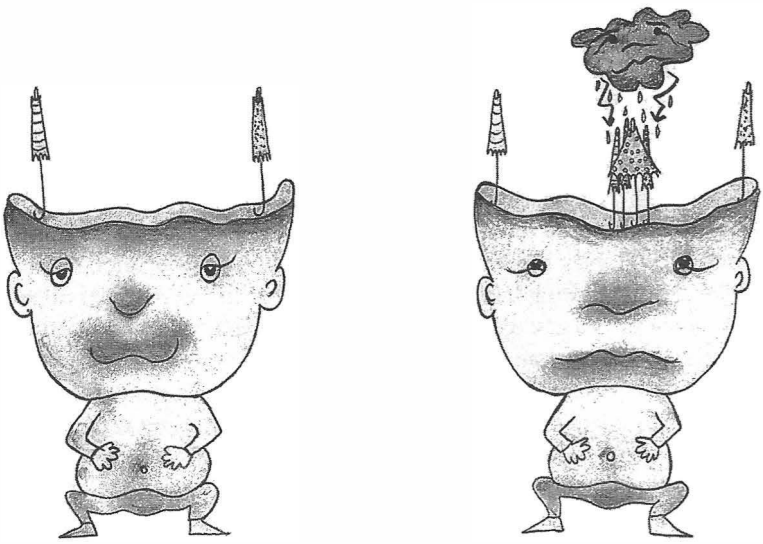
lama sırasında iki DNA ipliğinin hizadan kaydığını, böylece bir uçta eşlenmemiş AT, diğer uçta da eşlenmemiş TA nükleotitlerinin boşta kalacağını düşlemek zor değildir. Hizalamadaki yanlışlık yüzünden eşlenmemiş nükleotitler DNA bakım sistemleri tarafından diziden uzaklaştırılır ya da bunlara uyan nükleotitlerle 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 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 uyarlanımsal bir özgünlüğü vardır.

H. influenzae bakterisindeki olasılık genleri, türünün tek örneği değildir. Mutasyona uğrama eğilimlerine göre seçilime uğramış DNA dizileri içeren ve mutasyona bir hayli açık benzer genler, konakçı 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 uyarlanım 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

[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, uyarlanımsal bir mutasyon meydana getirmektedir (açık şemsiye).

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 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.[13] Deneylerini anlamak için, bakteriler kısmi açlık çekmeye

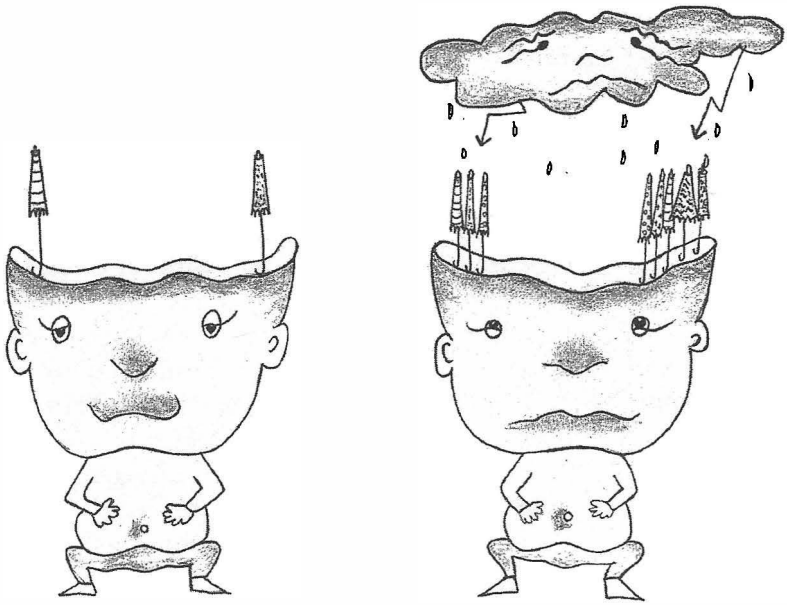
[13] *E. coli* üzerindeki deneysel çalışmaları için bkz. B. E. Wright ve diğ., "Hypermutation in derepressed operons of *Escherichia coli* K12", 1999. Arkadaşlarıyla beraber incelediği olayın evrimsel yorumu için bkz. B. E. Wright, "A biochemical mechanism for nonrandom mutations and evolution", 2000. 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 hızı-

başladığında, hücreyi koruyan ve biraz daha uzun yaşamalarını sağlayan birçok mekanizmanın işler hale geldiğini aklımızda tutmalıyız. Bolluk günlerinde etkin olan genler durdurulur; çünkü bu genlerin ürünleri üreme için kullanılır; normalde eylemleri gereksiz ve bir tür israf olduğu için bastırılan 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.

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 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 uyarlanımsal olmadıkları sanılıyor, fakat bu süreç belirli çevre şartlarına özgü ve aynı

nın yüksek transkripsiyon düzeyiyle bağlantısının bakterilerin tekelinde olmadığını gösterir.



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.

zamanda benzersiz olduğu için kimse gelişigüzel olduğunu söyleyemez. Bu olay baskıya karşı bir uyarlanım mı veya günümüzde uyarlanım 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 uyarlanımsal 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 ka-

[14] 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.

lıtsal değişimler, keten bitkisi farklı beslenme koşullarına taşındığında da bulundu.[15] 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 uyarlanımsal 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.

Yerel mutasyonlarda gelişigüzelliğin bir ölçüsü vardır, fakat bu gelişigüzellik bir hedefe yöneliktir, çünkü bu değişiklikler genomda belirli yerlerde, bazen de belirli koşullarda ortaya çıkar. Bu mutasyonlar özellikle ilginçtir; çünkü bunlar muhtemelen uyarlanımsal 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 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 mantıklı ipuçları sağlamaktadır.

EVRİMLEŞMİŞ GENETİK TAHMİNLER

Mutasyonların bazen yerel olduğunu ve çevre ya da gelişim kontrolü altında bulunduğunu gösteren bütün bu deneysel bulgular elimizde

[15] Schneeberger ve Cullis, "Specific DNA alterations associated with the environmental induction of heritable changes in flax" (1991).

Tablo 3.1

GENETİK DEĞİŞİMİN TİPİ	BELİRLİ BİR GEN VEYA BÖLGEYE Mİ ÖZEL?	TETİKLENMİŞ Mİ? KONTROL ALTINDA MI?	DEĞİŞİM TİPİNİN UYARLANIMSALLIĞI	DNA DEĞİŞİKLİĞİNİN TİPİ
Klasik körlemesine mutasyon	Hayır	Hayır	Yok	Bazlarda değişim, kopyalama ve tamirde hatalar, hareketli öğelerin faaliyeti, kopma ve tekrar birleşme vs.
Tetiklenmiş küresel mutasyon	Hayır	Evet, aşırı baskı yaratan ortamlarda	Yok, ama genel mutasyon hızının artması uyarlanımsal 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

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 şeklinin, yerinin ve zamanının doğal seçilim tarafından biçimlendirildiği konusunda kimsenin şüphesi yok; yani benzer seçilim baskısı, mutasyonların varyasyon yaratma yöntemini, yerini ve zamanını mutlaka etkilemelidir.[16] Aslında, faydalı olabilecek öğeler 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".[17] Hazırlıklı olmak elbette evrimsel bir süreçtir!

İnsan bütün mutasyonların rasgele hatalar olmadığını kabul ettiğinde, fizyolojik ya da gelişimsel uyarlanımlar ile evrimsel uyarlanım arasındaki ilişkiyi farklı görmeye başlar. Bizler bunları çok farklı öğeler olarak düşünmeye alışkınız: Fizyolojik ve gelişimsel değişimler *direktiflerle* gerçekleşir, yani hücrelerde veya organizmalardaki olaylar iç ya da dış kaynaklı düzenleyici sinyallerle kontrol edilir; evrimsel değişim *seçilimle* 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 öğeleri de içeren evrim süreçleri ise "esas nedenler"dir.[18]

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, fizyolo-

[16] Uyarlanımsal 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.

[17] Bu, *Molecular Strategies in Biological Evolution* (1999) kitabına Caporale'nin yazdığı sunuş yazısının başlığıdır.

[18] Evrimde direktifli süreçler ile seçici süreçler arasındaki ayrım için bkz. Jablonka ve Lamb (1998a); biyolojide yürürlükteki nedenler ile esas nedenler için bakınız: Mayr (1982).

ji/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 uçta tamamen fizyolojik veya gelişimsel özellikler taşıyan ve hiçbir seçilimin olmadığı 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 bakterilerde 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 ayrıştırılamayacak kadar birbirlerine bağlıdır.

SÖYLEŞİ

İ.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.

İ.M.: Harika. O halde, görüşünüzü desteklemek için ileri sürdüğü-

nüz ilk savla başlamak istiyorum. Kimi canlılar eşeylikten ancak nadiren yararlanırken, bazı hayvanların ve bitkilerin daima eşeyli üremelerinin 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 eşeysel 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? Eşeylik 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 çapraz değişime (*crossing-over*) 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.

İ.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 özgül 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.[19] Özellikle ilginç olan, bazı kromozom bölgelerinin rekombinasyona daha açık hale gelmesidir. Örneğin minik dördüncü kromozom gibi, normalde asla rekombinasyona girmeyen bölgelerde aniden 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 uyarlanımsal bir avantaj sağladığı henüz açıklığa kavuşturulmamıştır.

İ.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 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 uyarlanımların 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."[20] Modern Sentez'in kurucularından biri olan Ernst Mayr de geçenlerde bu görüşü yansıtmış ve ana dogmayı "edinilmiş karakterlerin kalıtımının tabutundaki son çivi" olarak tanımlamıştı.[21] 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 değişme-

[19] 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.

[20] Maynard Smith, *Evrim Kuramı*, 1966 [2002], s. 66.

[21] Bu değerlendirme Ernst Mayr tarafından Adam Wilkins'le yaptığı bir söyleşi sırasında dile getirilir; bkz. Wilkins, "Interview with Ernst Mayr", 2002, s. 965.

sine 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 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.

İ.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 kendisini tekrarlarsa etkili olur. Küçücük bir fark barındıran yeni bir şey bile ortaya çıksa, işe yaramaz. Keza 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.

İ.M.: Bunun zıddı 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 görünüyor. Herhangi bir güdümlü mutasyonun, her çevre koşulunda ve her hücre tipinde organizmaya iyi hizmet etme ihtimali bana düşük görünüyor. 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 uyarlanımsal 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 uyarlanımsal açıdan etkileyebileceğini düşlemek zor değildir. Amino asit kıtlığı 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 uyarlanımsal bir değişikliğe yol açardı ve söz konusu ilişki çoğunlukla bu kadar basit değildir.

İ.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 uyarlanımsal 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"

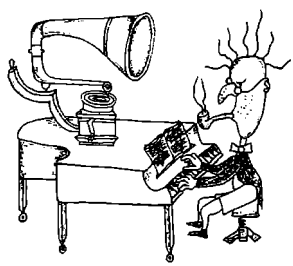
mutasyonların organizmanın bütününde "rasgele" bir etki yaratması olabilir.

İ.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 uyarlanımsal 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 uyarlanımsal bilginin aktarabilme seçeneği, artan biyolojik karmaşıklıkla beraber azalır.

İ.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 mevcut. Bu sistemlerde, yaşam süresince görülen uyarlanımlar, 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 etkileyebileceğini göstereceğiz.



11

DİĞER ÜÇ BOYUT

Bireyler arasındaki bütün kalıtsal farklılıklardan sadece DNA'nın sorumlu olduğu görüşü günümüzde insanların kafasında öyle yer etmiştir 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 çıkıyor. Birinci sorun, çoğu insanın her şeyi açıklamak için genetik sistemi yeterli görmesidir. Ockham'ın 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 zorlanmalanırlar; bu da 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 işleyebileceğine dair bir analoji bulduk. Birçok kişiyi tatmin ediyor göründüğü 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 ge-

notip (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 sayesinde performansları kaydetme, düzeltme, kasetlere ya da plaklara kopyalama, yayınlama suretiyle bunların aktarılması mümkün oldu. 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 için partisyonun nota değişiklikleri içeren bir versiyonunun ortaya çıkmasını sağlayabilir. Bu durumdaysa fenotip genotipi etkilemiş demektir. Her halükârda, yeni bilgi akışı kanallarının açılması, 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 örgütlenmesi de dahil olmak üzere bütün biyolojik örgütlenmenin temelidir, fakat bu ek sistemler farklı tipteki bilgi varyasyonlarının aktarımına olanak verir. Varyasyonlar, daha yüksek bir örgütlenme düzeyinde, yani hücre, organizma ya da grup seviyesinde görülür. Bunlar genetik seviyedeki 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 içerimlerine 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.[1]

1970'lerin ortalarına dek, epigenetik kalıtımın varlığı güçbela ta-

[1] 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. Bölümde inceleyeceğiz.

Dokuz yılın ardından: Son dokuz yılda epigenetik konulu yayınların sayısı inanılmaz arttı. Google'da "epigenetic books" aramasını yaparsanız, görürsünüz. Hepsini burada sıralamak imkânsız, ama 11 Bölümde bazı uzman kitaplarına atıfta bulunuyoruz. Genel okura hitap eden iki kitap, Francis (2011) ve Carey (2012) kaynaklarıdır. 11 Bölümde, Waddington'ın epigenetik tanımıyla, bu tanımdan nasıl yararlandığımızla ilgili daha fazla şey söylüyoruz. Epigenetik teriminin kullanımını ve dönüşümünü ele alan tarihsel incelemeler için bkz. Holliday (1996), Wu ve Morris (2001), Jablonka ve Lamb (2002, 2011), Haig (2004). 11 Bölümde, epigenetik mekanizmaları ve epigenetik kalıtım hakkında daha fazla veri sunuyoruz. ENCODE projesi (2012), 2005'te mevcut olan bilgilere kıyasla epigenetik etkenler ve süreçler hakkında çok daha fazla bilgi ortaya çıkarmıştır, örneğin küçük RNA'ların farklı sınıflarıyla, histon değişikliklerinin dağılımıyla ilgili bilgi, farklı hücre tiplerinde DNA metillenmesinin gen faaliyetiyle ilişkisi gibi. Dahası, epigenetik ve epigenetik kalıtım artık davranışsal ve kültürel çalışmaların parçasıdır ve bu boyutların epigenetik yanları 11 Bölümde ele alınıyor.

nınmıştı. Gelişim biyologları, hücrelerin nasıl farklılaştığını bulmak için yoğun çaba gösterdiler. Onlar genleri faal hale getiren veya durduran sinyallerle ve 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 önererek bu soruna dikkat çekti. Britanyalı iki biyolog Robin Holliday, John Pugh ve bir de Amerikalı Arthur Riggs birbirlerinden bağımsız olarak, genlerin faal hale getirilmesini ve durdurulmasını, hatta bu durumun gelecek nesillerdeki hücrelere aktarılmasını mümkün kılan bir mekanizma öne sürdüler.[2] Görüşleri çok ilgi uyandırdı, nispeten yavaş bir başlangıçtan sonra, hücre belleği ile epigenetik kalıtıma dair çalışmalar tavana vurdu. 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 gelişimdeki ve tıptaki öneminin farkına varmışlardır. Ama bu sistemlerin evrimde de belirgin bir rolü olduğunu kabul etmekte 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 kafa yormanın mümkün olduğunu göstermek için faydalanıyoruz.

[2] Hücre belleği sistemindeki DNA metillenmesiyle 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.

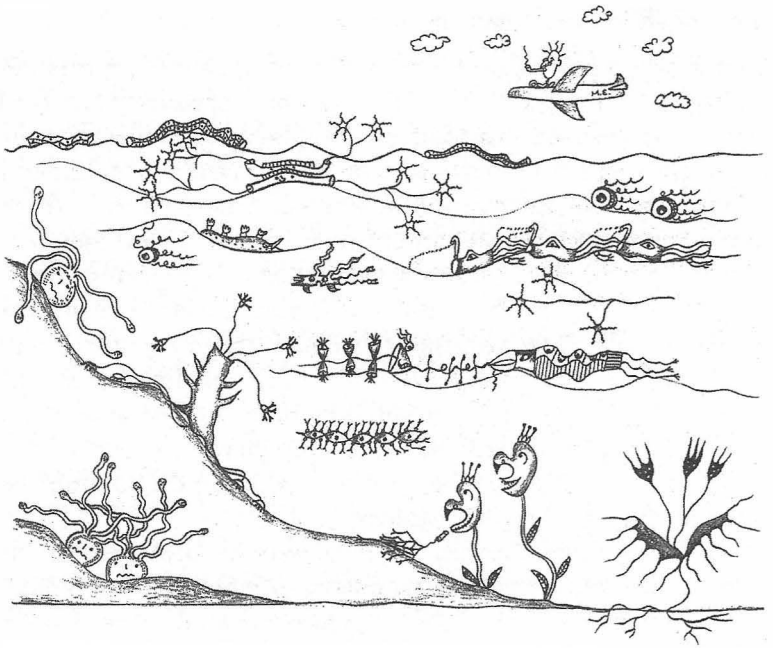
JAYNUS'TA EVRİM

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, ardından da bu embriyonun gelişim sürecine girmesiyle çoğalıyor.[3]

Jaynus organizmalarının genetik sistemi DNA temelli, ayrıca kopyalama, transkripsiyon ve translasyon işlemleri dünyadaki gibi gerçekleşiyor. Bununla 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 sapmıyor, 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 oluşturmuş. Yerkürede evrimleşmiş basit hayat biçimleri içeren bu meteorlardan biri, canlı yüküyle birlikte (elbette canlılığının askıya alındığı bir durumda) Jaynus'a ulaşmış. Kimi organizmalar hayatta kalabilmiş, Jaynus'taki koşullar hayatın yeşermesine imkân verdiği için çeşitli tekhücreli veya çokhücreli biçimlere kavuşacak şekilde evrimleşmişler. Günümüzdeki bu canlıların hepsi ortak bir atadan türemiştir. Yüzebilen ve koloni oluşturan, şilte benzeri bu canlının genomu, günümüzdeki tüm organizmaların

[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.



Şekil 4.1
Jaynus gezegenindeki canlı türleri.

genomuyla aynıydı. Doğal seçilim sayesinde bu atadan türeyen canlılarda genetik olarak sapma gösteren hücreler için bir tür "intihar" sistemi evrimleşmiş, fakat yine de bugün etrafta dolaşan çeşitli organizma türlerine can vermek üzere birbirlerinden ayrılmışlar. Farklı yaşam alanlarına uyum gösteren orijinal "şilte"de, kalıtımla aktarılıp birikebilen yapısal ve işlevsel değişiklikler ortaya çıkmış. Fırtınalı denizin sığ kesimlerinde türün bazı bireyleri düz kayalara tutunmuşlar ve bir "gövde" ile ışığı, enerjiyi, Jaynus gezegeninde kendiliğinden sürekli oluşan organik maddeleri soğuracak yaprak benzeri yapıları evrimleştirmişler. Bu bireylerin, özgürce yüzen kardeşlerine göre bir avantajı varmış. Kolayca dağılmıyor, besinleri ve diğer maddeleri hızla içlerine alabiliyorlarmış. Böylece doğal seçilim, uyarlanımların bu doğrultuda birikmesini sağlamış. Diğer daha açık yaşam alanlarındaysa orijinal şilte küçük toplara bölünmüş. Bu topların dış çeper hücreleri hızlı hareket eden kamçılar oluşturmuş; bu durumdaki soylardan biri tekhücreli canlılar oluşturana dek parçalanmaya devam etmiş. Tekhücreli bu canlı çok hızlı bölünüyor ve diğer türler

üzerinde asalak bir yaşam tarzı sürüyormuş.

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 ve ilk aşamada 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 olabilirdi?

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 incelikli hücresel kalıtım sistemlerine dayandığını keşfettiler. Hücrelerin işlevleri ve mimarisindeki, hücresel süreçlerdeki varyasyonlar nesilden nesile aktarılabiliyordu. Bazen de çoğalma tarzına göre, dokuların 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 temel alarak düşünmeye şartlanmış okurlarını, Jaynus'taki alışılmamış kalıtım ve evrim tipini aydınlatmak üzere *Yerküre Günlüğü* gazetesinin bu tuhaf olayı açıklamaya çalıştığını hayal edelim. Haberin başlığı şöyle:

Her şeye rağmen o kadar farklı değil

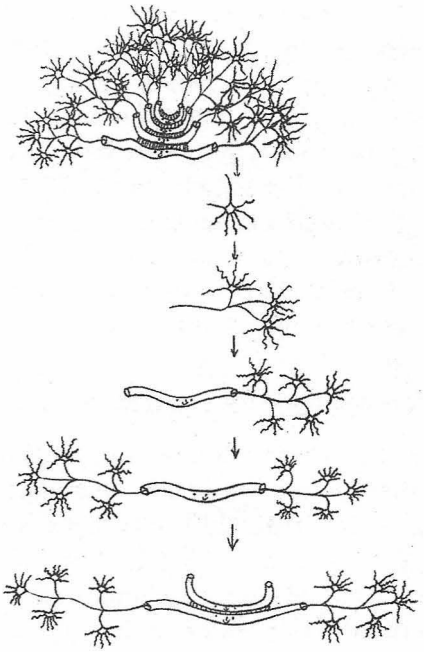
Nihayet bilimciler, Jaynus'ta hayat evrimleşirken olan biten hakkında mantıklı şeyler söylemeye başladı. Bu tuhaf varlıkları biçimlendiren olgunun, kendi bedenlerimizin oluşumuna dair incelemelerimizden bildiğimiz bir şey olması dikkate değer. Bilimcilerin sevecenlikle "epiyaratıklar" olarak adlandırdığı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

Burkly'deki Epigenetik Enstitüsü'nün başkanı 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 dağılımı 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 eşeyli olarak 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, bu farklar da nesilden nesile aktarılmıştır. Her organ gibi her epiyaratık türünün de kalıtımla aktardığı kendine has epigenetik kalıpları var.

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 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



Şekil 4.2
Jaynusi zeligowska canlısının eşeysiz üremesi.

yardımcı olduğunda soy değişmiştir.

Yani, evrimleri, DNA'daki değişikliklerin seçilimine bağlı olduğu düşünülen gezegenimizdeki bitkilere 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 ontogenezle bağdaştırmaya çalışıyorlar. Ontogenez, özelleşmiş hücreler, organlar ve organ sistemlerine sahip yetişkin organizma haline gelen döllenmiş yumurtanın başından

geçen süreçlerdir. Biyologlar, hücre faaliyetlerini belirlemede 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.

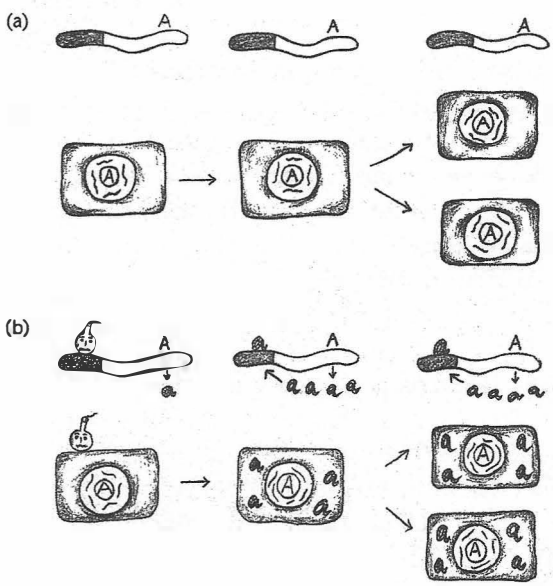
KENDİNİ SÜRDÜREN DÖNGÜLER: GEN FAALİYETİNİN BELLEĞİ

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 olmasıdır. 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

[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 diğ., "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 diğ. "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 faal durumu da miras almış oluyorlar.

gösteriyor. A geni faalken üretilen protein, başka işlevlerin yanı sıra A geninin kontrol bölgesine tutunarak düzenleyici molekül görevi görüyor, böylece ilk 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 dağılıp gidebilir.

Kendini sürdüren döngüleri bilgi sistemleri olarak ele alırsak, aktarılabilir bilginin örgütlenişi 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 alacağız 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 özerk döngü bulunuyorsa ve her döngünün ancak iki işlevsel durumu olabiliyorsa, hücrenin bir milyondan fazla olası işlevsel varyantı var demektir. Burada kesinlikle bir evrim potansiyeli görünüyor ve doğal seçilim, ilginç uyarlanımlar 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. Nesilden nesile 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 kabuğunda korteks 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, terliksilerdeki (*paramisyum*) olduğu gibi bunlara da mikrocerrahi uygulamak mümkündür. Sonneborn ile çalışma arkadaşları kabuktan bir parça kestiler ve parçayı yerine yerleştirmeden önce 180 derece döndürdüler. Sonrasında, ameliyat geçirmiş organizmadan türeyen soyları incelediler. Yavruların da bu değişikliği kalıtımla almış olması şaşırtıcıydı: Onlarda da ters dönmüş bir kirpik sırası vardı. Bu, bacağı kesilmiş bir kişinin evlatlarının da aynı sakatlığı taşımasına benzer.[6]

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 gerçekleşti-

[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 diğ., "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.

ğini tam olarak bilmesek de, meselenin can alıcı noktası bileşenlerin değil, kabuğun *örgütlenişinin* değişmesi ve bu değişikliğin kalıtımla aktarılmasıdır. Aynı yapıtaşları, kendine kalıp olan farklı kalıtsal yapılar için de kullanılabilir.

Önceden biçimlendirilmiş yapıların hücre kalıtımında can alıcı rol oynadığı görüşü, Britanyalı biyolog Tom Cavalier-Smith tarafından ele alındı ve kapsamı genişletildi.[7] Sıradan bir hücrede birçok hücre zarı tipinin nasıl oluşturulduğu üzerine kafa yordu. 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. Devamlılıkları 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 paylaştırılır. 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.[8]

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 görünüyor. 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

[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.

[8] Alıntılar Cavalier-Smith'in 2004 yılındaki makalesinden yapılmıştır.

CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) gibi sinir sistemi hastalıklarıyla bağlantılıdır. Prionların keşfedilmesi için yapılan araştırmaların tarihi ilginçtir. Bu hikâyeden bilim siyaseti ile bilim sosyolojisi hakkında çok şey öğrenebiliriz, fakat burası ayrıntılara girmenin yeri değil. Yeni Gine'deki Fore halkı hikâyemize başlamak için çok uygun. Bu insanlar yirminci yüzyıl başlarında nispeten yalıtılmış şekilde yaşıyordu ve bir tür Taş Devri kültürüne sahiplerdi. Bu toplumda güçten düşüren bir hastalık yaygındı. Buna *kuru*, yani "titreme" ya da "takırdama" diyorlardı. Şiddetli titremelerin yanı sıra *kuru* hastalarının ayakta durmaları zorlaşıyor, konuşmaları peltekleşiyor, davranışları değişkenlik gösteriyordu. Belirtiler ortaya çıktıktan bir-iki yıl sonra ölüyorlardı. 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 bir hastalık olabileceğini düşündü, çünkü hastalık Fore insanlarına özgüydü; ayrıca aileler içinde ortaya çıkıyor, çoğunlukla da kadınları ve çocukları etkiliyordu. Bu durum genetik açıdan biraz tuhaftır, fakat yaratıcı bir mantık yürütmeyle kusurlu genin kalıtımı bağlamında açıklanabilir. Yine de, Mendel modeline pek oturmayan belirli öğeler 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 gerçeklere uymuyordu, normal bir iltihap da olamazdı, çünkü hasta köylülerle alışveriş yapıp temas eden komşu gruplarda hastalık görülmüyordu.[9]

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 numunelerini 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

[9] *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 diğ., "A possible genetic basis for kuru", 1959.

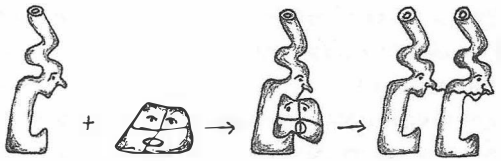
vesaire.[10] Açıkça *kuru* bulaşıcı bir hastalıktı. Maalesef, Fore halkının başına gelen Gadjusek'in deneylerine benzemeyen bir şey değildi. *Kuru*'nun sebebi genetik kalıtım değil, bu halkın sürdürdüğü yas törenleriydi. Bu törenlerde ölen akrabanın beyni de dahil olmak üzere tüm bedeni kadınlar ile 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.

Gadjusek'in ve diğerlerinin çalışmaları, *scrapie* ile CJD hastalıklarındaki gibi *kuru*'ya yol açan etkenin de bulaşıcı olduğunu ortaya çıkardı, fakat bu etkenin sıra dışı özellikleri bulunuyordu. Isıya, kimyasallara 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.[11] Şekil 4.4 bu düşüncenin özünü gösteriyor (biçimsel değişim için gerekli ola-

[10] 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.

[11] Prionların moleküler doğası ve 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 ediyor. Bununla birlikte, King ve Diaz-Avalos'un "Protein-only transmission of three yeast prion strains" (2004) ile Tanaka ve diğ.'nin "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.



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.

bilecek 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 ve işlevini etkiler; böylece hastalığın belirtileri ortaya çıkar.

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, 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 türdeki muadil 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.[12] 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 vermiyordu. Aslında bunlardan bazılarının uyarlanımsal rolleri olduğuna yönelik bulgular var. Bu konuya 7. Bölüm'de değineceğiz.

Prionların çokhücreli organizmalarda bile uyarlanımsal 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.[13] Hücre belleği ile organizmanın belleğinin bağlantılı gibi görünmesi 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 bütünseldir, çünkü prionların ve kendine kalıp olan diğer hücresel varlıkların özellikleri üç boyutlu yapılarında saklıdır. Bu bilgi, hücrenin fenotipini etkilemesinin dışında, anne hücrenin örgütlenişi yavru hücrelerde yeniden inşa edilerek aktarılmaktadır. DNA sisteminin aksine, bileşenlerin örgütlenişinden bağımsız olarak herhangi bir yapıyı kopyalayabilecek özelleşmiş bir kopyalama mekanizması yoktur. Bir yapının yavru hücrelerde tekrar oluşturulma yeteneği, o yapının kendi örgütlenişinde yerleşik durumdadır. Memeli prionlarıyla yapılan çalışmalar tek bir proteinin farklı prion "soyları" üretebileceğini göstermiştir; bu soyların fenotipi farklı kuluçka süreleri ile neden oldukları beyin

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

[13] Si ve diğ., "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.

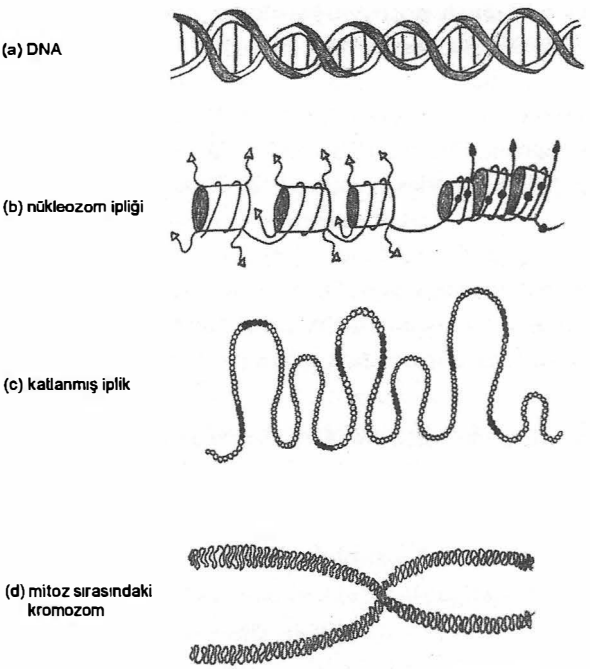
hasarlarının doğasına göre ve bunların beyin içindeki dağılımında gözlenen farklılıklarla tanımlanır. Bu farklı fenotiplere rağmen, bir prionun ya da başka bir yapısal birimin şeklindeki veya örgütlenişindeki varyasyonların çoğu, olasılıkla kendi kendilerini asla sürekli olarak sürdüremez. Bu çeşitlilik olsa bile, bir yapısal kompleksin sahip olabileceği kendine kalıp olan örgütlenişlerin 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 bileşik 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 olmazsa olmaz parçalarıdır. DNA'nın sıkıştırılarak 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. Şekil 4.5 kromatin paketlemesinin aşamalarını göstermektedir.[14]

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.

[14] DNA'nın kromatin halinde nasıl paketlendiği hakkında bkz. Alberts ve diğ., *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 henüz birbirlerinden ayrılmadığı mitoz aşamasındaki biçim aşırı sıkıştırılmıştır.

Daha önce, DNA'ya bağlanan ve böylece transkripsiyonu engelleyen veya mümkün kılan düzenleyici moleküllerden bahsettiğimizde, bu konuya değinmiştik.

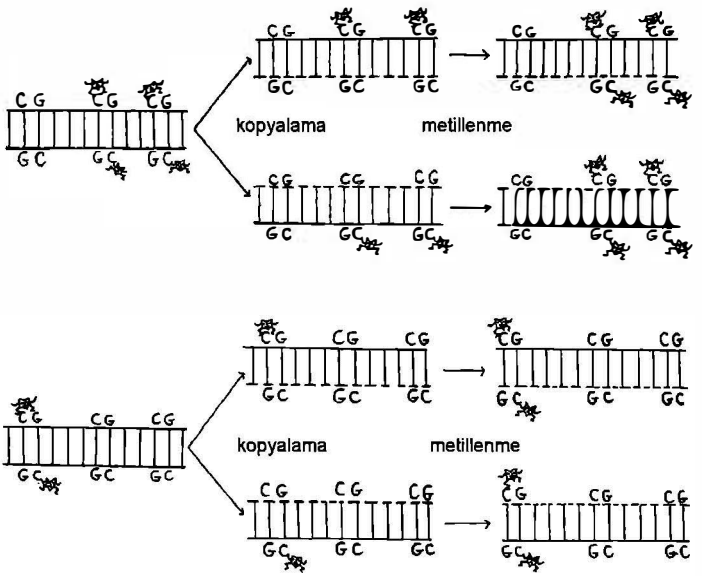
Kromatinde bizi ilgilendiren DNA dışı öğeler ise nesilden nesile aktarılan ve hücre soylarında genlerin açık ya da kapalı olma durumlarının sürmesini sağlayan öğelerdir. Kromatindeki bu tür alternatif kalıtsal farklılık seçenekleri, "kromatin işaretleri" olarak bilinegelmiştir. Çeyrek yüzyıldan daha uzun süredir, bu işaretlerin nasıl konulduğunu, işlevlerini, yavru hücrelere nasıl aktarıldıklarını bulmanın, gelişim sürecini anlamak için çok önemli olduğu biliniyor. Kromatin işaretlerinin çeşitli tipleri vardır, fakat ilk olarak anlaşılması gereken tip, hakkında en fazla bilgiye sahip olduğumuz DNA metillenmesidir. 1975 yılında modern EKS araştırmalarını, İngiltere'de

Holliday ve Pugh, Amerika'da Riggs'in DNA metillenmesinin epigenetik rolüyle ilgili fikirleri başlatmıştı.[15]

Tüm omurgalılarda ve bitkilerde, hepsi olmasa bile birçok omurgasızda, mantarda ve bakteride 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, protein şifresi 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 işlediğiyle ilgili oldukça geniş bilgiye de sahibiz (Şekil 4.6). Metillenme şablonları sonraki hücre nes-

[15] 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 (c. 293, 2001) bulunabilir. Bunlardan 10 Ağustos sayısı epigenetik konusuna ayrılmıştır. Gen faaliyetiyle bağlantılı özelleşmiş metillenme şablonlarına yönelik bulgular için bkz. Yokomori ve diğ., "Sexually dimorphic DNA methylation in the promoter of the *Slp* (sex-limited protein) gene in mouse liver", 1995; Futscher ve diğ., "Role for DNA methylation in the control of cell type – specific maspin expression", 2002.



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

linde tekrar oluşturulabilir (en azından omurgalılar ve bitkilerde), çünkü yarı korunumlu DNA kopyalanması sürecini 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 görünüyor. Şekil 4.6 hem DNA dizisinin 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.[16]

Metillenme, hakkında en çok bilgiye sahip olduğumuz kromatin işaretleme EKS'dir; o halde bu sistemde bilginin örgütlenişiyle ve aktarımıyla ilgili neler diyebiliriz? Muhtemelen söylenecek en bariz şey, DNA'ya çok benzediğidir. DNA dizilerinin kopyalanmasındaki gibi, metillenme şablonlarının kopyalanması da herhangi bir şablo-

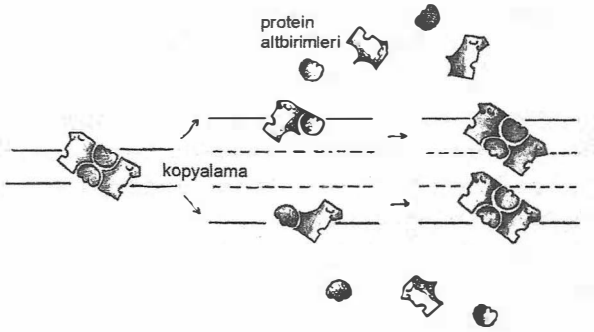
[16] 1979'da DNA metillenmesinin kanserin gelişimiyle ilişkili olduğunu ileri süren Holliday'in haklılığı için bkz. Jones ve Baylin, "The fundamental role of epigenetic events in cancer", 2002; Feinberg ve Tycko, "The history of cancer epigenetics", 2004; Verma ve diğ., *Epigenetics in Cancer Prevention,* 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 diğ., "Targeted mutation of the DNA methyl-transferase gene results in embryonic lethality", 1992; Okano ve diğ., "DNA methyltransferases Dnmt3a and Dnmt3b are essential for de novo methylation and mammalian development", 1999.

nu taşıdığı bilgiden bağımsız olarak, kopyalayan enzimlerin faaliyetine bağlıdır. Başka bir benzerlik, bilginin örgütleniş biçimindedir; örgütlenme 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 bileşiklerinin aynı zamanda kalıtımla aktarılabilir kromatin işaretleri olarak iş görmeleri sayesinde başardıklarını düşündürecek sağlam deneysel sebepler vardır. Bu protein işaretlerinin "kopyalanması"yla ve aktarılmasıyla ilgili birkaç model ileri sürülmüştür; bunlardan birini Şekil 4.7'de gösterdik.[17] Bununla birlikte, protein temelli kromatin işaretlerinin varlığı açık olsa bile bilimcilerin bunların kalıtımını anlamanın çok uzağında olduğunu da itiraf etmeliyiz.

Kromatin yapısının karmaşıklığı öyle sıra dışıdır ki örgütlenişiyle 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'yla 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 sıkılaşmasıyla sonuçlanır ve DNA'nın transkripsiyonu mümkün olmaz.

[17] Protein işaretleri ve 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 diğ., "Histone variants, nucleosome assembly and epigenetic inheritance", 2004.



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.

Histonların çeşitli yerlerindeki değişikliklerin nasıl oluştuğu ve bu değişikliklerin nasıl etki ettiği artık anlaşılmaya başladı. Bir "histon şifresi"nden bahsediliyor, çünkü farklı biçimlerde değişime uğramış histonların kombinasyonu, belirli düzenleyici etkenlerin bağlanmasını etkileyen işaretler oluşturuyormuş gibi bir görüntü çizer.[18] 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 moleküldekine benzer bir kromatin yapısının oluşturulmasının tohumlarını bir şekilde ekerler.[19] Bu yüzden histon işaretleriyle bağlantılı bilgi, yavru hücreler tarafından miras alınmaktadır.

Metillenme, protein ve histon işaretlerini ayrı ayrı anlatarak, muhtemelen bunların kromatin yapısının birbirinden bağımsız öğeleriymiş gibi görünmesine neden olduk; ama elbette birbirlerinden

[18] 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.

[19] 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.

bağımsız değiller. Örneğin histon değişiklikleri ile DNA metillenmesi arasında yakın bir ilişki var, yani aralarında bir neden-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, hem de aynı zamanda kalıtım sisteminin parçasıdır.[20]

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 yolları hakkında kafa yormaya zorlar; çünkü hücrelere müdahale etmek, hastalıklarla savaşmak ve organizmalara yeni nitelikler kazandırmak için müthiş imkânlar sağlamaktadır.

RNAi'nin keşfi büyük ölçüde, bilimcilerin başarısının değil, uğradıkları bozgunun bir sonucudur. Hayvanların 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 beklersiniz? Bu fazladan kopyanın çiçeğe kesinlikle daha koyu bir mor renk vermesini beklersiniz, 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*

[20] Memelilerde kromatin işaretlerinin kalıtımı için bkz. Rakyan ve diğ., "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.

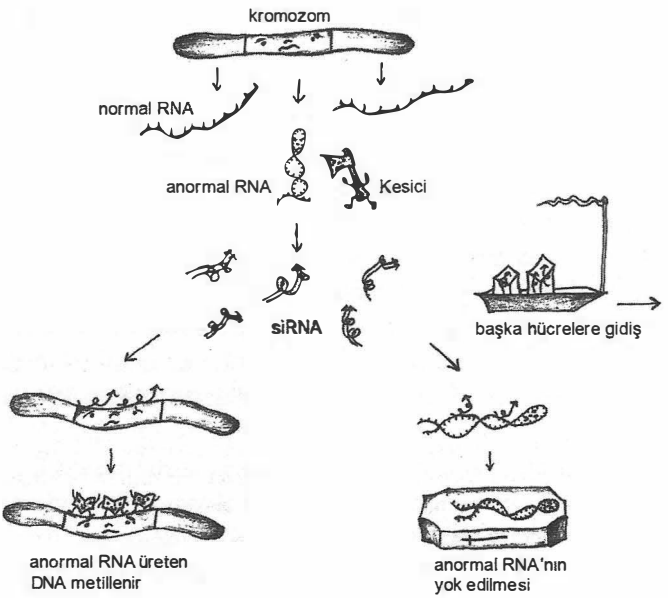
(çoğunlukla *C. elegans* olarak telaffuz edilir) ile bazı mantarlarda yapılan çok farklı deneylerde de bulundu. Kurallara uymayan bu bulgular bir süre birbirlerinden bağımsız şekilde "eşbaskılama" (bitkilerde), "sönümlendirme" (mantarlarda), "RNA müdahalesi" (nematodlarda) olarak tanımlandı ve konu üzerinde 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.[21]

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 oldukları belirlendikten 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 yıkılır.

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.[22] RNAi'nin son özel-

[21] 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 diğ., "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.

[22] 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 bileşikleriyle bir araya gelir ve bunların yardımıyla 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).

liği, bazı durumlarda siRNA'nın orijinal mRNA'nın üretildiği gene bağlanması sayesinde, 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.

Bitkilere 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 transpozonlara ve sıçrayan genlere karşı hücreyi savunmada bir rolü olduğunu gösterir.[23] Hem virüsler hem de transpozonlar çift iplikli RNA üretmeye

[23] Plasterk, "RNA silencing: The genome's immune system", 2002.

meyillidir. Birçok virüs bunu yapar, çünkü RNA, virüslerin genetik malzemesidir 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 mutasyonlara uğramış 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.[24]

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 düzenlenmesinde ve gelişim kararlarının belirlenmesinde can alıcı bir göreve sahip olduğunun bulunacağına da inanılmaktadır.

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 bilginin 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

[24] 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.

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.[25] 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.

RNAi, dört EKS'nin sonuncusudur ve artık epigenetik kalıtımın daha geniş yankı bulan içerimlerinden birine geçmek istiyoruz. Fakat bunu yapmadan önce, tanımladığımız dört EKS kategorisi birbirinden bağımsız gibi görünse de, gerçekte böyle olmadıklarının altını çizmeliyiz. Örneğin RNAi sisteminin 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. Muhtemelen diğer sistemler de bağlantılıdır: kendini sürdüren döngünün sürmesini sağlayan protein, kromatin işaretleme sisteminin bir parçası, hatta prion bile olabilir.[26] 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 öğelerin, 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.

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

[26] 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.

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 uyarlanımsal 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 uyarlanımsal 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, protozoalardaysa RNAi bulunmuştur. Yani dört EKS türü de tekhücreli organizmalarda vardır. Bakteriler bile epigenetik kalıtıma sahiptir. Bazıları metillenme işaretlerini aktarır; Fransız mikrobiyolog Luisa Hirschbein ile çalışma arkadaşları, *Bacillus*'ta epigenetik kalıtıma rastlamışlardır. 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.[27]

[27] Hirschbein ve çalışma arkadaşlarının epigenetik kalıtımla ilgili araştırması için bkz. Grandjean ve diğ., "Chromosomal inactivation of *Bacillus subtilis* exfusants: A prokaryotic model of epigenetic regulation", 1998. Mayalarda epigenetik kalı-

Tekhücreli organizmalardaki evrimin, epigenetik varyantların doğal seçilimi aracılığıyla ortaya çıkabileceğini kabul etmekte kuramsal bir sorun yoktur. Hastalıkları anlayıp tedavi etmek gibi içerimler 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 anlamak 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 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 bilgilerin nesilden nesile geçtiğinin keşfedilmesi bu yüzden hiç beklenmiyordu. Yine de bu kadar şaşırtıcı olmaması gerekirdi; zira 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 çiftleşme-

tım 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.

sinden ortaya çıkan katırın çok farklı görünen, 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 atların 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.[28]

Bunun ardından, genom damgalanması birçok farklı grupta, en dikkat çekici olarak da memelilerde ortaya çıkarılmış ve 1980'ler boyunca moleküler çalışmaların hedefi haline gelmiştir.[29] 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. Atlarla eşeklerin çiftleştirilmesine benzeyen çiftleşmelerin hangi taraftan yapıldığı önemliydi. Bazı transgenler sadece baba tarafından gelince faal olup, anne tarafından geldiğinde suskun kalıyordu. Ama başka transgenlerde olay tersine işliyordu, yani ancak anneden gelirlerse faal hale geçiyorlardı. Sıradan genlerde bile gen anlatımında buna

[28] *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.

[29] 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.

benzer ana baba kökenli farklılıklar bulunmuştur; ayrıca farelerde farklı şekillerde damgalanan yetmişten fazla gen tanımlanmıştır. 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, uyarlanımsal 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 konakçı 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 konakçı 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 doğal yollarla ortaya çıktığını kabullenmesi zordu. Fakat Linnaeus, sınıflandırma sistemini bitkilerin üremeyle ilgili kısımlarına dayandırdığı için yeni keşfedilen varyantı yeni bir 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. Şekil 4.9 farkı gösteriyor. Linnaeus'un gözünde 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.[30]

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, belki de evrim biyolojisinin tarihi oldukça farklı gelişirdi! 1900'de Mendel'in yasalarını tekrar keşfedenlerden biri olan Hugo de Vries de pelorik varyantlar üzerinde çalıştı. *Linaria*'nın pelorik biçiminin bir mutasyon olduğuna inanıyordu. Normal biçim ile pelorik biçim arasında yüzde birlik değişim oranı buldu. Günümüzde olsa buna çok yüksek bir mutasyon oranı olarak bakardık.

[30] *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.



Şekil 4.9
Linaria vulgaris'in pelorik biçimi (solda) ve normal biçimi (sağda).

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.[31] 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.[32] 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;

[31] 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.

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

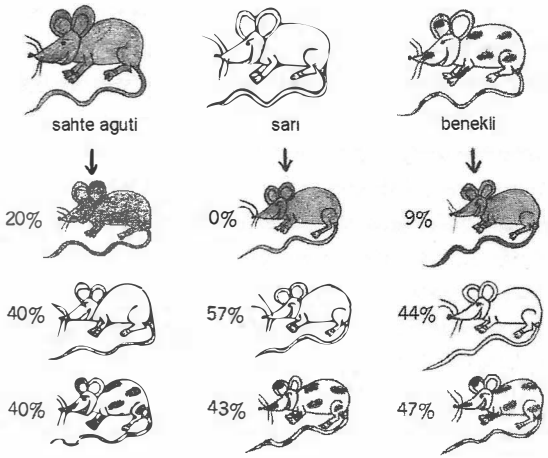
gerçi bu bitkilerin, özgün pelorik popülasyonunun doğrudan dölü olup olmadığını bilmiyoruz.

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.

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 renkteydi, 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 özdeşti. 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. Sonunda bu varyasyonun transpozondaki DNA parçasının metillenme şablonuyla ilgili olduğu anlaşıldı. 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.[33]

Sarı fareler ile yürütülen bu çalışmanın başka ilginç yönleri de

[33] Farelerde sarı fenotipin kalıtımında epimutasyonların rolü için bkz. Morgan ve diğ., "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 diğ., "The marks, mechanisms and memory of epigenetic states in mammals", 2001.



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

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.[34] İkincisi, bu epimutasyonun, 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.[35]

[34] Wolff ve diğ., "Maternal epigenetics and methyl supplements affect agouti gene expression in A^{vy}/a mice", 1998.

[35] Rakyan ve diğ., "Transgenerational inheritance of epigenetic states at the murine

Nesilden nesile geçen epigenetik kalıtıma dair büyük bir bilinmez daha vardır: RNAi'nin önemi. RNAi sayesinde gene özgü susturma sinyalleri, hücreden hücreye geçtiği gibi ana 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.[36] 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.

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 sonuca geliriz: Ek bir varyasyon kaynağı yarattığı için, genetik boyutta bir gelişme olmasa bile, kalıtımın epigenetik boyutunda evrim görülebilir. Fakat bundan fazlası var. 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 uyarlanımsal olduğu anlamına gelmez, fakat varyasyonlardan birinin faydalı olma şansını yükseltir. Bu iki özelliğin, yani yüksek üretim hızı ile duruma uygun olma şansının kombinasyonu, epigenetik varyantların seçilimi aracılığıyla gerçekleşen uyarlanımın genetik değişimler aracılığıyla ortaya çıkan uyarlanıma kıyasla daha hızlı olabileceği anlamına gelir.

Kalıtsal epigenetik değişikliklerin, Darwin'in "gizemlerin gizemi" olarak nitelediği, türlerin kökeni meselesinde de önemli bir payı ola-

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 diğ. 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.

[36] Fire ve diğ., "Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*", 1998; Grishok ve diğ., "Genetic requirements for inheritance of RNAi in *C. elegans*", 2000.

bilir. Türleşme evrim biyologların üzerinde sık sık tartıştığı bir konu başlığıdır, fakat çoğu biyolog, genelde topluluklar birbirlerinden coğrafi veya ekolojik engellerle yalıtıldığında yeni türlerin ortaya çıktığı konusunda hemfikirdir. 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. 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 etkileyebilir. 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 öğe olan üreme engelinin meydana gelişi, genetik değişimlerden çok epigenetik değişimlerin sonucunda olabilir.[37]

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 örgütlenmiş seviyelerinde de gerçekleşebilir. Buna iyi bir örnek Moğol gerbilleridir. Bu kemirgenlerde annenin rahim koşullarının dişi yavruların gelişiminin üzerinde güçlü kalıtsal etkileri olabilir.[38] Embriyoların çoğunun erkek olduğu bir rahimde gelişen dişi

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

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

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 özellikleri ve aynı davranışları barındırırlar. Onlar da erkek ağırlıklı doğumlar gerçekleştirir ve bu döngü böylece sürer gider. Bu şekilde annenin gelişim mirası kızlarına aktarılmış olur. Anne fenotipinin genetik olmayan kalıtımı söz konusudur. Sonuçta genetik olmayan bilgi aktarımı farkı sayesinde, genetik yapıları özdeş olan iki dişiden çıkan soyların davranışları ile soy içi cinsiyet oranları çok farklı olabilir.

SÖYLEŞİ

İ.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 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

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 birisi tarafından elenmesine denk olurdu.

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

M.E.: Bütün EKS'ler hücreden hücreye bilgi aktarır, ortak paydaları budur. 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.

İ.M.: Tanımlara 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 ontogenezdeki 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.

İ.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 süreçleri 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.
İ.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, bakterilerdeki 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.
İ.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* vakasının 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).

İ.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.

İ.M.: Aktarılması mümkün olan epigenetik varyasyon tiplerinin sayısı bana nispeten sınırlı gibi geldi.

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.

İ.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 çekirdek 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. Ana 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 sıra-

sında 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 rahme nakledilmez bile ve rahme 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 önünde kesinlikle büyük bir engeldir.[39]

İ.M.: Klonlamanın mümkün olması bile bana mucize gibi geliyor! Fakat bu işaretlerin evrimdeki etkisine geri dönelim. Gametlerin gelişimi ve klonlama süreci sırasında bu işaretler silinebiliyorsa, aktarımları ne kadar güvenilirdir? Genler kadar asıllarına sadık kalınarak aktarılıyorlar 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?

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.[40]

[39] 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 diğ., "Reprogramming DNA methylation in the preimplantation stage: Peeping with Dolly's eyes", 2003. İnsan klonlamayla ilgili biyolojik sorunlar için bkz. Rhind ve diğ., "Human cloning: Can it be made safe?", 2003.

[40] Pál ile Hurst "Epigenetic inheritance and evolutionary adaptation" (2004) adlı makalelerinde epigenetik varyantların aktarılabilirlikleri %50'den az veya çok olabileceği için, epigenetik kalıtımın uyarlanımsal evrimdeki rolünün kısıtlı olduğunu söylerler (bizce yanlış). Aktarılabilirliğin %50'den fazla olması kesinlikle olası: Paramutasyon

İ.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.

İ.M.: Fakat bununla birlikte, sadece küçük seçilim farklılıkları yaratan bazı uyarlanımsal 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 unsurun kalıtımla nasıl aktarıldığını ve nasıl evrimsel değişimin temeli olduğunu gözümde canlandıramıyorum.

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

sayesinde olabilir, yani bir alel diğer aleli kendi epigenetik görüntüsüne çevirebilir. Brink tarafından "Paramutation" (1973) adlı yazısında ele alınan bu olay üzerine günümüzde moleküler seviyede çalışılıyor ve DNA metillenmesinin işe karıştığı görülüyor. Bkz. Hollick ve diğ., "Paramutation and related allelic interactions", 1997; Chandler ve diğ., "Paramutation in maize", 2000.

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.

İ.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.[41] Steele, Avustralyalı bir immünologtur (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 diğerleri 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. Orada tersine transkripsiyon sayesinde mRNA'daki bilgi DNA'ya geri kopyalanabilir.

İ.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 yine DNA'ya veya RNA'ya tekrar çevrilemez. RNA'nın DNA'ya geri çevrimiyle ilgili bir sorun hiç olmadı. Tamamlayıcı baz eşleşmesi sayesinde bunun ne kadar kolay olduğunu gözümüzün önüne getirmek zor değil. Üstelik Steele hipotezini ortaya koyduğu zamanlarda, tersine

[41] Steele'in 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 diğ., *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'in ileri sürdüğü mekanizmaların evrimsel avantajlarını gösterir.

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.

İ.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 düşünsel temelini sarsar, bu sebepten ötürü ana dogma bugün, en azından ilk ortaya çıktığı günkü kadar önemlidir."[42] Görülen o ki Crick'e göre ana dogmanın terk edilmesi ya da değiştirilmesi gerekiyor.

İ.M.: Biyologlar ana dogmanın önemi konusunda kesinlikle bu kadar dogmacı olmamalı! Fakat izninizle 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 uyarlanımsal 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 uyarlanımsal gelmedi. Uyarlanımsal epigenetik varyantlara dair bir bulgu var mı?

M.E.: Hayır, doğrudan bir bulgu yok.

İ.M.: İşte!

M.E.: Bu kadar çabuk sevinme. İnsanlar yirminci yüzyılın başında genetik varyasyonlar üzerinde çalışmaya başladığında da önce anormal fenotipleri incelemişlerdi: meyve sineğinde beyaz gözler,

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

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 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 ortaya çıksaydı bile bu olurdu, üstelik onların birçoğunun tetiklenmiş ve güdümlü olduğunu kabul etmemiz daha makul görünüyor.

İ.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 | Davranışsal Kalıtım Sistemleri

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 sergiler. 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

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

Dokuz yılın ardından: On yıl öncesine kıyasla hayvan geleneklerini ele alan araştırmalar yaygınlaştı; artık hayvan davranışı münazaralarında gayet güzel temsil ediliyor. Kimi yeni bulguları 11. Bölüm'de ele alıyoruz. 11. Bölüm aynı zamanda, toplumsal kalıtımla aktarılan davranışların epigenetik yönlerini de içeriyor.

[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*

baskın olmak, tehlikeden kaçmak, yiyecek bulmak ya da yavrulara bakmak gibi olgular için geliştirilen davranış stratejilerinin büyük ölçüde genetik yapıyla 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, denir. Bu ilginç bir bakış açısıdır, ayrıntılarına da daha sonraki bölümlerde gireceğiz, fakat bu bölümde 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 inceleyecek olmamızdır.

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 İbranicede "kültür" anlamına gelen *tarbut* kelimesinden alırlar. İlginç yönlerinden biri hepsinin genetik yapısının aynı olmasıdır. DNA bakım-onarım sistemleri mükemmeldir, yani genleri asla değişmez. Bu açıdan bir önceki bölümde anlattığımız Jaynus yaratıklarına benzerler, fakat Jaynus'taki canlıların aksine, epigenetik varyasyonların nesilden nesile aktarımını bütünüyle engelleyen mekanizmalara da sahipler. Bu yüzden tarbutniklere ana babalarından ne genetik ne de epigenetik varyasyonlar geçer. Elbette bu hepsinin tamamen aynı olduğu anlamına gelmez. Gelişimleri sırasında şans eseri gerçekleşen olaylar boyutlarında, kürk renklerinde, vücut yapılarının oranlarında, verdikleri kararlarda ve öğrendikleri davranışların çeşitli safhalarında küçük farklılıklarla sonuçlanır. Aslında

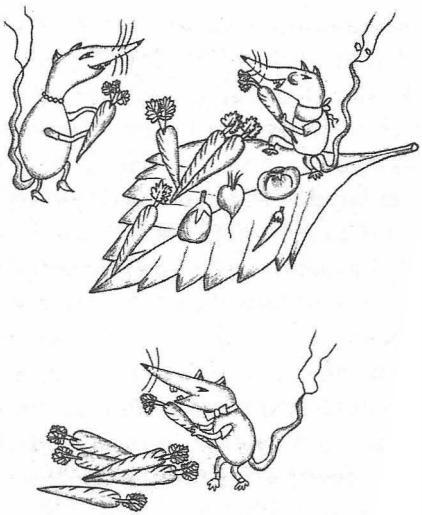
Natural History of Rape: Biological Bases of Sexual Coercion (2000).

tarbutniklerde çok miktarda varyasyon vardır, fakat ana 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 ana baba çifti ile farklı yaşlarda birkaç yavrudan oluşan küçük aileler halinde yaşar. Hayatlarının başında nispeten çaresiz canlılardır; beslenmek için annelerinin sütüne muhtaçtırdırlar; fakat hızla büyür, yiyecek arayan ana 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 akranları, aile büyükleriyle veya yavrularıyla paylaşmazlar. Her tarbutnik çevresini kendi deneyimlerine dayanarak keşfetmelidir. Her nesilde, deneme yanılma yöntemiyle tarbutnikler tekerleği tekrar tekrar icat etmek zorundadır.

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 yetişkinlerden, özellikle de ana babalarından çok şey öğrenebilirler. Yavruların bağımsızlıklarını ilan etmeden önce ana babaları ile akranlarından 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 öğrenebilme 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 arkadaş canlısı ve ilgili bir komşu olarak becerisini başka



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

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 faal, otomatik ya da kasıtlı olduğunu iddia etmediğimizi burada söylememiz gerekir. Bir hayvan davranış bilgisini ancak kendi davranışıyla "aktarır", ki diğer hayvanlar bu davranışı edinebilsin. 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 taklidiyle veya soyun tercihleriyle sonuçlanan edinim süreçleri için kullanıyor olacağız.

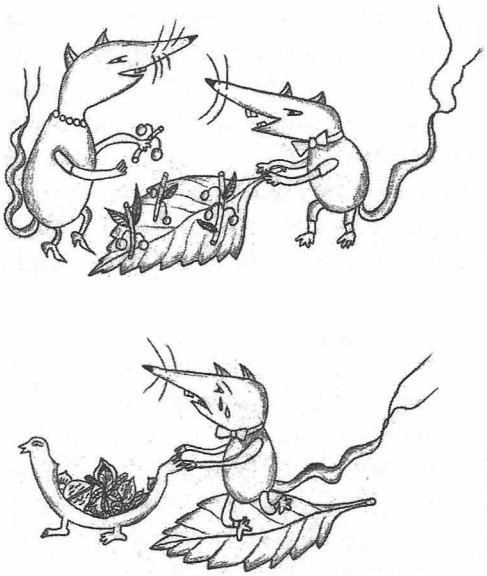
Tarbutnik yaşamına toplum aracılığıyla öğrenmenin girmesi, yeni alışkanlıkların, becerilerin ve tercihlerin nesilden nesile aktarılabileceği anlamına gelir. Bu önemlidir, çünkü kimi davranış varyasyonları toplumsal öğrenme marifetiyle aktarılırsa, Darvinci evrim mümkün olur. Diyelim ki bir tarbutnik, 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, çukura çökme şeklindeki faydalı alışkanlığı kendi başına keşfetmek zorunda değil-

dir, 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 öğrenme marifetiyle 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 ana 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, ana 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" değişim 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

[3] Muhtemelen toplumsal yolla öğrenilen işitsel bir sinyaldeki uyarlanımsal 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.

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 alttopluluğunda erkekler böğürtlen vererek dişilere kur yapmaya devam eder. Fakat B alttopluluğunun yaşadığı bölgede kırmızı böğürtlen çalıları yoktur, böylece erkekler müstakbel eşlerine yerel lezzet olan kabuğu kırılmış fındık sunmayı öğrenir. Birçok nesil sonra bu alttoplulukların üyeleri bir araya gelip birbirlerine kur yapmaya başlarsa ne olacağını düşünelim (Şekil 5.2). A alttopluluğunun 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 tutulmasıyla 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. Onların gözünde 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.[4] 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.

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 uyarlanımla açıklanamaz. Bu farklılıklar muhtemelen topluluklardaki

[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.

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 nesilden nesile bilgi aktarım yollarına bakacağız.

TOPLUMSAL ÖĞRENME YOLUYLA BİLGİ AKTARMAK

"Öğrenme" çok genel bir biçimde *deneyimler sonucunda davranışlarda oluşan (çoğunlukla) uyarlanımsal 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.

[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.

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 hoşlanırlar? Bunlar önemli sorulardır, üstelik bunları tam anlamıyla yanıtlamak bu kitabın kapsamını aşar, fakat yine de kısmen yanıtlayabiliriz. Çocukların hayatlarının başında edindikleri beslenme şekli, büyüdüklerinde 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 besle-

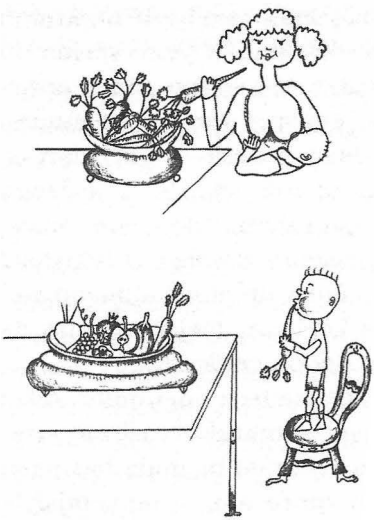
[6] Tavşanlarda beslenme tercihlerinin aktarımıyla ilgili deneysel çalışmalar için bkz. Bilkó ve diğ., "Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer", 1994.

nenlerin yavruları memeden kesildiğinde, ardıç yemişiyle doğrudan 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.

Yavru tavşanların beslenme tercihleri sadece doğumdan önce olanlarla belirlenmez. Araştırmacılar aynı zamanda emzirme sırasında gerçekleşen olaylara da göz attılar. Normal biçimde beslenen annelerin yavrularını doğumdan hemen sonra alıp ardıç yemişiyle beslenen annelere emzirtildiler. 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 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.[7] Aynısı, annelerin emzirme döneminin yalnızca ilk iki ayında havuç suyu içtikleri durumlar için de geçerliydi. Sadece su içen annelerin bebekleri böyle bir tercihte bulunmadı. 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

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



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

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, 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 bitkiyle beslenen 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 görünüyor. Yavrular dünyayla kendi başlarına 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 yemişine büyük bir iştah duydular. Sanki anne, yuvaya dışkı bırakarak yakında bağımsızlığına kavuşacak yavrularına kendi beslenmesi hakkında ek ve güncellenmiş bilgi veriyor.

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.[8]

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 alabilir (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. Onlardaki 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 kombinasyon-

[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 diğ. ("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.

larının sayısı çok yüksek olabilir.

Bu sistemde, ayrıca diğer davranışsal kalıtım sistemlerinde altını çizmek istediğimiz iki özellik daha var; çünkü bu özellikler DKS'leri genetik sistemden çok farklı kılar. Çoğunlukla bilgi akışı ana 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, bu bilgideki varyasyonlar gelişim ile öğrenme süreçlerinin sonucunda oluşmuştur. Sonraki nesilde oluşabilecek yeni bir davranış varyantını yaratan şey, ana 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 ana babalarının etkileşim içinde bulundukları başka bireylerin eylemlerini gözleyerek ve onlardan bir şeyler öğrenerek de bilgi alır. Muhtemelen toplumsal olmayan 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) ana 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 endişelendiriyor. 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 ana 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

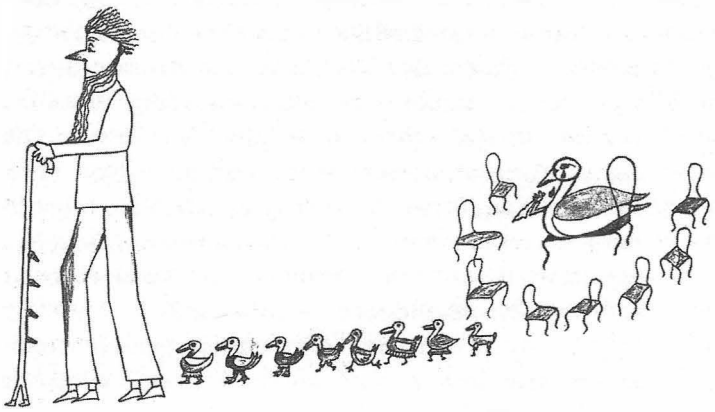
inanıyoruz. Her örnekte bilgi aktarılır ve edinilir; ayrıca her örnekte eğer alıcı herhangi bir değişiklik yapacaksa bu bilgiyi yorumlaması gerekmektedir. Hayvanlar DNA'larıyla ve kromatinleriyle bilgi aldıkları gibi gözleri ve kulakları aracılığıyla da bilgi alabilir; ayrıca bu bilginin yorumu davranışlarını da etkileyebilir, aynen DNA'daki bilginin yorumunun davranışlarını etkileyebilmesi 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 olarak elde 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 görünüyor. 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 otlakta yürürken anneleriymiş gibi izleyen kaz yavrularını gösteren fotoğraf, çoğu zoolog için tanıdıktır.[10] Aslında bu tuhaf davranış ilk defa İskoçyalı bi-

[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 yavruları gerçek anneleri yerine yumurtadan çıkar çıkmaz gördükleri etoloğun peşinden gidiyorlar.

yolog Douglas Spalding tarafından on dokuzuncu yüzyılın sonlarında bilimsel olarak incelenip tanımlanmıştır. Spalding kaz yavruları ve diğer kümes hayvanı yavrularının gördükleri ilk hareketli büyük nesneye tepki verdiğini, onu izleyip ona bağlandıklarını keşfetti.[11] 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 onun özellikleriyle damgalanmalarının uyarlanımsal 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 uyarlanımsal olan bir davranış biçimine yol açar. Fakat birçok farklı damgalama tipi var. Uygun eşi bulmakta önemli olan eşeysel damgalama da çok fazla incelenmiş bir damgalama türüdür.[12] Yavrular kendileriyle

[11] Spalding'in (1873) evlat damgalamasını betimlediği makalesi, Haldane (1954) kitabında tekrar basılmıştır.

[12] Eşeysel damgalamanın karmaşıklığı ve kuşlardaki yaygınlığı için bkz. Ten Cate

ilgilenen ana babalarının görüntüsüyle damgalanır ve yetişkin hale geldiklerinde bu görüntü eş seçimlerinde 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 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 pek çok çaba boşa çıkmıştı; çünkü hayvanlar yanlışlıkla üvey ana babalarıyla, yani insanlarla damgalanıyordu.

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 eşeysel olarak damgalanmışsa, mavi tüylü eş seçme eğilimi olacaktır; bunun sonucunda yavruları da mavi tüylü ana 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 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. Peki, bu becerileri nasıl ediniyorlar? Yavrular deneyimli yetişkinleri taklit mi ediyor?

ve Vos, "Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: A reassessment", 1999. Laland, "On the evolutionary consequences of sexual imprinting" (1994) adlı makalesinde, eşeysel damgalamayla aktarılan bilginin evrimsel sonuçlarından bazılarını gösteren kuramsal modeller geliştirmiştir.

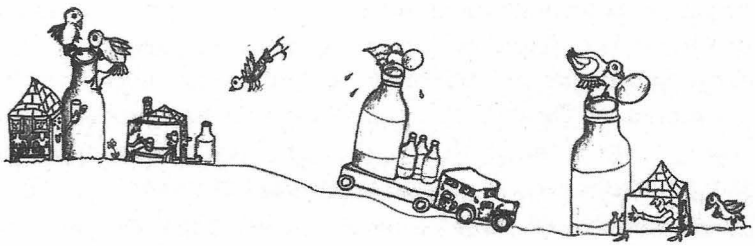
İncelenen birçok örnekte bu sorunun yanıtı hayırdır.[13] Yine de birbirlerinden öğrenirler. Deneyimli bireye yakın durup onu izleyerek, deneyimsiz olanın (davranış biyolojisi jargonuyla "toy" olanın), daha önce fark etmediği bir şeye dikkati çekiliyor gibi görünüyor. Toy birey aynı zamanda deneyimli 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. 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 kalın kaymağı yemeyi öğrendiler. 1940'larda bu alışkanlık İngiltere'nin birçok bölgesine yayılmıştı. Büyük baştankaralar ve mavi baştankaralar arasında yaygınlaşmakla kalmamış, aynı zamanda başka türlere de 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).[14]

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 belli bir usulle açarken, diğerleri farklı usulle açıyordu. Toy kuşlar deneyimli kuşları izleyerek süt şişelerinin besin kaynağı olduğunu öğreniyor; şişeleri açmayı da kendi kendilerine deneme yanılmayla keşfediyorlardı. Hepsi kendine özgü bir teknik geliştiriyordu.

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

[14] 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.

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 sıçanların 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.[15]

[15] 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.

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. Etkili sarmal soyma yönteminin benimsenmesini, anne davranışının meydana getirdiği başlangıç koşulunu 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.

Beslenme davranışındaki toplum yoluyla öğrenilmiş değişimler, İsrailli kara sıçanların geleneksel yaşama alanlarından çok daha farklı bir yaşam alanına uyum göstermesini mümkün kılmıştı. Fakat uyarlanımları yalnızca farklı bir yiyecek yemelerinden fazlasını içeriyordu. Sıçanlar ağaçlarda yaşayarak yavrularına yeni bir öğrenme ortamı sağlamıştı. Ana babaları gibi yavrular da ağaçlara tırmanma becerilerini mükemmelleştirmek ve ağaçlara yuva yapmayı öğrenmek zorundaydı. Bu şekilde, sırf anneleriyle vakit geçirerek ve ana 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 başka örneklere kıyasla yakından

çalışılmış olsa bile hiç de istisnai durumlar değillerdir. Son zamanlarda hayvan geleneklerinin incelenmesi hareketli bir araştırma alanı haline geldi; bu sayede de toplum aracılığıyla öğrenilen davranış geleneklerinin kuşlar ile memelilerin hayatlarının yemek seçimi, kur yapma, iletişim, yavru bakımı, yırtıcılardan kaçma, yuva seçimi misali 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'ndeki 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. Bu tip öğrenmede, ne aktarıcı ne de alıcı hayvan edilgendir.

Taklitçi olmayan öğrenmenin dördüncü özelliği, önceki DKS'ndeki gibi bilginin sadece ana babadan yavrulara geçmemesi, aynı zamanda deneyimli herhangi bir bireyden toy bireylere aktarılmasıdır. Süt şişesi açma davranışı başka türlere bile yayılmış görünüyor, yine de bunu kendi kendilerine icat etmediklerinden emin olamayız. Son olarak, bir öncekindeki 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.[16] Bu durumun hayvanlar dünyasında ne kadar yaygın olduğu çokça tartışılmakta, fakat bir taklitçilik tipinin, yani ses taklitçiliğinin kimi kuşlar, yunuslar ve balinalarda görüldüğü genellikle kabul edilir.[17] 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), ayrıca hem ses hem de devinim taklitçiliği insan evriminde muhtemelen son dere-

[16] 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, "Imitation, 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.

[17] 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.



Şekil 5.6
Ötücü kuşun taklitçiliği.

ce önemlidir. Sesleri taklit etme yeteneği, dilin evrimi açısından 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 şempanzelerde, sıçanlarda, yunuslarda, gri Afrika papağanlarında, sığırcık kuşlarında 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 görüldüğünü 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 önceki leri sınıflandırdığımız gibi sınıflandırırsak, bunu anlarız. 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 sekansın bütün olarak etkinliğidir. Bu yüzden kuramda, 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 ilkeden veya kuraldan oluşan bir tür içsel filtre bulunmalı ve bu filtre sadece faydalı olabilecek davranış var-

yasyonlarının 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 hedeflerle ve bunlara bağlı amaçlarla tayin edilir. Parçalı bir sistem olan taklitçi öğrenme, sadece canlılardaki zihinlere dair oldukça sofistike bir anlayışın var 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, bu da kültür yoluyla 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. Keza, 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, 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 var 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" denen olguya ilgi

son yıllarda arttı.[18] Hem kuramsal hem de deneysel çalışmalar bu olgunun, toplumsal öğrenmenin 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. Keza Kudüs'teki çam ormanlarında yaşayan kara sıçanların gerçek dünyasında, beslenme alışkanlıklarındaki değişim bu hayvanların zamanının çoğunu ağaçlarda geçirmesi anlamına gelir. Yuvalarını ağaçlarda kurar ve yavrularına orada bakarlar. Kozalaklardan tohum çıkarmayı öğrenen sıçanlar, diğer kara sıçanlara göre kendilerine çok farklı bir çevre inşa etmiştir. Ağaçlarda yaşama alışkanlığı birkaç nesil boyunca devam ederse, sıçanların ağaçta yaşamaya uyum göstermesini sağlayan, ister toplumsal öğrenme temelli olsun ister genetik temelli 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 kendilerinin ve yavrularının seçilime uğradığı alternatif bir niş inşa eder. Bu yüzden hayvanlar seçilimin sadece edilgen nesneleri değildir, çünkü kendi eylemleri sayesinde, genetik ve davranış varyasyonlarının uyarlanımsal 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 doğasında ve frekansında zaman içinde gerçekleşen değişimin yer aldığı bir süreç olarak tanımlamıştık. Şimdiye kadar verdiğimiz örnekler, davranış

[18] 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 diğ., "Niche construction", 1996 ve *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, 2003.

biçimlerinde, becerilerde ve tercihlerde toplum aracılığıyla öğrenilip aktarılan değişimlerin gerçekleştiğini gösterdi, fakat davranışa 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, 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 uyarlanım 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 süre içinde gerçekleştirildi, ayrıca şempanze davranışlarının birçok yönüyle ilgili anlayışımız doğrusu sınırlıdır.[19]

Hayvan geleneklerinin sayısının ve alanının küçük sanılmasının sebeplerinden biri, kalıtsal varyasyonların hepsinin genetik olduğunun varsayılmasıdır. Çoğunlukla bu varsayım ne sorgulanır ne de doğrulanır. Eğer sorgulanıp doğrulanmaya 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 olduğu 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 bununla 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 sürdürdüğü basit geleneklerin kültür olarak adlandırılmayı hakettiği konusunda bile şüphe duymaktadır.

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

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. Bu çalışma 1950'lerde başladı. O yıllarda Japon primatologlar incelemek istedikleri makaklara besin vermeye başlamıştı.[20] Onları ormandan kumlu sahile çekmek için tatlı patateslerden faydalanıyorlardı; 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 başladılar. Aynı zamanda, tuzlu suya batırmadan önce patatesleri ısırıyor ve böylece yıkamanın yanı sıra yiyeceği tuzlayarak çeşnilendirmiş 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 taşıma, 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 yerleşmiş oldu. 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. Patatesi yemeden önce yıkama

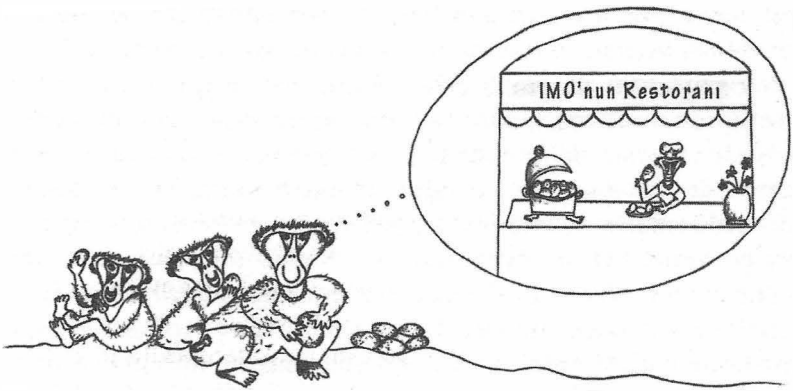
[20] Koşima makaklarıyla çalışan Japon primatologların gözlemleri ve görüşleri için bkz. Hirata ve diğ., "'Sweet-potato washing' revisited", 2001. De Waal, *The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections by a Primatologist* (2001) adlı kitabında, davranışsal ekolojideki Japon ekolünün araştırma geleneklerini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

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 yol açıyordu; 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 evrimleştirdi.

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 unsurları, 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 uyarlanımsal değerlerine de bağlıdır. Yeni bir alışkanlık başta rağbet görse 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.[21]

[21] Grup örgütlenmesi ve toplumun oluşturulması şeklinin, hayvan topluluklarında



Şekil 5.7
İmo'nun restoranı.

SÖYLEŞİ

İ.M.: Daha önce bunu düşünmemiş olsam da, anlattığınız olgunun, yani davranış aktarımının, hatta bir davranışlar bütününün aktarılmasının 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 eği-

kültürel evrime yol açabileceği görüşü için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution,* 2000, 8. bölüm.

limleri 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 tercihi, 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 rağbet gören acılı yemeği tercih etmeleri daha az şaşırtıcıdır. Fakat çoğunlukla bu yemeğe "alışmaları" gerekir, tadına varabilmeleri zaman alır.

Eşeysel damgalama gibi bazı damgalama tiplerinde damgalanmış tercihi değiştirmek daha zor olabilir. Örneğin kuşlarda bir eşeysel 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 açısından 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 damgalanmış oldu. 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.[22]

[22] Mauritus kerkenezlerinin yeni bir yuva kurma alışkanlığı edinmesi için bkz. Collias

İ.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 uyarlanımsal değişim olasılığı fazladır.

İ.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 davranışa genetik yatkınlık 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 incelersen, 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; 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.

İ.M.: Fakat bu, edinilmiş tercihin bir nesil içinde kaybolabileceği an-

ve Collias, *Nest Building and Bird Behavior,* 1984.

lamına gelir. Birikimli evrim için belirli bir dereceye kadar kalıcılığın kesinlikle gerektiğini söylemiştiniz. Önceki nesillerde edinilmiş alışkanlıklar, yeni alışkanlıklar edinmek için güvenilir bir temel oluşturmalıdır. Eğer edinilmiş davranış bir nesil içinde kaybolabiliyorsa, birikimli evrim nasıl mümkün olacak? Edinilmiş bilgilerin nesilden nesile akışını engelleyen 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. Bunu biliyoruz, çünkü on yedinci yüzyılın başlarında yaşamış Portekizli bir misyoner yazılarında bundan bahsetmiş.[23] Muhtemelen kültürel olarak tanımlamadığımız çok sayıda örnek de uzun vadeli kültürel kalıcılık içerir. Bu kalıcılığın nereden geldiğini merak ediyor olabilirsin. 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

[23] Sept ve Brooks, "Reports of chimpanzee natural history, including tool use, in 16th- and 17th-century Sierra Leone", 1994.

zamanında yiyeceksiz kalmamak için toprağa gömerek sakladıklarında, bu davranışın gelecek nesillere geçme olasılığı da yükselir. Bu böyledir, çünkü sakladıkları tüm tohumları bulamazlar ve bazı tohumlar filizlenerek kuşların sakladığı tohumları üreten bitkileri oluşturur. Bir anlamda kuşlar sonraki nesillerin tohum stoğunu ekmektedir. Böylece gelecek nesillerin bu davranışı taklit etme şansı artar, çünkü kuşların eylemi çevrenin ilgili yönünü kalıcı hale getirmiştir.

İ.M.: Fakat genetik sistemin daha kalıcı kültürel değişikliklerinse büyük bir hızla gerçekleştiğini biliyoruz. Geçen yüzyılda insanlara olanlara baksanıza!

M.E.: Bu söylediklerin bizi, kültürel özelliklerin kalıcı olmamasıyla ilgili sorduğun soruya ikinci bir cevap vermeye yöneltiyor. Kalıcılığın olmamasının doğurduğu sonuçlar genlerde ve geleneklerde aynı değildir. Genetik kalıcılığın olmaması meselesi çoğu değişimin körlemesine mutasyonlarla gerçekleşmesidir; 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, bazen de gittikçe daha incelikli bir hal aldığı için DKS ya da EKS aracılığıyla gerçekleşen uyarlanımsal 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 ge-

liştirilebilir. 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.

İ.M.: Peki. İleri sürdüğünüz usuller sayesinde geleneklerin kalıcı hale getirilebileceğini ya da uyarlanımsal değişime uğrayabileceğini anlayabiliyorum. Fakat yeni bir türün yaratılması için bu kadarı gerçekten yeterli mi? Tarbutnik hikâyenizde bunun olabileceğini söylemiştiniz.

M.E.: 1970'lerde Alman etolog Klaus Immelmann, eşeysel damgalanmanın ve içinde doğulan yaşam alanıyla damgalanmanın sonucunda ortaya çıkacak kültürel farklılıkların, özellikle kuşlarda yeni türlerin oluşumu bakımından önemli olabileceğini iddia etti. Birkaç kuşun, içinde bulundukları çevrenin farklı bir bölgesinden yararlanmaya başladığında nelerin olup biteceğini düşünürsen, Immelmann'ın düşüncesini anlayabilirsin. Yavruların davranışları yeni yaşam alanıyla damgalanacak ve yetişkinlerinkine benzer yaşam alanları bulmaya çalışacaklardır. Bu durumda sırf etraflarında oldukları için muhtemelen bu yaşam alanını tercih eden bir eş bulurlar. Eşeysel 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, bu da türleşmenin başlangıcıdır.[24]

İ.M.: Bu sadece bir kuram! Elde herhangi bir bulgu var mı?

[24] Davranışsal damgalanmanın 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 konakçı damgalamasıyla gündeme gelen üreme yalıtımını gösteren deneyler için bkz. Payne ve diğ., "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 (eşyurtlu) 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.

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 geçerli. Bununla birlikte, doğrudan bir bulgu olmasa da türleşmede davranış damgalanmasının önemini gösteren ikinci dereceden deliller ortaya çıkaran deneyler var. Afrikalı asalak ispinozlar bu bulguları sağlamaktadır: Gugukkuşları gibi bu kuşlar da yumurtalarını başka kuşların yuvasına bırakır, böylece kandırdıkları kuşlar da kendilerinin olmayan yavrularını büyütür. Robert Payne ile çalışma arkadaşları, bu asalak kuşları otuz yılı aşkın süredir incelemektedir; kültürel aktarımın nasıl hızlı bir türleşmeyi getirebileceğini deneysel olarak göstermişlerdir.[25] Asalak türlerin yumurtalarını aldılar ve asalaklara alışkın olmayan türlerin yuvalarına yerleştirdiler. Yeni konakçılar kuluçkaya yattı; kendi genetik yavrularına gösterdikleri sevgiyi, ilgiyi asalakların yavrularından da esirgemediler. Yeni konakçının yuvasında büyüyen yavruların, üvey babalarının ötüşüyle damgalanmış olması şaşırtıcı değildir. Yetişkin haline gelince, erkekler onun gibi öter, bu şekilde öten erkekleri beğenen dişiler, bu erkeklerin ötüşünü normal konakçı tarafından büyütülen erkeklerin ötüşüne tercih eder.

Yani tek nesil içinde, yeni konakçı 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 konakçıdan faydalanmaya devam edilmiştir. Deney yeterince sürdürülse, sonunda konakçının yavruları daha büyük bağlılıkla büyütmesine yol açan asalaktaki morfolojik değişimlerin (konakçı tür de büyük olasılıkla değişecektir) doğal seçilimi sayesinde üreme ayrımı kalıcı hale gelebilir. Ancak şu anda bu sadece bir fikir.

İ.M.: Damgalanmayla ilgili başka bir sorum daha var. Birçok kuşun ve memelinin kendi ana babalarının görüntüsüyle eşeysel olarak damgalandığını söylediniz. Bu türlerde ensest ilişkiyi önleyen nedir? Ana babalarına benzeyen eşlerden hoşlanıyorlarsa, neden ana babalarıyla veya yakın akrabalarıyla çiftleşmiyorlar? Yakın akrabalarının da anne ve babalarına benzemesi olasıdır. Böylece yaygınlaşan ensest ilişkinin genetik sorunlar doğuracağını sanıyordum,

[25] Payne ve diğ. (2000).

ancak eşeysel damgalanma gözüme sanki ensest ilişkinin tarifi gibi göründü!

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 tane. 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 var. İngiliz biyolog Patrick Bateson, en azından laboratuvar şartlarında Japon bıldırcınlarının ana babalarına benzeyen, ama tamamen aynı olmayan bireyleri eş olarak seçtiklerini buldu; burada küçük bir yeniliğe yönelik bir damak zevkinden bahsedilebilir![26] Bu durum ideal görülüyor: bir taraftan, yavrular görünüş ve davranış bakımından ana babalarına benzeyen eşlerinin olmasını sağlayarak eşlerinin kendileriyle uyumlu olma şansını artırıyor; öte yandan yeniliğe yönelik zevki sayesinde genetiksel ve davranışsal varyasyonların mümkün olmasını sağlıyorlar.

İ.M.: Akıllı bıldırcınlar! Fakat sonuçlarından çok gerçek bilgi aktarımına geri dönmek istiyorum. Toplumsal hayvanlarda yavrular, gerçek ana 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 bağlı. Örneğin yavrular yuvanın dışındayken pek çok ötüş damgalanması gerçekleşir, yani babanın ötüşü kadar komşu erkeklerin ötüşü de yavrunun öğrendiği ötüşü etkiler. Başka durumlardaysa damgalanma daha erken bir dönemde gerçekleşir ve olağan bakıcılar olan ana baba öğrenilen bilgiyi yavrusuna aktarır.

İ.M.: Sizi çok da yormak istemiyorum, ancak çoğu memeli ile kuş türünde ana 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

[26] P. P. G. Bateson, "Preferences for cousins in Japanese quail" (1982).

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.

İ.M.: Ne kadar etkiden bahsediyorsunuz? Ana babalarınki kadar çok mu?

M.E.: Muhtemelen daha az, çünkü bilgi aktarımı için yeterince temas etmiyorlar, yani yeterli fırsatları yok; fakat 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.[27] Doğal ana babalar gibi, evlatlık alan ana 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 ana 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.

İ.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 kendi 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. Onların varlıkları, evlatlık alan ana 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, o zaman evet, evlatlık alma ile yardımcı olma davranışları yaygınlaşır. Bunun sebebi, yardımcının ya da evlatlık

[27] 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 diğ. "Adopting adoption" (1998) adlı makalelerinde evlatlık almanın kültürel yayılışı için bir model sunarlar.

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 davranışlarını diğer soya da bulaştırabilir, böylece bu davranışlar yayılır.

İ.M.: Evlatlık alma ile yardımcı olma davranışlarının bu kadar yaygın olmasının sebebi sizce bu mudur?

M.E.: Sebeplerden biri bu olabilir.

İ.M.: Yardımcılar ve evlatlık alanlar olmasa bile, ana 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 ana baba tarafından aktarılıyor olduğunda ortaya çıkacak hızdan 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 misali) 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 zorunda ve sağlıkları kötüye giderse durumu telafi edemezler. Çoğu kötü alışkanlık seçilim sayesinde nispeten hızla ortadan kaybolur. Ortadan kaybolmazsa kötü alışkanlıklar barındıran grup kısa zaman içinde telef olacaktır. Fakat kimi hafif kötü alışkanlıklar sürdürülebilir.[28]

İ.M.: Fakat kötü etkilere sahip alışkanlıklar bir yana, iyi veya kötü

[28] 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 uyarlanımsal 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, bunu bilmek ilginç olabilirdi.

etkisi olmayan alışkanlıklardaki yatay aktarım sayesinde birikimli evrimin altını oymaz mı? Farklı bir soydan gelip farklı alışkanlıklara sahip hayvanlardan bir şeyler öğrenmek, onların yaşam tarzının yerleşmesine sebep olabilir, bu da hayvanın kendi kültürel uyarlanımlarının sonsuza dek kaybolacağı anlamına gelir! Davranışları paylaşmak, farklı soyların kültürel uyarlanımlarına ket vuracaktır.

M.E.: Şart değil. Hayvanlar edilgen davranış alıcıları değildir. En başından beri altını çiziyoruz; onlar kendi davranışlarını *geliştirir*. Yani yeni edinilen davranış baştan oluşturulur ve bunlara mevcut eğilimler ile davranış biçimlerine göre ayar yapılır. Bireyler bunların çoğunu ana 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 uygulamalara 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 uyarlanımların her şartta altını oyacağına inanmak için bir sebep yoktur. Aksine çoğunlukla bunların yaygınlaşmasına yardımcı olur.

İ.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 uyarlanımsal 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 uyarlanımsal olarak gelişip değiştikçe, bu davranış diğer bireylere toplumsal öğrenme yoluyla aktarılır. Eşleyici ile araç arasındaki Dawkins tarzı 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!

İ.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 mı?

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 konakçı organizmanın seçimini belirleyip davranışları etkileyen maddelerin taşınması aracılığıyla gerçekleşir.

İ.M.: Böceklerde toplum aracılığıyla miras alınan davranışları gösteren gerçek hayattan örnekler var mı?

M.E.: Bu konuda yeterince çalışılmadı, ancak birkaç örnek mevcut. En iyi bilinen örneklerden biri ateş karıncalarında (*Solenopsis invicta)* alternatif toplumsal örgütlenmenin kültürel aktarımıdır. 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 koloninin içine salgılanan bir kimyasal olan feromona bağlıdır. Bu feromon, kraliçe larvalarının olgunlaşmasını doğrudan etkilerken, aynı zamanda 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.[29]

Nispeten daha farklı bir gelenek, kimi kelebek türlerinde ve böcek-

[29] 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. Ateş karıncalarının farklı soylarının gelişme tarzı, ilk düşünülenden daha karmaşıktır ve genotip bileşenleri, koloni gelişimini etkiliyor olabilir (Gotzek ve Ross, 2009). Böceklerde başka davranışsal kalıtım olayları için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000, s. 353-356.

lerde de bulunmuştur. Bu canlılar larva halindeyken yeni bir bitki yemek üzere damgalanabilir ve yetişkin haline geldiklerinde yumurta bırakırken aynı bitkiyi kullanırlar. Değişime uğramış davranış nesiller boyunca sürdürülür. Anne ördeği izleyen yavruları gibi, bazı hamam böceği türlerinde de anneleri gece yemek peşinde koşarken yavrular anneyi izler. Yavruların neyi, nerede yemeleri gerektiğini bu şekilde öğreniyor olması muhtemeldir, sıra onlara geldiğinde de bu bilgiyi yavrularına aktarırlar, ancak bu konuda daha çok araştırma yapılması gerekli.

İ.M.: Neden çalışılmamış ki? Fiili içerimleri 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 içerimi olacağına biz de katılıyoruz. Örneğin böcekleri özellikle zararlı otları tercih etmeleri yönünde koşullandırmak adına toplumsal öğrenmeden faydalanmak mümkün olabilir. Memeli ve kuş türlerinin korunmasında toplumsal öğrenmenin neden önemli olduğu zaten açık. 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; davranış sistemiyle aktarılacak bilgiye de ihtiyaç duyarlar.

İ.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 var (dil sistemimiz gibi), bu da tamamen yeni bir boyuttur. Önümüzdeki bölümde bu boyutu inceleyeceğiz.

6 | Simgesel Kalıtım Sistemi

Bir evrim biyoloğu kendi türünü, *Homo sapiens sapiens*'i incelediğinde bir çelişki görecektir. Bir taraftan insanların anatomileriyle, fizyolojileriyle, davranışlarıyla diğer primatlara, özellikle şempanzelere çok benzediğini 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; zira evrim biyoloğu olarak her iki türün de ortak bir atadan geldiğini anıştıran benzerliklerin ayırdına varabilir.[1] Bununla birlikte 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 başka türlerin genetik doğasını değiştirir, benzeri görülmemiş derecede yaratıcılık ve yıkıcılık sergiler, geçmişi yeniden yazıp geleceği 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 yanıt verildi, fakat bize göre insanın eşsizliğinin sırrı (en azından önemli bir yanı) bilgiyi düzenleme, taşıma ve edinme yollarında yatar. Sözcüklerle ve diğer simgelerle düşünüp iletişim kurma yeteneğimiz bizi farklı kılmaktadır. Bu gö-

[1] Jared Diamond, *The Rise and Fall of the Third Chimpanzee* (1991) adlı eserinde insanları, diğer hayvanlarla gösterdiği devamlılığa ve eşsizliğine atfen "üçüncü şempanze" diye nitelemiştir.

[2] İnsan kültürü çalışmalarına evrim kuramının uygulanması hakkında genel bir fikir sahibi olmak için bkz. Ziman, *Technological Innovation as an Evolutionary Process*, 2000; Wheeler ve diğ., *The Evolution of Cultural Entities*, 2002. Kültürel evrime farklı yaklaşımlar için bkz. Dunbar ve diğ., *The Evolution of Culture*, 1999.
Dokuz yılın ardından: Kültürel evrim çalışmaları, büyüyen bir alan haline geldi. Bu bölümde bahsedilen meselelerle doğrudan ilişkili konuların veçhelerini on birinci bölümde güncelliyoruz, ayrıca kültürel evrimi yeni, gelişim temelli (Waddingtoncı) bir yaklaşımla ele alıyoruz. Aynı zamanda on birinci bölüm, kültür araştırmalarının epigenetik yönlerini de kapsıyor. Bu konunun gitgide önem kazanacağını tahmin ediyoruz.

rüş elbette ne yeni ne de özgündür. Bu düşünce yarım yüzyılı aşkın bir süre önce Alman filozof Ernst Cassirer tarafından ortaya atılmış, kısa bir süre önce de sinirbiyoloğu 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 farklı yüzleridir. Cassirer bu konuda şöyle yazmıştır:

> ...bu dünya [insanların dünyası] tüm 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 uydurmanın yeni bir yöntemini keşfetti. Bütün hayvan türlerinde bulunan alıcı ve icracı sistemlerin arasında, insanoğlunda *simgesel sistem* olarak tarif edebileceğimiz üçüncü bir bağlantı buluruz. Bu yeni kazanım, insan yaşamının bütününü dönüştürmektedir. Hayvan türleriyle karşılaştırıldığında insanoğlu, sadece daha geniş bir gerçeklikte yaşamakla kalmaz; gerçekliğin yeni bir *boyutunda* yaşamaktadır, denebilir.[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, hayvanlardaki bilgi aktarımıyla aynı temel sinir sistemi altyapısına sahip olabilir, ancak (kendi kendine veya başkalarıyla) iletişimin doğası aynı değildir. Simgesel iletişimi maymunların uyarı çığlıklarından ya da kuşların ve balinaların şarkılarından farklı kılan belirli özellikler var.

Simgelerin ne olduğu, nasıl oluşup geliştikleri ya da nasıl kullanıldığı konusu insana dair incelemelerdeki en karmaşık meseleler arasındadır, fakat bazı ufak tefek teselliler bulabiliriz. Bunların en barizi, herhangi bir kişiyi simgelerle temsil edilen bilginin nesilden nesile aktarıldığına ikna etmek için düşünce deneyine başvurmaya

[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 okurlara hitap etmektedir.

[4] Cassirer, *İnsan Üstüne Bir Deneme: İnsan Kültürü Felsefesine Bir Giriş*, 1944 [1997], s. 24; italik harfler Cassirer'e aittir.

gerek yoktur. Bu hepimizin mutlak saydığı bir olgudur. Batı uygarlığında yaşayan bizler, bir araya geldiğimiz insanların çoğunun Kitabı Mukaddes'e en azından kulak aşinalığı olduğunu biliriz; üstelik Kitabı Mukaddes'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 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 özgün sayılmaz; yüzyılı aşkın süre önce başka niyetlerle ileri sürülen bir düşünce deneyinin nispeten serbest bir uyarlamasıdır. Asıl deney, yazar Douglas Spalding'e aittir. Önceki bölümde bahsettiğimiz bu İskoçyalı harika biyolog, haklı olarak modern etolojinin kurucularından biri sayılır. Spalding'in özgün 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.[5]

[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 yeteneklerini ve iletişimini yansıtmadığını vurgulamamız gerekir. Pepperberg'in gri papağanlarla yaptığı ve *The Alex Studies: Cognitive and Commu-*



Şekil 6.1
Bay Crusoe'nun deneyi.

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 yiyecekleri 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 ana babalarının kendilerine bu yiyeceklerden vermelerini iste-

nicative 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.

diklerinde "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 hepsi papağanların yumurtalarını ve yavrularını avlar; fakat herbiri başka bir saldırı yöntemi kullanır, yani hepsi için farklı bir savunma yapmaları gerekir. Bay Crusoe papağanlara, bir yırtıcı görür görmez doğru ismi yüksek sesle bağırmayı öğretti ve kendileri yırtıcı görmeseler bile diğer papağanların bağırışlarını 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, seçici yetiştiricilik 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 ana 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 eğitimin ve seçici üremenin ardından Bay Crusoe'nun öldüğünü hayal edelim, fakat papağan topluluğu büyüyecek, çeşitli uyarı ve yemek seslenişleri ana babalardan yavrulara, eşten eşe, komşudan komşuya aktarılacaktır. Bay Crusoe'nun hep niyetlendiği gibi, bu seslenişler yerel papağanların davranış repertuvarının bir parçası haline gelir. Papağanlar İngilizce olmayan çeşitli seslenişleri ve jestleri hâlâ kullansa bile, artık kimi İngilizce seslenişler geleneksel papağan seslenişlerinin yerini almıştır.

Elli yıl sonra hiçbir şeyden haberi olmayan İngiliz bir etoloğun bu adaya geldiğini zihnimizde canlandıralım; bu araştırmacının Bay Crusoe ile büyük deneyi hakkında hiçbir bilgisi yoktur. Papağanların açıkça uyarlanımsal ve uygun İngilizce seslenişlerini duyduğunda elbette şaşkınlıktan küçük dilini yutacaktır. Kısa bir an için gizli önyargısında yanılmadığına, İngilizce'nin (konuşabildiği tek dilin) gerçekten Tanrı'nın 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 dil bağlantısı için örnek oluşturuyor mu diye kendisine soracaktır. Papağanlar simgesel bir dil oluşturma yolunda ilerliyor 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 özgünlükle ve doğrulukla dünyadaki belirli bir nesneye veya duruma atfen gerçekleştirilirken, sonuçta 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 dilleri için geçerlidir, fakat simgesel dillerin bundan daha fazlasını gerektirdiğini bilir. Papağanların repertuvarı dardır, ancak etoloğu endişelendiren bu repertuvarın yoksulluğu değildir; çünkü her şey bir yana, farklı dil konuşan gruplara mensup insanlar ilk kez iletişim kurmaya çabaladığında da kullanılan kelime dağarcığının yoksul olduğunun farkındadır; 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 nesneye uygulamazlar. Her kelime gibi her cümle de, tek bir birim gibi baştan öğrenilmelidir. Kuşlar kelimelerin arasındaki *ilişkiyi* kavrayamaz; nesneler ile eylemler arasındaki ilişkiyi, cümledeki kelimelerin arasındaki ilişkiyle eşleştiremez. 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 durumla ve tepkiyle ilişkilidir, tek bir birim olarak öğrenilir; fakat 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 öğedir. 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 mecazlarda bile kullanabilir.[6]

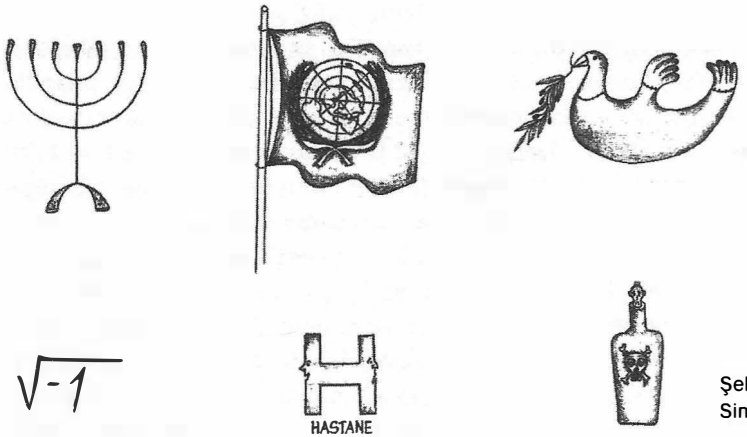
Başka bir örneğe bakalım: Eğitimli papağanlarımızın "yılan" diye bağırdığında ne olduğunu düşünelim. Bu seslenişin ("yılan") bir gerçeklik değeri var. Belirli bir durumu gösterir (çevrede yılan var!), papağan bu durumla ilgili bilgiyi, doğru veya yanlış aktarır. (Hata yapılan veya aldanılan nadir örnekler dışında genellikle doğrudur.) Kelimeleri bir arada kullanma aşamasına gelmiş çocuk "yılan" dediğinde, bu illa etrafta 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 atlayabilmesinde büyük özgürlük tanır; çünkü sadece belirli bir durum, istek veya davranış tepkisini ifade etmek üzere kısıtlanmamıştır.

Bu aşama en başta gayet mütevazı olsa bile, yalnızca kelime-

[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.

lerin 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, bir de bu bağlantıyı tersten anlayabilmesine bağlıdır. Bunun için çocuğun kelimelerin sadece nesneler, eylemler ve hedefler arasındaki ilişkiyi yansıtmasını anlaması yetmez; kelime düzenlenişi de 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, bunları isimlendirilebileceğini anlamasına yardımcı olur. Üstelik mevcut kelimeler çocuğun dikkatini yaşadığı durumun öğelerine 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 mecazen kullanmasına yol açabilir, örneğin "tatlı annem" diyebilir. Kelimeleri, öbekler ve cümleler halinde birleştirme, onları mecazen kullanma yeteneği, çocuğun kurgu, yani hayal ürünü nesneler ve durumlar yaratmasını da mümkün kılar.

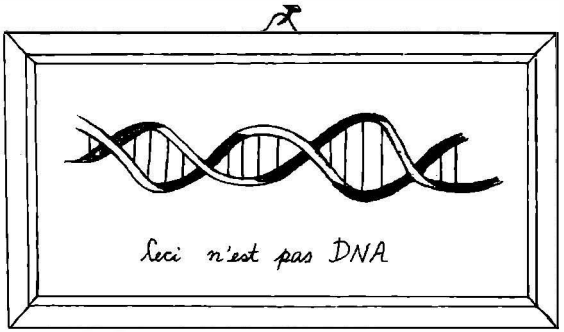
Kelimeleri bir araya getirmenin kuralları vardır, çünkü kelime dağarcığı küçük olsa bile, olası kombinasyonların sayısı devasadır, bu yüzden farklı kombinasyonların anlamı oldukça belirsizleşebilir. Bu kuralların neler olduğu, nasıl geliştikleri meselesini burada ele almayacağız, ancak dil kurallarının (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



Şekil 6.2
Simgeler.

kelimelerin birbirlerini tanımladıkları söylenebilir. Kelimelerin birbirlerine nasıl gönderme yaptıkları, sözlüklerin niteliklerini düşündüğümüzde açıkça meydana çıkar. Sözlüklerde kelimeleri, başka kelimeler kullanarak anlatırız. Özetlemek gerekirse, *kelimeler simge 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 yeri olsa da, şimdilik dili 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 Ana'nın bebek İsa'yı kollarında 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, cümlenin veya paragrafın aksine, bu resmi öğelerine ayırmak çok kolay değildir; resmin düzenlenişi cümleninkine kıyasla bütünseldir, 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 parçaları-



Şekil 6.3
Ceci n'est pas DNA
(Bu bir DNA değildir)
(René Magritte anısına)

dır, 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 örgütlü bir iletişim sisteminin parçasıdır; tanım gereği de simgelerin olduğu bir yerde *simgesel sistem* mevcuttur.

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 bu sinyaller arasındaki ilişkiye dayanır, böyle bir sistemin parçası olmaları nedeniyle simge niteliği kazanırlar.[7] Bir simge tek başına var 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 $\sqrt{-1}$ matematik simgesi gibi bir matematiksel ifadenin anlamı, bütünüyle matematiksel sistemdeki 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,

[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 okurlar 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.

ayin, dans, pantomim 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 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.[8] Bu benzerlikler nedir? Simgesel sistemin diğer bilgi aktarım sistemleriyle ortak özellikleri hangileridir, bu sistemi o kadar özel ve farklı kılan şey nedir?

Simgesel sistem ile genetik sistemde ortak olan, ancak davranışsal kalıtımda bulunmayan önemli bir özellik vardır. Simgeler ile genler *saklı* bilgi aktarır; oysa bilginin davranışlar vasıtasıyla aktarılmadan ya da edinilmeden önce kullanılması şarttır. 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* denen meyve sineklerini kullanabiliriz; çünkü bunların dansları ve şarkıları çok güzeldir.[9] Erkekler kanatlarını titreterek şarkı söyler. Danslar-

[8] Moleküler genetiğin ilk günlerinde DNA bilgisinin düzenlenişi, dildeki bilginin düzenlenişiyle ilişkilendiriliyordu ve bu benzetmenin şimdi tersinden yapılıyor olmasını görmek ilginçtir. Hauser ve diğ., 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, yinelemeci ve anlatım bazında sonsuz ihtimale sahiptir" diye düşüneceğinden bahsederler (s. 1569).

[9] *Drosophila*'daki kur danslarıyla şarkılarının genetik temeli için bkz. Hall, "The mat-

da erkekler daha faaldir; kanat hareketleri, koku salma, birbirinin etrafında dönme, dokunma ve yalama dansın bir parçasıdır. 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, ana 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 huzurlarında söylenmelidir. Bireyler, şarkıyı yeniden oluşturmak için gerekli olan bilgiyi sadece duyarak edinebilir.[10] 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 çalmanıza 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 nesiller boyunca hayata geçirilmeden de saklanabilir. Üçüncü Tapınağın inşasına dair bilgi Yahudiler tarafından neredeyse 2000 yıl boyunca nesilden nesile aktarılmıştır, fakat bu süre zarfında Tapınak inşa edilmiş değil. Büyükannenin çorba tarifi, biri tekrar çorba pişirmek 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 tali-

ing of a fly", 1994.

[10] Erkek kuşların ötüşleri öğrenmesi için bkz. Catchpole ve Slater, *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 1995.

mat 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 kelimeyle, resimle, 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, alışkanlıklara ve kültüre uyarlanır. Simgesel bilginin düzeltilip sınanma süreçlerinde ek bir öğe 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 öğelerini 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 toplum 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 öğeleri birbirlerine daha bağlıdır; bununla beraber bütünü oluşturan öğeler birçok farklı şekilde birleştirilebilir. Üstelik simgesel sistemlerde hiyerarşik bir yapı

vardır: kelimeler öbeklerin, öbekler cümlelerin, cümleler hikâyelerin bileşenidir, hikâyeler ise (resimler, danslar, şarkılar, kitaplar ve diğer yapıtlarla birlikte) din gibi daha geniş kültürel sistemlerin birimleridir. Bu yüzden simgesel sistemlerde, daha da geniş hiyerarşik sistemler oluşturulması adına simgelerin bir araya geliş yolları ile simgesel öğelerin 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 akraba olmadıkları çocuklara (okuldaki gibi), gençlerden yetişkinlere aktarıldığı gibi, aynı yaş grubuna dahil bireyler arasında da aktarılır. Bu açıdan, hayvanların davranışsal sistemlerine benzer. Ancak burada önemli bir fark bulunur: Simgesel aktarım sistemlerinde faal eğitim önemlidir. 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 çerçeve 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, davra-

nışların veya topluluktaki davranış ürünlerinin doğası ile frekansında zaman içinde gerçekleşen değişim olarak tanımlanır. İnsan dışındaki hayvanlar davranış bilgisini çeşitli yollarla aktarır. Çoğunlukla kuşların ve balinaların iletişim sistemleri gibi sesli işaretler kullanılır, başka 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 kültüründeki 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 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 alışkanlıklarındaki ve inançlardaki uzun soluklu tutarlı farklar, simgesel sistemin, bilgi aktarımı açısından 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 çeşitliliğinin 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 de simgesel olması gerekmiyor) aktarılan kültür edimlerinin frekansının zamanla nasıl değiştiğini anlatan matematik modelleri kurmuşlardır. Bu modeller, Darvinci evrimin ana maddeleri olan kültürel yaratıcılık (varyasyonlar), kültürel aktarım (kalıtım) ve çoğalma ile hayatta kalmada farklılık (seçilim)

mevcutsa kültürel değişimin gerçekleştiğini göstermektedir.[11] Fakat Fransız antropolog Dan Sperber'in farkına vardığı gibi, modellerden bazıları kültürel düşüncelerin aktarımını bir 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.[12]

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 evrimci psikolojiye 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 yaklaşımı, 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 genler-

[11] 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.

[12] Kopyalama varsayımına dayanan kültürel evrim modellerinin eleştirisi için bkz. Sperber, *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*, 1996, 5. bölüm.

di) 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.[13]

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 söylediklerileyle başlayacağız. Dawkins *mem* kavramını 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"[14] 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:

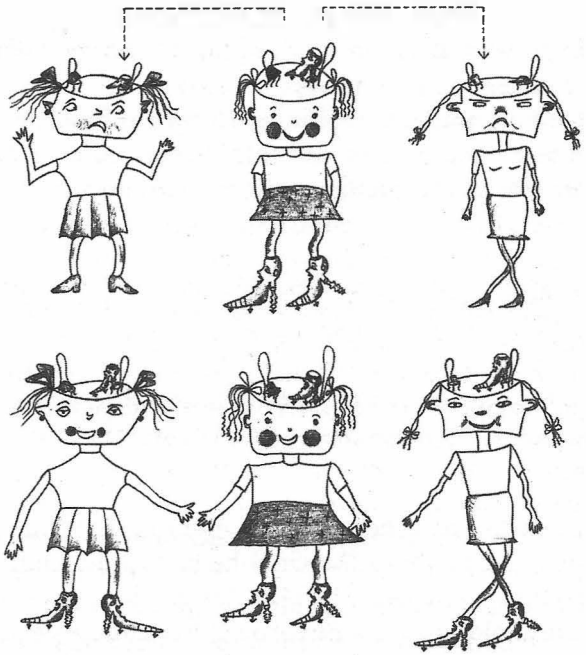
> Bir memin fenotipteki etkileri, kelime, müzik, görsel öğeler, elbise stili, el ya da yüz jestleri, baştankaraların süt şişesi açması, Japon makaklarının buğdayları yıkaması gibi beceriler şeklinde olabilir. Bunlar, beyindeki memlerin dıştaki görünür (duyulabilir vs.) tezahürleridir. Başka bireylerin 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.[15]

Dawkins, bu paragrafta açıkça fenotip/genotip türü bir ayrım olan

[13] 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 kopyalanan sinir sistemi devreleri olduğunu söyler.

[14] Dawkins, *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*, 1982, s. 290.

[15] 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.

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 top-

lumsal 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; 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 akılcı serbest özneleriz. Bizler bunun yerine, memlerin evrimleşen eşleyiciler olduğu, bizim de mem makineleri olduğumuz uçsuz bucaksız bir evrimsel sürecin parçasıyız.[16]

Blackmore ile birtakım insanların benimsediği mem görüşü, insan davranışının ve kültürünün evrimini Darvinci bağlamda açıklamanın cazip, basit bir yoludur. Bununla birlikte bu görüşün üzerine kurulduğu savların hatalı olduğuna inanıyoruz.[17] 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 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. Davranışlardaki 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 bazı-

[16] Blackmore, "The power of memes", 2000, s. 54

[17] 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.

larına 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 toy baştankaraların dikkatini daha önce besin kaynağı olarak görmedikleri bir şeye (süt şişeleri) çeker ve sonuçta toy 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) 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.[18] Bu şekilde, davranış nesilden nesile dişiler üzerinden aktarılır; ancak anneden kızına geçen bir "bebeklere dokunmama memi" olmadığı son derece açıktır. Olan biten

[18] 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.

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.

Giyim modası meminde, alışkanlığın gelişimden 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 öğesi 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 olmaması mem kavramı için büyük bir sorundur. Bu iş, DNA kopyalaması ya da fotokopi makinesinin kopyalamasıyla aynı değildir. Bunlarda kopyalanan nesnenin kopyalama işlemiyle 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



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.

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. 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.[19] (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 kura-

[19] Çocuk tekerlemelerinde gelişigüzel olmayan, anlamlı değişimlere dair harika örnekler Opie ile Opie'nin *The Lore and Language of Schoolchildren* (1959) kitabında bulunabilir. Bu kitapta coğrafyaya ve siyasi iklime göre tekerlemelerin nasıl değiştirildiği de gösteriliyor. Örneğin, 350 yıl önce Fransa kralını konu eden İngilizce tekerlemeler, yirminci yüzyılın başında Kayzer Bill'i konu eder.

mı 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 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 düşüncelerin ve yapıtların insanlar arasında iletimini mümkün kılar. İnsanların alışkanlıkları ve düşüncelerini bencil memlerin kopyalanması bağlamında değerlendirmek, insan evriminin böylesi benzersiz taraflarını örtbas edecektir.

EVRİMCİ PSİKOLOJİ VE ZİHİN MODÜLLERİ

İnsanın kültürel evrimini mem bağlamında yorumlamak fayda etmiyorsa, konu hakkında kafa yormanın daha iyi bir yolu var mı? Evrim yönelimli birçok sosyolog, psikolog ve antropolog böyle bir yolun olduğunu söyler. Onlara göre insan davranışları ve kültür, genlerimiz bağlamında düşünülmeli. Kültürü, genetik seçilime uğramış, doğuştan gelen, insana özgü ve psikoloji mekanizmalarının üstüne kaplanmış rengârenk, incecik bir cila tabakası olarak görürler.[20]

Bu bakış açısı, köktenci evrimci psikologların günümüzde moda olan yaklaşımlarında açıkça görülür. İnsan zihninin büyük oranda özerk olan "zihin modülleri"nden veya "zihin organları"ndan oluştuğunu varsayarlar, böylece beyni, her biri farklı bir görev üstlenmiş mini bilgisayarlardan oluşmuş bir toplama benzetirler. Eş seçmek,

[20] İnsanların davranışsal evrimini sosyobiyoloji-evrimci psikoloji penceresinden tarif eden, sayısı gittikçe artan kitapların gözde örnekleri için bkz. Barkow ve diğ., *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 evrimci psikoloji hakkında *Evolutionary Psychology: A Primer* adlı "kısa bir kitap" sunarlar.

dil, insanları tanımak, sayılar, hileleri fark etmek, ana 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 uyarlanımsal bir eylemde bulunmasını mümkün kılan davranışlar üretirler. Modüller örgütlenmeleri açısından bir parça özerklik gösterir; işlem yürütme hızları yüksektir ve bilince kapalıdırlar. Bozulduklarındaysa kontrol altında tuttukları süreçler özellikle zayıflatılır.

Evrimci psikologların 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 etki eden seçilim, bunlara denk gelen ayrık zihin modüllerinin evrimine yol açmıştır. Bu sözde modüllerin belirlediği psikolojik mekanizmalar, uyarlanımsal olmayan davranışlar ortaya çıkardığında, evrimci psikologlar bunun sebebinin, modüllerin Pleistosen döneminde ya da daha uzak geçmişte evrimleşmesi olduğunu varsayar ve ardından davranışın bir zamanlar uyarlanımsal olduğunu iddia ederler; modern toplumlarda bu niteliğini kaybetmiştir sadece. Yani tatlı yiyeceklere duyulan özlem, yüksek enerji içeren besinlerin kıt olduğu evrimsel geçmişimizde uyarlanımsaldı; 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 davranışlarını 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. Evrimci psikologlar bu tür alternatif seçenekleri ciddiye alma eğilimi göstermez ve bunları eski moda toplumbilimlerin kalıntıları sayıp görmezden gelir. Ama biz bu şekilde yaptıklarında kültürel evrimin gücünü ve

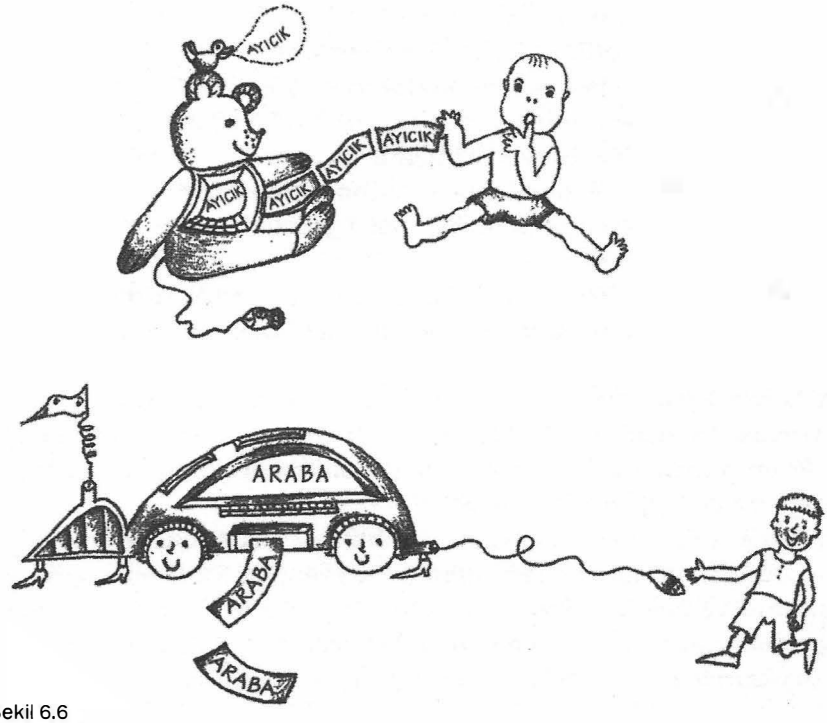
inceliğini fark etmekten mahrum kaldıklarına inanıyoruz. Hiçbir genetik değişiklik olmaksızın sadece kültürel aktarım aracılığıyla birçok şey başarılabilir. Kültürel uygulamaların kendilerini mevcut genotiplere göre ayarlayıp uyarlama konusunda ne kadar başarılı olduğunu göstermek için, başka bir düşünce deneyinden faydalanacağız. Bu seferki deney, ilk olarak Eva Jablonka ve Geva Rechav tarafından 1996 yılında kullanılmıştı.[21]

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 kalmaktalar. Bu simgeler bilgisayar benzeri karmaşık makineler ve günlük yaşamın vazgeçilmez bir parçası haline gelen çeşitli iletişim araçları tarafından üretilip sergilenmekte (Şekil 6.6). Sonuçta çocuklar hiçbir örgün eğitim almaksızın okuma becerisini ediniyor. 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 fark yoktur.

[21] Jablonka ve Rechav, "The evolution of language in light of the evolution of literacy" (1996) 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

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 bütünleştirilmesi gerekir. Yabancı bilgin, insan genetiğini ve nörolojisini incelemeye başladığında; okuryazarlığı etkileyen ve disleksi olarak bilinen özgül 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 yeterlilikteki 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 unsur 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 örgün eğitime gereksinim duyar. 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 incelikli bir uyarlanım olduğu ve temelinde genetik yollarla evrimleşmiş, ayrı bir "okuryazarlık modülü" bulunduğu sonucuna varır. Okuryazarlığı etkileyen genetik varyasyonların uzun soluklu seçiliminin bir ürünü olduğu da açıkça görülmektedir.

Daha sonra yabancı bilgin, tarihsel ve arkeolojik kaynaklara başvurur. Okumanın ve yazmanın henüz yeni bir kültürel uygulama 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 uyarlanımların 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 seçilimle oluşan "okuryazarlık modülü"nden kaynaklandığını düşünmeye iten mantık, evrimci psikologların ve dilbilimcilerin insan beyninde insansıların evrimi sırasında seçilimle ortaya çıkan bir "dil modülü" olduğu sonucuna ulaştıran mantıkla aynıdır.[22] 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 dil modülü için kanıt olarak kabul edilir. Ancak okuryazarlıkla ilgili düşünce 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 tamamla-

[22] Lisan modülü tartışmaları için bkz. Pinker, *Language Instinct*, 1994.

yıcı ihtimali de göz önüne almak zorundayız, yani gördüğümüz şey, kültürel-tarihsel evrim ile gelişimsel yapının sonucu olabilir.

İnsan beyninde genetik temelli bir dil modülü olduğuna inananlar, farklı kaynaklardan destekleyici bulgular sağlamışlardır; fakat evrimci psikologlar tarafından ortaya atılmış diğer birçok zihin modülü (örneğin toplumsal aldatmacaları saptama modülü,[23] eş seçmeye yönelik cinsiyete özgü modül,[24] cinsiyete özgü yaratıcılık modülü[25] vesaire) için bu iddiaları destekleyecek nörolojik ve genetik veriler yoktur. Onların yandaşları 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. Cosmides ile Tooby'nin savına göre atalarımız ortak çıkarları uğruna işbirliği yapmaya başladığında, kendisi hiçbir katkı yapmadığı halde işbirliğinin tüm imkânlarından faydalanan kişileri saptayabilme yeteneği lehine güçlü bir seçilim vardı. Bu seçilim de aldatmaca saptama modülünün, yani birçok toplumsal durumda mantık yürütmenin (bu konuda nispeten zayıfız) yerine kanaat getirmenin uyarlanımsal bir düşünce tarzının 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 yeğliyordu. 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.

[23] Cosmides ve Tooby, (1997).
[24] Buss (1994, 1999).
[25] Miller (2000).

İngiliz psikolog Geoffrey Miller eşeysel seçilime, insanın kültürel evriminde çok daha büyük bir pay biçer. Kültürün büyük kısmını kur yapmak için evrimleşmiş uyarlanımlar olarak görmektedir. Der ki, kültürel ürünler, bunları üretenlerin zekâsının 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 eşeysel seçilime uğrayan yaratıcılıklarını kitaplar, resimler ve müzikle sergilemektedir.

Bu savlar doğru olabilir mi? Kuramda (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 evrimci psikologların 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 özgünlükleri 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 olmayışını 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, evrenselliği 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 öğrenmediğine ve bu davranışın evrimleşmiş bir genetik programın sonucu olarak doğduğuna inandılar. Bunun bir içgüdü, yani deneyimlerden bağımsız ve içten gelen uyarlanımsal bir tepki olduğu düşünüldü. Yavrular, kuluçkaya yatmış dişinin seslenişlerini yumurtadan çıkmadan önce duymamış olsa da kendi türlerinin seslenişlerini tanıyordu, yani bu tepkinin genetik yapıda var olduğuna neredeyse kesin gözüyle bakılıyordu. Fakat illa böyle olması gerekmez. Amerikalı gelişim psikoloğu Gilbert Gottlieb tarafından yürütülen deneyler, en azından bir ördek türünde yavruların bu seslenişleri öğrenmek zorunda olduğunu göstermiştir.[26] 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?[27]

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 azlığı ve ortaya çıkarılan tepkinin karmaşıklığı, Eric Lenneberg ile Noam Chomsky'nin, insanlarda doğuştan gelen bir dil yetesinin var olduğunu iddia etmelerine yol açmıştır.[28] Küçük yaştaki çocukların dilbilgisi kurallarını doğru bir şe-

[26] Gottlieb (1997).

[27] Sterelny *Thought in a Hostile World* (2003) adlı kitabının 10. ve 11. bölümlerinde, çoğu evrimci psikolog 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.

[28] Doğuştan gelen dil yeteneğiyle ilgili ilk görüşleri için bkz. Lenneberg, *Biological Foundations of Language*, 1967; Chomsky, *Dil ve Zihin*, 1968 [2001].

kilde 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 görünüyor. 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 yaşayanların 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 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 öğrenme ve yapma usulleri 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 farkında olmamız ve, davranış pratiklerinin gelişmekte olan beynin yapısal özelliklerine verimli ve hızlı bir şekilde uyarlandığı konusunda uyanık olmamız gerektiğine inanıyoruz. Bu olasılığı, önerilen gen seçilimi hipotezine bir seçenek ya da ek olarak değerlendirmeli ve hep bu açıdan sınamalıyız. Kimi davranışlar ev-

rensel gibi görülse de, bütünüyle kültürel yaratıcılık ürünü olabilir. Örneğin kültürel evrimin 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 evrimci psikologların iddialarında eksik olan nokta gelişimdir. Memciler ile evrimci psikologlar toplumsal, ekonomik, politik güçlerin görevlerini kültürel varyantların *seçilimine* hasrederler; bunların yaratma sürecindeki ve yeniliklerin sağlamlaştırılmasındaki önemleri genellikle gözden kaçırılmaktadır. Memcilerin ve evrimci psikologların, 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, 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.[29] 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.

Bireyler, topluluklar, şirketler ve devletler tarafından yapılan gelecek planları, kültürel yeniliklerin seçiliminde, yayılmasında ve çoğunlukla ortaya çıkmasında da yer alır. İnsanlar hayallerindeki

[29] Mary Midgley'nin, kültürel seçilime yönelik olağan seçilimci yaklaşıma getirdiği eleştiri için bkz. Midgley (2002). Plotkin (1997, 2000), bu endişelerden birçoğunu paylaşır ve kültür için mem temelli (reforme edilmiş) bir görüşe sempati beslese de, gelişimsel yönlerine vurgu yapar.

geleceği paylaşır, göz önündeki varyantlar ile saklı 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 geldiğini anlamak istiyorsak, insanların mantık ve yaratıcılık melekeleri anlaşılmalı, bu özelliklerin etkenleri ortaya çıkarılmalıdır. Memcilik ve evrimci psikolojinin, kültürün bu tür özellikleri hakkında söyleyecek sözü yoktur. Varyantların gelişimi açısından önemli 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 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 unsuru, 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 yaşaması mevcut kültüre bağlı olmakla kalmaz, aynı zamanda yaratılması ve yeniden oluşturulması 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.

Simgesel kültürün birçok özelliği oldukça kalıcı olsa bile toplumsal sistemdeki tek bir unsurun 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. Ana

babanızın giyinme tarzını, konuşmasını ve araba modelini sadakatle sürdürmek iyi bir fikir değildir. Önemli olan aktarımın sadakatle yapılması değildir, kültürel öğedeki herhangi bir değişikliğin *işlevsel yeterliğidir*. Çoğunlukla değişime uğramış öğe, orijinal halinin görevine benzer bir görev üstlenmeli ve kültürün diğer öğelerine de ters düşmemelidir. Giyinme tarzında, konuşma alışkanlığında, arabalarda ya da herhangi bir şeyde ortaya çıkan varyantın korunması veya doğru bir şekilde yeniden oluşturulması, 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.[30]

İnsan davranışlarına ve kültürel evrime dair bizim görüşümüz memcilerin ve evrimci psikologların görüşünden açık farklılıklar göstermektedir. Onlar meseleye Yeni Darvinci bir bakış açısıyla yaklaşır ve kültürel öğeler ile davranışların nasıl seçildiğini sorgularlar. Bu işten kim kârlı çıkmıştır? Evrimci psikologlar çoğunlukla bireyin (ya da genin) elde ettiği faydalara odaklanırken, memciler için esas nokta fayda görenlerin bizzat kültürel eylemler ve öğeler olmasıdır. Bizim yaklaşımımız daha Lamarckçıdır, çünkü biz olaylara gelişimleri ve geçmişleri açısından bakıyoruz. Belirli bir kültürel öğenin varlık veya değişim nedenini anlamak için kökeninin, yeniden oluşturulmasının ve işlevinin korunmasının üzerinde düşünülmesi gerektiğine inanıyoruz. Bunların hepsi birbirine ve kültürel gelişimin diğer öğelerine sıkı sıkıya bağlıdır. Sadece kimin yararlandığını ve neyin seçilime uğradığını sormak değil, aynı zamanda yeni bir davranışın 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 kültürel evrim öncelikle doğal seçilimin bir sonucu olarak gerçekleşmez.

Şimdi bizim kültürel evrim yaklaşımımız ile Yeni Darvinci açıklamalar peşinde koşanlar arasındaki farkı betimlemek için, nispe-

[30] 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.

ten önemsiz bir kültürel değişimi ele alıp nasıl yorumlanabileceğini inceleyelim. Seçtiğimiz "kültürel öğe" 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 seçilim bağlamında düşünürsek, bir ceza biçiminin diğerlerinin yerini neden alması gerektiğini kolayca bulamayız. Evrimci psikologlar, 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 görünmektedir; 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 icadının, yenilenmesinin 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 yanıt aranarak 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 kültürel öğelerin seçiliminde olduğu kadar, bunların yaratılmasında ve gelişiminde de rolü olduğunu, yeni kültürel varyantların çoğunlukla hem yapılandırılıp hem de hedeflendiklerini fark etmemiz gereklidir.

SÖYLEŞİ

İ.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 revaçta 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 zamana yayılarak kademeli 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.

İ.M.: Dile dayanmayan simgesel bir kültür düşünmekte zorlanıyorum. Bana bunun bir örneğini verebilir misiniz 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.[31] Nispeten uzun bir aşamaydı ve

[31] Donald (1991).

olayları taklit edip tekrarlama yeteneğine sahip olan *Homo erectus*'u da şekillendirmişti. Bilinçli iletişim ve olayların temsil edilmesi jestlerle 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, gençler de taklit ederdi. Donald'ın insansıların evriminde dil öncesi mimetik bir aşama olduğu iddiası bize çok makul geliyor, ancak bize kalsa bu mimetik aşamanın çok kısıtlı olsa bile zaten simgesel bir kültür olduğunu söylerdik.

İ.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.

İ.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.

İ.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.[32] 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 yoğunluklarıy-

[32] I. M:, dördüncü bölümde bahsedilmiş olan, gerbillerde gelişim mirasının aktarımına atıfta bulunuyor.

la 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.

İ.M.: Tamam, belki de bu örneği kullanmaya çalışmak aptalcaydı, çünkü hayvan fizyolojisinin çeşitli özellikleri gerçekten sıkı bir paket meydana getiriyor. Şimdi daha gevşek bir pakete, 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, yani üründen çok direktiflerin, kekin değil tarifin, müziğin değil notaların gerçekten otomatik olarak kopyalandığı örneklerlerle sınırlamama izin verin. Bu türdeki anlamdan bağımsız ve otomatik kopyalamayı neden "kopyalama", öğelerini 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, 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 içinde 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.

İ.M.: Yani sizce kültürel evrim, popülasyon genetiğinin ya da epidemiyolojinin araçlarıyla modellenemez mi? 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" değ-

şim 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.

İ.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.[33]

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.[34] Dobzhansky, Modern Sentez'in kurucularından biriydi ve evrimi toplulukların genetik içeriğinde zamanla gerçekleşen değişim olarak tanımladı. 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 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 dayanı-

[33] İ.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.

[34] Dobzhansky'nin evrimi "toplumların genetiğinin içeriğindeki değişim" olarak tarif etmesi için bkz. *Genetics and the Origin of Species*, 1937, s. 11.

yorsa –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.

İ.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 savın, 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.

İ.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 kuramıyla bütünleştirilmezler. 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.

İ.M.: Göreceğiz, ayrıca bu konuda gerçekten şüpheliyim! Kültürel değişimde şarta bağlı, eşsiz olma 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 hemfikir. Bu düşünce çizgisinin köklü bir geleneği var; Herbert Spencer'dan başlayıp Peter Medawar üzerinden Stephen Jay Gould'a uzanır. Medawar, Gould ve diğer birçok kişi Lamarckçı öğelerin 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; 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 muamele edilmesini gerektiriyor.

İ.M.: Direktifli ve yapıcı dediğiniz süreçlerin rolü, kalıtımın dört boyutundaki yolculuğunuzda ilerledikçe daha da önemli 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.[35] Bunun sebebi memlerin "edinilmediğini" düşünmesi değildir. Aksine, Hull'a göre memetik, edinilmiş memlerin kalıtımıyla *ilgilidir*, fakat Lamarckçı evrim edinilmiş fenotip özelliklerinin eşleyicilere aktarımını gerektirir, yani bir sonraki nesilde edinilmiş özellik,

[35] Hull, "Taking memetics seriously: Memetics will be what we make of it", 2000.

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 sayılmaz, 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 kalmadığı, çevrenin ya da organizmanın eylemlerinin etkisiyle değişebildiği bir durumdaysa, Lamarckçı kalıtım niteliği kazanır.[36] 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.

İ.M.: İnsan kültürünü ve davranışlarını genlerle bağdaştırmaya çalışan evrimci psikologların, 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 evrimci psikologların 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

[36] Mayr, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance,* 1982, s. 959.

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 değiştirilerek iyileştirilebileceğine inanırlar, ama bu genetik yapımızla o devrimi yapmanın zor olduğunu iddia ederler.

İ.M.: Fakat bu modüllerin bazıları, yani şu psikolojik uyarlanımlar kulağa 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 çekincelerimiz de var. Bu konuyu incelemenin başka yolları da mevcut. Bir soy yeterince uzun süre toplumsal 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 sağlama 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.

İ.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 evrimci psikoloji çalışanların iddia ettiği gibi, belirli şeyleri öğrenmeyi kolaylaştıran genetik seçilim sonucu oluşmuş eğilimlerin var 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 öğe, yani bireyler ile gruplar olduğunu düşünüyoruz. Bu yüzden eğilmemiz gereken konu, toplumsal, kültürel yapılandırma süreçleri olmalıdır.

İ.M.: Etkileşimlerin korkunç düğümünü betimlediniz, fakat korkarım ki yeterince etkileşim göremedik. 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; karman çorman 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 aktarım 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 için iki tablo oluşturduk. İlk tablo kalıtım ile evrimin dört boyutunda bilgiyi çoğaltma ile çeşitlendirme yollarını tarif ediyor. Bu tablo şunları içerir:

1. Bilginin düzenlenişi 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 bir nevi kestirimdir; 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

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

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 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 kazandırıyor. İlk tablo aynı zamanda, genetik ile epigenetik sistemlerde bilgi aktarım yönünün esasen dikey olduğunu, yani bilginin ana 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 doğasına ve çoğaltılmasına odaklanmışken, ikincisi bilgi yaratmanın ve aktarmanın Lamarckçı yanlarını 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, gametogenez (gamet oluşumu) sırasında hücreler seçilim yüzünden ayıklansa bile, direktifli süreçlerin payı nispeten kısıtlıdır. Epigene-

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

tik sistemlerde hedefli hareket etme 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 aktarılan 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; III. Kısımda bu konuya daha fazla eğileceğiz. Organizmalar, kendi yaşamlarına müdahale ettikleri gibi yaşadıkları ortama da soylarının gelişimi ve seçilimini etkileyecek şekilde müdahale edebilir. Gezegenimizin en eski sakinleri bakteriler ve mavi-yeşil algler (siyanobakteriler) bile ekoloji mühendisleri olarak nitelenebilir; çünkü metabolizmalarının ürünleri çevreye sızarak, etraflarını dönüştürür, böylece komşularının ve yavrularının yaşadığı seçici 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 on beş bin yıldır devam eden köleleştirmenin, evcilleştirme sürecinin sonucu olduğunu söyler; evcilleştirme sayesinde belirli hayvan ve bitki türleri insan nişinin gerekli unsurları haline gelmiştir.[1] Düşündüğümüzde, kendi bilişsel yetilerimiz de 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 bilginin 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 uyarlanımsal 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

[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.

Dokuz yılın ardından: On birinci bölümde özetlediğimiz yeni çalışmalar, yatay gen naklinin, özellikle de ökaryotlarda virüs kökenli dizilerin naklinin, eskiden sanıldığından daha yaygın olabileceğini ve evrimde önemli etkileri bulnabileceğini düşündürüyor.

uyarlanımsal 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

PARÇALARI BİR ARAYA GETİRMEK

Çeşitli bitkilerle örtülü, çalılarda öten kuşları, uçuşan böcekleri, nemli toprakta sürünen kurtçuklarıyla karman çorman bir nehir kıyısını ve bu manzarayı seyreden, köşeli bir çeneye sahip on dokuzuncu yüzyıl doğabilimcisini gözümüzün önüne getirelim. Günümüzde yaşayan bir evrim biyoloğu bu görüntü hakkında, yani bitkiler, böcekler, kurtçuklar, öten kuşlar, derin düşüncelere dalmış on dokuzuncu 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 on dokuzuncu yüzyıl doğabilimcisi 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 karman çorman 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 örgütleniş seviyelerinde etki eder. Üstelik seçilimi gündeme getiren koşullar –bitkinin veya hayvanın üreme başarısında farklılık oluşturacak ortamlar– ne değişmeden kalır ne de edilgendir. Karman çorman nehir kıyısında bitkiler, öten kuşlar, çalılar, uçuşan böcekler, kurtçuklar, nemli toprak ile bunları gözleyip inceleyen doğabilimcisi sürekli değişen etkileşimlerin bulunduğu karmaşık bir ağ oluşturur. Bitkiler ile böcekler birbirlerinin doğal ortamlarının parçasıdır; ayrıca her ikisi de kuşların doğal ortamı-

nın parçasıdır; kuşlar da bunların doğal ortamlarının parçasıdır. Kurtçuklar, bitkilerin ve kuşların hayat şartlarının belirlenmesine katkıda bulunur; 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 lahanayla beslenirse, tırtıllar kelebeğe dönüştüklerinde yavruları da benzer bir bitki yerine lahanaya yumurta bırakmayı tercih eder. 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 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. Bu tür zehirleri üretme yeteneği seçilime uğrar. Bazı türlerde zehir üretimi tetiklenen bir

tepkidir. Böcekler saldırdığında gündeme gelir. Bazı bitki türlerindeyse organizmanın yapısının kalıcı öğesidir. 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 değişikliklerin 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 karman çorman 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 Malikanesini ziyaret edenler, evin bahçesinde solucan deneylerinden 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 ister. 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 kuyruksuz maymun benzeri atalardan evrimleştiklerini ileri sürmenin başını fena halde derde sokacağının farkındaydı; 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 marifetiyle değiştirmelerinden bahsetmiştir. Darwin, karman çorman 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 orayı mesken tutmuş organizmaların birçoğu ölür ya da insanlar yeni bitkiler ve hayvanlar getirerek kıyıdaki etkileşim ağlarını kökten değiştirebilir. 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 değiştirebilir. Bu insan kaynaklı evrimsel devrimin şu anda henüz şafağındayız ve bu devrim diğer türler 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 karman çorman 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 bakımından 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 dört bölümde 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 | Etkileşim İçindeki Boyutlar: Genler ve Epigenetik Sistemler

Bu bölümde genetik ve epigenetik sistemlerin etkileşimiyle ilgileniyor, diğer etkileşim çeşitlerini 8. Bölüm'e bırakıyoruz.[1] Yani hafif zorlu genetik ve hücre biyolojisi konularına geri dönüyoruz; söz konusu konulara aşina olmayanlar bu bölümü okumakta nispeten zorlanabilir. Anlaşılır kılmak için elimizden geleni yapacağız, fakat bazı bölümlerde konunun uzmanı olmayan okurlarımız, seçkin İngiliz zooloğu Sir Solly Zuckerman'ın zorlu matematik denklemleriyle karşılaştığında yaptığını yapabilir, "hımm" deyip geçebilirler.[2] Ayrıntılar önemli değil, ancak anafikir önemlidir. Özellikle okurların 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 amacıyla müzikle ilgili bir benzetme kullanmıştık. Aynı benzetmeyi tekrar kullanmak genetik ve epigenetik sistem arasındaki etkileşimin ne anlama gelebileceğini göstermek bakımından yararlı olabilir. Genetik sistem aracılığıyla bilgi aktarmanın, partisyonla müzik bilgisi aktarmaya paralel olduğunu, oysa genetik

[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.
Dokuz yılın ardından: 11. Bölüm'ün büyük kısmı, özellikle de ilk iki başlığı, genetik ve epigenetik sistemler arasındaki yakın bağlantıları, etkileşimleri göz önüne seren yeni verilere ayrılmıştır. 11. Bölüm aynı zamanda, genetik asimiliasyonla ve genetik uyumla ilgili daha kapsamlı incelemeler, ayrıca melezlenmenin ve ekolojik baskının epigenetik ve genetik etkilerine dair daha ayrıntılı açıklama da içerir. Genom damgalamasına dair yeni araştırmaları Ferguson-Smith (2011) gözden geçiriyor. Hsp90'ın etkilerinin ayrıntılarını Siegel ve Masel (2012) ele alıyor.

[2] Solly Zuckerman'ın bu meşhur yorumu için bkz. Lewontin, *The Doctrine of DNA: Biology as Ideology,* 1993, s. 9

olmayan sistemlerle bilgi aktarmanın –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 performanslarını etkilemesinin doğal kabul edilmesi gibi. Alternatif seçeneğe, 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 kopyalanacağını etkiliyorsa, daha dolaylı bir etki görülecektir. Geleneksel halk müziğini düşünelim. Bunlarda "ana partisyon" yoktur. Keza 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 yaygınlaşması 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

[3] *Tril*: İki yanaşık notayı hızlı, almaşık bir biçimde yineleyerek ortaya konan vokal ya da enstrümental süs —*ç.n.*

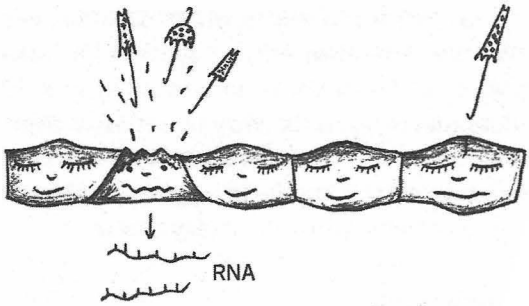
her iki şekilde de ayrı ayrı veya aynı anda etkileyebilir: DNA'da varyasyonlar yaratılmasını doğrudan yönlendirebilir veya varyantların seçilimine karışabilir ya da aynı anda ikisini birden yapabilirler. İlk olasılığa, yani epigenetik sistemlerin genetik varyasyonların üretimini doğrudan belirlemesini inceleyerek başlayacağız. Bölümün geri kalanında da epigenetik varyasyonların, genlerin seçilime uğradığı hücresel ve fizyolojik nişleri inşa etme 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 etkilemektedir: 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 kopyalanmasının 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 gen faaliyetini etkilemekle kalmaz, aynı zamanda o bölgenin genetik değişime uğrama ihtimalini de etkiler.[4] Mutasyonlar, rekombinasyonlar ve sıçrayan genlerin devinimleri kromatinin durumundan etkilenir, 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 açıktır ve buralarda 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

[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.



Şekil 7.1
Mutasyon hızı (şemsiye sayısı) genlerin faal olmadığı bölgelere kıyasla, genlerin faal olduğu bölgelerde daha yüksektir.

sürmeye kalkarsanız kazalara ve değişimlere daha açık hale gelir. Elbette istisnalar vardır. Sürekli park halinde duran arabaların aküsünün bitmesi daha sık görülür; keza 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.

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 öğelerin karşılıklı etkileşimde bulunduklarını gösteren veriler her geçen gün artıyor.[5] 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)

[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 diğ., *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.

normalde DNA'yı onaran ya da hücreyi gözeten bir veya daha fazla genin faaliyetini durduruyor olabileceği görüşünü ortaya attılar. Sonuçta DNA'daki hasarlar ile hatalar birikir ve hücre bölünmenin zamanıyla ilgili 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 dair 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 öğeler 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 etkileşimini tasnif etmek zaman alacaktır. Bununla birlikte, epigenetik boyut, kanseri anlama işini zorlaştırmış olsa da, bunun olumlu yanını, daha sağlam tanı ve daha iyi tedavi için umut aşıladığını da görmek gerekir. Artan metillenme türündeki epigenetik değişimlerin incelenmesiyle bazı kanser türlerini erken teşhis etmek ve ilerlemelerini daha kolay izlemek mümkün olabilir. Dahası, 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 etkileşimin önemi artık yaygınlıkla kabul görüyor, fakat üreme hücrelerindeki mutasyonların ortaya çıkmasında epigenetik değişimlerin önemi hâlâ tartışılmaktadır. 3. Bölüm'de Barbara McClintock'un 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 deneylerde hareketli öğelerin (bunlar sıçrayan genler, transpozon ya da transpozon öğeleri diye de adlandırılmaktadır) baskı koşullarında faaliyete geçtiğini, yeni bölgelere atlayarak genler ile gen anlatımlarını değiştirdiğini göstermesiyle hayat bulmuştur.[6] Bugün

[6] Genomun biçimlendirilmesinde, transpozonların hareketinde baskının rolüne dair McClintock'un görüşü için bkz. McClintock, "The significance of responses of the

moleküler biyoloji çalışmaları sayesinde, mısırda ve başka bitkilerde sıçrayan genlerin başka bölgelere nasıl ve neden atladığı konusunda çok daha fazla bilgiye sahibiz.[7] 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 öğeler, normalde çok miktarda metillenme görülen faal olmayan öğelere kıyasla daha az metillenmiştir. Faal olma potansiyeli bulunan öğelerin 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 öğeler bir yerden çıkıp başka yere girdikçe, hem düzenleyici hem de protein şifreleyen bölgelerde mutasyonlara sebep olurlar. Ayrıca faal kromozom bölgeleri de transpozon öğeleri 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 uyarlanımsal önemi var mı? Transpozon öğeleri sadece bencilce çoğalıp genomda dolaşan, bunu yaparken de bitkinin DNA dizisini değiştiren asalak genler midir? Onları bu şekilde değerlendirebiliriz, fakat bu tip bir küresel mutasyon sistemi için bir pozitif seçilimin var 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 sıçrayıp mutasyon yaratmalarına izin verir.[8]

genome to challenge", 1984. Kimi transpozon hareketlerinin altında yatan moleküler mekanizmaların betimlenişi için bkz. Raina ve diğ., "Epigenetic mechanisms in the regulation of the maize *Suppressor-mutator* transposon", 1998.

[7] Kimi transpozon hareketlerinin altında yatan moleküler mekanizmaların betimlenişi için bkz. Raina ve diğ., "Epigenetic mechanisms in the regulation of the maize Suppressor-mutator transposon", 1998.

[8] Transpozonların uyarlanımsal evrim ile genom yapısının evrimindeki rolü spekü-

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 öğeler 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 başka 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 kanıt sağlıyordur.

lasyonlara 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 diğ., "Stress and transposable elements: Co-evolution or useful parasites?", 2000; Kidwell ile Lisch, "Transposable elements and host genome evolution", 2000; Jordan ve diğ., "Origin of a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements", 2003. Transpozonlar da dahil, tekrarlayan DNA dizilerinin uyarlanımsal 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 poliploitlik aracılığıyla yeni bitki türlerinin oluşmasında nasıl yer aldığını gösteren bulgular için bkz. Pikaard, "Genomic change and gene silencing in polyploids", 2001.

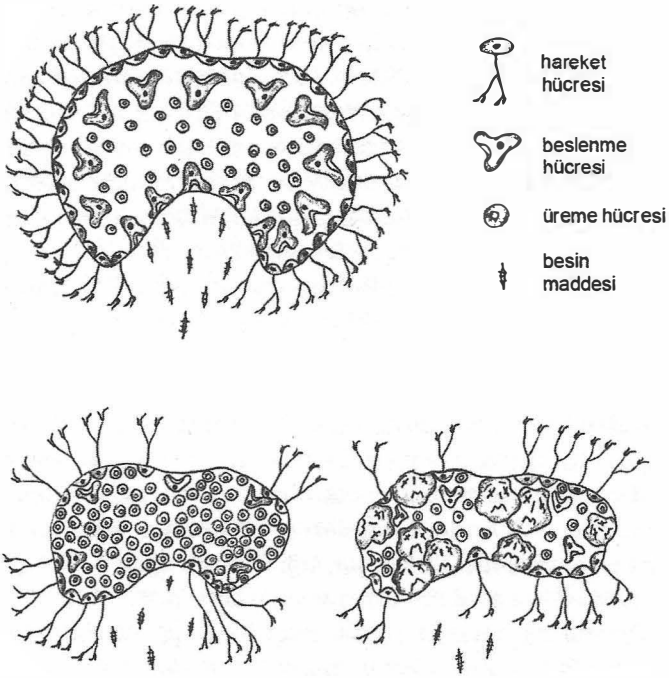
Çok önemli olabileceklerini gösteren sebepler olsa bile EKS'nin mutasyon yaratmadaki evrimsel önemini şimdilik bütünüyle bilmiyoruz. İlgi çekici iddialardan birine göre, baskıyla tetiklenen epigenetik değişimin arkasından gelen yoğun bir transpozon hareketi birçok evrimsel yeniliğin hızla ortaya çıkışından sorumludur. İnsan genomunun en azından %45'i transpozon öğelerinden türemiştir, bitkilerde ise bu oran yüzde elliye ulaşır, yani sıçrayan genler evrimde mutlaka rol oynamış olmalı. Zorlu dönemlerde bunları seferber etmek şüphesiz büyük miktarda genetik varyasyon üretecektir. Üstelik hareketli öğeler 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. Bu tür bir düzenleyici mutasyonun 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 büyüklükte olursa olsun, dolaylı etkilerinin muazzam 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; dolayısıyla EKS'ler karmaşık gelişimin evriminin ön şartlarından biridir.[9]

Günümüzdeki tekhücreli organizmaların hepsinde farklı EKS tipleri bulunduğu için, EKS'lerin çokhücrelilerin tekhücreli atalarında da var olduğunu ve çokhücreliliğin evrimi için gerekli olduklarını varsaymak akla uygundur. Bu kanı yaygın kabul görmüştür.

[9] 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 görünüyor, 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.

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.

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 so-

rumluluklarını 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.[10] İlkel organizmamızda EKS, günümüzdekilerin 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 çok sayıda hücre bulunuyorsa, durum o kadar kötü olmayabilir, fakat bu durum küçük çokhücreli organizmalarda epey soruna yol açabilir.

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 değişiminin görüldüğü organizmaların verimi düşüktür, bu yüzden hayatta kalıp üremeleri zorlaşır, oysa uygunsuz görev değişiminden kaçınmanın yollarını bilen organizmaların sonraki nesle 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

[10] Hücrelerin dönüşmesiyle ilgili iyi bilinen bir örnek *Drosophila*'daki larva hücreleridir; bkz. Hadorn, "Transdeterminaton", 1978, s. 555-617.

oluşur. Her hücre tipi ilerlemeli bir epigenetik değişim dizisinin sonucunda ortaya çıkar. Bu hücrelerden hangisi üreme hücrelerine dönüşüp sonraki nesle 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 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.

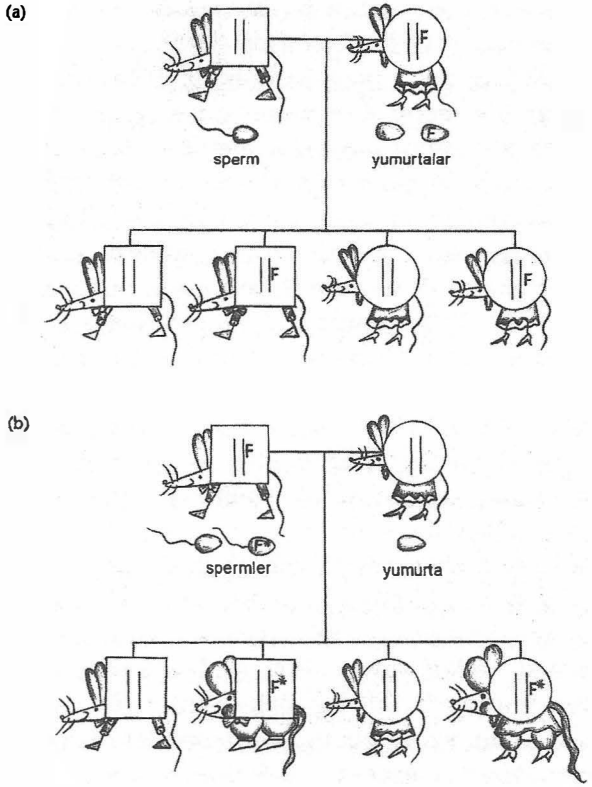
Gelişimin birçok özelliğinin, bir sonraki neslin düzenlenişine zarar verebilecek yersiz epigenetik bilginin taşınmasını engelleyen evrimleşmiş mekanizmalar olarak görülebileceğini ileri sürüyoruz. Hücre belleğinin verimi, farklılaşmış durumun kalıcılığı, beden hücrelerinin seçilimi ve ölümü, bazı hayvan 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 örneklerinde bu duruma rastlanır. Nispeten tuhaf olan bu olaydan 4. Bölüm'de bahsetmiştik. Bazen kromozomların görünüşü, tepkileri, gen anlatımları kromozomların ya 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, kimi genler ancak "anneden" gelen damgayla etkinleşir. Sonuçta damgalı bir gen söz konusuysa, bir normal bir de kusurlu alele sahip olup genetik yapıları eş iki birey tamamen farklı görünebilir; 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.[11] Sperm-

[11] Jablonka ve Lamb, Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension, 1995, 5. Bölüm; 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,



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.

ler çok küçük ve çok hareketlidir, faal olmayan genleri ve DNA'sı sıkı sıkıya paketlenmiştir; oysa yumurta hücresi çok daha büyüktür, kromatin daha gevşek, genler ise çok faaldir. Kromatin yapısındaki bu gamet farklılıkları döllenmiş yumurtaya nakledilir ve bu farkların

"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.

çoğu gelişimin ilk dönemlerinde ortadan kaybolur, böylece anneden babadan gelen kromozomlar sonuçta birbirine benzer, fakat bazen farklar ana 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, ana 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, tesis edilmelerini ve bakımlarını etkileyen genetik varyasyonların doğal seçilimi yoluyla daha da güçlendirilirler.

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 ana baba işaretleri tanınır, sonra da harekete geçilir, yine de bu tuhaf sistemin nasıl çalıştığı ve neden evrimleşmesi gerektiği esrarını korumaktadır.[12]

Ana 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.[13]

[12] Pullu böceklerin erkeklerinde kromozomların kapatılması veya elenmesi için bkz. White ve diğ., *Animal Cytology and Evolution*, 1973, 14. bölüm.

[13] 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

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.[14] 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 kalıtıma 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 dokularda görmezden gelinirken kimi dokulardaysa dikkate alındığını gösterir.

78 gen var, fakat toplamda bunlardan sadece 27 protein üretilir), fakat bu sayı X kromozomuyla karşılaştırılınca yine de düşüktür. Bkz. Skaletsky ve diğ., "The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes", 2003.

[14] 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 diğ., "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.

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 içine girme yollarını açıklamaktadır. Haig'in başlangıç noktası, memeliler ile çiçekli bitkilerdeki gibi embriyolar anneden gelen maddelerle beslendiğinde, anne ile babanın genomları arasında çıkar çatışması çıkabileceğiydi.[15] 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 sürdü. 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 embriyonik gelişimle ilgili genlerdeki güçlü ve farklılık gösteren işaretlerin oluşması beklenir; babadan gelen aleller büyümeyi artırıcı işaretler barındırmalı, anneden gelen aleller ise büyümeyi baskılayan işaretler taşımalıdır. Fareler ile insanlarda büyümeyle ilgili (hepsi olmasa da) kimi genlerde gözlenen durum aynen budur.

[15] Haig'in hipotezi ile bu hipotezden dallanan budaklanan görüş ve içerimler, bir araya getirilen makalelerinde bulunabilir; bkz. Haig, *Genomic Imprinting and Kinship*, 2002.

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.[16] 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 kromozomunu 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.

Damgalama üstüne hali hazırdaki bilgilerden yola çıkarsak, ana 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. Ana baba damgaları için geçerli olan, muhtemelen diğer kromatin işaretleri için de geçerlidir: koşullar değişip yeni uyarlanımlar 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

[16] 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.

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.[17] 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 yanımızda 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 söz konusu olunca köpekler gibi heyecanlı davranıyor.

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 ortaya çıktı. Kalıtımla aktarılabilir bu fenotip değişimleri seçilim sürecinin çok erken bir evresinde belirdi, 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? Gelişim açısından, davranışlarla hiçbir ilgileri yokmuş gibi görünüyor. 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

[17] Gümüş kürklü tilkilerle çalışan Rus ekibinin çalışması için bkz. Belyaev, "Destabilizing selection as a factor in domestication", 1979; Belyaev ve diğ., "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.

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.[18] 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 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, 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.[19] Anlattığı konunun başlığı hayvanların evcilleştirilmesiydi; evcilleştirmeyi en muhteşem biyolojik deneylerden biri olarak tanımladı. 15.000 yıldan kısa süre önce evcilleştirme başladığından beri, davranışta ve dış görünüşte oluşan değişimin hızının, daha önce evrim tarihinde görülen hızdan çok daha yüksek 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.

[18] Belyaev ve diğ., "Inheritance of alternative states of the fused gene in mice", 1981; "Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes", 1981.

[19] Belyaev, "Destabilizing selection as a factor in domestication", 1979.

GENETİK ASİMİLASYON: PARÇANIN YORUMU, PARTİSYONUN SEÇİLİMİNİ NASIL ETKİLER

Baskı tarafından harekete geçirilen epigenetik değişimler, daha önce saklı olan genetik varyasyonları açığa çıkarmanın ötesine geçebilir. 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 için, 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 uyarlanımların genelde tetiklenmiş uyarlanımlara benzemesinin sebebini açıklamak sorun değildi. En revaçta olan örneklerden biri ayak tabanımızdaki kalın deridir. Bunun sert zeminde yürümeye uygun bir uyarlanım 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 dönüştü. 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 karaktere, bir içgüdüye dönüştüğünü söyleyerek açıklamaktadır.

Lamarckçı fikirlere duyulan coşku söndükçe, evrim biyologları kalıtımla aktarılabilir uyarlanımların çoğunlukla fizyolojik tepkileri ve davranışsal tepkileri taklit etmesini açıklamak için farklı sebepler bulmalıydı; on dokuzuncu 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. Yirminci 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.[20] Waddington bu modeli kurmaya başladığında, yani 1930'ların ikinci yarısında 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." 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 görünür. Kanat damarı anomalisinin 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 değişmezdir, çünkü iyi "kanalize" olmuş yani tamponlanmıştır.[21] Nesiller boyunca değişmezlik yönünde işleyen doğal seçilim sayesinde, çevrede veya genlerde oluşan değişikliklerden kaynaklanan ufak kusurların gelişimin sonucunu etkile-

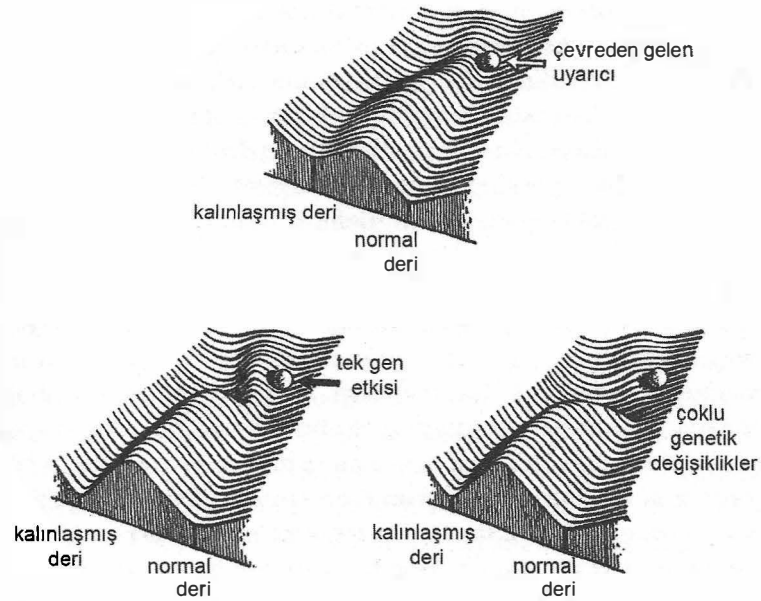
[20] Waddington'ın epigenetik ile gelişim terimlerini kullanımı çakışır, özellikle de bu terimler sıfat olarak kullanıldığında bu durum daha belirgindir. "Epigenetik bir değişim" farklılaşan bir fenotipe yol açan "gelişimsel bir değişimdir". Epigenetik sıfatı değişimin kalıtsal olduğu anlamına gelmez, 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.

[21] Waddington, "Canalization of development and the inheritance of acquired characters", 1942; *The Strategy of the Genes*, 1957; *The Evolution of an Evolutionist*, 1975.

memesini 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 görünüyor.

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; 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 çektiğini 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 uyarlanımı 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 hale getirir, 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



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.)

mümkün kılan eşiği aştığı için, nihayetinde hiçbir dış etkinin gerekli olmadığı 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.[22] Bu deneylerden birinde, Waddington yabanıl tip *Drosophila* so-

[22] Uyarlanımların evrimi hakkında genetik asimilasyon bağlamında kafa yormaya yarayan deney sonuçları ve savları için bkz. Waddington (1961).

yunun pupalarını birkaç saat boyunca yüksek 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 yaklaşık 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.

Çapraz damarsız fenotipin üretimi için yapılan seçilim açıkça başarılıydı, fakat Waddington'ın deneyinin en ilgi çekici kısmı bu değildi. Daha çok heyecan uyandıran olay, on dördüncü 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 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 asıl toplumdaki saklı genetik varyasyonları açığa çıkardığı yönündeydi. Epigenetik olaylar varyasyonları ortaya çıkardığında, eşeysel karışım ve seçilim, yeni fenotipi oluşturan alellerden bir kombinasyon meydana getiriyordu. Farklı uyarıcı etkenlerin kullanıldığı (örneğin yeni yumurtlanmış yumurtaları kısa bir süreliğine etere

maruz bırakmak veya larvanın yaşadığı koşulları değiştirmek gibi), başka tetiklenmiş özelliklerin seçiliminin incelendiği (örneğin farklı kanat değişimleri gibi) benzer deneyler de başarılı oldu. Bütün bu sonuçlar, değişen koşulların bir gelişim sürecini destekleyen genlerdeki varyasyonları açığa çıkarmasının ardından, seçilim ve eşeysel karışım sayesinde alternatif bir fenotip oluşturacak yeni alel kombinasyonlarının yaratılması bağlamında yorumlanabilir.[23]

Waddington İngiltere'de görüşlerini geliştirdiği sıralarda, SSCB'de Ivan Ivanovich Schmalhausen de benzer sonuçlara ulaşıyordu. *Evrimin Etkileri* adlı kitabının İngilizce çevirisi (*Factors of Evolution*) 1949'da yayımlandı. Amerika'nın önde gelen evrimcilerinden olan Theodosius Dobzhansky bu çalışmanın çevrilmesinde etkili bir rol oynadı, üstelik İngilizce 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 ilgileniyordu. Britanya'daysa, Waddington'ın fikirleri nispeten daha çok ilgi uyandırdı, fakat orada bile epigenetik yaklaşımının etkisi kısa ömürlü oldu. 1960'larda 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 arttıkça, epigenetik arazi gibi belirsiz soyutlamalar hem eski moda hem de gereksiz görüldüler ve hızla gözden düştüler.

[23] 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'tir) 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.

GENETİK ASİMİLASYON MOLEKÜLER BİYOLOJİYLE TANIŞTIĞINDA

1990'larda, Waddington'ın görüşleri ikinci baharını yaşamaya başladı. 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 şekilde inceliyor; farklı koşullarda yetişen aynı genotipe sahip organizmaların, fenotip çeşitliliğini neden ve nasıl yarattığını araştırıyorlar.[24] 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 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 genetik ve biyokimya etiyle kaplayıp hayat vermeleridir.

Rutherford, Lindquist ile kimi meslektaşları protein katlanması ve katlanma 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.[25] Bunlar isminden de anlaşılabileceği gibi, organizmalara ısı şoku uygulandığında proteinler ile genlerinin tepki vermesiyle keşfedilmiş bir grup proteinden biridir. Hakkında daha fazla

[24] Waddington'ın görüşlerini yaratıcı 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.

[25] Hsp90: *heat shock protein* 90, ısı şoku proteini 90 —*çev. notu.*

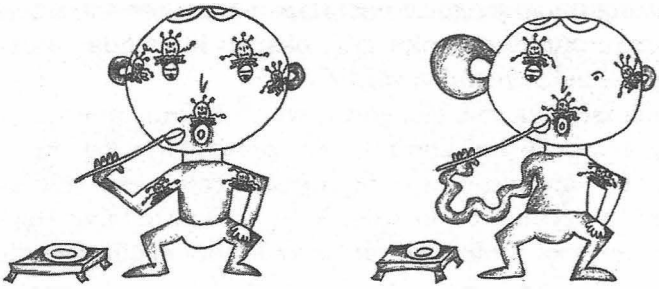
bilgiye sahip olduğumuz şu günlerde "Hsp" yanlış bir adlandırma gibi geliyor insana, çünkü ısı şoku gibi, oksijen kıtlığında ve diğer ciddi baskı koşullarında da görevi vardır.

Hsp90'ın ikili işlevi varmış gibi görünüyor.[26] Normalde ve olağan koşullarda, büyüyüp gelişimi kontrol eden proteinlerin yarı kararlı 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.

Rutherford ile Lindquist, Hsp90 kıtlığında gelişime ne olduğunu görmek istiyorlardı.[27] 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 yeni mutasyonlardan kaynaklanması pek olası değildi, çünkü bu kusurların sayısı çok fazlaydı ve soya özgü aynı deformasyonlar tekrar tekrar ortaya çıkıyordu.

Anormallikler kalıtsal olduğu için, yeni fenotiplerin seçilime tabi olması mümkündü. Araştırmacılar bu siçilimi uyguladığında, 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,

[26] 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.
[27] Rutherford ve Lindquist, "Hsp90 as a capacitor for morphological evolution", 1998.



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.

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 önem taşıdığı 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 sergilemeye 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 perdesi 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.[28]

Lindquist'in grubundaki bilimcilerden Christine Queitsch ve Todd Sangster, düşük Hsp90 seviyesinin etkisini başka bir organizmada, *Arabidopsis thaliana*'da incelediler.[29] Bu bitki nispeten önemsiz bir ottur, fakat *Drosophila*'nın botanik bilimindeki muadili olduğu için önemlidir, yani bitki dünyasında genetik yapısı üzerinde en fazla çalışılmış organizmadır. Bu yüzden Hsp90'ın bitkilerdeki rolünü incelemek bakımından doğal bir tercihti. Bilimciler Hsp90 seviyesi ilaçlarla düşürüldüğünde yeni fenotiplerin ortaya çıktığını buldular. Meyve sineklerindeki 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 görünüyordu.

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 soyla-

[28] Hsp90'ın *Drosophila*'daki etkileri üzerine yapılan deneyler için bkz. 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.

[29] Queitsch ve diğ., "Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation", 2002.

rın 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 özgün 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. En azından son zamanlara kadar çoğu genetikçinin kanısı bu yöndeydi. Bununla birlikte, Douglas Ruden ile meslektaşlarının bazı çalışmaları sayesinde işler artık biraz farklı görünüyor.

Ruden'in grubu izojenik bir *Drosophila* soyundaki seçilimi inceledi.[30] İzojenik soylar, genetik müdahalelerle 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 durdurana

[30] Sollars ve diğ., "Evidence for an epigenetic mechanism by which Hsp90 acts as a capacitor for morphological evolution", 2003. Ho ve diğ. "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.

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 bakımıyla 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 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 içerimleri olduğu açıktır.[31] 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, yani yapısal kalıtımı dahil eder.

[31] Epigenetik varyasyonların nicel kalıtsal özelliklere katkısı hakkında ilginç bir tartışma için bkz. Rutherford ve Henikoff, "Quantitative epigenetics", 2003.

MAYALARDAKİ PRİONUN İFŞASI

4. Bölüm'de söylediğimiz gibi, prionlar aslında normal proteinlerin kalıtımla aktarılabilir yapısal varyantlarıdır. Bunların polipeptit zincirlerindeki amino asit dizisinde sorun yoktur; sadece sıra dışı biçimde katlanırlar. Bu anormal yapı kendini bulaştırabilir; prionlar ortaya çıktıktan sonra normal yapıya sahip diğer proteinleri kendi biçimlerine benzetirler. Prionlar çoğunlukla kümelendiği 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 biçimidir. Açıklamamıza gerek olmayan sebeplerden ötürü, bu prion [PSI$^+$] olarak adlandırılır ve varlığı da fenotip varyasyonlarına yol açar.[32] True ve Lindquist bu varyasyonları, tek farkları bu prion olan yedi çift maya soyunun farklı koşullardaki koloni morfolojisini ve çoğalma özelliklerini karşılaştırarak gösterdiler.[33] İncelediklerı 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.

Prion barındıran soyların genetik yapısı, maya çiftinin prionsuz üyesinin genetik yapısıyla özdeşti, 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; mRNA'nın nükleotit dizisi üçlü gruplar halinde okunur, 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; 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 ge-

[32] Maya prionu [PSI$^+$] molekülünün davranışı Serio ve Lindquist tarafından anlatılırken ("Protein-only inheritance in yeast: Something to get [PSI$^+$]-ched about", 2000).

[33] True ve Lindquist, "A yeast prion provides a mechanism for genetic variation and phenotypic diversity", 2000.

çer. "Readthrough" [baştan savma okumak] denen 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 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'nın *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 (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 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.[34]

EPİGENETİK İFŞALAR

Epigenetik varyasyonların genetik asimilasyona nasıl yol açtığını açıklamaya çalışırken, gümüş kürklü tilkilerin evcilleştirilmesinden

[34] Protein yapısındaki kalıtsal varyasyonların evrimsel önemi için bkz. Chernoff, "Mutation processes at the protein level: Is Lamarck back?", 2001.

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 kıtlığında 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 varyasyonları tetiklenip seçilimden geçebileceği, 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 görülebilir.

Bütün bunlardan anlaşılan şu: İster 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. Dolayısıyla toplulukta mutasyonlar birikir, fakat çoğu zaman bunların iyi veya kötü hiçbir etkisi yoktur. Şaperon Hsp90, üzerinde çalıştığı proteinlerin dizilerindeki farklara tahammül etmesi sayesinde, genetik varyasyonun gizli kalmasına yardımcı olan moleküllerden biri olarak görünüyor. Fakat gelişim sisteminin tahammül kapasitesi 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 uyarlanım değildir. Bununla birlikte, Waddington'ın deneylerinden birinde tetikleyici etkene karşı oluşan tepki uyarlanımsal gibi görünüyor. Sinek larvalarına verilen besin çok tuzluydu. Bu diyet, onların anal papil organlarının morfolojik değişimiyle sonuçlandı; söz konusu organlar vücut sıvısındaki tuz miktarını kontrol etmekle yükümlüdür. Bu yüzden değişim muhtemelen yeni koşullara yönelik bir uyarlanımdı. 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 uyarlanımsaldı ve genetik asimilasyon da yapay seçilimden çok doğal seçilimle gerçekleşmişti.[35]

Genetik asimilasyon deneyleri Darvinci mekanizmaların görü-

[35] 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.

nüşte Lamarckçı olan evrimi nasıl yaratabileceğini gösteriyor. Bu, çarpıcı bir sonuçtur, fakat deneylerin o kadar önemli olmasının sebebi yalnızca bu değildir. Çok daha önemlisi, bunlar, çevre baskısıyla karşılaşıldığında tetiklenmiş gelişimsel değişimlerin mevcut genetik varyasyonları nasıl gün ışığına çıkardığını ve bu varyasyonların daha sonra doğal seçilim tarafından nasıl ele geçirildiğini gösteriyor. Kısa vadeli evrim mutasyonlara değil, toplumda mevcut olan genetik varyasyonları ortaya çıkaran epigenetik değişimlere dayanır. Bu varyasyonlar açığa çıktığında, söz konusu genler en uyarlanımsal olan fenotipleri üreten kombinasyonlar yaratılana dek eşeysel süreç tarafından yeniden düzenlenir.

Değişen çevre koşulları sayesinde ortaya çıkmış fenotipler bunları tetikleyen koşullarla doğrudan ilişkili olabilir de olmayabilir de. Tuzlu yemle beslenen *Drosophila* larvaları örneğinde, koşulların özellikle anal papilleri etkileyen genlerde epigenetik değişimler tetiklemesi olasıdır; çünkü bu yapılarda gelişim sırasında ayarlama yapmak sineğin normal uyarlanımsal 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 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.

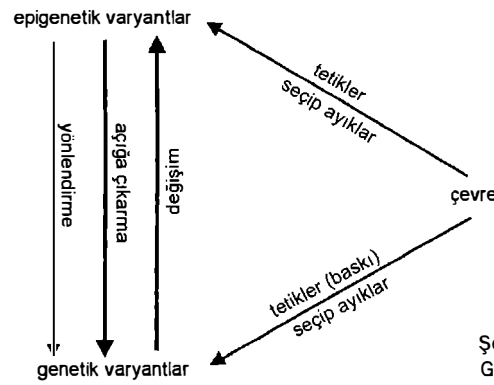
Tetiklenmiş kimi epigenetik durumların kalıtımla aktarılmasının, yani koşullar eski haline dönse bile fenotip varyantlarının ortadan kaybolmamasının keşfedilişi, Waddington'ın genetik asimilasyon görüşüne yeni bir boyut katmıştır. Tetiklenmiş kalıtsal epigenetik değişimler dört sebepten ötürü önemli 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 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 döndürülebilir. 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"yle ne kastedildiğini anlamak kolaydır. Bu tür organizmalarda, genler eşeysel süreç tarafından düzenlenmediği için, yeni genetik varyasyonlar ancak yeni mutasyonlar sayesinde hayat bulabilir. Bu yüzden de uyarlanım 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 uyarlanım 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. Keza 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 şekilde biçimlendirdiğini göstereceğiz.

Bu bölümde oldukça zor bir konu işledik, biyolog olan okurlarımızdan bazılarının bile kimi yerleri "hımın 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 tabidir. 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),



Şekil 7.6
Genetik ve epigenetik sistemlerin etkileşimi.

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 çerçeve bile birçok noktayı kapsamıyor; çünkü genetik ve epigenetik sistemlerin ürününün, yani organizmanın, çevreyi nasıl etkilediğini ihmal ediyor. Etkileşim ağının bu kısmına önümüzdeki bölümde geleceğiz.

SÖYLEŞİ

İ.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 özelleşmiş üreme hücreleri olmadan da idare edebiliyorlar? Ayrıca söz konusu sistemler bu kadar muhteşem evrim etkenleriyse, özelleşmiş 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 bitkiler 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 kalkamaz. 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.

İ.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 üretmeyi her zaman başarır, fakat bunu omurgalılar veya böceklerle yapamazsınız. Bu, hücrenin kaderinin bitkilerde daha kolay değişebileceğini ve beden dokularında hayvan dokularına kıyasla daha kolay üreme hücresi meydana getirebileceklerini gösterir.

İ.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 öğesi hakkında düşünmek daha verimli değil mi? Bu yaklaşım biyologlara epigenetik kalıtımla ilgili kesinlikle daha temel bir görüş kazandıracaktır.

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. Benzer bir vakayı, dilin evrimini ele alalım. Dillerin (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.

İ.M.: Yine de damgalamanın evrimiyle birlikte seçilim, en iyi epigenetik sonucu veren genetik varyasyonlara yönelikti. Damgalamayla ilgili bütün o 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 kromozomunu 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. 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 zorunda, yani üstünlüğü babanın kapmasına izin veremez. Bu noktada işe cinsiyet kromozomlarını dahil etmek istiyorum; çünkü baba X kromozomlarını kendi yavruları anneden alıp alabileceğini 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.[36] 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 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.[37] 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 kapattı. Anne, Y kromozomunda-

[36] Moore ve diğ., "Genetic conflict and evolution of mammalian X-chromosome inactivation" (1995).

[37] Huynh ve Lee, "Inheritance of a pre-inactivated paternal X chromosome in early mouse embryos", 2003.

ki 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.[38]

İ.M.: Bu hipotezleri destekleyecek bulgulara nasıl erişebileceğinizi merak ediyorum. Tek bir X kromozomuna (anneden ya da babadan) sahip anormal embriyoların büyümesinin incelenmesi bize 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, çatışma yönelimli görüşle karıştırıyorsun. Dünya üzerinde çok sayıda çatışma olduğunu asla reddetmiyoruz; eşler arasında çatışma, ana baba ile yavruları arasında çatışma, avcı ile av arasında çatışma, konakçı ile asalak arasında çatışma vesaire. Uyarlanımların, organizmaların çevreleriyle içinde bulundukları diğer etkileşim türlerinin yanı sıra bu çatışmalar tarafından da şekillendirildiği açıktır. Bu kadarı, *herhangi* bir görüş açısından bariz. 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 yönelimli 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 seçilim açısından etkisiz kaldığına inanı-

[38] 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.

yoruz. 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 evrimleştiğine kafa yormamız gerekir.

İ.M.: İstemeden de olsa çatışma ile bencil gen görüşlerinin arasındaki bağlantının mantıken şart olmadığını kabul etmek durumundayım, her ne kadar bu ikisi örtüşüyor gibi görünse 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 ana 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 çağrışımı bazen biyologlara sorun çıkarabiliyor.

İ.M.: Artık damgalamayı bir kenara bırakalım ve genetik asimilasyonla devam edelim. Genetik asimilasyonun, evrimsel uyarlanımda 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 uyarlanımsal evrim açısından baş rolde olduklarını düşünüyoruz. Fakat genetik asimilasyonun gerçekleşmesi için, çevrenin ikili bir rolü olmalı: hem gelişimi etkilemeli hem de seçici etkiye sahip olmalı. Durum her zaman böyle değil. 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 uyarlanımsal düzenlemelere yol açar hem de hayatta kalıp üreyecek bireyleri belirler. Çevreyle tetiklenen tepkiye dair gerçekleştirilen genetik ayarlama işte bu yüzden çok önemli olmalıdır.[39] 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 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, görünür ve seçilebilir fenotip farklılıkları için, birkaç alelin belirli kombinasyonlarının gerekli olduğunu düşünüyoruz.

İ.M.: Fakat bu tür gen kombinasyonları aktarılamaz! Başarılı bir kombinasyon ortaya çıkaran eşeysel 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

[39] West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution* (2003) adlı eserinde hareket geçirilen tepkilerin çoğunlukla uyarlanımsal ayarlamalar olduğunu ileri sürer ve genetik değişimler de çevre koşulları tarafından tetiklenen değişimlerin ardından gelir. Bu görüş 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.

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 öğrenir ve bu deseni tanıyan avcılar böceklerden uzak durur. 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 hem bu kalıcılığı hem de gelişim sürecinin ürününü etkileyecektir.

İ.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 aşinayım! İnsanlarca meydana getirilmiş bu türün evrimi sizin görüşünüze uyuyor mu? 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 tilkilerdeki 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 değişim-

ler 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 Davranışlar, Genler ve Dil

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 ile 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.

[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.
Dokuz yılın ardından: "Davranışsal epigenetik" adıyla bilinen yeni ve heyecan verici araştırma alanının ortaya çıkışı, artık epigenetik ve davranış arasında, insanın kültürel evrimi alanına da uzanan bir bağlantı olduğu anlamına geliyor. Bunu 11. Bölüm'de anlatıyoruz. Dilin evrimi hararetli bir konudur. Bizim ve başka isimlerin dille ilgili fikirlerini de 11. Bölüm'de sunuyoruz.

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 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 bir toplumsal ve fiziksel 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. Uyarlanımsal oldukları açıktır, doğuştan ortaya çıkmıyor olsalarsa da öğrenme aracılığıyla gelişirler; o halde içgüdüler hayvan yapısının kalıcı parçaları haline nasıl ve neden gelmiştir? Birçok küçük memelinin tıslama gibi yılanlarınkine benzer sesler duyduğu anda 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?[3] Yumurtadan yeni çıkmış martı yavrularının

[2] Niş inşasıyla ilgili görüşler ve modeller için bkz. Odling-Smee, "Niche-constructing phenotypes", 1988; Odling-Smee ve diğ., "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.

[3] Sırtlanlar ve diğer hayvanların öğrenme olmaksızın verdikleri tepkilerle ilgili daha fazla bilgi için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions ...*, 2000, 9. Bölüm.

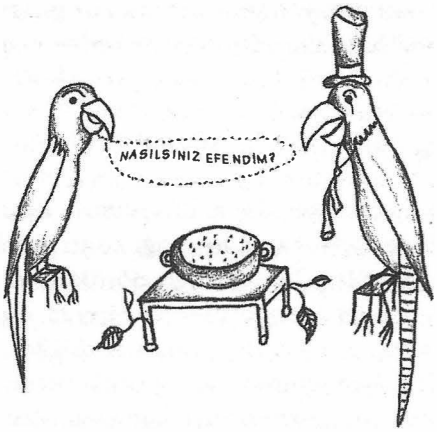
kızıl benekli uzun bir nesneye (kabaca yetişkin martıların gagasına benzeyen bir nesneye) gagalayarak tepki vermelerini doğal seçilim nasıl sağlamıştır?

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 tatmin etmişti, fakat Yeni Darvinciler bundan hoşnut değildi. İçgüdülerin 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 özgün hikâyesinin amacı çok farklıydı; niyeti içgüdülere evrimsel bir açıklama getirmekti. Asıl hikâye şöyledir:

> 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?" deyip en iyi aksanla konuşan kuşlardan döl alır. Ana 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 başlar ki bunun içgüdü mü taklit mi olduğunu anlamak için deney yapmak gerekir; belki ikisinden de bir parça barındırıyordur. 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]

[4] Spalding, "Instinct with original observations on young animals", 1873, s. 11.



Şekil 8.1
Bay Crusoe'nun eğitimli papağanları.

Bu hikâyede, en başta Bay Crusoe'dan öğrenilen, sonra da ana babadan yavrulara aktarılan sözlü ifade, nihayetinde öğrenme işleminden 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 eşeysel seçilimden zekice faydalandığına dikkat edelim. Papağanlar İngilizce konuşmaya devam ettiler, çünkü bir dil zevki edindiler ve iyi konuşanların eş olarak seçilme şansı yüksekti, demişti Spalding. Bir papağan, dil becerisiyle karşı cinsi etkileyerek üreme başarısını artırabiliyordu.

Eşeysel 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 eşeysel seçilim varsa ve dişiler en güzel kuyruklu erkekleri seçiyorsa bu erkeklerin daha fazla yavrusu olacak, sonuçta şık kuyruklar yaygınlaşacaktı. Dâhiyane bir fikirdi ve Spalding de bundan faydalandı, fakat eşeysel seçilim görüşü zamanında pek kabul görmedi. Baştaki tartışmaların sonrasında, eşeysel seçilim yüzyıl sonra tekrar canlandırılıp formüle edilene dek genel-

de unutuldu;[5] tekrar hayat bulduğundan beri yaygınlıkla kullanıldı. 6. Bölüm'de bahsettiğimiz, erkekler ile kadınların yeteneklerinde, erdemlerinde ve tavırlarında doğuştan geldiği varsayılan farkların açıklanmasında kullanılan temel öğe budur.

Spalding'in düşünce deneyinde Bay Crusoe'nun papağanlarına uygulanan seçilim başta yapay bir seçilimdi. Fakat insan etkisi olmasa bile, başta öğrenilen davranışın doğal veya eşeysel 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 yavru 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 eşeysel 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 deneyimlerine ya da ana babalarının deneyimlerine güvenmek zorundaysa, öğrenmek zaman alıyor ve onları tehlikeye açık hale getiriyorsa, en hızlı öğrenenlerin hayatta kalma şansı muhtemelen daha yüksek olacaktır; böylece doğal seçilim "içgüdüsel" bir korku-sakınma tepkisi meydana getirebilir.

Öğrenilmiş bir tepkiyi veya alışkanlığı içgüdüye dönüştürebilen Darvinci bir mekanizma öne süren tek on dokuzuncu 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 La-

[5] Eşeysel seçilim yoluyla evrim görüşünün tarihi için bkz. Cronin, *The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today*, 1991.

marckçılar ile Yeni Darvinciler arasındaki savaş çok şiddetliydi ve onların önerileri 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 öğrenmeye ve bireylerin uyarlanımına eğilen Yeni Lamarckçıların görüşleriyle nikâh masasına oturmuş; böylece edinilmiş karakterlerin kalıtımını açıklayan bir kuram geliştirilmişti.

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 uyarlanımsal değişikliklerle aynı yöne" sürükleyeceğine emindiler.[7] 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.[8]

[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.

[7] Gross (1898) için kaleme alınan ek bölümde Baldwin'in kullandığı ifade.

[8] Waddington genetik asimilasyon ile Baldwin etkisi arasında varsayılan farkları *The Strategy of Genes* (1957) adlı kitabının 5. bölümünde anlatır. Belirli bir tepki

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 öğrendiklerine kafa yorarak 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 eşeysel karışım ile seçilim sayesinde daha etkin genotip düzenlenişleri 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.

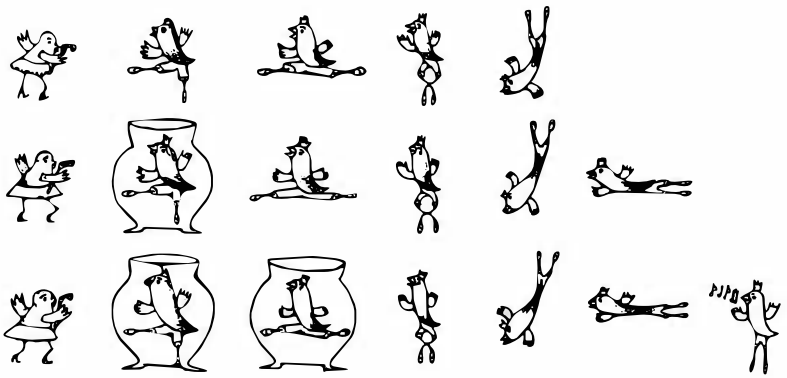
Çoğu asimilasyon süreci, tamamen içselleştirilmiş içgüdüsel tepkiler doğurmaz. Asimilasyon daha çok kısmi olmaya meyillidir: öğrenmeye halen gerek vardır, fakat öğrenme çok daha hızlı ve çok daha verimli olmuştur. Asimilasyon ister kısmi ister tam olsun, zihin seçilim sayesinde uyarlanımsal davranış tepkisinin ortaya çıkma ihtimalini yükseltecek şekilde biçimlenmiştir.

uyandıran etkenlerin seçiliminden çok, çevreye tepki verme yeteneğini belirleyen kalıtsal etkenlerin seçiliminin önemine vurgu yapar; 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.

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 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 öğrenmesi 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 (başta deneme yanılmayla öğrenilen) fazladan bir hareket ilave edebilirler. Artık dansları, bir tanesi doğuştan gelen dördü öğrenilmesi gereken toplam beş hareketten oluşmak-



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. Kolay anlaşılsın 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.

tadır. 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 öğelerin davranışa eklenmesini mümkün kılar. Avital ve Jablonka, asimilasyon-esnekliği ilkesinin birçok karmaşık davranış biçiminin evrimine temel oluşturabileceğini de ileri sürmüşlerdir.[9]

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 öğ-

[9] Avital ve Jablonka, *Animal Traditions* ..., 2000, 9. bölüm.

renmeleri gerekir. Kartalın şekli, uçuş biçimi vesaire gibi özelliklerini saptayıp hafızalarında tutma konularında en becerikli olan maymunların hayatta kalma şansı yüksektir. Sonuçta bu yırtıcı kuş, maymunların bu yeteneklerindeki saklı genetik varyasyonu açığa çıkarır 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, "uçan yırtıcılar" sınıfına sahip olmalıdır. Artık kendi dünyalarının bazı niteliklerini bu sınıf bağlamında algılayacaklardır.

KÜLTÜREL NİŞ İNŞASI

Buraya kadar genetik sistemin, hayvanların öğrenmesi gereken davranışların yerini almasıyla ilgilendik. Bu davranışları nasıl öğrendikleriyse savlarımız açısından 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 insanlarla 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.[10] 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 onca yıldır genlerin ve kültürün birlikte evrimleşmesinden bahsediyor.[11]

Durham, yaşam tarzındaki değişimlerin bazı insan genlerinin frekansını etkilediği kimi çarpıcı örnekleri inceledi. Bunlardan biri 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 litre süt için"[12] 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 laktaz enzimine ihtiyaç duyulur. İnsanların çoğu dahil tüm memelilerde laktozu sindirme yeteneği, bebek sütten kesildikten sonra azalır. Yetişkinlerin bağırsaklarında ancak az miktarda laktaz enzimi bulunur. Yetişkin kişi taze süt içerse, sonuçta fazla faydasını görmez, hatta bağırsaktaki bakterilerin sindirilmemiş laktoz üzerindeki faaliyeti yüzünden

[10] Baldwin'in toplumsal kalıtıma duyduğu ilgi bir çok yazısından bellidir; 1896'da yazdığı "A new factor in evolution" adlı makale bu yazılardan biridir.

[11] "Birlikte evrim" kavramı günümüzde farklı süreçler için kullanılır. Başlangıçta iki farklı türün birbirlerine bağımlı bir şekilde genetik evrimi için kullanılıyordu, örneğin asalak ile konakçının 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.

[12] "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.

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 laktaz geninin belirli bir alel varyantına sahip oldukları için bunu yapabilir. Bu alel genin üzerindeki kontrol mekanizmasını etkiler, böylece kişi yetişkinliğe ulaştığında laktaz hâlâ faal olur. Bu etki baskındır, yani laktaz devamlılığını sağlayan genin tek kopyasına sahip olan yetişkinler "sindiricidir" ve sütün besin değerlerinden sonuna kadar faydalanabilirler. Alelin farklı toplumlardaki dağılımının son derece gelişigüzel olması ilginçtir; sindiriciler 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 sindiricilerin 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.

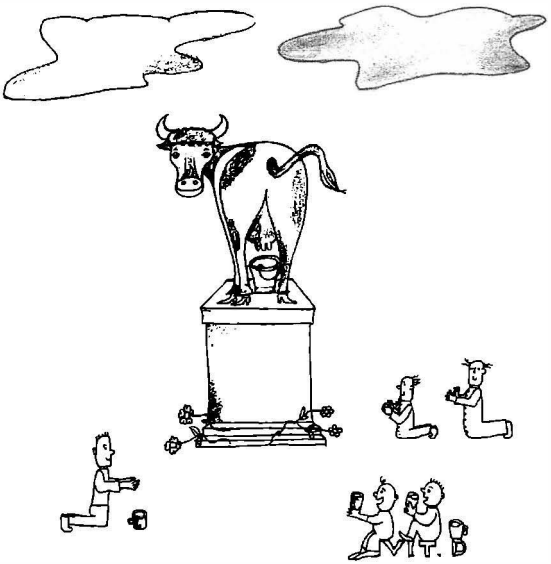
Hem etnografik hem de genetik bulgulara dayanan Durham, süt içmeye neden olan kültürel evrim ile laktaz devamlılığı sağlayan alelin frekansındaki artışın, her zaman aynı nedenden ötürü olmasa bile birkaç defa gerçekleştiği sonucuna ulaştı. Ortadoğu'da ve Afrika'da sütçülükle uğraşan göçebe toplumlarda açlık ve belki de susuzluk epey yaygındı; bu yüzden aslında etleri için evcilleştirilmiş hayvanlar değerli bir besin ve içecek kaynağı olarak taze süt veriyorlardı. Bu göçebe toplumlarda laktaz sindiriminin devamlılığını sağlayan alele sahip olmak faydalıydı; çünkü kişinin sütün besin değerlerinin tümüne ulaşmasına imkân veriyordu. Alele sahip olan kişinin güçlenip çocuk sahibi olması bu aleli taşımayan kişiye kıyasla daha muhtemeldi ve böylece sindiricilerin sayısı arttı.

Bu iddiaya göre sütçülükle meşgul olan *bütün* toplumlarda sindiricilerin artması beklenir, fakat sayıları her toplumda artmış değil.

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, sindirimleri kolaydır. Sonuçta laktaz devamlılığını sağlayan aleli taşımak kişinin lehine değildir. Aslında aleyhine olabilir; çünkü sindiricilerin 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. Laktaz 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, laktaz devamlılığı sağlayan alelin yaygınlaştığı bir bölge de Orta Avrupa ile Kuzey Avrupa'ydı. İskandinav ülkelerinde halkın yüzde doksanından fazlası laktozu sindirir. 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 genelde soğuğa karşı vücutlarını örtmeye eğilimlidir. Bazen D vitamini kıtlığı 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, ayrıca sütte bol miktarda kalsiyum mevcuttur. Süt sindirimini mümkün kılıp laktaz devamlılığını sağlayan alel, taşıyıcılarındaki kemik hastalıklarını azaltır ve sonuçta kuzey toplumlarında yayılır.

Fakat laktaz 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 olarak sunma ve hayvan kesimi üzerinedir; daha kuzeydeki kültürlerdeyse ineklere, süte ve beslenmeye çok daha kuvvetli 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.



Şekil 8.3
İneğe tapınmak.

Süt, büyük güçlerinin, dünyayı besleme yeteneklerinin kaynağıydı. Bu mitler açıkça taze sütün o toplumlar için önemini yansıtır, muhtemelen "her gün yarım litre süt için" sloganından da daha eğiticidir! Süt içmeyi cazip kılarak, mitler de laktoz sindiricilerin seçilimine katkıda bulundu, böylece kültürel ve genetik değişim birbirini güçlendirdi.[13]

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. Bölüm'de anlatmış, fakat tüm etkilerinden

[13] Laktoz sindiricilerin 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.

bahsetmemiştik. Orak hücre aleli homozigotlarında, yani bu alelin iki kopyasını taşıyanlarda ciddi anemi (kansızlık) görülür ve çoğunlukla 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 sayısının 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 faydalarını 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 sıkı 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. Çekinik karakter taşıyan bu hastalık hayatın ilk birkaç ayında ortaya çıkar ve çocuğu dört yaşına ulaşamadan öldürür. Bu yıkıcı hastalık, Aşkenaz 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 edilmiştir. Tüberküloz bu tür mahalleleri kasıp kavurur. Yani iddiaya göre, Tay-Sachs aleli taşıyıcıları gettolarda hayatta 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.[14] Günümüzdeyse

[14] İnsanlarda görülen orak hücre anemisi ve Tay-Sachs hastalığı gibi genetik has-

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.[15]

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, uyarlanımların 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. Yeni öğrenilen alışkanlıklar muhtemelen ilk uyarlanımsal değişimlerdir ve bunlar genetik varyasyonların seçilime uğrayacağı çevreyi inşa eder.[16] 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 dili, insanın kültürel evrimindeki en önemli etken olarak görüyoruz. Dil yeteneğinin evriminin, kendisini 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 kaynaklanan kötü bir şöhreti vardır. Dilin iletişime ve temsile ait kud-

talıkların evrimsel özellikleri için bkz. Diamond ve Rotter, "Evolution of human genetic diseases", 2002.

[15] Çöpçatanlık aşırı dindar Yahudi cemiyetlerinde görülen bir uygulamadır ve evlilik öncesi genetik danışmanlık da oldukça yaygındır.

[16] *Developmental Plasticity and Evolution* (2003) adlı kitabında West-Eberhard, başlangıçta çevre koşulları yüzünden tetiklenen veya öğrenilen birçok evrimsel uyarlanımın çözümlemesini yapar.

retli 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.[17]

Dilin ne olduğu sorusuna verilebilecek 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.[18] Amerikalı dilbilimci Steven Pinker, ED'ni, 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 ve insanlar birbirlerinden çok farklı görünseler de, balinaların arka bacakları, insanların ve yetişkin kurbağaların kuyrukları belli belirsiz olsa da, her şeye rağmen bu hayvanların temel mimarisi aynıdır. Aynı şekilde, diller de birbirlerinden çok farklı görünebilir, fakat bunların ortak bir temel yapısı vardır. Birtakım üst 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

[17] 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; bunu artan konferans ve makalelerin sayısından anlamak mümkündür. Bkz. Hurford ve diğ., *Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive Bases,* 1998; Knight ve diğ., *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 tarihî yaklaşımlar ve işaret dillerini içerirken; Briscoe'nun editörlüğünü yaptığı *Linguistic Evolution through Language Acquisition* (2002) adlı kitap ise dilin hesaplama modellerine odaklanır.

[18] Ayrıca bkz. Chomsky, *Reflections on Language,* 1975. Chomskyci duruşun özeti için bkz. Pinker, *The Language Instinct,* 1994.

izlenmelidir.

Cümle yapılarını analiz eden dilbilimciler, yinelemeyi (*recursion*)[19] olanaklı kılan soyut bir işlem sisteminin eşsiz dil yeteneğimizin özünde bulunan olgulardan biri olduğu sonucuna vardılar: Bir dil öğesini başka bir dil öğesine 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
> 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. Yinelemeyi, farklı kelime sınıflarıyla, farklı cümlecik sınıflarıyla neyi yapabilip neyi yapamayacağımızı belirleyen diğer dil araçları ile kuralları doğuştan biliyoruz. Başka bir deyişle, Chomsky'nin "dil 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 İngiliz-

[19] Üretici Dilbilgisinde öbek yapısı kurallarına göre bir öbek yapısının aynı türde bir öbek yapısını üretmesini sağlama özelliği. Örneğin "Bütün gazeteler [herkesin [okulların yarın kapalı olacağını] bildiğini] yazıyor]" tümcesinde, [Bütün gazeteler ..... yazıyor] ana tümcesi [herkesin .... bildiğini] yancümlesini ve o da [okulların yarın kapalı olacağını] yancümlesini üretmiştir, yani bir üst tümce yeni tümce üretmiştir —*çev. notu.*

cede 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. Dil organını ve kullanımını Chomsky şöyle anlatır:

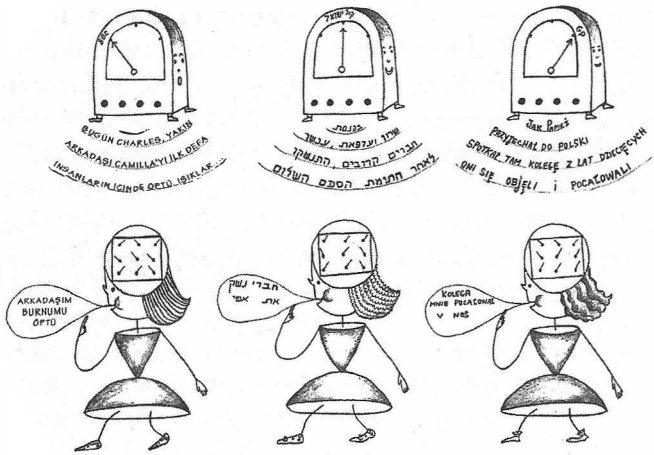
> Dil yetisinin başlangıçtaki durumunu bir şalter kutusuna bağlı sabit bir şebeke olarak düşünebiliriz; şebeke dilin ilkelerini meydana getirirken, şalterler deneyimle belirlenecek seçenekleri temsil eder. Şalterler belirli bir şekilde ayarlanırsa Svahili dili öğreniriz; başka bir biçimde ayarlanırsa Japonca. Mümkün olan her insan dili şalterlerin belirli bir şekilde açılı veya kapalı tutulmasıyla tanımlanır; teknik terminoloji kullanırsak parametrelerin belirlenmesi diyebiliriz.[20]

Chomsky'nin tasvirini Şekil 8.4'te gösterdik.

Çocuklar kendi dillerinin kelimelerini kolaylıkla öğrenmekle kalmaz, ayrıca kelimelerin öbeklerdeki 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 ana 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, salyangozim!" diye bağırır. İbranicedeki kuralları İngilizceye uygulamaktadır: İbranicede isimlerin cinsiyeti vardır, tekil eril isimlerin çoğu sessiz harfle biter; eril 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 dağar-

[20] Chomsky, *New Horizons in the Study of Language and Mind*, 2000, s. 8.



Şekil 8.4
Chomsky'nin şalter kutusu. Üç çocuk farklı diller öğreniyor: İngilizce, İbranice, Lehçe. Tüm çocuklar aynı şebekeye (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, ayrıca 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."

cığını, 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 olduğu görüşünden doğar. Evrimleşmiş biliş 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 öğeleri 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. Dil organı bu kadar karışık ve karmaşıksa, o zaman Darvinciler olarak doğal seçilimin birikimli etkisiyle evrimleştiğini varsaymalıyız. O halde, seçilime uğrayan neydi? Hangi işlevin uyarlanımsal 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 dil organı ortaya çıkarmak üzere insansı beyninin çeşitli bilişsel yeteneklerini bir araya getirerek, tek seferde mükemmel bir dil zekâsı yaratmıştı.[21] Bir Darvincinin bu görüşü kabul etmesinin zor olduğunu söylemek gereksizdir, zaten Chomsky de yaklaşımını bir parça değiştirdi, daha özel bir kuram oluşturdu. Evrimci düşünceye sahip iki biyologla birlikte yeni bir evrim senaryosu geliştirdi. Bu biyologlardan Marc Hauser iletişimin ontogenezi ile evrimi üzerine çalışıyor, Tecumseh Fitch ise hayvanların ses ile işitme sistemlerini inceliyor.

Chomsky'nin kuramının yeni versiyonu, yazarların "geniş anlamda dil yetisi" (GDY) dedikleri bir şeyi tanımlar. Bu olgu, birbirleriyle etkileşim içinde olan üç altsistemden meydana geliyor.[22] Bir tanesi dil sinyallerini üreten ve alan duyu-motor sistemi, yani konuşup duyan parça; ikincisi, toplumsal ve ekolojik işaretleri sınıflandırma, düzenleme ve anlama yeteneğinin temelini oluşturan kavram-amaç sistemi, yani düşünen parça. Hesaplama sisteminin civarında yer alan üçüncü bir altsistem ise ilk iki altsistemi birbirine bağlar. Bu altsistem, kavram-amaç sisteminin yarattığı içsel simgeleri duyu-motor sistemi tarafından üretilen seslerle ya da işaretlerle eşleştirir. Hauser, Chomsky ve Fitch yineleme 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 duyu-motor ile kavram-amaç altsis-

[21] 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.

[22] 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.

temlerimizin başka hayvanlarda da bulunan mekanizmalara dayandığına inanıyorlar. Bu 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 uyarlanımları kademeli olarak kazanmıştır. 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 yineleme özelliğini gerektiren farklı bir yetenek gibi başka bir sebepten ötürü evrimleştiği, başlangıçta 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 düzenlemesinde ve hareket kabiliyetinde görev almıştır. Bununla beraber, uçmak ya da lisan gibi incelik gerektiren uyarlanımsal bir uzmanlaşmanın, doğal seçilimin katkısı olmaksızın tek başına ortaya çıkmasını kabullenmek güçtür ve geleneksel *uyarlanımsal* 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. İşlevselciler olarak bilinen diğer grubun görüşü, Chomskycilerin tamamen

karşısındadır.[23] Dili zihnin özel bir yeteneği olarak görmek yerine genel bilişsel süreçlerin ve mekanizmaların bir 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* bilginin 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. İşlevselciler için, örneğin bonobo şempanzelerinin konuşulan İngilizceyi iki buçuk yaşındaki bir çocuk kadar anlamaları, dilin evrimini anlamak açısından önemlidir.

İlk bakışta işlevselcilerin yaklaşımı evrim açısından mantıklıdır. Bu yaklaşım hayvanlardaki diğer yapılar ve işlevlerdeki gibi, dil gelişiminin temelini oluşturan mekanizmaların genelgeçer olup sadece ortaya çıkan sonucun özgül 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 işlevselcilerin görüşüne uymayan en az iki özellik olmasıdır. İlki, dilin çok kısıtlı bir

[23] İşlevselcilerin duruşunun birçok versiyonu vardır; bir dilbilimci tarafından yapılmış etkili işlevselci bir çözümleme Givón'un *Functionalism and Grammar* (1995) adlı kitabıdır. Elman ve diğ. *Rethinking Innateness: A Connectionist Perspective on Development* (1996) adlı çalışmalarında hesaplamacı ve psikolojik bir bakış açısından işlevselci bir yaklaşıma sahiptir. Deacon *The Symbolic Species: The Coevolution 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 sisteminin evrimine odaklanır.

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 hızlıca 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.[24] 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 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 beyninin, dilin çabucak öğrenilip icat edilişine yönelik özel bir örgütleniş evrimleştirmiş olmasıdır.

Bize kalırsa ne temel işlevselci görüşü ne de Chomskycilerin sesleri ya da işaretleri bir şekilde anlamlarla eşleştiren DDY görüşü, dilin evrimini ya da yapısı ve öğrenilmesinin kendine özgü nitelikle-

[24] Kegl ve diğ., "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.

rini açıklamak açısından uygun bir çerçeve sunar. 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.[25]

Dor ile diğer dilbilimciler, öbekler ile cümlelerin dilbilgisi yapısının, cümledeki kelimelerin temsil ettiği kavramlarla ilgili olduğunu buldular. Dili kullanırken, otomatikman ama bilinçsizce olayları ve nesneleri çeşitli sınıflara ayırıyor, öbekler 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 açmasına 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 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 eylem ile yol açmayan eylem arasındaki fark gibi dilbilgisinin bir yönüyle yansıtılsa da, diğer sınıfsal ayrımlar yansıtılmaz. Hiçbir dilde "dost" ile "düşman" sınıflarının arasındaki fark dilbilgisiyle belirlenmez; benzer olarak "sıkıcı etkinlik" ile "ilginç etkinlik" sınıfları arasındaki fark da 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 anlatıl-

[25] 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.

maları dilden dile farklılık gösterse de, tüm dillerde tanımlanabilen sınıflardan oluşmuş bir çekirdek küme vardır. Buna ilave olarak, kimi dillerde aralarında yapısal ayrım yapılamayan sınıflar, başka dillerde ayırt edilebilir. Bu yüzden Dor'un dil görüşü, dili tarif eden evrenseliği ve çeşitliliği birlikte içerir.

DİL GENLERİ NASIL DEĞİŞTİRDİ

Dille ilgili farklı görüşlerin bu uzun sunumunun ardından asıl 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 yineleme 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 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.[26] Çizdikleri resmi, çeşitli iletişim yollarına sahip olan bir grup insansıyla başlayarak anlatacağız. Bunlar jestler, yüz ifadeleri, 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

[26] 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.

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.[27] 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 kılıyorsa, 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 değiştirir. Buna uyum sağlamak zorundalar. Dili kullanma yeteneğinin bireylerin ve grubun hayatta kalması için gittikçe daha

[27] 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.

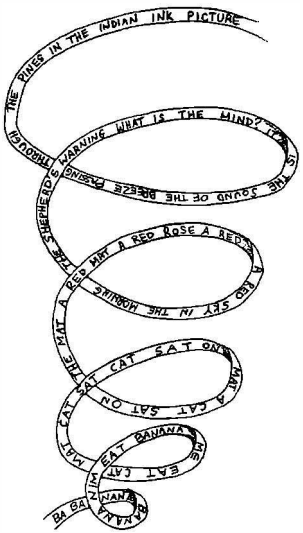
çok önem kazanmaya başladığını varsayabiliriz; çünkü, örneğin avlanma gibi toplu eylemler planlanır ya da zehirli veya ilaç olarak kullanılabilecek bitkilerle ilgili konuşarak bilgi verilirken dilden faydalanılır. Toplu halde yapılan eylemlerde iyi konuşanlar başı çekiyorsa, dilde uzmanlaşan kişinin toplumsal konumu, cinsel cazibesi olumlu yönde etkilenebilir, bu yüzden istenen bir eş haline gelebilir. Yani türlü türlü sebepten ötürü, dili daha iyi öğrenip daha güzel kullanmak kişilerin lehinedir.

Şimdiye kadar anlattığımız dil evriminin tamamen kültürel değişimlerle ilerlediğine dikkat edin.[28] 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.[29] Bu kişilerin genel zekâsı, hafızası ve seslerin istemli kontrolü daha iyi, toplumsal bilinçleri daha sofistike olacaktır; hepsi de dili kullanmayı hızlı ve doğru 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 ilişkilendirme becerileri bakımından çeşitlilik gösterirler. Bunları iyi yapabilenler dil öğrenirken avantajlıdır; bu yüzden işleri yolunda gider ve çoğalırlar.

Burada anlattığımız, dil yeteneğinin kısmi genetik asimilasyonudur. Kültürle kurulmuş, incelikli dil sisteminin farklı taraflarını

[28] 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.

[29] Normal işlevi dil yeterliliğinin gelişimiyle (diğer işlevlerin yanı sıra) ilgili olan bir gen Lai ve diğ. tarafından "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder" (2001) adlı makalede anlatılan çalışmada saflaştırıldı; fakat bu genin dilin evrimindeki rolü muğlaktır.



Şekil 8.5
Dilin evrimi: şempanze benzeri seslerden Japonca şiire.

daha hızlı öğrenenler avantajlıdır, toplum da zamanla, kültür yoluyla 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 kapasitesinin elini serbest bırakır. Arkasından kültürel yenilikler aracılığıyla gerçekleşen dil evrimi devam edebilir, yine kısmi asimilasyon oluşup ortaya daha fazla dil yeniliği çıkar vesaire. Asimilasyon-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 ile toplumsal alışkınlıklarındaki 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 belirteçle-

ri 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 nesne, 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 yapılarıyla ve eklerle 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 öğrenip 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 öğrenilebildi. Dil evrimi süreci bundan dolayı etkileşimli ve sarmal 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

İ.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 uzlaştır-

manın bir yolu olarak bakılıyor? Bana kalırsa bu, bildiğimiz basmakalıp bir Darvinci süreçtir.

M.E.: Evet, Darvinci bir süreçtir. Baldwin etkisinde Lamarckçılığın ve Darvinciliğin uzlaştığı düşünülüyordu, çünkü öğrenilmiş veya başka biçimde edinilmiş bir karakterin, seçilim sayesinde doğuştan veya "kalıtsal" olma niteliğini nasıl kazandığını açıklıyordu. Elbette ne Lamarck ne de Darwin böyle bir uzlaştırmaya gerek duymuştu. Lamarck, uyarlanımların 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.

İ.M.: Baldwin etkisi ile genetik asimilasyon, bana kalırsa zihin modüllerinin varlığını gayet güzel açıklıyor. Ama bu meseledeki duruşunuz benim için tam olarak açık değil. 6. Bölüm'de zihin modülü düşüncesine epey saldırdınız, fakat şimdi sizde bunlara dönük 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 bunun tersini, yani dar bir tepki yerine geniş kapsamlı bir tepkinin seçilime uğradığı bir süreci gözümüzde kolayca canlandırabiliriz. Başlangıçta seçilim, yenebilir 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 uyarlanımların bölgelere özgü, kimilerinin de genel olduğuna, yani bu konuda bir yelpaze olduğuna inanıyoruz. Duruşumuz arada bir yerde ve can sıkıcıdır, fakat biyoloji anlayışımız buna inanmamızı gerektiriyor.

İ.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.[30] 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 etkileğini varsaymayı gereksiz kılar. Bu önerme aynı zamanda, organizmanın davranışlarıyla alakası olmayan gelişigüzel mutasyonlar ile seçilimin uyarlanımsal "içgüdüler" ürettiğini varsaymayı da gereksiz kılar.

İ.M.: Kanalize olma ve genetik asimilasyonun savlarınızda merkezi bir yerde durduğunu görebiliyorum. Fakat bireylerin farklı koşullara tepki verme yeteneğini artıran esnekliğin seçilimine ne demeli. Bu, kesinlikle kanalize olmak kadar önemli. 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 öğeler 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; 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

[30] Öğrenilmiş davranışların genetik asimilasyonuna yönelik sinir sistemi temelli bir model için bkz. Hinton ile Nowlan, "How learning can guide evolution", (1987).

"genetik uyum" terimini önermiştir.[31]

İ.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.

İ.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 anlayışla karşılıyorum. Dilin "aniden ortaya çıktığını" ileri süren herhangi bir görüşün sorunu, mutasyonu 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-amaç ve duyumotor altsistemleriyle etkileşim içine girmesini sağlayan "dil mutasyonu", o dâhinin çocukları da söz konusu geni kalıtımla ala-

[31] Bkz. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, 2003, 6. bölüm.

cağı 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.

İ.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. Keyfî olsun olmasın, kuralın doğasının 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.

M.E.: Buna benzer bir düşünce Amerikalı dilbilimci Steven Pinker ile çalışma arkadaşı psikolog Paul Bloom tarafından önerildi.[32] İnsanların hangi gelenekleri ya da kuralları bulup kabul ettiği hakkında gerçekten kafa yorarsak, 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

[32] Pinker ve Bloom, "Natural language and natural selection", 1990.

dilbilgisi yapısının anlamdan yoksun olmadığını ve bu yapıların insanların dünya hakkındaki kanılarına uyduğunu gösteren deneysel bulgulara ulaşılacağından eminiz. Keyfî ortaya çıkmış az sayıdaki dilbilgisi yapısı, sırf insanlar bunları kullanmaya başladı ve bunlar da insanlar tarafından anlaşıldı diye yerleşmiş olsa bile, *tüm* dilbilgisi öğelerinin anlamdan yoksun olduğuna inanmak abartılıdır.

İ.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 bağlantısının 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.: Senin de çok iyi bildiğin gibi, bir şeyin neden evrimleşmediğini sormak, uygun bir soru değildir! Ancak bizim düşüncemizi merak ediyorsan, "düşman" sınıfı dilbilgisinde kendine yer bulmadı, çünkü her zaman farklı bir şekilde, yani ses tonuyla ve sesin perdesiyle gösterildi. Bu yüzden bir de dilbilgisiyle göstermek gereksiz olacaktı.

İ.M.: Bence sizin duruşunuz ile Chomskyciler arasında pek bir fark yok. İki taraf da mevcut yatkınlıkların dil öğrenmeyi kolaylaştırdığını kabul ediyor. Sadece siz buna dil 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 "dil organından" bahseder. Bunu kabul edemeyiz, her ne kadar Chomsky gibi biz de aşırı uçta duran işlevselcilerin 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 incelikli 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 öbekler 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 diğeri de Chomsky'nin biçimsel ve işlevsiz ED görüşüdür. Bizim yeğlediğimiz kuram Dor ve Jablonka'nın kuramıdır, yani dilbilgisini özgün işleviyle tanımlamaya dayanan kuramın arkasındayız.

İ.M.: Bu durumda, beyinde yinelemeye izin veren, yaratıcı nitelikte ve farklı bölgeler arasında iletişim sağlayan DDY ya da bunun gibi genel bir hesaplama 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 yinelemenin 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 olursun. Dedikodu ile yineleme 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 duyu-motor 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. Bunları uyarlamak zorundaydı, özellikle de kavramsal sisteme. Böyle olsaydı, kurallar tamamen soyut veya anlamdan yoksun olamazdı.

İ.M.: Etkileşimlerden doğan kurallar görüşü sanki sizi işlevselcilere 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 işlevselcilerin dilin evrimi konusundaki çok amaçlı bilişsel araçlara dayanan açıklamasını kabul etmiyorsunuz; onlara göre dilin özgüllüğü büyük insan beyninin evrimine has niteliklerin ve ses çıkaran mekanizmanın anatomisinin, konuşmayla ilgili kısıtlamaların, genel öğrenme mekanizmalarının sonucunda ortaya çıkmıştır. İşlevselcilerin kurduğu mantıkta neyin yanlış olduğunu anlayamıyorum.

M.E.: Dilin eşsiz dilbilgisel düzenliliklerini, öğrenilmesindeki 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. İşlevselcilerin genel savlarını kabul ediyoruz, fakat hayatın başında dili bu kadar kolay öğrenip kullanabilmemizi yeterince açıklayamadıklarını düşünüyoruz. Bize kalırsa, bunu açıklarken temel evrensel kavramlarla ilgili kuralları öğrenme yeteneğinin, kısmen genetik asimilasyona uğradığından bahsetmek gerekir.

İ.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 yüzündendir. Bizce dil evrimi böyle gerçekleşmiş olmalı.

İ.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* dilbilgisel düzenliliklerin 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.

İ.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 çalışma 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 | Evrimleşen Lamarckçılık: Bilinçli Tahminin Evrimi

Bu bölüme ulaşan okurların kalıtımın sadece DNA'dan oluşmadığına ikna olduklarını umuyoruz. Bilgi nesilden nesile, 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.[1]

Kimi biyologlar evrimin bu "Lamarckçı" tarafını kabullenmekte çok güçlük çeker. Onlara göre varyasyonların bir amaç doğrultusunda ortaya çıkmasından teleoloji kokusu gelmektedir. Sanki Tanrı'nın eli arka kapıdan süzülüp 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, uyarlanımsal varyasyonları yaratan ve aktaran kalıtım sistemlerinin *zaten var olduklarını* farz ettik. Bu varsayımla evrime daha başlangıçta gizemli bir zekâyı sinsice yerleştirmiş olabilir miyiz? Eğer Tanrı'nın elinin bu işe ka-

[1] Önceki bölümlerde, betimlediğimiz sistemlerin evrimsel kökenlerini bilhassa anlatmadık, fakat yazına bol bol atıfta bulunduk. Dolayısıyla burada yalnızca kökenle alakalı fikirleri açıkça kapsayan çalışmaya atıfta bulunuyoruz.
Dokuz yılın ardından: 2005'ten beri epigenetik kalıtım sistemlerinin evrimi hakkında pek çok araştırma ve münazara yapıldı, özellikle RNA aracılığıyla susturmanın kökenleri hakkında (örneğin bkz. Cerutti ve Casas-Mollano, 2006; Shabalina ve Koonin, 2008; Berezikov, 2011; Tarver ve arkadaşları, 2012). Başlıca evrimsel geçişlerde çeşitli kalıtım sistemlerinin rollerinden Jablonka ve Lamb'ta (2006) bahsediliyor. Dil evrimini teşvik eden koşullar hakkındaki bazı yeni fikirler 11. Bölümde sıralanıyor.

rışmadığına yönelik en ufak bir şüphe kalmasın istiyorsak, bu akıllı sistemlerin nasıl ortaya çıktığını açıklamak gerekir.

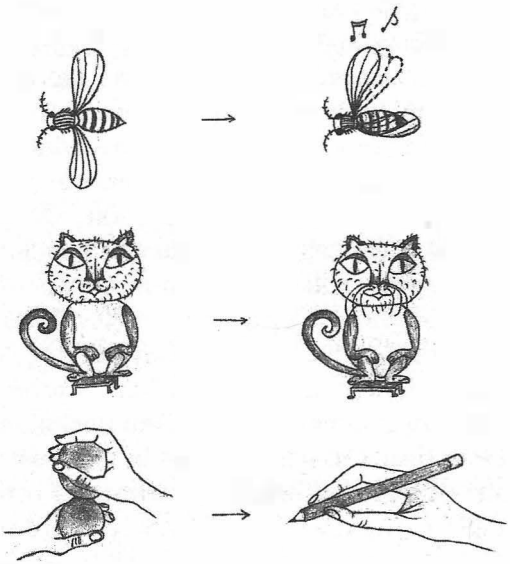
Evrime direktifli öğeler katan sistemlerin kökenlerine bakmadan önce savlarımızın çoğunun temelinde bulunan, evrimsel biyolojinin eski, yerleşik bir parçasına değinmeliyiz. Çoğu yeni uyarlanım başlangıçta farklı işlevler için seçilime uğrayan karakterlerin yan ürünleri veya değişime uğramış halleri olarak 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 işitme aygıtı olarak evrimleştiler. Başta belirli bir işlev için seçilime uğrayan yapı çok farklı bir işleve kavuşacak şekilde evrimleşmiştir.[2]

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 yapmakta ve kamuflajda da payları vardır. İlaveten bazı tüyler duyu organı işlevine de sahiptir. Belli bir memelinin burnundaki "bıyık" dokunmaya karşı çok hassas kıllar olarak evrimleşmiştir. Bu örneği, işlevlerin evrimsel değişimiyle ve çeşitliliğiyle ilgili başka örnekleri Şekil 9.1'de gösterdik, önümüzdeki kısımlarda benzer değişimlerin farklı kalıtım sistemlerinin evrimine nasıl katkı yaptığını anlatacağız.

YORUMLAYICI MUTASYONLARIN KÖKENİ VE GENETİĞİ

Hayatın kökeni hakkında çok şey yazılmıştır. Bir zamanlar metafizik sorunu olarak görülen bu konu artık bilimsel bir statü de kazan-

[2] 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.



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.

mıştır. 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.[3] Biz burada doğal seçilimin olasılıkla büyük bir paya sahip olduğu karmaşık kimyasal ve biyokimyasal evrim süreci sayesinde DNA'nın kalıtım malzemesine

[3] 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.

dönüşmesiyle başlamak istiyoruz. Doğal seçilim bu molekülün düzenini ve eylemlerini etkiliyordu; bir aşamada da 3. Bölüm'de "yorumlayıcı mutasyon" olarak adlandırdığımız öğeleri 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 uyarlanım 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 uyarlanımsal bir 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.[4] Tüm bakım ve onarıma rağmen DNA'daki hasar, kopyalama sürecini askıya aldıracak kadar ciddiyse, bu sorunu tanıyan bir protein harekete geçer ve bu protein SOS genlerinin kontrol bölgelerine bağlı olup genlerin faaliyete 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.[5] Radman,

[4] SOS sistemi için bkz. Alberts ve diğ., *Hücrenin Moleküler Biyolojisi,* 2002 [2008], 5. bölüm.

[5] Radman'ın görüşleri için bkz. Radman, "Enzymes of evolutionary change", 1999;

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 uyarlanımsal 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 şekilde yüksek tutulmaktadır. 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

Taddei ve diğ., "Genetic variability and adaptation to stress", 1997; Radman ve diğ., "Evolution of evolvability", 1999.

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.[6]

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" ve öngörülü gibi görüntü veren etkilere sahip yorumlayıcı mutasyon sistemlerinin başlangıçta kazara ortaya çıkmış ham 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 kalıtım sistemlerinden bahsettik. Hepsinin ortak noktası DNA niteliği taşımayan bilgiyi, anne hücreden yavru hücrelere aktarabilmeleri ve tetiklenen değişimlerin kalıtımını sağlayacak yollar sunmalarıdır. Bu EKS'ler

[6] Genomun farklı bölgelerinde mutasyon hızlarının evrimi ve küresel genom baskısına yönelik tepkisi için bkz. Moxon ve Wills, "DNA microsatellites: agents of evolution?", 1999.

çokhücreli organizmaların gelişiminde kilit rol oynar. 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 görünse de, gerçekten çok eski sistemlerdir. Bu doğruysa, kökenlerini ve evrimini anlamak için onların kadim tekhücrelilerdeki rolünü sorgulamalıyız. Bu hücrelerin epigenetik durumlarını yavru hücrelere aktarmasının 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.[7] 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 önemi olduğuna inanıyoruz. 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 birçok değişim döngüsüne katlanır, çoğunlukla fizyolojileriyle ya da davranışlarıyla uyum gösterirler. Örneğin kış yaklaşırken birçok bitki yapraklarını döker, kimi hayvanlar kış uy-

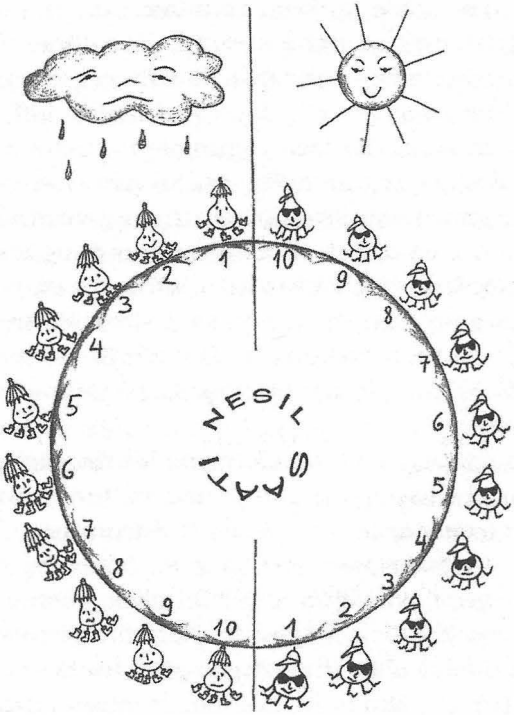
[7] Nanney "Microbiology, developmental genetics and evolution" (1960) adlı makalesinde düzensiz değişen çevre koşullarında epigenetik kalıtımın avantajlarını ortaya çıkarır. Bu tür koşullarda nesilden nesile geçen belleğin etkisi Jablonka ve diğ. tarafından "The adaptive advantage of phenotypic memory in changing environments" (1995) adlı yazılarında modellenmiştir.

kusuna yatar, memelilerin genellikle kürkleri kalınlaşır, bazen kuşlar göç yollarına düşer; ilkbahardaysa her şey eski haline döner. Bu fizyolojik ve davranışsal uyarlanımın aksine kısa ömürlü organizmalar döngünün her fazında birçok nesil meydana getirir, bunlarınki genetik bir uyarlanım 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 döngünün her fazında birkaç nesil (çok fazla değil) oluşturur. 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.[8] Bunun için, edinilen durumu 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 uyarlanımsal 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, uyarlanımsal 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

[8] Lachmann ve Jablonka "The inheritance of phenotypes: An adaptation to fluctuating environments" (1996) .



Şekil 9.2
Nesil saati. Düzenli olarak her on saatte bir değişen çevrede yaşayan ve saat başı bölünen tekhücreli canlı, on nesil boyunca uyarlanımsal durumunu devam ettirmesini sağlayan bir bellek evrimleştirir.

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 bu-

lundukça, gen faal halde kalacaktır. Bir nedenle 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 ürününün 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.[9] 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.

YAPISAL KALITIM

İkinci tip EKS üç boyutlu yapıları oluşturur ve bunları yavru hücrelere aktarır; bu EKS'nin kökeni ile başlangıçtaki faydasını da gö-

[9] Kauffman, *The Origin of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, 1993.

zümüzde 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 sahip bir yapıya kavuşma şansını nasıl artırdığını ya da azalttığını göstermiştir.[10] 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. 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 has-

[10] Liu ile Lindquist, "Oligopeptide-repeat expansions modulate 'protein-only' inheritance in yeast", 1999.

talığının ortaya çıkma 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 kabuk düzenlenişi gibi karmaşık kalıtsal yapıların evrimi sırasında seçilime uğrayan varyasyonların doğası, gizemini hâlâ büyük oranda koruyor, fakat Tom Cavalier-Smith karmaşık hücre zarlarının evrimi konusunda ilgi çekici bazı görüşler ortaya atmıştır.[11] Uygun koşullarda ve doğru yağ moleküllerinin 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 hücrelerin 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 on dokuzuncu 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 çıkmasının ya da yitirilmesinin yaşam tarihinde nadir rastlanan bir olay olduğuna inanır, ancak bu olay oluştuğunda önemi gerçekten çok büyüktür.

KROMATİN İŞARETLERİ

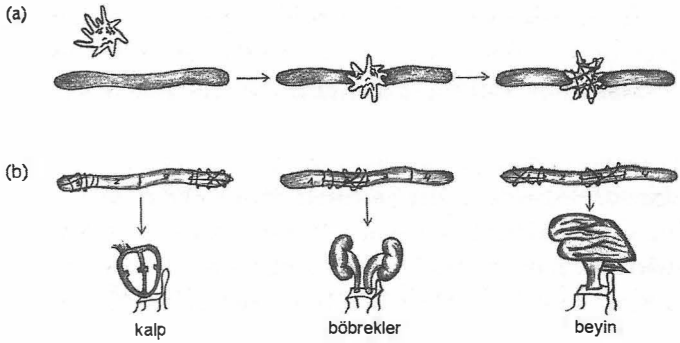
Şüphesiz ki kromatin, hücresel bilginin saklanıp iletilmesinde büyük bir rol oynar, fakat çevresel ve gelişimsel etkilere yanıt verip bu yanıtla ilgili bilgiyi yavru hücrelere aktaran bir sistem olarak nasıl evrimleştiğini tahmin etmek hiç kolay değildir. Histonlar ile diğer

[11] Cavalier-Smith, "The membranome and membrane heredity in development and evolution", 2004.

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 söylenmiştir.[12] 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 gibi hareket eder. Bu bağışıklık sisteminde hücreler yabancı DNA parçalarını saptayıp etkisiz hale getirirler. Bu sisteme ihtiyaç duyulur, çünkü virüsler hücreyi istila ettiğinde konakçı hücrenin kaynaklarından faydalanarak çoğalırlar, bazen de virüs DNA'sının kopyaları konakçının genomuna yerleşir. Bu gerçekleşirse, yabancı DNA'nın birkaç kopyasına ulaşabilen konakçı 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 DNA'ya bağlanıp transkripsiyona mani olurlar. Yabancı ve serseri diziler böylece susturulur, bir terslik olmadığı sürece de çevrelerine daha fazla zarar veremezler.

[12] Bestor, "DNA methylation: Evolution of a bacterial immune function into a regulator of gene expression and genome structure in higher eukaryotes", 1990; Yoder ve diğ., "Cytosine methylation and the ecology of intragenomic parasites", 1997.



Şekil 9.3
Savunma ile düzenlemede metilleme.
(a) Yabancı genetik öğe (örneğin virüs) hücreye girer (sol) ve DNA'sı ev sahibinin genomuna yerleşir (ortada), fakat hücrenin evrimleşmiş savunma sistemi (sağ virüsün DNA'sını metilleyerek (zincirlenmiş öğe) susturur.
(b) Normalde metilleme sistemi, çeşitli dokularda istenmeyen genleri susturmak için kullanılır.

Hücre soyu hayatta kalacaksa istenmeyen DNA dizilerini yoklamak 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 anlatımının 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.

Metilleme sisteminin hücre savunmasının bir parçası olarak ortaya çıktığını söyleyen görüşün sorunu, gözlenen birçok olgunun açıklanmamış olmasıdır. Histonlar aracılığıyla kromatinin yeniden biçimlendirilmesi ya da düzenleyici proteinlerin bağlanması gibi etkenler genleri kapattıktan sonra metillemeli susturma mekanizmasının sahne almasını açıklamıyor. Sanki metillemeli susturma

mekanizması mevcut durumun oluşmasını sağlamak yerine sadece kalıcı hale getirerek devamını sağlıyor.[13] 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. Örneğin nematod solucanı *Caenorhabditis elegans* türünde metillenmiş baz yoktur ve meyve sineği *Drosophila*'da 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 almış olmasını daha muhtemel buluyoruz.[14]

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 yolları otostopla aşan proteinler, yeni proteinlerin orada meydana getirdiği kümenin özünü oluşturdular ve böylece anne kromozomdaki aynı kromatin yapısının meydana

[13] Mutskov ile Felsenfeld, "Silencing of transgene transcription precedes methylation of promoter DNA and histone H3 lysine 9", 2004.

[14] Farklı canlı sınıflarında metillenmenin dağılımını temel alan Regev ve diğ. "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 onunla 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.

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 de bunu yapar. 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 çeşitlenmeyle yakından ilgili olmalı. İşaretlerin ancak küçük bir kısmı kalıtımla aktarılabildiği için, sonraki nesillere aktarılan "inatçı" işaretleri hangi DNA dizilerinin taşıyabileceğini sormalıyız.[15] Günümüzdeki canlılarda işaretlerin inatçılığı, CG nükleotitlerinin yoğunluğu ve çeşitli kısa tekrar dizilerinin sayısı gibi DNA özellikleriyle bağlantılıdır. 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. Genomun bağışıklık sistemi niteliğiyle evrimleşmiş olabileceğinden zaten bah-

[15] "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 diğ. 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.

setmiştik (bkz. 4. Bölüm), fakat burada aynı görüşü tekrar anlatacağız. Bu sistemde çift iplikli RNA yapıları parçalanır, 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 öğeleri 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 evrimleşmiş olabileceği öne sürülmüştür.[16] 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 de eski düzenleyici görevleri olduğundan şüpheleniyoruz. Birçok biyolog evrimin ilk dönemlerinde, DNA'nın bilgi taşıyıcısı olarak öncü görevi üstlenmesinden önce, yaşamın RNA merkezli olduğuna inanmaktadır.[17] 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.

[16] 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.

[17] Varlığı DNA'nın öncesine uzanan RNA dünyası hakkında bkz. Maynard Smith ve Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution,* 1995, 5. bölüm.

Bu söylediğimiz çok belirsizdir, spekülasyona açıktır ve hiçbir bulguya da dayanmaz. Biyologların RNAi sisteminin nasıl çalıştığını henüz pek bilmeyişi 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 hakkındaki bilgiye, araştırmacılar, bitki ile hayvan hücrelerinin genlerine ya da gen anlatımına müdahale etmeye çalışırken, bu sistemlerin "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 etkinliklerine mani olmak için evrimleştiğini varsaymak kolay oldu. Fakat savunma görevi bu sistemlerin önemli bir görevi olsa bile, savunma bunların ilk 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 mümkün.[18]

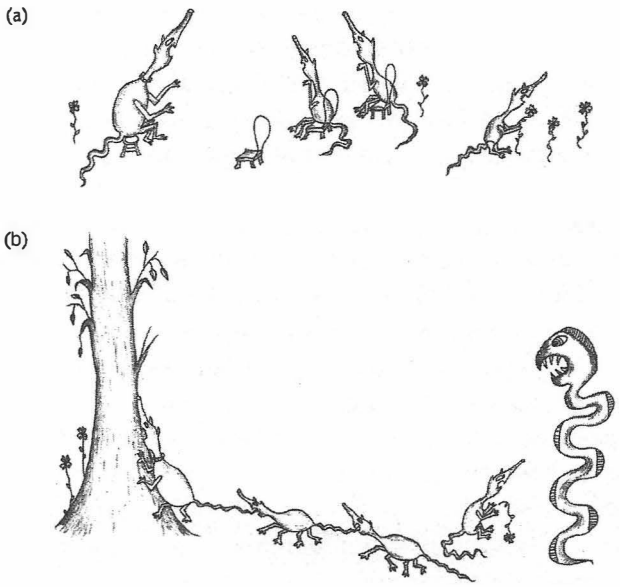
Yumurta, dışkı, memeli sütü vesairedeki davranış etkileyici maddeler aracılığıyla aktarılan bilginin türü ya da miktarı hakkında gerçekten hiç fikrimiz yok; çünkü bu bilgi akışı yolları çok az incelenmiştir. Davranış etkileyici maddelerin aktarımı sandığımızdan daha yaygın olabilir; çünkü doğal seçilim, kısa zaman sonra yavruların içinde yaşayacakları dünya hakkında "ileri seviye bilgi" almasını kesinlikle destekler. Bunun gibi bir sistemin nasıl evrimleşebileceğini hayal etmek zor değil. 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 izlerini 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 aktarımının güvenilir bir rotasına dönüşebilir.

5. Bölüm'de bireyler arasında bilgi aktarımını sağlayan çeşitli toplumsal öğrenme tiplerini 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, toy hayvanın benzer davranışı kazanıp uygulaması veya aynı tercihlere uymasıdır. Genelde deneyimli hayvan davranışlarıyla toy hayvanın ilgisini kendi çevresinde daha önce fark etmediği şeylere çeker. Daha sonra toy 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

[18] Farklı şartlardaki toplumsal öğrenmenin kökeni ve evrimi için bkz. Avital ve Jablonka, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, 2000, 9. bölüm.



Şekil 9.4
Toplumsal dikkatin 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.

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 öğrenebilir. Çocukken hangimize başka insanların yaptıklarını izlemek yerine kendi işimizle ilgilenirsek daha iyi olacağı söylenmedi ki? Yavruların başka bireylerin eylemlerine dikkat kesilmesinin ne anlamı var? Bunu yapmanın bir faydasını görüyorlar mı?

Elbette faydalıdır. Sırf asosyal (sosyal olmayan) öğrenmeyi kullanmakla ilgili iki sorun var. 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 iyi-

dir, 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? 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, ana 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 her toplum düzeninde, eski neslin bazı alışkanlıkları muhtemelen gençlere geçer. Bazen de alışkanlıklar birçok nesil 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 toy 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 gruplardaki 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 bilişi 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. Bu ekip dil eğitimi verilen şempanzelerle çalışıyordu.[19]

Yakın akrabalarımız olan şempanzelerin iki türü vardır, bayağı şempanzeler ile pigme şempanze de denen 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 bayağı şempanzelerde 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 homoseksüel ilişkiler yaşarlar. Cinselliğin bonobo toplumunda çok önemli bir rolü olduğu açıktır; arkadaşlıkları pekiştirip çatışmaları dindirmeye yarar.[20]

Sue Savage-Rumbaugh, insan kültürüne, insan konuşmasına ve dil simgelerine maruz kalıp laboratuvarlarda büyümüş bonobo yavrularının, bilinçli bir şekilde simgelerle anlaşıp iletişim kurabildiğini fark etti. Başka bir deyişle, dil kullanmayı öğrenmişlerdi. Yavruların insanlara ait simgesel kültüre *maruz kaldığını* 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 incelikli yetenekler edindiklerini kazara keşfetmişti.

Simgeleri anlayıp bunlarla haberleşme yeteneğini kendiliğinden

[19] Savage-Rumbaugh ve Lewin, *Kanzi: The Ape at the Brink of the Human Mind,* 1994; Savage-Rumbaugh ve diğ., *Apes, Language, and the Human Mind,* 1998.

[20] Bonoboların hayatı ve biyolojisi De Waal ile Lanting'in *Bonobo: The Forgotten Ape* (1997) kitabında sevgiyle betimlenir ve çizimlerle anlatılır.

açıkça gösteren ilk bonobo, Kanzi adında bir erkek yavruydu. Temel becerileri yaşı altı buçuk ayla iki buçuk yıl arasındayken edindi. 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 yollarının 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. Fakat 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 görünebilir, ancak simgeleri kullandığı su götürmez, ayrıca karmaşık cümleleri anlamak için gerekli olan söz dizimi gibi kuralları uygulayabiliyordu. Bunları, Chomsky'nin ileri sürdüğü türde bir dil 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 hakkında 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 eden toplumsal kuralların olduğunu gösteriyor. Yani simgesel iletişimin evrimleşmesi için gereken tüm başlangıç koşulları hazır gibi görülüyor. Bununla birlikte, doğal koşullarda yaşayan bonobolarda simgesel dil sisteminin gelişmediği görülüyor. Kapalı tutuldukları şartlarda bu tür bir sistemi öğrenebilmeleriyse, eksik olan nedir sorusunu akla getiriyor. İnsansılarda simgesel sistemin evrimini başlatan neydi?[21]

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 çığ etkisi yarattığında hemfikirdir. Bu durum onları yeni iletişim yolları bulmaları yönünde zorladı. Bununla ilgili ikinci koşul anatomiyle 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 çıkacağı 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 yolundaki diğer

[21] 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.



Şekil 9.5
Okumayı öğrenmek.

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 etme 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 var 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 evrimin 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.

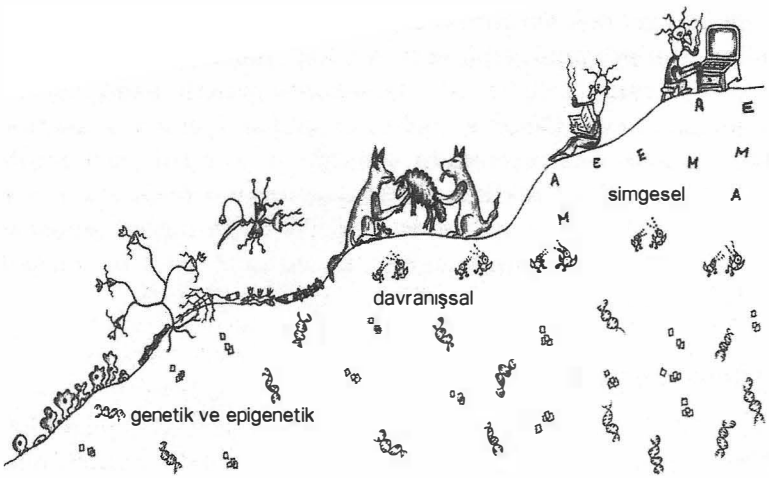
EVRİM DAĞINDA GEÇİŞLER

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 uyarlanımdan 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.[22] Yeni bir bilgi aktarım yolu eklenip de farklı evrim kapasitesine sahip canlı türleri ortaya çıktıkça, mevcut kalıtım sistemlerinin rolü ve önemi değişti.

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 barındı-

[22] Biyolojik örgütlenmenin 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 diğ., "'Lamarckian' mechanisms in darwinian evolution", 1998.



Şekil 9.6
Evrim dağı. Yukarılara doğru çıktıkça yeni organizma tiplerinin kullandığı yeni kalıtım sistemlerine rastlıyoruz.

ran DNA bilgi sistemi meydana geldi. Daha sonra ökaryotik 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 yollarla 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; insan-

larda 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. Meselenin 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) prokaryotlardan ökaryotlara; 5) eşeysiz klonlardan eşeyli topluluklara; 6) tekhücreli ökaryotlardan farklılaşmış hücrelere sahip çokhücreli organizmalara (bitkiler, mantarlar, hayvanlar); 7) yalnız bireylerden kolonilere ve toplumsal 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 derecelerle 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, ne-

redeyse 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

İ.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. 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, dolayısıyla 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.[23] Seçilim süreci bunlarda protein işaretlemesi ve kararlı durum sistemleri gibi alternatif bellek sistemlerini öne çıkarmıştır.

İ.M.: Mantıklı. Şimdi de kafamı kurcalayan o genel meseleden bahsedeyim. Acaba organizmalar evrimsel değişim gerçekleştirecek bir yetenek evrimleştirdi mi? Bu bölümde, kimi insanların, koşullar

[23] Farklı omurgasız sınıflarının gelişimde hücre belleği ve dokuların devamlılığı için metillenme seviyelerinin önemiyle ilgili veriler için bkz. Regev ve diğ., "The role of DNA methylation in invertebrates: Developmental regulation or genome defense?", 1998.

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 evrimleşme kapasitesine yönelik uyarlanımlar 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.[24] 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 ima eder. 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.

İ.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 yapısı-

[24] 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 tanımlamıştı.

nın sahip olduğu belirli bir özellik evrimi hızlandırdığı için evrimleştiğini varsaymak fazlasıyla kolaydır. Örneğin genom damgalaması memelilerin eşeyli üremesini mümkün kılan etkili bir yoldur. Partenogenezin (bakirelerin doğurması) önüne geçer, çünkü normal gelişim için hem anneden hem de babadan gelen genomların damgalanmasına gerek duyuyorsan cinsiyeti bir kenara bırakamazsın. Evrim sahnesinde eşeyli soyların partenogenez yapan soylardan daha uzun kalmasından ötürü (cinsellik seçilebilir bir varyasyon yaratır ve değişim için daha çok imkân sağlar) damgalamanın eşeysiz üremeye dönüşü engellemek üzere evrimleştiğini, yoksa türün yok olabileceğini öne sürebilirsin. Bununla birlikte, bu özelliğin damgalamanın bir işlevi niteliğinde evrimleşmesini pek olası görmüyoruz.[25] Yine de kazara ortaya çıkmış bu etki önemlidir ve evrimleşebilmeyi korur. Evrimsel değişimi körüklüyor gibi görünen bu sistemlerin çoğunun, bunu yapmak üzere ortaya çıkmış uyarlanımlar olmadığını sanıyoruz. 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 uyarlanımların seçilmemiş yan ürünleri olarak kalırlar.

İ.M.: Fakat baskıyla tetiklenen varyasyonları yaratan sistemlerin seçiliminin lehine ya da aleyhine karşı doğrudan bulgular kesinlikle elde edilebilir. Yapılmış hiçbir deney yok mu?

M.E.: Çok bilgilendirici olan birkaç deney var. Örneğin Fransız bilimcilerden oluşan bir ekibin yaptığı çarpıcı çalışmada dünyanın farklı bölgelerinden toplanan birbirinden farklı yüzlerce *E. coli* soyunun mutasyon hızları karşılaştırıldı.[26] Bazıları havadan, bazıları

[25] 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.

[26] Bjedov ve diğ., "Stress-induced mutagenesis in bacteria", 2003. SOS sistemlerini içeren mutasyon sistemlerinin evrimi hızlandırma potansiyellerine yönelik deneyler için bkz. McKenzie ve diğ., "The SOS response regulates adaptive mutation", 2000; Yeiser ve diğ., "SOS-induced DNA polymerases enhance long-term survival

topraktan, bazıları sudan, bazıları hayvan dışkısından vesaire 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 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.

İ.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 işlevsel Hsp90 üreten bir soy yaratıp (belki de bakterilere baskıyla harekete geçen, fazladan Hsp90 geni vererek) baskı şartlarında normal hücrelerle aralarındaki rekabete bakmak olabilir. Benzer şekilde, [PSI$^+$] prion yapısını oluşturan soylar ile oluşturamayanları alıp baskı yaratan ve değişken bir ortamda nesiller boyunca aralarındaki rekabetin gidişatını seyretmek bilgilendirici olabilir.[27] Varyasyonları gün

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 diğ. ise "Prokaryote and eukaryote evolvability" (2003) adlı makalelerinde, evrimleşebilmeyle ilgili ilginç bir tartışma sunar, özellikle de hem prokaryotlar hem de ökaryotlardaki baskıyla tetiklenen tepkilerden bahsederler.

[27] Eaglestone ve diğ. "Translation termination efficiency can be regulated in *Saccharomyces cerevisiae* by environmental stress through a prion-mediated mechanism"

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.[28]

İ.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 uyarlanımsal 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.[29]

İ.M.: Bir dakika, orada durun! Yabani hayvanları evcilleştirmek ve onlardan döl almak bu hayvanların üzerinde 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.[30] Birkaç birey alışık olmadıkları koşullarda yaşamak

(1999) adlı makalelerinde baskı koşullarında prion varyantı [PSI⁺] molekülüne sahip maya hücrelerinin nispeten yüksek bir çoğalma hızı olduğunu gösterirler.

[28] 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 uyarlanımlar çıktığı sürece, prion oluşturma yeteneğine sahip maya soylarının seçilimde avantajlı olacağını gösterir.

[29] 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.

[30] Türleşmede baskı unsurlarının rolüne dair tartışmalar için bkz. Hoffman ve Parsons, *Extreme Environmental Change and Evolution*, 1997; Jablonka ve Lamb,

zorunda oldukları yeni bir bölgeye gelirse, 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 uyarlanımların 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 gidişatında 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 uyarlanımsal evrimde ve türleşmede çoğunlukla büyük öneme sahip olmuştur.

İ.M.: Kimsenin elinde türleşmeyi doğrudan gösteren bulgular olmadığını söyleyeceğinizi bilsem de, elinizde hiç bulgu olmaması şanssızlık. EKS'lerin kökeni 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 alır. 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 kalıtı-

Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension, 1995, 9. bölüm.

mını 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 arasında etkileşimler içerdiği fikrini akla getiriyor; şimdi elimizde olsalar bu sistemlerin genetik bazlı olduğunu söyleyemeyiz.

İ.M.: Ortaya koyduğunuz sebeplerden ilki benim için yeterliydi! Şimdi de toplumsal sistemlerde anlamadığım bir şeyi sormak istiyorum. Toplumsal öğrenmenin 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 sarmalı) 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 daima toplumsal sistemlerin evrimini başlattığını iddia etmiyoruz.

İ.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 dille 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:[31]

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. 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 görünüyor, 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 anlayamadığını, dolayısıyla ne yaparlarsa yapsınlar dil konuşmadıklarını söyleyen *a priori* görüşün genel savı bilimde işe yaramaz. Kanıtlama yükünün bunu eleştirenlerin omuzunda olduğunu düşünüyoruz.

İ.M.: O halde bana bonobo'ların, muhtemelen diğer büyük kuyruksuz maymunların da simgeleri anlayacak zekâya nasıl ulaştığını anlatabilirsiniz. Bu, doğada asla yapmadıkları bir şeydir. Belki de büyük evrimsel sıçrama simge kullanan insanlarla simgeleri kullanmayan kuyruksuz maymunlar arasında değil, simgeleri anlama ve bunlarla haberleşme potansiyeline sahip büyük kuyruksuz maymunlar ile hayvanlar dünyasının bu yetenekten yoksun geri kalanı arasındadır.

[31] Savage-Rumbaugh ve Rumbaugh, "The emergence of language" (1993).

M.E.: Öne sürdüğümüz gibi, büyük kuyruksuz maymunların sofistike toplumsal ve ekolojik zekâları, kontrollü iletişim işaretleri üreten uygun bir sistem ve kültürel evrimle 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 İngilizceyi anlayabilir.

İ.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 koydu, fakat bu açıklama günümüz hücrelerinde gördüğümüz

kromozomların evrimini açıklayacak kadar ileri gitmiyor.[32] Genleri bitiştirmeye devam edersen, sonunda çok uzun 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.

İ.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?[33]

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 seçenek mevcuttur, kimileri ters yönde gider, karmaşıktan (yani çokhücreliler) basite (tekhücre) doğru, kimi yollar da her türlü yöne dallanır. Fakat, çoğu insanın da fark ettiği gibi, evrim yoluna mümkün olan en basit başlangıçtan girersen, bazı soylarda karmaşıklığın artması

[32] Kromozomların kökeniyle ilgili görüşleri için bkz. Maynard Smith ile Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, 1995, s. 114.

[33] Nitecki tarafından *Evolutionary Progress* (1988) adlı bir kitapta toparlanan makaleler evrimsel ilerlemenin felsefi, tarihî, biyolojik yönleri hakkında faydalı tartışmalar sunar.

kaçınılmazdır. Yine de, bunun nerede, ne zaman ve nasıl gerçekleşeceği, ne tür bir karmaşıklık yaratacağı henüz belirlenmekten çok uzak. 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 incelikliğinin birikerek artmasının evrimine ilgi duyduğumuz için özür dilememiz gerektiğini sanmıyoruz.

İ.M.: Son bir genel soru o zaman: kökenleri ne olursa olsun, Lamarckçı sistemler dediğiniz genetik olmayan sistemlerinizin evrimi, aynı zamanda evrimin evrimiyle alakalıdır, öyle değil mi?

M.E.: Evet. Bu kalıtım sistemleri Lamarckçı özellikleriyle birlikte ortaya çıktığından 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 mesajının ne olduğunu düşünüyorsan, bunu özetleyerek işe başlaman faydalı olacaktır. Bunu biz de başlangıç noktası olarak kabul etmeliyiz.

10 | Son Bir Söyleşi*

İ.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 öğeler 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 evrimleştirme-

* *Dokuz yılın ardından*: 11. Bölüm'ün tamamı, bu bölümün uzantısı olarak okunabilir, fakat 11. Bölüm, burada bahsetmediğimiz ya da gelecekteki olasılıklar olarak bahsettiğimiz hususları da kapsıyor. 2005'ten beri en belirgin gelişmelerden bazıları, yeni disiplinlerin büyümesidir, mesela tıbbî epigenetikte etraflı araştırma programının önemli bir parçası haline gelen epigenetik epidemiyoloji, kamuoyunun çok dikkatini çeken heyecan verici bir alan olan davranışsal epigenetik; geleneksel popülasyon genetikçileri hâlâ kuşkuyla karşılıyor olsa da büyüyen ekolojik epigenetik. Evrimsel epigenetik hâlâ yerli yerine oturma mücadelesi veriyor, fakat epigenetik popülasyon modellerine yakın zamanda duyulan ilgi, evrim kuramının gerekli ve hoş karşılanan bir uzantısıdır. Bu bölümde, kalıtımın tüm boyutlarını betimleyen bir model bulmanın imkânsız olabileceğini söylerken yanıldığımızı memnuniyetle kabul ediyoruz: Helanterä ve Uller (2010) ile Day ve Bonduriansky (2011), Price denkleminin, tüm kalıtım sistemleri için birleştirici bir çerçeve olduğunu farkedip göstermişlerdir (gerçi bu denkleme, farklı kalıtsal bileşenler için ayrı terimler yerleştirilmelidir).

2005'ten beri önemli bir gelişme, yetişkin fare hücrelerinin, dört ana transkripsiyon faktörünü şifreleyen genlerin yerleştirilmesi sayesinde epigenetik olarak programlanıp kök hücre haline geldiğinin keşfedilmesidir (Takashi ve Yamanaka, 2006). Shinya Yamanaka'nın 2012'de Nobel Tıp Ödülünü almasını sağlayan bu keşif, klonlamanın olası tatbikî kullanımlarını genişletiyor.

İnsan genomundaki tüm düzenleyici etkenleri ve bölgeleri tespit etmeyi hedefleyen ENCODE projesinin, genom ve epigenom kavramımızı nasıl değiştirdiğine, kalıtıma dair sistemler görüşümüzü nasıl perçinlediğine 11. Bölüm'de işaret ediyoruz.

sidir. 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 öğeler 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 öğeler 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 geçişin ya da türleşme-

nin başlaması gibi evrimsel değişimler için başka açıklama seçeneklerinin mümkün olmasıdır. Fakat en büyük ilgiyi sizin Darvincilik yorumunuzda sözü edilen, evrimsel değişimin dinamikleriyle ilgili içerimler çekiyor. Bu yorum evrimin çok hızlı olabileceğini ima ediyor, çünkü tetiklenen bir değişim çoğunlukla tekrar tekrar ortaya çıkar ve birçok bireyde aynı anda oluşur; bu tür bir değişim büyük ihtimalle uyarlanımsal bir öneme de sahiptir, çünkü zaten evrimleşmiş bir esneklikten gelmektedir. Seçilim olmasa bile, evrimleşmiş esneklik ağırlığını evrim lehine koyacaktır, çünkü tetiklenen varyasyonlar gelişigüzel değildir. Gördüğüm kadarıyla, yine de benimsediğiniz Darvincilik yorumunun en önemli içerimlerinden 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.

İ.M.: Güzel. O halde bazı genel maddelere döneyim. Dört boyutlu görüşünüzün beni özellikle ilgilendiren üç yönü var. Ben basit bir insanım; bu yaklaşımın tıpta, tarımda ve çevrede, yani insanları ilgilendiren meselelerde ne gibi farklar yaratacağını duymak isterdim. Biyolojinin dışında kalan dünya için içerimlerinden birazını dile getirdiniz, fakat hepsini benim için toparlamanızı istiyorum. Felsefeyi severim, bu yüzden de görüş açınızın biyoloji düşüncesini 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 sorularda 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, hepsi-

nin körlemesine gerçekleşen bir kopyalama süreciyle aktarılmadığını kabul etmeye de hazırlar. Öne çıkan nokta bunun Lamarckçılık anlamına gelmesidir, yani mesele evrimsel süreçleri yorumlama şeklimizde yarattığı değişikliktir. Gelişimin ve öğrenmenin, varyasyonların yaratılıp aktarılmasına etkisi varsa, evrimsel değişimin nedenlerini anlamak için bunların nasıl işlediğini bilmemiz gerekiyor; ama birçok biyolog bu durumu fark etme konusunda isteksiz davranmakta. Bütün kalıtsal varyasyonların aslında hata olan ya da hataymış gibi muamele gören şeylerden kaynaklandığını varsaymak mümkün olduğu sürece, evrimsel uyarlanımlara şeklini veren varyasyonların kökeni, konuyla ilgisiz olarak değerlendirilip görmezden gelinebildi. Uyarlanım 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. Uyarlanımı anlamak için, varyasyonların yaratılmasındaki ve aktarımındaki direktifli süreçler ile bunların seçilimle etkileşimi de incelenmeli. Kimi biyologlar bunu kabul etmekte zorlanıyor.

İ.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 etkileği için– proteinlerin üretimi ve bunların yer aldığı etkileşimlerin meydana gelmesi (bunun üst seviyesindeki bütün örgütlenişlerin oluşumu da), kalıtım ve evrim düşüncesi genlere indirgenmektedir. Bu soru yüzünden adeta bir mantra okur gibi, DNA dizisindeki 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 sebeple 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.

İ.M.: Biyolog olmadığım için belki bu hastalığa dirençliyim! Ama aklımda dört boyut görüşünüze karşı daha ilginç bir itiraz var. 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 öğedir; 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 canlı işleyen organizmalardaki örgütlenme seviyelerini birbirlerinden ayıramazsın. Fakat farklı örgütlenme 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.

İ.M.: Karşılaştığınız diğer itirazlar nelerdir?

M.E.: İkincisi nispeten epigenetik kalıtım sistemlerine özgüdür. Birçok insan epigenetik kalıtımın, evrim ve kalıtım düşüncesini anlamak bakımından önemsiz olduğunu, kalıtsal epigenetik varyasyonların büyük morfolojik etkilerinin bulunmadığını iddia ederler.

İ.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.: Dolaysız bulgulara 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 başladı. 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 çalışıyor, biz de onların büyük miktarda varyasyon bulacağına ikna olmuş durumdayız. Rastlantısal ve tetiklenmiş birçok epimu-

tasyonun muhtemelen sadece kısa ömürlü bir etkisi 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.

İ.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 maceraya 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.

İ.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 mutasyonları gösteren 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."

İ.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 Darwin'in Darvinciliğine inanılmaması 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 terimlerle ifade edilen genel ama önemli kavramlardan koparmış oluyorsun. Kimi eleştirmenlerin "Lamarckçılık" olarak nitelemeye değer bulduğu Lamarckçılığın özgün bir yorumuna göre vücuttaki olaylar üreme hücrelerindeki DNA'yı doğrudan uyarlanımsal bir şekilde etkiler. Bu, August Weismann'ın tutumuydu (her ne kadar DNA'dan haberi olmasa ve onun yerine "belirleyiciler" dese de), günümüzde de filozof David Hull aynı tutumu 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 katılmaz. İster genetik, ister epigenetik ister 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. Bizce Lamarck

[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.

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 sürmez. Kalıtsal uyarlanımsal 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.

İ.M.: Bunun olacağına hiç de emin değilim. Dil çok güçlü bir araçtır. Duruşunuzu "Lamarckçı" hatta "Darvinci-Lamarckçı" olarak belirleyerek kendinize 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 özgün kuramlarıyla pek ilgisi yok, hatta yirminci 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 bı-

rakmamızı 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.

İ.M.: Buna katılmıyorum. Bence davanıza zarar veren bir terminoloji kullanmakta ısrar ediyorsunuz. Fakat seçiminiz kafanızı 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?

İ.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.[2] Benzer endişeler Eva Kisdi ve Eva Jablonka'yı epigenetik kalıtımın etkilerinin nasıl ölçülebileceğini düşünmeye itti.[3]

[2] Feldman ve Laland "Gene-culture coevolutionary theory" (1996).

[3] Tal ve diğ. (2010), Kisdi ile Jablonka'nın, epigenetik kalıtıma atfedebilecek kalıtsal

İ.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.[4] 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 kullanılmak, yani mahsul rekoltesi, süt üretimi vesaire gibi şeyleri incelemek üzere ortaya çıktı, 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, ana 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 varyasyonların 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 husus ise akrabalar arasındaki yakın bağ yüzünden bir özelliğin kalıtılabilirliği

varyasyon bileşenini tahmin etmek için önerdikleri yöntemi betimliyor.

[4] Kalıtılabilirliğin ve bunun sınırlarının basit, makul bir anlatımı, özellikle de IQ meselesini ele alan bir tartışma için bkz. Rose ve diğ., *Not In Our Genes: Biology, Ideology and Human Nature,* 1984, 5. bölüm.

yüksekse, bu, insanların aynı, hatta benzer olduğu anlamına gelmez! Ana babalar ve çocuklarda ölçülebilir kişilik özelliği değerleri yakından ilgili olabilir, yine de çok farklıdır, çünkü her çocuk, ölçümde ana babasının ortalamasının on puan üstündedir. Fakat %40 ila %50 oranındaki kalıtılabilirlik iddialarına geri dönelim.

Çoğu vakada, 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.

İ.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 içerimlerini 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.

EKS'lere gelince, önemlerinin anlaşılmaya başlandığı birkaç tıp

alanını zaten saydık.[5] Öncelikle, birçok kanser türünün, metillenme şablonu ile kromatin yapısının kimi özelliklerindeki değişimler gibi hücrelerin kalıtsal epigenetik tadilatlarıyla 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.

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

[5] İnsan hastalıklarında kalıtsal epigenetik kusurların önemi için bkz. Holliday, "The inheritance of epigenetic defects", 1987 tarafından gösterilir. Kanserin epigenetik yönü için bkz. Verma ve diğ., *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.

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 müdahalesi 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.

İ.M.: Beslenmenin nesilden nesile geçen etkileri hakkında söylediklerniz 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.[6] 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. Fareler ve sıçanların kullanıldığı çalışmalardan sonraki nesillere bakmamız gerektiği fikri çıkabilir, her ne kadar şu an için

[6] 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 diğ., "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. Daha geç çalışmaların kaynakçası için bakınız notlar 28-34, 4. bölüm.

bu zor olsa da. Atasal epigenetik durumunun 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 çalışmalarda ne tür olgulara bakılması gerektiğiyle de ilgileniyorlar.

Epigenetik kalıtımın diğer tıbbi yönleri üzerine de yapılmış çok sayıda çalışma var. İnsanlar kanserin epigenetiğini sıkı bir şekilde araştırıyor; prion hastalıkları daha önceki deli dana hastalığı çalışmalarından daha yoğun bir şekilde ele alınıyor; tahmin edeceğin üzere, RNAi'e yönelik yoğun bir araştırma yürütülüyor, çünkü bu işte ilaç şirketlerinin çıkarı var.[7] 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.

İ.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 çevrenin etkisiyle tetiklenebileceği için, bu tetikleyici etkilerden faydalanan tarım uygulamalarını devreye sokup, böylece "epigenetik mühendisli-

[7] RNAi teknolojisinin tıptaki potansiyel kullanımı ve RNAi'ye artan ticari ilgi için bkz. Check, "RNA to the rescue?", 2003.

ği" 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 aşılması 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.[8]

İ.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 tartışmalara kulak vermesini sağlamalıyız. 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

[8] Klonlanmış embriyolarda sorunlu gelişime yol açan epigenetik programlama hataları için bkz. Solter, "Mammalian cloning: Advances and limitations", 2000; Rhind ve diğ., "Human cloning: Can it be made safe?", 2003.

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.

İ.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 yabani 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 geçmesinin sebeplerinden biri olabilir.

İ.M.: Şimdi ekoloji alanına temas ettiniz, o halde söyleyin bana, görüşünüzün bu alandaki en bariz içerimleri 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 örnekleri dildir ve kuşların ötüş lehçeleridir. Bunların öğrenilmesi gerekir, başka bireyler tarafından öğrenilmesi için de alıştırma yapılması zorunludur. Rastlantıyla ya da insanların zalimliği ve sapkınlığı yüzünden çocuklar dille hiç karşılaşmadan gençlik yıllarına ulaşırsa, dili asla doğru düzgün öğrenemezler. Dil konuşan normal bir toplumda, dil üzerinden iletişimin devam etmesi için normal bir gelişime ihtiyaç vardır.[9] 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

[9] 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.

şempanzelerin fındık kabuğu kırma geleneği devam edemez. Benzer olarak, ortama rekabetçi yeni bir tür girerse, kuşların ana 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.

İ.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.[10] 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.

İ.M.: Belki de hayvanların, bitkilerin tohumlarını, embriyolarını, DNA'larını dondurmalı ve ekolojik açıdan daha mantıklı, güzel bir gelecekte kullanmak üzere saklamalıyız. Tabii 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 dondu-

[10] Simbiyozun evrimdeki rolüyle ilgili görüşleri için bkz. Margulis, *Ortakyaşam Gezegeni: Evrime Yeni Bir Bakış*, 1998 [2001].

ramazsın; bunlar kullanımla yaşatılıp aktarılır, yani bu toplulukları bileşen parçalarından tekrar inşa edemezsin. Bir tarih, o tarihi taşıyan toplulukla birlikte yok olmuştur.

İ.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 avunmaya 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.[11] Bu örnekleri çoğaltmak mümkün. Cahiliz, bir de inanılmaz kibirliyiz. Ekosistemleri benzeri görülmemiş bir şekilde yok ediyoruz, yaptığımızın sonuçlarını önceden göremiyoruz bile.

İ.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 ne yapacaklarını genlerinin söylemesini umarak doğal ortamlarına öylece bırakıvermek çoğunlukla işe yaramaz. Ölürler. Doğaya kazandırma çalışmalarının başarısı için, hayvanat bahçeleri ve doğal

[11] Paskalya adasındaki felaket için bkz. Daily, "Developing a scientific basis for managing Earth's life support systems", 1999.

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 bilmiyor olabiliriz.[12]

İ.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.[13] 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

[12] 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.

[13] Gaia hipotezini sahibinden dinlemek için bkz. Lovelock, *The Ages of Gaia: A Biography of Our Living Earth*, 2. basım, 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.

küresel sistemin kendisini nasıl örgütlediği sorusunu vurgulamış oldu. Bu soruya henüz uygun yanıtlar bulamadık.

İ.M.: Epigenetik kalıtımla ilgili çalışmalarda çevreye dair bu endişeler güdülüyor mu? Gaia ya da küçük ölçekli ekoloji topluluklarıyla ilgili düşünceler 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 biyotik 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 içerimleri o kadar bariz ki gittikçe daha fazla insan bu konu üzerinde çalışır oldu. Ekolojiyle ilgili içerimleriyse 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.

İ.M.: Korkarım ki zamanımız yetmeyebilir. Karamsarlığımı hoş görün, fakat inanılmaz derecede safsınız. 2. Bölüm'de, dünyanın sağ-

lık sorunlarını çözmeyi gerçekten dert edinseydik, o zaman herkese yiyecek, temiz su, temiz hava vermenin sorunların çoğunu çözeceğini söylemiştiniz, üstelik o kadar pahalıya gelmeyecekti. Richard Lewontin bunu yıllardır söylüyor. Genetiğin (kendi alanı) hem tarımda hem de adli tıpta politik ve ekonomik çıkarlara, kimi toplumsal önyargılara uyacak şekilde uygulandığına dikkat çekti.[14] Çoğu sermaye grubunun, hatta kesinlikle çoğu hükümetin ve büyük şirketlerin çıkarları arasında dünyanın fakir halklarının durumunu iyileştirmek yok. 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 fazla hassasiyet 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.

İ.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.

İ.M.: Biyologların katkısının o kadar da harika olduğunu sanmam: bir yanda sosyobiyoloji, bir yanda memcilik. Pek iştah açıcı bir öğün değil!

[14] 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.

M.E.: Bir alanın diğerini etkilemesi kaçınılmaz bir durum. Sosyal bilimler ile biyolojinin arasındaki sınırlar yıkılıyor. İnsanlar toplumsal evrimin de biyolojik evrimin de tek başına incelenemeyeceğinin farkındadır.

İ.M.: Bu sadece geçici bir kültürel akım olabilir, on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında Darvincilik ve diğer evrimci düşünceler insanları biyolojik ve toplumsal devamlılık konusunda düşünmeye ittiğindeki gibi.[15] Herbert Spencer, evrimleşen evrenle ilgili harika ve birleştirici görüşünü ortaya koymuştu. Bu görüş bugün okuduğum bir çok şeyden daha incelikli, her ne kadar kimi korkunç ırksal, cinsel ve sınıfsal önyargılarla lekelenmiş olsa bile.[16]

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 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 sarmal, on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında olduğu gibi günümüzde de evrim görüşüne olan ilginin tekrar canlandığı bir noktadadır, o zamanlar Spencer bu görüşün hitabet sanatında en yetenekli avukatıydı.

İ.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. 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

[15] On dokuzuncu yüzyıl evrim temelli dünya görüşleri Bowler tarafından *Evolution: The History of an Idea* (1989) adlı eserinde anlatılır.

[16] Spencer'ın görüşleriyse *First Principles* (1862) kitabında bulunabilir.

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 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.[17]

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.[18] Gen merkezli ve gelişimi içermeyen evrim görüşüne yönelttikleri eleştirilere katılıyoruz, ulaştıkları sonuçların birçoğunu

[17] 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.

[18] 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 diğ.'lerinin editörlüğünü yaptığı *Cycles of Contingency* (2001) ise GSK'nın farklı yönlerini anlatıp eleştiren makaleler içerir.

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.[19] Bununla birlikte genetik olmayan kalıtımı yadsıdığı için hatalı olduğunu düşünüyoruz, kültürel değişimle ilgili duruşuna da katılmıyoruz; Lewotin kültürel değişim için öne sürülen evrimsel mantığın uygun olmadığına inanıyor. Ayrıca Gould'un gelişimsel ve tarihsel kısıtlamalara atfettiği önemi kabul ediyoruz,[20] 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.

İ.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

[19] 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).

[20] Gould ise duruşunu *The Structure of Evolutionary Theory* (2002) adlı kitabında bütünüyle anlatır.

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 altsistemlere 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.

İ.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.

İ.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.[21] 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; fa-

[21] Sterelny ve arkadaşları (1996).

kat 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 eşlemenin 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.

İ.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 matrisini 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 mı?

M.E.: Eşleyicinin ve aracın yerini alabilecek seçenekler mevcuttur. Senin de bildiğin gibi, eşleyiciler yerine "kalıtsal çeşitlilik gösteren özelliklere" odaklanmayı yeğliyoruz.[22] 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 ana baba ile yavrular arasında maddesel bir örtüşme içerir; ana

[22] 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.

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 örgütleniş seviyelerindeki varyasyonları hesaba katmayı mümkün kılarken, evrimde seçici ve direktifli süreçlerin herhangi bir karışımına olanak verir.[23]

İ.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; Britanyalı Conrad Waddington ve Sovyetler Birliği'nden İvan Schmalhausen gibi biyologlar bunu elli yıl önce tartışıyorlardı, yine de 1990'ların ortasından itibaren gelişim esnekliğine duyulan ilgi yeniden gündeme geldi.[24]

[23] 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 "ana 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 (Griesemer ile kişisel iletişim, 2003).

[24] 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*,

Kısa zaman önce çıkan *Developmental Plasticity and Evolution* [Gelişimsel Esneklik ve Evrim] adlı önemli kitabında Mary Jane West-Eberhard, esnekliğin uyarlanımsal 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; bu bizim dört boyutlu kalıtım bağlamında ifade ettiğimiz bir şeydir. West-Eberhard'ın çözümlemesi, gelişimin evrimleşmiş esnekliğinin büyük bir genetik değişim olmadan uyarlanımsal 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 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.

İ.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.[25] Elbette niş inşası canlıların yer aldığı,

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.

[25] Odling-Smee ve diğ., *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution* (2003)

onları etkileyen inşa süreçlerinden sadece biridir. Ayrıca gelişim yollarının, hayvanların sosyal nişlerinin parçası olan tercihleri ile yeteneklerinin yaratılması ile döllerinde yenilenmesi de hesaba katılmalıdır. Yeniden yaratma işleminde rastladığımız birbirine bağımlı tüm bu süreçlerin evrimsel içerimleri 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 değişim 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 görür.

İ.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. Popülasyon genetikçileri bunu uzun süredir başarıyla yapıyor. 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, 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;

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.

tanımlayıcı modeller, bilgisayar simülasyonları ve klasik popülasyon 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 uygalamaya dönük içerimleri bu aşamada biçimsel modellerden çok daha önemlidir.

İ.M.: Yine de modellerin karmaşık sistemlerin anlaşılması için mutlaka gerekli olduğunu düşünüyorum. Odaklanılmış soruları sorabilmeniz için onlara ihtiyaç var; yani modellemenin yapılabilmesiyle ilgili iyimserliğinizde umarım haklısınızdır. Bununla birlikte kafamdaki son konuya geçmek istiyorum, yani görüşlerinizin ahlaki içerimlerine 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; insanı bezdirecek 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 içerimleri 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 duygularıyla 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 bildiğimizi sandığımız şeyle uygulanan ahlak anlayışı arasında ilişki olduğu için, bilimcilerin toplumsal bir sorumluluğu vardır.

İ.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 haberdarlardı, 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.

İ.M.: O halde görüşlerinizin ahlaki içerimleri nelerdir?

M.E.: Kalıtım ve evrim için farklı yaklaşımları 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 düşüncelere dair halkın izlenimidir. 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. Kalıtıma ve evrime dair 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![26]

[26] Pinker'ın çok satan kitabı *Boş Sayfa* (2002, [2010]) sosyobiyolojinin kaba versiyonunun 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

İ.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 uğurda, 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 uyarlanımın tezahürü olarak yorumluyorlar. Thornhill ve Palmer'ın *A Natural History of Rape* [Tecavüzün Doğal Tarihi] adlı kitapları bu tarzın önde gelen örneklerinden biridir. 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 gereksiz, ortada bu tür bir evrimi iddia edecek bulgu kırıntısı yok.[27] Bunlar sadece öylesine anlatılan hikâyelerdir.

İ.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

indirirken, bunların insan davranışlarının evrimindeki etkilerini görmezden gelir.

[27] Antropologlar, evrim biyologları, felsefeciler, sosyologlar ve psikologların Thornhill ile Palmer'ın görüşlerine eleştirel tepkileri için bkz. Travis, *Evolution, Gender, and Rape*, 2003.

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 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 epey rağbet görüyor.

İ.M.: Peki, neden bu kadar revaçta? Ne tür ihtiyaçları tatmin ediyorlar? Belki yansıttıkları dünya görüşü hakkında bir ipucu elde edebiliriz.

M.E.: Muhtemelen bunun tek bir yanıtı yok. Belki klasik fizikteki 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 ve genlerin rehberlik gücü. Romantizm ve bilimselliğin bu tuhaf kombinasyonu birçok sosyobiyoloğun evrim hikâyesinde kendine yer bulmaktadır. Belki de bu yüzden insanlar, insan davranışlarının genlere dayanan açıklamalarını böylesine cazip buluyor.

İ.M.: Genleri hem kader hem de büyülü olarak görüp insan doğasının bilimsel kilidi olarak kabul etmek, sanki daha önce söylediğiniz "gen falcılığı" 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 köpanı yakalamak için nasıl çaba sarf ettiklerini hatırlarsınız:[28]

> Yüksüklerle aramak, titizcene aramak
> Avlayıvermek onu çatallarla, umutla
> Demiryolu hissesi ile gözdağı vermek
> Ve büyülemek onu, gülüşlerle, sabunla

[28] Lewis Carroll, *Köpan Avı*, 1876 [Barış Pirhasan çevirisi, 1991], 5. Bölüm ile 8. Bölüm'ün sonu.

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!..

Gazeteleri okurken bazen bugünün umutlu bilimcilerinin de bir Böğhörk bulacağını hissediyorum. Birçok moleküler biyoloji projesi için ana motivasyonları paraymış gibi görünüyor; 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 bunca moleküler biyoloğun biyoteknoloji endüstrisiyle 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 çıkarlardan ya da dogmalardan daha güçlüdür.

İ.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 yaptı-

ğımız 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 koyuyor. 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."[29]

[29] 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."

IV

DOKUZ YILIN ARDINDAN

On dokuzuncu yüzyılda yaşamış İngiliz şair Rochester Baronu John Wilmot'a göre,

> Doğanın kanunu değişim madem,
> Hiç değişmemektir tuhaf olan.[1]

Bu kelimeler evrimle ilgili düşüncelere, evrim kuramlarına ya da genel olarak bilime uygunmuş gibi görünüyor. Bilim yerinde saymaz. Bu kitabın ilk üç kısmının yazılması üstünden geçen dokuz yılda biyolojide muazzam bir değişim oldu. Daha fazla bilgi edinildi, taze fikirler ileri sürüldü, kimi eski görüşler canlandırıldı. Yeni keşiflerin ve düşünme usulündeki değişikliklerin pek çoğu, bu kitapta savunduğumuz dört boyut görüşü açısından içerimler barındırıyor.

Amerika Bilimin İlerlemesi Cemiyeti'nin 2012 yılı için belirlediği en üst on bilimsel başarı arasında ENCODE (DNA Öğeleri Ansiklopedisi) projesi de vardı. Bu büyük projeye bütün dünyadan 442 araştırmacı, 32 kurum katıldı. Projenin amacı, insan genomundaki tüm işlevsel unsurları tespit etmekti. Neredeyse on yıllık çalışmanın ardından ilk bulgular Eylül 2012'de otuzu aşkın, birbirini tamamlayan eş zamanlı yayında bildirildi.[2] Sonuçlar, insan genomunun "çöp" DNA'yla dolu olduğunu söyleyen eski inanışın aksine, genomun yüzde seksenden fazlasının işlevi olduğunu gösteriyordu. Gen faaliyetini etkileyen proteinlerin bağlanabileceği yüz binlerce DNA bölgesi, proteine çevrilmeyen RNA'ların üretildiği binlerce bölge, farklı

[1] Rochester'ın *A Dialogue between Strephon and Daphne* adlı şiirinde, alıntılanan mısralar Strefon'un ağzından dökülür. Strefon, bu sözlerin, Dafne'yi ilelebet sevemeyişini açıklamakta yeterli olduğuna inanır.

[2] Temel sonuçlar, Eylül 2012'de çeşitli dergilerde eşgüdümlü bir dizi makalede yayımlandı. Programın ayrıntıları ENCODE projesi konsorsiyumunda (2012) ve http://www.nature.com/encode/#/thread internet adresinde veriliyor. Bu internet sitesi, sonuçları betimleyen makalelere bağlantı sunuyor. Çalışmanın kısa bir özeti ve ilk bulgulardan bazıları için bakınız Pennisi (2012).

şekillerde metillenen ya da tadil edilmiş histonların farklı tipleriyle ilişkili binlerce bölge daha mevcut. Dolayısıyla ENCODE projesinin bulguları, genomun çok karmaşık bir sistem olduğu, tek bir genetik ya da epigenetik öğenin fenotipteki etkilerinin büyük oranda, içinde bulunduğu etkileşim ağları tarafından belirlendiği görüşünü güçlendirdi. Özelliklerin gelişimine genetik ve epigenetik katkılar, bir bütün olarak görülüp anlaşılması gereken bir sistemin parçalarıdır.

Bakış açısındaki bu değişiklik, moleküler biyolojiye has değil. Günümüzde biyolojinin pek çok alanında daha bütünleşik, gelişim sürecine dayalı bir görüş benimseniyor. Sistemin tek tek bileşenlerine dikkat kesilmek yerine, bileşenlerin etkileşimlerinden doğan örgütlenişe, ortak niteliklere odaklanılıyor. Disiplinler arası sınırlar aşılıyor, ekoloji ile davranışı gelişim biyolojisiyle, hücre biyolojisiyle bütünleştiren davranışsal epigenetik, ekolojik epigenetik ve kültürel epigenetik gibi alanlar büyüyor. Kalıtım ile evrimin dört boyutu, üçüncü kısımda ileri sürdüğümüzden daha da dolaşık hale geliyor.

Yararlanılan yeni bilgiler ve çerçeveler, evrimci düşünceyi değiştiriyor. Genler ile fenotip arasındaki boşluk doldurudukça, genetik varyasyon ile fenotipik varyasyon arasında dolambaçsız bir eşleşme varsaymanın ya da tüm varyasyonların rasgele yaratıldığını kabul etmenin ya da evrimde tek önemli seçilim tipinin, üreyen varlıklar arasındaki seçilim olduğuna inanmanın anlamını yitirdiği açıklığa kavuşuyor. Evrim biyologları esneklikle ilgili sorunlarla, gelişim süreçlerinin yeni fenotipler yaratma usulleriyle, fenotip varyasyonunu ve uyarlanırlığını mümkün kılan özelliklerin evrimiyle daha fazla ilgileniyor. Canlı örgütlenişinin yüksek seviyelerinde, organizmalar ile çevreleri arasındaki karmaşık münasebet, evrim kuramlarına dahil edilmiştir. Organizmaların, kendi çevrelerini tadil ettikleri, çevre tarafından tadil edildikleri, üstelik hem organizmada hem çevrede bu tür kimi değişikliklerin ileriki nesillere aktarıldığı anlaşıldı. Artık çevre, seçilimin durağan bir etkeni kefesine konamaz. Dahası, "bitki" ya da "hayvan" dediğimiz canlıların aslında birlikte gelişip evrimleşen bütünleşik bir tür topluluğu olduğu anlaşıldıkça, biyologlar, bireylik ve seçilimin hedefi konularında görüşlerini gözden geçirmek zorunda kalıyor.

Hayatın belli alanlarında değişmezlik bir erdem olabilir, fakat görüşler âleminde, değişim normaldir, arzulanır da. Bu, evrimle ilgili görüşler açısından kesinlikle geçerli. Önümüzdeki bölüm, evrimle ilgili görüşlerimizi ve başkalarının görüşlerini değiştiren yeni keşiflerin, yeni düşünce usullerinin bazılarını sıralıyor.

11 | Gelişen Evrim

İ.M.: *Evrimin Dört Boyutu*'nun basımının üzerinden dokuz yıl geçmiş. Bu arada neler olup bittiğini merak ediyorum. Gelişimsel-evrimsel yaklaşımınız onay gördü mü? Daha önemlisi, yeni veriler, yeni fikirler görüşlerinizi etkiledi mi? Baştan başlayıp konuyla ilgili gelişmeleri bölüm bölüm anlatırsanız herkesin kolayına gelir. Bu fırsattan yararlanıp, dokuz yıl önce münazaralarınızda, savlarınızda eksik kalmış olan kimi boşlukları doldurmaya davet ediyorum sizi. Peki, en baştan başlayalım, müsaadenizle, birinci bölümde sunmuş olduğumuz evrim düşüncesi tarihçesine dair anlayışınızda hiç değişiklik oldu mu diye sorayım. Ardından, geleceğin tarihçileri son dokuz yılı sizce nasıl görecek, bilmek istiyorum. Sizce evrim biyolojisinin en önemli gelişmesi olarak neyi saptayacaklar?

M.E.: Son sorunu yanıtladığımızda göreceksin ki kitabı bölüm bölüm ele almak, yeni çalışmaların tümünü sunmanın en iyi yolu değil. Yine de 1 Bölüm'de anlatmış olduğumuz tarihsel arkaplan hakkında bir şeyler söyleyerek işe koyulalım. 2009 yılı, evrimci görüşlerle ilgilenen insanlar açısından büyüleyici ve yorucu bir yıldı; çünkü Darwin'in doğumunun iki yüzüncü, *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanışının yüz ellinci yılı anıldı. Bütün dünyada toplantılar yapıldı, Darwin'in eserinin veçheleri ve tesiri teşrih edildi, incelendi.[1] Darvinci evrim hakkında önde gelen dergiler anma sayıları çıkardı, bir dolu makale ve kitap yayımlandı.[2] Buna ilaveten, çok daha az ilgi çekmiş olsa da, 2009, evrimci düşünce tarihinde başka bir kilometre taşının da anma yılıydı; Lamarck'ın *Zoologie philosophique* kitabının yayımlanışının iki yüzüncü yılıydı. Anma yıllarının çakışması

[1] Darwin'i anma yılının başlıca kutlaması Temmuz 2009'da Cambridge Üniversitesi'nde yapıldı. Darwin bu üniversitede lisans öğrencisi olarak okumuştur. Altı günlük Darwin Festivali, oyunlarla, müzikle, şiirle, sanatla ve biyoloji kadar edebiyat, felsefe, teoloji konulu seminerlerle Darwin'in düşünce tarihindeki yerini teslim eder.

[2] Britanya'nın önde gelen haftalık bilim dergisi *Nature*'ın özel evrim sayısı 12 Şubat 2009'da çıktı (cilt 457, sayı no. 7231); bunun muadili Amerikan *Science* dergisi, 6 Şubat'ta türleşmeye odaklanan bir sayı çıkardı (cilt 323, sayı no. 5915).

sonucunda Lamarck'ın görüşleri ve etkisi olağandan çok daha fazla ilgi gördü. Bu iki yüzüncü anma yılını kutlamak üzere tertiplenen bir çalıştayda görevliydik. Önde gelen biyologlar, tarihçiler ve felsefeciler bir araya toplanıp Lamarck'ın yaşamının, çalışmalarının, mirasının çeşitli veçhelerini tartıştı.[3] Çalıştay sonucunda *The Transformations of Lamarckism* [Lamarkçılığın Dönüşümleri] adlı kitap basıldı. Katılımcıların kaleme aldığı denemelerden ve bazı münazaraların özetinden meydana geliyor. Lamarck'ın fikirlerini, itibarını, etkisini ele alan tarihçilerin çözümlemeleri, ders kitaplarındaki açıklamaların, Lamarck'ın yaşamını ve çalışmalarını nasıl da çarpıttığını göz önüne seriyor. Konunun uzmanı olmayanların yazılarında Lamarck'ı, edinilmiş karakterlerin kalıtımını temel alan yeni ama ikna gücünden yoksun bir evrim kuramı geliştirmiş yalnız bir şahsiyet olarak tasvir eden mitlerin aksine, Lamarck, henüz hayattayken ve sonrasında da uzun yıllar boyunca Fransa'da ve Avrupa'nın geri kalanında büyük bilimsel itibara sahipti. Lamarck'ın dönüşüm kuramının çeşitli bileşenleri, ki bazı bileşenler o daha çalışmasına başlamadan önce günceldi, on dokuzuncu ve yirminci yüzyıllarda başka biyologların evrim kuramlarıyla bütünleştirildi. *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanışından sonra, evrim kuramcıları, Darwin'in de Lamarck'ın da görüşlerinden çeşitli oranlarda faydalandı. Örneğin, varyasyonların gelişiminde çevreye (bunu Lamarck vurguluyordu) ve çevrenin seçilimdeki rolüne (bunu Darwin vurguluyordu) biçilen önem, bilimciden bilimciye, ayrıca bünyesinde çalıştıkları bilimsel, kültürel geleneklere göre değişiyordu.[4] Modern Sentez döneminde bile evrimle ilgili görüşler farklı ülkelerde farklıydı. Kimi yerlerde gelişim veçheleri daha fazla ilgi görüyordu.[5]

Anma yılı sırasında sunulmuş akademik çalışmalar misali yeni çalışmalar, birinci bölümde kabataslak anlattığımız evrim görüşleri tarihinde değişiklik yapmayı gerektirmez. Gelgelelim bu çalışmalar, bizim tasvirimizin kabataslak halini daha da göze sokuyor. Bölümü yeniden kaleme alıyor olsak, ilginç yeni çözümlemelerden bazıları-

[3] "Lamarckçılığın Dönüşümleri" başlıklı çalıştay İsrail'de Haziran 2009'da tertiplendi. Başlık, "dönüşümcülük" terimiyle oynuyor. Lamarck ve kimileri, ileride "evrim" adıyla tanınacak kavramı bu terimle anlatırdı. Çalıştay sonucunda S. Gissis ile E. Jablonka'nın derledikleri kitap (2001), aynı başlığa sahiptir.

[4] Gissis ve Jablonka (2011) kitabının 2.-9. bölümleri, Lamarck'tan, fikirlerinin kökeninden ve etkisinden bahsediyor.

[5] Modern Sentezin tarihyazımıyla ilgili eleştiriler ve ekler için bkz. Reif ve diğ. (2000), Cain (2009), Jablonka ve Lamb (2011), Gissi ve Jablonka (2011), bölümler 10-14.

nı hiç şüphesiz dahil etmek isterdik, özellikle de toplumsal, siyasi, evrimci görüşlerin arasındaki, içindeki etkileşimleri açığa çıkaran çözümlemeleri. Ama bu durumda, bölüm çok ama çok uzardı.

İkinci ve huzursuz edici sorun, geleceğin evrim biyolojisi tarihçilerinin gözünde, son dokuz yılın en önemli gelişmesinin ne olacağıydı. Bu soruya makul yanıt verebilmek için daha fazla zaman geçmesinin gerektiği oldukça açık. Şu an vereceğimiz her yanıt, bundan on yıl sonra vereceğimiz yanıttan farklı olmaya mahküm, üstelik geleceğin tarihçileri muhtemelen dikkatimize pek takılmamış konulara da değinecek. Yine de son yıllarda giderek daha fazla dikkat çekiyormuş gibi görünen ve yeni verilerin, evrim biyolojisinin vurgusunu değiştirdiği kimi alanlara işaret edebiliriz. Son dokuz yılda belirli eğilimler, 2005'e kıyasla belirginleşti.

Hiç şüphesiz taraflı olsak da, kalıtımın genetik dışı veçheleri bize kalırsa daha fazla ilgi çeker oldu. Tebliğlerin ve deneysel çalışmaların başlıklarında, özetlerinde "tetiklenmiş değişikliklerin nesilden nesile aktarımı", "edinilmiş karakterlerin kalıtımı", "Lamarckçı" ve "Lamarckçılık" gibi ifadeler, terimler sık sık boy gösteriyor ve artık içinde Lamarck geçen kelimeler, ürkek alıntılarla kuşatılmıyor.[6] Git gide daha fazla ilgi gören konulardan biri de farklı türlerin, yatay gen nakli ve melezlenme marifetiyle yeni genetik bilgi edinme usulüdür; dolayısıyla yaşamın evrimi için sunulan ağaç mecazının geçerliliği daha fazla sorgulanır oldu. Evrim biyologları, türler arasındaki simbiyoz (ortakyaşarlık) ilişkilerinin sayısına, önemine de tazelenmiş bir ilgi gösteriyor. Bu konulara ve başkalarına ileride yine değineceğiz. Fakat, uzun vadede, evrim görüşleri üzerinde en büyük etkiyi yaratacak gelişmenin, biyolojide sistemler düşüncesine geçiş olduğunu sanıyoruz.[7] Sistemler biyolojisi rağbet gören bir konu haline geldi. İş ilanlarında sistem biyologlarına büyük talep var, ayrıca bu terim bilimsel yazında bol bol boy gösteriyor. Peter Kohl ve çalışma arkadaşları 2010'da şunu yazdı:

> Yalnızca on yılda Sistem Biyolojisi bir fikir, daha doğrusu umutsuz bir fikirler kümesi olmaktan çıkıp araştırma ve ödenek bulma önceliklerinin başlıca özelliği haline geldi. Bütün dünyada Sistem Biyolo-

[6] Başlıklarında Lamarck kelimeleri kullanan makalelere örnekler için bakınız: Koonin ve Wolf (2009), Sano (2010).

[7] Denis Noble'ın (2006) *The Music of Life* kitabı, bütünleştirmeyi vurgulayan sistem biyolojisinin, neden biyolojideki indirgemeci yaklaşımları tamamlamak için gerekli olduğunu açıklar.

> jisinin çeşitli tatlarını işleyen enstitüler, bölümler, merkezler pıtrak gibi bitti. İnternette arama yapılsa, 2 milyondan fazla sonuç geliyor. PubMed'te, başlığında ya da özetinde "Systems Biology" kelimesini içeren 2.800 yayından yalnızca ikisi 2000 yılından önce basılmış ve yüzde doksandan fazlası son beş yılda yayımlanmış. (Kohl ve diğ., 2010, s. 25)

Bunca rağbet görmesine rağmen, sistem biyolojisini tanımlamak gerçekte oldukça zor; çünkü bu terim, farklı insanların gözünde farklı anlamlara geliyor. Peter Kohl ve çalışma arkadaşları, ayrı bir araştırma alanı olmaktan ziyade bunun bir biyoloji yaklaşımı olduğunda ısrarcı. Onların nazarında, "... Sistem Biyolojisi, biyolojik varlıkların parçalarının nasıl işlev görüp etkileşime girerek bütün olarak sistemin davranışına can verdiğini irdeliyor". Karmaşık görüngüleri, bunların tek tek bileşenlerinin işleyişini saptayıp çözümleyerek anlayamayacağımızı kabul etmek anlamına geliyor sistem biyolojisi; parçaların nasıl bir araya geldiğini, mekânda ve zamanda nasıl bütünleştiklerini, bütünleşmenin sonucunda bu parçaların özelliklerini nasıl değiştiğini de anlamamız gerekiyor. Tek tek yapı öğelerinin doğasından, faaliyetlerinden ziyade, beliren bu özelliklere ve bileşen ağlarının davranışına vurgu yapılıyor. İncelenen "sistem", bir hücre, doku, koca bir organizma ya da topluluk olabilir, fakat şimdiye dek sistem biyolojisinin ana odağı, hücre ağları üzerinde olmuştur; çünkü hücrelerin moleküler bileşenlerini tanımlayıp ölçmeye yarayan yeni tekniklerin ürettiği muazzam miktarda veri, bu bileşenlerin etkileşimine dair matematiksel modeller kurup sınama amacıyla kullanılabilir.

Her ne kadar "sistem biyolojisi" terimi yeni yeni göz önüne çıkıyor olsa da, sistem biyologlarının emrine amade güçlü moleküler, matematiksel araçlar, hesaplama vasıtaları yeni olsa da, temel yaklaşım yeni değildir. Etkileşim ağlarını anlamak, bileşenleri değiştirmenin bütünün davranışını nasıl etkilediğini anlamak, yirminci yüzyılın ortasında biyokimyacıların, fizyologların, ekologların benimsediği pek çok deneysel yaklaşımın özünü meydana getiriyordu. 2. Bölüm'de bahsetmiş olduğumuz Waddington'ın epigenetik arazisi, bunun sağlam bir örneğidir. Genlerin fenotipi etkileme usulüne dair tasvirinde, Waddington, karmaşık, gelişimsel bir etkileşim ağının işe dahil olması gerektiğini açıkça anlamıştı. Günümüzde Waddington haklı olarak sistem biyolojisinin kurucularından sayı-

lır.[8] Günümüzde kendilerine sistem biyoloğu demeseler de, bu yaklaşımla bağdaşan matematik modellerden, hesaplama araçlarından faydalanmasalar da, yakın geçmişe kıyasla çok daha fazla biyoloğun kendi konularının devingen, gelişimsel, bütünleyici veçheleriyle ilgilendiğini sanıyoruz. Dolayısıyla uzun vadede, geleceğin tarihçileri vurgudaki bu değişimi, mevcut dönemde evrim görüşlerindeki her türlü önemli değişikliğin anahtarı sayacaktır.

Biyolojinin onca farklı yanının bir araya gelme şekli, yeni gelişmeleri betimlerken bölüm bölüm ilerlemeyişimizin nedenlerinden biridir. Dört kalıtım boyutumuzu tek tek sırayla anlatıp nasıl etkileştiklerini ayrı bölümlerde ele almak artık anlamsız. Bunun yerine dört boyutun, genetik, epigenetik, davranışsal simgesel boyutların her birinin üzerinden geçeceğiz, bu esnada da ontogenez (bireyoluş) ve filogenez (soyoluş) sırasında birbirlerini nasıl etkilediklerine bakacağız. Sözümüzü daha genel noktalara değinerek bitireceğiz. Konuyu bu şekilde bölmek bile güç olacak; çünkü dört kalıtım sisteminin ardında yatan mekanizmalar epey örtüşüyor. Neredeyse her şey epigenetikle bağlantılı. Epigenetik, kalıtımın tüm boyutları ve kalıtım ile çevre arasında köprü kuruyor. Belki de gelecekte yirmi birinci yüzyılın başını inceleyen tarihçiler, başka bir yazımızda "epigenetik yöneliş" dediğimiz gelişmeyi, evrim düşüncelerinin bakış açısında kilit değişim sayacak.[9]

İ.M.: Bunu zaman gösterecek. Yeni çalışmaları anlatmak için öne sürdüğünüz düzen gözüme makul göründü, fakat umuyorum ki bu kez dört kalıtım arasındaki *tüm* etkileşimlere göz atarsınız. İnsanlar kitabınızda eksik bir bölüm olduğunu söylüyor: Üçüncü kısımda genetik ile epigenetik, genetik ile davranışlar, genetik ve simgesel sistem arasındaki etkileşimlere göz atıyorsunuz, ayrıca bir yere kadar davranışsal ve simgesel sistemler arasında köprü kuruyorsunuz, fakat epigenetik sistem ile davranışsal ve simgesel aktarımın etkileşimi hakkında tek söz söylemiyorsunuz. Belki şimdi bu konuda söyleyecek sözünüz vardır.

[8] Waddington'ın, ilk sistem biyologlarından biri olarak rolü, Edinburgh Üniversitesi'nde Sistemler Biyolojisi Merkezi'ne ev sahipliği yapması için inşa edilen yeni binaya C. H. Waddington ismi verildiğinde anlaşıldı.

[9] "Epigenetik yöneliş" lafını, "evrimin epigenetik yaklaşımlarının canlandırılması, genişletilmesi, ayrıntılandırılması" anlamında kullandık (Jablonka ve Lamb, 2010, s. 140). Epigenetik yönelişin kapsamına, genetik asimilasyonu, esnekliği, hücre belleğini, hücre kalıtımını içeren fenotip yönelimli süreçlere gösterilen tazelenmiş ilgiyi dahil ediyoruz.

M.E.: Aslında var. Bu alanda önemli yeni çalışmalar yapıldı ve bunlara değineceğiz. Fakat işe genetik boyutla başlayalım.

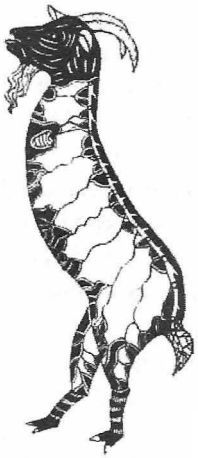
Altbölüm 1: Genetik Boyut

M.E.: Değineceğimiz ilk husus, genler, proteinler ve karakterler arasındaki, içindeki ilişkilerin, 2. Bölüm'de sunduğumuz çerçeveden çok daha karmaşık olmasıdır. Örneğin, tek tek bazları sokarak, silerek ya da tadil ederek RNA dizilerinin hem protein şifreleyen bölgelerini hem de protein şifrelemeyen bölgelerini değiştiren incelikli süreçler mevcut.[10] Transkripsiyon ile işlevsel proteinlerin imal edilişi arasında meydana gelen onca ve çeşit çeşit işlemin nasıl idare edildiği, sistem biyolojisinin ana odağı olmuştur. Hücre içinde bilgi işlenmesine dair görüşümüz uyarınca, devingen ağlar, pek çok düzenleyici geri bildirim etkileşimini içeriyor.

İkinci ve daha genel düzeyde, son dokuz yılda genler ile karakterler arasındaki ilişkiye gösterilen ilgi arttı, özellikle gelişim esnekliği konusunda, yani aynı genotipten türlü türlü fenotip üretilmesi meselesinde. Genomları özdeş olan hücreler, organizma içinde farklı hücre tiplerine can vermekle kalmaz, fenotipi farklı olan organizmalar da ortaya çıkarırlar. Waddington'ın genler ile karakterler arasındaki ilişkiye dair görüşünde (ikinci bölümde bahsetmiştik) merkezî konuma sahip gelişim esnekliği konusuna duyulan tazelenmiş ilgi, 2003'te Mary-Jane West-Eberhard'ın *Developmental Plasticity and Evolution* [Gelişim Esnekliği ve Evrim] adlı kitabının yayımlanmasının etkisi altında kaldı.[11] West-Eberhard'ın düşüncesinin merkezinde, fenotip, fenotipin gelişimi ve verdiği tepkiler yer alıyor. Bütün olarak organizmanın, içinde bulunduğu durumla başa çıkmak üzere kendini ayarlamasını mümkün kılan gelişim süreçlerini, "fenotip uyumu" diye adlandırır. Çoğunlukla buna, fenotipin bazı veçhelerinde bununla bağıntılı değişiklikler de dahildir. Biyolojik maddelerin mekanik esnekliği, kısmen örtüşen birden fazla düzenleyici unsurun varlığı, hücresel, fizyolojik ve davranışsal-gelişimsel sü-

[10] Mattick (2009), RNA tashihiyle ilgili bazı çalışmaları özetliyor, özellikle sinir sisteminde epigenetik bellekle ilintili kromatin tadilatlarıyla nasıl ilişkili olabileceğinden bahsediyor.

[11] West-Eberhard'ın kitabı, bu kitabın 2005 edisyonunun taslağını göndermeden kısa süre önce 2003'te yayımlandı, dolayısıyla o edisyonda, bunun ancak çok sınırlı veçhelerine değinebildik.



Şekil 11.1
Ressamın izlenimiyle iki bacaklı keçi.

reçlerin, ayarı yapılmış halleri sabitleme usulü gibi canlı organizmaların genel özellikleri sayesinde bu değişiklikler mümkün olur. West-Eberhard'ın verdiği örneklerden biri, genetik asimilasyon konusunda Waddington'ın verdiği devekuşu örneği gibi (7. Bölüm'e bakınız) muhtemelen simge haline gelecektir. Bu örnek, 1942'de Slijper'in betimlemiş olduğu iki bacaklı keçidir. Önbacaksız doğmuş bu keçi, yarı dik bir duruş benimsemişti, tıpkı kanguru gibi zıplayarak arka bacakları üzerinde hareket ediyordu (Şekil 11.1). Keçinin kaza sonucu erken ölümünün ardından, ölüm sonrası yapılan incelemede, iki ayaklı yaşam tarzıyla ilintili pek çok eşgüdümlü değişiklik görüldü. Arka bacak kemiklerinde, leğen kemiği yapılarında, omurga morfolojisinde, kaslarda değişiklikler mevcuttu. Bunların hepsi, keçinin doğuştan gelen bozukluğuna gösterilen uyarlanımsal fenotip uyumunun parçasıydı.

West-Eberhard, eğer esneklikleri sayesinde yerel koşullara fenotipleri uyum gösterebilen bir organizma popülasyonu varsa, en iyi "fenotip uyumcularının" hayatta kalıp üreme şansının en yüksek olacağını ileri sürer. Başarılı uyumun temeli kalıtsalsa (West-Eberhard, uyum gösterme yetisindeki kalıtsal varyasyonun genetik temelli olması gerektiğini varsayar), sonuçta yeni evrimsel uyarlanımlar ortaya çıkar. West-Eberhard buna "genetik uyum" der.

İ.M.: Lafınızı balla kesiyorum, fakat genetik uyum tam da Waddington'ın bahsettiği genetik asimilasyonla aynı. Yedinci, sekizinci, dokuzuncu bölümlerde bundan uzun uzadıya bahsettiniz.

Aralarında fark varsa, bu fark nedir?

M.E.: Şimdilik betimlediğimiz kadarıyla, West-Eberhard'ın uyarlanımların evrimi senaryosu, Waddington'ın genetik asimilasyon kavramına görünüşte benziyor, ama West-Eberhard'ın görüşleri, Waddington'ın görüşlerinin kapsamını uzatıp genişletiyor. Ancak, dört boyutlu kalıtım görüşümüz uyarınca West-Eberhard'ın yaklaşımının daha da genişetilmesi gerektiği için, onun görüşlerinden bahsetmeyi sonraya bırakıyoruz.

İ.M.: Bu durumda, bizzat genetik malzemenin, DNA'nın geçirdiği değişikliklere bakalım. Bu alanda neler olup bitiyor?

DNA'YA SİSTEM BİYOLOJİSİ GÖZÜYLE BAKMAK

M.E.: James Shapiro kısa süre önce çıkan kitabı *Evolution: A View from the 21st Century*'de, genom yapısını ve faaliyetlerini ele alırken sistem biyolojisi yaklaşımdan yararlanıp hücreler ve hücrelerin bilgi işleme, algı, iletişim yetileri hakkında öğrendiklerimizin, yirmi birinci yüzyılda, küçük küçük etkilerde bulunan gelişigüzel mutasyonların doğal seçilimi yoluyla evrim görüşünün kolunu kanadını kırıp yetersiz kıldığını kuvvetle ve ikna edici biçimde ileri sürdü.[12] Shapiro, doğal genetik mühendisliği, tüm organizmaların parçasıdır, diyor ve Barbara McClintock'un kelimeleriyle söylemek gerekirse, genomun, "hücrede epey devingen bir organ" olduğunu gösteren eski ve yeni verilerin muazzam yığınıyla savını destekliyordu. Bilgisayar örneksemesinden faydalanan Shapiro, genom görüşümüzü, yalnızca tesadüfî değişikliklere tabi olan "salt okunur bellek sisteminden (ROM)" mevcut bilginin tadil edilip üzerine yeni bilgi eklenebilen "hem okuyup hem yazan (RW) bellek organeline" değiştirmemiz gerektiği sonucuna varır.

Shapiro'nun savlarını, bulgularını iki kategori halinde kümeleyeceğiz. İlk kategori, genetik aktarımın çoğunlukla ana babadan yavrulara doğru dikey olduğunu ve evrim açısından en önemli genetik değişikliklerin bu tür aktarımlar bağlamında gerçekleştiğini söyleyen görüşe karşı çıkıyor. İkinci kategori, mutasyonların "rasgele" (yani hedeflenmemiş) ve işlevsel açıdan körlemesine olduğu görüşüne meydan okuyor. Kimi genetik değişikliklerin gelişigüzel olmayan

[12] İkinci bölümde anlatıldığı üzere, Shapiro, çoğu mutasyonun "körlemesine" olmadığını, çünkü hücrelerin, DNA'yı uyarlanımsal tarzda tadil eden genetik mühendislik sistemleri barındırdığını uzun yıllardır ileri sürüyordu. 2001 tarihli kitabı, savlarını ayrıntılandırıp kapsamını genişletir.

doğasından ikinci, üçüncü, yedinci bölümlerde zaten bahsettik, fakat Shapiro birçok örnek eklemiş, ayrıca DNA dizilerini değiştiren ilave mekanizmalar da anlatmış.

İ.M.: İlk itirazın, daha önce bahsetmiş olduğunuz yatay gen nakline ve melezlenmeye atıfta bulunmasını bekliyorum.

M.E.: Evet. Yatay genom ve gen naklini daha önce ayrıntılı ele almadık, çünkü çoğunlukla kalıtım sistemlerinin gelişime ve çevreye duyarlı yanıyla ilgileniyorduk. Genom evrimi açısından içerimlerine rağmen, yatay gen naklinin tüm vakalarının, genetik kalıtım sistemi sınırları içinde kaldığını düşünüyorduk. Fakat şimdi, bu DNA değişikliği süreçlerinin, genomun örgütlenişine ve evrimine dair anlayışımızla alakalı olmakla kalmadığını, kalıtımın epigenetik boyutu anlayışımızla da ilgili olduğunu kabul ediyoruz. Özellikle, aynı çekirdek içinde iki farklı genomun bir araya getirildiği melezleşmede,[13] genetik ve epigenetik boyutlar cidden birbirlerine dolanmıştır.

Hücre içince hücrenin yaşadığı, "endosimbiyoz" denen durumlarda farklı bir tür birleşme meydana gelir; bu birleşme, başlıca evrimsel değişiklikleri doğurmuştur. Bazı hücre organellerinin, eski endosimbiyotlardan türediği yaygınlıkla kabul ediliyor: Mitokondriler, hücre içi bakterilerin yozlaşmış torunlarıyken, bitki kloroplastları, siyanobakterilerden doğmuştur.[14] Her ne kadar bu organeller, atasal DNA'larının bir kısmını muhafaza etse de, bu eski endosimbiyotların genomlarının bir kısmı, konakçılarının çekirdek genlerine nakledilmiştir.

Farklı türlerden gelen genomların melezlenme ve endosimbiyoz marifetiyle kaynaştığı uzun süre önce farkedildi, fakat DNA dizileme teknikleri bize, türler arasında daha az miktarda DNA'nın da epey geçiş yaptığını gösterdi. Başka taksonomi gruplarında bakteri, mantar, bitki, hayvan genlerine rastlanmıştır. Menzile ulaşma

[13] Melezleşme, bitkiler arasında çok yaygındır, ama aynı zamanda hayvan evriminin de özelliği olmuştur. Mallet (2007), hayvanlarda ve bitkilerde melezleşmenin görülme sıklığını ve önemini anlatıyor.

[14] Ökaryotik hücrenin, simbiyoz ilişkilerinden ne ölçüde doğduğu hâlâ tartışılıyor, gelgelelim kloroplastlar ile mitokondrilerin simbiyoz kökenleri olduğu konusunda genel bir fikirbirliği var. Uzun yıllar boyunca Lynn Margulis, ökaryot hücrelerin oluşumunda endosimbiyoz kuramının başlıca savunucularından biriydi; zaman zaman farklı şubelere ya da âlemlere mensup organizmalar arasındaki simbiyoz ilişkilerinin, evrimsel değişimin itici gücü olduğunu savunuyordu (bkz. Margulis, 1998). Simbiyoz hakkında ve yatay gen ve genom nakli hakkında eski ve yeni fikrilerin kapsamlı bir tarihi ve sentezi için bkz. Jan Sapp (1994, 2009).

mecraları ise değişkenlik gösterir. Bazen yabancı DNA hücre içine yutma yoluyla alınır, özellikle mikroorganizmalarda, fakat yabancı DNA'ların çoğu, muhtemelen virüs bulaşması yoluyla edinilmiştir. Virüs dizileri konakçının genomuna yerleşebilir, üstelik virüsler, bir konakçı türünün DNA dizilerini başka türlere taşıyabilir.[15] Belirtmeden geçmeyelim, insan genomunun yüzde üçünden azı, protein şifreleyen dizilere ayrılmış olsa da, yüzde kırkından fazlasının kökeni virüslere dayanıyor olabilir. Bakteri simbiyotları, konakçılarına da dizi verebilir. Örneğin, hüçreiçi simbiyotu *Wolbachia*, anne üzerinden aktarılan bir bakteridir, pek çok böcek ve nematod türünün eşey organlarını etkiler, ayrıca birçok konakçı türünün genomuna DNA dizisi vermiştir.[16]

Tüm yabancı DNA dizileri bulaşıcı etkenlerden ya da endosimbiyozdan geliyor değil. Kurumaya son derece dirençli olup geçici su havuzlarında yaygınlıkla rastlanan mikroskopik tatlı su omurgasızlarından *bdelloid rotifer* canlısı genomlarının, muazzam miktarda bakteri, protozoa, mantar ve bitki DNA'sı içermesi, büyüleyici bulgulardan biridir. Bu bulgunun böyle ilginç oluşunun nedeni, *bdelloid rotiferlerin* onlarca yıldır bir evrim bilmecesi olmasıdır. Bunlar bütünüyle eşeysizdir; grup içinde mayoz bölünmeye ya da eşeyli üremeye dair hiç kanıt yok ve kurama göre bu durum, hızla yok oluşlarını getirmeli.[17] John Maynard Smith otuz yılı aşkın süre önce şöyle yazmış:

> Bu rotifer takımında hiç erkek betimlenmemiştir. Bu şablon, hayvan ve bitki âlemlerinin geri kalanından öyle farklı ki acaba bdelloidler, gen değiştokuşunun başka vasıtalarını benimsemiş midir, insan merak ediyor. Şu an için, bu tür bir fikri destekleyen kanıt yok, gelgelelim, daha fazla araştırma kesinlikle gerekli. (Maynard Smith, 1978, s. 53)

Maynard Smith haklıydı ve bu olağanüstü hayvanlar üzerinde yapılan müteakip araştırmalar, faal genlerinin yaklaşık yüzde dokuzunu başka türlerden almalarına ilaveten, genomlarının örgütlenişinin de epey sıradışı olduğunu göstermiştir. Dahası bu canlılar aynı zamanda iyonlaştırıcı ışımaya karşı da son derece dirençli. Bunun sebebi muhtemelen, kuruma sırasında meydana gelen DNA hasarıyla başa

[15] Villareal de (2005) Ryan da (2009) virüsler arasında, virüsler ile hücre konakçılarının arasındaki etkileşimlerin rolünün, evrimde itici güç olduğunu savunmuştur.
[16] Dunning Hotopp ve diğ. (2007).
[17] Eşeyli üremenin avantajları ve dezavantajları için 3. Bölüme bakınız.

çıkmaya yarayan uyarlanımlara sahip olmalarıdır.[18] Tüm bu tuhaf özelliklerin evrimci bir bağlamda bir araya gelip gelmediği, ve nasıl bir araya geldiği henüz açık değil. *Bdelloid rotifer*'lerin, kuru dönem sırasında sindirim kanalları zarar gördüğü için yabancı DNA edinmesi muhtemel; sulu dönemde kendilerini toparlarken, yarı sindirilmiş besin parçacıklarında ve etraftaki suda bulunan DNA, hasarlı hücre zarlarını geçip komşu üreme hücrelerine girebilir. Belki aynı türe ait DNA da giriyor, eşeyliğin olmayışından kaynaklanan genetik varyasyon yokluğunu telafi ediyordur. Kuru dönemin ardından DNA hasarıyla başa çıkan çok etkili tamir mekanizmaları, rotiferlerin, genomlarını zararlı dizilerinden ayıklamasını mümkün kılıyor olabilir. Normalde bu, eşeyli üreme sırasında meydana gelen rekombinasyona bel bağlar. Rotiferlerin eşeysiz yaşamının oluşturduğu bilmeceyi henüz çözemedik, fakat elimizde pek çok ipucu var ve etraflı yatay gen nakli, önemli bir ipucu olabilir.

Melezleşmeye dair verilerle birlikte ele alındığında, yatay gen naklinin özellikle mikroorganizmalar arasında sık gerçekleştiğini gösteren moleküler kanıtlar, evrim kavrayışımızda büyük bir değişikliğe yol açıyor. Darvinci "değişim aracılığıyla dikey türeyiş" kavramının ve varyasyon kaynaklarına dair Modern Sentez varsayımlarının (körlemesine mutasyon ve rekombinasyon) yerine, veriler, farklı taksonlar arasındaki ilişkilerin örümcek ağı benzeri bir şablon izlediğine işaret ediyor (Şekil 11.2). Soylar, bölünebildiği gibi kaynaşabilir de. Bunun sonucunda, taksonomi ilintilerini ve evrim geçmişini, dallanan "yaşam ağacı" mecazıyla betimlemek yerine, pek çok evrimsel ilişkiyi görselleştirmenin en uygun yolu olarak şebeke benzeri bir "yaşam ağı" beliriyor. Bu, özellikle virüsler, bakteriler için geçerli, fakat bazı çokhücreli organizmalara da uyuyor. Her ne kadar yeni görüş, organizmaları sınıflandırmada yaşam ağacının faydalı bir araç oluşunu ya da çürütülebilir bir *hipotez* olarak geçerliliğini, özellikle de tek genin filogenezi söz konusuyken, baltalamıyorsa da, bu bakış açısı, dikey türeyişi ve yeni varyasyonun mutasyon kökenli olduğu varsayımını temel alan Modern Sentezinkinden çok farklıdır.[19]

Biyologların, evrimin ilerleyişine dair görüşlerini değiştiren tek

[18] Yatay gen nakli ve *bdelloid rotifer* genomu hakkında son çalışmaların özeti için bkz. Gladyshev ve Arkhipova (2010) ve Boschetti ve diğ. (2012).

[19] "Yaşam ağacı" kavramının anlamı ve değeri için bakınız O'Malley ve Koonin (2011). Sapp (2009), bu fikrin ve bununla ilintili sorunların, özellikle mikrobiyolojiyle ilişkili tarihsel bir anlatısını sunmuştur.



Şekil 11.2
Sol tarafta, yirminci yüzyılın başında evrim ağacı, değişim yoluyla dikey türeyişi temel alıyor. Sağ tarafta, yirmi birinci yüzyılın evrim çalısı-ağı, yatay gen naklini ve melezleşmeyi içeriyor.

etken, genomlar arası kaynaşmaların ve değiştokuşların daha fazla farkına varılması değildir. Türler arası sıkı kalıtsal etkileşimlerin başka biçimleri, seçilim hedeflerinin neler olduğu hakkında bir daha düşünmeye sevkediyor bizi. Aslında, bireylik kavramımızda bir değişimi zorunlu kılıyorlar. Pek çok organizmanın (insanlar dahil), konakçılarda nesilden nesile çeşitli usullerle nakledilen simbiyotlar, asalaklar içerdiğini uzun süredir biliyoruz, ama yakın zamana dek bu kalıtsal işbirliklerinin kapsamı, önemi ve gelişim açısından zorlukları tam anlaşılmamıştı.[20] Bu durum artık değişiyor, bunun nedeni büyük oranda, simbiyoz ilişkilerinin tıbben öneminin anlaşılmış olmasıdır. Örneğin, bağırsakları mesken tutmuş mikroskopik popülasyonların gıda sindirimini ve emilimini kolaylaştırmakla kalmadığını, sindirim kanalı kan darmalarının ve bağışıklık sisteminin normal gelişimi için de gerekli olduklarını biliyoruz. Konakçı ile simbiyotlar arasındaki nazik denge, bunların birlikte evrimleşmiş olması gerektiği anlamına geliyor, fakat bütün tertibatı bir üstorganizma, bir "holobiyot" saymanın, seçilimin hedefini de bu çok-

[20] On dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında, likenin, bir mantar ile bitki arasında ortaklık olduğu anlaşıldı ve yirminci yüzyılda bazı biyologlar, özellikle Lynn Margulis, simbiyozun, evrimde temel önem taşıdığını ısrarla ileri sürmüştür. Gilbert ve Epel (2009) ile Gilbert (2011), pek çok simbiyoz ilişkisi örneği verir, bunların evrimsel önemini anlatırlar. Gilbert ve diğ. (2012), biyologların, her biyolojik "bireyin" gelişiminin ve işlevinin, simbiyoz ilişkilerinin sonucu olduğunu tamamen anlaması gerektiğini savunur. Sapp (1994, 2009), simbiyoz kuramının büyüleyici tarihsel anlatılarını sunar.

türlü topluluk olarak görmenin daha iyi olabileceği ileri sürüldü.[21]

Holobiyot kavramının gözde örneği mercanlardır. Tekhücreli bir alg olan *Symbiodinum* dahil pek çok simbiyot mikroskopik organizma içerirler. Bunlara güvenli, besin açısından zengin bir ortam sunulur, ayrıca fotosentez için karbondioksit arzı da boldur. Bunun karşılığında alg fotosentezinin mamülleri, mercanın enerji ihtiyacını büyük oranda karşılar. Maalesef, mercanın yaşadığı su fazlasıyla ısınırsa işler kötüye gidebilir. Küresel ısınma yüzünden bu duruma daha sık rastlanıyor. Aşırı sıcak koşullarda mercanların beyazlaşması görülür; mercanlar simbiyot alglerini yitirip ölebilir. Bunun sebebi belki de *Symbiodium* soyunun sıcaklığa duyarlı olması ya da patojen bakterilerin mercan hücrelerini istila edip alg faaliyetlerini engelleyen zehir üretmesidir. Sıcaklık düşerse mercanlar kendine gelebilir, etraftaki sudan yine *Symbiodinium* edinirler ya da algin sıcaklığı telafi eden soyu baskın tip haline gelir ya da mercan, patojen bakterilere karşı direnç kazanır. Burada mesele, nasıl olursa olsun mercanın yeni koşullara uyum göstermesinin, kendi içinde yaşayan mikroskopik organizmalardaki değişiklikler aracılığıyla gerçekleşmesidir. Seçilime tabi varyasyon, yalnızca mercanın kendi genlerinin mutasyonuna, rekombinasyonuna bel bağlamaz; simbiyotlarının tipleri ve göreli bolluğu, ayrıca bu toplulukta meydana gelen mutasyon, rekombinasyon, yatay gen nakli çok daha önemlidir. Mikroorganizmaların üreme hızı çok yüksek olduğundan, mercanın fenotipinde, konakçının genomundaki değişiklikler marifetiyle oluşacak muhtemel değişikliğe kıyasla daha hızlı değişiklik yaratabilirler. Bu nedenle Rosenberg'ler, evrim hakkında kafa yorarken, "hologenom" dedikleri şeyi göz önüne almamız gerektiğini ileri sürmüştür: hologenom, simbiyot ortaklığındaki bütün genetik bilgidir.[22]

İ.M.: Lütfen, bir dakika durun. Mikroorganizma topluluğunun genetik yapısında ve üyelerinin genlerinde gerçekleşen değişiklikler marifetiyle gerçekleşen hızlı evrimsel uyarlanım fikrini beğendim, üstelik simbiyot ortaklığında tüm tarafların genetik bilgisinin evrimle alakalı olduğunu kabul ediyorum, fakat dikkatinizi neden genlere yoğunlaştırıyorsunuz? Bana kalırsa burada elzem olan husus,

[21] "Holobiyot" terimini Margulis ve Fester (1991) uydurmuştur ve sonrasında genelde mercanlarla çalışan bilimciler tarafından kullanılagelmiştir.

[22] Hologenom kuramının betimlenişi için bkz. Zilber-Rosenberg ve Rosenberg (2008). Simbiyoz ilişkilerine, simbiyotların aktarılma usullerine, konakçının üreme başarısı üzerindeki etkilerine dair pek çok örnek verirler.

epigenetik boyuttur. Mercanın öyküsü aslında gelişim esnekliğiyle ilgili değil mi? Mevcut simbiyot tipi, konakçının fenotipinin gelişimine katkıda bulunmuyor mu? Bu *epigenetik* boyuttur, öyle değil mi?

M.E.: Konakçının bakış açısıyla, kesinlikle öyle. Scott Gilbert'ın gözünde simbiyoz, "kalıtsal varyasyonun epigenetik kaynağıdır".[23] Fakat hologenom kuramı bizi, seçilime tabi varyasyonun doğası ve kökeni hakkında özenle kafa yormaya itiyor; bu durumda varyasyon, hem genetiktir hem de edinilmiştir. Nihayetinde, aşırı sıcak koşullarda yaşayan mercanlar açısından, ısıya dirençli *Symbiodinium* soyundan bireylerin oranında yükseliş ya da çevreden yeni, dirençli soy edinmek, edinilmiş uyarlanımsal bir karakter sayılabilir, tabii eğer holobiyot hayatta kalıp sonraki nesile bu soyu aktarabilirse.

İ.M.: Doğru, gerçi bunun, "edinilmiş karakterlerin kalıtımı"nın anlamını esnetmek olacağını söyleyenler çıkacaktır, eğer söylediğiniz şey buysa. Shapiro'nun bahsettiği ikinci itiraz kümesini hâlâ anlatmadınız. Bunun, rasgele mutasyon kavramıyla ilgili olduğunu söylemiştiniz.

M.E.: Evet. Bu alandaki son çalışmaların, edinilmiş karakterlerin kalıtımı açısından güzel örnekler sunduğunu göreceksin. Kendi kitabında Shapiro, değişken mutasyon hızları, sıcak mutasyon noktaları, çeşitli genomik ve ekolojik baskıların genomda değişikliği tetiklemesi usulleri hakkındaki malumatı özetliyor ve kendi savını desteklerken bu bilgiden faydalanıyor. Bu sava göre gelişimde tetiklenen hedeflenmiş mutasyonlar istisna değil kaidedir. Burada, Shapiro'nun betimlediği pek çok genom değişikliği vakasından yalnızca ikisine değineceğiz. Bu iki vaka özellikle ilginç, çünkü eski Lamarkçılık-Darvincilik ihtilafıyla alakalı (bu ihtilafın, miadını doldurduğunu düşünüyoruz) ve yürürlükteki nedenler ile esas nedenlerden bahseden eski ikilik bağlamında düşünmenin ne kadar yanıltıcı olabileceğini gösteriyor.

İlk vaka, yani meyve sineği *Drosophila melanogaster*'de "yuvalanmış" P unsuru, bazı genetik değişikliklerin nasıl hedeflenmiş olduğunu göz önüne seriyor. P unsuru, hareketli bir öğedir; 3.000 nükleotit uzunluğundaki bu DNA dizisi, genom içinde yer değiştirebilir.[24] Bu transpozon tipi özellikle birkaç nedenden ötürü ilginç. Nedenlerden biri, P unsurunun, *D. melanogaster*'in tüm yabanıl popü-

[23] Gilbert (2011).

[24] P unsurları üzerine yirminci yüzyılda yapılmış çalışmaların özeti için bakınız: http://engels.genetics.wisc.edu/Pelements/Pt.html.

lasyonlarında mevcut olsa da, laboratuvar soylarının çoğunda eksik olmasıdır. Bunu açıklamak kolay. P unsurları, *D. melanogaster*'in doğal popülasyonlarına muhtemelen yaklaşık 100 yıl önce ulaştı; uzaktan akraba bir türden yatay nakille geldiler. Aracı etken bilinmiyor. Virüs ya da akar olabilir. Fakat P unsuru organizmaya ulaştıktan sonra, tüm doğal popülasyonlarda yayıldı. Laboratuvar soylarında P unsuru yoktur, çünkü yirminci yüzyılın ilk onyıllarında, P unsuru bütün dünyada yayılmadan önce evcilleştirildi. Bugünlerde, yaban ortamda yakalanmış bir erkek sinek, laboratuvarda yetiştirilmiş dişiyle çiftleştirilirse, erkeğin P unsuru, yavrularının üreme hücrelerinin genomunda oraya buraya sıçramaya koyulur; mutasyonlara, kromozom değişikliklerine neden olup tahribata yol açar, yüksek dereceli kısırlık doğuran başka zararlar da verir. Bu görüngüye, "melez kısırlığı" denir. Hasara yol açan bu P unsurlarının yabanıl popülasyonlarda neden bütünüyle silinip gitmediğini merak ediyorsan, beklendiği üzere, bunların çoğalmasını denetim altında tutan evrimleşmiş sistemler vardır. Bunlara ileride değineceğiz, çünkü bunlar esasen epigenetik mekanizmalardır.

P unsurları genom içinde sık sık sıçradığı için, biyologlar, *Drosophila* genetiğine dair engin bilgilerini kullanıp bu unsurları denetim altında tutup yararlandı, gen yapısını ve işlevini araştırmaya yarayan güçlü bir araca dönüşürdüler bu unsurları. P unsurlarına yabancı genler yerleştirerek, transjenik sinekler yaratıp, bu genlerin gelişimdeki rolünü inceleyebilirler. Araştırmacılar, P unsurlarının tercihen genlerin kontrol bölgelerine girdiğini buldu, fakat bağlandıkları birkaç adet sıcak nokta var olsa da, P unsurları çoğunlukla ilgili genlere seçerek girmez. Sineğin beden tasarımının hayata geçirilmesinde görevli belirli genlerin düzenleyici dizilerini taşıyan P unsurları bunun istisnasıdır. Bu durumda, sık sık aynı genin ya da ilişkili bir genin yakınlarına girerler.[25] Bu "yuvalanma" süreci, DNA benzerliğini değil girilen bölgedeki kromatin yapısını temel alır. Bunun sonucunda, dışarıdan gelen genin, mukim genin faaliyetinin düzenlenmesinde görev alma şansı yükselir. Gen girişi, coğrafya bakımından yarı-hedeflenmiş olmakla kalmaz, işlev açısından da yarı hedeflenmiştir.

Hedeflenmiş genetik değişiklik için ikinci örneğimiz, on yıldan kısa süre önce keşfedilmiş yeni bir bakteri savunma sisteminden geliyor. CRISPR (clustered regularly interspaced short palindromic

[25] Cheng ve diğ. (2012).

sequences; düzgün aralıklı kısa palindromik tekrarlar yığını) sistemi adıyla tanınıyor. Prokaryotları, virüslere (bakteriyofajlar) ve başka yabancı genetik unsurlara karşı korur. İsmi fazlasıyla uzun ve biraz yanıltıcı, çünkü CRISPR'le ilgili en ilginç husus, tekrar dizileri değil, bunlar arasındaki kısa ara dolgu dizileridir. Bunlar, çeşitli yabancı genomların parçalarıdır.[26] CRISPR lokusunda birkaç ya da yüzlerce bu tür dolgu dizisi olabilir, ayrıca genomda birden fazla lokus bulunabilir, dolayısıyla istilacı genomların birçok kalıntısı temsil edilir. Her CRISPR lokusuna komşu bir grup gen mevcuttur. Bu genler, lokusun savunma faaliyetleri için gerekli proteinlerin şifresini taşır. Esasen olan şey şu: Mesela virüs kaynaklı yabancı bir DNA tespit edildiğinde, bunun bir parçası CRISPR lokusuna dolgu dizisi olarak sokulur. Derken daha fazla istilacı virüs geldiğinde, bakteri, CRISPR DNA'sından RNA üretir (önceden edinmiş olduğu yabancı dizilerle birlikte), RNA transkriptini dolgu uzunluğunda parçalar halinde böler. Bu RNA parçaları, saldırgan bakteriyofajların DNA'sındaki benzer dizilere birtakım moleküllerin ulaşmasını sağlar. Saldırganın DNA'sı etkinsizleştirilir, böylece saf dışı bırakılır.[27] Başkalarının belirttiği gibi bu, kusursuz bir Lamarckçı sistemdir. İstilacı vürüse karşı bağışıklık, hem uyarlanımsal olan hem de genetik sistem aracılığıyla kalıtımla alınan bir edinilmiş karakterdir.[28] Biçimi açısında CRISPR sistemi, ökaryotların RNA müdalesi (RNAi) sistemine kayda değer oranda benziyor, fakat iki sistem birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir.[29]

İ.M.: Fakat RNAi sistemini bir epigenetik sistem olarak betimlediniz. Shapiro'nun yirmi birinci yüzyıl görüşünde epigenetik nereye düşüyor? Sizin öteki kalıtım boyutlarınızdan bahsediyor mu yoksa yalnızca DNA kalıtımıyla mı ilgileniyor?

M.E.: Shapiro'nun gözünde epigenetik mekanizmalar, doğal genetik mühendislik sistemlerinin bileşenleridir. Melezleşmenin ya da ekolojik baskının ardından meydana gelen, metillenmede muazzam de-

[26] Moleküler biyologlar, CRISPR dizilerinin işlevi anlaşılmadan önce bu dizileri tespit edip isimlendirmiştir. CRISPR lokusları, bakteri genomlarının yüzde otuz dokuzunda ve Arkea genomlarının yüzde seksen sekizinde bulunur (büyük bir prokaryot grubu günümüzde, evrimsel açıdan bakterilerden ayrı sayılır). Aslen belirli bir Arkea grubunda ortaya çıktıklarını, başka prokaryotlara yatay nakille geçtiğini gösteren moleküler kanıtlar var.

[27] Van der Oost ve diğ. (2009), CRISPR sisteminin güzel bir incelemesini sunuyor.

[28] Shapiro (2011) ve Koonin ile Wolf (2009), bu sistemin evrimsel yönlerini anlatır.

[29] Kumar ve Chen (2012).

ğişiklikleri vurgular, fakat bu değişiklikleri, genomun baskıya verdiği tepkinin bir parçası sayar; başlıca ilgi alanı, DNA değişiklikleri ve DNA'yı değiştiren, müdahale eden süreçlerdir. Epigenetik kalıtımı, kısa ömürlü olsa da kendi özel evrim ekseni olan, kendi başına bir kalıtım sistemi saymaz. Ona göre, genetik, epigenetiği kapsar. Onunki daha etraflı, daha kapsayıcı bir genetik görüşüdür ve bu görüş için söylenecek birtakım şeyler var. Doğal genetik mühendislik sistemler ve epigenetik mekanizmalar çoğunlukla birlikte iş görür; örneğin hem DNA tadilatları hem de epigenetik tadilatlar, omurgalılarda bağışıklık sisteminin olgunlaşmasının temelinde yatıyor. Gelgelelim, epigenetik sistemlerde Shapiro'nun görmezden geldiği bir yan var; bizim gözümüzde bu yan daima yaşamsal önem taşır. Doğrudan ve dolaylı, kısa vadeli ve uzun vadeli evrimsel etkileri olan *kalıtım* sistemleri olarak rollerini ıskalıyor. Epigenetik kalıtımın önemini ve her yerde olduğunu, yalnızca DNA sistemiyle değil davranışsal ve simgesel kalıtım sistemleriyle de etkileşimi gösteren kanıtlar hızla artıyor. Bu yanları Shapiro'nun kitabında hiç konu edilmiyor.

Altbölüm 2: Epigenetik Boyut

İ.M.: "Epigenetik" lafıyla ne kastettiğinizi tam olarak açıklarsanız herkesin işine yarar. 1940'larda bu terimi Waddington'ın kullanmış olduğunu biliyorum, fakat o zamandan beri anlamı değişmiş görünüyor. Bu durum oldukça kafa karıştırıcı. Çoğu biyoloğun gözünde kabul edilir olan ve sade vatandaşların anlayabileceği uygun bir tanım faydalı olacaktır. Böyle bir tanımın, "epigenetiğin", "epigenetik kalıtımdan" nasıl farklılaştığını, "epigenetik mekanizma" lafıyla ne kastedildiğini açıklığa kavuşturabileceğini umuyorum. Bu temel terimleri nasıl tanımladığınızı anlatın.

M.E.: Bu durum gerçekten de kafa karıştırıcı. Son yayınlarımızda işe tanımlarla başlamamızın nedeni de bu.[30] Waddington "epigene-

[30] Çeşitli yayınlarda epigenetikle ilişkili terimleri tanımladık, Jablonka ve Raz (2009) ile Jablonka ve Lamb (2010) yayınları dahil; gerçi her zaman tastamam tutarlı değildik. "Epigenetik" teriminin uydurulması ve farklı kullanımları için 4. Bölümün dipnotlarına bakınız. Bu dipnotlarda, terminoloji sorunlarıyla ilgili ilk münazaraların bazılarına atıfta bulunuyoruz. Maalesef, epigenetik alanı palazlandıkça, "epigenetik" teriminin kökeni ve kullanımı hakkında yazmak büyük bir sanayi haline geldi. Çeşitli yazarlar zaman zaman terimi ve terimin tarihini farklı şekillerde yorumlar. Konunun tarihsel arkaplanına ilişkin güzel bir kaynak için bkz. Van

tik" terimini 1930'ların ikinci yarısında uydurdu ve kısa süre içinde sıklıkla kullanılır oldu, fakat Waddington'ın kastetmediği anlamları kazanması uzun sürmedi. Waddington bizzat bu konuda yorum yapmıştır:

> Yıllar önce [mesela 1947] "epigenetik" kelimesini tanıttım. Aristoteles'in "epigenesis" kelimesinden türetilmiştir. Artık pek kullanılmıyordu, dolayısıyla genler ile fenotipe vücut veren gen ürünleri arasındaki nedensel etkileşimleri araştıran biyoloji dalı için uygun bir isimdir. Kelime şimdi sıklıkla bu anlamda kullanılıyor, fakat maalesef cazip bir ifadeymiş gibi duruyor ve bazı yazarlar bunu anlayıp oldukça farklı kavramlara yakıştırdı. (Waddington, 1968, s. 9)

İkinci bölümde anlattığımız gibi, Waddington, genotip ile fenotip arasında köprü kuran saklı etkileşim ağlarını anlamaya uğraşıyordu ve "epigenetik" sözcüğünü bu bağlamda kullanmıştır. Terim başta rağbet görmüş olsa da, 1960'ların ikinci yarısından itibaren daha az kullanılmaya başladı. 1970'lerin sonunda tekrar canlandı, çünkü metillenme ve gen faaliyetiyle ilgili yeni çalışmalarla bağdaştırılmıştı. Bu canlanma sırasında, farklı şekillerde kullanılır oldu. Kimi bilimciler, terimin kullanılmasını yalnızca, hücre bölünmesiyle aktarılan gen işlevi değişikliklerileyle sınırlandırırken, kimileri daha kapsamlı bir epigenetik kavramı benimsemişti. Belki de artık genç olmadığımız ve Waddington'ın epigenetik kavramıyla yetiştirildiğimiz için, kelimeyi geniş anlamıyla kullanıyoruz. Bu alanda kullanılan başlıca terimlerle ilgili tanımlarımız ve açıklamalarımız şöyle:

- *Epigenetik*: Organizmaların durumunda, organizmaların bileşenlerinde ya da organizma soylarında kalıcı, kendini sürdüren değişikliklere yol açan, prokaryotlardaki ve ökaryotlardaki gelişim süreçlerinin araştırılmasıdır.
- *Epigenetik kalıtım*: Epigenetiğin bileşenidir. Temel DNA dizisinde sonraki nesillere aktarılan varyasyonlardan kaynaklanmayan fenotip varyasyonları ortaya çıktığında epigenetik kalıtım gerçekleşir. Bu varyasyonlar, mitoz bölünme yapan hücre soylarında, eşeysiz üreyen organizma soylarında, eşeyli üreyen organizma soylarında aktarılabilir.
- *Epigenetik mekanizmalar*: Kalıcı gelişim etkileri üreten mekanizmalardır. Gelişim esnekliğinin ve kanalize olmanın altyapısını

Speybroeck ve diğ. (2002).

oluştururlar. Hücre düzeyinde, hem beyin hücreleri gibi bölünmeyen hücrelerde hem de kök hücre misali bölünen hücrelerde, hücre belirlenmesi ve farklılaşması sırasında meydana gelen değişiklikleri tesis edip sürdürürler. Biyolojik örgütlenişin daha üst seviyelerinde epigenetik mekanizmalar, hücre grupları arasındaki ve organizma ile çevresi arasındaki kendini sürdüren etkileşimlerin altyapısını oluşturur.

Tanımlarımız çok geniş olduğu için, eşeyli üreyen organizmalar için kullanıldığında "epigenetik kalıtımın" anlamına incelik katacak iki terim daha benimsedik. Hücresel varyant bir şekilde mayozu ve gamet üretimindeki tüm süreçleri sağ salim atlattığı için, fenotip kalıtımla aktarılıyorsa, Emma Whitelaw'ın "gamet epigenetik kalıtımı" terimini kullanıyoruz.[31] Bu kalıtım, gamet yolunu es geçen kalıtıma zıttır. Buna ise "bedenden bedene aktarım" diyoruz. Bu aktarımda, ana babanın ya da akrabaların biri ya da daha fazlası, fenotipin her nesilde inşa edilmesini mümkün kılan başlangıç koşullarını temin eder ve özellik hakkında hiçbir özgül bilgi gametler aracılığıyla aktarılmaz.

İ.M.: Tüm tanımlarınızla ilgili sorun, hepsinin fazlasıyla geniş olmasıdır. Anladığım kadarıyla, bedenden bedene epigenetik kalıtım, beşinci bölümde "davranışsal aktarım" olarak betimlediğiniz pek çok şeyi içerebilir. Bu da her şeyi daha da kafa karıştırıcı hale getiriyor.

M.E.: Karşı çıkacak değiliz. Bizim davranışsal aktarım dediğimize bazıları epigenetik kalıtım diyor. Her zaman farkında olup söylediğimiz üzere, burada zorluk, farklı kalıtım tiplerimizin arasındaki sınırların keskin olmayışıdır.[32] Kalıtım sistemleri örtüşüyor. Dahası, az sonra anlatacağımız üzere, hücresel epigenetik mekanizmaların, davranışsal bilginin aktarımında görev alabildiğini gösteren heyecan verici yeni çalışmalar mevcut. Tanımlamaların ancak nadiren kusursuz olduğunu söylesek yeridir.

İ.M.: En azından işleri bir parça netleştiriyorlar. Heyecan verici bu yeni epigenetik keşiflerinden daha fazla bashedin. Öncelikle, hücresel epigenetik kalıtımın mekanizmaları hakkında yeni şeyler öğrendik mi?

[31] Youngson ve Whitelaw (2008).

[32] Bahsettiğimiz dört kalıtım sisteminin arasındaki bulanık sınırları dördüncü bölümün sonunda ima ediyoruz. Farklı kalıtım sistemlerinin özelliklerinin özetleri, ikinci ve üçüncü kısımların arasındaki ara özette sunuluyor.

EPİGENETİK KALITIM SİSTEMLERİ

M.E.: Kesinlikle öğrendik. Epigenetik mekanizmalarla bağlantılı yeni etkenler, yeni süreçler inanılmaz hızlı keşfediliyor. Üstelik bu, ince ayar yapma ya da boşlukları doldurma meselesi de değildi. Yeni keşiflerin bazıları, dokuz yıl önce düşlediğimizden çok daha köktenci yargılara yol açıyor.

Kromatin işaretleme EKS'yle başlayalım. Dördüncü bölümde, gen faaliyetinin kalıtsal örüntülerini belirleyen kromatin işaretlerine katkıda bulunan üç kromatin özelliği anlattık: DNA metillenmesi, histon değişiklikleri, histon dışı proteinlerin bağlanması. Artık bunlar hakkında ve nasıl etkileştikleri hakkında daha fazlasını biliyoruz.[33] Örneğin DNA metillenmesi daha da düzensiz görünüyor. Hatırlarsın, pek çok organizmanın DNA'sında nükleotitlerden biri, sitozin (C), metillenebilir (C^m); genlerin kontrol bölgelerinde sitozinler metillendiğinde, o genler çoğunlukla suskunluğa gömülür, oysa sitozinlerden metil grupları uzaklaştırıldığında, genler çoğunlukla etkinleşir. İlginçtir, bir genin protein şifreleyen dizisinde yüksek seviyede metillenme varsa, tersi geçerli; genin transkripsiyon faaliyeti artar. Dahası, dördüncü bölümde, hayvanlarda metillenmenin çoğunlukla CG çiftlerinde gerçekleştiğini söylemiş olsak da, memelilerde, guanozinlere komşu olmayan bazı sitozinlerin de metillendiği ve gelişim sırasında bunların önemli etkilerinin olduğu anlaşıldı. Metillenmiş sitozinlere ilaveten, sitozinin üç şekilde daha tadil edilebileceğini biliyoruz: Metillenmiş sitozinin kendisi, metil grubunu oksitleyip 5-hidroksilmetil-sitozin (C^{hm}) oluşturan enzimlerce tadil edilebilir.[34] C^{hm} varyantının bilhassa insan ve fare beyninde bol bulunduğu biliniyor. Kontrol bölgelerindeki sitozinlerin metillerine hidroksil grubu eklemek, gen suskunluğunu gideriyormuş gibi görünüyor, dolayısıyla C^{hm}, gen faaliyetiyle ilişkilidir. Oksitlendirici enzimler C^{hm}'yi daha da tadil edip epey oksitlenmiş iki ürün ürtebilirler. Bu değişiklikler, sitozinlerin, metillenmemiş haline dönmesini kolluyormuş gibi görünüyor. Bunun nasıl meydana geldiği net değil, fakat hidroksimetillenmiş hale dönüşmek, çoğu epigenetik belleğin silindiği üreme hücresi oluşumundaki ve embriyo oluşumunun başlarındaki hayatî aşamalar sırasında önemliymiş gibi duruyor. Metil

[33] Histonları ve histon değişikliklerini anlamada bilhassa yararlı olan, kromatin yapıları ve epigenetik kalıtım arasındaki ilişkilerin genel açıklaması için bkz. Margueron ve Reinberg (2010).

[34] Branco ve diğ. (2012), hidroksimetillenmiş sitozinin olası rolünden bahsediyor.

gruplarının uzaklaştırılmasını sağlayan başka patikaları ve genomun bazı bölgelerinin, embriyo oluşumu sırasında metilsizleşmeye direnç gösterdiğini de biliyoruz. Dolayısıyla, epigenetik bakımdan muhafazakâr olan memelilerde dahi, metilli işaretleme sistemi, dördüncü bölümde ipuçlarını sunduğumuzdan bile çok daha incelikli.[35] Kromatinin yapılanma usulü ve yaşam çevrimi sırasında epigenetik bilgisinin geçirdiği değişimler konusunda bitkiler ile hayvanlar arasında önemli farklar olduğunu buna eklersen,[36] metil işaretlemesinin gerçekten de çok karmaşık olduğunu anlarsın.

Nükleozom histonlarıyla ve epigenetik işaretlerinin tesis edilip sürdürülmesinde bu histonların rolüyle ilgili keşfedilenler daha da karmaşıktır. Değişiklik yapılabilen histon amino asidi sayısı, eskiden düşünülenden çok daha yüksek, üstelik birtakım yeni değişiklik tipleri tespit edildi. Bu muazzam değişiklik repertuarının, gen faaliyetinin düzenlenmesinin kontrolünde tam olarak ne anlama geldiği net değil, gerçi normal gelişim açısından pek çoğunun elzem olduğu biliniyor. Tadil edilmiş histonlarıyla nükleozomlar oluştuktan sonra, DNA kopyalanmasının neden olduğu tahribatın nasıl giderildiği de bilinmiyor.

Histonlar, kromatin bileşeni tek protein değildir. Kromatinde düzenleyici proteinler de mevcut. CTCF, özellikle ilginç; CCCTC dizine bağlanan bir etkendir bu. Proteinin bu ismi almasının nedeni, aslen belirli bir gende CCCTC DNA dizisi tekrarlarına bağlanıp gen faaliyetini baskıladığının keşfedilmiş olmasıdır. Fakat müteakip çalışmalar, bu proteinin, genomda binlerce mevkiye, başka düzenleyici proteinlere, başka CTCF moleküllerine bağlanmasını mümkün kılan bir yapısı olduğunu gösterdi. Gelişim sırasında gen faaliyetini düzenleyici pek çok rolü var. Bu rollerden bazılarının, farklı dizilere bağlanma yetisine ve aynı ya da farklı kromozomlar üzerindeki mevkiler arasında uzun menzilli etkileşimlere aracılık etme becerisine bel bağladığına inanılıyor. Görünüşte alakasız pek çok işlevi olduğu ve kromozomlar arasında temasları düzenlemeye dahil olduğu için, Jennifer Philips ve Victor Corces, CTCF'yi, "genomun üstat dokumacısı" olarak betimlemiştir.[37] CTCF'yi, muhtemelen metil işaretleme sistemiyle etkileşime girip bu sistemin işini kolaylaştıran ka-

[35] Saitou ve diğ. (2012), memelilerin gelişimi esnasındaki epigenetik değişimleri betimliyor.

[36] Feng ve diğ. (2010).

[37] Bakınız Phillips ve Corces (2009). CTCF üzerine çalışmaları gözden geçirip hücresel kalıtım sisteminin parçası olarak rolünü anlatıyorlar.

lıtsal bir epigenetik işaret sayıyorlardı. Aracılık ettiği uzun menzilli temasların kalıtımla aktarılıp aktarılmadığı bilinmiyor, ama Philips ile Corces'in söyledikleri gibi, "Üst seviye kromatin yapısının, epigenetik bilginin olanak dahilinde kalıtsal bir taşıyıcı olarak rolü ve gelişim sırasında soya özgü profillerin tesis edilmesinde bu yapıların işlevsel sonucu, gelecekte araştırmalar için heyecan verici bir alan olacaktır". Eğer haklılarsa, hücresel epigenetik kalıtıma, başka bir karmaşıklık seviyesi daha ekleyecektir.

İ.M.: Karmaşıklıktan bahsetmişken, dördüncü bölümde betimlemiş olduğunuz başka hücresel EKS tipleri hakkında ne demeli? RNAi sistemini birkaç kez andınız, fakat gen susturmaya yol açan küçük RNA'larla büyük atılımlar yapılması beklentisine soktunuz beni. Beklentileriniz karşılandı mı?

M.E.: 1990'ların başında keşfedilmesinden bu yana, RNA susturmaya dair bilgi de anlayış da muazzam arttı. RNA müdahalesinin güçlü bir araştırma aracına dönüşeceğini anlamak için kahin olmaya gerek yoktu, çünkü seçilmiş herhangi bir geni nispeten rahatlıkla susturma ihtimaline kapı açmıştır. Onuncu bölümde işaret ettiğimiz üzere, RNA susturmanın başlıca araştırma konusu olacağı da açıktı, çünkü bu işi anlamak, genetik mühendisliği projeleri açısından hayatiydi. Tıpta RNAi'yi temel alan tedavi ihtimali de herkesin malumuydu. Bunun sonucunda, 2006 Tıp Nobel Ödülü RNAi'yle ilgili bir çalışmaya verildiğinde kimse şaşırmadı.[38]

Öteki EKS'lere gelince, RNA marifetiyle susturmada görev aldığı bilinen moleküllerin, mekanizmaların sayısı, yelpazesi hızla genişliyor. Ökaryot hücrelerinde çeşitli uzunluğa ve dizilere sahip küçük RNA'lardan oluşan sahici bir hayvanat bahçesi mevcutmuş gibi görünüyor, gerçi hangilerinin hazır bulunduğu ve nasıl davrandıkları, hücreden hücreye, organizmadan organizmaya değişiyor. Dokuz yıl önce, dördüncü bölümde, küçük RNA'ların, kalıtımla aktarılabilecek susturulmuş haller üretebileceği iki genel yol betimledik. İlk yol, tamamlayıcı mRNA'yla ya da yabancı DNA dizileriyle ilişkili proteinlere küçük RNA'ların ulaştırılmasıdır; o proteinler bu dizileri ya etkinsizleştirir ya da yok eder. İkinci yol, protein bileşiklerini tamamlayıcı DNA dizileri barındıran kromozom bölgelerine taşıyan küçük RNA'lardır; proteinleri ya da metil işaretleri değiştirilerek bu bölgeler

[38] Nobel ödülü, Andrew Fine ile Craig Mello'ya, yalnızca sekiz yıl önce yayımlanmış C. elegans RNA müdahalesi çalışmaları için verilmiştir. Sen ve Blau'ya (2006) göre, RNAi araştırmalarının başlangıcı 1990'a uzanıyor.

susturulur. Artık RNA'ların susturmaya yol açtığı üçüncü bir yol biliyoruz; bazı kirpikli protozoalarda, tamamlayıcı DNA dizilerinin kesilip çıkarılmasına rehberlik ediyorlar.[39]

RNA'nın aracı olduğu gen susturma nasıl beceriliyor olursa olsun, kalıtımla aktarılabilir. Küçük RNA'ları çoğaltan birkaç farklı mekanizma mevcut, yani bir hücre bölündüğünde, yavru hücrelerin, susturucu küçük RNA'lardan bazılarını kalıtımla alması olası. Yavru hücreler aynı zamanda, küçük RNA'ların neden olduğu kromatin değişikliklerini de kalıtımla alabilir. Kirpiklilerde ise, eğer küçük RNA'lar, DNA dizilerinin kesilip atılmasına yol açmışsa, kromozomların bu yoksun hali kalıtımla aktarılır. Buna ilaveten, en azından bazı organizmalarda, küçük RNA'lar hücreden hücreye hareket ettirilebilir, yani susturma, yatay doğrultuda da iletilebilir.

Dördüncü bölümü kaleme aldığımız dönemde, çeşitli küçük RNA'lar arasındaki benzerlikler ve farklılıklar net değildi, kullanılan jargon da henüz yerli yerine oturmamıştı. Günümüzde insanlar siRNA ile miRNA arasında ayrım yapmaya meyilli, gerçi bunlar arasındaki fark mutlak değil, üstelik bunlara ve benzer boyutlu başka RNA'lara topluca sRNA deniyor.[40] siRNA sistemi esasen bir hücre savunma sistemidir, oysa miRNA sisteminin düzenleyici rolü var. Hayvanlarda başka bir küçük RNA sınıfı daha bulunuyor: piRNA'lar (Piwi-interacting RNA). Bunlar, nesilden nesile epigenetik bilginin aktarımında kesinlikle önemli. Çoğunlukla miRNA'lardan ve siRNA'lardan azıcık daha uzunlar, çift iplikli yapılar oluşturmazlar, Kesici enzimden bağımsız hareket ederler, üreme dokularında çok faaldirler.[41] İşlevleri, transpozonları susturmaktır; eğer bu transpozonlar bastırılmazsa, faaliyetleri, gelecek nesillerin genomuna zarar verir. İlişkili olmasalar da piRNA sisteminin mantığı, daha önce betimlemiş olduğumuz CRISPR sisteminin mantığına benziyor. Çoğu piRNA, eski transpozonların parçalarından kopyalandığı sanılan DNA dizileri yığınlarından üretilir. İşlenen ve Piwi protein bileşiklerine bağlanan piRNA'lar, kendilerininkine uyan dizilere sahip faal transpozonlardan gelen RNA'ları hedef alır. Transpozon RNA'sıyla etkileşime girmek, nihayetinde bu RNA'nın yok edilmesiyle ve bunu üreten genin susturulmasıyla sonuçlanır. İlgili karmaşık süreçler

[39] Nowacki ve Landweber'de (2009) anlatılıyor.

[40] miRNA'ların ve siRNA'ların faaliyetlerinin genel bir anlatısı için bkz. Carthew ve Sontheimer (2009).

[41] Çeşitli küçük RNA'ların, bitkilerin ve hayvanların üremesindeki rolü için bkz. Bourc'his ve Voinnet (2010).

esnasında, faal transpozonları hedef alan moleküller seçilerek çoğaltılır, böylece tepkinin ölçeği büyür.

piRNA sistemi bozulursa, üreme hücrelerinde kaos hâkim olur, denetimsiz kalan transpozonlar kendilerini kopyalayıp yeni mevkilere yerleşir. *Drosophila*'da melez kısırlığını anlatırken bunun örneğini verdik; P unsuru transpozonlarını taşıyan, yaban ortamda yakalanmış erkekler, laboratuvarda yetiştirilmiş ve bu unsurlardan mahrum olan dişilerle çiftleştirildiğinde, bu durum meydana gelir. Bu çiftleşmeden doğan yavruların kısırlık düzeyi yüksektir, kromozoma zarar veren çeşitli mutasyonlar görülür. Çiftleşme öbür türlü yapıldığında, yani yaban ortamda yakalanmış dişiler laboratuvarda yetiştirilen erkeklerle çiftleştirildiğinde, yavruların doğurganlığı normal olur. Bu durum, melez kısırlığının açıklanması yolunda ipucu veriyor. Yabanıl sinek popülasyonları pek çok nesildir P unsurlarıyla yaşamış ve piRNA sistemleri, bu unsurları susturmak üzere yerleşmiş. Yabanda yakalanan sinekler, kendi üreme hücrelerindeki transpozon faaliyetini bastırmakla kalmaz, uygun piRNA'ları yumurta hücrelerine istifleyen dişiler, erkek spermiyle gelen transpozonları yok etmek için gerekli başlangıç koşullarını yavrularına sağlamış da olur. Laboratuvarda yetişmiş dişiler maalesef P unsurlarıyla hiç karşılaşmadığı için, bunlara karşı dirençleri yoktur, döllerine bırakacakları P unsurlarını hedefleyen piRNA'ları da bulunmaz. Bunun sonucunda, yabanda yakalanmış erkeklerle çiftleştiklerinde, erkekten gelen P unsuru oraya buraya sıçrar, gelecek neslin üreme hücrelerinde zarara yol açar, ta ki gelecek nesiller kendi piRNA'sı üretene ve P unsurlarını denetim altına alana dek.

RNA müdahalesi hakkındaki bilgi, melez kısırlığını anlamamıza yardım etmenin yanısıra, uzun soluklu başka bir muammaya, dördüncü bölümün ardından yaptığımız münazarada bahsettiğimiz paramutasyona da ışık tutmuştur. Paramutasyonu betimleyip isimlendiren kişi, 1950'lerde Alexander Brink oldu. Mısır bitkilerinde, belirli pigment denetimi genlerinin iki kopyası farklı olduğunda, alellerden birinin paramutajen olup öteki aleli kendi durumuna dönüştürdüğünü buldu. Bunun sonucunda yavruların fenotip oranları, klasik Mendelci kalıtımdan beklenen oranlardan farklıdır. Dahası, paramutasyona uğramış alelin değişim geçirmiş hali sonraki nesillere kalıtımla aktarılmakla kalmaz (gerçi çok kalıcı değildir), bu alel de paramutajendir. Her ne kadar Brink, günümüzde yararlandıklarımızdan farklı terimlerle ifade etmiş olsa da, araştırdığı alellerin, genetik varyantlar olmadığını, gen anlatımını etkileyen

kalıtsal kromatin varyantları (epialeller) olduğunu söylemiştir. Bu değerlendirme 1990'larda doğrulandı; kimi paramutasyon vakalarının, DNA dizilerindeki değil DNA metillenmesindeki değişikliklerle ilişkili gen susturmayla bağıntısı gösterildi. Alellerden birinin ötekiyle iletişim kurup öbür aleli kalıtsal olarak susturmasını sağlayan mekanizmalar henüz bilinmiyor, ama günümüzde artan kanıtlar, paramutasyona, genlerin şifre taşıyan dizilerinin içinde ya da etrafındaki tekrar dizilerinden üretilmiş siRNA'ların aracılık ettiğini düşündürüyor. Bu siRNA'lar, transpozonların susturulması hususunda anlattığımız usullere benzer şekilde, metillenme ya da histon değişiklikleri marifetiyle benzer dizileri susturuyor.

Paramutasyon nadirmiş gibi göründüğü, mısırla ve belki birkaç bitkiyle daha sınırlıymış gibi durduğu için, uzun yıllar boyunca çoğu biyolog, bunu ilginç bir tuhaflık saymaktan öteye gitmedi. Fakat kısa süre önce, memelilerde ve meyve sineklerinde benzer görüngülere rastlandı; paramutasyon, küçük RNA aracılı gen susturmanın göz önüne serilen öyküsünde yer kapmaya başladıkça, bilimciler, acaba paramutasyon ve benzeri görüngüler yaygın mı değil mi, uyarlanımsal önemi var mı diye merak etmeye başladı.[42] Hem spermde hem yumurta hücresinde bol bol RNA var, ayrıca bitkilerde, nematodlarda, memelilerde, bu RNA moleküllerinin, gen anlatımının durumuyla ilgili bilgiyi nesilden nesile aktarabileceğini gösteren bulgular mevcut.

İ.M.: Kromatin işaretlerinin ve sRNA'ların gametler aracılığıyla nasıl aktarılabileceğini anlıyorum, bunu gösteren kimi kanıtlar olduğunu da kabul ediyorum. Fakat temel önem taşıdığını söyleyecek kadar yaygın bir olay mı? Peki, bahsetmiş olduğunuz öbür iki EKS tipi hakkında ne demeli? Yapısal kalıtım ve kendini sürdüren döngüler ne âlemde? Buralarda neler olup bitiyor?

[42] Paramutasyon konulu son makalelerin başlıkları, geçmişte düşünüldüğünden daha büyük önem taşıdığı hissini yansıtıyor. Chandler ve Alleman (2008), klasik mısır çaprazlamalarında paramutasyonu betimliyor ve makalelerinin başlığında, paramutasyona, "nesilden nesile aktarılan epigenetik talimatlar" olarak atıfta bulunuyorlar. Suter ile Martin'in (2010), paramutasyonun tarihine ve başka RNAi sistemleriyle ilişkisine dair anlatısının başlığı şudur: "Paramutation: The tip of an epigenetic iceberg?" Memelilerde paramutasyon ve sperm aracılığıyla RNA aktarımı üzerine çalışmalar için bkz. Rassoulzagedan (2011); paramutasyonun, uyarlanımsal önemine sıkı sıkıya inanıyor. *Drosophila*'da, paramutasyonun, yeni piRNA üreten lokusun doğuşuna yol açtığı bulundu (de Vanssay ve diğ., 2012). Jablonka (2013a), gametle aktarılan RNA'larla ilişkili nesiller arası kalıtıma dair kanıtları özetliyor.

M.E.: Epigenetik kalıtımının ne kadar yaygın olduğu meselesine az sonra değineceğiz, fakat önce, seni yapısal kalıtıma doyuralım. Beklendiği üzere, sonunda prionların tıbbi, zirai ve ekonomik öneminin anlaşılması, bu alandaki araştırmaları mahmuzladı. Bunun göstergelerinden biri, 2007'de *Prion* adıyla yeni bir dergi kurulmasıdır. Eski bir sayıda Janine Beisson, kirpiklilerde yapısal kalıtımla ilgili yapılmış ilk çalışmalardan bahsedip güncelledi.[43] Yirminci yüzyılın ikinci yarısında DNA'nın egemenliğinin, protein temelli hücre kalıtımı önüne ideolojik engeller çıkardığına işaret etti, tıpkı prionlarla ilgili ilk çalışmalardaki gibi. Yapısal kalıtıma dair bu kadar az vakanın bildirilmesinin, keşfedilmesinin sebebinin muhtemelen bu olduğunu söyledi. Bizce haklı. Bildiğimiz kadarıyla, genel olarak yapısal kalıtım hâlâ çok rağbet gören bir alan değil. Prion araştırmaları ise istisnadır. Bu araştırmalardan elde edilen veriler, yanlış katlanmış proteinlerin dahil olduğu aşağı yukarı insan sinir sistemi hastalıklarından yirmisini anlamada önemli olmakla kalmıyor, evrim biyologları açısından da büyüleyicidir.[44] Evrim biyologlarının gözünde, maya prionlarıyla çalışmak bilhassa heyecan verici.

Prionlar hakkında bildiklerimizden yola çıkarsak, mayanın uyarlanımsal evriminde önemli rol oynadıkları sonucuna ulaşmamız kaçınılmaz. Şu gözlemleri düşün: (1) tekil bir proteinin kendini yayan birkaç düzenlenişi olabilir ve bu prion varyantlarının fenotip etkileri farklı olabilir; (2) yeni prionlar, genetik yapı değişmeksizin kendiliğinden ortaya çıkabilir; (3) prion oluşturma potansiyeli taşıyan en az 25 farklı maya proteini var, bunların birçoğu, transkripsiyonda ya da RNA'nın işlenmesinde rol oynuyor, dolayısıyla pek çok genin anlatımını etkileyebilirler; (4) tüm protein katlanmaları gibi, prion oluşumu, hücre içi sıcaklık ve metabolizma koşulları misali çevresel etkenlere çok duyarlıdır; (5) Hsp104 şaperonunu (ısı şoku proteini) içeren moleküler bir mekanizma mevcut ve bu mekanizma, prion yığınlarının toplanması ve dağılması üzerindeki etkileri sayesinde, iki yavru hücrenin de, yeni prionların oluşumunda kalıp

[43] Beisson (2008). Bu makale önce, yalnızca proten temelli kalıtıma ayrılmış bir kitap derlemesinde yayımlandı (Chernoff, 2007).

[44] Birleşik Krallık'ta deli dana hastalığı salgını denetim altına alındıkça kamuoyunda prionlarla ilgili tasalar azalmış olsa da, tıp dünyası, süt ya da et tüketimi aracılığıyla hayvanlardan insanlara ve kan nakli, organ nakli, tıbbi teçhizat, hatta tıp dışında kan, süt, dışkı aracılığıyla kişiden kişiye hastalıkla ilişkili prionların yatay geçiş ihtimaline karşı hâlâ tetiktedir. Soto (2012), hem memelilerde hem mantarlarda prionlarla ilgili son çalışmaları özetliyor.

olmayı sürdürecek prion tomurcuklarını alma ihtimalini etkiler; (6) prionlar, belli bir hücre kültürüne sokulduğunda, "mutasyon geçirebilirler", rekabet edebilirler ve hangi varyantın baskın hale geleceğini, kültür koşulları belirler.[45]

Varyantların bol olduğuna, aslına sadık kalarak çoğaldıklarına, çevresel koşullara duyarlı olduklarına, hayatta kalmalarının farklılık sergilediğine dair bu bulgular düşünülürse, prion oluşturan proteinlerin düzenlenişlerindeki değişikliklerin, uyarlanımsal evrimde önem taşıdığından şüphe duyulabilir mi? Yedinci bölümde, Lindquist grubunun çalışmasını anlattık. Bu çalışma, mRNA translasyonunu etkileyen bir prionun, önceden saklı duran genetik varyasyonu açığa çıkararak, esnekliği artırdığını gösteriyor. Bu, maya prionunun uyarlanımsal faydasına dair tek örnek değil. Örneğin, başka bir prionun, mantar karşıtı ilaçlara mayanın direnç kazanmasında rol oynadığı biliniyor.[46] Dahası, yaklaşık 700 farklı yabanıl maya soyuyla yapılan bir çalışmada, üçte birinden fazlasının prion barındırdığı ve bu prionların pek çoğunun, fenotipi etkilediği görüldü.[47] Tüm bunlar birlikte değerlendirildiğinde, bu bulgular, maya prionlarının, nadir hastalıkların belirtisi ya da laboratuvar kültürünün eseri olmaktan öteye geçmediğini kabul etmeyi güçleştiriyor, oysa kimi biyologlar bunu kabul etmemizi isterdi.

Kendini sürdüren döngülere gelince, günümüzde pek çok ilginç örnek ve bu tür sistemler barındıran bakteri popülasyonlarında evrim dinamiklerine bakan incelikli modeller mevcut.[48] Ökaryotlarda bu tür epigenetik kalıtıma dair kusursuz bir örnek, *Candida albans* mantarında bulundu.[49] Bu insan patojeni, iki kalıtsal biçimden birini alabilir, beyaz ya da mat olabilir. Bunlar, mikroskop altındaki görüntüleri bakımından farklılaşmakla kalmaz, etkinleştirdikleri genler, çiftleşme hevesleri, yerleşmeye meyilli oldukları beden kısımları açısından da farklılaşır. Bu iki biçim arasında gidip gelmek, ana bir düzenleyici genin, *WOR1*'in (white-opaque regulator 1) faaliyetine bel bağlar. Bu genin faaliyete geçmesiyle mat biçim üretilir. Bu biçimin sürdürülmesinin nedeni, *WOR1*'in ürününün kendi düzenleyici

[45] Maya kültür hücrelerinde prionların seçilimi ve evrimi için bkz. Li ve diğ. (2010); mayaların ilaca karşı direnç edinmesinde prionun rolü için bkz. Suzuki ve diğ. (2012); yabani maya suşlarıyla ilgili çalışmalar için bkz. Halfmann ve diğ. (2012).

[46] Suzuki ve diğ. (2012).

[47] Halfmann ve diğ. (2012).

[48] Bkz. Dubnau ve Losick (2006) ve Smits ve diğ. (2006).

[49] Zordan ve diğ. (2007).

bölgesine bağlanıp faaliyetini devam ettirmesidir. Başka bir deyişle, burada pozitif bir geri bildirim döngüsü söz konusu, tıpkı Şekil 4.3'te tasvir edilen gibi. Eğer *WOR1*'in ürününün düzeyi düşerse, ki bu şansa dayalı gerçekleşebilir ve yüksek sıcaklıklarda ihtimali artar, o vakit ana gen kapanır, geri bildirim döngüsü kesilir, hücre de kararlı, olağan beyaz biçime bürünür. Durum bundan biraz daha karmaşık; çünkü işe başka genler de dahil oluyor, böylece hep birlikte pozitif geri bildirim döngülerinden oluşan bir ağ meydana getiriyorlar. Bu döngüler, birbirini pekiştirip mat hali kararlı hale getiriyor. Çoklu pozitif geri bildirim döngülerinin marifetiyle sağlanan bu tamponlama, sineklerin ve memelilerin kimi farklılaşmış dokularında görülen duruma benziyor. Kendini sürdüren döngüler çok karmaşık olabilir, pek çok hücre bileşeni içerebilirler. Hücrelerin böyle hal seçenekleri arasından gidip gelişinin nasılı ve nedeni, sistem biyologlarının boğuştuğu sorunlardan biridir.

İ.M.: Kendini sürdüren döngülerin ya da başka türlü bir epigenetik kalıtımın gelişimdeki rolünden asla şüphe etmedim. Evrimde epigenetik kalıtıma biçtiğiniz rol biraz huzursuz edici görünüyordu. Durum artık daha mı berrak? Şimdi ilk soruma dönmek istiyorum: Epigenetik kalıtım ne kadar yaygın?

EPİGENETİK VARYANTLAR – NE KADAR YAYGIN?

M.E.: Epigenetik kalıtımın yaygın olduğuna bizce pek şüphe yok, gerçi kafa karıştıran biçimlere bürünüyor. Birkaç yıl önce bizden biri (EJ), Gal Raz'la birlikte, akademik yazında bulabileceğimiz tüm epigenetik kalıtım örneklerini derledi.[50] 2008'de tamamlanan bu araştırma, 42 farklı tür üzerinde yapılmış 102 çalışmayı kapsıyordu. Melezleri temsil eden yalnızca dört vaka dahil ettik (epigenetik kalıtım sergilediği bilinen onca melez örneğinden), ayrıca genom damgalanması vakalarının hepsini dışarıda bıraktık (bu damgalamada, kalıtımla aktarılan işaretler, aktaran ebeveynin cinsiyetine bağlıdır). Kimi çalışmalarda pek çok epigenetik işarete göz atıldığı için, bu etüdün kapsadığı rakam yüzlerle ifade edilir. Üstelik, zaten bulmuş olduğumuz 102 çalışmaya benzer kimi çalışmaları görmezden geldik. Elbette, bazı çalışmaları da ıskaladık, çünkü bunlardan ancak daha sonra, insanlar bize yazıp bu çalışmaları anlattığında

[50] Jablonka ve Raz (2009).

haberdar olduk.[51] Tahmin edeceğin gibi, bu etüt tamanlandığından beri epigenetik kalıtımla ilgili pek çok vaka daha bildirildi. Bunlar olmasa bile, inanıyoruz ki kanıtların ağırlığı, kimi biyologların, epigenetik kalıtımın yaygın görülmesiyle ilgili dile getirdikleri şüphelerini gidermeye yeter.

İ.M.: Yüzlerce, hatta binlerce örnek, şüphecileri ikna etmeye yetmeyecektir. Genetik kalıtımın yanında bunun hiç olduğunu ileri sürecekler. Her DNA nükleotidinde her varyasyon kalıtımla aktarılabilir ve olası kalıtsal varyantların toplam sayısı, gökteki yıldızlardan fazla.

M.E.: Fakat genomda yüzlerce mevkinin de alternatif, kalıtsal, bağımsız ayrışan epigenetik varyasyonu olabileceği kanıtlansa, bu varyantların kombinasyon sayısı da astronomik boyutta olur. Bu rakam ikna edici olmaz mıydı? Fransa'da Colot grubunun, İsviçre'de Paszkowski grubunun gösterdiği buydu; çok sayıda yeni epigenetik varyantın kalıtımla aktarılabildiğini kanıtladılar. Botanikçilerin gözde genetik aracı *Arabidopsis thaliana*'yı kullanarak, kaç tane metillenme örüntüsünün ne müddette bağımsız olarak kalıtımla aktarılabileceğini bulmak için zekice deneyler tasarladılar. Bu amaçla safkan soylar kullandılar, yani bilindiği kadarıyla tüm bitkilerin genetik yapısı özdeşti. Soylardan birindeki bitkilerin metillenme seviyesi normaldi; ikinci bir soydaki bitkilerin genetiği, ilk soyla özdeşti, yalnızca DNA metillenme patikasında görevli kilit bir enzimi devre dışı bırakan bir mutasyon taşıyordu. Dolayısıyla bu soyda metillenmenin yüzde yetmişi görülmüyordu. Az metillenmenin görüldüğü soyun bitkileri ile normal metillenmenin görüldüğü soyun bitkileri arasındaki çaprazlamalar, kromozom takımlarından birinin normal metillendiği, öbür takımın az metillendiği bir döl yarattı. Uygun çaprazlamalar yapılarak ve metillenme mutantını taşıyan bitkiler dışarıda tutularak, mayoz sırasında kromozomlar arasındaki rekombinasyonlar sayesinde biyologlar, tek melez ebeveynden yola çıkıp yüzlerce epiRIL (epigenetic recombinant inbred lines; epigenetik rekombinant safkan soylar) üretti. Bu soyların hepsinde normal metillenme enzimleri, normal ve özdeş DNA dizileri vardı, gelgelelim

[51] 1960'larda ve 1970'lerde yapılmış olup da ıskalamış ilginç araştırmalardan ikisi, Monique Sibi'nin bitki kültürü hücreleriyle yaptığı çalışma ve Holloway'in Pseudomonas aerinosa bakterisiyle yaptığı çalışmadır. Sibi, kültür hücrelerinde büyüyen bitkikerde değişikliklerin tetiklendiğini ve bu değişikliklerin müteakip nesillere aktarıldığını buldu (bu çalışmanın İngilizce anlatısı için bakınız Sibi, 1986); Holloway (1965), yüksek sıcaklıkta beş nesil boyunca yetiştirilmesi ardından Pseudomonas'ın, faj saldırısı karşısında savunmasızlığının kalıtsal şekilde arttığını buldu.

kromozomları, metillenmiş ve metillenmemiş bölütlerin farklı şablonlarını taşıyordu. Başka bir deyişle, epiRIL'ler, farklı epialel varyantları barındırıyordu. Bilimciler sekiz nesil daha safkanlaştırma yaparak epiRIL'leri inceledi. Az metillenmiş ebeveynden kalıtımla aktarılan kromozom bölütleri acaba normal metillenme seviyelerine döndü mü yoksa metilsiz hali korunarak mı kalıtımla aktarıldı görmek istiyorlardı.[52]

Sonuçlar, *Arabidopsis* genomunun büyük bir kesitinin farklı farklı metillenebileceğini, az metillenmiş epialellerin yaklaşık yarısının (yüzlercesi) tıpkı genetik varyasyonlar gibi kalıcı şekilde aktarıldığını gösterdi.[53] Öteki yarı, beş nesil içinde normal metillenme düzeyine dönüyordu. Bunlar çoğunlukla, sıçrayabilen unsurlarla ve sentromer bölgeleriyle ilgili genom mevkileriydi. Bunların yeniden metillenip susturulmasında sRNA faaliyetlerinin tesirli olduğunu düşünmek için sağlam sebepler var. Kalıtımla aktarılmış kimi varyasyonların, patojen bakterilere direnç, çiçeklenme zamanı ve bitki yüksekliği gibi özelliklerde fenotipik etkilerinin olduğu, önemli bir gözlemdi. Çiçeklenme zamanı ve bitki yüksekliği açısından, kalıtılabilirlik yaklaşık yüzde otuzdu; bu, safkan olmayan bitkilerde benzer özelliklere yapılan genetik katkı incelenirken elde edilen değerlere yakın.

Bildiğimiz kadarıyla, *Arabidopsis*'in, biyolojisi bakımından olağanüstü bir yanı yok, dolayısıyla bu bitkide bulunanlar, başka canlılar için de az çok geçerli olmalı. Maalesef, aynı deney düzeneği, çoğu organizmada kullanılamıyor, çünkü ya bunların genetiği yeterince bilinmiyor ya da üreme sistemleri bu deneylere izin vermiyor. Yine de epiRIL deneylerinden gelen inanılmaz sonuçlar, başka organizmalarda benzer araştırmalar yürütme usulleri tasarlama yolunda güçlü bir itki doğuruyor; çünkü bu sonuçlar, doğal seçilim marifetiyle birikimli evrimin, kalıtsal epignetik varyasyonlar zemininde gerçekleşebileceğini kuvvetle ima ediyor.[54]

İ.M.: Bunun muhtemel bir harika kanıt olduğunu kabul ederim. Fa-

[52] Johannes ve diğ. (2009); Reinders ve diğ. (2009). Arabidopsis, kendi kendini dölleDiği ve her soy, tek tohum aracılığıyla sürdürüldüğü için, yedinci nesile gelindiğinde epialellerin yüzde doksan sekizi iki kromozomda özdeş olmalıydı.

[53] Colot'ya göre (EJ'yle şahsi iletişim), epialeller, 14 nesil safkanlaştırmanın ardından kalıtımla aktarılmayı sürdürüyordu.

[54] Arabidopsis'in epimutasyon oranlarıyla ilgili çalışmalar için bkz. Schmitz ve diğ. (2011) ve Becker ve diğ. (2011). Arabidopsis'te kalıtsal epigenetik varyasyonlarla ilgili tüm çalışmaların burada bahsedilen özeti için bkz. Schmitz ve Ecker (2012).

kat kafamı kurcalayan iki şüphe var: Birincisi, geniş çaplı metilsizleşmenin, transpozonları etkinleştirip yeni mevkilere atlamasına neden olmadığına emin misiniz? Transpozon etkinliği genetik mutasyon doğurur, fenotip etkilerinden de bu mutasyonlar sorumlu olabilir. İkinci şüphem, bu şık deneylerin gerçek dünyada geçerliliğiyle ilgili. Gerçek dünyada organizmalar, çevresel değişikliklere tepki vermek zorunda; ancak çok nadiren metillenme sistemindeki bir mutasyon, epigenetik çeşitlilik yaratır. Deneylerin müdahalesinden uzakta, doğal popülasyonlarda neler olup bitiyor?

M.E.: Birinci şüphene gelirsek, evet, elbette bazı transpozonlar etkinleşmiştir. Metilsizleşme, hareketli unsurları etkinleştirir; kalıtsal fenotip etkilerinin *bazıları*, transpozon sıçramasının sonucuydu. Fakat hepsi değil. *Çoğu* vakada, fenotip değişikliği ile etkinleşmiş transpozon arasında bağıntı bulunamadı, oysa araştırmacılar bu bağıntıları aramıştır. Dolayısıyla bu örnekte, kalıtsal her değişikliğin DNA dizisindeki bir değişikliğe bel bağlamasını isteyen bazı insanların dileği yerine gelmedi. Unutma, transpozonlar, fenotip değişikliklerinden sorumlu olsa bile, hareketleri epigenetik marifetiyle düzenlenir. Dolayısıyla bu vakalarda bile, ki betimlediğimiz araştırmalarda sayıları ağır basıyormuş gibi görünmüyor, yeni varyantlar, klasik mutasyonlar değildir.

İkinci kaygına gelince, *Arabidopsis* epiRIL'leriyle yapılan çalışma, doğada olan bitenle alakalı mı diye sormuştun. Kimilerinin bu konuya eğildiğine seni temin ederiz. Dahası, *Arabidopsis* genomu nispeten küçük ve dizileme işlemi ucuz olduğundan, ayrıca metillenmiş ve metillenmemiş sitozinleri ayırt edebilen yöntemler var olduğu için, araştırmacılar bu konuyu daha önce eşi görülmemiş moleküler ayrıntılarla inceliyor. Safkan *Arabidopsis* soylarını serada 30 nesil boyunca yetiştirip, üçüncü nesildeki soyların metillenme örüntüsündeki değişiklikleri otuzuncu nesildekilerle kıyaslayarak, normal epimutasyon hızını tahmin etmek mümkün. Soyların hepsinde aynı DNA olduğundan (olası bir avuç mutasyonu ve nadiren görülen transpozon sıçramalarını saymazsak) ve bitkilerin yaşadığı çevrede değişiklik görülmediği için, bu sonuçlar bize, kalıtsal metillenme varyantlarının, kendiliğinden ortaya çıkma sıklığını söylüyor. Araştırmalardan birinde epimutasyon hızı, her nesilde CG çifti başına en azından $4{,}46 \times 10^{-4}$ epimutasyon olarak bulundu. Bu hız, bu soylardaki genetik mutasyon hızından on üzeri dört kat büyük (her nesilde nükleotit başına 7×10^{-9} baz değişimi). Zaman zaman, DNA metillenmesindeki varyasyonlar, gen anlatımındaki değişikliklerle

bağıntılı olabilir.

Kendiliğinden gerçekleşen epimutasyon hızının yüksek olduğunu gösteren bu bulguların, doğal popülasyonda olan biteni anlatmadığını düşünüyorsun hiç şüphesiz. Haklısın. *Arabidopsis thaliana*'da doğal olarak ortaya çıkan bir avuç epialel biliniyor, fakat yeni genetik ve epigenetik varyasyonların serbestçe meydana geldiği doğal popülasyonlarda, bu iki varyasyon tipinin etkilerini ayrıştırmak zor. Ancak, sınırlı genetik farkları bulunan popülasyonlar barındıran türlerle yapılmış karşılaştırmalı çalışmalardan kimi ilginç sonuçlar gelmiştir; bu popülasyonlarda sınırlı genetik farkların sebebi, ya yeni yaşam alanına henüz gelmiş olmalarıdır ya da eşeysiz üremeleridir. Çalışmalardan birinde, mangrov türü *Laguncularia racemosa*'nın iki komşu popülasyonu karşılaştırıldı. Popülasyonlardan biri tuzlu bataklıkta yaşar. Tuz oranı yüksek, besin sınırlıdır. Öbür tür, ırmak kenarı bir alanda yaşar. Hergün gelgit dalgalarına maruz kalır, besin tedariki sağlamdır. Bu iki yaşam alanında bitkiler farklı büyüyor. Irmak kenarındaki alanda ortalama 7,5 metre yükseliğe ulaşıyor, şekli ağaca benziyor, fakat tuzlu bataklıkta ancak 1,5 metre yüksekliğe ulaşıyor; popülasyonların morfolojisi de farklı. Bu belirgin farklar, farklı DNA bazı dizileriyle değil, DNA metillenmesindeki önemli farklarla bağıntılı.[55]

Metillenme çeşitliliğiyle bağıntılı yine önemli bir uyarlanımsal çeşitlilik örneği, çiçeklerde yaşayan maya türü *Metschnikowia reukaufii*'de bulundu. Eşeysiz üreyen bu maya, farklı farklı türlerin çok geniş çiçek özü yelpazesiyle beslenir. Tozlaştırıcı böcekler sayesinde çiçekten çiçeğe yayılır. Karşılaştığı çeşitli çiçeklerin çiçeközü, içeriği ve şeker derişimi açısından farklılık sergiler. Mayaların, farklı çiçeközlerinden yararlanmak için gereksinim duyduğu hızlı ayarlar, DNA bazı değişiklikleriyle değil DNA metillenmesindeki değişimle ilişkilidir; hücreler, DNA metillenmesi engelleyiciye maruz bırakıldığında, bu iş sekteye uğrar.[56] Maalesef, mangrov örneğindeki gibi, epigenetik varyasyonun ne kadarının ve ne kadar sadakatle nesilden nesle iletildiği net değil. Fakat, bu uyarlanımların, epigenetik kalıtım sistemleri aracılığıyla sonraki nesle aktarıldığını gösteren bol miktarda sağlam kanıt var. Bazı bitkilerde, patojen bakterilere ya da otçul böceklerin yol açtığı tahribata karşı edinilmiş direncin, bir iki

[55] Lira-Medeiros ve diğ. (2010). Gao ve diğ. (2010), *Alternanthera philoxeroides* adlı ayrık otunda benzer bir bağıntı buldu.

[56] Herrera ve diğ. (2012).

nesil boyunca kalıtımla aktarılabildiği bulundu. Kimi vakalarda ise, belirli genlerde kalıtımla alınmış metillenme değişiklikleriyle ya da RNAi sistemi üzerinden aktarımla ilişkili olduğu gösterildi.[57] Çoğunlukla bu tip aktarıma, "nesiller arası uyarlanımsal esneklik" denir.[58]

Bu tip esnekliğin altyapısını oluşturan değişim türünü, bayağı maymun çiçeği *Mimulus guttatus*'un doğal popülasyonlardan gelen bitkiler arasındaki çaprazlamayla elde edilmiş döllerin moleküler tahlili ortaya çıkardı. Bazı popülasyonlarda, böceklerin otlaması, yapraklar üzerinde trikom (ince savunma tüyleri) yoğunluğundaki artışı tetikledi. Bu artış kalıtsaldır. Böcek otlamasının nadir ve bitki ömrünün kısa olduğu başka popülasyonlarda, yapraklarda az sayıda trikom vardır, hatta böcek saldırılarını taklit eden hasar, bu tüylerin yoğunlaşmasını tetiklemez. Bu iki popülasyondan gelen bitkileri çaprazlayıp döllerinden gelişen soylar tahlil edildiğinde, trikom yoğunluğunda hasarla tetiklenen artışın, gen anlatımı değişiklikleriyle bağlantılı olduğu ve bu değişikliklerin bir sonraki nesle aktarıldığı görüldü. DNA metilsizleşme etkenlerinden biri, iletilen bu etkileri ortadan kaldırdığı için, muhtemelen kalıtım, metillenme işaretleme sistemini içeriyordu. Aktarım mekanizmaları hâlâ çözüme kavuşturulmayı bekliyor, fakat şimdiye dek keşfedilenler, bunun, tetiklenmiş, kalıtsal, epigenetik uyarlanımlara güzel bir örnek olduğunu gösteriyor. Ayrıca ekolojik dağılım, doğal popülasyonlarda önemli etkileri olabileceğini ortaya koyuyor.[59]

İ.M.: Evrim biyologları, ekoloji araştırmalarını dikkate alıyor mu? Evrimde epigenetik kalıtımın rolünün farkındalar mı?

M.E.: Eski nesil evrimcilerin çoğu üyesi hâlâ, epigenetik kalıtım önemsizmiş, fark yaratmazmış gibi davranıyor; eski toprak yeni-Darvinciliğin her şeyi açıkladığını düşünüyorlar (bu terimle, Darwin'in kuramının Modern Sentez versiyonunu kastediyorlar).

[57] Rasmann ve diğ. (2012), RNAİ sisteminin, Arabidopsis'te böcek kaynaklı hasara karşı tetiklenmiş ve iki nesil boyunca kalıtımla aktarılan direnci içerdiğini göstermiştir.

[58] Herman ve Sultan (2011), bitkilerin, çeşitli çevresel koşullara verdiği kalıtsal tepkileri betimliyor ve nesiller arası uyarlanımsal esnekliğini öneminden bahsediyor.

[59] Mimulus guttatus'ta trikom yoğunluğuyla ilgili çalışma için bkz. Scoville ve diğ. (2011). Çevresel baskılara uyarlanımda metillenmenin dahlini gösteren başka bir araştırma için bkz. Verhoeven ve diğ. (2010). Verhoeven, tohumlar aracılığıyla eşeysiz üreyen hindibağlarda, çevrenin tetiklediği varyasyonlar buldu. Patojenlere ve zararlılara karşı direnç de dahil bu varyasyonlar kalıtımla aktarılır ve kalıtımları, metillenme değişiklikleriyle bağıntılıdır.

Konuyu deşenlerin, daha genç ekolog ve kuramcı nesline mensup kişiler olduğunu duymak seni şaşırtmayabilir.

İ.M.: Bu genç bilimcilerin önünde azımsanmayacak bir iş var. Modelleri, seçilim kadar, kendiliğinden ve tetiklenmiş epimutasyon hızlarını, farklılaşan aktarım yetilerini (bunlar epialele özgü olabilir), epigenetik sürüklenmeyi de hesaba katmak zorunda. Genetik yapının karmaşıklığının üstünde tüm bunlar nasıl ele alınabilir?

M.E.: Albert Einstein'ın, "her şey mümkün mertebe sade yapılmış olmalı, ama basite kaçılmamalı", dediği söylenir. Mevzuyu yanlış ele alarak, yani bu durumda epigenetik kalıtımı görmezden gelerek biyolojik gerçekliği sadeleştiremezsin. Aslında durum, önceden korktuğumuz kadar imkânsız derecede zor değil. 10. Bölüm'deki münazaramızdan anlaşılacağı üzere, dokuz yıl önce, her şeyi kapsayan bir evrim modeli konusunda şüpheciydik, fakat genel bir çerçeveye ulaşmanın, özgül vakalarda bu çerçeveyi geliştirmenin mümkün olduğu anlaşıldı. Kurulan modeller, Price denklemini temel alıyor. Bu denklem, doğal seçilim yoluyla evrime dair çok genel bir matematiksel betimlemedir. Fenotiplerde evrimsel değişime hem genetik hem epigenetik girdileri dahil edecek şekilde kapsamı genişletilmiştir.[60] Örneğin Day ve Bonduriansky, epigenetik varyasyonlar işe dahil olduktan sonra evrimsel dinamiklerin nasıl büyük çaplı değişim geçirdiğini göstermek üzere bu çerçeveden faydalandı.[61] Başka kuramcılar, klasik popülasyon genetiği denklemlerini aldı, bunları epigenetik varyasyonlara uyarladı, ortaya çıkan dinamikleri incelediler.[62] Aynı şeyi görüyorlar; popülasyon düzeyinde, genetik varyasyonla elde edilmiş neticelerden çok farklı neticeleri var. Epigenetik ve genetik varyasyonun etkileşim usulü hakkında bildiklerimizi gözden geçirirsek, nihayetinde popülasyon modelleri, doğal genetik mühendislik süreçlerini de kapsayacaktır. Neyse ki bilgisayar çağında yaşıyoruz, dolayısıyla matematik tahlile gelmeyen çok karmaşık etkileşimlerin bile simülasyonu yapılabiliyor.

İ.M.: Bildiğiniz üzere, sırf soyut modeller ve simülasyonlar değil, uygulamaya dönük meseleler de ilgimi çekiyor, gerçi bu günlerde bu modeller olmaksızın fazla bir iş kotarılamayacağının farkındayım. Meramımı basitleştirilmiş şekilde belirteyim: Bir bitki ya da fare popülasyonunda ya da insanlarda ilginç bir özelliğe baktığınızda, bu

[60] Price denklemi için güzel bir açıklama için bkz. Gardner (2008).

[61] Day ve Bondurianskey (2011); ayrıca bkz. Helanterä ve Uller (2010).

[62] Seçilimin popülasyon-epigenetik modelleri için bkz. Geoghegan ve Spencer (2012).

karakterin kalıtımında epigenetik bir bileşen var mı yok mu söyleyebilir misiniz? Örneğin, birçok ülkede salgın boyutuna vardığı söylenen obeziteyi ele alırken, bunda epigenetik bileşen olup olmadığını keşfedebilir misiniz? Atalarının günahları ya da talihsizlikleri gerçekten evlatların başına bela kesiliyor mu? Karamsar davranıp, böyle olacağını tahmin etmiştiniz. Genetik varyasyonu temel alan kalıtılabilirlik tahminlerinin abartılı olduğunu, çünkü epigenetik bileşenin hesaba katılmadığını ileri sürmüştünüz. Bir keresinde, "kayıp kalıtılabilirlik" hakkında bir makale okudum. Genetik etkenlerin, boy ve obezite gibi özelliklerin kalıtılabilirliğinin ancak minik bir kesirini açıkladığı yorumu vardı. Sizce, epigenetik varyasyonlar, kalıtılabilirlik tahminlerinin kara deliklerini doldurabilecek mi?

M.E.: Bu kitapta uzun uzadıya ileri sürdüğümüz ve 1995'te birlikte yazdığımız ilk kitabımızda işaret ettiğimiz gibi, epigenetik kalıtım, kalıtılabilirlik tahminlerine dahil edilmek zorunda. Kayıp kalıtılabilirliğin bütünüyle kalıtsal epigenetik varyantlardan kaynaklandığını düşünmüyoruz; daha fazla genetik varyantın ve bunların kombinasyonunun önemli olduğunun bulunmasını bekliyoruz. Yanıtın büyük kısmını bu teşkil edecektir.[63] Fakat bugün bildiklerimizin ışığında, epigenetik farklılıkların da rol oynadığının bulunması kaçınılmazdır. epiRIL deneyleri ve başka araştırmalar, mutasyon sonucunda ortaya çıkan metillenme değişikliklerinin, genetik öğe artık mevcut değilken bile birçok nesil boyunca kalıtımla aktarılabildiğini gösterdi. Başka araştırmalar, çevresel baskıların, kalıtımla aktarılan, değişime uğramış epigenetik işareler doğurabileceğini gösteriyor. Dolayısıyla bir soyun genetik ve epigenetik *tarihçesi*, bugününü etkiliyor, ayrıca geleceğini de etkileyebilir. Kalıtılabilirliğin, epigenetik bir yanı olduğu hükmüne varmak kaçınılmaz. Dahası, kalıtımda genetik ve epigenetik girdileri ayırt etmek mümkün. Bunu yapmanın birkaç usulü var. Bunların hepsi, klasik nicel genetik modellerine uzanıyor.[64] Kalıtılabilirliğin genetik bileşenini tespit ettiğinde, söz konusu özelliğin gelişiminin altyapısını oluşturduğu sanılan hedef genlere göz atabilir, belirli epigenetik zanlıları bulabilirsin.

[63] "Kayıp kalıtılabilirliğin" –boy ve ağırlık gibi karakterlerin kalıtımını açıklamada yeterince genetik unsuru bulamamak– olası açıklamaları için bkz. Maher (2008).

[64] Kalıtılabilirliğe genetik ve epigenetik etkenlerin göreli katkısını tahmin etme usulleri için bkz. Tal ve diğ. (2010). 1995'te, kalıtılabilirliğe epigenetik katkıyı tahmin etmeye dönük bir yöntemin yayımlanma girişiminin, bir dergi editörü tarafından, "bahçedeki perilerin sayısı tahmin edilemez" gerekçesiyle reddedildiğini biliyoruz. Epigenetik periler şimdi gerçeklik kazanıyor!

İ.M.: Bu hiç de kolay olmaz! Nihayetinde, epigenetik işaretin tetiklenme ve iletilme yetisi, genetik altyapıya bel bağlayabilir.

M.E.: *Daima* genetik altyapıya bel bağlar. Örneğin uzun süre önce, tekrar dizilerinin, epigenetik işaretleme açısından çok önemli olabileceğini ileri sürdük.[65] Yani farklı safkan soylar alıp kalıtsal epigenetik işaretlerine bakarsan, o işaretlerin yelpazesinde ve kalıcılığında farklılıklar bulman kaçınılmaz. Fakat defalarca vurguladığımız üzere, geçerli soru şu: Genetik *varyasyonlara* bel bağlamayan epigenetik *varyasyon* var mı? Yanıt ağız dolusu bir "evet"tir. Her ne kadar genetik unsurlar, farklı ve kalıtsal şekilde işaretlenen bir mevki için mutlaka gerekli olsa da, ne zaman ve ne ölçüde işaretleneceği, çevresel sinyaller ya da gelişimde kontrol edilemeyen varyasyonlar gibi başka etkenlere bel bağlar. Genetik ve epigenetik varyasyona açık doğal popülasyonlarda, epigenetik ve genetik varyasyonlar çoğunlukla bağıntılıdır.[66] Fakat epiRIL'lerle ve daha önce betimlemiş olduğumuz başka safkan *Arabidopsis* soylarıyla yapılmış çalışmaların açıkça gösterdiği gibi, genetik açıdan özdeş bireyler arasında bol miktarda varyasyon var olabilir.

İ.M.: Bu genetik-epigenetik bağlantısını daha fazla deşmenizi isterim. Gözde evrim senaryolarınızdan birini, genetik asimilasyon marifetiyle evrimi soracağım size. Bunda hiç şüphesiz nesiller arası epigenetik kalıtım yer alıyor olmalı.

GENETİK UYUM: EPİGENETİK BAĞLANTISI VAR MI?

M.E.: Müsaadenle, esnekliğin ve kanalize olmanın evrimine yeniden göz atalım, ayrıca daha önce bahsettiğimiz bir konuya, West-Eberhard'ın fenotipik ve genetik uyum hakkındaki fikirlerine yeniden değinelim. West-Eberhard, evrimsel bir değişikliğe ya da yeni bir mutasyona cevaben uyarlanımsal bir gelişim tepkisi (fenotipik uyum) nesiller boyunca tekrar tekrar ortaya çıkıyorsa, o halde bu süreçte doğal seçilim marifetiyle genetik değişiklikler meydana gelecektir (genetik uyum), diyordu. Sonuç, ya (1) kanalize olma (fenotipik tepkiyi tamponlayarak yelpazesini daraltır) ya (2) artan esneklik (tepkiyi koşullara daha bağlı kılarak yelpazesini genişletir) ya da (3) tepkinin zararlı yan etkilerinin yumuşatılması olur. İlk değişik-

[65] Jablonka ve Lamb (1995), yedinci bölüm.

[66] Herrera ve Bazaga (2010, 2011), İspanyol menekşesi *Viola cazorlensis*'in yabanıl popülasyonlarında, metillenme farklılıkları olarak ölçülen epigenetik ıraksamanın, uyarlanımsal genetik ıraksamayla bağıntılı olduğunu buldular.

lik tipi, kanalize olmanın artışı, daha önce Waddington'ın "genetik asimilasyon" terimini kullanarak betimlediğimiz şeydir, dolayısıyla genetik asimilasyon, genetik uyumun özel bir vakasıdır. Genetik uyum marifetiyle gerçekleşen bu üç evrimsel değişiklik tipinin ortak bir hususu bulunuyor: önce fenotip değişir, ardından genetik değişiklik gelir. West-Eberhard'ın (2003, s. 20) belirttiği gibi, "Uyarlanımsal evrimde genler öncü değil takipçidir".

Hayvanların ve bitkilerin, genetik değişiklik olmaksızın türlü türlü koşullara uyum göstermek gibi inanılmaz bir yeteneği olduğu su götürmez. Büyük kumkuşu gibi göçmen bir kuşu ele alalım. Arktik kuşağının üst kısımlarında ürer, ardından kışı geçirmek için Güney Amerika'nın ya da Afrika'nın ucu gibi binlerce kilometre uzaktaki yerlere göç eder. Bu tür bir yaşam tarzı, davranışlarda ve fizyolojide muazzam ayarlar yapmayı gerektiriyor.[67] Bedenin içindeki yapılar bile etkilenir; çünkü kuşların besininin niteliği değişir: Üredikleri yerde nispeten yumuşak kafadanbacaklıları ve örümcek yerken, kışı geçirdikleri sulak kıyı bölgelerinde daha sert kabuklu yumuşakçaları ve kabukluları yerler. Kuşlar bu duruma, sindirim sistemlerinde, özellikle de taşlıklarında değişiklik yaparak uyum gösterir. Taşlıkları, büyür, kaslanır, katı kabuklu yemleri ezmeye uygun hale gelir.

Büyük kumkuşunun, farklı yaşam alanlarından ve besinlerden yararlanmasını mümkün kılan, tersine çevrilebilir fenotip ayarlamaları yapma yetisi muhtemelen, içinde yaşadığı, değişkenliği öngörülür koşullara hızlı uyum seçilimi tarafından şekillendirilmiştir. Peki organizmalar, yakın atalarının hiç karşılaşmadığı çevrelerle karşı karşıya geldiğinde ne oluyor? Her vaka farklı olacaktır, fakat Alexander Badyaev ve çalışma arkadaşları, yeni koşullara uyumun ev ispinozu *Carpodacus mexicanus* türünde nasıl gerçekleştiğini gösteriyor. Bulguları, nesiller arası etkilerin önemli olduğunu düşündürüyor.[68] 1940'a değin bu kuşun yaşam alanı California'yla ve Güneybatı Amerika çölleriyle sınırlıydı, fakat o zamandan beri menzilini, kısmen doğal istilalar aracılığıyla ama evcil hayvanların doğaya salınmasıyla da büyük oranda genişletti. Günümüzde ABD'nin

[67] Piersma ve van Gils (2010), büyük kumkuşları yaşam alanı değiştirdiğinde bu kuşların fizyolojisindeki pek çok esnek ayarlamayı sevimli ayrıntılarla betimlemişlerdir. Davranışlar, fizyoloji, ekoloji içindeki ve arasındaki karşılıklı geribildirim döngülerini, ayrıca büyük kumkuşunu böyle başarılı bir göçmen haline getiren evrimi tasvir ediyorlar.

[68] Ev ispinozlarını araştıran grubun birtakım çalışmaları için bkz. Badyaev (2009).

neredeyse her bölgesinde mevcut. Badyaev ve çalışma arkadaşları, çok farklı koşullarda yaşayan, kısa süre önce tespit edilmiş iki popülasyonu karşılaştırdı. Bir tanesi Alabama'nın ılık ve nemli ovalarını mesken tutmuşken, öbürü, Montana'nın kuru ve soğuk dağlarında yaşıyor. Bu popülasyonlardaki kuşların, eşeysel çiftbiçimlilik derecelerinde değişiklik sergilediğini buldular; eşeysel çiftbiçimlilik, gaga boyutu, bacak uzunluğu, vücut kütlesi gibi özelliklerin cinsiyetten cinsiyete farklılık göstermesidir. Alabama'da erkekler daha hızlı çoğalır, dişilerden iridirler, oysa Montana'da tersi geçerli. Dahası, boyut farklarının uyarlanımsal olduğunu da gösterebildiler; Montana'da küçük erkeler ve iri dişiler başarılı olurken, Alabama'da iri erkekler gözdedir. Bu popülasyonların yerli yerine oturmasının üzerinden kısa süre geçtiği düşünülürse, fenotiplerinde bu uyarlanımsal ıraksamanın, genetik değişiklik kökenli olması muhtemel değil; o halde nasıl açıklamak gerekiyor?

Badyaev ve ekip arkadaşları, anne etkilerinin, yani yavruların gelişimi ve fenotipi üzerinde annelerin etkilerinin, gözlemledikleri fenotip ıraksamasının ardındaki güç olduğuna inanıyor. Montana ve Alabama popülasyonlarının arasındaki farklar ekseriyetle, anne kuşun, erkek ve dişi kuş taşıyan yumurta yumurtlama sırasını değiştirme ve kuluçka döneminin müddetini denetim altında tutma yetisinden kaynaklanır. Montana'da dişiler, dişi taşıyan yumurtaları önce yumurtlama eğilimindedir, bu dişi yavrular böylece yuvada daha fazla zaman geçirir, erkek yavrulardan daha hızlı büyür, daha fazla irileşirler; Alabama'da ise tersi geçerlidir. Erkek taşıyan yumurtalar önce yumurtlanır, sonuçta erkek evlatlar kızkardeşlerinden iri olur. Bu grubun çalışması, mevcut fizyolojik ve davranışsal mekanizmalardan yararlanarak, bu kuşların genetik değişim geçirmeksizin yeni koşullara nasıl uyum gösterdiğini açıkça göz önüne seriyor. Tek nesil içinde bile kuşlar, içinde bulundukları çevreyle başa çıkmada yetkinleşir. Her yeni kuluçkayla birlikte, Montana popülasyonuna katılan dişilere, yavruların hayatta kalma şansını iyileştiren yumurtlama sırasındaki meyili tetiklemek için daha az sayıda soğuk gün yetiyor. Popülasyonların hayatta kalmasını ve farklı bölgelerde ıraksamalarını mümkün kılan yumurtlama sırası değişiklikleri ve yavruların farklı hızla büyümesi, üreyen dişilerin hormon durumunda çevrenin tetiklediği değişiklikler sayesinde ortaya çıkar. Ancak kısmen anlaşılmış bir süreçte dişinin kan dolaşımındaki hormonları, erkek ve dişi taşıyan yumurtaların çıkma sırasını etkiler; hormonlar ayrıca, yumurtalara sevkedilen kaynakları

da etkiler, bu da civcivlerin yumurta gelişim hızını, morfolojilerini etkiler. Badyaev, ev ispinozlarının, bunca yeni koşula uyarlanmasını mümkün kılan etkenin, annenin tesiri altındaki gelişim esnekliği olduğuna inanıyor. Badyaev'e göre, yeni koşullara fenotipik uyum, zamanla, anne etkileri üzerinde iş gören seçilim marifetiyle giderek kalıcılaşır. Kuşların deneyimlediği çevre istikrarlıysa ve tahmin edilir durumdaysa, genetik uyumun yolu açılır; çevresel ipuçlarına bağımlılıkta azalma meydana gelir.

İ.M.: Esnek tepkiden daha sabit tepkiye geçişin gerçekten meydana geldiğini gösteren kanıt hiç var mı?

M.E.: Neyi kanıt kabul ederdin acaba? Atmaca güvesi *Manduca sexta*'yla yapılmış güzel laboratuvar deneyleri var. Bu deneyler, seçilim sayesinde, esnekliğin değiştirilebileceğini, çevresel uyaranlara verilen tepkinin artıp azabileceğini gösteriyor.[69] Bu türün tırtılları daima yeşil renklidir; jargonda bu güvenin "tek fenotipli" olduğu söylenir. Fakat, renklenmeyi etkileyen hormonun miktarını azaltan bir mutasyon mevcut. Sonuçta bu tırtıllar siyah renkli olur. Fakat bu siyah mutasyonunu taşıyan larvalar kısa süreliğine yüksek sıcaklığa maruz bırakılırsa (ısı şoku), siyahtan yeşile yakın renge varana dek bir yelpazede yayılan renklere kavuşurlar. Rengi yeşile çalan tırtıllardan türemiş yetişkinlerden seçerek döl almak, soğukta tırtılların siyah renge büründüğü, *azıcık* sıcakta yeşile döndüğü çok fenotipli bir soy üretti. İki alternatif fenotip arasında sıcaklığa bağlı gidip gelmeyi üretmek yalnızca 13 nesil boyunca seçilim yapmayı gerektirdi; bu özelliğin, hormon düzenlenmesini etkileyen genlerle ilişkili olduğu bulundu. Isı şokuna tepki vermeme lehine seçilim de hızlı değişiklikler üretti. Isı şokundan sonra yeşilleşmeyen tırtıllardan gelişen yetişkinlerden döl alındı. Yedinci nesile gelindiğinde, bu soyda tüm bireyler, yüksek sıcaklığa tepki olarak yeşile dönme yetisini kaybetmişti. Dolayısıyla siyah renge bürünme epey kanalize olmuş bir özellikti; tam bir genetik asimilasyona uğramıştı.

Bu deneylerin büyüleyici oluşlarının nedenlerinden biri, akraba tür olan domates güvesi *M. quinquimaculata*'nın tırtıl rengi açısından doğal haliyle çok fenotipli olmasıdır; sıcaklıklar 28 derecenin üstündeyse, tırtıllar yeşildir, fakat sıcaklık düştüğünde, siyaha dönerler. Bu özelliğin uyarlanımsal olduğu düşünülüyor, çünkü soğuk koşullarda siyah renk, ısı soğurmayı artırır, oysa hava ısındığında ısıyı koruma sorunu kalmaz ve yeşil renkli olmak üstünlük sağlar, çünkü

[69] Suzuki ve Nijhout (2006).

daha iyi kamuflaj sağlar. Henüz betimlemiş olduğumuz laboratuvar deneyleri, başlangıçta tek fenotipli bir popülasyonda bu tür uyarlanımsal çok fenotipliliğin nasıl doğmuş olabileceğini gösteriyor.

Yakın akraba türleri ya da aynı türün farklı popülasyonlarını karşılaştırmak, evrimsel değişikliklerin nasıl doğduğunu anlamaya çalışan biyologların, zaman sınavından geçmiş bir yöntemidir. Günümüzde bu karşılaştırmalı yaklaşım, "önce fenotip" yolu için epey kanıt temin ediyor. Araştırmalardan biri, Avustralya yakınlarındaki çeşitli adalarda farklı zamanlarda etrafla ilişkisi kesilmiş kaplan yılanı popülasyonlarını incelemiştir.[70] Aşırı uç vakalardan biri, otuz yıldan kısa süre önce doğmuş bir popülasyonken, 9.000 yılı aşkın süre önce yalıtılmış olan popülasyon ise başka bir aşırı uç örnektir. Bu adalarda yılanlar, anakaradakilerden daha iri avlarla karşılaşır, o halde soru şu: Nasıl uyarlandılar? İri avı yutmak için çene boyutunun nispeten büyük olması lazım, dolayısıyla kafa boyutunun artması lehine seçilim olmalı. Araştırmacılar, "genç" popülasyonlarda yılanların tıpkı anakaradakiler gibi nispeten küçük kafalı doğduğunu, ama anakara yılanlarının aksine, olgunlaşırken bunlara iri avlar sunuldukça kafalarının irileştiğini buldu. Bunun aksine, adalara uzun süre önce yerleşmiş popülasyonlarda yılanlar büyük kafalı doğar, başlarının boyutu, sunulan avın büyüklüğüne göre değişmez. Bu tespitler, başta daha büyük av sorununun çıkardığı sorunun hemen fenotip esnekliğinin dışavurumuna yol açtığını, fakat müteakip birkaç bin yıl boyunca yalıtılma hali sürdükçe, genetik asimilasyonun meydana geldiğini ve önceden esnek, gelişime göre tepki veren özelliğin, daha kanalize ve sabit özelliğe dönüştüğünü akla getiriyor.

Çok farklı bir karakteri ve çok farklı bir organizmayı kapsayan ikinci bir araştırma benzer sonuçlar gösterdi. İncelenen organizma, gelgit dalgası bölgesinde yaşayan deniz salyangozu *Littorina obtusata*'dır. Davranışsal bir özelliği incelendi. Avrupa yeşil yengecinin saldırısı altındayken kabuğuna çekilme tepkisi. Üç bölgeden salyangozlar araştırıldı. Bir tanesi Birleşik Krallık'taydı. Bu bölgede salyangozlar ve yengeçler binlerce yıldır yan yana yaşıyordu. Öteki iki bölge, yengeçlerin kısa süre önce ulaşmış olduğu ABD'deydi; bir mevkiye 60, başka bir mevkiye 110 yıl önce gelmişler. Araştırmacılar, salyongozu kabuğuna çekilmeye dürten mesafe acaba yengecin

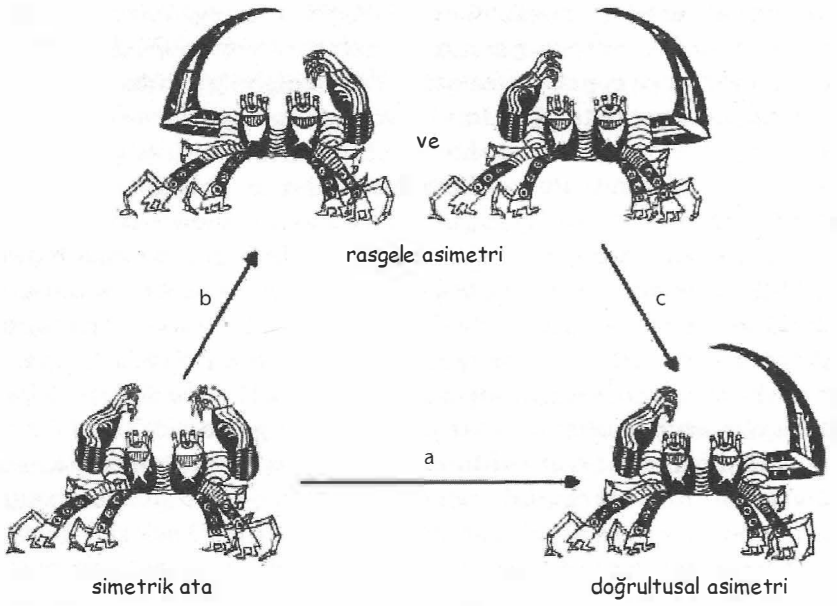
[70] Aubret ve Shine (2009).

varlığına işaret eden ipuçlarına bel bağlıyor mu diye baktı.[71] Yalnızca altmış yıldır yengeç-salyangoz temasının olduğu popülasyonlarda salyongozların en esnek davranışları sergilediğini gördüler; yengeçlerin varlığına işaret eden ipuçlarının yokluğuna kıyasla varlığında kabuklarının çok daha derinlerine gömülüyorlardı. 110 yıllık temasın olduğu popülasyonlarda salyangozlar, daha az esneklik sergiliyordu. Birleşik Krallık'ta salyangoz-yengeç davranışının binlerce yıldır süregittiği mevkilerde salyangoz popülasyonlarının davranışı hiç esnek değildi; yengeç varlığına işaret eden ipuçları var olsun olmasın kabuklarının derinlerine çekiliyorlar, kendilerini iyi savunuyorlardı. Bir kez daha sonuçlar, başlangıçta esnek olan bir tepkinin (yırtıcının varlığına bağlı), seçilim sayesinde epey kanalize ve değişmez hale (yırtıcı olmasa bile ortaya çıkar) gelebileceğini gösteriyor.

Bu salyangozların araştırılmasına katılmış bilimcilerden Richard Palmer, yine ilginç bir evrim problemini ele alırken karşılaştırma yaklaşımından faydalandı; sabit asimetrinin kökenleri.[72] Pek çok hayvan orantısızdır, bir yanı ağır basar. Örneğin, çoğumuz sağlağız ve başka omurgalılar gibi, kalbimiz hafif sola tarafa kaymıştır. Fakat, bunlardan çok daha çarpıcı asimetri örnekleri var. Erkek kemancı yengeç bu örneklerden biridir. Bunun kıskaçlarından biri sıradışı iriliktedir ve dövüşe yarar, oysa öbür kıskacı çok daha küçüktür; yassıbalığın iki gözü de vücudunun aynı tarafındadır; yalnızca sol taraftan çıkan ve sola kıvrılan sarmal şekilli tek uzun dişi olan denizgergedanını unutmayalım. Bazı türlerde sol ve sağ asimetreleri eşit yaygınlıktadır; bu türlerin "rasgele asimetrisi" olduğu söylenir ve popülasyonları çok fenotiplidir. Bu canlılarda asimetrinin doğrultusu neredeyse asla kalıtımla aktarılmaz; buna gelişim sırasında karar verilir. Denizgergedanı gibi kimi türlerde "sabit asimetri" mevcuttur: Tüm bireyler aynı yanda asimetriktir; ya sağa ya da sola meylederler, buna ancak arasıra ortaya çıkan mutantlar uymaz. Farklı asimetri tipleri, Palmer'ı şu soruyu sormaya itmiş: Esnek olmayan sabit asimetri doğrudan simetriden mi evrimleşti yoksa evrim yolu önce simetriden rasgele asimetriye, sonra gelişigüzel asimetriden sabit asimetriye mi ilerledi? Başka bir deyişle, esnek aşama, sabit aşamadan önce mi geliyordu? Alternatifleri Şekil 11.3'te çizdik.

Palmer'ın yaklaşımı, sabit asimetrinin bağımsız olarak birkaç kez ortaya çıktığı, tür açısından zengin bir grubu incelemek, grubun

[71] Edgell ve diğ. (2009).
[72] Palmer (2004, 2009).



Şekil 11.3
Doğrultulu asimetriye uzanan iki evrim mecrası. (a) mecrasında bir mutasyon belirli bir doğrultuda asimetri tetikliyor. (b) mecrasında bir mutasyon, doğrultu meyili olmaksızın asimetri tetikler ve müteakiben (c) mecrasında, asimetrik fenotiplerden biri asimilasyona uğrar. (A. R. Palmer, "Symmetry breaking and the evolution of development," *Science* 306:828-833, 2004, şekil 1'i temel alınarak çizilmiştir).

evrim geçmişinden yola çıkarak, sabit asimetri taşıyan türlerin rasgele asimetri taşıyan ataları var mı yok mu belirlemekti. İncelediği gruplardan biri, dipte yaşayan yassıbalıklardı. Bu balıkta, gelişim sırasında gözlerden biri kafanın öbür tarafına kayar, böylece sonuçta yetişkinlerin iki gözü de başın aynı tarafında olur. Canlı ve fosil pek çok türü tahlil eden Palmer, yassıbalığın eski türlerinde rasgele asimetri olduğuna, bazı bireylerin gözleri kafanın sol tarafındayken, kimi bireylerin gözlerinin sağ tarafta toplandığına hükmetti; ancak daha sonra türlerde gözlerin toplandığı taraf daima sağ ya da sol yan olmuş. Başta esnek olan tepkinin daha sonra sabit ve değişmez hale gelişi, sabit asimetrinin evriminin, genetik uyum sayesinde gerçekleştiğini düşündürüyor; önce fenotip değişmiş. Palmer başka hayvan gruplarına da baktı, bulduklarını aşağıdaki gibi özetledi:

> Pek çok hayvan kladına bu mantık uygulandığında, daha da şaşırtıcı bir sonuç beliriyor: Sabit asimetri vakalarının (burada genler, asi-

> metrinin belli bir doğrultuya yöneliminde rol oynuyor) üçte biri ila yarısı, rasgele asimetri (asimetrinin doğrultusu normalde kalıtımla aktarılmaz) sergileyen atalardan evrimle doğmuş. Dolayısıyla sabit asimetriler, genotipin-fenotipi-öncelediği daha geleneksel kip kadar fenotip-genotipi-önceler kipiyle de evrimleşmiş. (Palmer, 2009, s. R477)

İ.M.: Tür içinde herkesin solak ya da sağlak olmasının bireyler açısından daha iyi olabileceği durumları kafamda canlandırabiliyorum. Sol yanlı birey ile sağ yanlı birey çiftleşirken, asimetrileri aynı yanlı olan bireylere nazaran sorunlar yaşayabilirler ya da belki tek kıskacı büyük olan yengeçler arasındaki kavgaların sonucu, rakiplerin aynı taraftaki kıskacı büyükse o kadar tahribat yaratmıyordur. Bence bu koşullarda, asimetriyi birörnek şekilde sağ yanlı ya da sol yanlı kılan genetik değişiklikler kollanacaktır. Fakat sabit asimetrinin sağladığı üstünlükler hakkında atıp tutmaktansa daha temel bir soru sormak istiyorum: Soylar, genetik asimilasyon gerçekleşmeden önce *kalıtsal* bir epigenetik aşamadan geçti mi? Bunun epigenetik asimilasyondan ziyade genetik asimilasyon olduğunu nereden biliyorsunuz? İspinozları, salyangozları, yılanları, asimetrik balıkları araştırmış olan bilimciler, alakalı genlerin epigenetik durumuna baktı mı? Bu değişikliklerin bazıları kayda değer oranda hızlı gerçekleşmiş görünüyor, belki de epigenetik değişimlerdi bunlar.

M.E.: Epigenetik kalıtım işe karışmış olabilir, gerçi daha önce işaret ettiğimiz üzere, hızlı genetik evrim artık istisnai sayılmıyor. Yukarıda betimlemiş olduğumuz araştırmalarda bilimciler, olası epigenetik mekanizmalara bakmadı, fakat geçişlerin altını dolduran genetik değişiklikler hakkında da malumat yoktur. Ev ispinozlarının bir yere yerleşmesinde anne etkilerinin önemini gösteren çalışmayı yapmış olan Badyaev, epigenetik kalıtımın, fenotipik ile genetik uyum arasında köprü kurduğuna inanıyor. Britanyalı biyolog Patrick Bateson da epigenetik değişimlerin, genetik uyumun önemli öncüsü olduğuna inanıyor, özellikle de önceden öğrenilmiş davranışlar söz konusu olduğunda. Epigenetik mekanizmalar marifetiyle fenotipin uyarlanma kapasitesini, evrimin "uyarlanım motoru" sayıyor.[73] Tıpkı Bateson gibi bizler de öğrenmenin, hayvanların bu harika uyarlanım "hilesinin", bilhassa önemli bir evrim motoru olduğuna inanıyoruz ve bu fikri beşinci ve sekizinci bölümlerde tartıştık. Sınırlı genetik varyasyon barındıran popülasyonlarda hızlı evrimsel değişime dair

[73] Bateson (2012).

pek çok gözlem var olduğu için, yerel gelişim uyarlanımlarının ardından ortaya çıkan epigenetik değişiklikleri aramanın olağan uygulama haline geleceğini öngörüyoruz.

İ.M.: O halde size göre şöyle mi ilerliyor: önce fenotipler, ikinci olarak ebeveyn etkileri, üçüncü olarak epigenetik kalıtım, son olarak genetik uyum. Gerçekten de başlatıcı genetik değişiklikleri devre dışı bırakmıyorsunuz. Başka türlerden yatay nakil aracılığıyla ya da melezleşmenin sonucu olarak gelen genlerin etkileri hakkında ne demeli? Epigenetik ayarlamalar yapmayı içeren güçlü fenotip uyumunu harekete geçirdiklerini varsayıyorum. Dokuz yıl önce bahsetmiş olduklarınıza ilaveten epigenetik ve genetik patikalar arasındaki etkileşimler hakkında daha fazla bilgi var mı?

GENOM ŞOKLARINA EPİGENOM UYUMU

M.E.: Evrimsel değişime uzanan yollardan birinin, tek ya da daha fazla nesile aktarılan etkilere sahip epigenetik mekanizmalar marifetiyle, baskıcı çevre koşullarına dönük fenotip ayarlamalarıyla doğan değişiklikler olduğuna kesinlikle inanıyoruz. Daha önce işaret ettiğimiz üzere, nesiller arası uyarlanımsal esnekliği gösteren kanıtlar, moleküler kanıtlar dahil artıyor, özellikle de bitkilerde. Fenotip ayarlamalarını gerektiren koşullar ortadan kalkmazsa, bunun çoğunlukla genetik uyum doğurmasını bekleyebiliriz. Fakat genetik uyumu baskıcı genom değişikliklerinin de başlatabileceğini söylerken haklısın. Genomun maruz kaldığı baskı ile epigenetik değişim arasındaki ilişki hakkında çok daha fazla şey biliyoruz ve bildiklerimiz, daha önce anlattıklarımıza ilave olmakla kalmaz, bunun ötesine geçer. Melezleşme ve poliploitleşme, özellikle de allopoliploitleşme (kromozom sayısının ikiye katlanmasının ardından melezleşme; bkz. Şekil 11.4) gibi genom baskıları, genom çapında büyük epigenetik değişimleri tetikleyebilir ve bunların bazıları nesilden nesile iletilir.[74]

Melezleşme sırasında neler olup bittiğini bulmaya çalışırken, insanlar, uzun süre önce ortaya çıkmış bitki melezlerini ebeveyn türlerle ve aynı ebeveynlerden deneylerde elde edilmiş yeni melezlerle kıyaslıyordu. Bu yaklaşım ekmeklik buğdayda denendi. Nispeten karmaşık bu allopoliploit bitki, neredeyse 10.000 yıl önce evcilleş-

[74] Poliploitleşmeden kaynaklanan genomik ve epigenomik esnekliğin kısa bir incelemesi için bkz. Leitch ve Leitch (2008).

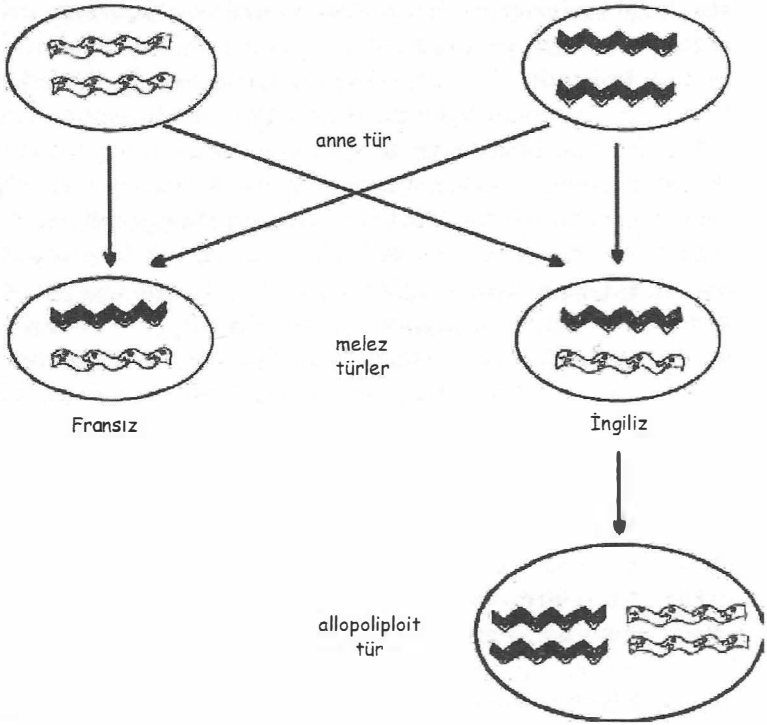
tirilmiştir. Yeni melezlerin genomlarının yüzde on üçünün, belirgin metillenme değişikliği geçirdiği ve yeni gen anlatımı şablonlarının ortaya çıktığı bulundu.[75] Genom değişiklileri arasında DNA dizilerinin elenmesi ve sıçrayan öğelerin hareketleri vardı. Genomun epigenetik durumunun bölgeye ve kromozoma özgü olması şaşırtıcıydı. Pek çoğu belirli genom dizilerini hedefliyordu ve deney tekrarlandığında yeniden beliriyorlardı. Benzer hedeflenmiş değişiklikler, başka melez tahıl türlerinde ve bazı doğal allopoliploitlerde bulunmuştur.

Tarihsel açıdan özellikle ilginç araştırmalardan biri, tuzlu bataklıklarda en az üç yıl yaşayan ot cinsi *Spartina*'nın Kuzey Amerikalı ve Avrupalı türlerinin doğal meleziyle yapılan çalışmadır.[76] Uzun yıllar boyunca bu melezleşme, yeni türlerin hızlı ortaya çıkışı için ders kitaplarına girmiş bir örnek olarak sunuldu.[77] Bunun sebebi ekseriyetle, hadiselerin zaman sırasının gayet güzel belgelenmiş olmasıydı. Melezleşme on dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında, Kuzey Amerikalı türün Avrupa'ya kazara 1820 civarında gelmesinin ardından gerçekleşti. İki bölgede melezler oluştu ve yerli yerine oturdu. Bir tanesi Fransa'da, öbürü İngiltere'deydi. Bu iki melez, morfolojileri açısından hem birbirlerinden hem de ebeveynlerinden farklıdır. Her ne kadar büyük oranda kısır olsalar da melezleşmenin görüldüğü bölgelerde eşeysiz üremeye devam ettiler. Can buluşundan yaklaşık yirmi yıl sonra, İngiliz melezinin kromozomlarının sayısı ikiye katlandı. Bunun sonucunda yeni, doğurgan, güçlü kuvvetli, allopoliploit bir tür oluştu. Dolayısıyla *Spartina*, melezleşme aracılığıyla türleşmenin kapsadığı genetik ve epigenetik değişiklikleri incelemek açısından kusursuz malzeme tedarik eder. Atasal türlerin, kısa süre önce birbirinden bağımsız şekilde oluşmuş melezlerin ve bu melezlerden birinden türemiş allopoliploit bir türün doğal popülasyonları mevcuttur (Şekil 11.4). Yeni allopoliploit türün kısıtlı bir genetik çeşitliliği var, fakat morfolojisi ve fizyolojisi açısından epey esnektir. Bunun sonucunda Avrupa'da menzilini hızla genişletti, toprak ıslahı ya da kıyıların korunması amacıyla götürüldüğü dünyanın başka köşelerinde kolayca tutundu, zaman zaman çevre açısından sıkıntı da yarattı. Süregiden araştırmalar, melezlerde atasal metillenme şablonlarının yüzde otuzunun değiştiğini, DNA

[75] Levy ve Feldman (2004); Feldman ve Levy (2011).

[76] Anlatılan çalışmanın özeti için bkz. Ainouche ve diğ. (2004) ve Salmon ve diğ. (2005).

[77] Örneğin hem Dobzhansky (1937, s. 209) hem de Huxley (1942, s. 341), yeni allopoliploit türlerin hızlı oluşumuna örnek olarak Spartina'dan faydalanmıştır.



Şekil 11.4
Melezleşme ve allopoliploitleşme. Farklı kromozomlara sahip iki ebeveyn tür (sadece tek çifti gösteriliyor) çiftleşip melez oluşturuyor. Kromozomlar arasındaki farklar, mayoz için gereken normal eşleşmeyi engelliyor, dolayısıyla melezler epey kısırdır. Allopoliploitleşme sırasında meydana gelen kromozom sayısının ikiye katlanmasının ardından doğurganlık tekrar tesis edilir; çünkü artık her kromozomun mayozda bir eşi vardır. (Spartina vakasında, biri Fransa'da biri İngiltere'de iki bağımsız melezleşme meydana gelmiştir ve melezler eşeysiz yayılma sayesinde hayatta kalmıştır. Doğurganlığı onaran kromozom katlanması, İngiliz melez türünde meydana gelmiştir.)

dizilerinde küçük kayıplar olduğunu zaten gösterdi. Hem epigenetik hem genetik değişiklikler, (kromozom sayısının ikiye katlanmasından ziyade) melezleşme sayesinde tetiklenmiş gibi görünüyor ve birbirinden bağımsız ortaya çıkan iki melez pek çok ortak değişiklik sergiliyor. Ekmeklik buğdaydaki gibi, kalıtsal epigenetik değişiklikler açıkçası, melezleşmenin yarattığı genom şokunun ardından gelen uyum sürecinin ayrılmaz bir parçasıdır.

İ.M.: Bunun bir kısmı, daha önce betimlemiş olduğunuz bir şeye benziyor; yabancı DNA'nın girişinin ardından meydana gelen epige-

netik susturma. Melezlerde her atasal genom, öteki genomu istilacı sayıp susturmaya çalışabilir.

M.E.: Melezlerde genetik ve epigenetik değişikliklerin, genomda keşif-gözlem ve savunma mekanizmalarının faaliyetlerinin sonucu olma ihtimali inceleniyor, gerçi net bir genel resim henüz ortaya konamadı. Araştırmacılar, türler arasında çoğunlukla muazzam farklılık sergileyen küçük RNA'lara bakıyor.[78] Olasılıklardan biri, siRNA'lar ile hedeflerinin nicel ya da nitel olarak eşleşememesi, böylece, örneğin, ata türlerden birinden gelen ve çoğunlukla faal olan genlerin, öteki atanın siRNA'ları tarafından susturulmasıdır. Pek çok melezin kısırlığı, *Drosophila*'daki melez kısırlığına benzer bir süreçten kaynaklanıyor olabilir; *Drosophila*'da ebeveynlerden birinin embriyoya taşıdığı küçük RNA'lar, öbür ebeveynin getirdiği sıçrayan öğelerin faaliyetini susturmaya uygun değildir. Uyku halindeki transpozonların kimi melezlerde (örneğin buğday) etkinleştirildiğini biliyoruz, fakat başka melezlerde transpozon etkinliğine dair kanıt yok, dolayısıyla hikâyenin bütünü bu olamaz. Açıklamanın başka bir bölümü ise babadan alınan epigenetik işaretler, anneden gelen işaretlerden farklı olduğunda, sRNA marifetiyle paramutasyonun meydana gelmesidir, böylece bir aleldeki işaretler, ötekine benzeyecek şekilde değiştirilir.[79]

Melezleşmeyi ya da başka genom baskılarını takip eden yeniden düzenlenişin ardındaki mekanizmaların ayrıntıları muhtemelen vakadan vakaya değişecektir,[80] ama tüm organizmalarda gördüğümüz şey, ister genomik ister çevresel olsun güçlü bir baskıyla karşılaştıklarında, gelişimsel-epigenetik bir çalkantı meydana gelmesidir. Pek çok gen, anlatım şablonlarını değiştirir, ayrıca zaman zaman genomun düzenlenişinde de değişiklikler olur. Bu ille de çok sayıda gende eşzamanlı değişiklikler gerçekleştiği anlamına gelmez. Değişiklikler sırayla meydana gelebilir: Tek bir ana düzenleyici genin anlatımını değiştirirseniz, bunun düzenlediği tüm genlerin anlatım şablonlarını değiştirmiş olursunuz; moleküler biyologların deyişiyle "akış aşağı" genler. Belirli bir baskı durumunda, faaliyetlerin düzenlenmesinde epigenetik değişiklik bağlamında tam olarak nelerin olup bittiği deneysel-gözlemsel bir sorudur. Tetikleyici hadisenin doğası ne olursa olsun, gen anlatımının etkileri çoğunlukla yaygın-

[78] Bourc'his ve Voinnet (2010), melezlerde atasal genomun uyumsuzluğunu belirlemede küçük RNA'ların nasıl görev aldığını anlatıyor.

[79] Greaves ve diğ. (2012).

[80] Rapp ve Wendel (2005), bitki evriminde ve türleşmesinde çeşitli epigenetik mekanizmaların rolünü gözden geçiriyor.

dır, zaman zaman da kalıtsaldır.

Ovidiu Paun ve ekip arkadaşlarının çalışması, melezleşmenin yarattığı kalıtsal epigenetik yeniliklerin, uyarlanımda önemli olabileceğini gösteriyor.[81] Bu grup, Avrupa bataklık orkidelerinin birbirinden bağımsız oluşmuş üç allopoliploidini araştırdı. Melezleşmeler, binlerce yıl önce farklı zamanlarda gerçekleşmiş olsa da aynı iki atanın marifetidir. Genetik yapıları benzeşir ama bu üç allopoliploit türün dağılımları, morfolojileri, ekolojileri farklıdır. DNA metillenmesine bakan araştırmacılar, sıcaklık ve suya erişim gibi çevresel etkenlerle bağıntılı özgül epigenetik varyantları tespit edebildi, böylece bu üç türün ekolojik ıraksamasının, sabit epigenetik farklardan kaynaklandığına hükmettiler. Onların kelimeleriyle söylemek gerekirse:

> Genomun ikiye katlanmasının yol verdiği epigenetik çeşitlenme, türlerin yakın evrim geçmişini yansıtan ve oluşumlarından yüzlerce nesil sonra ekolojileri ile evrimleri üzerine etki eden türe özgü şablonlarda yeniden yapılandırılmıştır... Bu grupta sabit epigenetik ıraksama, daimi ekolojik farklardan büyük oranda sorumludur. Bu farklar, türe özgü genetik şablonların, ilave seçilime ve/veya sürüklenmeye cevaben birikmesine ortamı hazır hale getirir. (Paun ve diğ., 2010, s. 2465)

Paun ve ekip arkadaşları West-Eberhard'la açıkça hemfikirdir; uyarlanımsal evrimde genler öncü değil takipçidir.

İ.M.: Sanki epigenetik kalıtım, melezleşme marifetiyle yeni tür ortaya çıkışında rol oynuyor. Evcilleştirmede de başlıca rollerden birini oynadığını söylemiştiniz; buğday gibi poliploit tahıl bitkileri kadar hayvan evcilleştirilmesinde de. Bunun hakkında söyleyecek başka sözünüz var mı?

M.E.: Evcilleştirmeye ilgi büyük. Ticari menfaatler, pek çok evcil türün genom dizilerinin okunmasını sağladı. Evrim sorularını yanıtlamaya uğraşırken insanlar bu dizilerden faydalanıyor. Yedinci ve dokuzuncu bölümlerde bahsettiğimiz üzere, evcilleştirme, hızlı evrime güzel bir örnektir, dolayısıyla Darwin'den itibaren evrimciler, meydana gelen muazzam fenotip değişikliklerinin nasıl doğduğuna ilgi göstermiştir. Şimdiye dek evcil hayvanlar açısından, "epigenetik bağlantı" çok az dikkat çekti, gerçi melezleşme bahsimizden anlayacağın üzere, botanikçiler, evcilleştirilmiş bitkilerimizin epigenetiğine çok ilgi gösteriyor. Evcil hayvanlarla ilgili bir avuç merak uyandırıcı

[81] Paun ve diğ. (2010).

araştırma yürütülüyor. Örneğin, tavuklar ve ataları kızıl hint tavuğu arasındaki karşılaştırmalar, beyin metillenme şablonlarında ve gen anlatımında muazzam, genom çapında, kalıtsal değişiklikler göz önüne serdi. Bu çalışmayı yürüten bilimciler, evcil tavukların davranışında baskıyla tetiklenen değişikliklerin epigenetik yolla aktarılabileceğini de gösterdi. Genel yargılarına göre, epigenetik çeşitlenmenin seçilimi, tavuğun evcilleştirilmesinde önemli rol oynamış olabilir.[82] Evcil tür ile yabanıl atası arasındaki davranışsal, fizyolojik, genetik, epigenetik farkları ortaya koymak için çok daha fazla uğraşılmalı, fakat, Belyaev'in 60 yıl önce öngördüğü gibi, hayvan evcilleşmesine ilişkin araştırmalar, hızlı evrimsel değişikliklerin farklı yüzlerine bakmanın güçlü bir vasıtası olabilir.[83] Gelecek on yıl hiç şüphesiz tavuklar ve umarız ki başka evcil hayvanlar hakkında daha da büyüleyici veriler temin edecektir.

İ.M.: Gelecek on yılda epigenetik alanında başka neler olacağını öngörüyorsunuz?

EPİGENETİĞİN GELECEĞİ

M.E.: Açıktır ki bilimciler, nesilden nesile bilgi aktarma potansiyeli taşıyan hücre sistemlerinin doğası ve aralarındaki etkileşimler hakkında çok daha fazlasını bulacak. Fakat şimdiden bildiklerimiz ve mevcut teknikler zemininde, bizim açımızdan gelişmelerin bilhassa ilginç olacağı iki alan var. Bir tanesi, yukarıda gözden geçirdiğimiz konudan geliyor; bize kalırsa *karşılaştırmalı* epigenetik ilgi çekecektir. Yakın akraba türlerin soylarında metillenmiş bölgelerin dağılımındaki değişikliklere bakılarak, çevresel ya da genomik baskıların neden olduğu epigenetik çalkantıların ayak izlerini bulmak mümkün olabilir. Ayrıca, 7. Bölüm'den anımsayacağın gibi, metillenmemiş haline kıyasla sitozinin (C) metillenmiş hali timine (T) daha sık dönüşür, dolayısıyla soyda değişmeden kalan, bol miktarda metillenmiş CG çifti barındıran bölgeler varsa, bunların böyle kalması için seçilim baskıları var demektir. C'lerin ve T'lerin dağılımı ve çok ya da az metillenmiş bölgelerin soyda ne müddet muhafaza edildiği,

[82] Nätt ve diğ. (2012).

[83] Belyaev'in çalışması ve fikirleri için 7. Bölüm'e bakınız. Eski Sovyetler Birliği'nde ve modern Rusya'da çalışan bilimcilerin yaşadığı tüm sorunlara rağmen, Belyaev'in Novosibirsk Sitoloji ve Genetik Merkezi'ndeki ardılları, onun tesis ettiği evcilleştirilmiş gümüş kürklü tilki popülasyonunu korudu ve hâlâ inceliyor. Yeni çalışmaların ayrıntıları için bkz. Trut ve diğ. (2009).

hem soyun epigenetik tarihi hem de geçmişin seçilim baskıları hakkında bir şeyler anlatabilir.

Biyologlar, akraba türlerin "metilom"larını (tam metillenme profilleri) karşılaştırmaya koyuldu.[84] Bu karşılaştırma, insanların ve şempanzelerin sperm hücrelerindeki genlerin kontol bölgelerindeki metillenme şablonları açısından yapıldı. Gerçi metillenmiş pek çok DNA dizisi aynı olsa da, pek çok ilginç farklılık da mevcut ve bunların hepsi yerel DNA varyasyonuyla ilintili değil.[85] Genetik farklılıklar var olduğunda, bunlar çoğunlukla, timine dönüşen metillenmiş sitozinlerle ilişkili olabilir. Bu tip araştırmalar arttıkça heyecan uyandırıcı yeni keşiflerin yapılmasını bekliyoruz; buna, aynı tür içinde ıraksayan popülasyonların karşılaştırılması dahildir. Çok iyi korunmuş eski organizmaların DNA'sı saflaştırılabilirse, bunların metillenmesinin araştırılması öğretici olabilir.

Gelecek on yılda çok önemli hale geleceğine inandığımız başka bir araştırma alanı da epigenetik telafi, epigenetik hazırlama ve hücresel epigenetik "öğrenme" araştırmalarıdır. Epigenetik işaretlerin değişken kalıcılığı olduğu uzun süredir malumumuz; bazıları çok kararlıdır, onlarca nesil boyunca değişmeksizin kalır, oysa bazıları birkaç nesilde ortadan kayboluyormuş gibi görünüyor. Fakat sanki daha incelikli bir şeyler olup bitiyor. Dimitri Vyssotski, erkek sıçanlara morfin ya da erkek farelere tiroksin zerkedilmesinin ardından, bu maddelerin verilmediği yavrularının, baba fenotipinden pek çok bakımdan farklı, bazen de tersi fenotipler geliştirdiğini gösterdi. Dahası, müteakip nesillerde ilave değişiklikler ortaya çıkar. Başta tetiklenmiş kimi fenotip değişiklikleri korunmuştur, bazıları gözden yitmiştir, yenileri de belirmiştir. Vyssotski, bu nesiller arası değişiklik silsilesine "epigenetik telafi" der ve birden fazla lokusu ilgilendiren baskıya verilen epigenetik bir tepki olduğuna, her nesil, önceki neslin baskı dolu mirasıyla başa çıkarken bu tepkinin devingen şekilde değiştiğine inanır.[86] Epigenetik telafiye dair, moleküler seviyede bir-

[84] Moleküler biyoloji, "hızla büyüyen bir "-om" terminolojisi üretiyor; transkriptom, proteom, metilom, metabolom, fenom, Mendelyanom, mikrobiom, vesaire. –om ekinin anlamı, "bir şeyin bütün derlemesidir" (transkriptlerin, proteinlerin, metillenme yerlerinin, vesaire). Yeni terimler muhtemelen "genom"la örnekseme kurularak uydurulmuştur, gerçi bu terimin mazisi, moleküler biyolojinin öncesine uzanıyor. "-om" ve "-omik" eklerini barındıran kelimelerin kökenleriyle ilgili eğlenceli bir tasvir için bkz. Lederberg ve McCray (2001).

[85] Molaro ve diğ. (2011).

[86] Vyssotski'nin epigenetik telafi konulu çalışması için bkz. Vyssotski (2011). Vyssots-

den fazla nesilde yapılmış araştırmalar var olmasa da bunun önemli bir araştırma mecrası olma potansiyeli taşıdığına inanıyoruz.

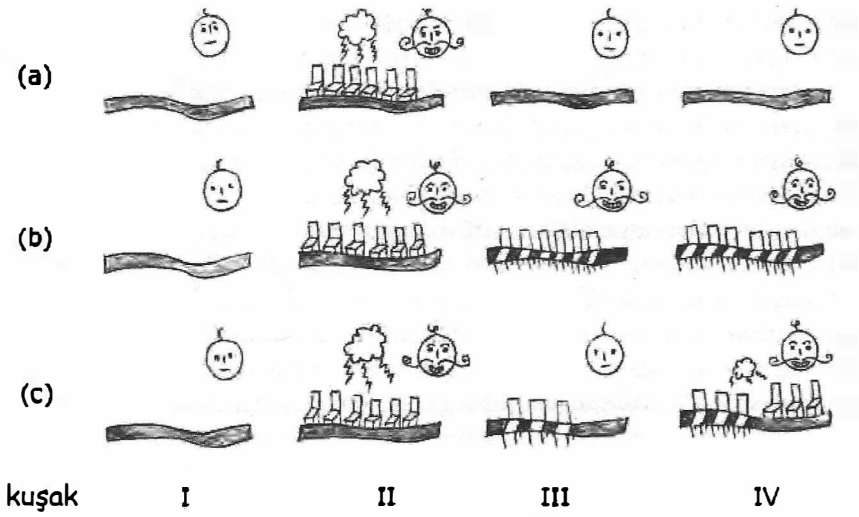
Aynı tarzda olmasa da nesiller boyu süren epigenetik etkiler, "epigenetik öğrenme" dediğimiz durumu doğurabilir; buna zaman zaman "epigenetik hazırlama" da deniyor. Nesiller arası gelişim esnekliğinden bahsettiğimizde dolaylı olarak bunu ima ediyorduk. Bitkilerin, tetiklenmeye açık savunmaları vardır. Bakterilerin ya da böceklerin ilk saldırısından sonra, ikinci saldırıya daha iyi direnmekle kalmazlar, bir iki nesil boyunca dölleri de bu güçlenmiş tepkiyi miras alır. Bunların aktarılan direncinin kimi vakalarda DNA metillenmesindeki değişikliklerle ilişkili olduğu gösterilmiştir.[87] Bu tip epigenetik öğrenmenin, yaygın ve daha genel olabileceğine inanıyoruz. Şekil 11.5'te, aklımızdakini resmetmeye çalıştık. Çevresel bir etkendeki değişikliğin, epigenetik işarette değişime ve bununla igili bir fenotip tepkisine yol açtığı bir durum gösteriyoruz. Bu işaret, organizmanın dölleri tarafından ancak *kısmen* miras alınır, dolayısıyla fenotip tepkisi, tetikleyen etkenin yokluğunda görülmez. Bununla birlikte, kalıtımla alınan kısmi işaretin bir etkisi olur. Tetikleyici koşullar tekrar ortaya çıktığında daha tesirli bir tepkiyi mümkün kılar. Bu tür bir epigenetik hazırlama, sinir sistemi belleğine ve öğrenmesine çok benzer ve aynı üstünlükleri barındırır. Ezbere alınan durum, koşullar uygun olmadığında tepki uyandırmaz (gayri tetikleyici), fakat tetikleyici koşullar yeniden ortaya çıktığında tepkinin daha erken, daha hızlı verilmesini sağlar. Şekil 11.5, Simona Ginsburg ile Eva Jablonka'nın fikirlerini temel almıştır. Bu modeli, çeşitli hücresel öğrenme ve bellek tiplerini kapsasın diye kurdular.[88] Öğrenme etkisinin harika yanı, esnekliği sekteye uğratmıyor oluşudur. Yalnızca, gereken uyarıcı miktarıyla ya da tepkinin zamanlamasıyla ilgili küçük meyiller getiriyor, bu esnada çevreye duyarlılık da sürdürülüyor.

İ.M.: Azıcık unutmanın iyi bir şey olduğunu duyduğuma memnunum. Belki şimdi epigenetiği unutup koca koca hayvanların öğrenmesine, davranış ve kültür boyutlarınıza geçebiliriz.

ki (2012), epigenetik telafinin evrim açısından içerimlerini anlatır. Vassoler ve diğ. (2013), bir telafi vakası betimliyor. Vassoler, isteyerek kokain yutan erkek sıçanların yavrularının, babası kokain almamış erkeklere kıyasla ilaç arama davranışının şiddetinin azaldığını gösterdi; bu farklılık, beyindeki gen faaliyetinin özgül değişiklikleriyle ve ebeveyn sperminde histon asetillenmesiyle bağıntılıydı.

[87] Epigenetik hazırlamanın moleküler zeminine dair deneysle kanıtlar için bkz. Rasmann ve diğ. (2012).

[88] Ginsburg ve Jablonka (2009).



Şekil 11.5
Epigenetik kalıtım ve epigenetik hazırlama. (a) Çevresel bir uyaran (yıldırımlar çakan bulut), kromatin işaretini (gen üzerindeki sandalyeler) değiştiriyor, bu da fenotipte değişime yol açıyor (bıyıklı surat); işaret kalıtımla aktarılmadığı için, ileriki nesiller bıyık fenotipini sergilemiyor. (b) Tetiklenen işaret kalıtımla aktarılır (gene gömülü sandalyeler), böylece bıyık fenotipi müteakip nesillerde uyaran olmaksızın belirir. (c) Tetiklenen işaret yalnızca kısmen silinir, dolayısıyla bıyık fenotipi sonraki nesilde görülmese de, gen hazırlanmış durumdadır ve küçük bir uyartı, bıyık genotipini uyandırmaya yeter.

Altbölüm 3: Davranışsal Boyut

M.E.: Korkarız ki epigenetiği elden bırakamayız, çünkü davranışların nesilden nesile aktarılma usulüyle ilgili yeni keşifler hücre epigenetiğine bağlı. Fakat önce toplumsal öğrenmenin ve hayvan geleneklerinin doğa tarihine göz atacağız; bu gelenekler yerinde saymamıştır. Aslında, hayvan geleneklerini ve bu geleneklere vücut veren mekanizmaları ele alan araştırmalar, davranış biyologlarının ana ilgi alanlarından biri haline geldi. Breed ile Moore'un devasa *Encyclopedia of Animal Behavior* (2010) adlı kitabında bu konulara ayrılan yerin miktarından bellidir bu. Hayvanların toplumsal gelenekleriyle ilgili öyle çok yeni kitap ve makale var ki hepsini gözden geçirmek düpedüz imkânsız.[89] Genel resim temelde hâlâ beşinci bölümde

[89] Kendal ve diğ. (2010) ve Whiten ve diğ. (2011) hazırladığı dergi sayıları, omurgalılarla yapılan toplumsal gelenek araştırmalarının yelpazesini gösteriyor. Leadbeater ve Chittka (2007), böceklerle yapılmış kimi çalışmaları betimliyor.

betimlemiş olduğumuz resimle aynı, ama artık çok daha ayrıntılı ve zengin. Uzaktan kumandalı video kayıt cihazları ve kızılötesi sensörler gibi nispeten ucuz donanımın mevcudiyeti, toplanabilen verinin niceliğinde ve niteliğinde muazzam fark yarattı. Son dokuz yılda, toplumsal etkileşimle öğrendiği bilinen türlerin yelpazesi genişledi ve artık daha fazla omurgasızı kapsıyor; çok daha fazla türde gelenek bulundu; yaşamın daha fazla yüzünde gelenekler kendini gösteriyor; toplumsal aracılıkla bilginin nesilden nesile aktarılmasının pek çok usulü hakkında daha düzgün bir anlayış mevcut. Kullanılan yöntemler de incelik kazandı. Çapraz yetiştirme ve nakil deneyleri artık daha ayrıntılı; popülasyona "tohumu ekilmiş" yeni davranışların yayılmasına dair çalışmalar daha sık yapılıyor; hayvanların doğal koşullardaki davranışları daha fazla gözlemleniyor; gelenekleri olan grupların dinamiklerini betimleyen daha iyi kuramsal modeller mevcut. Bu başarı listesi –"daha fazla ve daha iyi"– en iyi haliyle normal bilime örnektir ve büyüleyici araştırmalar yapılıyor. Hepsinin birden hakkını veremeyiz, dolayısıyla sadece doğal popülasyonlarla ilgili üç örnekle yetineceğiz.

İlki, yabanıl şeritli firavunfareleriyle yapılan bir çalışmadır.[90] Bu minik etçiller, gruplar halinde yaşar. Her grupta muhtaç durumdaki yavrunun "eşlikçisi" vardır (çoğunlukla genç bir yetişkin). Yavru bunu takip edip ondan öğrenir. Firavunfareleri çeşit çeşit av yediği için, bunlarla başa çıkmak için "yöntem bilgisine" gereksinim duyarlar. Örneğin, kuş yumurtalarının ve gergedan kınkanatlılarının sert kabuğu, ya av pençeler arasında tutulurken diş geçirilerek (ısırma tekniği) ya da sert bir yüzeye fırlatılarak (çarpma tekniği) kırılır. Yavrular bu bilgiyi eşlikçilerinden edinir. Sert kabuklu suni bir besin (balıkla ve pirinçle doldurulmuş plastik yumurta), yavrular etrafta yokken genç eşlikçilere sunulduğunda, her birey, yeni yemi bu iki teknikten birini kullanarak açtı; ya çarparak ya da ısırarak. Yavrular eşlikçilere katıldığında, her yavru plastik yumurtayı açmayı kendi eşlikçisinin yeğlediği teknik üzerinden öğrendi ve yetişkinliğinde bu tekniği kullanmayı sürdürdü. Bu araştırma, yabanıl memelilerde vasıfların nesilden nesile aktarıldığını ve bu tür toplumsal öğrenme biçiminin, hareketleri taklit etmeyi içerdiğini gösteriyor. Ayrıca, aynı popülasyonda iki geleneğin yan yana var olabileceğini de gösteriyor, dolayısıyla toplumsal öğrenme, davranışsal homojenlik doğurmak zorunda değildir.

[90] Muller ve Cant (2010).

İkinci örnek, Nazca sümsük kuşlarında görülen şiddet döngüsüdür; bu iri, şık, büyük oranda beyaz deniz kuşları, Galapagos'ta Espanola adasında kalabalık kolonilerde ürer. Çoğu Galapagos türü gibi bu sümsük kuşları da insanların varlığına nispeten kayıtsızdır, dolayısıyla bunları yakından gözlemlemek mümkün. Bir ya da iki yumurta yumurtlarlar, ama yalnızca tek civciv yetiştirirler, çünkü yuvada iki civciv olduğunda, yaşı büyük olan, kardeşini öldürür, böylece ebeveyn bakımının odağında sadece kendisi kalır. Fakat hayatta kalan civcivin başı şiddetten kurtulmaz. Ana babası uzaktayken başka ailelerin üremeyen yetişkinleri yuvaya uğrar, çoğunlukla civcive saldırıp taciz ederler. Civcivken en fazla tacize maruz kalan sümsük kuşlarının büyüdüklerinde en ısrarcı tacizciler olduğu görüldü, dolayısıyla "çocuk tacizi" sonraki nesillere toplumsal yolla aktarılır.[91] Bu durum, insanlarda ve bazı primatlarda rastlanan şiddet döngülerini andırıyor. Hayvanların yaşamın başında yaşadıkları travmaların izi silinmiyormuş gibi görünüyor. Muhtemelen buna, travma geçiren hayvanların hormon sistemlerinde ve beyinlerinde henüz tanımlanmamış uzun ömürlü epigenetik değişiklikler aracılık ediyor.

Üçüncü örnek, Kongo'daki Goualougo Üçgeninde şempazenlerin termit avlama tekniğine dair çalışmadır.[92] Çubukla termit yakalamak, şempanze geleneklerinin en ünlü örneklerinden biridir, fakat bu bölgede kullanılan teknik, başka yerlerdeki tekniklerden daha karmaşık görünüyor. Yararlandıkları araçlar, termit yuvasının toprak üstünde ya da altında olmasına göre değişir, fakat yuvaya uygun aletlerle yaklaşırlar. Yuva toprak altındaysa, uygun bir nokta bulan ve çer çöpü temizleyen şempanze, yuvanın içine sağlam bir sopa sokar, toprak altında bir tünel oluşturur. Ardından eline oltasını alır. Bu olta, daha ince, esnek ot saplarından yapılır; bir uçtaki yapraklar ayıklanır, öteki uçta ise dişiyle saçaklı bir fırça ucu yapar. Fırça ucunu tükürüğüyle ıslatır, böylece fırça ucunu sıkılaştırmış olur ve şempanze, üzerinde değişiklikler yaptığı bu çubuğu yuvaya dikkatlice sokar. Termitler oltaya saldırıp ısırır, böylece şempanze oltayı hızla geri çektiğinde, bununla birlikte termitler de gelir. Bu teknik birkaç aşama gerektiriyor, bu da akla planlama yaptıklarını getiriyor. Ayrıca birikimli bir evrim sürecini de ima eder; basit alet

[91] Müller ve diğ. (2011).

[92] Sanz ve diğ. (2004, 2009). 2004 tarihli makalenin çevrimiçi versiyonu, davranış videolarına bağlantılar içeriyor.

teknolojileri daha karmaşık teknolojilere evrimleşmiştir. Bu, insan harici hayvanlarda, hatta akıllı şempanzelerde olamayacağı varsayılmış bir şeydir. Bu araştırma, sırf şempanze kültürleri hakkında bize bir şeyler öğrettiği için değil, insan kültürlerinin evrimi hakkında da bir şeyler anlattığı için ilginçtir. Nihayetinde, şempanzeler en yakın akrabalarımızdır.

İ.M.: Aradaki uçurum daralıyor, fakat insan kültürüne el atmadan önce, lütfen bana epigenetik boyut ile davranışsal boyutun ilişkisi hakkında bir şey söyleyin. Kabul ettiğiniz üzere, III. Kısımda eksik bir bölümdü bu. Kitabın o kısmında, genetik ve epigenetik boyutların, genetik ve davranışsal/kültürel boyutların etkileşimleri hakkında kalem oynattınız ve gerçi bunu sistemli yapmış olmasanız da, davranışsal ve simgesel boyutlar arasında belli belirsiz köprü kurdunuz. Fakat epigenetik boyut ile davranışsal, kültürel boyutlar arasındaki ilişkilere neredeyse dokunmadınız. Sinir sisteminden (hayvan makinesinin içindeki ruh) ya da hücre düzeyinde olup bitenlerden pek bahsetmediniz.

DAVRANIŞSAL EPİGENETİK

M.E.: Haklısın. Epigenetik boyut ile davranışsal, kültürel boyutlar arasındaki etkileşimden bahsedilmediğine işaret eden başkaları da oldu. Fakat bizler III. Kısmı kaleme alırken, bu etkileşimler hakkında çok az şey biliniyordu. Davranış, beyin ve nesiller arası moleküler epigenetik değişiklikler arasındaki bağlantıyı gösteren ilk araştırmalar ancak 2004'te yayımlandı. Hayvanlarda yaşamın erken safhalarındaki öğrenmenin uzun vadeli, kalıcı etkilerinin altını çizmiştik ve bunlar tanım gereği epigenetik mekanizmalar içermek zorunda. Dokuz yıl sonra, çevresel etkenlerin tetiklediği nesiller arası davranışsal epigenetik etkiler dahil davranışsal-sinirsel epigenetik, yüzlerce yayınla birlikte palazlanan bir alandır.[93]

İ.M.: Şaşırmadım, gerçi beyin gibi göz korkutucu bir organ hücre düzeyinde nasıl araştırılır, anlamakta zorlanıyorum. Ele alınması gereken farklı ve hızla değişen onca devre, onca sinir hücresi tipi, onca gen anlatımı örüntüsü var. Travma geçirmiş sümsük kuşlarındaki şiddet döngüsünün epigenetik zemini olabileceğini söylediniz.

[93] Ledon-Rettig ve diğ. (2013), doğal popülasyonların davranışsal uyarlanımda yer alan epigenetik süreçlerden bahsediyor. Makalelerinin ek bölümü, çeşitli hayvanlardan alınma 20 adet iletilmiş davranışsal fenotip örneğinin faydalı bir özetini sunuyor.

Kanıtlar nedir?

M.E.: Sümsük kuşu vakasında, epigenetik işaretler ve ilgili mekanizmalar hakkında hiç bilgimiz yok, gerçi bakılsa, epigenetik zeminin bulunacağına eminiz. İnsan davranışı dahil davranışın epigenetik temelleri günümüzde ilgi çekiyor. Patrick Bateson ve Peter Gluckman, *Plasticity, Robustness, Development and Evolution* (2011) adlı kitaplarında, davranışları ve davranış evrimini anlamada epigenetik bağlantının ne kadar önemli olduğunu gösteren örnekler sunarlar. Üstelik davranış ekologları, uyarlanımın epigenetik veçhelerine kesinlikle ilgi gösterir oldu. Davranış ve epigenetik boyutlarında kalıtsal değişimlerin ilişkili olduğunu gösteren birkaç laboratuvar araştırması şimdiden mevcut, gerçi hep aynı şekilde ilişkili değiller. Memelilerle yapılmış üç araştırmayı kısaca betimleyip, memeli olmayan bir hayvanla, nematod kurtçuğu *C. elegans*'la yapılmış bir araştırmaya göz atacağız.

Birinci örnek, Michael Meaney ile çalışma arkadaşlarının keşfidir. Anne sıçanın, yaşamlarının ilk altı gününde yavrularla ilgilenme usulünün, yetişkin hale geldiklerinde baskıya tepki verme şekillerini etkilemekle kalmadığını, kızlarının, kendi yavrularıyla ilgilenme usulünü de etkilediğini buldular.[94] Annelerinin (ya da süt annelerinin) bol bol yaladığı ve tımarladığı yavru sıçanlar, büyüdüklerinde maceracı ve baskıya dirençli olur. Bol bol tımarlanmış dişi yavruların, büyüyüp anne olduklarında, yavrularını yalayıp tımarlıyor oluşu önemli. Bunun aksine, yavrularına daha az zaman ayıran annelerin (ya da süt annelerin) yetiştirdikleri, ileride daha ürkek, baskıya gelemeyen hayvanlar olur ve dişi yavrular yetişkinliğe girdiğinde, yavrularını daha az tımarlarlar. Araştırmacılar, annenin yavrusuyla ilgilenme usulünün, yavrunun hippokampusunda belirli genlerin anlatımını etkilediğini buldu. Bu genler de yavrunun hormonal baskı tepkisini ve üreme davranışını etkiler. İyi bakılan ve kötü bakılan sıçanlarda genlerin farklı etkinlik göstermesi, DNA metillenmesinde ve DNA'yla ilişkili proteinlerdeki farklarla bağıntılıdır. Kromatin işaretleri tesis edildikten sonra, bir ömür sürdükleri, sonraki nesilde anne davranışı marifetiyle yavruda da oluşturuldukları görülüyor. Bu, ya davranış aktarımı ya da bedenden bedene epigenetik aktarım olarak betimlenebilecek duruma örnektir. Bunun, hayvanlar âleminde nispeten yaygın bir kalıtım biçimi olduğunu

[94] Bu çalışmanın özeti için bkz. Zhang ve Meaney (2010). Ayrıca insanda kişilik farklılıklarıyla ve akıl sağlığıyla alakasını da anlatıyorlar.

sanıyoruz. Bedende benzer epigenetik mekanizmalar muhtemelen, sümsük kuşlarının aktarılan davranışının temelini oluşturuyor.

İkinci örnek başka bir memeliden, fareden geliyor. Bu örnek, psikolojik baskıların davranışsal etkilerinin de üreme hücreleri dokusu aracılığıyla aktarılabileceğini gösteriyor. Mansuy ve çalışma arkadaşları, yaşamlarının ilk iki haftasında yavruları annelerinden her gün birkaç sat boyunca ayırmanın uzun vadeli etkilerini inceledi.[95] Zamanlaması öngörülemeyen bu ayrılık sırasında anneler ya kısa süre kapalı yerde tutularak ya da bir süre soğuk suya atılarak ilave baskıya maruz bırakıldı. Yavrularının yanında kalan annelere kıyasla baskıya maruz kalmış bu anneler, yuvada daha az zaman geçiriyor, yavrularının faal bakımına ve tımarına daha az vakit ayırıyordu. Yavrular yetişkinliğe ulaştığında, annelerinden ayrılmış olanlar, özellikle de erkek yavrular, depresyonvari davranışlar ve artan telaş sergiledi. Dahası, travma geçirmiş erkekler bu etkilerin bazılarını kendi yavrularına ve torunlarına geçirdi, oysa bu iki nesil de normal yetiştirilmişti. Yaşamlarının başında maruz kaldıkları baskı, oğullarının ve döllerinin toplumsal vasıflarını da etkiledi; toplumsal münasebetlerde daha huzursuzdular, daha önce karşılaştıkları bireyleri hatırlamakta zorlanıyorlardı, fakat aynı zamanda bazı toplumsal baskı türlerine daha dayanıklıydılar. Araştırmacılar, ayrılmış erkeklerin sperm hücrelerindeki ve yavrularının beyinlerindeki DNA metillenmesine baktığında, sinir sistemi bozukluğuyla ilişkili bazı genlerde değişikliklere rastladılar. Travma geçirmiş erkeklerin dölü, babalarıyla temas etmediği için, doğrudan davranışsal aktarımın devre dışı bırakılabildiği bu durumda, erken dönemdeki deneyimlerinin etkilerinin, gametlerde taşınan epigenetik işaretlerle aktarıldığını varsaymak makuldur.

Memelilerden verdiğimiz son örnek, sıçanlarda vinklozolin maddesinin tetiklediği fizyolojik-davranışsal-epigenetik değişimdir. Bu madde, yaygınlıkla kullanılan bir mantar ilacıdır, ayrıca endokrin engelleyicidir, yani testosteron gibi hormonların faaliyetlerini aksatır. Gebe dişi sıçanlara, fetüslerinde eşey organının cinsiyetinin belirlendiği ve epigenetik programlama meydana geldiği dönemde vinklozolin zerk edildi. Bu uygulamanın, yavrular ve dölleri üzerinde muazzam etkisi oldu. Neredeyse tüm erkeklerin testislerinde,

[95] Baskıya maruz kalan farelerin davranışlarının iletiminin epigenetiği için bkz. Franklin ve diğ. (2010); bu farelerin toplumsal vasıfları için bkz. Franklin ve diğ. (2011).

bağışıklık sistemlerinde, başka dokularında anormallikler görüldü ve bu kusurlar erkek üreme hücreleri aracılığıyla, hiç seyrelme olmaksızın en az dört nesil boyunca aktarılır. Bu değişiklikler, sperm DNA'larında değişmiş metillenme şablonlarıyla ve bazı dokulardaki gen anlatımı değişiklikleriyle bağıntılıdır. Vinklozolin zerk edilmesi, fizyolojiyi etkilemekle kalmamış, üç nesil sonra davranışları da etkilemişti. Kimyasala maruz kalan da kalmayan da dişilerin dişi dölleri, ataları kimyasala maruz kalmamış erkekleri, ataları kimyasala maruz kalmış erkeklere yeğliyordu. Atanın vinklozoline maruz kalışının, baskının uzun vadeli sonuçlarını nasıl etkilediğini inceleme amaçlı sistem biyolojisi yaklaşımı kullanılarak, hayvanın epigenetik mirası ile ömründe meydana gelen olaylar arasındaki etkileşimlerin karmaşıklığı gösterilmiştir. Epigenetiğe, davranışlara, nörofizyolojiye bakan araştırmacılar, ergenlik sırasında maruz kalınan müzmin fiziksel kısıtlamanın, yetişkin fizyolojisini ve davranışını etkileyen bu psikolojik baskının, eğer erkeklerin büyük-büyükannesine vinklozolin verilmişse çok daha muazzam etkileri olduğunu gösterdi. Kısa süre öncesine kadar, çevrenin tetiklediği değişimin döllere aktarılabildiğini ve birkaç nesil sonra bireyin müteakip davranışını değiştirecek şekilde psikolojik baskıyla etkileşime girdiği fikri saçma bulunurdu.[96]

Davranışlarda çevrenin tetiklediği değişikliklerin aktarımı memelilerle, hatta omurgalılarla sınırlı değil. Mütevazı kurtçuk *C. elegans*'ta da bulunmuştur.[97] Bu kurtçuklar, yaşam döngülerinin ilk larva aşamasında cazip bir kokuya maruz bırakılmışsa, olgunlaştıklarında bu kokuyu çok cazip bulurlar ve kokunun varlığında yumurtlama oranları yükselir. Bu, dolaysız bir davranışsal damgalanma vakasıdır, beşinci bölümde betimlediğimiz vakalara benzer. Bu vakada, kurtçukların koklama duyusundaki damgalar, yavrularına da aktarılır, gerçi torunlarına aktarılmaz. Kurtçuklar koku-

[96] Vinklozolin çalışmalarının kısa özeti için bkz. Guerrero-Bosagna ve Skinner (2012); hastalık fenotiplerinde çevreyle tetiklenmiş, nesilden nesile geçen etkilerin başka örneklerini de belgeliyorlar. Vinklozolinden etkilenmiş hayvanların eş tercihi için bkz. Crews ve diğ. (2007). Sistem biyolojisine dayalı tahlil için bkz. Crews ve diğ. (2012). Vinklozolin enjesiyonlarının, erkek döller kadar dişi döller üzerinde de nesilden nesile geçen etkileri vardı, fakat erkekler üzerindeki etkileri daha belirgindi. Erkekler yalnızca sperm aracılığıyla bilgi ilettiği, oysa dişiler davranışlarıyla da bilgi iletebildiği için, erkekler üzerinden fenotip iletiminin tahlilini yapmak, dişiler üzerinden iletimin tahlilini yapmaktan kolaydır.

[97] Remy (2010).

ya en az dört nesil boyunca art arda maruz bırakılırsa, o kokunun damgasının en az kırk nesil boyunca kalıtımla aktarılması daha da şaşırtıcıdır. Bunun ardındaki mekanizmalar bilinmiyor. Kurtçuklar, DNA metillenmesinden mahrum, fakat nesilden nesile küçük RNA'lar aktardıkları biliniyor, dolayısıyla bu sRNA olasılıkla davranışsal damgaların aktarılma mecrasıdır. *C. elegans*'ın, RNAi sisteminde kusurlar barındıranlar dahil pek çok mutant soyu olduğu için, bunun doğru olup olmadığını bulmak zor olmasa gerek.

Bu kitabın ilk edisyonundaki "eksik bölüm" (hücresel epigenetik sistemler ile davranışsal sistemler arasındaki ilişkiler) için malzemenin son dokuz yılda böyle hızla birikmesi müthiş. Altını çizmemiz gereken hususlardan biri, alandaki tüm çalışmaların, memelilerin sağlığına ve esenliğine zarar veren etkilere odaklanmadığıdır. Hayvanlara daha büyük kafesler, oyuncaklar vermenin, daha fazla alıştırma yapma ya da daha karmaşık toplumsal münasebetlere girme olanağı tanımanın doğurduğu "çevresel zenginleşmenin", öğrenme yetilerini ve belleklerini artırdığını, baskıya verilen tepkilerin şiddetini azalttığını, depresyonvari davranışları etkilediğini ve genelde esenliklerini iyileştirdiğini gösteren bol bol bulgu var.[98] Tek nesil içinde ortaya çıkan bu faydalı etkiler hem histon tadilatlarını hem de DNA metillenmesini içerir; bu etkilerden bazılarını yavruya anne aktarabilir.

İ.M.: Tanım gereği epigenetik mekanizmalar, gelişim hallerinin uzun vadeli korunmasını içerdiği için, tüm kalıcı davranışların ve her türlü uzun erimli belleğin altyapısını oluşturmaları gerekiyor. Fakat müsaadenizle devam edelim. Bana kalırsa, betimlemiş olduğunuz davranışsal kalıtımın epigenetik yanlarının, insan sağlığı ve mutluluğu açısında muazzam içerimleri olması aşikâr. Baskıya maruz kalan o zavallı fareler ve sıçanlar gibi, insanların maruz kaldığı baskılar, mesela çocuklukta yaşanan tacizin ve ihmalin baskıları, çevresel kirliliğin yarattığı baskılar, savaşların, kıtlıkların baskıları, epigenetik değişikliklerde yansıtılacaktır. Epigenetikçilerin, geleneksel olarak sosyal bilimcilere ait olan bir alana çörekleneceğini öngörüyorum, yani yakın gelecekte insanların kültürel davranışının epigenetiği, kültür epigenetiği, vesaire gibi alanlarımız olacak. Onuncu bölümde, bu alanda kimi başlangıç fikirlerine ve araştırmalarına işaret ettiniz. İnsan kültür epigenetiği çalışmaları da palazlanıyor mu? Bu soruyu yanıtlamak için dördüncü boyuta, simgesel kültüre girmeniz gere-

[98] Aral ve Feig (2011).

kiyor, o halde, dilin evrimiyle ilgili yeni fikirler var mı diye sorayım. Buna ilaveten, insanın sosyokültürel yaşamını anlama yolunda hangi evrim temelli kuramsal çerçevenin en uygun olduğunu belirlediniz mi bilmek isterim. 6. Bölüm'de sunduğunuz farklı yaklaşımlara getirilen eleştiriler oldukça ikna ediciydi, fakat sizin kendi Lamarckçı alternatifinizi bilhassa tutarlı bulmuş değilim. İnsanın kültürel evrimiyle ilgili fikirlerinizi daha ileri taşıdınız mı?

Altbölüm 4: Simgesel Boyut

M.E.: İlk soruna yanıt verelim. İnsan kültürünün epigenetik veçheleri üzerine çalışmalar bir süre önce başladı. Belirttiğin gibi, 10. Bölümde bunların bir kısmına atıfta bulunduk. Bahsettiğin doğrultularda ilerliyor; savaşla ilintili kıtlığın, obezitenin tetiklediği beslenmenin, cinsel tacizin, başka türlü travmaların kurbanı olmuş insanların epigenetik durumuna bakılıyor. Epigenetik psikiyatri ve epigenetik epidemiyoloji gibi yeni araştırma alanları çoktan yerli yerine oturdu.[99] İkinci soruna gelelim, insan dilinden bahsedelim. Dilin evrimine gösterilen ilgi giderek artıyor ve yeni fikirler geliştiriliyor. Özellikle ilgimizi çeken bazılarının altını çizeceğiz. Son soruna gelince, insanın kültürel değişimi hakkında daha yapıcı bir çerçeveyle kafa yormaktan bahsetmiştin. Waddington'ın epigenetik arazi fikrinin esinlediği bir çerçeve geliştirmeye başladığımızı söyleyerek yanıt verelim. Göreceğin üzere, kültür araştırmalarının bu üç veçhesi ilişkilidir, gerçi henüz bütünleştirilmiş değiller.

EPİGENETİK VE KENDİ KÜLTÜR NİŞİMİZ

M.E.: 8. Bölüm'de, kültürel kalıtım ile genetik sistem arasındaki etkileşimlerden bahsettik, insanın yaşam tarzındaki değişimlerin, orak hücre ve laktaz devamlılığı alelleri gibi genetik varyantların frekansını nasıl etkilediğini gösterdik. Yarattığımız ve aktardığımız kültürel nişin epigenetik etkileri de olmak zorunda. 10. Bölüm'de, kıtlık gibi insan eseri felaketlerin, gelecek neslin epigenetik durumu üzerindeki kimi ters etkilerini anlattık. Bu tür epigenetik etkiler

[99] Epigenetik psikiyatrinin mazisi, moleküler biyolojinin öncesine uzanır. Henüz 1960'larda şizofreni gibi bozukluklar hakkında, Waddingtoncı gelişim bağlamında kafa yoruluyordu (Petronis ve Gottesman, 2000). Epigenetik epidemiyolojinin ortaya çıkışı daha yakın tarihlidir.

hakkındaki bilgimiz hâlâ az, bildiklerimizin çoğu ise kötü haber niteliğinde. Gelgelelim, bu, bilgi edinme usulümüzün yapay bir sonucu olabilir. Bilginin büyük kısmı, tıp mesleğiyle ve bunun dallarıyla ilişkili kişilerin araştırma ilgilerinden geliyor. Onlar, kendi başımıza açtığımız dertleri tanımak, bunlarla başa çıkmak zorunda. Yeni araştırmaların pek çoğu psikolojik, beslenme kaynaklı, toksikolojik baskıları içerdiği için, hayvan modelleri yararlı olmuştur ve son kısımda sıraladığımız hayvan davranışı epigenetiğine dair araştırmaların bazılarını, insanların baskıya verdiği tepkiyi anlama arzusu teşvik etmiştir.

Sayısız epidemiyoloji araştırması, yaşamın başlarındaki deneyimler ile daha geç safhalardaki zihin sağlığı arasındaki bağlantıları göz önüne serdi ve bazı araştırmalar, bununla bağlantılı epigenetik tadilatları tespit etti. Örneğin, çocukken tacize maruz kalmış genç intihar kurbanlarının beyinlerinde DNA metillenmesi ve gen anlatımı, tacize uğramamış kişilerinkinden farklıdır.[100] Keza, post-travma stres bozukluğu (PTSB) çeken insanların beyaz kan hücrelerindeki DNA metillenmesi, benzer toplumsal katmanlardan gelip de aynı bozukluktan mustarip olmayanlarınkinden farklıdır. İlgili dokunun (genelde beyin) elde kısıtlı oluşu, küçük örneklem kümesi boyutu, ilişkili baskıları değerlendirmenin güçlüğü, moleküler epigenetik durumları incelemeye yarayan tekniklerin mevcut kısıtlamaları yüzünden, bunun gibi çalışmaları yürütmek ve yorumlamak müthiş zor. Nesiller arası aktarımla ilgili araştırmalar için veri elde etmek daha da zor, yine de bunu denemeliyiz; çünkü ebeveynlerin yaşadığı travmanın, çocukları etkileyebildiğini gösteren bulgular var. Yahudi Soykırımından kurtulmuş ve PTSB'den mustarip annelerin evlatlarında PTSB riski yüksektir, ayrıca savaş gazilerinin çocuklarının, ana babalarının travmalarından etkilendiğini gösteren emareler mevcut. Her ne kadar zor olacaksa da, ebeveynlerin ve çocukların sağlığı arasındaki bağlantıyı ortaya çıkarmak, epigenetik araştırmalarıyla kolaylaşabilir. Son kısımda bahsettiklerimiz gibi, anne davranışının, ileriki sıçan ve fare nesilleri üzerindeki etkisine ilişkin araştırmalar, epigenetik farklılıkları nerede aramak gerektiğine dair ipucu vermeli. Maalesef, sıçanlarla ve farelerle yapılan araştırmalar, baskının yarattığı travma etkilerinin bir nesilden fazla sürebilece-

[100] El-Sayed ve diğ. (2012), intiharın ve çeşitli ruh hali ve anksiyete bozukluklarının, moleküler epigenetik tadilatlarla ilişkilendirildiği çalışmayı gözden geçirip değerlendirmeye alıyor.

ğini gösterdi. Bu, insanın durumunu anlamayı iyice güçleştiriyor.

Sanayide ve tıpta kullanılmış olan kimyasalların nesilden nesile aktarılmış etkilerini anlamamızı sağlayacak hayvan araştırmalarına neredeyse bütünüyle bel bağlamış durumdayız. Bu kimyasalların pek çoğunun, bunlara maruz kalmış insanlarda uzun vadeli etkileri olabileceğini biliyoruz.[101] Faydalı ilaçların, kalıcı yan etkileri olabileceğinin farkındayız. Thalidomide faciası, fetüslerin maruz kaldığı risklerin çok dikkatli değerlendirilmesi gerektiğini öğretti. Fakat o fetüslerin ileride sahip olacağı evlatların durumu ne olacak? Bu yanıtlar için hemen hemen daima hayvan deneylerine yaslanmak zorundayız ve bazı yanıtlar bizi tasalandırıyor. Örneğin, kansere karşı ilaçların gelecek nesilleri etkileyip etkilemediğini görmek amacıyla birtakım araştırmalar tasarlandı. Bunlardan birinde yavru dişi farelere tek doz doxorubicin zerk edildi. Bu, yaygınlıkla kullanılan bir kemoterapi ilacıdır. Sonuçlar şaşırtıcıydı ve bir tehlikeye işaret ediyordu, çünkü bu kimyasalın, altı nesil süren etkileri oldu.[102] Yenidoğanların ölüm oranlarını artırdı, şekil bozukluklarına yol açtı, kromozom anormallikleri doğurdu, doğum sırasında çıkan sorunlardan dolayı anne ölümü oranını artırdı. Başka bir araştırmada erkek fareler, çeşitli kanser karşıtı ilaçların düşük dozlarına maruz bırakıldı. Bu erkekler ve bunların erkek yavruları, hem beden hem üreme hücrelerinde mutasyon kaynaklı değişimler gösterdi.[103] Muhtemelen epigenetik değişimler yüzünden genom kararsız hale gelmişti.

Hayvanlarla yapılan araştırmalar, çevreden bulaşan katışkıların da nesilden nesile geçen etkileri olabileceğini göstermiştir. Sıçan fetüslerini mantar ilacı vinklozoline maruz bırakmanın, en az dört nesil süren etkileri olduğunu zaten gösterdik. Maruz kalan insanlarda sağlık sorunları yarattığını bildiğimiz başka bileşik maddeler için de aynısı geçerliymiş gibi görünüyor. Bu bileşikler arasında, geniş bir imalat süreci yelpazesinde kullanılan dioksin; yol yüzeylerinde tozu denetim altına almak için kullanılan bir hidrokarbon karışımı (jet yakıtı ve JP8); bir plastik karışımı (bisfenol A phthalates) var. Fetüs halindeyken bu bileşiklerden herhangi birine maruz bıra-

[101] Csoka ve Szyf (2009), yaygınlıkla kullanılan pek çok farklı eczacılık ilacının yan etkileri bulunduğa işaret eden bol miktarda veri derlemiştir ve gelecekte, epigenetik tahlillerin, bu tür ilaçların güvenlik değerlendirmelerine dahil edilmesi gerekeceğini ileri sürdüler. "Farmakoepigenomik" alanının, farmakolojide ve tıpta başlıca alan olacağına inanıyorlar.

[102] Kujjo ve diğ. (2011).

[103] Glen ve Dubrova (2012).

kılmış sıçanlardan üç nesil sonra, erilliğe girişin zamanı değişmişti ve sıçanların eşey organlarında anormallikler belirmişti. Her bileşik, spermde DNA metillenme işaretlerinde belirgin farklar tetikledi.[104] Bisfenol A'nın, farede de nesilden nesile geçen etkileri olduğu bulundu. Bu bileşik, plastik ve tutkal imalatında kullanılır, yani gündelik yaşamımızda bununla karşılaşıyoruz ve çoğumuzun idrarında bu maddeden eser miktarda bulunuyor. Dişi farelerin gıdasına, kan plazmalarındaki bisfenol A derişiminin, insanlarda bulunan derişime yakın olacak şekilde bisfenol A eklendiğinde, o sırada rahimdeyken buna maruz kalan farelerin davranışını etkilemekle kalmaz, üç nesil sonraki farelerin davranışlarını da etkiler. Buna maruz kalmış hayvanların beynindeki pek çon genin anlatımı değişti ve bu etkilerden bazıları, dördüncü nesle kadar uzandı.[105]

İnsanlar, fare ya da sıçan değil ve bu şekilde kestirim yapmak hiç pürüzsüz olmaz, fakat hayvanlarla yapılan araştırmalardan gelen sonuçlar, güçlü ve açık uyarı çanlarını çalıyor. Bunlara kulak vermeliyiz; çünkü hayvan araştırmaları, başlıca bilgi kaynağımızdır. Epigenetik, yeni bir disiplin ve *Homo sapiens*, uzun ömürlü bir türdür, yani nesilden nesile aktarılan epigenetik etkilerin araştırılması henüz emekleme aşamasında. Güvenilir veri elde etmek zor olacak. Atasal koşullar doğru düzgün belgelendiğinde ve mevcut sağlık durumu ile koşullar yeterince değerlendirildiğinde ancak, kendi türümüzde nesilden nesile aktarılan etkiler hakkında bir şeyler keşfedebiliriz. İnsanlarda nesiller arası etkilerin muhtemelen en tanınan vakaları, 10. Bölüm'de bahsetmiş olduğumuz, kıtlıkla ilgili etkilerdir. İkinci Dünya Savaşı'nın sonlarında, Nazi işgalciler günlük gıda karnesini 700 kilokalorinin atına çektiğinde yaşanan Hollanda Açlık Kışındaki ciddi gıda kıtlığı sırasında rahme düşmüş olan bireyler, altmış yıl sonra, yüksek diyabet, obezite, şizofreni, kalp damar hastalığı riski yaşadı.[106] Daha müreffeh zamanlarda doğmuş kardeşleriyle karşılaştırıldıklarında, DNA metillenme şablonlarında geniş çaplı farklılıklar görüldü.

Sadece, gelecek nesillerdeki anneleri etkileyecek koşulları dert etmemiz gerektiğini düşünmek yanlış olacaktır. Babanın deneyimlerinin de dölleri üzerinde sonuçları olur, örnek vermek gerekirse,

[104] Mannikam ve diğ. (2012).

[105] Wolstenholme ve diğ. (2012).

[106] Heijmans ve diğ. (2008). Erkekler için normal günlük kalori ihtiyacının yaklaşık 2.500 kalori, kadınlar için 2.000 kalori olduğunu unutmayınız.

tıpkı Mansuy ile çalışma arkadaşlarının incelediği, baskıya maruz kalmış erkek fare yavruları vakasındaki gibi. İsveçli bilimciler, ülkenin kuzeyinde yalıtılmış bir bölgede gıdaya erişimi değerlendirirken hasatla ve gıda fiyatlarıyla ilgili on dokuzuncu yüzyıldan kalma tarihsel kayıtlardan faydalandı. Baba tarafından dedenin, çocukluğunun orta yaşlarındaki gıda erişiminin, erkek torunlarının ölüm riskini etkilediğini buldular, oysa baba tarafından ninenin gıdaya erişimi, kız torunların ölüm oranını etkiliyordu. Babanın yaşam tarzının önemi, 1990'ların ilk yarısında doğmuş bir grup çocuğun sağlığını ve esenliğini takip eden büyük çaplı bir İngiliz araştırmasında da gösterilmiştir. Yaşamlarının erken bir safhasında sigara içmeye başlamış olan babaların oğullarının dokuz yaşındaki vücut kütle endeksi, sigara içmeye çok daha sonra başlamış babaların oğullarınkinden belirgin oranda yüksekti. Muhtemelen bunun anlamı, sigara içmeye erken başlamış kişilerin oğullarının, yetişkinlikte obezite ve ilintili sağlık sorunları riskinin daha yüksek olacağıdır. Dolayısıyla hem İngiltere'de hem İsveç'te yapılan araştırmalar, erkeğin erken gelişiminde olan bitenlerin, dölleri üzerinde etkisi bulunduğunu düşündürüyor. İki cinsiyette de epigenetik sicil, nesilden nesile geçirilirken arındırılmaz.[107]

Günümüzde, sağlık konusundaki toplumsal ve ekonomik eşitsizliklerin etkilerine büyük ilgi gösteriliyor. Temel imkânlardan yoksun toplumsal sınıflara mensup olan ya da toplumsal ve politik güvencesizlik koşullarında, gelişmekte olan ülkelerde yaşayan gençlerin açlığa, psikolojik baskıya, zehirli maddelere maruz kalma ihtimalinin olduğu biliniyor. Maalesef bu etkenlerin, gençlerin esenliği üzerinde uzun vadeli etkileri olacağını kısıtlı bilgimize dayanarak söyleyebiliriz.[108] Nesilden nesile aktarılan ters etkilerin epigenetik zeminini anlamanın, boy göstermesine izin verdiğimiz hastalıklarının önünü alacağına inanacak kadar toy değiliz, fakat en azından bazı vakalarda, riskli grupları tespit edebilir, gelecek nesillerdeki çocuklara daha eşit bir epigenetik şans tanıyacak karşı önlemler bulabiliriz.

Önünde sonunda epigenetik araştırmaların konusu olacağını tahmin ettiğimiz, bu kadar acil olmayan pek çok başka konu daha var. Örneğin, insanda toplumsal cinsiyet davranışlarının epigene-

[107] Pembrey ve diğ. (2006), erkekler üzerinden nesilden nesile aktarılan etkilerine ilişkin ilk araştırmanın da ayrıntılarını verirler.

[108] Thayer ve Kuzawa (2011), epigenetik değişikliklere yol açmış olan geçmiş olaylarla ilişkili insan sağlığındaki farklılıkları gösteren pek çok çalışma özetliyor.

tik bağıntılarını, bunun gelişimdeki temellerini, nesilden nesile geçen olası kökenlerini ve etkilerini anlamaya ilgi gösterilecektir.[109] Mutluluk psikolojisiyle ilgili pek çok araştırma nasıl günümüzde mevcutsa, mutluluğun epigenetik bağıntılarının da, insan varoluşunun daha neşeli veçhelerinin nesilden nesile geçen etkileri olup olmadığının da araştırılacağını düşünüyoruz. Daha önce bahsetmiş olduğumuz, zenginleştirilmiş çevrenin fareler üzerindeki uzun vadeli etkilerini ele alan araştırmalar, bu etkilerin var olabileceğini düşündürüyor.[110] Daha önce belirttiğin gibi, öğrenilmiş, uzun soluklu *herhangi* bir davranışın epigenetik bağıntıları var olmak zorunda, üstelik kültürel öğrenmeyle edinilmiş davranışlar istisna değildir. Dolayısıyla, hayvan ve insan geleneklerinin epigenetiğinin şifresini nihayetinde çözebilmeliyiz.[111] Besinle ilgili gelenekler ya da cinsellik davranışları gibi insanların ve hayvanların yaşam tarzlarının, hormon değişikliklerivle ilişkili veçhelerini araştırmak en kolayı olacak, çünkü nispeten erişilemez beyin kadar sinir sistemi harici dokuları da etkiliyorlar. Farklı toplumlarda ya da toplum içinde faklı kesimlerde aynı yaşam tarzını süren kişilerin, ilişkili dokularda benzer epigenetik profiller sergilemesini bekliyoruz.

Belki bir gün, dil öğrenmenin epigenetiğini ve okuryazarlığın epigenetiğini de araştırabileceğiz. 6. Bölüm'de, okuma ve yazma gibi kültürel icatların, başka bağlamlarda evrimleşmiş sinirsel ve bilişsel araçların yeniden konuşlanmasını nasıl sağladığını gözden geçirdik, örneğin devinim etkinliklerinin daha iyi denetimi ya da dili daha iyi öğrenme lehine seçilim marifetiyle. Kültürel yolla evrimleşmiş yeni okuma yazma uygulamaları, icracılarının bilişsel yetilerini etkiledi, belleklerini ve öğrenme kabiliyetlerini artırdı, yeni bir seçilim ortamı inşa ettiler. Bu ortamda çocuklar, yeni öğretim yöntemleri vesaire sayesinde, okullarda okuma yazma öğrenebiliyordu. Okuryazarlık, nörobiyolojik, psikolojik ve tarihsel-evrimsel seviyelerde yoğunlukla araştırılmıştır ve hiç şüphesiz, okuryazarlığın moleküler epigenetik veçheleri de incelenecektir.[112] Elbette, insan beyin hücreleri

[109] Rice ve diğ. (2012), eşcinselliğin, kalıtsal epigenetik altyapısı olduğunu düşünmek için sağlam nedenler olduğuna inanıyor. İnsan soyağacı tahlilleri ve ikiz araştırmaları, eşcinselliğin, kalıtsal bir bileşeni olduğuna işaret ediyor, fakat genetik zemini gösteren sağlam moleküler kanıtlar yok. Androjen hassasiyetini etkileyen, aktarılmış epigenetik işaretlerin sorumlu olabileceğini gösteren kanıtlar sunarlar.

[110] Aral ve Feig (2011).

[111] Kısa bir açıklama için bkz. Jablonka (2013b).

[112] Stanislas Dehaene'nin *Reading in the Brain: The Science and Evlution of a Human*

normalde incelenmeye elverişli değil, fakat beyindeki epigenetik değişiklikler başka dokularda yansıtılabilir ve belki tahribata yol açmayan yeni teknikler keşfedilecek. Çocuklar yeni iletişim teknolojilerine uyum gösterirken beyinlerinin gelişme usulünü araştırmak, okuryazarlığın, insanlık tarihinde nasıl sağlamlaştığını anlamamıza yardımcı olabilir. Steven Mithen ile Lawrence Parsons'ın (2008) dedikleri gibi, beyin kültürel bir eserdir, kültürü inşa etmekle kalmaz, yansıtır da.

İ.M.: Tam olarak ne ima ediyorsunuz. Okuryazarlıkta yer alan *fenotip* uyumundan mı bahsediyorsunuz, yoksa günün birinde okuryazarlığın, tıpkı size göre dildeki gibi, kısmen *genetik* uyum göstereceğini mi ima ediyorsunuz?

DİLİN EVRİMİ

M.E.: Okuryazarlığın genetik uyumla yerleşeceğinden şüpheliyiz, fakat dilin evriminin, tıpkı okuryazarlık gibi, kütürel öğrenmeyle ve kültürel evrimle doğduğunu düşünüyoruz. 6. Bölüm'de sıraladığımız nedenlerden ötürü, insan aklını İsviçre çakısı kefesine koyan evrimci psikologların bu görüşünde pek bir yarar görmüyoruz. Bize kalırsa, her biri başka bir iş konusunda uzmanlaşmış, bir tanesi de dile ayrılmış, büyük oranda özerk, evrimleşmiş zihinsel modüllerimiz yok. İnsan eli örneksemesini yeğliyoruz; zihin, çok amaçlı bir alettir, örtüşen pek çok işlevin altından kalkabilsin diye evrim tarafından şekillendirilmiştir, gerçi bazı işlevlerde daha yetkindir.[113] 8. Bölüm'de açıklandığı üzere, dil meselesine kafa yorarken faydalandığımız çerçeve, Daniel Dor'un ileri sürdüğü çerçevedir. Dor'a göre dil, evrimini kültür uygulamalarının ileri ittiği, kısmen genetik uyum göstermiş bir iletişim teknolojisidir.[114]

Dil yetisinin evrimi hakkında kafa yoranlar arasında, dilin, gen-kültür ortak evriminin bir sonucu olduğu ve genetik uyumun bu süreçte önemli bir parça olduğu konularında oldukça genel bir fikirbirliği mevcut. Fakat, üzerinde uzlaşılan *husus*, hâlâ ihtilaflı.

Invention (2009) kitabı, okuryazarlıkla ilgili son araştırmaların pek çok yönünü makul bir şekilde betimliyor.

[113] İnsan zihnine dair "İsviçre çakısı" ve "el" görüşlerinin betimlenişi ve kıyaslanması için bkz. Shea (2012).

[114] Dor'un görüşleri için bkz. "Language as communication technology: a proposal for a new general linguistic theory," şu internet sitesinde: http://people.socsci.tau.ac.il/mu/danield/files/2010/11/abstract-for-site3.pdf.

8. Bölüm'de betimlemiş olduğumuz üzere, yelpazenin bir ucunda, sözdiziminin belirli yapısal özelliklerinin genetik asimilasyona uğradığına ve bunun sonucunda dile özgü zihinsel modulün ortaya çıktığına inanan evrimci psikologlar varken, öteki uçta işlevselciler yer alır. Bunlara göre, insan evrimi sırasında gerçekleşmiş hiçbir genetik değişiklik dile özgü değildir ve dilin altyapısını oluşturan ana uyarlanımlar, insan zekâsı arttıkça yeni toplumsal bağlamlarda yeni usullerle faydalandığımız genel amaçlı mekanizmalardır. 8. Bölüm'de benimsediğimiz görüş, bunların arasında bir yerdeydi: Dilsel iletişimin evrimi sırasında hem genel hem de dile özgü bilişsel mekanizmaların incelik kazandığını savunuyoruz.

Günümüzde, hem dilin yapısı hem de evrimine çentik atmış bilişsel özellikler hakkında daha fazlası biliniyor. Yeni bulgular sayesinde, duruşumuzu, yelpazenin işlevselci ucuna doğru biraz kaydırdık. Bunu yapmamızın sebebi, dil çeşitliliğine dair araştırmaların, eski yargıların aksine, her dilde doğuştan gelen sözdiziminin yapısal özellikleri olmadığını ve en azından kelime sırası bağlamında, diller arası çeşitliliği bilişsel ya da dilsel tümellerden ziyade kültürel evrimin açıkladığını göstermesidir; kimi dilbilimcilere göre sözdiziminin tanımlayıcı özelliği olan yineleme bile tümel değildir.[115] Dahası, taklit ve toplumsal öğrenme gibi bilişsel yetilere dair araştırmalar, bunların, bilgi iletimine özgü uyarlanımlar olmadığını düşündürüyor; daha ziyade okuryazarlığa benziyorlar; bizim sağlam, genel çağrışımlı öğrenme yetimizin mümkün kıldığı, kültür yoluyla öğrenilmiş yetiler.[116] Dolayısıyla, iyileşmiş genel öğrenme, dilsel iletişimin evriminde eskiden düşündüğümüze kıyasla daha güçlü bir araç olabilir. Bununla birlikte, kısmen genetik asimilasyona uğramış, dille ilişkili kimi özellikler olduğunu da hâlâ düşünüyoruz. Dilsel sesleri ve jestleri, başka türlü seslerden ve jestlerden ayırt etme kabiliyetinin artışı, işitsel sinyalleri ve bunların el kol hareketleri bağlamında muadillerini tahlil etme yetisinin güçlenmesi, bebeklerde kültürel öğrenme döneminin uzaması lehine güçlü bir seçilim olacaktır. Bu tür seçilim sayesinde dil yetkinliği iyileşecektir. Buna ilaveten, dile

[115] Evans ve Levinson (2009), dil tümellerinin ve evrensel dilbilgisinin (ED) var olduğu görüşü aleyhine güçlü savlar ileri sürer. Everett (2005), Amazon'da Piraha dilinin sözdizimi yinelemesinden yoksun olduğunu göstermiştir; iki makale de başka dil akademisyenlerinin kapsamlı yorumlarına maruz kaldı. Kültürel evrimin, kelime sırasındaki çeşitliliğin gözlemlenen örüntülerin en iyi açıklaması olduğunu gösteren çalışma için bkz. Dunn ve diğ. (2011).

[116] Heyes (2012).

özgü bilgiyi saklama mekanizmaları –daha güçlü kelime belleği ve işaret temelli anımsama– daha yüksek bir dil yetkinliği lehine seçilim marifetiyle yerleşebilir.[117] Bu tür mekanizmalar dile özgü kalmamış olabilir; daha sonra dil dışı işlere uyum göstermiş olabilirler, böylece insan bilişinin başka yönlerini de daha "dilsel" kılmışlardır. Buna alternatif görüş, dilsel iletişim açısından önemli mekanizmaların, genel zekâda ve bellekte bir artışın düpedüz sonucu olmasıdır. Bu durumda, dile özgüymüş gibi görünen sözdizimi belleğini ve dilsel bilginin işlenmesini doğuran etken, genel çağrışımlı öğrenme ile belleğin ve genel toplumsal dikkatin artışı lehine seçilimdir.

Dilin evrimi hakkındaki alternatif görüşler arasından bir tanesine karar vermek çok daha fazla bilgi gerektirir. Örneğin, dille ilgili ve dille ilgisiz görevlerin işlemden geçirilmesi arasındaki psikolojik ve sinirsel farklar hakkında ve Kanzi gibi dil eğitimi almış kuyruksuz maymunlar ile küçük çocukların beyin faaliyeti farklılıklarının genetik ve epigenetik temelleri hakkında daha fazlasını bilmemiz gerekiyor. Ne iyi ki sinirsel işlevleri inceleyen teknolojinin ilerleme hızı, alternatiflerin değerlendirilmesinde yakın gelecekte daha fazla bilgiye dayanacağımızı gösteriyor.

İnsan zihninin, dilsel iletişimin evrimi sırasında değiştiğine inandığımız başka yönlerini ele almaya geçmeden önce, düşünme tarzımızı etkilemiş kimi isimlerin çalışmalarından biraz bahsetmemiz gerekiyor. Bilimciler, insan kültürünün ve dilin kökenine farklı doğrultulardan yaklaşmıştır, fakat pek çoğu, bunların evriminde kilit özellik olarak dayanışmaya, işbirliğine gelir. Michael Tomasello'nun yaklaşımı, insan çocuklarının ve büyük kuyruksuz maymunların gelişimsel toplumsal psikolojilerinin tam bir karşılaştırması olmuştur.[118] Çok küçük yaşlarında insan çocuklarının, kuyruksuz maymunlardan çok daha fazla dayanışıp işbirliği yaptığını gösterdi; başkalarının zihinlerini okumada daha yetkinler, çok erken bir aşamada toplumsal normlara uyup bu normları sezebiliyorlar; başkalarıyla bilgi paylaşma hususunda istisnai becerileri var. Başka bir deyişle, insan çocukları, gruplarının öbür üyeleriyle işbirliği yapma, iletişim kurma, onlardan bir şeyler öğrenme konularında kendilerini büyük kuyruksuz maymunlardan çok daha yetkin kılan vasıflara ve güdülere sahiptir ya da bu vasıfları çok hızlı edinirler.

[117] Dilsel iletişimin evrimi hakkında görüşlerimiz için bkz. Dor ve Jablonka (2010) ve Jablonka ve diğ. (2012).

[118] Tomasello (2008, 2011).

Tomasello, bol bol ses ve hareket taklidini, ayrıca bilinçli talimatları (en basit haliyle, parmakla işaret etmek) temel alan kültürel öğrenmenin, dilin genetik evrimi dahil insanın birikimli evriminin motoru olduğuna inanıyor. Tomasello'ya göre motorun ilk itici gücü, birlikte besin ararken işbirliği yapma ihtiyacıydı. Verimli avcılık ve toplayıcılık, faaliyetlerin eşgüdümlenmesini gerektirir, dolayısıyla başka unsurların yanısıra iletişim lehine de güçlü bir seçilim mevcuttu.

Bilişsel sinirbilimci Merlin Donald'ın, *Homo sapiens*'in bile ortaya çıkışından önce insansı atalarımızın, bilgi paylaşırken sözel olmayan usuller kullandığı fikrinden 6. Bölüm'de bahsettik. Donald, grup halinde yaşamanın güçlükleriyle başa çıkarken bu insansıların jestler, taklit, mim kullanmış olduğuna inanıyor.[119] Bunların, toplumsal olarak deneyimlenmiş bir dizi hadiseyi ezberlemesini, anımsamasını, canlandırmasını mümkün kılan bilişsel değişiklikler, konuşma dilinin evrimi için başlangıç noktası temin etmiş. Başka bilimciler, jestlerin önemine de dikkat çekmiş, jestlerle ve mimle iletişim kurmak için gereken devinim vasıflarının ve bilişsel yetilerin, alet yapmak ya da çocuk veya gıda taşımaya yarayan aygıtlar inşa etmek gibi erken teknolojiler için gerekli yetilere, vasıflara benzediğine işaret etmişlerdir. İkisi de devinim faaliyetlerinin düzgün bir denetim altına alınmasını gerektirir, ikisi de edimlerin örgütlenmiş bir dizisini gerektiren hedef güdümlü çok adımlı süreçlerdir, ikisi de toplumsal öğrenme gerektirir. Bunların birlikte evrimleşmiş olması muhtemel. Dolayısıyla bu işlevlerin seçilimi, sözel iletişimin sinirsel iskeletini temin etti. Eller, karmaşık teknolojik işlerle meşgul olunca, sözel iletişim, jestlerin yerini almaya başlamıştı. Fakat kimi bilimciler, ayrı bir jest safhasını varsaymak için neden göremiyor, bu vasıflarla ilişkili olarak alet yapmanın ve kullanmanın, öğretmenin ve öğrenmenin dilin evrimini ileri itmeye yeteceğini savunuyorlar.[120] Dil ile alet yapımı arasında özel bir evrimsel ilişki olduğunu söyleyen bu fikirin mazisi on dokuzuncu yüzyıla uzanır, fakat günümüzde bazı bilişsel ve sinirsel yapılarının ortak olduğunu gösteren kanıtlarla bir öçüye kadar destekleniyor.

Evrimci antropolog Sarah Hrdy, atalarımız arasında işbirliğinin başka bir yönünün evrimsel önemine dikkat çekti. İnsanların, ayrıebeveynlik (*alloparenting*) icra eden tek büyük kuyruksuz maymun

[119] Donald (1991).

[120] Stout ve Chaminade (2012), dilin evriminde alet yapmanın rolünü gözden geçiriyor. Sterelny (2012), öğretmenin ve öğrenmenin önemini anlatıyor.

türü olduğuna işaret eder; yani insan türünde, anneden başka bireyler de çocuğun bakımına katkıda bulunuyor. Yüksek zekâlı kuyruksuz maymunlarda, ki atalarımız da kuvvetle muhtemel yüksek zekâlıydı, çocuk bakımında işbirliği yapmanın bariz ekonomik faydaları var (anneler çalışmaya gidebilir), fakat aynı zamanda hem çocuğun hem de bakıcının payına, karşı tarafın aklını okuma becerisinin evrimleşerek güçlenmesine de yol açtı. Dolayısıyla ayrı-ebeveynlik, nihayetinde dilin evrimine yol açan işbirliği ve bilgi paylaşımı lehine toplumsal seçilimin hem ürünüdür hem de nedenidir.[121]

Ortaklaşa yiyecek toplamak, faal talimatlar içeren karmaşık alet yapımı ve ayrı-ebeveynlik, insan iletişiminin evrim sürecinde incelik kazanmasının itici gücü olan, işbirliğine dayalı süreçlerdir. Bu evrimde pek çok değişiklik iç içe geçmiştir, fakat burada, zaman zaman göz ardı edildiğini düşündüğümüz ikisine bakacağız. İlki, toplumsal duygularda değişikliktir; ikincisi, insan belleğinde ve imgeleminde değişikliktir.[122]

Atalarımızın arasındaki işbirliğinin gelişmesi için, daha hoşgörülü kimseler olmaları, başkalarının zihinsel durumlarını anlayıp buna uyum gösterebilmeleri, kendi duygularını denetim altına alabilmeleri gerekiyordu. Her öğretmen ve öğrenci bilir ki duygular büyük oranda denetim altına alınmazsa, öğretilecek şey öğretilemez ya da kavranamaz. Duyguların denetimi, daha düzgün iletişimin evrimini teşvik eden işbirliğine dayalı etkinlikler açısından elzem olmakla kalmaz, dil yerli yerine oturduktan sonra, bu tür bir denetime duyulan ihtiyaç da pekişir. Bir süre önce az ötede görmüş olduğumuz bir leoparı sana anlatırken, sahneyi gözünde canlandırırsın, korkunu ve kaçma isteğini bastırırsın; zorlayıcı bir duygusal güdüyü engellemen gerekir. Fakat ileri işbirliğinin evrimi, duyguların engellenmesinden fazlasını içeriyordu; aynı zamanda incelik katılmasını da kapsıyordu. Git gide daha fazla kişinin (ayrı-ebeveyn-

[121] Hrdy'nin *Mothers and Others* (2009) adlı kitabı, çocuk bakımında insanların işbirliği usulünün evrimsel önemi hakkındaki kendi fikirlerinin keyif veren ve bilgilendirici bir anlatısıdır.

[122] Dilin ve duyguların birlikte evrimi hakkındaki fikirlerimiz için bakınız Jablonka ve diğ. (2012); dilin ve belleğin birlikte evrimi hakkındaki görüşlerimiz için bakınız Ginsburg ve Jablonka (2014). Toplumsal duyguların, işbirliği seçilimi bağlamında evrimleştiği görüşümüz, bu duyguların evriminin, kedilere, köpeklere, gümüş kürklü tilkilere, sığırlara dayatılan evcilleştirmeye benzer bir sürecin neticesi olduğu fikriyle tutarlılık sergiler. Kendini evcilleştirmek, yakın kuyruksuz maymun akrabalarına kıyasla insanları daha uysal ve canayakın kılmıştır.

lerin, öğretmenlerin, toplama ve avlanma işinde ortakların) kanaatleri karşısında duyarlı ve umursar olmanın gerekmesi, çekingenlik, utanma, suçluluk, gurur gibi toplumsal duyguların ortaya çıkışını getirdi. Bu duygular, işbirliğine dayalı ittifakları sağlamlaştırdı, grup içi bağlılığı güçlendirdi. Her ne kadar bu toplumsal duygular bazı bakımlardan çok farklı olsa da, üç noktada ortaktır: (1) gerçek ya da hayalî grup üyelerinin gözetimine duyarlı oluşun tezahürlerdir; (2) bunların dışavurumu, koşullara epey bel bağlar; (3) bunların hepsi, insanlara özgü tek duygu dışavurumu olan yüz kızarmasıyla bağlantılıdır. Dolayısıyla, insan duygularının evrimi sırasında ortaya çıkan şeyin, dört farklı duygu tipinden ziyade, toplumda bakışlarla karşı karşıya kalmaya, başkalarının onayına ya da onaylamamasına duyarlılığın artışı olduğunu düşünüyoruz. Suçluluk, çekingenlik, gurur ve utanç gibi belirli toplumsal duygular, kültürel öğrenme süreci marifetiyle gelişim esnasında oluşturulur.

Dilsel iletişim evrimleştikçe, duygularımız üzerinde ilave etkileri oldu, çünkü dil sayesinde bireyin deneyimlerinin menzili uzadı. İnsanlar, başkalarının deneyimlerini paylaşabiliyordu. Bu da "biz"i içeren toplumsal duyguları doğurdu, örneğin dayanışma, vicdani öfke, toplu gurur, toplu korkunun ve neşenin yeni tipleri, vesaire.

Bu yeni toplumsal duyguların ortaya çıkışı, altını çizmek istediğimiz, dille ilişkili ikinci bir evrimsel değişim tipine ilişikti. Bu değişim tipi, kelime temelli iletişimin, anıları hatırlamada yeni bir usul temin etmesiydi; buna "kelime temelli olay anımsanması" diyoruz. Kişisel deneyimlere dair anılar, bunlarla ilişkili kelimeler aracılığıyla akla gelir ve anlatılır. Geçmiş deneyimlerin canlandırılması artık, o deneyimlerin parçası olan gerçek ipuçları istemiyordu. Sahneleri anlatan kelime katarlarından faydalanabilmek, bireyin kendi aklını ve başkalarının aklını anlamasını sağlıyordu. Deneyimleri canlandırıp tahayyül etme yetisi için, gelişim sırasında simgesel oyunlar sayesinde alıştırma yapılır. Günümüzde çocukların hayal gücüne dayalı oyunlar oynadığını görüyoruz. Bu yaratıcı oyunlar, duyguların denetim altına alınmasını güçlendirdi, "uslu davranışları" inşa etti, nedensel uslamlamayı perçinledi, menzili dil oyunlarına uzatıldı. Kelime temelli bellek ve hayal gücü güçlendikçe, kişinin deneyimlemiş olduğuyla başkalarından dinlediği arasında ayrım yapma ihtiyacı belirdi. Sahte anılar ve fantaziler sorun haline geldi ve bu, hakikat ve sahtelik kavramlarının, ayrıca bunlarla ilişkili duyguların; kuşku, şüphe, emin olma duygularının ortaya çıkışını getirdi. İleri dil vasıflarına eşlik eden bellek değişimlerinin, genetik değişim-

ler tarafından şekillendirilip şekillendirilmediği ya da ne ölçekte şekillendirildiği günümüzde bilinmiyor. Fakat genetik şekillendirme olmuşsa bile, dilin evriminde genler öncü değil takipçidir.

İ.M.: Sanki, dilsel iletişimin, ezelden beri ve hâlâ dilsel iletişim sayesinde değişen toplumsal yaşamın taleplerince biçimlendirilmiş zihinsel yapımızın bileşenleri arasındaki karmaşık etkileşimlerin ve bütünleşmelerin sonucu olduğunu söylüyorsunuz! Dilin evriminde bol bol geri bildirim var gibi. Anladığım kadarıyla, insanlar hâlâ, bilişsel mekanizmalarda ne ölçüde genetik değişim olduğunu, kültürün rolünün ne olabileceğini belirlemeye uğraşıyor. Fakat kültürel evrimde, dil yetisinin elde edilmesinden daha fazlası var, o halde bu konudaki araştırmalarda başkaca yeni neler olup bitiyor?

KÜLTÜR TARİHİNE EVRİMCİ YAKLAŞIMLAR

M.E.: Çok şey olup bitiyor, fakat evrim biyoloğu olduğumuz için dikkatimize takılan iki araştırma tipine kısaca göz atacağız.[123] İlki, kültür verileriyle yapılan incelikli filogenez çözümlemelerinden faydalanmaktır. İkincisi, toplumsal gruplar içinde insan pratiklerinin aktarımıyla, ayrıca kendi kültür nişlerinin inşacısı ve seçicisi olarak insanlar hakkında yeni tespitlerle, fikirlerle ilgili. Bu alanda Waddington'ın gelişim yaklaşımının faydalı olabileceğine inanıyoruz, dolayısıyla Waddington'ın fikirlerinin, toplumsal ve kültürel değişim araştırmalarına nasıl uygulanabileceğini gösteren çalışmaları betimleyeceğiz.

Filogenez çözümlemeleriyle başlıyoruz. Darwin, *Türlerin Kökeni*'ndeki tek şemayı, kendi "değişim yoluyla türeyiş" kuramını resmeden ağaca ayırdığından beri, biyologlar filogenez ağacı kurup duruyor. Yirminci yüzyılın ikinci yarısına dek, evrimsel ilişkilerin bu tasvirleri büyük oranda, soyu tükenmiş ve canlı olmak üzere mümkün mertebe birçok türde özgül morfolojik özelliklerin karşılaştırılmasını temel alıyordu, fakat moleküler biyolojinin güçlenmesiyle birlikte, ağaç kurma işi büyük bir kuvvet buldu. Farklı türlerde aynı proteinin amino asit dizilerindeki ya da aynı genin nükleotit dizilerindeki ıraksama miktarına bakarak ağaç kurmak mümkün hale geldi. Bu yaklaşımın neticelerinden biri, daha önce atıfta bu-

[123] Hem mikroevrimsel hem makroevrimsel yönleri dahil evrimin esinlediği kültür tarihi yaklaşımlarının yakın tarihli özeti ve sentezi için bkz. Mesoudi, *Cultural Evolution* (2011).

lunduğumuz bir unsurdur; yaşamın özellikle erken safhalarındaki yatay gen naklinden ötürü, bazı ağaçlar ağa/şebekeye daha fazla benzer. Başka bir sonucu ise molekül araştırmalarının yarattığı bol miktarda verinin, bunları çözümleyecek yeni tekniklerin ortaya çıkışını teşvik etmesidir. Neyse ki, moleküler biyoloji genişledikçe bilgisayarların gücü de arttı. Günümüzde, verilerin ve yeni tekniklerin bolluğu sayesinde, moleküler filogenez bilimi bizlere, evrimsel ilişkiler ve ıraksama oranları hakkında ayrıntılı bilgi sunuyor, böylece geçmişteki değişimlerin altyapısını oluşturan süreçler hakkında bilgiye dayalı çıkarımlar yapabiliriz.

Moleküler filogenez biliminin yan ürünlerinden biri, geliştirilmiş hassas yöntemlerin, başka disiplinlerin işine yaramasıdır. Dilsel ıraksamanın, farklı insan grupları arasındaki tarihsel ilişkileri belirlemede sağlam malzeme tedarik ettiği uzun süredir biliniyor ve bu alanda ağaç inşası onlarca yıldır süregidiyor. Russell Gray ve çalışma arkadaşları, dillerin ve bunları konuşanların kökenleri, göçleri hakkındaki hipotezleri sınamak amacıyla dilsel ıraksamayla ilgili yeni biyoloji tekniklerinin bazılarını uyguladı. Değişimi izlenen dil birimi, benzer ses örüntüsü ve farklı dillerde ilişkili anlamlar barındıran kelimelerdi, dolayısıyla dilbilimciler, bunların ortak bir atası olduğu konusunda hemfikir. Eşasıllı denen bu tür kelimeler çoğunlukla akrabalığa, beden kısımlarına, rakamlara ya da temel fiillere atıfta bulunan terimlerdir. Gray ve çalışma arkadaşları, Hint-Avrupa dillerinin kökeni ve yayılışı hakkında acı tartışmalara konu olmuş iki hararetli ve rakip hipotezi değerlendirmeye almak için bu kelimelerden yararlandı. Hipotezlerden birine göre, bu kelimeler yaklaşık 9.000 yıl önce Anadolu'da (günümüz Türkiye topraklarında) ortaya çıktı, tarım yayıldıkça bunlar da yayıldı. Öteki hipoteze göre bu kelimelerin kökeni, güney Rusya'nın ve Ukrayna'nın Kurgan savaşçı-atlı kültürüne uzanıyor. Bu kültür yaklaşık 6.000 yıl önce başka alanlara yayılmıştır. 87 Hint-Avrupa dilinde eşasıllıların dilbilimsel çözümlenişinin sonuçları, Anadolu hipotezini kuvvetle destekliyor. Hararetle tartışılan başka bir tarih olayına, orta ve güney Büyük Okyanus adalarında yayılmaya ışık tutmak için benzer bir çözümlemeden yararlanıldı; Büyük Okyanus adalarına insan yerleşiminin zamanlaması ve şablonu incelendi. Yine iki ana hipotez değerlendirmeye alındı. Dört yüz dil kıyaslandı ve bu vakada dil ağacı, göçün yaklaşık 4.000 yıl önce Tayvan'dan başladığını söyleyen hipotezi destekledi. Öbür hipoteze göre göç, 13.000 ila 17.000 yıl önce Wallace bölgesinden (Borneo ile Yeni Gine arasında) başlamış.

Çözümleme, hangi senaryonun daha olası olduğunu göstermekle kalmadı, değişim örüntüsünü de göz önüne serdi; insanlar yeni adalara yerleşirken, hızlı yayılma dönemlerinin ardından molalar gelmiş, sonra daha fazla yayılıp yine mola vermişler.[124]

Biyologların, kültür evrimini araştırırken filogenez yöntemleri kullanması, dillerin karşılaştırılmasıyla sınırlı değildir, gerçi bilhassa bu tür çözümlemelere uygunlar.[125] Bunlar, irili ufaklı başka tarihsel değişimleri çözümlerken de kullanılabilir. Ufak olaylar arasında, elyazmalarındaki değişimler var. Bu kitabın ikinci kısmının giriş bölümünde, genotipi, kâğıda dökülmüş müziğe benzetmiştik, çünkü ikisi de, aktarılırken birikimli kopyalama hatalarından mustariptir. Dolayısıyla, kadim metinlerin birkaç elyazması versiyonu olduğunu söylemek şaşırtıcı olmamalı. Filogenez çözümlemeleri, bunların tarihsel ilişkileri ve ataları hakkında bilgi elde etmek için metinleri deşebilir, tıpkı farklı türlerin DNA'larının karşılaştırılmasıyla bilgi elde edilmesi gibi. Chaucer'in *Cantenbury Masalları* kitabındaki öykülerden birinin on beşinci yüzyıldan kalma 58 versiyonu için filogenez ağacı kurmak amacıyla bilgisayarlı tekniklerden faydalanılması ünlü bir örnektir.[126] Elyazmaları arasındaki ilişkilerin çözümlenmesi sayesinde, Chaucer'in öyküsünün on dördüncü yüzyıldan kalma versiyonuyla ilgili daha önce bilinmeyen şeyler anlaşıldı. Öykü elyazmalarındaki değişikliklerden orta ve güney Büyük Okyanus adalarının politik örgütlenişlerine geçmek büyük bir sıçramadır, fakat bu hususta da filogenez çözümlemeleri kültür tarihiyle ilgili yeni içgörüler kazandırdı. Bu sefer, dünyanın bu köşesindeki kültürel-politik temayüller anlaşıldı.[127]

Şimdiye dek bu kısımda, tarihçilerin, arkeologların, antropologların alanına ait çalışmaları betimledik, çünkü popülasyonların nasıl farklılaştığıyla ilgili çalışmalardı bunlar. Kültürel makroevrim olarak betimlenebilirler. Göz atmak istediğimiz ikinci alan, sosyal psikologların bölgesine daha yakın, çünkü çoğunlukla popülasyonlar içinde mikroevrimsel gen-kültür çevresinin etkileşimleriyle ilgili. 6. Bölüm'de, bu konunun kuramsal çerçevesinin önemini nispeten küçümsedik. Bu çerçeveyi kuran öncüler Feldman ve Cavalli-Sfor-

[124] Gray ve diğ. (2011), dil ıraksamasına ilişkin filogenez çözümlemesi konulu çalışmaları gözden geçiriyor.

[125] Mesoudi (2011, dördüncü ve beşinci bölümler), tarihsel olayların filogenez tahlillerinin dille ilgili ve dille ilgisiz örneklerinden bahsediyor.

[126] Barbrook ve diğ. (1998).

[127] Currie ve Mace (2011).

za ile Boyd ve Richerson'dır. Bu konuda eleştirilmemiz haklıydı, çünkü Richerson ile Boyd'un *Not By Genes Alone* (2005) kitabında özetlenmiş çalışmadan anlaşıldığı üzere, onların yaklaşımından çok şey öğrenilebilir. Popülasyon genetiğinde kullanılanlara benzer yöntemler sayesinde, bireyden bireye kültürel öğrenmeyle aktarılan kültürel özelliklerin (inançlar, tutumlar, vasıflar, vesaire) akıbeti takip edilebilir. Popülasyon boyutunun, göçün (insan ve ürünlerinin göçü), mutasyonun (yenilikler ya da hatalar) ve seçilimin, aktarılan fikirler ile uygulamaların frekansları üzerindeki etkilerini takip etmek mümkün. Bu etkenler, popülasyon genetiği modellerinde boy gösteren etkenlere benzer, gerçi elbette kültür modelleri, aktarımın dikey olduğu kadar yatay ya da eğik (sonraki nesilde akraba olmayan bireylere) olabileceğinin farkındadır. Modeller aynı zamanda, insanlar arasındaki bilgi aktarımına özgü başka etkenleri de içeriyor. Aşağıdaki gibi sorular ele alınırken bunlardan yararlanılabilir. İnsanlar, en itibarlı saydıkları bireyde gördüğü özelliği kopyalamayı yeğlerse ne olur? İnsanlar, en yaygın varyanta ayak uydurursa, bunu kopyalarsa ne olur? İnsanlar, özellikleri, deneme yanılmaya dayalı öğrenme marifetiyle değiştirirse, ne tür bir fark ortaya çıkar? İnsanlar, karşılaştıkları kişilerin inançlarının, uygulamalarının karışımı olan bir inanç ya da uygulama benimserse, bunun nasıl bir etkisi olur? Modelleme yaklaşımının güzelliği, laboratuvarda ya da sahada sınanabilecek nicel tahminler yapmasıdır. İnsanların bilgi iletme usullerindeki temayülleri inceleyen psikoloji araştırmaları ve küçük cemiyetlerde bilgi aktarımını inceleyen etnografya araştırmaları, bu modellere dahil edilmiş çeşitli etkenlerin önemini sınamaya koyuldu. Modeller, toplumsal grup içinde neler olup bittiğine bakmanın yanısıra, paylaşma ya da feda gibi kültürel özelliklerin nasıl evrimleştiğini anlamak amacıyla farklı gruplar arasında rekabetin etkilerini araştırma yolunda da kullanılıyor.

İnsan evrimiyle ilgili popülasyon modellerinden, genetik ve kültürel etkenler arasındaki etkileşimlere göz atmak için de yararlanılabilir. Sekizinci bölümde bahsetmiş olduğumuz bazı örneklere uygulanmışlardır, mesela mandıracılığın yayılmasıyla laktoz sindirme yetisinin birlikte evrimi gibi.[128] Kültürün ileri ittiği genetik değişikliğe daha yakın başka bir örnek, ABD'de *connexin* sağırlığı hadiselerinin

[128] Laland ve diğ. (2010), evrimde gen kültür etkileşimleri yaklaşımlarının güzel bir incelemesini sunuyor, örneğin mandıracılığı ve laktoz sindirimini tahlil etmeye yarayan çeşitli yöntemlerin anlatılması dahil.

artışıdır. Bu tür sağırlığın son iki yüzyılda iki katına çıktığı tahmin ediliyor. *Connexin* ailesi, kulağın işiten kısmının doğru düzgün işlemesi için gerekli proteinlerdir. *Connexin* şifreleyen gendeki mutasyonlar, çekinik bir sağırlık tipini doğurabilir. *Connexin* sağırlığının artan görülme sıklığının, 400 yıl önce işaret dilinin ortaya çıkışının ve daha sonra sağırlar için okullar kurulmasının sonucu olduğu düşünülüyor. Bundan önce sağırlar, topluma karışmazdı, kendilerine eş bulup başarıyla çocuk yetiştirme şansları, işiten insanlar kadar yoktu. Bu durum, sağırlık alelini düşük görülme sıklığında tutuyordu. İşaret dilinin gelişiyle birlikte, sağırların toplumsal ve ekonomik koşulları iyileşti, toplumla daha fazla bütünleştiler. Artık normal hayat sürebiliyor, aile kurabiliyorlardı, böylece sağırlık aleli aleyhindeki seçilim gevşedi. Fakat bu, öykünün yalnızca bir kısmı. Sağır okulları açıldıktan sonra, sağırların, kolaylıkla iletişim kurabilecekleri eş bulma ihtimali arttı; kendisi de sağır olan ya da sağır fertleri bulunan bir aileden geldiği için işaret dilini bilen insanlarla birlikte olabiliyorlardı. İki sağır zaman zaman aynı genetik kusuru taşıdığı için, ayrıca sağırların akrabalarının, sağırlık alelinin kopyasını taşıma ihtimali bulunduğu için, bu tür evlilikler, sağır kişinin çocuklarının, bu alel bakımından homozigot, dolayısıyla sağır olma ihtimali, ortalamadan yüksektir. Dolayısıyla, *connexin* sağırlığındaki artış, sağır fenotipi aleyhine seçilimin zayıflamasının ve biyologların "sınıflandırıcı çiftleşme" dediği durumun güçlenmesinin sonucudur. İki duruma da işaret dilinin devreye girişi yol açmıştır. Başta bu hüküm tartışmaya açıktı, fakat bilgisayar modelleri ve sağırların aileleriyle ilgili on dokuzuncu yüzyıldan kalma kayda değer verileri, ayrıca günümüz ailelerinin benzer verilerini temel alan karşılaştırmalı çözümleme bu sonucu destekledi.[129] Kulak salyonguzu nakilleri sayesinde daha fazla sağırın sözlü iletişim kurabildiği ve sıradan okullarda eğitim görebildiği düşünülürse, *connexin* sağırlığının görülme sıklığının başına ne geleceğini görmek ilginç olacaktır.

İşaret dilinin devreye girişini takiben meydana gelen genetik ve kültürel değişiklikler, daha uzak geçmişte konuşma dilinden kaynaklanan kültürel gelişimin nasıl yeni bir niş yarattığını ve bu

[129] Bu çalışmanın betimlenişi için bakınız Arnos ve diğ. (2008). Çekinik sağırlığın pek çok farklı biçimi var. Çoğunlukla, genetik açıdan sağır iki kişi aile kurduğunda, çocukları normal işitir, çünkü ana babaları farklı genlerin kusurlu kopyalarını taşır ve çocukları, iki farklı kusurlu alelin her biri açısından heterozigot olabilir. Bununla birlikte, *connexin* sağırlığı ABD'de yaygınlaştıkça, iki sağır ebeveynin belirli bir kusuru taşıma ihtimali yükseldi.

niş içinde dilsel öğrenmeyi ve konuşma üretimini etkileyen alellerin görülme sıklığının nasıl değiştiğini değerlendirmede yararlıdır. 10. Bölüm'de söylediğimiz gibi, organizmaların, faaliyetleri yoluyla niş inşa ettiklerinin ve bu nişte hem kendilerinin hem de döllerinin seçilime uğramasının anlaşılması, farklı niş inşası etkinlikleri ile bunların seçilim açısından sonuçları arasındaki geribildirimlerin açık açık modellenmesini doğurdu. Günümüzde niş inşası kuramı, insan geçmişinin pek çok veçhesini anlaşılır kılıyor, mesela tarımın Ortadoğu'dan yayılmasından tut da İskandinavya'da ren geyiklerinin güdülmesine kadar.[130]

İ.M.: Bana kalırsa kültürel evrimde niş inşası yaklaşımı, değişimlerin birbiri üzerindeki kartopu etkisini ele alıyor, dolayısıyla hem bireylerin hem de toplumun gelişim veçhelerini pekâlâ dahil ediyor. Gözde örneğiniz okuryazarlığa dönecek olursak, okuryazarlığın yayılmasının, okul sistemi aracılığıyla eğitimin gelişmesini, öğretme faaliyetinin meslekleşmesini, yeni öğretme yöntemlerini, ucuz okul kitaplarının basılmasını, vesaireyi içerdiğini görürüz. Bunların hepsi çocukların efsanevî gelişimsel öğrenme yetisinden yararlanıyor.

KÜLTÜR DİNAMİKLERİNE WADDINGTONCI BİR YAKLAŞIM

M.E.: Niş inşası yaklaşımını beğeniyoruz, çünkü seçilim eseri değişikliklerin nedenleri ve etkileri arasındaki etkileşime pay biçiyor. Fakat gen-kültür birlikte evrimini ele alan çoğu öteki model gibi, gelişime az ışık tuttuğunu düşünüyoruz. Kültürel özelliklerin sürdürülmesinin, aktarımının, değiştirilmesinin temelinde yatan gelişim mekanizmaları hakkında fazla söz söylemiyor. Kültürü değişime dirençli ya da kırılgan kılan şeyin ne olduğunu anlatmıyor. Bu sebeple, etkileşim içinde birden fazla etkeni ve mekanizmayı kapsayan bir sistem biyolojisi yaklaşımı gerekli. 10. Bölüm'de evrime dair gelişimsel sistemler kuramından (GSK) bahsettik. Bu kurama göre birbirinden bağımsız birçok süreç ve kaynak, yeni birey üretmek için gerekli. GSK yandaşlarının gözünde, evrimsel tahlilin birimi, mükerrer yaşam döngüsüdür ve evrimsel değişiklik, yaşam döngülerinde değişiklikleri içerir.[131] GSK görüşüne yakınlık duyuyoruz,

[130] Bakınız *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B* (cilt 366, sayı 1556) dergisinin özel sayısı, hazırlayan Kendal ve diğ. (2011), insanın niş inşasına ayrılmış sayı.

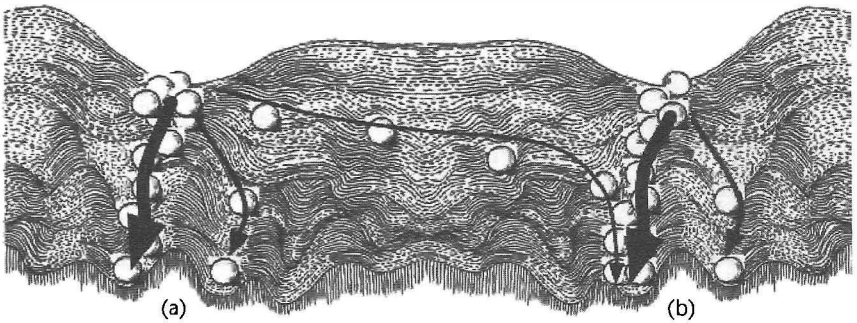
[131] Gelişimsel sistemler kuramının tam açıklaması için bkz. Oyama (2000) ve Oyama ve diğ. (2001).

çünkü birçok kalıtım sistemini, ayrıca gelişen organizmada ve organizma ile çevresi arasında meydana gelen devingen pozitif ve negatif geribildirim etkileşimlerini kucaklıyor. Bununla birlikte, kültürel evrim hakkında kafa yorarken, mükerrer yaşam döngüsünün bariz bir muadili yok. Kültür konusunda elde olan şey, bütün sistem düzeyinde kendini yenileyen daimi süreçler ve kültürün yenilenmesine neden olan insanların yaşam döngülerinin tekrarlanmasıdır.

Kısa süre önce, başka disiplinlerden gelen meslektaşlarla birlikte içimizden biri (EJ), GSK gibi, kültürün sürmesinin ve değişmesinin parçası olan, birbirinden bağımsız sayısız süreci ve kaynağı –gelişen bireyler, birey grupları, toplumsal yapılar (mesela kurumlar, kurallar)– kabul eden bir kültürel evrim yaklaşımını irdeledi. Yaklaşımın tertibini özetleyen mecaz, daha önce ilk sistem biyologlarından biri olarak tanımlanmış Conrad Waddington'dan alındı. Bu yaklaşım, Waddington'ın, gelişimi, epigenetik arazi olarak görselleştirmesinden faydalanıyor. Epigenetik araziyi 2. Bölüm'de anlattık, 7. Bölüm'de ayrıntılarından bahsettik. Bu gelişim tasvirinin önemli yanı, kanalize olmayı ve esnekliği, bunların arasındaki ilişkiyi vurgulamasıdır. Kanalize olma (dalgalanmaya yol açan çeşitli kaynakların varlığında devingen kararlılık), temelde bir esneklik (uğultuları telafi eden ya da etkisiz kılan mekanizmalar) varsa ancak mümkündür. Kanalize olma sayesinde organizmanın gelişim yaşam döngüsü, pek çok genetik, epigenetik, çevresel varyasyona rağmen art arda nesiller boyunca tekrarlanır. Fakat gelişim tadil edilebilir, hem de zaman zaman köklü biçimde ve ara sıra, tadil edilmiş bir gelişim döngüsü varlığını sürdürür ya da asıl döngünün yerini alır. Bu evrimsel değişimi anlamak için, yaşam döngüsünün devingen mimarîsi anlaşılmalı; kanalize olmanın ve esnekliğin ardında ne var.

Waddington'ın epigenetik arazi tasvirinde (bakınız Şekil 2.5), gelişim döngüsünün canlandırımı görülmez, çünkü resim sadece gelişimin küçük bir parçasını gösterir ve durağandır. (Video çok daha iyi olurdu!) Yine de karmaşık, devingen bir sistemin çok düzgün bir temsilidir. Süreç yönelimlidir, birden fazla kaynak arasındaki geribildirim etkileşimlerini vurgular, yani bu vakada genler ve gen ürünleri arasındaki etkileşimleri. EJ ve meslektaşları, epigenetik arazinin temel yapısını ele alıp "toplumsal arazi" modeli kurarken bundan faydalandı (Şekil 11.6).[132] Toplumsal arazi, grup içinde bir toplumsal yaşam şablonunun betimlemesidir ve çözümlemenin bi-

[132] Toplumsal arazi modelinin ayrıntıları için bkz. Tavory ve diğ. (2012, 2013).



Şekil 11.6
Bireylerin toplumsal gelişimini şekillendiren ve bunun tarafından şekillendirilen toplumsal arazinin bir kısmı. İki alternatif yol, (a) ve (b) toplumsal durumlarını doğurur; okların genişliği, her patikayı izleme ihtimaline işaret ediyor. Topluluğun tek tek bireyleri (toplar), gelişimleri sırasında farklı patikalara girebilir, fakat çoğunlukla baştaki toplumsal durumlarını tekrar üretirler (ya a ya da *b*); arazinin başka bir kısmına hareket etmek (a'dan *b*'ye) olasıdır, ama zor ve olağandışıdır. (İzinleriyle: I. Tavory, S. Ginsburg ve E. Jablonka, "The reproduction of the social: A developmental system approach," *Developing Scaffolds in Evolution, Culture and Cognition* içinde, hazırlayanlar L. Caporael, J. Griesemer ve W. Wimsatt [Cambridge, MA: MIT Press, 2013].)

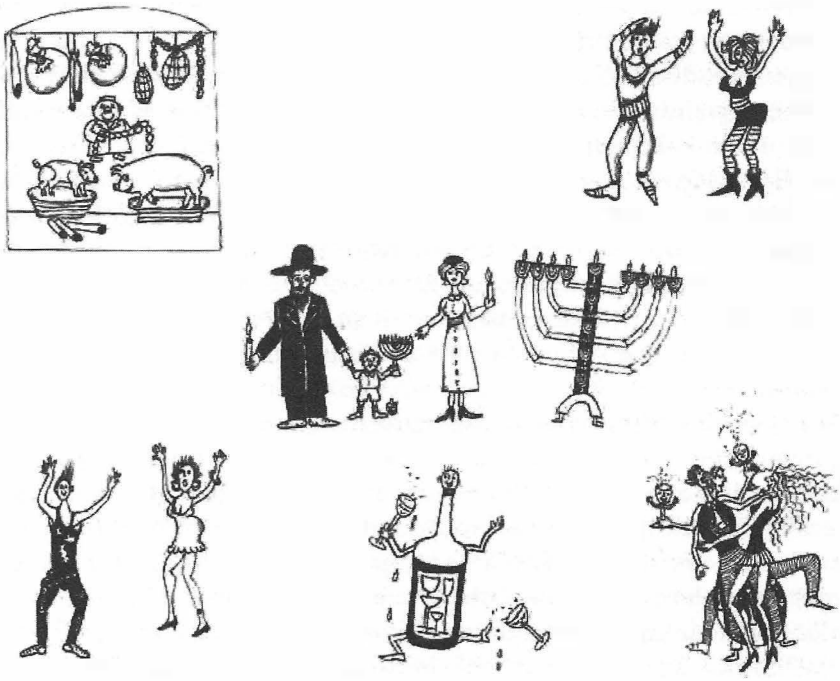
rimi, bu devingen sistemdir. Belirli bir toplumsal arazi daima daha büyük bir arazinin parçasıdır, fakat aynı zamanda az çok birbirine bağlı, kendini tazeleyen bir sistem oluşturmasıyla öne çıkar. Arazi, bireylerin gelişimini ve topluluk içinde birey gruplarını etkileyen çoklu kaynakların ve etkinliklerin arasındaki etkileşimlerle biçimlenir. Genetik, epigenetik, ekolojik, kurumsal, simgesel etkenlerin hepsi, arazinin oluşumuna ve devingen kararlılığına katkıda bulunur. Bu etkenler arasındaki etkileşimler, aile yapılarını, okullar gibi kamu kaynaklarını, müfredatları, meslek örgütlerini, dinî teşkilatları, emekçi örgütlerini, menfaat grupalarını, geçici ve daimi yapıtları, yasaları, iletişim usullerini, vesaireyi inşa eder. Arazi içinde yollar, yaşamlarını sürdüren bireyler ve birey grupları tarafından oluşturulur; bireyler, mevcut vadileri derinleştirip genişletebilir, arazi içinde komşu vadilere geçebilir, zaman zaman da kendi yeni yollarını oyarlar, gerçi çoğu insan, sosyalleştiği arazi içinde kalmaya meyillidir ve bu arazinin yapısı, bireylerin faaliyetlerini kısıtlar.

Kendini tazeleyen bu tür kalıcı toplumsal araziye katkı yapan etken türlerini anlatmak için iki toplumsal sistem örneği kullanılır: ABD'de kent yoksulluğu ve Los Angeles'ta Ortodoks Yahudi yaşamı. Kent yoksulluğu örneğinde, yoksulluk döngüsüne birden fazla etkenin ve sürecin dahil olduğu biliniyor. Yetersiz beslenmenin ya

da ucuz, sağlıksız gıdanın gelişimdeki etkileri; yoksul ebeveynlerin yüksek alkol tüketiminin ve uyuşturucu kullanmasının etkileri; okul öncesi yıllar esnasında ebeveynlerin eğitime yatırım yapmayışı; niteliksiz okullar; kısıtlı iş imkânları; akranların, ebeveynlerin, öğretmenlerin düşük beklentileri; yabancıların önyargıları; yoksulluktan kurtulanların genelde yoksullarla bağını kesip onlara destek olmayışı, vesaire. Bu etkenler çoğunlukla, birbirini besler, hatta perçinler ve yoksulluk döngüsünden kaçmayı zorlaştırır. Bu arazide alternatif yollar da var ve insanlar düşük ücret aldıkları geçici işlerde çalışarak, uyuşturucu satarak ya da dilenerek kendi durumlarını iyileştirmeye çalışır, fakat etkileşim ağı yüzünden, bu esneklik, arazinin daha ayrıcalıklı başka kısımlarına göç etmeyi ancak nadiren mümkün kılar.

İkinci vaka, Los Angeles'ta Melrose-LA Brea mahallesinde Ortodoks Yahudi yaşamının sürdürülmesidir. Bunu Iddo Tavory inceleyip çözümlemiştir. Müştereken birbirini pekiştiren pek çok etkenin ve sürecin, bu cemiyetin korunmasını sağlamakla kalmadığını, aynı zamandan canlanıp genişlemesine de yol açtığını gösterdi. Bu cemiyetin üyeleri, Yahudi olmayan "suç dolu" bir gençlik kültürünün göbeğinde yaşar (Şekil 11.7). Katkı veren etkenlerin arasında, ebeveynlerin belirgin şekilde dahlini gerektiren eğitim sistemi; Şabat gününde yasaklanan ve tavsiye edilen etkinliklere ilişkin hükümler; yasaklanan gıdalar ve ritüeller; Ortodoks Yahudilerin kendilerini tanımladığı kıyafet ve davranış tarzları var.

İki örnekte de örgütlenmeler ve uygulamalar arasındaki etkileşimlerin kendini sürdüren, düzenleyici yapısı, arazinin sürekli yenilenmesine katkıda bulunur. Sistem içinde yine de esneklik vardır, çünkü kent yoksulları zaman zaman düzenli iş bulabilir ve Ortodoks Yahudiler tüm ritüellere uyamayabilir, fakat insanlar kanalize olmuş sosyoekonomik çevreden nadiren kaçar. Dolayısıyla sosyokültürel bir sistemin çözümlenmesinde başlangıç noktası, bünyesindeki değişikliklere katkıda bulunan belirli bir nedensel etken değil, devingen kararlılığıdır. Değişimin meydana gelmesi kaçınılmaz, gerçi bu kültürel arazi modeli uyarınca, ufak ufak değişikliklerin gerçekleştiği çok sayıda dönem ve arazinin dönüşüm geçirdiği nispeten ani atılımlar görmeyi bekliyoruz. Karmaşıklık kuramı modellerince betimlenebilen böylesi ani değişimler, aynı anda birden fazla etken değiştiğinde meydana gelir. Örneğin, ekonomik ya da politik buhranlar iki ayrı araziyi yakınlaştırdığında ya da kitlesel göçleri takiben, farklı kültürel altyapılara sahip insanlar, "konakçı"nın



Şekil 11.7
Ortodoks Yahudiler çok farklı kültürel çevrenin ortasında kendi geleneklerini muhafaza eder.

arazisinin topografyasını değiştiren yeni derin yollar oyduğunda bu atılımlar görülebilir. Arazi değişimi, yeni ve güçlü iletişim teknolojilerinin icadını takiben de gerçekleşebilir, örneğin matbaa ya da internet gibi farklı arazilere ait fikirleri, uygulamaları yan yana getiren teknolojiler. Köklü bir şey oluyormuş gibi görünmese bile, arazi değişimi nihayetinde meydana gelecektir, hatta bunlar apansız değişimler de olabilir. Aktarılır nitelikli değişiklikler ufaksa (örneğin, bir topluluğun mağduriyetini giderecek minik toplumsal reformlar) ve arazinin temel mimarisini değiştirmiyorsa, bunlar "sessiz sedasız" birikir ta ki bir eşiğe ulaşana dek. Bu noktada ani bir geçiş görülür ve yeni bir kültür senaryosu ortaya çıkar. Bu değişim, Şekil 7.4'e tasvir etmiş olduğumuz bireysel gelişime benziyor. Kültürel arazi modeli, minik ilerlemeci değişiklikleri saf dışı bırakmıyor, örneğin Yahudi cemiyetindeki ritüellerde küçük değişiklikler gibi, fakat bu tür küçük değişikliklerin bile akisleri olur, çünkü bir ağın parçasıdırlar. Temel düzenleyici yapıyı değiştirmiyor olabilirler, fakat bun-

lar sayesinde ağ, zamanla az çok sağlamlaşır, büzülür, genişler ve arazideki başka ağlarla yeni ilişkiler kurar.

Bu Waddingtoncı "epigenetik" sistemler görüşü, kültürel bakiliğin ve değişimin dinamikleri hakkında farklı bir kafa yorma usulü doğurmakla kalmıyor, daha önce anlatmış olduğumuz temel kültür modellerinden ve mecazlarından farklı evrim sorularına yanıt bulma ihtiyacını da göze sokuyor. Örneğin, bu tür bir sistemler görüşü açısından ana evrim problemi, kültürel kimliğin evrimi olacaktır. Toplulukta dinî ve ulusalcı davranışlarla ilişkili olanlar misali normlar ve toplu ritüeller nasıl evrimleşmiştir? Normatif davranışlar neden hâlâ var ve neden bunlar zaman zaman aniden ve kökten değişiyor?[133]

İ.M.: Sizin Waddingtoncı yaklaşımınızın, sosyal bilimlerdeki ağ çalışmalarından hangi bakımdan farklı olduğunu anlamadım. Gördüğüm kadarıyla bu çalışmalar günümüzde epey rağbet görüyor. Arazi mecazınız, kültür tarihini araştıranlara ne sunuyor? Waddingtoncı usulünüzle çözümlenebilecek daha bariz kültürel (toplumsaldan ziyade) sistemlere dair daha fazla örnek verebilir misiniz?

M.E.: Ağ modelleri ile Waddingtoncı yaklaşımımız arasındaki önemli farklardan biri, bireylerin gelişimini vurgulayışımızdır. Başka insanların gelişiminin arazisi, bireyin gelişimine rehberlik eder, ayrıca birey gelişimi, bu araziyi inşa eder. Yeniden inşa süreçlerine ilgi gösteriyoruz, örneğin okullarda ve evde eğitimin erken safhalarında görülen süreçlerle ve bunları mümkün kılan gelişim çerçevesiyle ve düzenleyici geribildirim etkileşimleriyle ilgileniyoruz. Bu gelişimsel geribildirim süreçleri çoğunlukla devingen kararlılığa yol açar, fakat bunlar aynı zamanda toplumsal arazinin büyümesine, incelik kazanmasına, çökmesine, hatta yok olmasına da yol açabilir. Elbette, Waddingtoncı çözümlemenin ancak, elde bol bol etnografya ya da tarih verisi varken mümkün olduğunun farkındayız. Bununla birlikte, veriler kıt olsa bile, ki zamanda geri gittiğimizde ve yalnızca kültürel uygulamaların sınırlı alanındaki değişiklikleri bildiğimizde veriler kıttır, toplumsal dinamikleri ve bunları muhafaza eden içsel dinamikleri belirlemeye kalkmanın, herhangi bir değişikliği yorumlamayı kolaylaştırıcağına inanıyoruz.

Waddingtoncı yaklaşım, zaman içinde kalıcılık ve devamlılık sergileyen her kültürel sisteme uygulanabilir. "Bilimsel paradigma-

[133] Laor (2013), kültürel tekbiçimliliğin bazı evrimsel nedenlerinden bahseder.

lar" olarak bildiğimiz husus, bariz bir örnektir.[134] Arazi, kabul görmüş görüşlerin ortak bir çerçevesidir; tek tek bilimciler, bu çerçevenin bünyesinde yetişir ve faaliyetleri sayesinde bu çerçeveyi sürekli tazelerler. Bireyler, bilimsel eğitimleri, içinde bulundukları bilim cemiyetleri, kendi cemiyetleriyle etkileşimleri sayesinde arazi içindeki yolları takip eder, oluşturur. Arazinin, yani bilimsel paradigmanın kararlılığı, bilimciler, bilimci toplulukları, kurumlar, dergiler, ders kitapları, vesaire arasındaki etkileşim ağının neticesidir. Paradigma ve bunun kararlılığı, ayrıca yeni çerçeveye götüren hızlı görünümlü değişiklikler, dolayısıyla Waddingtoncı çerçevede, gelişim sistemleri çerçevesinde yorumlanabilir.

İ.M.: Bu yaklaşımların, beyin araştırmalarıyla ve toplumsal sinirbiyolojisiyle nasıl bütünleştirileceği konusunda ne düşünüyorsunuz diye soracaktım, ama geleceğin biliminin bu uygulamaya dönük yönleri hakkında sizi fikir ileri sürmeye teşvik etmenin cazibesine karşı koymalıyım. Bunun yerine, paradigmaların kararlılığı konusuna değindiğiniz için, size geleceğin evrim kuramını soracağım. Sizce bir paradigma kaymasının ortasında mıyız? Sistemler biyolojisi yaklaşımlarının, evrim kuramı üzerinde etkisi var mı? Bu soruları yanıtladığınızda, belki son dokuz yılda karşılaştığınız eleştirileri de anlatırsınız bana. Bölümü bitirmenin uygun bir yolu olacaktır bu.

Altbölüm 5: Evrim Kuramının Menzilini Uzatmak

M.E.: Biyoloji biliminin düşünce tarzlarında, Kuhncu paradigma kayması bağlamında değişiklik görmüyoruz, fakat savunduğumuz yaklaşım, evrim kuramının menzilinin uzatılmasını gerektiriyor. Açıkçası, değişikliklerin gerekli olduğu kanaatimiz, evrim kuramının temelleriyle ilgili son sözün altmış yıl önce Modern Sentezin mimarları tarafından söylenmiş olduğunu savunan malum biyologların ve felsefecilerin tüylerini diken diken eder. Biyolojide son elli yılın tüm gelişmelerinin, 1. Bölüm'de betimlemiş olduğumuz yeni-Darvinci, gen merkezli çerçeveye rahatlıkla uydurulabileceğine sa-

[134] Durağanlığı ve kesintli değişimi vurgulayan görüş dahil bilimsel görüşlerin evriminin en iyi bilinen sosyolojik yaklaşımı, Thomas Kuhn'un yaklaşımıdır (1962). Biyoloji bilimleri için daha uygun olan daha eski bir yaklaşım, *Entstehung und Entwicklung einer wissenschaftlichen Tatsache* adlı kitabında Ludwick Fleck tarafından geliştirildi. Bu kitap Almanya'da ilkin 1935'te yayımlandı ve 1979'da *Genesis and Development of a Scientific Fact* adıyla İngilizceye tercüme edildi.

mimiyetle inanıyorlar. Yerleşik anlayışın bu savunucularına yapıcı bir yanıt vermenin, konumlarını alaşağı etmekten daha yararlı ve ilginç olduğunu düşündüğümüz için, Darvinciliğin yirminci yüzyıl versiyonunun gerekli uzantıları saydığımız hususlarla başlayacağız. Yeni çerçeve hâlâ büyük oranda yapım aşamasında ve pek çok insan buna katkıda bulunuyor, fakat elbette, katkıların hepsini gözden geçiremeyiz. Bunun yerine, daha önce benimsemiş olduğumuz ve bu bölümde bahsettiğimiz kalıtım yönelimli görüşle bilhassa ilintili veçhelere odaklanacağız. Her evrim kuramının gözden geçirmesi gereken üç temel süreç var: varyasyon, aktarım ve seçilim. Kuramın bu veçhelerinin her biri hakkında, geçmişe kıyasla çok daha geniş bir şekilde düşünmemiz gerektiğine inanıyoruz.

Varyasyonla başlıyoruz. Bu kitapta başlıca odağımız varyasyon oldu. Doğayı ve kalıtsal varyasyonun kökenini ele alan Modern Sentez kavramının eksik ve yanıltıcı olduğunu ileri sürdük. Tüm kalıtsal varyasyonların, gelişigüzel genetik hatalardan kaynaklandığını, bu varyasyonların ortaya çıkışının çevresel, gelişimsel koşullardan etkilenmediğini varsaymak artık geçerli değil. Bu bölümün başlarında James Shapiro'nun genetik varyasyonla ilgili görüşlerini sıraladık. Shapiro'nun nazarında, genetik değişikliklerin kazara meydana geldiği görüşünü kanıtlar desteklemiyor. Bunun aksine, deneysel veriler, pek çok DNA değişikliğinin ne gelişigüzel ne de kazara olduğunu düşündürüyor; bu değişiklikler, doğal bir genetik mühendislik sistemi meydana getiren etkileşim ağlarınca vücuda getiriliyor ve DNA değişikliklerinin ne zaman, nerede meydana geleceğine karar veren unsur budur.

Shapiro'nun, genetik değişiklikler hakkındaki temel yargısıyla hemfikiriz, fakat kitabımızın başlığından ve içeriğinden anlaşılacağı üzere, evrimsel açıdan önemli varyasyonların, DNA dizisiyle aktarılan varyasyonlarla kısıtlı olmadığına kaniyiz. Bu bölümde, aktarılan epigenetik farklılıkların da varyasyonlar için önemli bir kaynak olduğu görüşünü destekleyen yeni kanıtların bazılarını sıraladık. Epigenetik varyasyonlar körlemesine ya da hedefli olabilir; yerel koşullar bunları tetikleyebilir, bunlara tepki verilmesini mümkün kılar; fenotipte büyük etkileri olur, genomun büyük bölgelerini etkilerler. Epigenetik varyasyon üretimi, uyarlanımsal, gelişimsel bir sistemin faaliyetinin ayrılmaz parçasıdır. Dahası, tüm etkileşimlerden ötürü, DNA varyasyonlarını ve epigenetik varyasyonlarını, tek bir genetik-

epigenetik gelişim sisteminin ürünü saymak savunulabilir.[135] ENCODE projesi, işlevsel gen ağlarına katılabilecek yüzbinlerce DNA unsuru tespit etmiştir: gündelik gen faaliyetini etkileyen, proteinlerin DNA üzerinde bağlanabileceği yerler; siRNA'ları, miRNA'ları ve proteine çevrilmeyen başka RNA'ları şifreleyen diziler; metillendiğinde genleri susturan bölgeler, vesaire var. DNA'nın yüzde üçünden azı, tespit edilmiş 20.687 adet protein-şifreleyen genin dizisidir. Öteki DNA unsurlarının ne yaptığını anlamak önemli bir iş, fakat son derece karmaşık etkileşim ağlarından bazıları göz önüne seriliyor. Karmaşıklık düşünülürse, herhangi bir tekil DNA unsurunun, insanın hayatta kalışına olumlu ya da olumsuz etki etmesinin, o unsurun içkin bir niteliği olması muhtemel değildir; bu unsurun parçası olduğu genetik-epigenetik ağın devingen yapısı tarafından belirlenir.

Dolayısıyla varyasyonun doğası ve kökeni hakkında görüşler hem epigenetik cephesinde hem genetik cephesinde değişiyor. Çok daha fazla sistem yönelimli hale geliyorlar. Davranışlara ve kültüre gelince, varyantların, pek çok etkenin katkıda bulunduğu bir gelişim sisteminin ürünleri olduğuna ve nadiren "rasgele" üretildiklerine hiç kuşku olmamıştır.

Evrim kuramının genişletilmesi gereken ikinci yönü aktarımdır. Dikey olmayan bilgi naklinin davranış ve kültür boyutlarıyla sınırlı olmadığı günümüzde anlaşıldı. Yatay gen nakilleri ve farklı taksonlar arasında melez oluşumu ve ortakyaşam marifetiyle çeşitli genom kaynaşması ve gen paylaşımı tipleri, bir zamanlar düşünüldüğünden daha yaygın. Genetik bilgi edinmenin ya da takas etmenin bu ilave usullerinin, ilgili genomlarda muazzam akisleri olabilir, gen faaliyetinin ve transpozon hareketlerinin yeni şablonlarıyla sonuçlanan epigenetik değişiklikler doğurabilir. Bilgi aktarımının ilave tiplerini anlamak, evrim süreçlerine bakışımızı değiştirmek zorunda.

Son olarak, seçilim kavramımızı zenginleştirmemiz gerekiyor. Seçilim sadece üreyen bireyler ve beden içinde üreyen hücreler arasında meydana gelmez. Evrimde önemli kimi seçilim süreçleri, ilgili öğelerin üremesine, çoğalmasına bel bağlamaz. Bunları, üremeye ve çoğalmaya bağlı doğal seçilimden ayırt etmek için *seçici sabitleme*

[135] Genetik ve epigenetik sistemleri tek sistem olarak ele almak, McClintock'un (1984), genomu, zorluklara tepki veren bir sistem sayan görüşünde saklıdır. Daha yakın tarihte, biyoloji felsefecisi Ehud Lamm (2011), DNA'nın ve genomda DNA dışı bileşenlerin, devingen ve tepkisel bir gelişim sistemi olarak görülmesini, araştırılmasını savunmuştur.

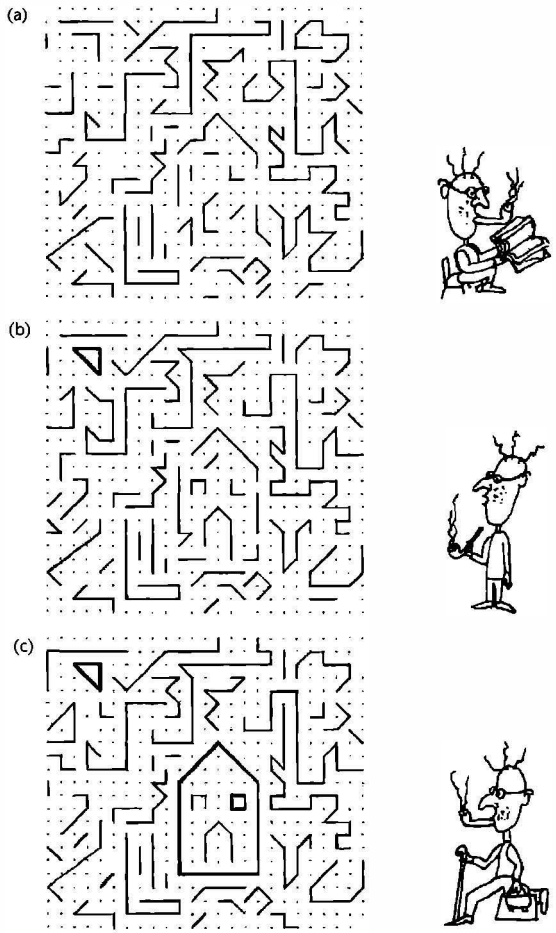
süreçleri adını veriyoruz. Aklımızdaki süreçler, esnekliğin altyapısını oluşturan ve gelişim sırasında fenotipte ayarlamalar yapmayı mümkün kılan, evrimleşmiş uyarlanımsal sistemlerin parçasıdır. İki bacaklı keçiyi düşün. Bu keçi, arka bacakları üzerinde yürümeyi öğrenerek yeni bir devinim kipi geliştirdi. Bu şekilde yürüme girişimleri muhtemelen anında başarılı olmamıştır; keçilere uymayan bu tarzla yürümeden önce olasılıkla pek çok kez denedi, yanıldı, çabalarını tekrarladı, içsel ayarlamalar yaptı. Bu işin başarılması, fizyolojik-davranışsal uyumun aşırı uç bir örneğidir ve bize, yenilik yaratma hakkında bir şeyler anlatıyor. Organizmalar, geçmişteki doğal seçilim aracılığıyla uyarlanmadıkları zorluklarla ilk kez karşılaştığında yeni fenotip varyantları doğar. Bu tür koşullarla, rasgele ya da yarı rasgele arayış süreçleriyle başa çıkarlar; sorunu çözen bir çözüm bulunana dek pek çok olasılık elden geçirilir. Seçilen çözüm ise sabit hale getirilir.

Durumlardan birinin seçilerek sabit hale gelmesinin ardından farklı durumların incelenmesini içeren bu öz-örgütleniş süreci tipi, pek çok biyoloji sisteminin parçasıdır. Örneğin buna embriyo gelişiminde rastlanır. Bir dokuyu sinir hücreleriyle donatma potansiyelini taşıyan pek çok sinir hücresi üretilir, fakat lifleri, uygun bir hücre bulamazsa, bunlar ölür; keza, sinir hücresi pek çok sinaps oluşturur (sinapslar aracılığıyla başka hücrelere sinyal aktarılır), ama yalnızca kullanılan sinapslar hayatta kalır. Daha üst seviyede, deneme yanılma yoluyla öğrenme, arama-sabitleme sürecinin bariz bir örneğidir ve arama-sabitleme, daha önce betimlemiş olduğumuz insan kültürel arazisi modelinin zeminidir. Seçici sabitlenmeyi müteakip gelişim esnasında arama süreci, hücre içi seviyeden tut da çokhücreli organizmaların ontogenezi sırasında hücreler arasındaki seçilime, çeşitli fizyolojik (örneğin sinirsel) ve davranışsal sabitleme süreçlerine varana kadar genelin benimsediği bir stratejiymiş gibi görünüyor. Hem gelişim hem filogenez seviyesinde, bilinmeyen durumlarla uyarlanımsal olarak başa çıkmanın tek stratejisi budur. Bu ilkeyi Şekil 11.8'de resmettik.

Şimdi beliren soru şu: Acaba böyle bir açık uçlu esnek stratejinin etkileri ve sonuçları kalıtımla aktarılır mı? Kromatin işaretlerinin kalıtımını anlatırken, işi sadeleştirmek için, epigenetik işaretin, özellikle o mevkiyi etkileyen evrimsel girdilere cevaben belirli bir kromatin bölgesinde tetiklendiğini varsaymıştık. Gelişim sistemini görmezden geldik, bunun yalnızca etkileşim ağının sonuçlarına odaklandık. Çevresel değişimin, bol bol epigenetik değişkenlik üret-

mesi daha olası bir senaryodur; bu değişkenlik geçicidir, dalgalanır, ta ki nihayetinde sabit bir gelişim haline ulaşılana dek. Başka bir deyişle, bir epigenetik arayış ve seçici sabitleme süreci mevcut, özellikle koşullar yeniyse ve belli bir güçlükle başa çıkabilecek özgül bir düzenleyici sistem lehine asla seçilim gerçekleşmemişse. Sabit bir hale ulaşılana kadar nesiller boyunca arayış sürebilir. Daha önce bahsetmiş olduğumuz epigenetik telafinin ve bitki melezleşmesinden sonra meydana geliyormuş gibi görünen tesadüfî değişikliklerin en iyi yorumu bu olabilir. Bununla birlikte, bu vakalarda, gerçekte gördüğümüz şeyin, önceden mevcut olan bir "programı" tetiklemenin sonucu olmaktan ziyade açık uçlu arama ve seçici sabitleme süreçlerinin sonucu olduğundan emin olamayız. Ne iyi ki kalıtsal fenotip uyumu artık laboratuvarlarda araştırılıyor ve elde edilen sonuçlar, ilgili süreçlere ışık tutuyor.

Erez Braun ve çalışma arkadaşları, maya hücrelerini, evrimsel geçmişlerinde yüz yüze gelmiş olamayacakları ağır baskıya maruz bırakarak *Saccharomyces cerevisiae* mayasında fenotip uyumunu incelediler. Mayada önemli bir hücresel düzenleyici ağı değiştiren genetik mühendislik hünerleriyle bu çalışmayı yaptılar. İnşa ettikleri soyda, histidin üretmek için gerekli bir enzimi şifreleyen elzem gen *HIS3*, normalde bunu denetim altına alan DNA dizilerinden uzaklaştırılmıştır. Bunun yerine, *GAL1*'in düzenleyici dizilerinin denetimi altına sokuldu. Bu gen, galaktozdan faydalanan sisteme mensuptur. *GAL1* geni, galaktozu, metabolizma açısından daha faydalı olan glukoza çevirmede gereklidir, fakat hücrelerin çoğaldığı ortamda bol miktarda glukoz varsa, bu genin faaliyeti durdurulur. Bu durumda, müdahale edilmiş bu soyda, şimdi aynı kontrol dizisini paylaşan *HIS3* geni de kapatılır ve hücre histidin üretemez. Dolayısıyla ortamda glukoz varsa ve histidin yoksa, hücrelerin başının belada olduğunu düşünebilirsin. Maya hücrelerinin evrimsel geçmişinde, onları böyle sıradışı duruma hazırlayan bir şey olmamıştır. Bu durumla başa çıkabilecek evrimleşmiş bir gelişimsel "program" ya da "prosedür" yoktur. Hücrenin yapabileceği tek şey, hakikaten yeni durumla başa çıkmaya elverişli yegane stratejiyi kullanmaktır: Tüm kaynaklardan yararlanıp olasılıkları araştırmak, ta ki büyümeyi ve üremeyi mümkün kılan biri bulunana dek. Araştırmacılar, hücrelerin gerçekten de bu tür bir stratejiden faydalandığını buldu. 6 ila 20 günlük kuluçka döneminin ardından, histidinsiz glukozla beslenen hücrelerin yaklaşık yüzde ellisi çoğalmaya başladı. Hayatta kalan bu hücrelerin tahlili, *GAL1* kontrol dizisinin düzen-



Şekil 11.8
Varsayımsal arama ve seçici sabitleme süreci. Bu sistemin kuralları aşağıdaki gibidir. (a) Noktalar arasında çizgiler sürekli oluşur, gözden yiter ya da uzanıp komşu noktalara katılır (arama); (b) çizgi ne ölçüde uzunsa, o kadar az değişir, fakat sabitlik ancak, kapalı bir şekil (üçgen) oluştuğunda elde edilir; (c) işlevsel bir kapalı şeklin (ev) sabitliği artmıştır ve ilintili yapıların kapalı hale gelme şansını yükseltir.

leyiciliğinin değiştiğini ve değişen bu düzenleyiciliğin, yüzlerce nesil boyunca kalıtımla aktarıldığını ortaya çıkardı. Farklı hücreler, farklı uyarlanımsal çözümler bulmuş, düzenleyici sistemleri farklı usullerle donatmışlar. Bu uyarlanımsal çözümlerin bazıları, genetik mutasyonlarla ilişkiliydi ve bazıları sadece epigenetik değişiklikler içeriyormuş gibi görünüyordu, fakat tüm vakalarda, gen anlatımın-

da birden fazla ayarlama gerekiyordu.[136]

Bu, önemli bir sonuç. Hücreler yeni bir güçlükle karşılaştığında yeni hücre içi ağlar yaratıldığını ve hayatta kalmayı ve büyümeyi mümkün kılan ağların bir şekilde sabitlenip kalıtımla aktarıldığını gösteriyor. Fakat bu şekilde beliren durumlar, üreme hücreleri ayrı olan çokhücreli organizmalarda üretilip kalıtımla aktarılabilir mi? Beden hücrelerinin karşılaştığı zorluk, gametler aracılığıyla sonraki nesillere aktarılan usullerle aşılabilir mi? İnanılmaz ama bunlar oluyormuş gibi görünüyor. Soen, Braun ve çalışma arkadaşlarının yarattığı meyve sineği soylarında, tıpkı maya deneylerindeki gibi, sinekler, hayatta kalabilmek için gelişimlerini ve gen faaliyetlerinin düzenlenmesini baştan örgütlemek zorundaydı. Bilimciler, bir ilaca direnç genini, dokuya özgü çeşitli genlerin kontrol dizilerine bağlamıştır, böylece ilaca direnç geni bazı dokularda etkinken, bazılarında değildir. Derken, sinek larvalarını, ilacın zehirli dozlarını barındıran gıdayla beslediler. Larvalar buna ancak, direnç geni sindirim sisteminde etkinse dayanabilirdi. Tıpkı mayadaki gibi, gelişimde bir gecikmenin ardından, kontrol dizilerinin faaliyetinin genişlemiş olduğunu buldular. Direnç geni sindirim sisteminde ve başka yerlerde ifade ediliyordu, böylece larvaların, normalde ölümcül olan koşullara dayanmasını mümkün kılmıştı. Yine tıpkı mayadaki gibi, uyum gösteren fenotip, bazı vakalarda 24 nesile varacak kadar kalıtımla aktarılıyordu.[137] Bu, iki bacaklı keçinin, gelişimde edindiği karakteri döllerine aktarmasına benziyor!

Bu deneyler pek çok soru doğurdu. Arama sırasında hangi moleküler mekanizmaların devreye girdiğini bilmiyoruz, sabitleyici sinyalin ne olduğunu bilmiyoruz, meyve sineği vakasında üreme hücreleri dokusunun, sabitleyici sinyali nasıl tanıyıp tepki verdiğini, bunun sonucunda sabitlenmiş halin kalıtımla nasıl aktarıldığını da bilmiyoruz. Fakat tüm bu soruları ele almamız gerektiğini biliyoruz ve bu kesinlikle büyük bir ilerlemedir! Bu deneyler, esnekliğin altyapsını oluşturan gelişim sistemlerini anlama ihtiyacını yeniden vurguluyor, evrimsel uyarlanım hakkında basit gen seçilimi bağlamında kafa yormanın geçmişte kaldığı görüşünü perçinliyor.

Görüşlerimize yöneltilmiş eleştirilerden bahsetmeden önce, ısısızlığın ortasında haykıran yalnız sesler olmadığımızı bir kez daha

[136] Stern ve diğ. (2007). Daha yakın tarihli çalışmaların incelemesi ve özeti için bkz. Stolovicki ve Braun (2011).

[137] Stern ve diğ. (2012).

belirtelim. Evrim biyologları içinde git gide büyüyen bir azınlık var. Bu kitapta pek çoğunun ismini andık. Onlar, evrim kuramının yeniden sentezlenip kapsamının genişletilmesi gerektiğini ileri sürüyor.[138] Evrimsel-gelişimsel (evişim) bir çerçeveye, ayrıca ekoloji ve tıp araştırmalarına daha gelişim yönelimli bir kalıtım görüşü dahil ediliyor.[139] Bununla birlikte, pek çok biyolog ve kimi biyoloji felsefecileri, yirminci yüzyılın ortasından kalma evrim kuramını değiştirmeyi gerektiren bir durum olmadığını, epigenetik kalıtım ile gelişimsel evrim yaklaşımını, popülasyon genetiği modellerinin pekâlâ kapsadığını düşünüyor hâlâ. Savları yalın. Epigenetik varyasyonlar nesiller boyunca sabit kalamıyorsa, ana baba etkisinin uzantısı olarak gelişimin parçası sayılmalılar; sabitlerse, o zaman tıpkı mutasyon gibidirler, dolayısıyla evrim dinamikleri hakkındaki düşünme usulümüzü değiştirmek gerekmez.[140] Yani tura gelirse ben kazanırım, yazı gelirse sen kaybedersin. Gelişimsel varyasyonların kalıtımının (yumuşak kalıtım), kuramsal modellerin açıkça gösterdiği üzere mikroevrimin doğrultusunu ve hızını değiştirdiğinin; makroevrimsel değişikliklerin güçlü bir epigenetik bileşeni olduğunun; yeniliklerin ortaya çıkışıyla ilgili fikirlerin değişmekte olduğunun; bireylik kavramına meydan okunduğunun; filogenezin sadece soyların ayrılmasını değil birleşmesini de içerdiğinin bilincinde olmak; tam da bu içgörüler umarsızca görmezden gelindi ya da temel nitelik kefesine konmadı. O halde temel nitelik ne? Neyi önemli kuramsal değişiklik sayacağız? Değişim yoluyla türeyişin yol açtığı evrim olgusuna kimse karşı çıkmıyor, seçilimin önemi de sorgulanıyor değil. Fakat kalıtsal varyasyonların kökenine dair gelişim temelli bir görüşün ve genişlemiş bir aktarım ve seçilim kavramının kimi sonuçları kesinlikle olacaktır. Bu uzun bölümün bütünü, genişletilmiş evrim görüşü lehine bir savdır.

Altmış yıl önce, yeni kurulmuş Modern Sentezin en görkemli günlerinde yirminci yüzyılın en büyük evrimci düşünürlerinden J. B. S. Haldane, evrimle ilgili bir konferansı aşağıdaki gibi özetliyordu:

> Pek çok araştırmacı, durdukları yerlerden el yordamıyla yeni bir sentez yontarken, günümüzde kabul edilmiş senteze pek de uymayan

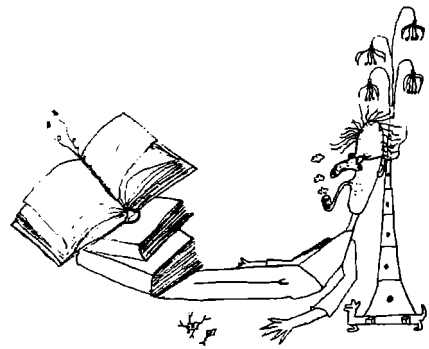
[138] Evrimci sentezin menzilinin uzatılmasını savunan bilimcilerin pek çoğunun makaleleri için bkz. Piliucci ve Müller (2010).

[139] Örneğin bkz. Gilbert ve Epel (2009).

[140] Bu tür bir akıl yürütmenin örneği için bkz. Dickins ve Rahman (2012) ve buna verilen yanıt için bkz. Mesoudi ve diğ. (2013).

> olgular üretiyorlar. Evrim kuramının güncel gelişim evresi, Huxley, Simpson, Dobzhansky, Mayr ve Stebbins'inkiler gibi kitaplarla tanımlanabilir. Deri değiştirmeye kesinlikle hazır değiliz, fakat yeni organlara dair emareler belki görünüyordur. (Haldane, 1953, s. xviii-xix)

Yeni organların daha da gelişmesi uzun sürdü ve ancak şimdi, elli yılı aşkın süre sonra, deri değişimi tamamlandı. Yeni gelişim evresi kesinlikle daha karmaşık bir evrim kuramı olacaktır, fakat daha ilginç, bütünleşik, faydalı olacakmış gibi görünüyor.



KAYNAKÇA

Ainouche, M. L., A. Baumel ve A. Salmon. 2004. "Spartina anglica C. E. Hubbard: A natural model system for analysing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes", *Biological Journal of the Linnean Society,* 82:475-484.

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.

Arai, J. A. ve L. A. Feig. 2011. "Long-lasting and transgenerational effects of an environmental enrichment on memory formation", *Brain Research Bulletin,* 85:30-35.

Arnos, K. S., K. O. Welch, M. Tekin, V. W. Norris, S. H. Blanton, A. Pandya ve W. E. Nance. 2008. "A comparative analysis of the genetic epidemiology of deafness in the United States in two sets of pedigrees collected more than a century apart", *American Journal of Human Genetics,* 83:200-207.

Aubret, F. ve R. Shine. 2009. "Genetic assimilation and the postcolonization erosion of phenotypic plasticity in island tiger snakes", *Current Biology,* 19:1932-1936.

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.

Badyaev, A. V. 2009. "Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: An empirical test of the Baldwin effect", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 364:1125-1141.

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.

Barbrook, A. C., C. J. Howe, N. Blake ve P. Robinson. 1998. "The phylogeny of The Canterbury Tales", *Nature,* 394:839.

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, P. 2012. "The impact of the organism on its descendants", *Genetics Research International,* 2012:640612.

Bateson, P. ve P. Gluckman. 2011. *Plasticity, Robustness, Development and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

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.

Becker, C., J. Hagmann, J. Müller, D. Koenig, O. Stegle, K. Borgwardt ve D. Weigel. 2011. "Spontaneous epigenetic variation in the Arabidopsis thaliana methylome", *Nature*, 480:245-249.

Beisson, J. 2008. "Preformed cell structure and cell heredity", *Prion*, 2:1-8.

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.

Berezikov, E. 2011. "Evolution of microRNA diversity and regulation in animals", *Nature Reviews. Genetics* 12:846-860.

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.

Boschetti, C., A. Carr, A. Crisp, I. Eyres, Y. Wang-Koh, E. Lubzens, T. G. Barraclough, G. Micklem ve A. Tunnacliffe. 2012. "Biochemical diversification through foreign gene expression in bdelloid rotifers", *PLoS Genetics* 8 (11): e1003035.

Bourc'his, D. ve O. Voinnet. 2010. "A small-RNA perspective on gametogenesis, fertilization, and early zygotic development", *Science* 330:617-622.

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.

Branco, M. R., G. Ficz ve W. Reik. 2012. "Uncovering the role of 5-hydroxymethylcytosine in the epigenome", *Nature Reviews Genetics*, 13:7-13.

Breed, M. D. ve J. Moore, editörler. 2010. *Encyclopedia of Animal Behavior*, Londra: Academic Press.

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.

Cain, J. 2009. "Rethinking the synthesis period in evolutionary studies", *Journal of the History of Biology*, 42:621-648.

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.

Carey, N. 2012. *The Epigenetics Revolution: How Modern Biology Is Rewriting Our Understanding of Genetics, Disease and Inheritance*, Londra: Icon Books.

Carroll, L. 1876. *The Hunting of the Snark*. Londra: Macmillan. Tekrar basımı: 1995 Penguin Press. Harmondsworth, Middlesex, İngiltere: Penguin Books.

Carthew, R. W. ve E. J. Sontheimer. 2009. "Origins and mechanisms of miRNAs and siRNAs", *Cell*, 136:642-655.

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 Köktürk, 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.

Cerutti, H. ve J. A. Casas-Mollano. 2006. "On the origin and functions of RNA mediated silencing: From protists to man", *Current Genetics*, 50:81-99.

Chakravarti, A. ve P. Little. 2003. "Nature, nurture and human disease", *Nature,* 421: 412-414.

Chandler, V. ve M. Alleman. 2008. "Paramutation: Epigenetic instructions passed across generations", *Genetics*, 178:1839-1844.

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.

Cheng, Y., D. Y. Kwon, A. L. Arai, D. Mucci ve J. A. Kassis. 2012. "P-element homing is facilitated by engrailed Polycomb-group response elements in Drosophila melanogaster", *PLoS ONE 7* (1): e30437.

Chernoff, Y. O. 2001. "Mutation processes at the protein level: Is Lamarck back?", *Mutation Research,* 488: 39-64.

Chernoff, Y. O., ed. 2007. *Protein-Based Inheritance*, Austin, TX: Landes Bioscience.

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.

Crews, D., A. C. Gore, T. S. Hsu, N. L. Dangleben, M. Spinetta, T. Schallert, M. D. Anway ve M. K. Skinner. 2007. "Transgenerational epigenetic imprints on mate preference" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 104:5942-5946.

Crews, D., R. Gillette, S. V. Scarpino, M. Manikkam, M. I. Savenkova ve M. K. Skinner. 2012. "Epigenetic transgenerational inheritance of altered stress responses", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 109:9143-9148.

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.

Currie, T. E. ve R. Mace. 2011. "Mode and tempo in the evolution of socio-political organization: Reconciling "Darwinian" and "Spencerian" evolutionary approaches in anthropology", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Series B, Biological Sciences 366:1108-1117.

Curtiss, S. 1977. *Genie: A Psycholinguistic Study of a Modern-day "Wild Child."* New York: Academic Press.

Csoka, A. B. ve M. Szyf. 2009. "Epigenetic side-effects of common pharmaceuticals: A potential new field in medicine and pharmacology", *Medical Hypotheses*, 73:770-780.

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'un 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]

Day, T. ve R. Bonduriansky. 2011. "A unified approach to the evolutionary consequences of genetic and nongenetic inheritance", *American Naturalist*, 178:E18-E36.

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, plastic-

ity and developmental stability", *Trends in Ecology and Evolution,* 16: 555-561.

Dehaene, S. 2009. *Reading in the Brain: The Science and Evolution of a Human Invention,* New York: Viking.

De la Casa-Esperón, 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 Vanssay, A., A.-L. Bougé, A. Boivin, C. Hermant, L. Teysset, V. Delmarre, C. Antoniewski ve S. Ronsseray. 2012. "Paramutation in Drosophila linked to emergence of a piRNA-producing locus", *Nature,* 490:112-115.

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.

Dickins, T. E. ve Q. Rahman. 2012. "The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution", *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 279:2913-2921.

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.

Dor, D. ve E. Jablonka. 2010. "Plasticity and canalization in the evolution of linguistic communication", *The Evolution of Human Language: Biolinguistic Perspectives* içinde, editörler, R. K. Larson, V. Déprez ve H. Yamakido, 135-147. Cambridge: Cambridge University Press.

Dover, G. 2000a. *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.

Dubnau, D. ve R. Losick. 2006. "Bistability in bacteria", *Molecular Microbiology* 61:564-572.

Dunbar, R. I. 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.

Dunn, M., S. J. Greenhill, S. C. Levinson ve R. D. Gray. 2011. "Evolved structure of language shows lineage-specific trends in word-order universals", *Nature,* 473: 79-82.

Dunning Hotopp, J. C., M. E. Clark, D. C. S. G. Oliveira, J. M. Foster, P. Fischer, M. C. Muñoz Torres, J. D. Giebel ve diğ. 2007. "Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes", *Science,* 317:1753-1756.

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.

Edgell, T. C., B. R. Lynch, G. C. Trussell ve A. R. Palmer. 2009. "Experimental evidence for the rapid evolution of behavioral canalization in natural populations", *American Naturalist*, 174:434-440.

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.

El-Sayed, A. M., M. R. Haloossim, S. Galea ve K. C. Koenen. 2012. "Epigenetic modifications associated with suicide and common mood and anxiety disorders: A systematic review of the literature", *Biology of Mood and Anxiety Disorders* 2:10.

ENCODE Project Consortium. 2012. "An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome", *Nature*, 489:57-74.

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.

Evans, N. ve S. C. Levinson. 2009. "The myth of language universals: Language diversity and its importance for cognitive science", *Behavioral and Brain Sciences*, 32:429-492.

Everett, D. L. 2005. "Cultural constraints on grammar and cognition in Pirahã: Another look at the design features of human language", *Current Anthropology*, 46:621-646.

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. ve A. A. Levy. 2011. "Instantaneous genetic and epigenetic alterations in the wheat genome caused by allopolyploidization", *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology* içinde, editörler. S. B. Gissis ve E. Jablonka, 261-270. Cambridge, MA: MIT Press.

Feldman, M. W. ve K. N. Laland. 1996. "Gene-culture coevolutionary theory", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 453-457.

Feng, S., S. E. Jacobsen ve W. Reik. 2010. "Epigenetic reprogramming in plant and animal development", *Science*, 330:622-627.

Ferguson-Smith, A. C. 2011. Genomic imprinting: The emergence of an epigenetic paradigm. Nature Reviews Genetics 12:565–575.

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", *Brit-*

ish Birds, 42: 347-357.

Fleck, L. 1979. *Genesis and Development of a Scientific Fact,* İngilizceye çevirenler: F. Bradley ve T. J. Trenn. Chicago: University of Chicago Press.

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.

Francis, R. C. 2011. *Epigenetics: The Ultimate Mystery of Inheritance,* New York: Norton.

Franklin, T. B., N. Linder, H. Russig, B. Thöny ve I. M. Mansuy. 2011. "Influence of early stress on social abilities and serotonergic functions across generations in mice", *PLoS ONE 6* (7): e21842.

Franklin, T. B., H. Russig, I. C. Weiss, J. Gräff, N. Linder, A. Michalon, S. Vizi ve I. M. Mansuy. 2010. "Epigenetic transmission of the impact of early stress across generations", *Biological Psychiatry,* 68:408-415.

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.

Gao, L., Y. Geng, B. Li, J. Chen ve J. Yang. 2010. "Genome-wide DNA methylation alterations of Alternanthera philoxeroides in natural and manipulated habitats: Implications for epigenetic regulation of rapid responses to environmental fluctuation and phenotypic variation", *Plant,*

Cell & Environment, 33:1820-1827.

Gardner, R. 2008. "The Price equation", *Current Biology* 18:R198-R202

Gayon, J. 1998. *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Geoghegan, J. L. ve H. G. Spencer. 2012. "Population-epigenetic models of selection", *Theoretical Population Biology,* 81:232-242.

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.

Gilbert, S. F. 2011. "Symbionts as an epigenetic source of heritable variation", *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology* içinde, editörler. S. B. Gissis ve E. Jablonka, 283-293. Cambridge, MA: MIT Press.

Gilbert, S. F. ve D. Epel. 2009. *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution.* Sunderland, MA: Sinauer.

Gilbert, S. F., J. Sapp ve A. I. Tauber. 2012. "A symbiotic view of life: We have never been individuals", *Quarterly Review of Biology,* 87:325-341.

Gillham, N. W. 2001. *A life of Sir Francis Galton: From African Exploration to the Birth of Eugenics.* New York: Oxford University Press.

Ginsburg, S. ve E. Jablonka. 2014. "Memory, imagination and the evolution of modern language", *Social Origins of Language* içinde, editörler. D. Dor, C. Knight ve J. Lewis. Oxford: Oxford University Press.

Ginsburg, S. ve E. Jablonka. 2009. "Epigenetic learning in non-neural organisms", *Journal of Biosciences,* 34:633-646.

Gissis, S. B. ve E. Jablonka, editörler. 2011. *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology,* Cambridge, MA: MIT Press.

Givón, T. 1995. *Functionalism and Grammar.* Philadelphia: John Benjamins.

Gladyshev, E. A. ve I. R. Arkhipova. 2010. "Genome structure of bdelloid rotifers: Shaped by asexuality or desiccation?", *Journal of Heredity* 101 (Suppl. 1):S85-S93.

Glen, C. D. ve Y. E. Dubrova. 2012. "Exposure to anticancer drugs can result in transgenerational genomic instability in mice", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109:2984-2988.

Gliboff, S. 2010. "Did Paul Kammerer discover epigenetic inheritance? No and why not", *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 314B:616–624.

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.

Gotzek, D. ve K. G. Ross. 2009. "Current status of a model system: The gene

Gp-9 and its association with social organization in fire ants", *PLoS ONE 4* (11): e7713.

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.

Gray, R. D., Q. D. Atkinson ve S. J. Greenhill. 2011. "Language evolution and human history: What a difference a date makes", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 366:1090-1100.

Greaves, I. K., M. Groszmann, E. S. Dennis ve W. J. Peacock. 2012. "Trans-chromosomal methylation", *Epigenetics*, 7:800-805.

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.

Guerrero-Bosagna, C. ve M. K. Skinner. 2012. "Environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance of phenotype and disease",

Molecular and Cellular Endocrinology, 354:3-8.
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.
Haig, D. 2004. "The (dual) origin of epigenetics", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 69:67-70.
Haldane, J. B. S. 1953. Foreword. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 7: ix-xix.
Haldane, J. B. S. 1954. "Introducing Douglas Spalding", *British Journal of Animal Behaviour,* 2: 1-11.
Halfmann, R., D. F. Jarosz, S. K. Jones, A. Chang, A. K. Lancaster ve S. Lindquist. 2012. "Prions are a common mechanism for phenotypic inheritance in wild yeasts", *Nature,* 482:363-368.
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.
Heijmans, B. T., E. W. Tobi, A. D. Stein, H. Putter, G. J. Blauw, E. S. Susser, P. E. Slagboom ve L. H. Lumey. 2008. "Persistent epigenetic differences associated with prenatal exposure to famine in humans", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 105:17046-17049.
Helanterä, H. ve T. Uller. 2010. The Price equation and extended inheritance. Philosophy and Theory in Biology 2:e101.
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" adap-

tive 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.

Herman, J. J. ve S. E. Sultan. 2011. "Adaptive transgenerational plasticity in plants: Case studies, mechanisms, and implications for natural populations", *Frontiers in Plant Science 2*, Article 102.

Herrera, C. M. ve P. Bazaga. 2010. "Epigenetic differentiation and relationship to adaptive genetic divergence in discrete populations of the violet Viola cazorlensis", *New Phytologist*, 187:867-876.

Herrera, C. M. ve P. Bazaga. 2011. "Untangling individual variation in natural populations: Ecological, genetic and epigenetic correlates of long-term inequality in herbivory", *Molecular Ecology* 20:1675-1688.

Herrera, C. M., M. I. Pozo ve P. Bazaga. 2012. "Jack of all nectars, master of most: DNA methylation and the epigenetic basis of niche width in a flower-living yeast", *Molecular Ecology* 21:2602-2616.

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.

Heyes, C. 2012. "Grist and mills: On the cultural origins of cultural learning", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Series B, Biological Sciences 367:2181–2191.

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.

Holloway, B. W. 1965. "Variations in restriction and modification of bacteriophage following increase of growth temperature of Pseudomonas aeruginosa", *Virology,* 25:634-642.

Hrdy, S. B. 2009. Mothers and Others: The Evolutionary Origins of Mutual Understanding. Cambridge, MA: Harvard University Press.

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.

Huxley, J. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*, Londra: Allen and Unwin.

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.

——. 2004a. "From replicators to heritably varying traits: The extended phenotype revisited", *Biology and Philosophy,* 19: 353-375.

——. 2004b. "Epigenetic epidemiology", *International Journal of Epidemiology,* 33: 929-35.

Jablonka, E. 2013a. "Epigenetic inheritance and plasticity: The responsive germline", *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 111:99-107.

Jablonka, E. 2013b. "Behavioral epigenetics in ecological context", *Behavioral Ecology* 24:325-326.

Jablonka, E., S. Ginsburg ve D. Dor. 2012. "The co-evolution of language and emotions", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 367:2152-2159.

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. ve M. J. Lamb. 1989. "The inheritance of acquired epigenetic variations", *Journal of Theoretical Biology,* 139: 69-83.

——. 1990. "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 M. J. Lamb. 2006. "The evolution of information in the major transitions", *Journal of Theoretical Biology,* 239:236-246.

Jablonka, E. ve M. J. Lamb. 2010. "Transgenerational epigenetic inheritance", *Evolution—The Extended Synthesis* içinde, editörler: M. Pigliucci ve G. B. Müller, 137-174. Cambridge, MA: MIT Press.

Jablonka, E. ve M. J. Lamb. 2011. "Changing thought styles: The concept of soft inheritance in the 20th century", *Vérité, Widerstand, Development: At Work with/Arbeiten mit/Travailler avec Ludwik Fleck* içinde, Collegium Helveticum. cilt 12, editörler. R. Egloff ve J. Fehr, 119-156. Zürich: Collegium Helveticum.

Jablonka, E., M. J. Lamb ve E. Avital. 1998. "'Lamarckian' mechanisms in darwinian evolution", *Trends in Ecology & Evolution,* 13:206-210.

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. ved G. Raz. 2009. "Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution", *Quarterly Review of Biology,* 84:131-176.

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.

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.

Jastaniah, W. 2011. "Epidemiology of sickle cell disease in Saudi Arabia", *Annals of Saudi Medicine,* 31:289-293.

Jenuwein, T. ve C. D. Allis. 2001. "Translating the histone code", *Science,* 293: 1074-1080.

Johannes, F., E. Porcher, F. K. Texeira, V. Saliba-Colombani, M. Simon, N. Agier, A. Bulski ve arkadaşları. 2009. "Assessing the impact of transgenerational epigenetic variation on complex traits", *PLoS Genetics,* 5 (6): e1000530.

Johannsen, W. 1911. "The genotype conception of heredity", *American Natu-*

ralist, 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.

Kendal, R. L., B. G. Galef ve C. P. van Schaik, editörler. 2010. "Capturing Social Learning in Natural Contexts: Methodological Insights and Implications for Culture", Special issue. *Learning & Behavior*, 38:187-336.

Kendal, J. R., J. J. Tehrani ve J. Odling-Smee, editörler. 2011. "Human Niche Construction. Special issue", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* Series B, Biological Sciences 366:784-934.

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.

Kohl, P., E. J. Crampin, T. A. Quinn ve D. Noble. 2010. "Systems biology: An approach", *Clinical Pharmacology and Therapeutics,* 88:25-33.

Koonin, E. V. ve Y. I. Wolf. 2009. "Is evolution Darwinian and/or Lamarckian?", *Biology Direct,* 4:42.

Krementsov, N. L. 1997. *Stalinist Science.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Kuhn, T. S. 1962. *The Structure of Scientific Revolutions,* Chicago: University of Chicago Press.

Kujjo, L. L., E. A. Chang, R. J. G. Pereira, S. Dhar, B. Marrero-Rosado, S. Sengupta, H. Wang, J. B. Cibelli ve G. I. Perez. 2011. "Chemotherapy-induced late transgenerational effects in mice", *PLoS ONE* 6 (3): e17877.

Kumar, M. S. ve K. C. Chen. 2012. "Evolution of animal Piwi-interacting RNAs and prokaryotic CRISPRs", *Briefings in Functional Genomics,* 11:277-288.

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.

Laland, K. N., J. Odling-Smee ve S. Myles. 2010. "How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together", *Nature Reviews Genetics*, 11:137-148.

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.

Lamm, E. 2011. "The metastable genome: A Lamarckian organ in a Darwinian world?", *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology*, editörler. S. B. Gissis ve E. Jablonka, 345-355. Cambridge, MA: MIT Press.

Laor, Y. 2013. "Cultural uniformity and religion", *Religion. Brain and Behavior*, 3:233-253.

Leadbeater, E. ve L. Chittka. 2007. "Social learning in insects: From miniature brains to consensus building", *Current Biology*, 17:R703-R713.

Lederberg, J. ve A. T. McCray. 2001. "'Ome sweet 'omics: A genealogical treasury of words", *Scientist (Philadelphia, Pa.)*, 15 (7): 8.

Ledón-Rettig, C. C., C. L. Richards ve L. B. Martin. 2013. "Epigenetics for behavioral ecologists", *Behavioral Ecology*, 24: 311-324.

Leitch, A. R. ve I. J. Leitch. 2008. !Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants", Science, 320:481-483.

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.

Levy, A. A. ve M. Feldman. 2004. "Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization", *Biological Journal of the Linnean Society*, Linnean Society of London 82:607-613.

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.

Li, J., S. Browning, S. P. Mahal, A. M. Oelschlegel ve C. Weissmann. 2010. "Darwinian evolution of prions in cell culture", *Science,* 327:869-872.

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.

Lira-Medeiros, C. F., C. Parisod, R. A. Fernandes, C. S. Mata, M. A. Cardoso ve P. C. G. Ferreira. 2010. "Epigenetic variation in mangrove plants occurring in contrasting natural environment", *PLoS ONE* 5 (4): e10326.

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.

Maher, B. 2008. "The case of the missing heritability", *Nature,* 456:18-21.

Mallet, J. 2007. "Hybrid speciation", *Nature,* 446:279-283.

Maniatis, T. ve B. Tasic. 2002. "Alternative pre-mRNA splicing and proteome expansion in metazoans", *Nature,* 418: 236-243.

Manikkam, M., C. Guerrero-Bosagna, R. Tracey, Md. M. Haque ve M. K. Skinner. 2012. "Transgenerational actions of environmental compounds on reproductive disease and identification of epigenetic biomarkers of ancestral exposures", *PLoS ONE* 7 (2): e31901.

Margueron, R. ve D. Reinberg. 2010. "Chromatin structure and the inherit-

ance of epigenetic information", *Nature Reviews Genetics*, 11:285-296.
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].
Margulis, L. ve R. Fester. 1991. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis*, Cambridge, MA: MIT Press.
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.
Mattick, J. S. 2010. "RNA as the substrate for epigenome-environment interactions", *BioEssays*, 32:548-552.
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.

Mesoudi, A. 2011. *Cultural Evolution: How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences,* Chicago: University of Chicago Press.

Mesoudi, A., S. Blanchet, A. Charmantier, E. Danchin, L. Fogarty, E. Jablonka, K. N. Laland, ve arkadaşları. 2013. "Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism? A corroboration of the extended evolutionary synthesis", *Biological Theory,* 7:189-195.

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]

Mithen, S. ve L. Parsons. 2008. "The brain as a cultural artefact", *Cambridge Archaeological Journal,* 18:415-422.

Molaro, A., E. Hodges, F. Fang, Q. Song, W. R. McCombie, G. J. Hannon ve A. D. Smith. 2011. "Sperm methylation profiles reveal features of epigenetic inheritance and evolution in primates", *Cell,* 146:1029-1041.

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 Uni-

versity 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.
Muller, C. A. ve M. A. Cant. 2010. "Imitation and traditions in wild banded mongooses", *Current Biology,* 20:1171-1175.
Müller, M. S., E. T. Porter, J. K. Grace, J. A. Awkerman, K. T. Birchler, A. R. Gunderson, E. G. Schneider, M. A. Westbrock ve D. J. Anderson, 2011. "Maltreated nestlings exhibit correlated maltreatment as adults: Evidence of a "cycle of violence" in Nazca boobies (Sula granti)", *Auk* 128:615-619.
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.
Nätt, D., C.-J. Rubin, D. Wright, M. Johnsson, J. Beltéky, L. Andersson ve P. Jensen. 2012. "Heritable genome-wide variation of gene expression and promoter methylation between wild and domesticated chickens", *BMC Genomics,* 13:59.
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.
Noble, D. 2006. *The Music of Life: Biology beyond Genes,* Oxford: Oxford University Press.
Novina, C. D. ve P. A. Sharp. 2004. "The RNAi revolution", *Nature,* 430: 161-164.
Nowacki, M. ve L. F. Landweber. 2009. "Epigenetic inheritance in ciliates",

Current Opinion in Microbiology, 12:638-643.

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.

O'Malley, M. A. ve E. V. Koonin. 2011. "How stands the Tree of Life a century and a half after The Origin?", *Biology Direct*, 6:32.

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. Homer, eds., *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny: An Evolutionary Synthesis in the Age of Genomics.* Boca Raton: CRC Press, s. 353-370.

Palmer, A. R. 2004. "Symmetry breaking and the evolution of development", *Science*, 306:828-833.

Palmer, A. R. 2009. "Animal asymmetry", *Current Biology*, 19:R473-R477.

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.

Paun, O., R. M. Bateman, M. F. Fay, M. Hedrén, L. Civeyrel ve M. W. Chase. 2010. "Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (Dactylorhiza: Orchidaceae)", *Molecular Biology and Evolution,* 27:2465-2473.

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.

Pembrey, M. E., L. O. Bygren, G. Kaati, S. Edvinsson, K. Northstone, M. Sjöström ve J. Golding, ve The ALSPAC Study Team. 2006. "Sex-specific, male-line transgenerational responses in humans", *European Journal of Human Genetics,* 14:159-166.

Pennisi, E. 2012. "ENCODE project writes eulogy for junk DNA", *Science,* 337:1159-1161.

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.

Petronis, A. ve I. I. Gottesman. 2000. "Psychiatric epigenetics: a new focus for the new century", *Molecular Psychiatry,* 5:342-346.

Pfeifer, E. J. 1965. "The genesis of American neo-Lamarckism", *Isis,* 56: 156-167.

Phillips, J. E. ve V. G. Corces. 2009. "CTCF: Master weaver of the genome", *Cell,* 137:1194-1211.

Piersma, T. ve J. A. van Gils. 2010. *The Flexible Phenotype: A Body-Centred Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour,* Oxford: Oxford University Press.

Pigliucci, M. ve G. B. Müller, editörler. 2010. *Evolution—The Extended Synthesis,* Cambridge, MA: MIT Press.

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", *Sci-*

ence, 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 American*, 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.

Rapp, R. A. ve J. F. Wendel. 2005. *Epigenetics and plant evolution*, New Phytologist 168:81–91.

Rasmann, S., M. De Vos, C. L. Casteel, D. Tian, R. Halitschke, J. Y. Sun, A. A. Agrawal, G. W. Felton ve G. Jander. 2012. "Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance", *Plant Physiology*, 158:854-863.

Rassoulzadegan, M. 2011. "An evolutionary role for RNA-mediated epigenetic variation?", *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology*, editörler. S. B. Gissis ve E. Jablonka, 227-235. Cambridge, MA: MIT Press.

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.

Reif, W.-E., T. Junker ve U. Hoßfeld. 2000. "The synthetic theory of evolution: General problems and the German contribution to the synthesis", *Theory in Biosciences,* 119:41-91.

Reinders, J., B. B. H. Wulff, M. Mirouze, A. Marí-Orodóñez, M. Dapp, W. Rozhon, E. Bucher, G. Theiler ve J. Paszkowski. 2009. "Compromised stability of DNA methylation and transposon immobilization in mosaic Arabidopsis epigenomes", *Genes & Development*, 23:939-950.

Remy, J.-J. 2010. "Stable inheritance of an acquired behavior in Caenorhabditis elegans", *Current Biology* 20:R877-R878.

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.

Rice, W. R., U. Friberg ve S. Gavrilets. 2012. "Homosexuality as a consequence of epigenetically canalized sexual development", *Quarterly Review of Biology*, 87:343-368.

Richerson, P. J. ve R. Boyd. 2005. *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*, Chicago: University of Chicago Press.

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.

Ryan, F. 2009. *Virolution*, Londra: Collins.

Saitou, M., S. Kagiwada ve K. Kurimoto. 2012. "Epigenetic reprogramming in mouse pre-implantation development and primordial germ cells", *Development*, 139:15-31.

Salmon, A., M. L. Ainouche ve J. F. Wendel. 2005. "Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in Spartina (Poaceae)", *Molecular Ecology*, 14:1163-1175.

Sano, H. 2010. "Inheritance of acquired traits in plants: Reinstatement of Lamarck", *Plant Signaling & Behavior*, 5:346–348.

Sanz, C. M., J. Call ve D. Morgan. 2009. "Design complexity in termite-fishing tools of chimpanzees (Pan troglodytes)", *Biology Letters*, 5:293-296.

Sanz, C., D. Morgan ve S. Gulick. 2004. "New insights into chimpanzees, tools, and termites from the Congo Basin", *American Naturalist* 164:567-581.

Sapp, J. 1987. *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*. New York: Oxford University Press.

Sapp, J. 1994. *Evolution by Association: A History of Symbiosis*, New York: Oxford University Press.

Sapp, J. 2009. *The New Foundations of Evolution: On the Tree of Life*, 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.

Schmitz, R. J. ve J. R. Ecker. 2012. "Epigenetic and epigenomic variation in Arabidopsis thaliana", *Trends in Plant Science*, 17:149-154.

Schmitz, R. J., M. D. Schultz, M. G. Lewsey, R. C. O'Malley, M. A. Urich, O. Libiger, N. J. Schork ve J. R. Ecker. 2011. "Transgenerational epigenetic instability is a source of novel methylation variants", *Science* 334:369-373.

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, J. 2008. *In Pursuit of the Gene: From Darwin to DNA,* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Schwartz, S. 2002. "Characters as units and the case of the presence and absence hypothesis", *Biology and Philosophy,* 17: 369-388.

Scoville, A. G., L. L. Barnett, S. Bodbyl-Roels, J. K. Kelly ve L. C. Hileman. 2011. "Differential regulation of a MYB transcription factor is correlated with transgenerational epigenetic inheritance of trichome density in Mimulus guttatus", *New Phytologist,* 191:251-263.

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.

Sen, G. L. ve H. M. Blau. 2006. "A brief history of RNAi: The silence of the genes", *FASEB Journal,* 20:1293-1299.

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.

Shabalina, S. A. ve E. V. Koonin. 2008. "Origins and evolution of eukaryotic RNA interference", *Trends in Ecology & Evolution,* 23:578-587.

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.

Shapiro, J. A. 2011. "Evolution: A View from the 21st Century", *Upper Saddle River,* NJ: FT Press Science.

Shea, N. 2012. "New thinking, innateness and inherited representation", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Series B, Biological Sciences 367:2234-2244.

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.

Sibi, M. 1986. "Non mendelian heredity: genetic analysis of variant plants re-

generated from in vitro culture: epigenetics and epigenic", *Somaclonal Variations and Crop Improvement*, editör. J. Semal, 53-83. Dordrecht: Martinus Nijhoff.

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.

Siegel, M. L. ve J. Masel. 2012. "Hsp90 depletion goes wild", *BMC Biology* 10:14.

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.

Smits, W. K., O. P. Kuipers ve J.-W. Veening. 2006. "Phenotypic variation in bacteria: The role of feedback regulation", *Nature Reviews Microbiology* 4:259-271.

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.

Soto, C. 2012. "Transmissible proteins: Expanding the prion heresy", *Cell*, 149:968–977.

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. 2012. *The Evolved Apprentice: How Evolution Made Humans Unique*, Cambridge, MA: MIT Press.

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.

Stern, S., T. Dror, E. Stolovicki, N. Brenner ve E. Braun. 2007. "Genome-wide transcriptional plasticity underlies cellular adaptation to novel challenge", *Molecular Systems Biology,* 3:106.

Stern, S., Y. Fridmann-Sirkis, E. Braun ve Y. Soen. 2012. Epigenetically heritable alteration of fly development in response to toxic challenge. Cell Reports 1:528–542.

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.

Stolovicki, E. ve E. Braun. 2011. "Collective dynamics of gene expression in cell populations", *PLoS ONE* 6 (6):e20530.

Stout, D. ve T. Chaminade. 2012. "Stone tools, language and the brain in human evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society of*

London. Series B, Biological Sciences 367:75-87.

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

Suter, C. M. ve D. I. K. Martin. 2010. "Paramutation: The tip of an epigenetic iceberg", *Trends in Genetics*, 26:9-14.

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.

Suzuki, G., N. Shimazu ve M. Tanaka. 2012. "A yeast prion, Mod5, promotes acquired drug resistance and cell survival under environmental stress", *Science*, 336:355-359.

Suzuki, Y. ve H. F. Nijhout. 2006. "Evolution of a polyphenism by genetic accommodation", *Science*, 311:650-652.

Svardal, H. 2010. "Can epigenetics solve the case of the midwife toad? A comment on Vargas", *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 314B:625–658.

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.

Takahashi, K. ve S. Yamanaka. 2006. "Induction of pluripotent stem cells from mouse embryonic and adult fibroblast cultures by defined factors", *Cell*, 126:663-676.

Tal, O., E. Kisdi ve E. Jablonka. 2010. "Epigenetic contribution to covariance between relatives", *Genetics*, 184:1037-1050.

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.

Tarver, J. E., P. C. J. Donoghue ve K. J. Peterson. 2012. "Do miRNAs have a deep evolutionary history?", *BioEssays*, 34:857-866.

Tavory, I., S. Ginsburg ve E. Jablonka. 2013. "The reproduction of the social: A developmental system approach", *Developing Scaffolds in Evolution, Culture, and Cognition*, editörler. L. Caporael, J. Griesemer ve W. Wimsatt, 307-325, Cambridge, MA: MIT Press.

Tavory, I., E. Jablonka ve S. Ginsburg. 2012. "Culture and epigenesis: A Waddingtonian view", *Oxford Handbook of Culture and Psychology*,

editör. J. Valsiner, 662-676. New York: Oxford University Press.

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.

Thayer, Z. M. ve C. W. Kuzawa. 2011. "Biological memories of past environments: Epigenetic pathways to health disparities", *Epigenetics* 6:798-803.

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.

Tomasello, M. 2008. *Origins of Human Communication,* Cambridge, MA: MIT Press.

Tomasello, M. 2011. "Human culture in evolutionary perspective", *Advances in Culture and Psychology* içinde, c. 1, editörler. M. J. Gelfand, C. Chiu ve Y. Hong, 5-51. New York: Oxford 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.

Trut, L., I. Oskina ve A. Kharlamova. 2009. "Animal evolution during domestication: The domesticated fox as a model", *BioEssays* 31:349-360.

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 der Oost, J., M. M. Jore, E. R. Westra, M. Lundgren ve S. J. J. Brouns. 2009. "CRISPR-based adaptive and heritable immunity in prokaryotes", *Trends in Biochemical Sciences* 34:401-407.

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.

Van Speybroeck, L., G. Van de Vijver ve D. De Waele, editörler. 2002. "From Epigenesis to Epigenetics: The Genome in Context", *Annals of the New York Academy of Sciences* 981.

Vargas, A. O. 2009. "Did Paul Kammerer discover epigenetic inheritance? A modern look at the controversial midwife toad experiments. Journal of Experimental Zoology", *Molecular and Developmental Evolution* 312B:667-678.

Vassoler, F. M., S. L. White, H. D. Schmidt, G. Sadri-Vakili ve R. C. Pierce. 2013. "Epigenetic inheritance of a cocaine-resistance phenotype", *Nature Neuroscience* 16:42-47.

Velkov, V. V. 2002. "New insights into the molecular mechanisms of evolution: Stress increases genetic diversity", *Molecular Biology,* 36: 209-215.

Verhoeven, K. J. F., J. J. Jansen, P. J. van Dijk ve A. Biere. 2010. "Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions", *New Phytologist* 185:1108-1118.

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.

Villarreal, L. P. 2005. *Viruses and the Evolution of Life.* Washington, DC: ASM Press.

Voinnet, O. 2002. "RNA silencing: Small RNAs as ubiquitous regulators of gene expression", *Current Opinion in Plant Biology,* 5: 444-451.

Vyssotski, D. L. 2011. "Transgenerational epigenetic compensation: Heritable compensation of disturbed functionality", *Evolocus* 1:1-6.

Vyssotski, D. L. 2012. "Transgenerational epigenetic compensation in evolution", *Evolocus* 1:7-12.

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 Öyküsü*, çev. Alev Serin, Tübitak 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.

Whiten, A., R. A. Hinde, C. B. Stringer ve K. N. Laland, editörler. 2011. "Culture Evolves". Özel sayı, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Series B, Biological Sciences 366:937-1187.

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 Avy/a mice", *FASEB Journal*, 12: 949-957.

Wolstenholme, J. T., M. Edwards, S. R. J. Shetty, J. D. Gatewood, J. A. Taylor, E. F. Rissman ve J. J. Connelly. 2012. "Gestational exposure to bisphenol A produces transgenerational changes in behaviors and gene expression", *Endocrinology* 153:3828-3838.

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 corre-

spondence", *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.

Youngson, N. A. ve E. Whitelaw. 2008. "Transgenerational epigenetic effects", *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 9:233-257.

Zhang, T.-Y. ve M. J. Meaney. 2010. Epigenetics and the environmental regulation of the genome and its function. Annual Review of Psychology 61:439–466.

Zhivotovsky, L. A. 2002. "A model of the early evolution of soma-to-germline feedback", *Journal of Theoretical Biology,* 216: 51-57.

Zilber-Rosenberg, I. ve E. Rosenberg. 2008. "Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: The hologenome theory of evolution", *FEMS Microbiology Reviews* 32:723-735.

Ziman, J., ed. 2000. *Technological Innovation as an Evolutionary Process.* Cambridge, İngiltere: Cambridge University Press.

Zordan, R. E., M. G. Miller, D. J. Galgoczy, B. B. Tuch ve A. D. Johnson. 2007. "Interlocking transcriptional feedback loops control white-opaque switching in Candida albicans" *PLoS Biology* 5 (10): e256.

Dizin

Aisner, Ran 209, 210
Antirrhinum (aslanağzı) 176
Aplysia (deniz sümüklüböceği) 158
Arabidopsis thaliana 321, 322, 323
Ascaris (kurtçuk) 93, 94, 111
Asimov, Isaac 104
ateş karıncaları (*Solenopsis invicta*) 232
Avital, Eytan xiii, 193, 347

Bacillus 172
Badyaev, Alexander 489
Baldwin etkisi 344, 345, 348, 368, 369
Baldwin, James Mark 343, 344, 345, 348, 349
Bateson, Patrick 228, 495, 508
Bateson, William 41, 42, 43, 62
Beisson, Janine 478
Belyaev, Dimitri 309, 310, 311, 326, 409, 410
Blackmore, Susan 252, 255
Bloom, Paul 372
Bowler, Peter 24, 38, 41, 437
Boyd, Robert 248
Brassica nigra (hardal) 128
Braun, Erez 539
Brink, Alexander 476
BSE (deli dana hastalığı) 154, 157, 158
Buss, David 261
Butler, Samuel 38, 39

Caenorhabtidis elegans (C. elegans) 166, 169, 180, 390, 405
Cairns, John 106, 107, 116
Caporale, Lynn 125, 131
Carroll, Lewis 448, 449
Cassirer, Ernst 235
Cavalier-Smith, Tom 154, 387
Cavalli-Sforza, Luca 248
Chomsky, Noam 263, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 362, 364, 371, 372, 373, 374, 398
CJD (Creutzfeldt-Jakob hastalığı) 155, 156, 157, 318, 427
Cnemidophorus uniparens (kamçı kuyruk kertenkele) 111
Coen, Enrico 177
Corces, Victor 473
Correns, Carl 43
Cosmides, Leda 261, 277
Crick, Francis 49, 50, 70, 71, 189, 190
Crouse, Helen 174
Crusoe, Robinson 237, 238, 239, 341, 342, 343
Cuvier, Georges 28

çekirdek tekeli 48

Daphnia (su piresi) 111
Darvincilik 16, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 36, 37, 38, 41, 42, 46, 53, 60, 61, 62, 63, 64, 114, 132, 148, 173, 195, 248, 252, 257, 273, 312, 327, 342, 343, 358, 360, 368, 417, 422, 423, 424, 437
Darwin, Charles 15, 16, 18, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 31, 32, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 60, 61, 62, 63, 176, 180, 215, 287, 288, 289, 369, 377, 405, 422, 437, 438
Dawkins, Richard 50, 53, 56, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 78, 95, 104, 132, 231, 249, 250, 252, 423, 437, 438, 440
Deacon, Terrence 235
de Vries, Hugo 41, 42, 43, 47, 62, 176, 177
Diamond, Jared 234, 284
disleksi 259
Dobzhansky, Theodosius 48, 273,

317
Donald, Merlin 269, 270, 521
Dor, Daniel xiii, 339, 363, 364, 368, 518
Dover, Gabby 391, 424
Drosophila (meyve sineği) 46, 94, 95, 102, 111, 133, 164, 244, 315, 319, 321, 322, 323, 328, 370, 390
Durham, William 349, 350, 351, 352
D vitamini 351

epigenetik yöneliş 457

Feldman, Marcus 248, 424, 426
fenotip uyumu 458
Fitch, Tecumseh 359, 371

Gadjusek, Carleton 155, 157
Gaia 434, 435
Galton, Francis 29, 39, 40, 41, 42, 62
gamet epigenetik kalıtımı 471
Gánti, Tibor 378
geldanamycin 319, 322
gemül 29, 30, 31, 37, 40
Gilbert, Gilbert 263
Ginsburg, Simona 503
Gluckman, Peter 508
Goethe, J. W. von 176
Gould, Stephen Jay 59, 60, 275, 424, 437, 438, 439
Gray, Russell 525
Griesemer, James xiii, 25, 441

Haemophilus influenzae 123, 124, 125
Haig, David 308, 332, 334, 335
Haldane, J. B. S. 542
Hamilton, William D. 55, 56, 58, 59
Hauser, M. D. 244, 359, 371
Hirschbein, Luisa 172
Holliday, Robin 144, 161, 163, 177, 296, 304, 427
Hrdy, Sarah 521
Hsp90 318, 319, 320, 321, 322, 323, 326, 327, 328, 406, 408, 409
Hull, David L. 57, 275, 422

Immelmann, Klaus 226

İnsan Genomu Projesi 69, 285, 435

Jablonka, Eva 150, 193, 258, 339, 347, 364, 368, 374, 424, 427, 441, 503
Johannsen, Wilhelm 46, 47, 58, 67

Kammerer, Paul 40
Kanzi (maymun) 398, 400, 411, 412, 413
kara kurbağaları 40, 321
Kauffman, Stuart 385
Keller, Evelyn Fox xiii, 92
Kisdi, Eva 424
Kohl, Peter 455, 456
Koşima adası 219, 220, 224, 266
Krüppel (kötürüm) geni 322, 323
kuru hastalığı 155, 156, 318, 324, 427

Lamarck 27, 28, 29, 31, 38
Lamarckçılık 38, 39, 40, 41, 42, 134, 312, 343, 423
Lenneberg, Eric 263
Lewontin, Richard 25, 100, 436, 439, 443
Linaria vulgaris 176, 177, 185, 186, 420
Lindegren, Carl 65, 66
Lindquist, Susan 318, 319, 320,

321, 322, 323, 324, 326, 386
Linnaeus, Carl 176, 177
Lisenko, T. D. 65, 67, 309
Liu, J.-J. 386
Lodish, Harvey F. 82
Lorenz, Konrad 205
Lovelock, James 434
Lu Şun 450
Lyon, Mary 307

Margulis, Lynn 432
Maynard Smith, John 25, 26, 52, 53, 54, 62, 76, 134, 152, 403, 404, 413, 438
Mayr, Ernst 134, 276
McClintock, Barbara 117, 122, 297, 298, 311
Meaney, Michael 508
Medawar, Peter 275
membranome 154
Midgley, Mary 265
Miller, Geoffrey 262
Mithen, Steven 518
mitoz bölünme 33
Morgan, Conway Lloyd 343, 344, 345
Morgan, Thomas Hunt 46, 48, 62, 67
Moxon, Richard 123, 125
Mutasyonculuk 42, 43, 45, 47

Neurospora (ekmek küfü) 66, 72

Ohno, Susumu 307
Osborn, Henry Fairfield 343, 344
Oyama, Susan 76, 438

Palmer, C. T. 447
Palmer, Richard 493
Pangenesis hipotezi 29, 31, 32, 39, 40
Parsons, Lawrence 518
Paskalya adası 433
Pasteur, Louis 32
Paun, Ovidiu 500
Payne, Robert 227
petunyalar 166
Philips, Jennifer 473
Pinker, Steven 355, 372
Podospora 158
Prusiner, Stanley 156
Pugh, John 144, 161

Queitsch, Christine xiii, 321, 322

Radman, Miroslav 379
Rechav, Geva 258
Richerson, Peter 248
Riggs, Arthur 144, 161
Ruden, Douglas M. 322, 323, 326
Rutherford, Suzanne L. 318, 319, 320, 321

Sangster, Todd A. 321
Savage-Rumbaugh, E. Sue 397, 411
Schmalhausen, Ivan Ivanovich 317, 326, 442
Sciara sineği 174
scrapie hastalığı 154, 156, 190
Shapiro, James A. 96, 104, 117, 460, 536
Shaw, George Bernard 39
Smith, John Maynard 462
Solenopsis invicta (Ateş karıncaları) 232
Sonneborn, Tracy 153
Spalding, Douglas 206, 236, 341, 342, 343
Spencer, Herbert 39, 275, 437
Sperber, Dan 249
Steele, Ted 189
Sterelny, Kim 59, 263, 440
su pireleri (*Daphnia*) 111
Szathmáry, Eörs 62, 152, 403, 404, 413

Tay-Sachs hastalığı 80, 353
Templeton, Alan xiii, 84
Terkel, Yosi 209, 210
Thalidomide ilacı 427, 428
Thornhill, R. 447
tohum seçilimi 36
Tooby, John 261, 277
True, H. L. 324
Tschermak, Erich von 43
Türlerin Kökeni 23, 25, 27, 29, 39, 60, 287, 289
tütün bitkisi 167

Variation of Animals and Plants under Domestication 29
Virchow, Rudolph 32
Vyssotski, Dimitri 502

Waddington, Conrad 87, 88, 89, 104, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 321, 326, 327, 328, 344, 345, 364, 442, 530
Watson, J. D. 49, 70, 71
Weatherall, David 100
Weismann, August 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 42, 43, 51, 54, 58, 62, 93, 94, 276, 422
West-Eberhard, M. J. 86, 318, 336, 354, 370, 443, 458
Whitelaw, Emma 178, 471
Wright, Barbara E. 126, 127, 380
Wright, Sewall 52, 62, 150

yamyamlık 156
yaşlanma 163
Yeni Darwincilik 15, 32, 38, 47, 49, 51, 57, 58, 61, 107, 116, 267, 268, 273, 275, 341, 344, 369, 422
Yeni Lamarckçılık 38, 41

Zuckerman, Sör Solly 293

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.

ISBN 978-605-4238-37-8

9 786054 238378

Boğaziçi Üniversitesi Yayınevi