

Keyifli Okumalar Dileriz

Binlerce kategoride milyonlarca PDF e-kitap, ders kitapları, dergiler ve romanlara platformumuz üzerinden ücretsiz ulaşabilirsiniz.

RESMİ WEB SİTEMİZ

<https://rantey.org>

Yedek ve Duyuru Kanallarımız

Sitemize erişim engeli gelmesi veya adres değişikliği durumunda aşağıdaki kanallardan güncel giriş adresine erişebilirsiniz:

- Telegram: <https://t.me/birkitapbir>
- WhatsApp Kanalımız : <https://whatsapp.com/channel/0029VbDHv8uE50Us4lvMoc0Y>

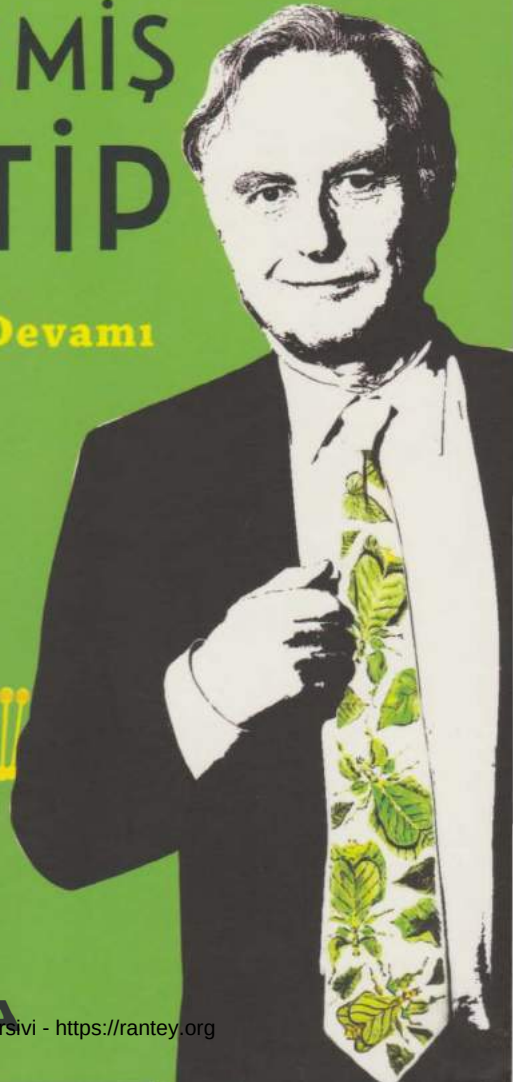
RICHARD DAWKINS

GENİŞLEMİŞ FENOTİP

Gen Bencildir'in Devamı

*Genin Uzun
Menzili*

DANIEL
DENNETT'in
SONSÖZÜYLE



ALFA

GENİŞLEMİŞ FENOTİP

RICHARD DAWKINS

Oxford Üniversitesi bünyesindeki Bilimin Kamu Tarafından Anlaşılması İçin Charles Simonyi Kürsüsünün ilk sahibidir. Ailesi İngiliz olan Dawkins Nairobi'de doğmuş, Oxford'da eğitim almış ve doktorasını Nobel Ödüllü davranış bilimci Niko Tinbergen'in danışmanlığında yapmıştır. 1967'den 1969'a kadar Berkeley'deki California Üniversitesinde yardımcı doçentlik yapmış, daha sonra Oxford Üniversitesine öğretim üyesi, ardından yine aynı üniversiteye doçent olarak dönmüş ve 1995'teki mevcut kadrosunu almadan önce New College üyesi olmuştur. Richard Dawkins'in çok satan kitapları, bilim kitabı yayıncılığının genel bir kitleye yönelik olarak canlanmasında önemli bir rol oynamıştır. *Gen Bencildir'i* (1976; ikinci baskı 1989), *Kör Saatçi* (1986), *Cennetten Akan Irmak* (1995), *Olasıksız Dağına Tırmanmak* (1996), *Gökkuşağını Çözmek* (1998) izlemiştir. 1991 yılında Royal Institution Christmas Lectures [Kraliyet Enstitüsü Noel Dersleri] vermek üzere seçilmiştir. 1987 Royal Society of Literature Award [Kraliyet Edebiyat Topluluğu Ödülü], 1990 Michael Faraday Award of the Royal Society [Kraliyet Cemiyeti Michael Faraday Ödülü], 1994 Nakayama Prize for Human Science [İnsan Bilimi İçin Nakayama Ödülü] ve 1997 International Cosmos Prize [Uluslararası Kozmos Ödülü] olmak üzere pek çok edebiyat ve bilim ödülü kazanmıştır.

ÇAĞATAY TARHAN

1977 doğumlu olan Çağatay Tarhan, Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümünden mezun olmuştur. İstanbul Üniversitesi Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümünde yüksek lisans ve doktorasını tamamlamıştır ve halen aynı bölümde çalışmalarını sürdürmektedir. Bugüne dek kendi alanıyla ilgili çeşitli akademik eserlerin Türkçeleştirilmesine katkı sağlamıştır. Alfa Bilim Dizisinden çıkan *Hayvanlar Ne İster?* (Marian S. Dawkins), *Üçüncü Şempanze* (Jared Diamond) ve *Özgürlüğün Evrimi* (Daniel Dennett) kitabının çevirmenidir.

Genişlemiş Fenotip

© 2015, ALFA Basım Yayım Dağıtım San. ve Tic. Ltd. Şti.

The Extended Phenotype

© 1982, 1999, Richard Dawkins

Sonsöz © 1999, Daniel Dennett

Kitabın Türkçe yayın hakları Alfa Basım Yayım Dağıtım Ltd. Şti.'ne aittir. Tanıtım amacıyla, kaynak göstermek şartıyla yapılacak kısa alıntılar dışında, yayıncının yazılı izni olmaksızın hiçbir elektronik veya mekanik araçla çoğaltılamaz. Eser sahiplerinin manevi ve mali hakları saklıdır.

Yayıncı ve Genel Yayın Yönetmeni M. Faruk Bayrak

Genel Müdür Vedat Bayrak

Yayın Yönetmeni Mustafa Küpüşoğlu

Dizi Editörü Kerem Cankocak

Çeviri Çağatay Tarhan

Redaksiyon Mehmet Ata Arslan

Kapak Tasarımı Füsun Turcan Elmasoğlu

Sayfa Tasarımı Müriüvet Durna

ISBN 978-605-171-714-2

1. Basım: Mayıs 2018

Baskı ve Cilt

Melisa Matbaacılık

Çiftelavuzlar Yolu Acar Sanayi Sitesi No: 8 Bayrampaşa-İstanbul

Tel: 0(212) 674 97 23 Faks: 0(212) 674 97 29

Sertifika no: 12088

Alfa Basım Yayım Dağıtım San. ve Tic. Ltd. Şti.

Alemdar Mahallesi Ticarethane Sokak No: 15 34110 Çağaloğlu-İstanbul

Tel: 0(212) 511 53 03 Faks: 0(212) 519 33 00

www.alfakitap.com - info@alfakitap.com

Sertifika no: 10905

Ücretsiz PDF Kitap Arsivi - <https://rantey.org>

RICHARD DAWKINS

GENİŞLEMİŞ FENOTİP

Gen Bencildir'in Devamı

*Genin Uzun
Menzili*

DANIEL
DENNETT'in
SONSÖZÜYLE

Çeviri
Çağatay Tarhan

ALFA BİLİM

Ücretsiz PDF Kitap Arsivi - <https://rantey.org>

İÇİNDEKİLER

Giriş, 7

Oxford Ciltsiz Baskı İçin Not, 12

1	NECKER KÜPÜ VE BUFALOLAR	13
2	GENETİK BELİRLENİMCİLİK VE GEN SEÇİLİMCİLİĞİ	25
3	MÜKEMMELLİK ÜZERİNDEKİ KISITLAR	55
4	SİLAHLANMA YARIŞLARI VE YÖNLENDİRME	91
5	AKTİF SOY-HATTI EŞLEYİCİSİ	129
6	ORGANİZMALAR, GRUPLAR VE MEMLER: EŞLEYİCİLER Mİ YOKSA ARAÇLAR MI?	151
7	BENCİL YABANARISI MI YOKSA BENCİL STRATEJİ Mİ?	180
8	KANUN KAÇAKLARI VE DEĞİŞTİRİCİLER	201
9	BENCİL DNA, SIÇRAYAN GENLER VE LAMARCKÇI KORKU	235
10	BEŞ UYUMDAKİ İSTIRAP	267
11	HAYVAN YAPINTILARININ GENETİK EVRİMİ	289
12	ASALAK GENLERİN EV SAHİBİNDEKİ FENOTİPLERİ	308
13	UZAKTAN ETKİ	336
14	ORGANİZMAYI YENİDEN KEŞFETMEK	367

Daniel Dennett'in Sonsözü, 388

Sözlük, 394

Kaynakça, 411

Dizin, 439

Kitabın birinci bölümü, kitabın neden yazıldığından ve neyi amaçladığından bahsedeceği için giriş kısmının bir kısmını içermiş olacaktır, o nedenle bu kısmı kısa tutabilirim. Bu, ne bir ders kitabıdır ne de özel bir alana yönelik giriş mahiyetindeki bir kitaptır. Bu kitap, yaşamın evrimine, özellikle doğal seçilimin mantığına ve doğal seçilimin etkide bulunduğu yaşamın hiyerarşik düzenine ilişkin kişisel bir bakışı içermektedir. Ben hayvan davranışlarını inceleyen bir bilim insanıyım fakat umarım hayvan davranışlarına olan özel ilgim kitap boyunca fark edilir düzeyde olmaz. Zira kitabın kapsamı bunun çok daha ötesine geçmektedir.

Kitabın hedef kitlesi, elbette tüm branşlardaki lisans ve yüksek lisans öğrencilerini içermek üzere, uzman meslektaşlarım, evrimsel biyologlar, hayvan davranışçıları, sosyobiyologlar çevrebilimciler, felsefeciler ve evrenbilimiyle ilgilenen hümanistlerdir. Bu nedenle, her ne kadar bir ölçüde önceki kitabım olan *Selfish Gene*'in [*Gen Bencildir*] devamı olarak düşünülse de, kitap okurun evrimsel biyoloji ve onunla ilgili teknik terimlere aşina olduğunu varsaymaktadır. Öte yandan okur, bu meslek dallarından olmasa bile bir izleyici olarak belirli bir uzmanlık alanında yazılmış bu kitaptan keyif alabilir. Meslekten olmayıp kitabın taslağını okuyan bazı kimseler oldukça nazik ve kibar bir biçimde kitabı beğendiklerini ifade ettiler. Onların bu kanısına inanmak beni çok mutlu eder. Kitabın sonuna, yardımcı olabileceğini düşündüğüm teknik terimleri içeren bir sözlük ekledim. Ayrıca kitabın mümkün olduğunca kolay okunur olmasını sağlamaya çalıştım. Kitabın vardığı sonuç, bazı saygıdeğer meslektaşlarımı rahatsız edebilir. Umarım böyle olmaz çünkü bu meslektaşlarım düşünce alışverişinde bulunmak istediğim ilk okurlarımdır. Diğer konularda olduğu gibi yazım biçiminin herkesi memnun etmesi

mümkün değildir. Bu biçim, bazı insanları çok memnun ederken bazı insanlara çok sıkıcı gelebilir.

Kitap kesinlikle uzlaştırmacı bir içeriğe sahip değildir ve özür amacıyla yazılmamıştır. Bu nedenle –davasına ciddiyetle inanan bir avukatın yapmadığı biçimde– tüm özür dileme işini bu giriş kısmında yapmam gerekiyor. Kitabın baş kısımlarında bazı bölümler önceki kitabıma yapılan eleştirilere yanıt niteliğindedir ve bu kitaba verilecek yanıtlar için tekrar teşkil edebilir. Bu gereklilik için üzgünüm ve kimi zaman kızgınlık belirtisi gösterirsem de beni mazur görün. En azından bu rahatsızlığımı güler yüzlü bir şekilde ifade edeceğimden eminim. Geçmişteki yanlış anlamaları vurgulamak ve onların tekrarlanmasını önlemek önemlidir fakat bu yanlış anlamaların çok yaygın olduğuna ilişkin bir mağduriyet izlenimi de vermek istemem. Bu yanlış anlamalar sayıca oldukça sınırlıdır fakat bazen oldukça yüksek sesle ifade edilmiştir. Zor meseleleri daha açık bir şekilde nasıl ifade etmem gerektiğini tekrar düşünmemi sağladıkları için eleştirmenlerime teşekkür borçluyum.

Bu kitabın konusuyla oldukça ilişkili olduğunu düşündükleri ve önemli buldukları bazı çalışmaları kaynakça kısmında göremeyen okurlarımdan özür dilerim. Geniş bir alana ilişkin yazını kapsamlı bir şekilde tarayabilen kimseler mevcut fakat bunu nasıl başarabildiklerini hiçbir zaman anlayamadım. Kaynaklar kısmına eklediğim bazı örneklerin yer verilebilecek başka kaynakların çok küçük bir kısmı olduğunun ve bunların bazılarının arkadaşlarımdan kaleme aldığı ya da tavsiye ettiği çalışmalar olduğunun farkındayım. Sonuç olarak bir eğilim söz konusuysa gerçekten de öyledir ve bunun için üzgünüm. Sanıyorum pek çok kimse bu şekilde bir eğilim göstermek durumunda kalır.

Bir kitap, kaçınılmaz olarak yazarının mevcut düşüncelerini yansıtır ve bu düşünceler, muhtemelen yazarın yakın zamanda yayımladığı yayınlarda işlediği konularla ilişkilidir. Bunlar çok yakın tarihli olduğunda, yalnızca kelimeleri değiştiren ya pay bir düzenek söz konusu olur. Ben, birbirinin aynısı olan paragrafları yeniden yazmakta tereddüt etmedim. Kitabın 4, 5, 6 ve 14. Bölümünde bulunabilecek bu tipteki paragraflar kitabın

verdiği mesajın özünü oluşturmaktadır ve bunları es geçseydim üslupta gereksiz bir değişiklik yapmaya benzer bir anlamsızlık söz konusu olurdu.

Birinci Bölümün başlangıç cümlesi bu kitabı küstahça bir savunma girişimi olarak tanımlamaktadır. Evet, belki biraz arsız olabilirim! Wilson bilimsel gerçek peşindeki herhangi bir arayışta yer alacak “savunma yöntemini” haklı olarak kınar ve ben bu nedenle kitabın ilk bölümünü hafifletici gerekçelerimi sunmaya ayırdım. Bilimin, uzman avukatların savunduklarının yanlış olduğuna inansalar bile iyi bir konum elde etmek için en iyi davalarını sergiledikleri bir hukuk sistemine dönmesini kesinlikle istemem. Hayata bakışımın bir gereği olarak bu kitap bir savunma yapmaktadır ve en azından kısmen, uzun zamandır, kesin olarak uyarlanımları “hayvanların genlerinin sağkalımı...” tercihi olarak tanımladığım yayımlanan ilk basımından beri hep böyle olmuştur (Dawkins, 1968). Bu düşünce –uyarlanımlar bir şeyin “iyiliği için” biçiminde değerlendirilecekse bu şey gendir düşüncesi– önceki kitabımın temel varsayımıydı. Mevcut kitap daha ileri gitmektedir. Biraz dramatize edecek olursak, kendisinin kavramsal hapishanesi olan organizmalar içinde bulunan bencil geni özgürleştirme girişiminde bulunmaktadır. Bir genin fenotipik etkileri, genin kendisini sonraki kuşaklara aktaran araçlardır ve bu araçlar genin içinde yer aldığı bedenin çok ötesine “genişleyebilir” ve hatta başka organizmaların sinir sistemine ulaşabilir. Savunduğum konum olgulara dayalı olmadığından, fakat bir tür olguları görme biçimi olduğundan, okurları kelimenin normal anlamında “kanıt” beklememeleri konusunda uyarmak isterim. Kitabın bir savunma olduğunu ifade ettim çünkü okurları hayal kırıklığına uğratmak, sahte ifadelerle yönlendirmek ve zamanını harcamak konusunda endişeliydim.

Son cümledeki dilsel deneyim bana, bilgisayar, kişi zamirlerini bütün metin boyunca rastgele olarak dişileştirecek şekilde yönlendirme cesaretine sahip olma isteğimi hatırlattı.* Bu yal-

* Yazar, bir önceki paragrafın sonunda geçen “okurlar” sözcüğü için kişi zamiri (onlar) kullanmıştır ve İngilizcede bunu karşılayacak kişi zamiri dişildir –çn.

nızca dilimizdeki eril eğilime ilişkin mevcut farkındalığa duyduğum hayranlıktan kaynaklanmamaktadır. Her yazdığımda, zihnimde hayali bir okur kitlesi yaratırım (farklı hayali okurlar aynı paragrafı art arda gelen sayısız düzeltme sırasında denetler ve “ayıklar”) ve bunların yarısı, tıpkı arkadaşlarımin yarısının olduğu gibi, kadındır. Ne yazık ki yansız bir anlam ifade edilmek istendiğinde dişi zamirin beklenmedik biçimde ortaya çıkışı İngilizcede hâlâ mevcuttur ve bu durum, her iki cinsiyetten çoğu okurun dikkatini dağıtmaktadır. Bir önceki paragraftaki deneyin bunu doğrulayacağına inanıyorum. Bu nedenle bu kitapta standart kuralı izledim. Marian Stamp Dawkins kitabın tümüne, pek çok taslakta, yalnızca ince ve bilgi dolu eleştiriler getirmekle kalmadı aynı zamanda kendime olan güvenimi kaybettığım zamanlarda projeye olan inancıyla beni ayakta tuttu.

Yazmak benim için neredeyse toplumsal bir eylemdir ve bazen farkında olmadan, tartışan, görüş bildiren ve moral destek sağlayan pek çok arkadaşşıma minnettarım. Hepsine tek tek isim vererek teşekkür edemem. Resmi yüksek lisans öğrencilerim olan Alan Grafen ve Mark Ridley, zor içeriğe sahip teorik alanlarda kendine özgü yollarla bana rehberlik ve akıl hocalığı yaptılar ve kitaba çok büyük ölçüde etkide bulundular. Kitabın ilk taslağında isimleri neredeyse her sayfaya sızmıştı ve onlara olan teşekkür borcumu Giriş kısmına taşıyama zorlayan şey editörün mazur görülebilecek şikâyetleri oldu. Cathy Kennedy, benimle olan yakın arkadaşlığını en çetin eleştirmenlerime yönelik derin sempatiyle bir arada götürebilmeyi başarmıştır. Bu onu, özellikle eleştirilere yanıt vermeye çalıştığım ilk bölümlerde, bana tavsiyede bulunacağı eşsiz bir konuma getirmiştir. Sanıyorum bu bölümün tonunu yine beğenmeyecek fakat burada görülen olabildiği kadar iyileşme büyük oranda onun etkisiyle mümkün olmuştur ve bu nedenle ona müteşekkirim.

İlk taslağın bütün olarak John Maynard Smith, David C. Smith, John Krebs, Paul Harvey ve Ric Charnov tarafından eleştirilmiş olması ayrıcalığına sahibim ve son taslak da onlara çok şey borçludur. Her durumda, daima katılmasam bile onların tavsiyelerine uydum. Diğer bazıları kendi uzmanlık

alanlarındaki bölümleri eleştirme lütfunda bulundular: Michael Hansell yapıntılarla ilgili bölüme, Pauline Lawrence asalaklarla ilgili bölüme, Egbert Leigh uyumla ilgili bölüme, Anthony Hallam kesintili dengeyle ilgili bölüme, W. Ford Doolittle bencil DNA üzerine olan bölüme ve Diane De Steven botanikle ilgili kısımlara katkı sağladı. Kitap Oxford'da bitti fakat ben Gainesville'deki Florida Üniversitesinde, Oxford Üniversitesi ve New College Warden and Fellows desteğindeki araştırma iznimdeyken başladı. Bana güzel bir çalışma atmosferi sağladıkları için Florida'daki pek çok arkadaşıma, özellikle ilk taslaklara ilişkin yararlı eleştiriler getiren Jane Brockmann'a ve yazma işleminin büyük kısmını gerçekleştiren Donna Gillis'e minnettarım. Kitabın yazımı sırasında, Panama'daki Smithsonian Enstitüsü'nün minnettar misafiri olarak bir ay boyunca maruz kaldığım tropikal kuşak biyolojisinden de yararlandım. Son olarak, önceden Oxford Üniversitesi Yayınvindeyken şimdi W. H. Freeman and Company'de bulunan, kitaplarına gerçekten inanan ve onların yorulmaz savunucusu olan "K-seçilimli" editör Michael Rodgers'a teşekkür etmekten bir kez daha mutluluk duyarım.

Oxford

Richard Dawkins

Haziran 1981

Oxford Ciltsiz Baskı İçin Not

Sanıyorum bilim insanlarının ve yazarların çoğunun şöyle söyleyecekleri bir çalışması vardır: Bana ait başka herhangi bir şeyi hiç okumamış olmanız önemli değil ama lütfen *bunu* okuyun. Benim için bu eser *Genişlemiş Fenotip*'tir. Özellikle son dört bölüm "çığır açıcı" biçiminde nitelemek için önereceğim en iyi adaydır. Kitabın geri kalanı hedefe yönelik bazı düzenlemeler yapmaktadır. Orta kısımlardaki bölümler, gen gözünden bakış açısıyla hareket ederek halihazırda biyoloji felsefecileri arasında rağbet gören "seçilim birimi" tartışmalarını konu edinmektedir; buradaki en işe yarar katkı muhtemelen "Eşleyiciler ve Araçlar" ayrımıdır. Niyetim, bu şekildeki bir düzenlemenin tüm bir tartışmayı kesin olarak sonuçlandırmasıydı!

Genişlemiş fenotipin yerine gelince, onu kitabın sonuna koymaktan başka bir alternatif bulamadım. Yine de bunun bir dezavantajı söz konusudur. İlk bölümler kaçınılmaz bir şekilde dikkati genel "seçilim birimine" çekmektedir ve daha yeni bir fikir olan genişlemiş fenotipin kendisinden uzaktır. Orijinaldeki alt başlık olan "Seçilim Birimi Olarak Gen" ifadesini bu baskıda bu yüzden koymadım. Onun yerine gelen "Genin Uzun Menzili" ifadesi, yayılan etki ağının merkezi olan gen fikrini vurgulamaktadır. Kitapta küçük düzeltmeler dışında bundan başka bir değişiklik yapılmamıştır.

Oxford

Richard Dawkins

1989

NECKER KÜPÜ VE BUFALOLAR

Bu kitap, arsızca yapılan bir savunma kitabıdır. Hayvanlara ve bitkilere belirli biçimde bakmayı ve yaptıkları şeyleri neden öyle yaptıklarını belirli bir biçimde merak etmeyi tartışmak niyetindeyim. Savunduğum şey, yeni bir teori, yanlışlanacak ya da doğrulanacak bir varsayım ya da tahminlerle yargılanacak bir model değildir. Eğer bunlardan birini yapsaydım Wilson'a (1975, s. 28) "savunma yönteminin" uygunsuz ve kınanacak bir yöntem olduğu konusunda katılırdım. Fakat yapmak istediğim şey bunlardan hiçbirisi değil. Savunduğum şey, bir bakış açısı, tanıdık olgulara ve düşüncelere yeni bir bakış biçimi ve onlar hakkında yeni sorular sorma yöntemidir. Kelimenin geleneksel anlamıyla ikna edici nitelikte yeni bir teori beklentisi içinde olan okurlar bu nedenle hayal kırıklığına uğrayıp "ee, ne olmuş yani?" hissine kapılacaklardır. Fakat kimseyi herhangi bir olgusal önermeye ikna etmeye çalışmıyorum. Bunun yerine okuyucuya, biyolojik olgulara ilişkin bir görme biçimi sunmaya çalışıyorum.

Necker Küpü olarak adlandırılan ve pek çok kimse tarafından bilinen bir görsel yanılsama durumu mevcuttur. Bu küp, beynin üç boyutlu olarak algıladığı çizgilerden oluşur. Fakat algılanan küpün olası iki görsel durumu olabilir ve bu durumların her biri, küpün kâğıt üzerindeki iki boyutlu görüntüsüyle eşit ölçüde uyumludur. Küpe baktığımızda, genellikle, önce küpün belirli bir durumunu görürüz fakat birkaç saniye sonra küp zihnimizde "döner" ve küpün diğer durumunu görmeye başlarız. Bir süre sonra zihnimizdeki görüntü yine değişir ve şekle baktığımız müddetçe değişmeye devam eder. Önemli olan, küpün algılanan herhangi bir biçiminin doğru ya da "gerçek" durum olmadığıdır. İkisi de eşit ölçüde doğrudur. Buna benzer şekilde, savunduğum ve genişlemiş fenotip olarak adlandırdığım

yaşama bakış biçimim ortodoks bakış açısından kanıtlanabilir şekilde daha doğru değildir. Bu farklı bir bakış açısidir ve sanıyorum, en azından bazı bakımlardan, daha derin bir kavrayış sağlamaktadır. Fakat iddiamı kanıtlayacak bir deney yapılabileceği konusunda kuşkuluyum.

Üzerinde duracağım olgular –birlikte evrimleşme, silahlanma yarışı, konağın asalaklar tarafından yönlendirilmesi, cansız dünyanın canlılar tarafından değiştirilmesi, zararı en aza indiren ve faydayı en yükseğe çıkaran ekonomik “taktikler”– oldukça tanındıktır ve zaten üzerinde yoğun olarak çalışılmaktadır. Öyleyse meşgul okurumuz neden okumaya zahmet etsin ki? Bu noktada Stephen Gould’un çok daha değerli bir kitabında yer alan ve basitçe “Lütfen kitabı okuyun,” o zaman neden zahmet etmeye değdiğini anlayacaksınız biçimindeki samimi seslenişini ödünç almak cazip görünüyor. Ne yazık ki kendime bu kadar güvenecek dayanaklarım yok. Hayvan davranışları üzerine çalışan sıradan bir biyolog olarak yalnızca “genişlemiş fenotip” ifadesiyle temsil edilen bakış açısının, hayvanları ve onların davranışlarını farklı biçimde görmeme yol açtığını söyleyebilirim ve sanırım böylece onları daha iyi anlayabiliyorum. Genişlemiş fenotip ifadesinin kendisi sınanabilir bir varsayım oluşturmayabilir fakat hayvanlara ve bitkilere bakışımızı, diğer türlü asla hayal bile edemeyeceğimiz nitelikte sınanabilir varsayımları düşünmemize neden olacak şekilde değiştirebilir.

Lorenz’in (1937) bir davranış örüntüsüne anatomik organ gibi bakılabileceğine ilişkin keşfi sıradan bir keşif değildi. Bunu desteklemek için deneysel bir sonuç getirilmemiştir. Bu keşif zaten bilinen olguları başka bir biçimde görmeye ilişkin bir keşifti ve çağdaş davranış biliminde hâkim bir anlayış haline gelmiştir. Bu durum, bugün bizim için o kadar açıktır ki neden “keşfedilmesi” gerektiğini anlamak zor gelir. Benzer şekilde D’Arcy Thompson’ın meşhur kitap bölümü olan “On the theory of transformation” [Değişimin Teorisi Üzerine], bir varsayımı geliştirmese ya da sınamasa da önemli bir çalışma olarak dikkate alınır. Herhangi bir hayvanın biçimi, her ne kadar değişimin basit bir değişim olup olmayacağı açık değilse de, mate-

matiksel bir değişimle akraba bir biçime dönüşebilir. Bunu gerçekten pek çok örnek için uygulayan D'Arcy Thompson, bilimin yalnızca belirli varsayımların yanlışlanmasıyla ilerleyebileceği düşüncesinde ısrarcı olacak kadar müşkülpesent birilerinin "ne olmuş yani?" diye tepki vermesine yol açmıştır. Eğer D'Arcy Thompson'ın yazdığı bölümü okusaydık ve şimdi bildiğimiz şeylerin hangisini daha önceden bilmiyorduk diye sorsaydık, verecek çok fazla bir cevabımız olmayabilirdi. Fakat hayal gücümüz artık harekete geçmiştir. Geriye dönüp hayvanlara başka bir gözle bakabiliriz. Teorik sorunlara, bu örnekte embriyoloji, fillojeni ve bunlar arasındaki ilişkiye, başka bir gözle bakabiliriz. Elbette bu mütevazı kitabı büyük bir biyoloğun başyapıtıyla karşılaştıracak kadar kendimden geçmiş değilim. Bu örneği yalnızca, sınanabilir bir varsayımdan bahsetmek yerine bakış açımızı değiştirmenin yollarını arasa bile teorik bir kitabın okumaya değer olabileceğini göstermek için verdim.

Bir başka büyük biyolog, var olanı anlamak için olası olan üzerine düşünmemiz gerektiğini öğütlemişti: "Eşeyli üremeyle ilgilenen gerçekçi hiçbir biyolog üç ya da daha fazla cinsiyete sahip organizmalar tarafından deneyimlenen ayrıntılı sonuçları anlamaya çalışmaz; fakat bu biyolog cinsiyetin neden daima iki tane olduğunu anlamak istiyorsa başka ne yapmalıdır?" (Fisher 1930a, s. ix). Williams (1975), Maynard Smith (1978a) ve diğerleri bize dünyadaki en yaygın, en evrensel özelliklerden birinin eşeysellik olduğunu öğretmişlerdir ve bu tartışmasız biçimde kabul edilmelidir. Gerçekten de eşeysiz üreme olasılığıyla karşı karşıya konduğunda, bunun olumlu anlamda şaşırtıcı olduğu ortaya çıkmaktadır. Eşeysiz üremeyi bir olasılık olarak düşünmek zor değildir çünkü eşeysiz üreme bazı hayvanlarda ve bitkilerde görülmektedir. Gelgelelim hayal gücümüzün var olan örneklerden beslenmediği başka durumlar söz konusu mudur? Fisher'ın üç cinsiyeti gibi, bazı olası dünyalarda var olabilecek alternatifleri tasavvur etmekten yoksun olduğumuz için yaşam hakkında fark edemediğimiz önemli olgular mevcut olabilir mi? Bunun yanıtının evet olduğunu göstermeye çalışacağım.

Var olan dünyaya ilişkin kavrayışımızı güçlendirmek için hayali bir dünyayla oynamak “düşünce deneyi” tekniği adını alır ve daha çok felsefeciler tarafından kullanılır. Örneğin *The Philosophy of Mind* [Zihin Felsefesi] (ed. Glover, 1976) üzerine yazılmış bir makaleler derlemesinde çeşitli yazarlar, bir kişinin beyninin bir başkasına nakledildiği bir cerrahi işlemi hayal ederler ve “kişisel kimliğin” anlamını açıklığa kavuşturmak için düşünce deneyini kullanırlar. Bu felsefecilerin yaşadığı dönemde düşünce deneyleri tamamen hayali ve olasılık dışıdır fakat onların amaçları göz önüne alındığında bunun bir önemi kalmaz. Diğer zamanlarda felsefeciler, daha az ya da daha çok ölçüde gerçek dünyanın, örneğin bölünmüş beyin deneyleri gibi, olgularıyla bilgilendirilirler.

Bu kez evrimsel biyoloji alanında bir başka düşünce deneyi hayal edelim. Bir lisans öğrencisiyken “kordalıların kökeni” ve uzak akrabalık üzerine kurgusal makaleler yazmam istenmişti. Öğretmenlerimden biri, ilkesel olarak herhangi bir şeyin bir başka şeye evrimleşebileceğini önererek bu kurgulara olan güvenimi sarsmaya çalıştı. Eğer doğru seçim baskısı durumları doğru sırayla gerçekleşirse, böcekler bile memelilere evrimleşebilirdi. O zaman zoologların çoğunun yapacağı gibi, bu fikri açıkça saçma olduğu için reddettim ve elbette hâlâ seçim baskısının doğru sıralanışının sağlanabileceğine inanmıyorum. Öğretmenim de aynı fikirdeydi. Fakat ilkeler söz konusu olduğu müddetçe basit bir düşünce deneyi bunun neredeyse itiraz edilmez olduğunu ortaya koyar. Yalnızca bir böcekten, diyelim geyik böceğinden, bir memeliye, diyelim bir geyiğe, doğru giden sürekli küçük adımlar dizisinin varlığını kanıtlamamız gerekiyor. Bununla, böcekten başlayarak, her biri dizinin bir önceki üyesine kardeşiymiş gibi benzeyen hayali hayvanlar dizisi tasarlayabileceğimizi ve bu dizinin bir kızıl geyikle sonlandığını söylemeye çalışıyorum.

Herkesin yaptığı gibi, birbirine uzak da olsa, böcek ile geyiğin ortak bir atası olduğunu kabul ettiğimizde kanıtı elde etmek kolaydır. Böcekten geyiğe gidişte, diğer adımlar olmasa bile böceğin atasının izini geyikle olan ortak ataya kadar takip

ettiğimizde ve sonra diğer hat üzerinden geyiğe gittiğimizde en azından bir dizinin sağlanabileceğini biliyoruz.

Böcek ile geyiği ve dolayısıyla herhangi bir modern hayvanı diğer bir modern hayvana bağlayan ve adım adım gerçekleşen değişim seyrinin varlığını ortaya koymuş olduk. Öyleyse ilkesel olarak, bir soyu bu seyirler üzerinde yürütmek üzere bir dizi seçim baskısı tasarlanabilir. D'Arcy Thompson'ın dönüşümleri üzerinde tartışırken, bu satırlar boyunca "Bir bakıma herhangi bir hayvan biçiminin bir matematiksel dönüşümle bir başka akraba hayvan biçimine dönüşebilmesi, her ne kadar bu dönüşümün kolayca gerçekleşip gerçekleşmeyeceği açık değilse de, ister istemez doğrudur" diyebilmeme olanak sağlayan şey hızlı bir düşünce deneyiydi. Bu kitapta düşünce deneyi tekniğini sık sık kullanacağım. Okuyucuyu şimdiden uyarıyorum çünkü bilim insanları bazen bu tip akıl yürütmelerde gerçekliğin bulunmamasından ötürü rahatsız olabilir. Düşünce deneylerinin gerçekçi olması gerekmez. Onlardan beklenen, gerçek hakkındaki düşüncelerimizi netleştirmeleridir.

Bu dünyadaki yaşamın, cinsiyet gibi, kanıksadığımız ve belki de kanıksamamız gereken özelliklerinden biri canlılığın organizma adı verilen ayrı paketler halinde karşımıza çıkmasıdır. Özellikle işlevsel açıklamalarla ilgilenen biyologlar, tartışma için uygun olan birimin genellikle tek tek organizmalar olduğunu kabul ederler. Bizim için "çatışma," her biri dahili "uyumunu" [*inclusive fitness*] en üst düzeye çıkarmaya çalışan organizmalar arasındaki çatışmadır. Hücreler ve genler gibi daha küçük; popülasyonlar, topluluklar ve ekosistemler gibi daha büyük birimlerin de farkındayız fakat ayrı bir eylem birimi olarak organizmaların, özellikle hayvan davranışının uyarlanımsal önemiyle ilgilenen zoologların zihninde güçlü bir yer tuttuğuna şüphe yoktur. Kitabın amaçlarından biri bunu kırmaktır. Vurguyu, işlevsel tartışmanın odağındaki birim olarak bireysel bedenden kaydırmak istiyorum. Hiç olmazsa yaşama ayrı bireysel organizmalar topluluğu olarak baktığımızda ne kadar değer bilmezlik içinde olduğumuza ilişkin bir farkındalık yaratmak istiyorum.

Arkasında duracağım sav bu. Uyarlanımlar hakkında, bir şey için "yararlı olan" biçiminde konuşmak meşrudur. Fakat bu şeyi bireysel bir organizma olarak görmek en iyisi değildir. Bu birim, etkin, soy-hattı [germ-line] eşleyicisi olarak adlandırdığım daha küçük bir birimdir. En önemli eşleyici türü "gen" ya da küçük genetik parçalardır. Eşleyiciler elbette doğrudan değil vekâleten seçilirler ve fenotipik etkilerine göre değerlendirilirler. Her ne kadar bazı amaçlara yönelik olarak bu fenotipik etkileri bireysel organizmalar gibi araçlarla birlikte paketlenildiğini düşünmek uygun olsa da bu, temelde gerekli değildir. Daha doğru olarak, eşleyicinin, *genişlemiş* fenotipik etkilere sahip olarak, yalnızca içinde yer aldığı bireysel etkilerden değil dünyaya yaptığı etraflıca tüm etkilerden oluştuğu düşünülmelidir.

Necker Küpü benzetmesine geri dönersek cesaretlendirmek istediğim zihinsel dönüşümün özellikleri şu şekilde ifade edilebilir. Yaşama bakıyoruz ve onu, birbiriyle etkileşen bireysel organizmaların topluluğu olarak görmekle başlıyoruz. Onların daha küçük birimler taşıdığını ve karmaşık yapıları daha büyük birimlerin parçaları olduğunu biliyoruz fakat gözlerimizi bütün bir organizmanın üzerine diyoruz. Sonra birden görüntü dönüşüyor. Bireysel bedenler hâlâ orada, hareket etmiyorlar fakat şeffaflaşmış gibi görünüyorlar. İçlerindeki DNA parçalarının kendini eşlediğini görüyoruz ve daha geniş bir dünyayı, bu genetik parçaların değiştirip dönüştürme yetenekleri bakımından yarıştığı bir saha olarak görüyoruz. Genler dünyayı değiştirebilir ve kendilerinin çoğalmasına yardımcı olmak üzere onu şekillendirebilir. Onlar maddeyi, bizim organizma adını verdiğimiz büyük ve çok hücreli yığınlaraya dönüştürmek suretiyle böyle yapmak üzere seçilmişlerdir. Fakat bu böyle olmayabilirdi. Temel olarak gerçekleşen şey, çoğalan moleküllerin hayatta kaldıklarından dünya üzerindeki fenotipik etkileri dolayımıyla emin olmalarıdır. Bu fenotipik etkilerin bireysel organizmalar olarak adlandırılan bireyler içinde paketlenmiş olması yalnızca tesadüf eseridir.

Hali hazırda organizmayı dikkate değer bir fenomen olarak değerlendirmiyoruz. Herhangi bir yaygın biyolojik fenomen için

“Sağkalım değeri nedir?” diye sormaya alışmışsınız. “Organizma adı verilen ayrı birimler içinde paketlenmiş yaşamın sağkalım değeri nedir?” diye sormayız. Bunu, yaşamın verili bir özelliği olarak kabul ederiz. Daha önce belirttiğim gibi, organizma, diğer şeylerin sağkalım değeri hakkındaki sorularımızın otomatik nesnesi haline gelir: “Bu davranış örüntüsü, bunu yapan bireye hangi yollarla fayda sağlar? Bu morfolojik yapı hangi yollarla ona sahip olan bireye yarar getirir?”

Organizmaların başka bir bireye ya da başka bir şeye fayda sağlamaktan çok kendi içsel uyumuna (Hamilton, 1964a, b) fayda sağlayacak şekilde davranmalarını beklemek modern davranış biliminde bir tür “merkezi teorem” (Barash, 1977) haline gelmiştir. Sol arka bacağın davranışının hangi yolla sol arka bacağı yarar sağladığını sormayız. Ya da bugünlerde çoğumuz bir grup organizmanın ya da bir ekosistemin yapısının nasıl olup da bu gruba ya da ekosisteme fayda sağladığını sormuyoruz. Gruplara ve ekosistemlere, savaştan ya da kolay olmayan bir şekilde bir arada yaşayan organizmalar olarak yaklaşıyoruz ve bacaklara, böbreklere ve hücrelere tek bir organizmanın işbirliği halindeki bileşenleri olarak bakarız. Bireysel organizmalara bu şekildeki bakış biçimine mecburi olarak karşı çıkmıyorum, sadece bunun kanıksadığımız bir şey olduğuna dikkat çekiyorum. Belki de kanıksamaya bir son vermeliyiz ve eşeysel üremeyi başka şeylerden bağımsız, başlı başına açıklanması gereken bir şey olarak gördüğümüz gibi, bireysel organizmaları da başlı başına açıklanması gereken bir şey olarak merak etmeye başlamalıyız.

Bu noktada, biyoloji tarihindeki bir kaza can sıkıcı bir ara sözü zorunlu kılıyor. Önceki paragrafta görülen ortodoksi, tek tek organizmaların kendi üreme başarısını en üst düzeye çıkarmak için çabalamalarına dair merkezi kural, “bencil organizma” paradigması, Darwin’in paradigmasıydı ve bugün de hâkim bir görüştür. Öyleyse bu, uzun süren bir başarı olarak düşünülebilir ve şimdiye dek evrimleşmek için olgunlaşmış olmalıdır ya da en azından, bu kitabın yapacağı kimi put kırıcı salvolara dayanacak sağlamlıkta bir kale oluşturmuş olmalıdır. Ne yazık ki, ki bu

az önce bahsettiğim tarihsel kazadır, her ne kadar organizma-
dan daha küçük birimleri kendi yararına çalışan aktörler olarak
ele almak nadir görülen bir tutum olmuşsa da aynı tutum daha
büyük birimler için geçerli olmamıştır. Darwin'in kendi birey
merkezli duruşundan şaşkıncı bir şekilde geri adım atıldığını
görmesinden sonra gelen yıllar boyunca, Williams (1966), Ghi-
selin (1974a) ve diğerlerinin başarıyla belgelediği gibi, çok da
sağlam temellere dayanmayan bilinçsiz grup seçilimine kayış
söz konusu oldu. Hamilton'ın söylediği gibi (1975a), "...biyolo-
jinin neredeyse tamamı, Darwin'in ihtiyatlı bir şekilde gittiği
ya da hiç gitmediği yöne doğru çılgınca koştu." Bu koşturmanın
durup geri dönmesi ancak Hamilton'ın kendi düşünüş biçimine
(Dawkins, 1979b) gecikmiş bir ilginin baş gösterdiği geçtiğimiz
yıllarda gerçekleşmiştir. Sonunda, "bencil organizma" başlığı-
yla özelliklerini sunduğum, modern biçimiyle dahili uyum kavra-
mının egemenliğindeki bakış açısını, eş deyişle Darwin'in bakış
açısını yeniden kazanana kadar kurnazca karmaşılaştırılmış
ve adanılmış son savunma hattı olan yeni-grup seçilimciliğinin
saldırısından yılmış bir şekilde ve ıstırap içinde mücadele ettik.
Burada terk ediyor gibi görüldüğüm, esaslı bir biçimde güven-
liği sağlanmadan önce terk edilen zor kazanılmış korunak işte
bu. Peki, ne için terk ediliyor? Genişlemiş fenotip olarak isim-
lendirilen bir metafizik kimera* olan ve değişip duran Necker
Küpü için mi?

Hayır, bu kazanımdan vazgeçmek benim niyetimin çok uza-
ğında. Bencil organizma yaklaşımı, Hamilton'ın (1977) "türlerin
yararı için uyarlanım yaklaşımından ayrılan, eski" olarak ad-
landırdığı şeye rahatlıkla tercih edilebilir. Eğer grup düzeyinde
uyarlanımla ilişkili olacak şekilde ele alınırsa "genişlemiş feno-
tip" yanlış anlaşılır. Bencil organizma ve genişlemiş fenotipiyle
birlikte bencil gen, aynı Necker Küpünün farklı iki görüntüsü-
dür. Okur, doğru küpe bakarak başlamadıkça anlatmaya çalıştı-
ğım kavramsal dönüşümü deneyimlemeyecektir. Bu kitap, grup
faydası bakış açısının herhangi bir biçiminden çok günümüzde

* Mitolojide, vücudunun parçalarını farklı hayvanlardan almış yaratık-yn.
Ücretsiz PDF Kitap Arsivi - <https://rantey.org>

revaçta olan bencil organizma bakış açısını kabul etmiş olanlara yönelik olarak yazılmıştır.

Bencil organizma bakış açısının mutlaka yanlış olduğunu söylemiyorum fakat en güçlü biçimiyle benim savım, bu bakış açısının meseleyi yanlış biçimde gördüğüdür. Bir keresinde Cambridgeli seçkin bir davranış bilimcinin Avusturyalı yine seçkin bir davranış bilimcisine (davranışın gelişimi üzerine tartışıyorlardı) "Biliyorsun aynı fikirdeyiz fakat sorun senin bunu yanlış bir biçimde *ifade ediyor* olman" dediğine kulak misafiri olmuştum. Nazik "bireysel seçilimciler," bizler en azından grup seçilimcilerine göre gerçekten de aynı fikirdeyiz. Mesele sizin bunu yanlış *görüyor* olmanız!

Bonner (1958), tek hücreli organizmaları tartışırken "...hücre çekirdeğinde yer alan genlerin bu organizmalardaki özel kullanımı nedir? Seçilimle nasıl ortaya çıkmışlardır?" diye sormuştu. Bu, yaşam hakkında sormamız gerektiğini düşündüğüm yaratıcı ve radikal sorulara iyi bir örnek oluşturmaktadır. Fakat bu kitabın ileri sürdüğü sav kabul edilirse, bu özel soru tersine çevrilmelidir. Hücre çekirdeğindeki bu genler *organizmalarda* nasıl kullanılır diye sormak yerine *genlerin* çekirdekte ve organizmalarda grup oluşturmayı neden seçtiğini sormalıyız. Aynı çalışmanın giriş cümlesinde Bonner, "Burada yeni ya da orijinal bir şey önermiyorum. Fakat yeni bir bakış açısıyla eski gerçekliklerin daha derin bir değere kavuşacağını umarak tanıdık olan ve iyi bilinen şeyleri tersyüz etmeyi söylemenin önemine ateşli bir şekilde inanıyorum. Bu, soyut bir resmi ters tutmaya benziyor. Resmin anlamının bir anda açığa çıkacağını söylemiyorum fakat yapıtın gizli kalmış yapısının bir kısmı kendini açığa vurabilir" (s. 1). Necker Küpünün geçtiği paragrafı yazdıktan sonra bu ifadeye denk geldim ve aynı düşüncenin oldukça saygın bir yazar tarafından dile getirildiğini görmekten memnuniyet duydum.

Birer benzetim olarak, benim bahsettiğim Necker Küpü ve Bonner'in sözünü ettiği soyut resimle ilgili sorun, bunların üretilmesi ve arzudan yoksun olmalarıdır. Necker Küpü benzetmesi bu kitaptaki *en küçük* umudumu temsil etmektedir. Yaşama, geniş-

lemiş fenotipleri aracılığıyla kendilerini koruyan genetik eşleyiciler açısından bakmanın, en azından kendi dahili uyumlarını en üst düzeye çıkaran bencil organizmalar bakış açısıyla bakmak kadar tatmin edici olduğu konusunda kendimden oldukça emim. Pek çok durumda yaşama iki yönden bakmak gerçekten de eşdeğer olacaktır. Daha sonra göstereceğim gibi, "dahili uyum," "birey kendi dahili uyumunu en üst düzeye çıkarır" ifadesini, "genetik eşleyiciler, kendi sağ kalımlarını en üst düzeye çıkarırlar" ifadesine denk yapacak şekilde bir eğilimle tanımlanmıştı. Dolayısıyla biyologlar, en azından her iki biçimde de düşünmeyi denemelidir ve istediğini tercih etmelidir. Fakat bunun en küçük ümidim olduğunu söyledim. Örneğin ileride, açıklaması küpün ikinci yüzünde açık seçik biçimde yazılı olan fakat zihinsel bakışımızı bencil organizmanın bulunduğu diğer yüze sabitlemeyi sürdürürsek hiçbir anlam ifade etmeyecek olan "mayotik yönlendirme" [*meiotic drive*] örneğini tartışacağım. En küçük ümidimden en coşkulu hayalime geçtiğimde, genişlemiş fenotip doktrini tarafından yeni anlayışlarla aydınlatılacak olan alan, hayvanlar arası iletişim çalışmaları, hayvanlara ait yapıtlar, asalaklık ve birlikte yaşam, topluluk ekolojisi ve organizmaların içindeki ve arasındaki tüm etkileşimleri içeren biyolojinin tüm kapsamı olacaktır. Savunularımda olduğu gibi, olabilecek en güçlü davamı ortaya koyacağım ki bu, daha sakıngan olan en küçük beklentilerimden daha coşkulu bir dava anlamına gelmektedir.

Bu büyük umutlar er ya da geç fark edilirse belki de Necker Kúpünden daha az mütevazı bir benzetme affedilebilir. Colin Turnbull (1961), Kenge isimli bir pigme arkadaşını hayatında ilk kez ormanın dışına çıkardı ve birlikte bir dağa tırmandıktan sonra düzlüklerin üzerinden manzaraya baktılar. Kenge, kilometrelerce ötede "tembel tembel otlayan bufalolar gördü. Bana döndü ve "Bunlar hangi böcekler?" diye sordu...Önce anlayamadım ama sonra ormanda görüş alanının çok kısıtlı olduğunu ve boyuta karar verirken uzaklığı otomatik olarak hesaba katmaya büyük bir gereksinim olmadığını fark ettim. Burada, ovanın dışında, Kenge, karşılaştırma yapması için kendisine temel teşkil

edecek isim vereceği bir ağaç olmaksızın, bilmediği kilometrelerce uzunluktaki otlaklara ilk kez bakıyordu...bu böceklerin bufalo olduğunu Kenge'ye söylediğimde kahkahalar attı ve böyle aptalca yalanlar söylemememi istedi..." (s. 227-8).

Dolayısıyla bu kitap bir bütün olarak bir savunudur fakat jüri kuşkucu olduğunda alelacele vardığı sonuca atlayan zavallı bir savunudur. Necker Küpümün ikinci yüzünün, kitabın sonuna yaklaşıp kadar net odağa yerleşme olasılığı azdır. İlk bölümler zemini hazırlar, belirli yanlış anlaşılma tehlikelerinin önüne geçmeye çalışır, Necker Küpünün birinci yüzünü incelemek üzere çeşitli şekillerde parçalara ayırır ve bencil birey yaklaşımının, gerçekten yanlış değilse, neden zorluklara yol açtığını açıklar.

İlk bölümlerin bazılarının belirli kısımları açıkçası geriye dönüktür ve hatta savunma amacıyla yazılmıştır. Önceki bir çalışmaya (Dawkins, 1976a) verilen tepki, bu kitabın popüler olmayan iki "-cilik"i ("genetik belirlenimcilik" ve "uyarlanımcılık") yuyacağına dair gereksiz bir korkuyu ortaya çıkarma olasılığı olduğunu ortaya koymaktadır. Kendim, kitabın yazarı olarak, öncesinde küçük ve anlayışlı bir açıklamayla endişemin kolayca önüne geçebileceken her sayfada "Evet ama..." diye mırıldanmasına neden olan bir kitaptan rahatsız olacağımı kabul ederim. Bölüm 2 ve 3, "evet ama" diye giden ifadenin en azından iki büyük kaynağını daha baştan ortadan kaldırmayı denemektedir.

Bölüm 4, bencil organizmaya karşı kovuşturma davası açar ve Necker Küpünün ikinci özelliğine dair ipucu vermeye başlar. Bölüm 5, doğal seçilimin temel birimi olarak "eşleyici" davasını açıklamaktadır. Bölüm 6, bireysel organizmaya döner ve ne onun, ne de küçük genetik parça dışındaki diğer büyük bir adayın, gerçek eşleyici olarak değerlendirilmeyeceğini ortaya koyar. Dahası bireysel organizma, eşleyiciler için bir "araç" olarak düşünülmelidir. Bölüm 7, araştırma yöntemine ilişkin bir ara söz kısmıdır. Bölüm 8, bencil organizmaya yönelik bazı tuhaf anormallikleri ortaya koyar ve Bölüm 9, bu konuyla devam eder. Bölüm 10, "bireysel uyuma" dair çeşitli kavramları tartışır ve bunların kafa karıştırıcı ve muhtemelen önemsiz olduğu sonucuna varır.

Bölüm 11, 12 ve 13, kitabın kalbini oluşturmaktadır. Bu bölümler yavaş yavaş Necker Küpünün ikinci yüzü olan genişlemiş fenotip düşüncesinin kendisini ortaya koymaktadır. Son olarak Bölüm 14'te, bireysel organizmaya tazelenmiş bir merakla geri dönüyoruz ve sonuç olarak onun yaşamın hiyerarşisinde neden böyle dikkat çekici bir düzey olduğunu soruyoruz.

GENETİK BELİRLENİMCİLİK VE GEN SEÇİLİMCİLİĞİ

Ölümünden uzun yıllar sonra, bitmek bilmeyen dedikodular Adolf Hitler'in canlı olarak görüldüğü ve Güney Amerika ya da Danimarka'da yaşadığı söylentilerini ısrarla sürdürdü ve yıllarca Hitler'e sevgi duymayan şaşırtıcı sayıdaki insan, ancak isteksizce onun ölmüş olduğunu kabul etti (Trevor-Roper, 1972). Birinci Dünya Savaşında, muhtemelen yağın karın unutulmaz etkisi nedeniyle, yüzbinlerce Rus askerinin "çizmelerinde karlarla" İskoçya'ya indiğine dair bir hikâye oldukça yaygındı (Taylor, 1963). Bizim zamanımızda bilgisayarların sürekli olarak ev sahiplerine bir milyon pound değerinde elektrik faturası göndermesi (Evans, 1979) ya da bedavacı zenginlerin pahalı iki arabasını devletin yaptığı sosyal konutların dışına park etmesi gibi efsaneler tanıdık olduğumuz klişelerdir. Sapkınca da olsa, bir bakıma uygunsuz bulmamız *nedeniyle* inanmaya ve bunu çevreye aktarmaya yönelik etkin bir arzu yaratan yalanlar ya da yarı gerçekler vardır.

Bilgisayarlar ve elektronik "çipler," bilgisayar teknolojisi gerçekten korkutucu bir hızla değiştiği için efsane üretme konusunda paylarına düşenden daha fazlasına neden olurlar. "Çiplerin" yalnızca "traktör kullanma" değil "kadınları dölleme" kertesine varıncaya dek insani işlevleri elimizden alacağına dair sağlam kaynakları olan yaşlı bir adam tanıyorum. Daha sonra göstereceğim gibi genler bilgisayarlardan daha büyük efsaneler yaratabilecek kaynaklardır. Bu iki efsanenin, gen ve bilgisayar efsanesinin, bir arada bulunmalarının sonucunu bir düşünün! Önceki kitabımda bazı okurların zihninde istemeden böyle talihsiz sentezleri canlandırdığımı biliyorum. Bunun sonucunda komik bir yanlış anlaşılma ortaya çıktı. Ne mutlu ki bu şekildeki

yanlış anlaşılmalara yaygın değil fakat burada bunları tekrarlamaktan kaçınmaya çalışmak önemlidir ve bu bölümün amacı da işte budur. Genetik belirlenimcilik efsanesinden bahsedecek ve genetik belirlenimcilik olarak talihsiz bir şekilde yanlış anlaşılabilir dili kullanmanın neden gerektiğini açıklayacağım.

Wilson'ın (1978) *On Human Nature* [İnsan Doğası Üzerine] adlı kitabını değerlendiren biri "... her ne kadar Richard Dawkins (*Gen Bencildir...*) gibi "çapkınlığın" nedeni olarak eşeye bağlı genleri önerecek kadar ileri gitmese de, Wilson'a göre erkekler çok eşliliğe, kadınlarsa sadakate genetik olarak yatkındır (Bayanlar, önüne gelenle düşüp kalktığı için eşlerinizi suçlamayın. Bu onların suçu değil çünkü onlar genetik olarak böyle programlanmışlardır). Genetik belirlenimcilik sürekli olarak arka kapıdan içeri sızmaktadır," demektedir (Rose, 1978). Kitabı değerlendiren kişinin yaptığı açık çıkarım, eleştirdiği yazarın evliliğe sadık kalmadığı için suçlanamayacak olan erkekleri geri dönüşümsüz bir şekilde çapkınlığa iten genlerin varlığına inandığıdır. Okurlar bu yazarların "doğa mı yoksa çevre mi" tartışmasının taraftarları olduklarına ya da dahası, erkek şovenist eğilimlere sahip tutucu kalıptımcılar olduklarına ilişkin bir izlenim edinirler.

Gerçektenyse "çapkın erkeklerle" ilgili yazdıklarımın konusu insanlar değildi. Bu, özellikle belirtilmemiş bazı hayvanların basit matematik modeliydi (bir önemi olmamakla birlikte aklımda olan bir kuştı). Bu, açık bir şekilde (aşağıya bakınız) genlere dair bir model değildi, eğer genlerle ilgili olsaydı bunlar cinsiyete bağlı değil cinsiyetle sınırlı olurlardı! Bu, Maynard Smith'inki bağlamında bir "stratejiler" modeliydi (1974). "Çapkınlık" stratejisi, davranış biçimi olarak değil diğeri "sadakat" stratejisi olan iki varsayımsal alternatiften biri olarak önerilmişti. Bu oldukça basit modelin amacı, doğal seçilimin çapkınlık ve sadakat lehine işlediği durumları ortaya koymaktı. Çapkınlığın erkeklerde görülme olasılığının sadakatten daha fazla olduğuna dair bir ön kabul yoktu. Gerçekten de yayımladığım simülasyonun seyri karışık erkek popülasyonunda sadakatin bir miktar daha baskın olması şeklinde sonuçlandı (Dawkins,

1976a, s. 165, Schuster ve Sigmunt 1981'e bakınız). Rose'un görüşlerinde yalnızca bir yanlış anlaşılma yoktu, çok sayıda yanlış yanlış anlama söz konusuydu. Yanlış anlamaya yönelik mantıksız bir heves mevcuttu. Bu durum karla kaplanmış Rus çizmelerinin, erkeğin rolünü gasp edecek, traktör sürme işine el koyacak küçük siyah mikroçiplerin damgasını taşımaktaydı. Güçlü bir efsanenin, bu durumda büyük gen efsanesinin, bir dışavurumuydu.

Gen efsanesi, Rose'un, kadınların eşlerini önüne gelenle yatması konusunda suçlamamasına yönelik küçük şakasından özetlenmektedir. Bu, "genetik belirlenimcilik" efsanesidir. Sonuç olarak Rose'a göre genetik belirlenimcilik, geri dönüşümsüz kaçınılmazlığın tüm felsefi anlamıyla belirlenimciliktir. Rose, X'ten sorumlu bir genin varlığının X'ten kaçınılamayacağı anlamına geldiğini varsaymaktadır. "Genetik belirlenimciliğin" bir başka eleştirisinde Gould (1978, s. 238), "Eğer olduğumuz şey olmak üzere programlandıysak, bu özellikler kaçınılmazdır. Bunları en iyi ihtimalle yönlendirebiliriz fakat irade, eğitim ya da kültürle değiştiremeyiz," demektedir.

Belirlenimci bakış açısının geçerliliği ve ayrıca bir kişinin eylemlerinin ahlaki sorumluluğuyla ilişkisi, geçtiğimiz yüzlerce yıl boyunca felsefeciler ve teologlar tarafından tartışılmıştır ve kuşkusuz daha yüzlerce yıl boyunca tartışılacaktır. Tüm eylemlerimizin fiziksel ve maddeci bir temeli olduğuna inandıkları için Rose ve Gould'un belirlenimci olduklarından kuşkulaniyorum. Ben de onlar gibiyim. Ayrıca muhtemelen üçümüz de insan sinir sisteminin, uygulamada belirlenimciliği unutabileceğimiz ve özgür iradeye sahipmişiz gibi davranacağımız kadar karmaşık olduğu konusunda aynı fikirdeyiz. Sinir hücreleri, özünde belirsiz olan fiziksel olayların eşleyicileri olabilir. İşaret etmek istediğim tek nokta, belirlenimcilik konusunda hangi bakış açısına sahip olursak olalım, "genetik" kelimesinin eklenmesi herhangi bir farklılığa sebep olmayacaktır. Eğer tam bir belirlenimciyseniz tüm eylemlerinizin geçmişte fiziksel nedenler tarafından önceden belirlendiğine inanacaksınız. Ayrıca cinsel sadakatsizliğiniz nedeniyle sorumlu tutulmayacağınıza inana-

bilir ya da inanmayabilirsiniz. Fakat öyle olsa bile bu fiziksel nedenlerin bazılarının *genetik* olup olmaması ne gibi bir fark yaratabilir ki? Genetik belirleyiciler neden “çevresel” belirleyicilerden daha kaçınılmaz ya da suç aklayıcı olarak görülmektedirler?

Çevresel nedenlerle karşılaştırıldığında, genlerin bir şekilde süper belirleyici olduğuna dair inanç, sıra dışı inatçı bir efsanedir ve gerçek duygusal sıkıntılar doğurabilir. Bunun, 1978 yılında yapılan American Association for the Advancement of Science [Amerikan Bilim Gelişim Topluluğu] toplantısının soru-cevap kısmında aklımı sarsıcı bir şekilde başıma gelene kadar çok az farkındaydım. Genç bir kadın, seçkin bir “sosyobiolog” olan konuşmacıya insan psikolojisinde genetik cinsiyet farklılıklarına ilişkin bir kanıt olup olmadığını sordu. Sorunun sorulmasının yarattığı duyguyla öyle afallamıştım ki konuşmacının yanıtını doğru dürüst duyamadım. Kadın duyacağı yanıtla ilişkin büyük bir beklenti içinde gibiydi ve neredeyse gözyaşlarına boğulmuştu. Bir süre devam eden hakiki ve masum bir kafa karışıklığından sonra gelen açıklama beni çarptı. Biri ya da bir şey, bu kesinlikle saygın sosyobiolog değildi, genetik belirlemenin her zaman geçerli olduğunu düşünmesine yol açacak şekilde kadını yanılttı. Sorusuna verilecek bir “evet” yanıtının, eğer doğruysa, onu bir kadın birey olarak kadınsı meşgalelerle dolu bir yaşam mahkûm edeceğine, çocuk bakımına ve mutfak lavabosuna zincirleyeceğine ciddi biçimde inanıyordu. Fakat kadın, eğer şu güçlü Kalvinci anlamda bir belirlenimciyse, söz konusu nedensel etkenler genetik de olsa “çevresel” de olsa eşit ölçüde rahatsızlık duymalıydı.

Bir şeyin başka bir şeyi belirlediğini söylemek ne anlama gelir? Felsefeciler, muhtemelen gerekçesiyle birlikte, nedensellik kavramına çok fazla anlam yüklemektedirler. Fakat çalışan bir biyolog için nedensellik oldukça basit bir istatistiksel kavramdır. Her ne kadar büyük olasılıkla öyle olduğuna hükmedilecekse de, gözlemlenen belirli bir C olayının belirli bir R sonucuna neden olduğunu işleyiş olarak asla gösteremeyeceğiz. Uygulamada biyologların yaptığı şey *istatistiksel* olarak R sınıfı olay-

ların güvenilir bir şekilde C sınıfındaki olayları izlediğini ortaya koymaktır. Böyle yapmak için iki sınıftaki olayların eşleşmiş mayısız örneğine ihtiyaç duyarlar: tek bir hikâye yetmez.

R olaylarının görece sabit bir zaman aralığından sonra güvenilir bir şekilde C olaylarını takip ettiğine dair gözlem yalnızca C olaylarının R olaylarına neden olduğu varsayımını sağlar. C olayları bir gözlemci tarafından basitçe not alınmak yerine ancak *deney yapan kimse* tarafından meydana getiriliyor ve yine güvenilir bir biçimde R olayları tarafından takip ediliyor. Bu varsayım, istatistiksel yöntemin sınırları içinde, doğrulanır. Her C'nin bir R ile takip edilmesi ya da her R'den önce bir C gelmesi gerekli değildir. (Kim "sigara akciğer kanserine neden olmaz çünkü sigara içmediği halde kanserden ölen ve çok sigara içtiği halde doksanlarında olmasına karşın hâlâ sağlıklı olan insanlar biliyorum" gibi savlarla uğraşmak zorunda kalmadı?) İstatistiksel yöntemler, elde ettiğimiz sonuçların nedensel bir ilişkiye işaret edip etmediğini değerlendirmemize yardımcı olmak üzere tasarlanırlar.

Öyleyse Y kromozomuna sahip olmanın, diyelim müzik yeteneği ya da örgü örmeye ilgi duyma üzerine nedensel bir etkiye sahip olduğu doğru olsaydı bu ne anlama gelirdi? Bu, belirli bir popülasyonda bulunan ve belirli bir çevrede yaşayan bir bireyin cinsiyeti hakkında bilgi sahibi olan bir gözlemcinin, bu bireyin müzik yeteneği hakkında, söz konusu bireyin cinsiyeti hakkında bilgisi olmayan bir gözlemciye göre istatistiksel olarak daha doğru tahmin yapacağı anlamına gelir. Vurgu "istatistiksel olarak" ifadesi üzerindedir ve gelin emin olmak için "bir şeyler daha" ekleyelim. Gözlemcinin cinsiyete dayalı tahminini gözden geçirmesine ve hatta geri çevirmesine yol açacak, diyelim söz konusu kişinin eğitimi ya da yetiştirilme biçimi gibi, bazı ilave bilgiler gözlemciye verilebilir. Eğer kadınların örgü örmekten hoşlanma olasılığı istatistiksel olarak erkeklerden fazlaysa, bu, ne tüm kadınların örgü örmekten hoşlandığı ne de büyük çoğunluğun bunu yaptığı anlamına gelir.

Bu aynı zamanda, kadınların örgü örmekten hoşlanmasının nedeninin toplumun onları örgü örmekten hoşlanmak üzere ye-

tiştirdiği görüşüyle tam olarak uyumludur. Eğer toplum penisi olmayan çocukları örgü örecekle ve bebeklerle oynayacak şekilde, penisi olanları ise silahlar ve oyuncak askerlerle oynayacak şekilde sistematik olarak eğitiyorsa erkek ve kadınların tercihinde ortaya çıkan farklılıklar kesinlikle genetik olarak belirlenmiş farklılıklardır! Bu insanların kaderi toplumsal gelenekler kanalıyla penise sahip olma ya da olmama ölçütüne göre belirlenmiştir ve bu belirlenim (normal bir çevrede, ustaca yapılmış estetik ameliyat ya da hormon tedavisi olmaksızın) cinsiyet kromozomlarıyla sağlanmıştır.

Açıktır ki, bu düşünce üzerine, deneysel olarak bebeklerle oynayan erkek çocuklar ve silahlarla oynayan kız çocuklar yetiştirseydik normal tercihlerin kolayca ters yönde olmasını beklerdik. Kızların *hâlâ* bebekleri erkeklerinse *hâlâ* silahları tercih ettiği bir sonuç ortaya çıksaydı bu ilginç bir deney olurdu. Böyle olsaydı, deney sonucu bize, *belirli* bir çevre değişikliği söz konusu olsa da, genetik farklılığın değişmez kararlılığı hakkında bir şeyler anlatırdı. Fakat tüm genetik nedenler belirli türdeki bir çevre içinde işlemek durumundadır. Bir genetik cinsiyet farklılığı kendisini cinsiyete dayalı eğitim sistemi aracılığıyla hissettiriyorsa o *hâlâ* bir genetik farklılıktır. Bu farklılık kendisini eğitim sistemindeki değişikliklerin bir etkiye yol açmadığı bir başka aracılıkla hissettiriyorsa bu, ilkesel olarak, öncekinden daha az ya da daha çok bir genetik farklılık değildir, eğitime duyarlı bir durumdur: bazı başka çevresel değişikliklerin onu *gerçekten* etkilemiş olduğunun saptanacağına kuşku yoktur.

İnsanın psikolojik özellikleri neredeyse psikologların ölçebildiği kadar çok boyutta çeşitlilik göstermektedir. Uygulamada zor olsa da (Kempthorne, 1978) ilkesel olarak bu çeşitliliği yaş, boy, eğitim yılı, pek çok farklı yolla sınıflandırılmış eğitim tipi, kardeş sayısı, doğum sırası, annenin gözlerinin rengi, babanın nal çakma yeteneği ve elbette cinsiyet kromozomları gibi nedensel faktörler arasında kısımlara ayırabiliriz. Aynı zamanda bu etkenler arasındaki iki yönlü ve çok yönlü etkileşimleri inceleyebiliriz. Mevcut amaçlar söz konusu olduğunda vurgulanması gereken nokta, açıklamaya çalıştığımız çeşitliliğin karmaşık

Genetikte etkileşen pek çok nedeni olacaktır. Şüphesiz genetik çeşitlilik, gözlemlenen popülasyonlarda çoğu fenotipik çeşitliliğin önemli bir nedenidir fakat onun etkisi diğer nedenlerle güçsüzleştirilmiş, değiştirilmiş, artırılmış ya da geri döndürülmüş olabilir. Genler diğer genlerin ve çevrenin etkilerini değiştirebilir. İç ve dış çevresel olaylar genlerin ve diğer çevresel olayların etkilerini değiştirebilir.

İnsanlar, "çevrenin" insan gelişimi üzerine olan etkisinin de-ğışebileceğini kabul etmekte biraz zorlanıyormuş gibi görün-üyor. Bir çocuk kötü bir matematik eğitimi almışsa, ortaya çıkan eksikliğin bir sonraki yıl daha iyi bir eğitimle telafi edilebileceği kabul edilir. Fakat çocuğun matematik konusundaki eksik-liğinin genetik temelli olabileceğine dair herhangi bir önerinin kederle karşılanma ihtimali yüksektir. Eğer sorun genlerdeyse "bu yazılıdır," kaderi "belirlenmiştir" ve hiçbir şey yapılamaz. Çocuğa matematik öğretmekten vazgeçebilirsiniz. Bu neredeyse astrolojik zırvalıklar gibi kötü bir palavra. Genetik ve çevresel nedenler ilkesel olarak birbirinden farklı değildir. Her iki ne- denin de bazı etkilerini geri döndürmek zor olabilir. Bazılarını geri döndürmek genellikle zordur fakat doğru bir etken uygula- nırsa kolaylaşabilir. Önemli olan nokta, genetik etkilerin çevre- sel etkilerden daha geri dönüşsüz olduğunu beklemenin genel bir sebebi olmadığıdır.

Genler bu kötü ve önüne gelen her şeyi yıkan bir güce sa- hip olma ününü neden hak etmiştir? Benzer bir öcüyü, örne- ğin anaokulu eğitimi ya da kiliseye hazırlık okulları için neden üretmiyoruz? Genler neden etkileri bakımından televizyondan, rahibelerden ya da kitaplardan daha değişmez ve kaçınılmaz olarak düşünülür? Eşlerinizi önüne gelenle düşüp kalktığı için suçlamayınız bayanlar. Bu onların hatası değil, pornografik ya- zın tarafından tahrik ediliyorlar! Sözümona Cizvit övüntüsü olan "Çocuğun ilk yedi yılını bana verin ben de size bir adam ve- reyim" deyişi, içinde bir gerçeği barındırıyor olabilir. Eğitimsel ya da diğer kültürel etkiler, bazı durumlarda, genler ve popüler olarak sanıldığı gibi "yıldızlar" kadar değiştirilemez ve geri dö- nüşsüz nitelikte olabilir.

Sanıyorum genlerin belirlenimci öcüler olmasının kısmi nedeni, kazanılmış özelliklerin kalıtılmadığına ilişkin iyi bilinen gerçeğin getirdiği kafa karışıklığıdır. Bu yüz yıldan önce, bireyin hayatı boyunca yaşadığı deneyimlerin ve diğer kazanımlarının bir şekilde kalıtılan maddeye geçtiğine ve bunun da çocuklara aktarıldığı inancı geniş kabul görüyordu. Bu inancın terk edilmesi, onun yerini Weismann'ın germ plazmanın sürekliliği ve onun moleküler eşleniği olan "merkezi kuralın" (santral dogma) alması modern biyolojinin büyük başarılarından biridir. Eğer kendimizi Weismanncı ortodoksinin sonuçlarına kaptırsaydık genlere ilişkin gerçekten de önüne gelen her şeyi yıkan ve değiştirilemez bir şeyler söz konusu olurdu. Genler, birbirinin yerini alan ölümlü bedenlerin biçimini ve davranışlarını belirleyerek nesiller boyu devamlılıklarını sürdürürler fakat nadir görülen ve özgün olmayan mutasyon yapıcı etkilerin dışında, bu bedenlerin deneyimlerinden ya da çevrelerinden asla etkilenmezler. Bende bulunan genler büyükbaba ve büyükannemden bana gelmiştir: ebeveynlerim aracılığıyla doğrudan bana geçmişlerdir ve ebeveynlerimin eriştiği, edindiği, öğrendiği ya da deneyimlediği hiçbir şey bana geçerken bu genler üzerinde herhangi bir etkiye neden olmamıştır. Belki de burada küçük bir kötülük söz konusu olabilir. Fakat genler nesiller boyu devamlılığını sürdürürken değişmez ve yolundan sapmaz olsa da aktarıldıkları bedenler üzerindeki fenotipik etkilerinin doğası hiçbir şekilde değişmez ve yolundan sapmaz nitelikte değildir. Eğer ben bir *G* geni bakımından homozigotsam, mutasyondan başka hiçbir şey *G*'yi tüm çocuklarıma aktarmamı engelleyemez. Değiştirilemez olan çok şey söz konusu. Benim ya da çocuklarımin normalde *G*'ye sahip olmayla ilişkili fenotipi gösterip göstermeyecekleri çok büyük oranda nasıl yetiştirildiğimize, nasıl beslendiğimiz ya da eğitildiğimize ve başka hangi genlere sahip olduğumuza bağlıdır. Dolayısıyla genlerin sahip olduğu iki etkiden –kendi kopyalarını üretmek ve fenotipi etkilemek– ilki, düşük olasılıktaki mutasyonların dışında, değişmez niteliktedir. İkincisiyse oldukça değişebilir niteliktedir. Sanıyorum evrim ve gelişim arasındaki bir kafa karışıklığı genetik belirlenimcilik efsanesinin ortaya çıkmasından kısmen sorumludur.

Fakat meseleyi karmaşıklaştıran başka bir efsane daha var ve bu bölümün başında bundan bahsetmiştim. Bilgisayar efsanesi, çağdaş zihinlerde gen efsanesi kadar kök salmış bir efsanedir. Alıntı yaptığım "program" kelimesini içeren iki paragrafta dikkat edin. Rose rastgele cinsel ilişkiye giren erkekleri genetik olarak *programlandıkları* için dalga geçerek aklıyordu. Gould, olduğumuz şeye *programlanmışsak* bu özelliklerin kaçınılmaz olduğunu söylemektedir. Normalde programlanmış kelimesini söylem özgürlüğünün karşı-tezine, düşüncesizce değişmezliğe işaret etmek için kullanırız. Bilgisayarlar ve "robotlar" bilindiği üzere, sahip oldukları ün gereği, değişmezdir ve sonuç çok saçına da olsa verilen emirleri harfiyen yerine getirirler. Başka neden herkesin arkadaşının arkadaşının kuzeninin tanıdıklarının almaya devam ettiği şu meşhur milyon poundluk faturaları gönderdinler ki? Büyük bilgisayar efsanesini ve büyük gen efsanesini unutmuş olmasaydım gen yığılmasıyla ilgili olarak "devasa hantal robotların içinde..." yazdığımda ve kendimiz hakkında "sağkalım makineleri; genler olarak bilinen bencil molekülleri korumaya kör bir şekilde programlanış robot araçlar" (Dawkins, 1976a) diye yazdığımda daha dikkatli olurum. Bu cümleler muzafer bir edayla alıntılanmıştır ve ikincil ve hatta üçüncül kaynaklardan bağnaz genetik belirlenimciliğe örnekler olarak tekrar alıntılanmıştır (örn. "Nabi," 1981). Robotik dili kullandığım için özür dilemiyorum. Hiç tereddüt etmeden onu yine kullanırım. Fakat şimdi daha fazla açıklama yapmak gerektiğini fark ediyorum.

13 yıllık öğretim deneyiminden sonra "bencil gen sağkalım aygıtıyla" ilgili temel sorunun, doğal seçilime bakış biçiminin belirli bir yanlış anlama tehlikesi içermesi olduğunu biliyorum. Kendi sağ kalımından nasıl en iyi şekilde emin olunacağını toparlayan akıllı gen benzetmesi (Hamilton, 1972) güçlü ve aydınlatıcıdır. Fakat coşkuya kapılmak ve varsayımsal genlerin kendi "stratejilerini" planlarken onlara bilişsel bir akıl ve öngörü atfetmek kolaydır. Akraba seçilimine ilişkin on iki yanlış anlamanın en azından üçü (Dawkins, 1979a) doğrudan bu temel hataya dayandırılabilir. Biyolog olmayan kimseler, birçok kez,

genlere öngörü atfederek bana grup seçiliminin bir biçimini haklı göstermeye çalıştı: "Bir genin uzun vadeli çıkarı, türlerin sürekli varoluşunu gerektirir. Öyleyse kısa vadeli bireysel üreme başarısı pahasına bile olsa uyarlanımların türlerin soyunun tükenmesini engellemesini beklemez misiniz?" Otomasyon ve robotik dilini ve genetik programlamaya atıfla "körlemesine" kelimesini kullanmam işte bunun gibi hataları önleme girişimim sırasında olmuştu. Fakat kuşkusuz kör olan genlerdir, programladıkları hayvanlar değil. Sinir sistemi, tıpkı insan yapımı bilgisayarlar gibi, akıl ve öngörü sergilemek üzere yeterince karmaşık olabilir.

Symons (1979) bilgisayar efsanesini şöyle açıklığa kavuşturmuştu:

Dawkins'in ("robot" ve "körlemesine" gibi kelimeleri kullanarak), evrim teorisinin belirlenimcilik lehinde olduğuna ilişkin çıkarımının tamamıyla temelsiz olduğunu vurgulamak isterim... Bir robot zihinsiz bir otomattır. Belki de bazı hayvanlar robottur (bunu bilmenin bir yolu yok); fakat Dawkins *bazı* hayvanlardan bahsetmiyor, tüm hayvanlardan, mevcut durumda özellikle insanlardan bahsediyor. Şimdi, Stebbing'i açıklamak için, "robot," "düşünen varlığın" zıddı olabilir ya da mekanik biçimde davranan bir kişiden mecazen bahsetmek için kullanılabilir fakat "robot" sözcüğüne, tüm canlıların robot olduğunu söylemenin mantıklı olduğu anlamını veren ortak bir dil kullanımı yoktur [s. 41].

Symons'ın açıkladığı Stebbing'den alınan cümlelerin işaret ettiği X olmayan bazı şeyler olmadığı müddetçe X kullanışsız bir kelimedir yargısı mantıklıdır. Her şey bir robotsa robot kelimesi işe yarar hiçbir anlam ifade etmez. Fakat robot kelimesi başka çağrışımlara da sahiptir ve katı değişmezlik benim düşündüğüm çağrışım değildi. Bir robot programlanmış bir makinedir ve programlamaya ilişkin önemli bir nokta, programlamanın davranışın işleyişinin kendisinden farklı olması ve davranıştan daha önce yapılmış olmasıdır. Bir bilgisayar, kareköklerini hesaplama ya da satranç oynama davranışını gerçekleştirmek üzere programlanır. Satranç oynayan bir bilgisayar ile onu

programlayan kişi arasındaki ilişki açık değildir ve yanlış anlaşılmaya uygundur. Programcının oyun sürecini izlediği ve bilgisayara her hareket için talimat verdiği düşünülebilir. Bununla birlikte programlama, aslında oyun başlamadan önce bitmiştir. Programcı beklenmedik durumları öngörmeye çalışır ve büyük karmaşıklıkta koşullu talimatları oluşturur fakat bir kez oyun başladıktan sonra herhangi bir şeye karışmaz. Oyun sırasında bilgisayara yeni bir ipucu vermesine izin verilmez. Eğer ipucu verseydi o zaman programlayan değil oynayan olurdu ve turnuvalardan atılırdı. Symons'ın eleştirdiği çalışmada, genlerin davranışın yapılmasına müdahale etmesi anlamında davranışları doğrudan kontrol etmediğini açıklamak için bilgisayar satrancı benzetmesini bol bol kullanmıştım. Genler, davranışı, yalnızca makinenin eylemden önce programlanmasında olduğu biçimde kontrol edebilirler. Robot kelimesiyle kastetmek istediğim zihinsiz bir değişmezlik değil işte bu çağrışımdı.

Zihinsiz değişmezlik çağrışımına gelince, bu, otomasyonun ve deniz motorunun kam sisteminin zirvede olduğu ve Kipling'in "McAndrew İlahisi'ni" yazdığı günlerde doğru olabilirdi:

Kuplör flanşından mil rehberine kadar senin elini görüyorum
Tanrım
Piston kolunun uzun adımımda kader
John Calvin de aynısını taklit etmiş olabilir—

Fakat bu 1893'teydi ve o zaman buharın altın çağıydı. Şimdi elektroniğin altın çağındayız. Makinelerde katı değişmezlik söz konusu olmuşsa –kabul ediyorum ki oldu– şimdi bunu unutturmanın en uygun zamanıdır. Bilgisayar programları artık Uluslararası Ustalık standartlarında satranç oynamak (Levy, 1978), doğru, karmaşık ve kurallı İngilizce konuşmak ve akıl yürütmek (Winograd, 1972), matematik teoremlerine ilişkin şık ve estetik olarak tatmin edici yeni kanıtlar üretmek (Hofstadter, 1979), beste yapmak ve hastalık teşhis etmek üzere yazılıyorlar ve bu alandaki ilerleme hızı hiç yavaşlama eğilimi göstermiyor (Evans, 1979). Yapay zekâ olarak bilinen gelişkin programlama alanı, hep hareketli ve kendinden emin bir durumda (Boden,

1977). Bu alanda çalışan bazıları önümüzdeki 10 yıl içinde satrançta en iyi olan Büyük Ustayı yenmeleri konusunda bilgisayar programlarına karşı iddiaya girecek. "Robot," bir gün, popüler söylemdeki aptalca sabit, sarsak uzuvlu zombi olmaktan değişkenliğin ve hızlı zekânın sembolü olmaya geçecektir.

Alıntı yaptığım paragrafta biraz aceleci davrandım. Onu yazdığım da tam da gelişkin yapay zekâ programlamasıyla ilgili ufuk açıcı ve akıllara durgunluk veren bir konferanstan dönüyordum. Coşkumun etkisiyle, gerçekten ve masumca, robotların esneklikten nasibini almamış aptallar olduğu yönündeki algıyı unuttum. Bilgim dahilinde olmadan, *Gen Bencildir* kitabımın Almanca baskısının kapağında, gen kelimesinden süzülen iplere bağlanmış bir insan kuklası gösterildiği ve Fransa basımında sırtlarında saat kurma kolları olan melon şapkalı adamlar bulunduğu için özür dilemeliyim. Her iki görsel de söylemek istemediğim şeyi içermekteydi.

Dolayısıyla Symons'a verilecek yanıt, söylediğimi düşündüğü şeyi eleştirmekte kuşkusuz haklı olduğudur fakat elbette düşündüğü şeyi söylemiyordum (Ridley, 1980a). Orijinal yanlış anlaşılma için kısmen suçlanacak kişinin ben olduğuma kuşku yok fakat şimdi yalnızca ortak kullanımdan kaynaklanan önyargıları bir kenara bırakmayı ("...insanların çoğu bilgisayarları en küçük ölçekte bile anlamıyor" –Weizenbaum, 1976, s. 9) ve gidip robotik ve bilgisayar zekâsıyla ilgili göz kamaştırıcı çağdaş yazını okumayı önerebilirim (örn. Boden, 1977; Evans, 1979; Hofstadter, 1979).

Bir kez daha, kuşkusuz felsefeciler, yapay olarak zeki biçimde davranmaya programlanan bilgisayarların nihai olarak belirlenmişliği konusunda tartışabilirler fakat bu düzeyde bir felsefeye varırsak, pek çok kimse insan zekâsı için de aynı savı ileri sürebilir (Turing, 1950). Beyin bir bilgisayar mıdır ve eğitim bir programlama biçimi midir diye sorarlar. Beyni, kimi bakımlardan, programlanmış sibernetik bir makine eşdeğeri olarak ele *almadan*, insan beynine, insani duygulanımlara, hislere ve açıkça görülen özgür iradeye ilişkin doğaüstü olmayan bir açıklama sunmak zordur. Astronom Sir Fred Hoyle (1964), herhangi

bir evrimcinin sinir sistemiyle ilgili ne düşünmesi gerektiğini bana göre oldukça canlı biçimde şöyle ifade etmiştir:

Geri dönüp [evrime] baktığımda, kimyanın elektroniğin yolunu aşamalı bir şekilde açma biçimi beni çok etkiliyor. İlk canlıları, özellikleri bakımından tamamen kimyasal yapılar olarak tanımlamak mantıksız değil. Her ne kadar elektrokimyasal süreçler bitkilerde önemli olsa da bilgi işleme anlamında düzenlenmiş elektronik bitki dünyasına girmez ya da orada işlemez. Fakat hareket edip duran bir varlığa sahip olur olmaz ilkel elektronik önem kazanmaya başlar... Düşük organizasyonlu canlılardaki ilk elektronik sistemler temelde mantık olarak sonar ya da radarlara benzeyen yönlendirme sistemleriydi. Daha gelişkin hayvanlara geçtiğimizde elektronik sistemlerin yalnızca yönlendirme için değil hayvanı yiyeceğe doğru götürme için kullanıldığını görürüz...

Bu durum, yapacağı iş bir başka füzenin önünü kesmek ve yok etmek olan güdümlü bir füzenin durumuna benziyor. Çağdaş dünyamızda saldırı ve savunma yöntemsel olarak nasıl daha gizli hale geliyorsa bu hayvanlar için de böyleydi. Artan gizlilikle beraber daha iyi elektronik sistemler gerekli olmaya başladı. Doğada olan şey de çağdaş askeri uygulamalarda görülen gelişimle oldukça paralellik gösterir...Bunu akli başa getiren bir düşünce olarak görüyorum fakat ormandaki dişini tırnağına takarak mümkün olan varoluş söz konusu olduğunda entelektüel niteliklerimizi taşımamalı, evrenin yapısını sorgulamamalı ya da Beethoven'ın bir senfonisinden keyif almamalıyız...Bu biçimde bakıldığında kimi zaman sorulan "bilgisayarlar düşünebilir mi?" sorusu ironik oluyor. Burada kuşkusuz kendi yaptığımız bilgisayarların organik olmayan malzemelerden yapıldığını kastediyorum. Böyle bir soruyu soranlar kendilerini ne sanıyorlar? Bunlar sadece bilgisayar, fakat çok daha karmaşıklarını yapmayı öğreneceğiz. İnsan yapımı bilgisayarlarımızın geçmişi yirmi ya da otuz yıllıkken bizlerin yüzlerce milyon yıl süren bir evrimin ürünleri olduğunu unutmayalım [s. 24-26].

Her ne kadar bunun alternatiflerinin dini açıklamalar olacağına inansam da başkaları bu sonuca katılmayabilir. Tartışmanın sonucu her ne olursa olsun, genlere ve bu bölümün temel konusuna dönmek için belirlenimcilik mi yoksa özgür irade mi meselesi, çevresel belirleyicilerden çok, nedensel aktörler ola-

rak *genleri* düşünüp düşünmemenize dayanarak şu ya da bu şekilde etkilenmeyecektir.

Fakat mazur görülebilecek bir şekilde ateş olmayan yerden duman çıkmayacağı söylenecektir. İşlevsel davranış bilimciler ve "sosyobiyologlar," genetik belirlenimcilikle aynı yolun yolcusu olmayı hak edecek bir şeyler söylemiş olmalılar. Eğer bu tamamen bir yanlış anlaşılmaysa bunun iyi bir açıklaması olmalıdır çünkü çok yaygın olan yanlış anlaşılmalar, kötü bir müttefiklik halindeki gen efsanesi ve bilgisayar efsanesi kadar güçlü olan kültürel efsanelerle kışkırtılmış olsa bile nedensiz yere ortaya çıkmaz. Kendi adıma konuşursam sanırım bunun nedenini biliyorum. Bu ilginç bir neden ve bu bölümün geri kalanının konusu bu olacak. Yanlış anlaşılma, oldukça farklı bir konu olan doğal seçilim hakkındaki konuşma biçimimizden kaynaklanmaktadır. Evrim hakkında konuşma biçimlerinden biri olan gen seçilimciliği, gelişimle ilgili bir bakış açısı olan genetik belirlenimcilikle karıştırılır. Benim gibi insanlar sürekli olarak genlerin şunun ya da bunun *için* olduğunu ileri sürerler. Böylece genlerle ve "genetik olarak programlanmış davranışlarla" ilgili takıntılarımız olduğu düşüncesini uyandırırız. Bunu genlerin Kalvinci belirlenimciliğe ilişkin popüler efsaneyle ve Disneyland'deki kuklaları hareket ettirmede görülen "programlanmış" davranışlarla birlikte ele alalım. Bizim genetik belirlenimci olarak suçlanmamıza ilişkin bir merak söz konusu oldu mu?

Öyleyse işlevsel davranış bilimciler, genlerden neden bu kadar çok bahsediyorlar? Çünkü bizler doğal seçilimle ilgileniyoruz ve doğal seçilim, genlerin sağkalımındaki farklılaşmadır. Eğer davranış örüntülerinin doğal seçilimle evrimleşme *olasılığı* üzerine çok fazla tartışıyorsak bu davranış örüntüsünü ortaya çıkaracak eğilim ya da kapasiteyle ilişkili genetik çeşitliliği ortaya koymalıyız. Bu, belirli bir davranış örüntüsü için mutlaka böyle bir genetik çeşitlilik olduğunu söylediğimiz anlamına gelmiyor. Ancak davranış örüntüsünü Darwinci bir uyarlanım olarak ele alırsak ancak o zaman geçmişte genetik bir çeşitliliğin olduğunu söyleyebiliriz. Kuşkusuz davranış örüntüsü Dar-

wıncı bir uyarlanım olmayabilir bu durumda söz konusu sav bu duruma uygulanamaz.

Yeri gelmişken Gould ve Lewontin (1979), yakın bir zaman önce, Darwin'in kendi düşüncesinin çoğulcu karakterinden onaylayarak bahsettiği için Darwinci uyarlanım kavramını, "doğal seçilimle meydana gelen uyarlanım" ile aynı anlamda kullanışımı belirtmeliyim. Gerçekten de özellikle hayatının sonuna doğru Darwin'in, çoğulculuğa taviz vermek için, bugün hatalı olduğunu görebileceğimiz eleştirilere göre hareket ettiği doğrudur: Darwin doğal seçilimi evrimin tek itici gücü olarak görmeli. Tarihçi R. M. Young'ın (1971) alaylı bir şekilde söylediği gibi "... altıncı basımda kitaba yanlış bir başlık verilmişti ve doğrudur, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection and All Sorts of Other Things* [Türlerin Doğal Seçilim ve Diğer Her Türü Şey Aracılığıyla Kökeni] olmalıydı." Dolayısıyla "Darwin devrimi" ifadesini "doğal seçilimle evrimleşmeyle" aynı anlama gelecek şekilde kullanmak doğru değildir. Fakat Darwinci uyarlanım başka bir konudur. Uyarlanım, rastgele sürüklenme ya da doğal seçilimin dışında bildiğimiz diğer herhangi gerçekçi bir evrimsel güçle ortaya çıkarılamaz. Darwin'in çoğulculuğunun kısa bir süre için, ilkesel olarak, uyarlanıma yol açabilecek bir başka itici gücü kabul ettiği doğrudur, fakat bu itici güç, Darwin'e değil ayrılmaz bir biçimde Lamarck'ın adına bağlıydı. Mantıklı düşünüldüğünde "Darwinci uyarlanım" doğal seçilimin ortaya çıkardığı uyarlanımdan başka bir anlama gelemez ve ben de bu kavramı bu anlamda kullanacağım. Bu kitapta başka pek çok yerde (örn. Bölüm 3 ve 6), genel olarak evrim ile özel olarak uyarlanımsal evrim arasına bir çizgi çekerek mevcut tartışmaları çözümleyeceğiz. Örneğin nötral mutasyonların sabitlenmesi evrim olarak değerlendirilebilir fakat bu uyarlanımsal evrim değildir. Eğer gen değişimleriyle ilgilenen bir moleküler genetikçi ya da temel eğilimlerle ilgilenen bir paleontolog, uyarlanımla ilgilenen bir çevrebilimciyle tartışarsa, her biri evrimin geldiği anlamın belirli bir özelliğini vurgulayacakları için bu kişilerin kendilerini birbirleriyle çelişir durumda bulma olasılıkları yüksektir.

"Uyum, yabancı düşmanlığı ve saldırganlık genleri, var olduklarına dair bir kanıt olduğu için değil teori için gerekli olmaları nedeniyle, sadece insanlara yönelik olarak, ileri sürülmüştür." (Lewontin, 1979b). Bu, E. O. Wilson'ın çok da şiddetli olmayan makul bir eleştirisidir. Talihsiz olabilecek olası politik yankılarından ayrı olarak yabancı düşmanlığının ya da herhangi başka bir özelliğin olası Darwinci sağkalım değeri hakkında dikkatli bir şekilde yorum yapmada bir yanlışlık yoktur. Ne kadar dikkatlice olursa olsun çeşitliliği için genetik bir temel önermedikçe herhangi bir şeyin sağkalım değeri hakkında yorum yapmaya başlayamazsınız. Kuşkusuz yabancı düşmanlığı genetik bir çeşitlilik göstermez ve bunda Darwin'ci uyarlanım söz konusu olmaz fakat genetik bir temel ileri sürmedikçe, burada Darwinci bir uyarlanım olasılığını tartışamayız bile. Başkaları gibi Lewontin de bu noktayı vurgulamıştır: "Bir özelliğin doğal seçilimle evrimleşmesi için, böyle bir özellik için popülasyonda genetik çeşitlilik bulunması gerekir." (Lewontin, 1979b). X özelliği için "popülasyondaki genetik varyasyon," tam da kısaca X geni hakkında konuştuğumuzda kastettiğimiz şeydir.

Yabancı düşmanlığı tartışmalı bir durum. Öyleyse kimsenin Darwinci uyarlanım olarak ele almaktan korkmayacağı bir davranış örüntüsü düşünelim. Karınca aslanlarında görülen çukur kazma davranışı açıkça bir av yakalama uyarlanımıdır. Karınca aslanları dünya dışından gelmiş gibi bir görünüme ve davranışa sahip larvaları olan Sinir kanatlılar (Neuroptera) takımına ait böceklerdir. Yumuşak kumlarda karıncaları ve yürüyen diğer böcekleri tuzağa düşüren çukurlar kazan ve "otur ve bekle" biçiminde avlanan avcılardır. Çukur, av bir kere içine düştüğünde tırmanamayacağı kadar dik kenarlara sahip neredeyse mükemmel bir koni şeklindedir. Karınca aslanı, düşen herhangi bir şeyin üzerine tıpkı Jaws filmindeki gibi atladığı çukurun tabanında, kumların altında oturur.

Çukur kazma, karmaşık bir davranış örüntüsüdür. Zaman ve enerji gerektirir ve uyarlanım olarak tanımlanmak için gereken tüm zorlu ölçütleri sağlar. (Williams, 1966; Curio, 1973). Dola-

yısıyla doğal seçilimle evrimleşmiş olmalıdır. Bu nasıl gerçekleşmiş olabilir? Anlatmak istediğim şey için ayrıntılar önem arz etmiyor. Muhtemelen çukur kazmayan fakat sadece kum yüzeyin altına gizlenen ve avının hata yapmasını bekleyen bir atasal kurınca aslanı var oldu. Gerçekten de bazı türler bunu hâlâ yapmaktadır. Daha sonra kum yüzeyinin çökmesine yol açan davranış, çökme olayı avın kaçmasını bir miktar önlediği için seçildi. Bu davranış, çökme daha derin ve geniş olacak şekilde nesiller boyunca aşama aşama değişti. Bu yalnızca avın kaçmasını engellemedi, aynı zamanda avın düşebileceği bir yakalama alanı da oldu. Daha sonra kazma davranışı, ortaya çıkan çukur, ince, kayan kumlarla kaplı ve avın tırmanamayacağı dik kenarlı bir koni olacak biçimde yine değişti.

Yukarıdaki paragrafta anlatılan hiçbir şey tartışmalı değildir. Doğrudan görmediğimiz tarihi olaylar hakkındaki meşru bir yorum olarak değerlendirilebilir ve muhtemelen makul bir açıklama olarak görülecektir. Tartışma götürmeyen tarihsel bir açıklama olarak kabul edilecek olmasının bir nedeni genlerden hiç bahsetmemesidir. Fakat benim işaret etmek istediğim şey evrimsel yolun her aşamasında görülen davranış için genetik çeşitlilik söz konusu olmadıkça ne bu tarihin ne de herhangi karşılaştırılabilir bir tarihin doğru olabileceğidir. Karınca aslanlarındaki çukur kazma davranışı, seçebileceğim binlerce örnekten yalnızca biriydi. Doğal seçilimin üzerinde işleyeceği genetik çeşitlilik olmadıkça evrimsel bir değişim gerçekleşmez. Buradan, Darwinci uyarlanım gördüğünüz yerde ilgilenilen karakter bakımından genetik bir çeşitliliğin söz konusu olması gerektiği gerçeği ortaya çıkar.

Şimdiye dek kimse karınca aslanlarında çukur kazma davranışına ilişkin bir genetik çalışma yapmadı (J. Lucas'la kişisel görüşmem). Tüm istediğimiz, bir dönem davranış örüntüsünde genetik çeşitliliğin var olduğuyla kendimizi tatmin etmekse bunu yapmaya gerek de yok. Bunun Darwinci bir uyarlanım olduğuna ikna olmamız yeterli. (Eğer çukur kazmanın böyle bir uyarlanım olduğuna ikna olmadıysanız ikna olabileceğiniz herhangi bir örnekle bunu değiştirin.)

Bir dönem var olan genetik çeşitlilikten bahsettim. Bunun nedeni bugün karınca aslanlarıyla genetik bir çalışma yapılsaydı büyük olasılıkla herhangi bir genetik çeşitliliğe rastlanmayacak olmasıdır. Belirli bir özellik lehinde güçlü bir seçim olduğunda, genellikle bu özelliğin evrimine rehberlik etmek üzere seçilimin üzerinde işleyeceği orijinal çeşitliliğin tükenmiş olması beklenir. Bu, güçlü seçim etkisi altındaki özelliklerin daha düşük bir kalıtılabilme eğiliminde olduğuna (Falconer, 1960); "... doğal seçimle evrimleşmenin, kendisini besleyen genetik çeşitliliği yıkıma uğrattığına" (Lewontin, 1979b) dair tanıdık bir çelişkidir. İşlevsel varsayımlar genellikle, örneğin gözlerle sahip olmak gibi, popülasyon içinde evrensel bir nitelik arz eden fenotipik özelliklerle ilgilenir. Bir uyarlanmanın evrimle ortaya çıkması hakkındaki düşüncemizi ifade ettiğimizde ya da buna ilişkin modeller önerdiğimizde, mutlaka uygun genetik çeşitliliğin olduğu bir zamandan bahsediyoruz demektir. Bu tür tartışmalarda önerilen uyarlanımlar için açık ya da üstü örtülü biçimde genlerden bahsetmek zorundayız.

Kimileri "X'teki çeşitliliğe genetik katkıyı," "X geni ya da genlerine" eşdeğer bir şey olarak almak konusunda tereddüt edebilir. Fakat bu, rutin bir genetik uygulamadır ve ayrıntılı bir inceleme bunun neredeyse kaçınılmaz olduğunu ortaya koyar. Bir genin doğrudan bir protein zinciri ürettiği moleküler düzey dışında, genetikçiler bu biçimdeki fenotip birimleriyle uğraşmaz. Onlar daima *farklılıklarla* ilgilenirler. Bir genetikçi, *Drosophila*'daki kırmızı göz geninden bahsettiğinde, kırmızı pigment molekülünün sentezlenmesi için kalıp görevi yapan sistrondan bahsetmiş olmaz. Dolaylı olarak popülasyondaki göz renginde çeşitlilik olduğunu söyler; diğer her şey eşit olduğunda, bu gene sahip bir sineğin kırmızı gözlü olması bu gene sahip olmayan bir sineğe göre daha olasıdır. Kırmızı göz geni dediğimizde kastettiğimiz şey tamamen budur. Bu, davranışa ilişkin değil de morfolojiye ilişkin bir örnek oldu fakat aynısı davranışa uygulanabilir. X davranışı geni, bu davranışı ortaya koyma eğiliminde olan morfolojik ya da fizyolojik durum geni anlamına gelmektedir.

Bununla ilişkili bir nokta olarak, tek lokus modellerinin kullanımı yalnızca kavramsal kolaylık sağlar ve bu, sıradan popülasyon genetiği modelleri için geçerli olduğu gibi uyarlanımsal varsayımlar için de aynı şekilde doğrudur. Uyarlanımsal varsayımlarımızda tek gen dilini kullandığımızda bunu, tek gen modellerini çok genli modellerin karşısına koymak niyetiyle yapmıyoruz. Gen *modellerini* gen olmayan modeller karşısına, örneğin "türlerin iyiliği için" modellerinin karşısına koyuyoruz. İnsanları, örneğin türlerin iyiliği için bakış açısından çok, *tamamen* genetik terimlerle düşünmeleri yönünde ikna etmek zaten yeterince zor olduğundan en başından çoklu lokus karmaşıklığını ele almaya çalışarak bir şeyleri daha da zorlaştırmanın anlamı yoktur. Lloyd'un (1979) OGAM (one gene analysis model [bir gen inceleme modeli]) olarak adlandırdığı şey kuşkusuz genetik doğruluğa ilişkin söylenecek son söz değildir. *Elbette* sonunda çoklu lokus karmaşıklığını göze almak durumunda olacağız. Fakat OGAM, genleri akıldan tamamen çıkaran uyarlanımsal akıl yürütme yöntemlerine karşı tamamen tercih edilebilir niteliktedir ve şu anda işaret etmek istediğim tek nokta işte bu.

Benzer şekilde kendimizi, ilgilendiğimiz bazı "uyarlanım genlerinin" varlığı "iddialarımızın" doğruluğunu ispat etmek üzere kızgın bir şekilde mücadele ederken bulabiliriz. Fakat bu mücadeleye, eğer tamamen gerçek bir mücadeleyse, bir bütün olarak yeni-Darwinci çağdaş sentez ve popülasyon genetiği öncülük etmelidir. İşlevsel varsayımları genler bakımından ifade etmek, genler hakkında hiçbir şekilde güçlü iddialar ileri sürmemek demektir: bu sadece, bazen belirgin olmaktan çok örtük olsa da, çağdaş senteze ayrılmaz bir biçimde yerleşmiş olan bir varsayımı açık hale getirmektir.

Birkaç araştırmacı gerçekten de yeni-Darwinci çağdaş sentezle böyle bir mücadeleye girdi ve yeni-Darwinci olmadıklarını ileri sürdü. Goodwin (1979), Deborah Charlesworth ve diğerleriyle girdiği yayımlanmış olan bir tartışmada "...yeni-Darwincilik'te bir tutarsızlık söz konusu...yeni-Darwincilik'te bize genotiplerden herhangi bir şekilde fenotip üretme yolu ve-

rilmiyor. Dolayısıyla teori bu bakımdan kusurludur." Goodwin, gelişimin oldukça karmaşık olduğu konusunda kuşkusuz haklıdır ve fenotiplerin nasıl ortaya çıktığı konusunda anlamadığımız pek çok şey var. Fakat fenotipler ortaya çıkıyor ve bunların çeşitliliğine önemli katkı sağlayan genler inkâr edilemez olgular. Yeni-Darwinci tutarlılığı ortaya koymak için ihtiyacımız olan tek şey işte bu olgular. Hodgkin ve Huxley'nin sinir uyarılarının nasıl tetiklendiği üzerine yaptığı çalışmalardan önce Goodwin, aynı şekilde sinir uyarılarının davranışları kontrol ettiğine inanmaya hakkımız yoktur diyebilirdi. Fenotiplerin nasıl ortaya çıktığını bilmek *kuşkusuz* çok iyi olurdu fakat embriyologlar bunu keşfetmekle meşgulken geri kalan bizler, genetiğin bilinen olguları sayesinde, embriyonik gelişime kara kutu gözüyle bakarak yeni-Darwinciler olmayı sürdürme hakkına sahibiz. Soğuk bir iddiaya maruz kalarak tutarsız olarak adlandırılacak rakip bir teori daha yoktur.

Buradan da anlaşıldığı gibi genetikçiler daima bitimsiz karmaşıklıkta fenotipik etkilere ve kendilerini ancak yüksek karmaşıklıkta gelişim koşullarında gösteren fenotipik etkilere sahip genlerden bahsetmekten korkmamıza gerek olmayan fenotipik *farklılıklarla* ilgilenirler. Yakın bir zaman önce, Profesör John Maynard Smith'le birlikte iki radikal "sosyobiyoloji" eleştirmenine karşı bir öğrenci kitlesinin önünde, halka açık bir tartışmada bulunduk. Tartışma sırasında, X'in karmaşık ve öğrenilmiş bir davranış örüntüsü olsa bile "X geninden" bahsetmenin saçma olmadığını anlatmaya çalışıyorduk. Maynard Smith kurmaca bir örnek vermeye çalıştı ve aklına "ayakkabı bağlama yeteneği geni" geldi. Bu iddialı genetik belirlenimcilik karşısında bir tantana koptu! Ortalık gürültüyle sürüp giden en kuşkulu seslerle doldu. Kuşkucu çığlıklar, örneğin bağcık bağlama geninin varlığını önerildiğinde bunun ne kadar *mütevazı* bir iddia olduğunun ifade edileceği sessiz ve sabırlı açıklamayı boğdu. Daha da radikal gibi görünen ama aslında masum bir düşünce deneyinin yardımıyla konuyu açıklamama izin verin (Dawkins, 1981).

Okumak oldukça karmaşık nitelikteki öğrenilmiş bir beceridir fakat bu, kendi içinde, bir okuma geninin var olma olasılığına

ilişkin bir kuşkuculuğu gerektirmez. Bir okuma geninin varlığını ortaya koymamız için gereken tek şey, okumama için gereken bir geni, diyelim belirli tipteki disleksiye neden olan bir beyin hasarını tetikleyen bir geni keşfetmektir. Disleksiden mustarip bir kimse, okuyamama dışında tüm özellikler bakımından normal ve zeki olabilir. Hiçbir genetikçi bu tip bir disleksinin Mendel kalıtımına uygun olarak kalıtıldığı ortaya çıktığında şaşkınlık duymaz. Bu olayda, bu genin etkisini ancak normal eğitimin söz konusu olduğu bir çevrede göstereceği açıktır. Tarih öncesine ait bir çevrede bunun saptanabilir bir etkisi olmazdı ya da farklı etkilere sebep olurdu ve mağara adamı genetikçileri tarafından, diyelim, hayvanların ayak izlerini okuyamama geni olarak bilinirdi. Eğitimin söz konusu olduğu çevremizde, disleksi en belirgin sonucuyla karşımıza çıkacağı için bir disleksi geninden bahsetmek doğru olacaktır. Benzer şekilde tamamen körlüğe yol açan bir gen de okumayı engeller fakat bu gen okuyamama geni olarak değerlendirilemez. Bunun nedeni, okumayı engellemenin bu genin en açık ve etkili fenotipik etkisi olmamasıdır.

Belirli bir disleksi tipi geni örneğimize dönersek, genetik terminolojinin sıradan kabullerinden anlaşıldığı üzere aynı lokusta yer alan yabani tip gen, popülasyonun geri kalanının iki kat daha fazlasına sahip olduğu gen, doğru bir biçimde "okuma geni" olarak adlandırılabilir. Buna karşı çıkarsanız Mendel'in bezelyelerindeki uzun boy genine de karşı çıkmamız gerekir çünkü terminolojinin mantığı her iki durum için de aynıdır. Her iki durumda da ilgilenilen özellik bir *farklılıktır* ve yine her iki durumda farklılık kendisini yalnızca belirli bir çevrede ortaya koymaktadır. Bir kimsenin okumayı öğrenip öğrenemeyeceğini ya da ayakkabı bağcığını bağlamada ne kadar iyi olduğunu saptamanın bir gen farklılığının böylesine karmaşık bir etkiye yol açması kadar basit bir sebebinin olmasının nedeni şudur: Verili dünya ne kadar karmaşık olursa olsun dünyanın bu durumuyla bunun alternatifi olan durumu arasındaki *farklılık* oldukça basit bir şey nedeniyle ortaya çıkabilir.

Karınca aslanlarını örnek vererek anlatmak istediğim genel bir durumdu. Herhangi bir gerçeği ya da öyle görünen Darwinci

uyarlanımı kullanabilirdim. Daha iyi vurgulamak için bir örnek daha vereceğim. Tinbergen ve arkadaşları (1962), karabaş martılardaki (*Larus ridibundus*) belirli bir davranış örüntüsünün uyarlanımsal önemini araştırmıştır. Yavrular yumurtadan çıktıktan kısa bir süre sonra ebeveyn martılar boş yumurta kabuklarını gagasıyla toplar ve yuvanın yakınından uzaklaştırır. Tinbergen ve arkadaşları, bu davranışsal örüntünün sağkalım değeriyle ilgili sayısız varsayım ileri sürdü. Örneğin boş kabukların zararlı bakteriler için bir üreme ortamı oluşturacağını ya da kabukların keskin kenarlarının yavrulara zarar verebileceğini düşündüler. Fakat kanıt buldukları varsayım, boş kabukların, yavruları ya da yuvadaki yumurtaları avlayan kargaları ya da diğer avcıları toplayan bir görsel işaret olarak işlev gördüğüydü. Boş yumurta kabuklarının bulunduğu ve bulunmadığı yapay yuvalar yaparak dâhice deneyler tasarladılar ve boş kabukların bulunduğu yuvadaki yumurtalara kargalar tarafından saldırı yapılma olasılığı gerçekten de kabukların bulunmadığı duruma göre daha fazlaydı. Doğal seçilimin yetişkin martılarda yumurta kabuklarını toplama lehinde çalıştığı sonucuna vardılar çünkü geçmişte böyle yapmayan yetişkin martılar daha az yavru yetiştirmişti.

Karınca aslanlarının yeri kazma davranışında da söz konusu olduğu gibi, hiç kimse karabaş martılardaki boş yumurta kabuklarını uzaklaştırma davranışına ilişkin bir genetik çalışma yapmamıştır. Boş yumurta kabuklarını uzaklaştırma eğilimine dair çeşitliliğin kalıtıldığıının doğrudan kanıtı yoktur. Fakat kalıtıldığına ya da bir zamanlar bunun gerçekleştiğine ilişkin kabul Tinbergen'in varsayımı için vazgeçilmezdir. Normalde genlerden bahsetmeyen bir dille ifade edilen Tinbergen varsayımı, özellikle tartışmalı değildir. Fakat temel olarak, Tinbergen'in reddettiği tüm rakip işlevsel varsayımlar gibi, bir zamanlar yumurta kabuklarını uzaklaştırma eğiliminde olan martılar ve uzaklaştırma eğiliminde olmayan ya da bu eğilimin daha az belirgin olduğu martılar olmalıydı varsayımına dayanmaktadır. Yumurta kabuklarını uzaklaştırma genleri var olmuş olmalıydı.

Burada bir uyarı notu girmeliyim. Diyelim günümüzde yaşayan karabaş martılarda yumurta kabuklarını uzaklaştırma davranışının genetiği üzerine bir çalışma gerçekleştirdik. Davranış örüntüsünü köklü bir şekilde değiştiren, belki de söz konusu davranışı tamamen ortadan kaldıran ve Mendel kalıtımı gösteren basit bir mutasyon bulmak davranış genetikçilerinin hayali olurdu. Yukarıda sunulan sava göre, bu mutant gerçekten de kabukları uzaklaştırmama geni olabilirdi ve tanım gereği, onun yabancı tip alelini, yumurta kabuklarını uzaklaştırma geni olarak adlandırmak gerekirdi. İşte şimdi uyarı notu geliyor. Buradan, bu kabuk uzaklaştırma lokusunun, uyarlanımın evrimi sırasında doğal seçilimin işlediği lokus olduğu sonucu kesinlikle çıkmaz. Tam tersine, kabukları uzaklaştırma gibi bir karmaşık davranış örüntüsünün, her biri diğerleriyle etkileşirken küçük etkiye sahip olan çok sayıda lokusun seçilmesiyle oluşturulma olasılığı çok daha yüksek görünüyor. Bir kez karmaşık davranış oluşturulduğunda, bu davranışı yıkıcı etkide bulunan tek bir büyük mutasyonu hayal etmek kolaydır. Genetikçiler, üzerinde çalışılacak mevcut genetik çeşitlilikten mutlaka yararlanmak durumundadırlar. Ayrıca genetikçiler, doğal seçilimin evrimsel değişimi sekteye uğratarırken benzer bir genetik çeşitlilik üzerinde işlemiş olması gerektiğine inanırlar. Fakat bir uyarlanım söz konusu olduğunda, günümüzdeki çeşitliliği kontrol eden lokusun ilk başta uyarlanımı ortaya çıkarırken doğal seçilimin üzerinde işlediği lokusun aynı lokus olduğuna inanmaları için bir neden yoktur.

Karmaşık bir davranışın tek bir genle kontrolüne ilişkin meşhur örnek olan Rothenbuhler'in (1964) hijyenik arılarını ele alalım. Bu örneği ele almamızın nedeni, oldukça karmaşık nitelikteki bir davranışta görülen farklılığın tek bir gen farklılığından kaynaklanabileceğini göstermesidir. Balarılarının Brown ırklarında görülen hijyen davranışında tüm nöromüsküler sistem rol oynar. Fakat Rothenbuhler'in modeline göre Van Scoy arılarının bu davranışı göstermemesinin nedeni yalnızca iki lokustaki farklılıktır. Lokuslardan biri, hasta yavruların bulunduğu petek gözünün kapağının açılmasından sorumluyken

diğer lokus kapak açıldıktan sonra hasta yavrunun uzaklaştırılmasından sorumludur. Dolayısıyla doğal seçilimin kapak açma davranışı ve hastalıklı bireyleri uzaklaştırma davranışı lehinde olduğunu düşünmek mümkündür ve bu da, kendi alellerine karşılık iki genin seçilmesi demektir. Fakat burada işaret etmek istediğim nokta, her ne kadar bu gerçekleşebilse de, evrimsel olarak çok ilginç bir durum olmadığıdır. Günümüzde var olan kapak açma geni ve hasta bireyleri uzaklaştırma geni, davranışın evrimsel olarak ortaya çıkmasını yönlendiren orijinal doğal seçim sürecinde pekâlâ işe karışmamış olabilir.

Rothenbuhler, Van Scoy arılarının da kimi zaman hijyen davranışı gösterdiğini gözlemlemiştir. Bu arılar bu davranışı yalnızca Brown arılarına göre çok daha az göstermektedir. Öyleyse Brown ve Van Scoy arıları muhtemelen hijyenikti ve her ikisinin de sinir sistemlerinde kapak açma ve uzaklaştırma aygıtı bulunuyordu. Fakat Van Scoy arılarında bu aygıtı çalıştırmayı engelleyen genler mevcuttur. Zamanda geri gittiğimizde tüm modern arıların yalnızca kendisi hijyenik olmayan değil aynı zamanda hiçbir zaman hijyenik bir ataya sahip olmamış atasını bulmalıydık. Kapak açma ve uzaklaştırma davranışını hiç yoktan ortaya çıkaran bir evrimsel ilerleme olmuş olmalıdır ve bu ilerleme bugün hem Brown hem de Van Scoy ırklarında artık sabitlenmiş olan pek çok genin seçimini de beraberinde getirmiştir. Öyleyse her ne kadar Brown ırkındaki kapak açma ve uzaklaştırma dan sorumlu genler doğru biçimde kapak açma ve uzaklaştırma genleri olarak adlandırılıyorsa da böyle tanımlanmalarının nedeni yalnızca bu davranışın gerçekleştirilmesini önleyen alellere sahip olmalarıdır. Bu alellerin etki etme biçimi yıkıcı olabilir. Sadece sinirsel aygıttaki hayati bir bağlantıyı kesiyor olabilirler. Gregory'nin (1961) beyinden bazı kısımları çıkarıp sonuçları yorumlamanın tehlikelerine ilişkin canlı betimlemelerini hatırladım: "...geniş aralıklarla yerleştirilmiş pek çok dirençten birinin çıkarılması radyonun uğultuları yayımlamasına neden olabilir fakat bundan uğultuların hemen bu dirençlerle ilişkili olduğu ya da gerçekten de nedensel ilişkinin çoğunlukla dolaylı olduğu sonucu çıkmaz. Özellikle normal akışta yer alan direnç-

lerin işlevinin uğultuları engellemek olduğunu söylememeliyiz. Nörofizyologlar, kıyaslanabilir bir durumla karşılaştıklarında, "baskılayıcı bölgeler" kavramını ortaya atmışlardır."

Bu değerlendirme bana doğal seçilimin genetik teorisini tümünden reddetmenin değil ama temkinli olmanın gerekçesi gibi geliyor! Yaşayan genetikçiler geçmişteki seçilimin ilginç uyarlanımların orijinal evrimini ortaya çıkardığı belirli bir lokusla ilgili çalışmaktan mahrum edilirse bunu dert etmeyin. Eğer genetikçiler genellikle evrimsel olarak önemli lokuslar yerine daha elverişli lokuslara yoğunlaşmak üzere zorlanıyorsa bu çok kötü. Karmaşık ve ilginç uyarlanımların evrimsel olarak bir araya getirilmesinin genlerin yerine onların alellerinin gelmesine dayalı olması *hâlâ* geçerlidir.

Bu sav, meseleyi bir perspektife oturtmaya yardımcı olarak gündemdeki tartışmanın çözümüne yüzeysel bir katkı yapabilir. İnsanın zihinsel yetilerinde dikkate değer bir genetik çeşitlilik olup olmadığı ciddi bir biçimde, aslında ateşli bir biçimde, tartışmalıdır. Acaba bazılarımız diğerlerinden daha mı akıllıdır? "Akıllıyla" kastettiğimiz şey de oldukça tartışmalıdır ve böyle olması da doğrudur. Fakat ben, terimin herhangi bir anlamıyla, şu önerilerin inkâr edilemeyeceğini ileri sürüyorum. (1) Atalarımızın bizden daha az akıllı olduğu bir zaman vardı. (2) Dolayısıyla atasal soyumuzda akıllılıkta bir artış meydana geldi. (3) Bu artış muhtemelen doğal seçilimle sağlandı ve evrim sonucunda ortaya çıktı. (4) Seçilimle sağlanmış olsun ya da olmasın fenotipteki evrimsel değişimin en azından bir kısmı, altta yatan genetik değişimi yansıtıyordu: alel değişimi gerçekleşti ve sonuç olarak ortalama zihinsel yeti nesiller boyunca arttı. (5) Dolayısıyla tanım gereği, en azından geçmişte, insan popülasyonlarındaki zekâda önemli bir genetik çeşitlilik söz konusu olmuş olmalıdır. Bazı insanlar çağdaşlarıyla karşılaştırıldığında genetik olarak daha zekiymiş, diğerleriye genetik olarak görece aptaldı.

Son cümle ideolojik olarak *heyecan verici* olabilir fakat ne sunduğum beş öneri ne de bunlardaki mantık örgüsü ciddi bir kuşku uyandırabilir. Bu sav, beyin büyüklüğü için geçerlidir

fakat zekânın ortaya koymaya çalıştığımız herhangi bir davranışsal ölçüsü için de aynı biçimde geçerlidir. İnsan zekâsını tek boyutlu sayısal nicelik olarak ele alan basit bir anlayışa dayanmaz. Zekânın basit bir sayısal nicelik olmayışı, önemli bir gerçek olsa da, konu dışıdır. Bu, zekâyı ölçmedeki zorluk için de geçerlidir. Bir önceki paragrafta varılan sonuç yalnızca, atalarımızın bir zamanlar bizden (ölçüt ne olursa olsun) daha az zeki olduğu önermesini doğru bulan evrimciler olmamız koşuluyla kaçınılmazdır. Yine de tüm bunlara rağmen buradan bugün insan popülasyonunda var olan zihinsel yetilerde genetik çeşitlilik olduğu sonucu çıkmaz: genetik çeşitlilik seçilimle ortadan kaldırılmış olabilir. Öte yandan böyle olmamış da olabilir ve benim ileri sürdüğüm düşünce deneyi, en azından insanın zihinsel yetilerinde genetik çeşitliliğin etkili olması olasılığına dogmatik ve takıntılı bir karşıtlığın anlamsızlığını ortaya koymaktadır. Benim fikrim, her ne olursa olsun, modern insan popülasyonlarında böyle bir genetik çeşitlilik olsa bile bunun üzerine bir politika inşa etmenin mantıksız ve tehlikeli olduğu yönündedir.

Öyleyse Darwinci uyarlanımın varlığı, bazen uyarlanım sağlayan genlerin var olduğunu ima eder. Fakat bu her zaman durumu açıklığa kavuşturmaz. Bir davranış örüntüsünün doğal seçilimi hakkında iki şekilde konuşmak daima mümkündür. Davranış örüntüsünü gösterme eğiliminde olarak daha güçsüz şekilde gelişim göstermiş bir eğilime sahip bireylerden daha "uyumlu" bireyler hakkında konuşabiliriz. Bu, "bencil organizma" ve "sosyobiyojinin merkezi teoremi" paradigması içinde revaçta olan yeni anlatım biçimidir. Bundan farklı ve eşdeğer olarak, doğrudan alellerinden çok daha iyi biçimde varlığını sürdüren ve davranış örüntüsünü ortaya koyan genlerden bahsedebiliriz. Darwinci uyarlanımla ilgili herhangi bir tartışmada genleri ileri sürmek daima meşru olmuştur ve böyle yapmak genellikle yarar sağladığından bu kitaptaki temel görüşlerimden biri bu olacaktır. İşlevsel davranış biliminin dilinde var olan "gereksiz genetikleştirmeye" karşı şimdiye dek duyduğum itirazlar Darwinci seçilimin ilgili olduğu şeyin gerçekliğiyle karşı karşıya gelmeye ilişkin temel başarısızlığı ortaya koymaktadır.

Bu hatayı başka bir hikâyeyle anlatmama izin verin. Yakın zaman önce bir antropolog tarafından verilen bir seminere katıldım. Antropolog çeşitli insan topluluklarında görülen belirli bir eşleşme sisteminin (çok erkekle evlilik) sıklığını akraba seçilimi teorisi bağlamında yorumlamaya çalışıyordu. Bir akraba seçilimcisi, sonuçta çok erkekle evliliği bulmayı beklediğimiz koşulları tahmin etmek üzere modeller ileri sürebilir. Tazmanya yerli tavukları için uygulanan bir modelde (Maynard Smith ve Ridpath, 1972) bir biyoloğun çok erkekle birlikte olma tahmininden önce, popülasyondaki eşey oranının erkekler lehinde olması ve eşlerin de yakın akraba olması gerektiği ortaya çıkmıştı. Antropologlar bu çok erkekle birlikte olmanın geçerli olduğu insan topluluklarının bu biçimdeki koşullarda yaşadığını ve dolaylı olarak tek eşlilik ve çok eşliliğin daha normal örüntüsünü sergileyen diğer toplulukların farklı koşullarda yaşadığını ortaya koymaya çalıştı.

Sunduğu bulgudan çok etkilenmiş olmasına karşın ileri sürdüğü savdaki bazı zorluklara karşı kendisini uyardım. Akraba seçilimi teorisinin temelde bir genetik teori olduğunu ve yerel durumlarda akraba seçilimli uyarlanımların nesiller boyunca alel değişimleri aracılığıyla meydana geldiğini ifade ettim. Bu çok erkek eşliliğin geçerli olduğu topluluklar, gereken genetik değişimlerin gerçekleşmesi için mevcut özgün koşullar altında yeteri kadar –yeteri kadar nesil geçecek şekilde– yaşadılar mı diye sordum. İnsandaki eşleşme sistemlerinde görülen çeşitliliğin tamamen genetik kontrol altında olduğuna inanmak için gerçekten de herhangi bir nedenimiz var mıydı?

Pek çok antropolog meslektaşları tarafından desteklenen konuşmacı, bu konuşmada genlerden bahsetmeme karşı çıktı. Genlerden değil bir toplumsal davranış örüntüsünden bahsettiğini söyledi. Meslektaşlarından bazıları üç harften oluşan “gen” sözcüğünün vurgulanmasından rahatsız olmuşa benziyordu. Konuşmasında gen sözcüğü geçmemesine rağmen tartışmada “genlerden bahsedenin” *kendisi* olduğuna dair onu ikna etmeye çalıştım. Anlatmak istediğim şey tam da bu. Açıkça ifade etmiş olun ya da olmayın, genlerden *bahsetmeden* akraba seçilimi ya

da Darwinci seçilimin diğer biçimleri hakkında konuşamazsınız. Toplulukta var olan eşleşme sistemindeki farklılıkların açıklaması olarak akraba seçilimi hakkında savlar ileri süren antropolog dostum dolaylı olarak genleri konuya dahil etmiş oluyordu. Bunu *açıkça* ifade etmemesi çok yazık çünkü eğer etseydi akraba seçilimi varsayımında aşılması zor güçlükler olduğunu fark edecekti. Ya çok erkekli bu kabile, kısmi bir genetik yalıtım içinde, yüzyıllar boyunca tuhaf koşullar altında yaşıyor olmalıydı ya da doğal seçim bazı karmaşık "koşullu taktikleri" programlayan genlerin evrenselliği lehinde çalışmış olmalıydı. İroni şu ki, çok erkek eşlilikle ilgili bu seminere katılanların tümü arasında, tartışılan davranışa dair en az "genetik belirlemci" olan görüşü ileri süren kişi bendim. Çünkü grup seçilimi varsayımının genetik doğasını açığa kavuşturma konusunda ısrar ediyordum. Klasik anlamda genleri takıntı haline getirmiş "tipik bir genetik belirlenimci" olarak görüldüğümü düşündüm. Bu hikâye bu bölümün temel mesajını ortaya koymaktadır. Darwinci *seçilimin* temel genetik doğasıyla yüzleşmek, ontogenetik *gelişimin* kalıtsal yoramlarıyla sağlıklı biçimde meşgul olanlar tarafından kolaylıkla yanlış anlaşılmaktadır.

Genlerden açıkça bahsedilmesine karşı, bireysel düzeydeki laf kalabalığının mahkûm edilmediği aynı tipteki önyargı biyologlar arasında yaygın biçimde görülür. "X'i gerçekleştirmeyen genlere karşı X davranışını gerçekleştirmekten sorumlu genler tercih edilmiştir" biçimindeki ifade kulağa belli belirsiz biçimde naif ve amatörce geliyor. Bu tip genlere ilişkin kanıt nedir? Kendi kurmaca çıkarınızı tatmin etmek için nasıl olur da hayali genler uydurabilirsiniz! "X'i gerçekleştiren bireylerin X'i gerçekleştirmeyen bireylerden daha uyumlu olduğunu" söylemek çok daha önemli görünüyor. Bunun doğru olduğu bilinmese de muhtemelen hoş görülebilir bir sav olarak kabul edilecektir. Fakat iki cümle anlam bakımından tamamen aynıdır. İkinci cümle, ilkinde daha açıkça söylenmeyen hiçbir şey söylemez. Yine de bu aynılığı fark edersek ve uyarlanım genlerinden açıkça söz edersek "genetik belirlenimci" olarak suçlanma riskini almış oluruz. Umarım bu riskin yanlış anlama dışında bir şeyden kay-

naklanmadığını gösterebilmişimdir. Doğal seçim ("gen seçilimi") hakkında mantıklı ve karşı çıkılmaz nitelikteki düşünce biçimi, gelişimle ilgili güçlü bir inançla ("genetik belirlenimcilik") karıştırılmaktadır. Uyarlanımların nasıl ortaya çıktığının ayrıntılarını açıkça düşünen herkes, dolaylı ya da dolaysız olarak, varsayımsal da olsa genleri dikkate almak durumundadır. Bu kısımda göstereceğim gibi, Darwinci işlevsel savların genetik temelini açıklığa kavuşturmak için söylenecek çok şey vardır. Akıl yürütmedeki bazı cazip hatalardan kaçınmak iyi bir yöntemdir (Lloyd, 1979). Bunu yaparak, tamamen yanlış nedenle, genlere ve çağdaş gazetecilerin bilincinde genlerin taşıdığı tüm efsanevi içeriğe takıntılı olduğumuz görüntüsünü verebiliriz. Fakat asnemez ve yolundan sapmaz ontogeni anlamıyla belirlenimcilik, bizim düşüncelerimizden binlerce kilometre ötededir ya da böyle olmalıdır. Rastafaryanlar, Shakerlar ya da Marksistler vardır. Sosyobiologlar kuşkusuz genetik belirlenimci olabilir ya da olmayabilir. Fakat bunların, tıpkı din üzerine olan özgün düşünceleri gibi, genetik belirlenimcilikle ilgili özgün düşüncelerinin doğal seçim hakkında konuşurken "davranış genleri" dilini kullanmaları gerçeğiyle hiçbir ilişkisi yoktur.

Bu bölümün büyük bir kısmı, bir biyoloğun davranışsal örüntülerin Darwinci "işlevine" dair spekülasyonlar yapmak isteyebileceği varsayımı üzerine kuruludur. Bu, tüm davranış örüntülerinin Darwinci bir işlevi olduğu anlamına gelmez. Sahibine seçici olarak etkisiz ya da zararlı olan büyük bir davranış örüntüsü sınıfı olabilir ve doğal seçilimin ürünleri olarak kabul edilmeyebilir. Eğer böyleyse, bu bölümde ileri sürülen savlar bunlara uygulanmaz. Fakat uyarlanımla ilgilendiğimi söylemem meşrudur. Tüm davranış örüntülerinin mutlaka uyarlanım olduğunu düşünmüyorum fakat uyarlanım niteliği taşıyan davranış örüntüleri üzerine çalışmak istiyorum. Benzer şekilde, omurgasızlardansa omurgalıları üzerine çalışmayı seçtiğini ifade etmek tüm hayvanların omurgalı olduğu yorumuna varmamıza yol açmaz. İlgi alanımızın uyarlanımsal davranış olduğunu göz önünde bulundurduğumuzda, buna yönelik genetik bir temel önermeksizin ilgilendiğimiz nesnelerin Darwinci

evrimi hakkında konuşamayız. "X'in genetik temeli" hakkında konuşmanın uygun bir biçimi olarak "X geni" ifadesini kullanmak popülasyon genetiği alanında yaklaşık yarım yüzyıldır var olan bir standart haline gelmiştir.

Uyarlanım olarak düşünebileceğimiz davranış örüntüleri sınıfının ne kadar büyük olduğu sorusu tamamen ayrı bir sorudur. Bu soru, sonraki bölümün konusunu oluşturmaktadır.

MÜKEMMELLİK ÜZERİNDEKİ KISITLAR

Bu kitap, şu ya da bu şekilde ve büyük ölçüde işlevlerin Darwinci biçimde açıklanmasının mantığıyla ilgilenmektedir. Acı deneyimler, işlevsel açıklamalarla yoğun bir biçimde ilgilenen bir biyoloğun, bütün hayvanların mükemmel olarak en uygun biçiminde var olduğuna inanmakla, bazen bilimsel tartışmalara ideolojik tartışmalardan daha alışık olanları ürküten bir tutkuyla (Lewontin, 1977) suçlanma –“uyarlanımcı” olmakla suçlanma (Lewontin, 1979a,b; Gould ve Lewontin, 1979)– olasılığının yüksek olduğu uyarısını yapmaktadır. Uyarlanımcılık, “daha fazla kanıta gereksinim duymadan, evrimsel çalışmalara, organizmaların morfoloji, fizyoloji ve davranışlarının tüm yönlerinin sorunlara uyarlanımsal en uygun çözümler olduğunu kabul eden yaklaşım” olarak tanımlanmaktadır (Lewontin, 1979b). Bu bölümün ilk taslağında birilerinin en uç anlamıyla gerçek bir uyarlanımcı olabileceğine dair şüphelerimi dile getirmiştım. Fakat geçenlerde, yeterince ironik biçimde, Lewontin’in kendisinden şu alıntıyla karşılaştım: “Tüm evrimbilimcilerin üzerinde anlaşılmaya vardığını düşündüğüm tek nokta, bir organizmanın kendi yaşadığı çevrede yaptıklarından daha iyi bir şey yapmanın neredeyse imkânsız olduğudur” (Lewontin, 1967). Lewontin, bir dönüm noktasında olduğundan onu benim uyarlanımcı sözcüm olarak görmek haksızlık olacaktır. Gerçekten de Lewontin, geçtiğimiz yıllarda, Gould’la birlikte uyarlanımcılığın en şiddetli ve en açık sözlü eleştirmeni olmuştur. Uyarlanımcı temsilcim olarak, oldukça etkili ve harikulade yayını olan “The perfection of animals”ta [Hayvanların Mükemmelliği] ifade ettiği düşüncelere daima sadık kalan A. J. Cain’i seçiyorum (Cain, 1979).

Bir sınıflandırmacı olarak yazan Cain (1964), dolaylı olarak güvenilir sınıflandırma göstergeleri olmayan “işlevsel” özellikler

ile güvenilir nitelikteki "atasal" özellikler arasındaki geleneksel yarılmanın eleştirisiyle ilgilenmektedir. Cain, dört ayaklıların (tetrapod) beş parmaklı uzuvları ve amfibilerin bir dönem suda yaşamaları gibi eskiden miras kalmış "arka plan" özelliklerinin sıklıkla iddia edildiği gibi kaçınılmaz tarihsel bir kalıntı olmaları nedeniyle değil işlevsel olarak kullanışlı oldukları için var olduklarını iddialı bir şekilde ileri sürmektedir. Eğer iki gruptan biri "bir şekilde diğerinden daha ilkelse, bu ilkelik, başarıyla izi sürülebilecek şekilde, yaşamın daha az özelleşmiş bir biçimine bir uyarlanımdan kaynaklanıyor olmalıdır; bu ilkel kalma durumu yalnızca bir yetersizlik göstergesi olamaz" (s. 57). Cain, Richard Owen'ın ilk bakışta şaşırtıcı gelecek biçimde etkisinde olan Darwin'i, işlevsizliği kabullenmeye çok hevesli olması bakımından eleştirerek sözde işe yaramaz olan özelliklere işaret eder: "Hiç kimse bir aslan yavrusunun üzerindeki çizgilerin ya da karatavuk üzerindeki lekelerin bu hayvanlara bir faydası olduğunu düşünmeyecektir..." Darwin'in düşünceleri, uyarlanımcılığı en sert biçimde eleştirenlere bile çılgınca geliyor olmalı. Gerçekten de tarih, alaycıların kafasını tekrar tekrar karıştıran belirli örneklerle bakıldığında, uyarlanımcıların tarafında gibi görünüyor. Cain'in, Sheppard ve arkadaşlarıyla *Cepaea nemorale* türündeki salyangozda şerit polimorfizmini sağlayan seçilim baskıları üzerine yaptığı meşhur çalışması, kısmen "kendinden oldukça emin bir şekilde, bir salyangoz için kabuğunda bir ya da iki şerit olmasının bir önemi yoktur biçimindeki iddia" (Cain, s. 48) sayesinde ortaya çıkmış olabilir. "Fakat belki de 'işe yaramaz' bir karakterin işlevsel bakımdan en dikkat çekici biçimde yorumlanması, Manton'ın, daha önce "süs" olarak (kulağa bundan başka ne daha kullanışsız gelebilirdi?) tanımlanan bir özelliğin neredeyse kelimesi kelimesine hayvanın yaşamındaki en önemli özellik olduğu iki ayaklı *Polyxenus*'la ilgili çalışmasında verilmiştir" (Cain, s. 51).

İşlevli bir varsayım olarak uyarlanımcılık, neredeyse bir inanç olarak, kuşku götürmez biçimde bazı önemli keşifler için ilham kaynağı olmuştur. Von Frisch (1967), von Hess'in saygın ortodoksluğunu hiçe sayarak balıkların ve balarılarının

renkleri gördüğünü kontrollü deneylerle kesin biçimde ortaya koymuştur. Bu deneyleri yapmasına yol açan şey, örneğin çiçeklerin renklerinin böyle olmasının bir nedeninin olmayışına ya da sadece insanın göz zevki için öyle olduğuna inanmayı reddetmesiydi. Bu kuşkusuz uyarlanımcı inancın geçerliliğine bir kanıt oluşturmaz. Her soru kendi sınırları içinde yeniden ele alınmalıdır.

Wenner (1971), von Frisch'in dans dili varsayımını sorgulamakla önemli bir iş yapmıştı çünkü J. L. Gould'u (1976) von Frisch'in teorisini parlak biçimde doğrulaması yönünde kıskırtmış oldu. Wenner daha uyarlanımcı biri olsaydı Gould'un çalışması asla yapılmayabilirdi fakat Wenner aynı zamanda kendisinin de kaygısızca hata yapmasına izin vermezdi. Belki de herhangi bir uyarlanımcı, Wenner'in von Frisch'in orijinal deney tasarımındaki eksiği açığa çıkardığını kabul ederken, birden, Lindauer'le (1971) birlikte, arıların neden dans ettiği sorusunu sormuştu. Wenner, arıların dans ettiğini ve von Frisch'in iddia ettiği gibi dansın, yiyeceğin uzaklığı ve yönüyle ilgili tüm bilgiyi verdiğini hiçbir zaman inkâr etmemiştir. Onun inkâr ettiği şey diğer arıların dansın ifade ettiği bilgiyi kullanıyor olmasıydı. Bir uyarlanımcı, hayvanların hiçbir şeye yaramayacak biçimde zaman harcatan ve hepsinden öte karmaşık ve istatistiksel olarak olası olmayan bir eylemi gerçekleştirdiği düşüncesiyle mutlu olamaz. Fakat uyarlanımcılık hem lehte hem de aleyhte hareket eder. Gould'un bu açıklayıcı deneyi yapmasından memnuniyet duymaktayım; her ne kadar bunu düşünecek kadar akıllı olmam düşük ihtimal olsa bile herhalde bu deneyle uğraşma zahmetine girmeyecek kadar uyarlanımcıyım. Aslında Wenner'ın hatalı olduğunu *biliyordum* (Dawkins, 1969)!

Eğer bir kör inanç biçiminde değilse, uyarlanımcı düşünce, fizyoloji alanında sınıanabilecek varsayımların önemli bir tetikleyicisi olmuştur. Barlow'un (1961) duyu sistemlerinde görülen girdilerdeki fazlalıkları azaltmak üzere baskın işlevsel gerekliliği teşhis etmesi onun duyuşal fizyolojiyle ilgili çeşitli olguların eşsiz biçimde uyumlu olarak kavramasına yol açmıştır. Analog işlevsel akıl yürütme, motor sisteme ve genel olarak

organizasyonun hiyerarşik sistemine uygulanabilir (Dawkins, 1976b; Hailman, 1977). Uyarlanımcı görüş, fizyolojik mekanizmalar hakkında bize bir şey söylemez. Bunu ancak fizyolojik deney yapabilir. Fakat temkinli bir uyarlanımcı mantık, pek çok olası fizyolojik varsayımdan hangisinin umut vaat ettiğini ve ilk olarak hangisinin sınanması gerektiğini söyleyebilir.

Uyarlanımcılığın hataları kadar iyi yanları da olduğunu göstermeye çalıştım. Fakat bu bölümün esas amacı mükemmellik üzerindeki kısıtları listelemek ve sınıflandırmak, uyarlanımcı okulun öğrencilerinin temkinli olmalarının temel nedenlerini sıralamaktır. Mükemmelliği kısıtlayan altı etkeni sıralamadan önce daha önce önerilmiş olan fakat benim daha az inandırıcı bulduğum başka üç etkene değinmeliyim. İlk olarak, biyokimyasal genetikçiler arasında, uyarlanımcılığın eleştirisi yapılırken defalarca bahsedilen, "nötral mutasyonlarla" ilgili çağdaş fikir ayrılıklarını ele alırsak bu basitçe konuyla ilgisizdir. Bir biyokimyacının anladığı anlamda nötral mutasyonlar mevcutsa bu, söz konusu mutasyonların polipeptit yapısında yol açtığı herhangi bir değişikliğin proteinin enzimatik aktivitesi üzerinde bir etkiye neden olmadığı anlamına gelmektedir. Bu da, nötral mutasyonun embriyonik gelişim sürecini değiştirmeyeceği ve bütün organizmayla ilgilenen bir biyoloğun anlayacağı anlamdaki *hiçbir* fenotipik etkiye yol açmayacağı anlamına gelir. Nötralizm üzerindeki tartışmalar, tüm gen değişimlerinin fenotipik değişimlere yol açıp açmadığıyla ilgili ilginç ve önemli soru etrafında dönmektedir. Uyarlanımcılıkla ilgili tartışma ise oldukça farklıdır. Bu tartışma ise, gözlemlenecek ve hakkında soru soracak kadar büyük bir fenotipik etki söz konusu olduğuna göre, uyarlanımın doğal seçilimin bir ürünü olduğunu kabul edip etmeyeceğimizle ilgilidir. Biyokimyacıların "nötral mutasyonları," nötral olmaktan öteye geçer. Tüm bir morfolojiyi, fizyolojiyi ve davranışı dikkate alanlarımız söz konusu olduğu müddetçe bunlar hiç de mutasyon değildir. Maynard Smith de (1976b) bu ruh haliyle şöyle yazmıştı: "'Evrimin hızını' uyarlanımsal değişimin hızı olarak yorumluyorum. Bu anlamda, nötral bir alelin değişimi evrime yol açmayacaktır..." Tüm bir

organizmayla ilgilenen bir biyolog, fenotipler arasında genetik olarak belirlenen bir farklılık görürse, biyokimya genetikçileri arasında süren modern tartışma anlamındaki nötrallikle karşı karşıya olmadığını zaten bilecektir.

Yine de bu biyolog, eski tartışmalar bağlamındaki bir nötral özellikle ilgileniyor olabilir (Fisher ve Ford, 1950; Wright, 1951). Bir genetik farklılık kendini fenotipte açığa vurabilir ve hâlâ seçilimsel olarak nötral olabilir. Fakat Fisher (1930b) ve Haldane'inkiler (1932a) gibi matematik hesaplamalar, bazı biyolojik özelliklerin "bariz önemsiz" doğasına ilişkin olarak insanın öznel yargılarının ne kadar güvenilmez olduğunu ortaya koymaktadır. Örneğin Haldane, tipik bir popülasyon için makul varsayımları kullanarak, 1000'de 1 kadar zayıf bir seçim baskısının başlangıçta nadir görülen bir mutasyonu sabitlemesinin birkaç bin nesil gibi jeolojik standartlara göre küçük sayılabilecek bir süre alacağını göstermiştir. Öyle görünüyor ki, yukarıda bahsedilen tartışmada Wright yanlış bir çıkarım yapmış (aşağıya bakınız). Wright (1980), "Sewall Wright etkisi" olarak adlandırılan, uyarlanımsal olmayan özelliklerin genetik sürüklenmeyle evrimi fikrinden "yalnızca başkaları aynı düşüncüyü daha önce geliştirdiğinden değil, en başından beri (1929) salt rastgele sürüklenmenin "kaçınılmaz biçimde bozulmaya ve ortadan kalkmaya yol açacağını" ifade ederek bu fikri güçlü bir şekilde reddetmesi" nedeniyle de mahcup olmuştu. "Ben, bariz biçimde uyarlanımsal olmayan taksonomik farklılıkları, uyarlanımsal öneminden habersiz olunmayan pleiotropiyle ilişkilendirdim." Wright, aslında sürüklenme ve seçilimin incelikli bir karışımının, seçilimin tek başına ortaya koyduğu ürünlerden *üstün* biçimde uyarlanımı nasıl ortaya çıkardığını gösteriyordu (bkz. s. 39-49).

Mükemmelliği kısıtladığı ileri sürülen ikinci etken allometriyle ilgilidir (Huxley, 1932): "Geyiklerde boynuzun büyüklüğü, vücut büyüklüğüne oranla çok daha fazla artar...öyle ki, daha büyük geyikler vücutuna oranla çok daha büyük boynuzlara sahiptir. Bu nedenle, büyük geyiklerde bulunan aşırı büyük boynuzlar için özel bir uyarlanımsal neden atfetmeye gerek yoktur"

(Lewontin, 1979b). Burada Lewontin bir şey ifade ediyor ama ben bunu başka bir şekilde dile getirmeyi tercih edeceğim. Bu haliyle bu fikir, allometrik sabitin tanrı vergisi ve mutasyona uğramaz bir sabit olduğunu ileri sürmektedir. Fakat bir zaman ölçeğindeki sabitler bir başka zaman ölçeğine göre değişebilir. Allometrik sabit embriyonik gelişimin bir değişkenidir. Herhangi başka bir değişkende olduğu gibi genetik çeşitlilik onu da etkileyebilir ve böylece evrimsel zaman boyunca değişim gösterebilir (Clutton-Brock ve Harvey, 1979). Lewontin'in yorumunun da şunun bir benzeri olduğu ortaya çıkar: tüm primatların dişleri vardır; bu, primatlarla ilgili yalın bir gerçektir ve primatlarda dişlerin varlığına ilişkin özel bir uyarlanımsal neden sunmak gereksizdir. Söylemek istediği şey muhtemelen aşağıdaki gibidir.

Geyikler, boynuzlarının vücut büyüklüğüne göre belirli bir allometri sabitiyle büyüdüğü bir gelişim mekanizması evrimleştirmiştir. Gelişimdeki bu allometri sistemi büyük bir olasılıkla boynuzların sosyal işleviyle bir ilgisi olmayan seçilim baskısı altında ortaya çıkmıştır: bu, muhtemelen, embriyolojinin biyokimyasal ve hücrel ayrıntılarıyla ilgili daha çok şey öğrenene kadar anlayamayacağımız bir şekilde zaten var olan gelişim süreçleriyle uyumluydu. Belki de büyük geyiklerin daha da büyük boynuzlarının davranışsal sonuçları seçilim etkisine neden oldu fakat bu seçilim baskısı önem bakımından bilmediğimiz ve içsel embriyolojik ayrıntılarla ilgili seçilim baskılarının gölgesinde kaldı. Williams (1966, s. 16), insanda artan beyin büyüklüğüne yol açan seçilim baskıları hakkında yorum yaparken allometriyi işin içine kattı. Seçilimin birincil odağının erken dönemde çocuklara temel düzeyde öğretebilme üzerinde olduğunu ileri sürdü. "Mümkün olduğunca erken dönemde sözel yetenek kazandıran seçilimin sonucunda, nadiren rastlanan Leonardo'yu içinden çıkaracak popülasyonlar ortaya çıkmış olabilir." Fakat Williams, allometriyi uyarlanımsal açıklamaların kullanılışına karşı bir silah olarak görmemiştir. Onun, kendi özel beyin hipertrofisi teorisine, sonuca varıcı nitelikteki etkili sorusunda açıkça ifade ettiği genel ilkesinden daha az sadık ol-

duğu hissedilebilir: "Tasarlanma amacını bilmenin insan zihnine ilişkin kavrayışımıza yardımcı olacağını ummak mantıklı değil midir?"

Allometriyle ilgili söylenen şeyler, bir genin birden fazla fenotipik etkiye yol açması anlamına gelen pleiotropi için de söylenebilir. Asıl listeme geçmeden önce değinmek istediğim mükemmelliği kısıtladığı ileri sürülen üçüncü etken de budur. Wright'tan yaptığım alıntıda bu kavramdan zaten bahsetmiştim. Buradaki kafa karışıklığının olası kaynağı pleiotropinin bu tartışmada, eğer hakikaten gerçek bir tartışmaysa, her iki kesim tarafından da bir silah olarak kullanılmasıdır. Fisher (1930b), bir genin fenotipik etkilerinden birinin nötral olma olasılığı düşükse bir genin pleiotropik etkilerinin *tümünün* nötral olabilme olasılığı ne kadar daha düşük olabilir diye akıl yürütmüştür. Öte yandan Lewontin'in (1979b) düşüncesi, "karakterlerdeki pek çok değişim, karakterin kendisi üzerindeki seçilimin doğrudan etkisindense pleiotropik gen işlevinin sonucudur" biçimindedir. "Bir sineğin Malpigi tüplerinin sarı rengi, bu renk herhangi bir organizma tarafından hiç görülemediği için doğal seçilime maruz kalamaz. Sarı renk, uyarlanımsal olabilecek kırmızı göz pigment metabolizmasının pleiotropik bir sonucudur." Burada hakiki bir anlaşmazlık yoktur. Fisher bir genetik mutasyon üzerindeki seçici etkilerden Lewontin ise fenotipik bir özellik üzerindeki seçici etkilerden söz etmektedir. Bu gerçekten de benim, biyokimyacının anladığı anlamda nötrallığı tartıştığım da ortaya çıkan ayrımla aynı ayrımdır.

Lewontin'in pleiotropiyle ilgili görüşü, aşağıda değineceğim, kendisinin de doğal "sütür çizgileri" ve evrimin "fenotipik birimleri" olarak adlandırdığı şeyleri tanımlama sorunuyla ilişkilidir. Bazen bir genin ikili etkileri ilkesel olarak birbirinden ayrılamaz niteliktedir; bu etkiler, tıpkı hangi yanından görüldüğüne göre Everest'e farklı isim verilmesinde olduğu gibi, aynı şeyin farklı görünüşleridir. Bir biyokimyacının oksijen taşıyan molekül olarak gördüğü şeyi hayvan davranışlarını inceleyen bir bilim insanı kırmızı renklenme olarak görebilir. Fakat bir mutasyonun iki fenotipik etkisinin birbirinden ayrılabilirdiği

daha ilginç bir pleiotropi türü vardır. Herhangi bir genin (alellerine karşılık) fenotipik etkisi, tek başına gene özgü bir durum değildir, aynı zamanda etkide bulunduğu embriyolojik bağlamla da ilişkilidir. Bu da, bir mutasyonun fenotipik etkilerinin diğerleri tarafından değiştirilmesi için bol bol fırsat sağlar ve Fisher'ın (1930a) baskınlığın evrimi teorisi, Medawar (1952) ve Williams'ın (1957) yaşlanma (senesens) teorileri ve Hamilton'ın (1967) Y kromozom etkisizliği teorisi gibi saygın düşüncelerin temelini oluşturur. Mevcut bağlantıda, eğer bir mutasyon, bir yararlı ve bir zararlı etkiye yol açıyorsa seçilimin iki fenotipik etkiyi ayıracak ya da yararlı etkiyi artırırken zararlıyı azaltacak değiştirici nitelikteki genler lehinde olmaması için bir neden yoktur. Allometri örneğinde olduğu gibi Lewontin, pleiotropiyi, gen ile onun (değişebilir) embriyolojik bağlamı arasındaki etkileşimden gene özgü bir durum olarak ele almak suretiyle, gen etkinliğine ilişkin fazla durağan bir bakış açısına sahiptir.

Sıra, naif uyarlanımcılığa ilişkin kendi eleştirime, Lewontin ve Cain'in, Maynard Smith'in (1978b), Oster ve Wilson'ın (1978), Williams'ın (1966), Curio'nun (1973) ve diğerlerinin listeleriyle büyük oranda örtüşen kendi mükemmellik kısıtları listeme geldi. Gerçekten de yakın zaman önce yapılan eleştirilerin imae ettiği tartışma havasına göre çok daha fazla ortaklık söz konusudur. Örnekler dışındaki özel durumlarla ilgilenmeyeceğim. Cain ve Lewontin'in vurguladığı gibi, ustalığımızı hayvanların yaptığı belirli tuhaf şeylerin onlara sağladığı olası avantajları düşünerek sınamak genel bir ilgi konusu değildir. Burada, doğal seçim teorisinin bizi beklemekle yükümlü kıldığı şeyin ne olduğu genel sorusuyla ilgilenmekteyiz. Benim mükemmelliğe ilişkin ilk kısıtım, pek çok yazarın uyarlanımla ilgili olarak vurguladığı gayet açık olan bir şeydir.

Zaman Gecikmeleri

Çok büyük olasılıkla ilgilendiğimiz hayvan artık yok ve koşulların çok farklı olduğu daha erken bir zamanda seçilmiş olan genlerin etkisi altında ortaya çıktı. Maynard Smith (1976b), bu

etkiye "gecikme yüklemesi" diyerek nicel bir ölçü verdi. Normalde bir yumurta veren sümsük kuşlarının, deneysel olarak fazladan bir tane daha eklendiğinde, eklenen bu yumurtayı da başarılı bir şekilde bakıp büyüttüğünü gösteren Nelson'a atıfta bulundu. Bu, bakılacak en uygun yumurta sayısına ilişkin Lack varsayımı düşünüldüğünde açıkça tuhaf bir durum ve Lack'ın kendisi (1966) "zaman gecikmesi" kaçış rotasını kullanmakta hiç de yavaş davranmıyordu. Tamamen mantıklı bir şekilde, sümsük kuşlarının bir yumurta için kuluçka büyüklüğünün, besin miktarı daha azken evrimleştiğini ve kuşların değişen koşullara uyum sağlamak üzere evrimleşmek için yeterli zamanı olmadığını ileri sürdü.

Sorunlu bir varsayımı bu şekilde *post hoc* kurtarma girişimi yanlışlanamazlık günahı suçlamalarını kışkırtma eğilimindedir fakat bana kalırsa bu suçlamalar yapıcı değildir ve neredeyse nihilisttir. Darwinizmin, rakiplerini yenmeye çalışan avukatları olarak parlamentoda ya da mahkemede değiliz. Darwinizmin burayı okuma ihtimali düşük olan birkaç hakiki rakibinin dışında hepimiz bir birlik oluşturmaktayız. Yaşamın düzenli karmaşıklığını açıklamak durumunda olduğumuz işe yarar tek bir teorinin ne olduğunu nasıl yorumladığımız konusunda büyük oranda hemfikir olan tüm Darwinciler bir aradayız. Sümsük kuşlarının iki yumurta bırakabilecekken neden bir yumurta bıraktığını bir tartışma konusu olarak ele almaktansa, içtenlikle *anlamak* istemeliyiz. Lack'ın "gecikme zamanı" varsayımını kullanması *post hoc* olabilir fakat yine de oldukça akla yatkındır ve sınanabilir. Sınanabilecek başka olasılıkların da olduğuna şüphe yok. Maynard Smith, "yenilgiyi kabullenen" (Tinbergen, 1965) ve sınanamaz nitelikteki "doğal seçim yine işi berbat etti" açıklamasını bir son çare, yalnızca basit bir araştırma sorunu olarak bir kenara bırakmamız konusunda kesinlikle haklıdır. Lewontin de (1978b) tamamen aynı şeyi ifade eder: "Bir bakıma, her ne kadar pek çok durumda su götürmez biçimde işe yarasalar da, alternatifler özel bazı durumlarda sınanamayacağından biyologlar aşırı bir uyarlanımcı programa zorlanmaktadırlar."

Zaman gecikmesi etkisinin kendisine dönersek, modern insan her zamanki evrimsel standartlar bakımından ihmal edilebilecek bir zaman ölçeğinde pek çok hayvan ve bitkinin çevresini şiddetli bir biçimde değiştirdiğinden kronolojik anlamda hatalı uyarlanımları daha sık görmeyi bekleriz. Kirpinin avcılara karşı yuvarlanıp bir top gibi olması motorlu araçlar karşısında ne yazık ki bir işe yaramaz.

Meslekten olmayan eleştirmenler genellikle modern insan davranışının görünüşte uyumsuz olan bazı özelliklerini dile getirirler (örneğin evlat edinme ya da gebelikten korunma gibi) ve "eğer bencil genleriniz varsa bunu açıklayın" diye meydan okurlar. Açıkçası Lewontin, Gould ve diğerlerinin doğru biçimde tartıştığı gibi, becerinize bağlı olarak, bir "sosyobiyolojik" açıklamayı, bir "öyleyse böyledir" iddiasını yoktan var etmek mümkün olabilirdi fakat bu tip meydan okumalara yanıt vermenin gereksiz bir iş olacağı konusunda onlara ve Cain'e katılıyorum. Aslında kesin olarak zararlı olacağını düşünüyorum. Tıpkı okumak, matematikle uğraşmak ve stresin neden olduğu hastalıklar gibi, evlat edinme ve gebeliği önleme de genlerinin doğal olarak seçildiği çevreden keskin biçimde farklı olan bir çevrede yaşayan bir hayvanın davranışındır. Yapay bir dünyadaki bir davranışın uyarlanımsal önemi hakkındaki soru asla sorulmamalıdır ve her ne kadar saçma sorular saçma yanıtları hak etse de yanıt vermemek ve açıklamamak daha akıllıca olur.

Burada işimize yarayacak bir benzetimi R.D. Alexander'dan duymuştum. Pervane böcekleri mum alevine doğru uçarlar ve bu, bunların seçim değerine hiçbir etkide bulunmaz. Mumlar henüz icat edilmemişken karanlıkta parlayan küçük ışık kaynakları optik sonsuzluğa sahip gök cisimleri olabilir ya da bu ışıklar mağaralardaki ve diğer kapalı alanlardaki deliklerden kaçabilirler. İkinci verdiğimiz örnek, ışık kaynağına yaklaşmanın hayati değerini ortaya koymaktadır. İlk örneğe bunu daha dolaylı bir şekilde göstermektedir (Fraenkel ve Gunn, 1940). Pek çok böcek gök cisimlerini pusula olarak kullanmaktadır. Bunlar optik sonsuzlukta olduklarından kendilerinden gelen ışınlar paraleldir ve bunlara göre sabit bir konumda, diyelim 30°'lik

açıda, bulunmayı sürdüren bir böcek düz bir hat üzerinde gider. Fakat sonsuzdan gelmeyen ışınlar paralel nitelikte değildir ve buna göre davranan bir böcek (eğer dar açılı bir rota tutturursa) döne döne ışık kaynağına gidecektir ya da (geniş açılı bir rotadaysa) döne döne uzaklaşacak veya (ışınlara tam 90°'lik bir seyir uygularsa) ışık kaynağının etrafında dönecektir. Öyleyse böceklerin mum alevinde kendilerini yakmalarının başlı başına bir yaşam değeri yoktur: bu varsayıma göre bu davranış, sonsuzda olduğu "varsayılan" ışık kaynağının yardımıyla yönünü belirleme alışkanlığının bir yan ürünüdür. Bu varsayım daha önce güvenliydi. Fakat artık güvenli değildir ve seçim şimdi bile böceklerin davranışını değiştirme yönünde işliyor olabilir. (Fakat bu bir zorunluluk değildir. Gerekli iyileşmeleri sağlamanın getireceği ek masraflar, bunun getireceği yararın ötesine geçebilir: mum alevini yıldızlardan ayırt etmenin bedelini ödeyen pervane böcekleri, bu pahalı ayırt etme girişiminde bulunmayan pervane böceklerinden ortalama olarak daha az başarılı olabilir ve kendini yakmanın düşük riskini kabul edebilir. Sonraki bölüme bakınız.)

Fakat şimdi basit zaman gecikmesi varsayımının kendisinden çok daha zor algılanan bir sorunla karşı karşıyayız. Daha önce belirtildiği gibi bu sorun, açıklama gerektiren birimler olarak tanımlamayı seçtiğimiz hayvanların özellikleriyle ilgilidir. Lewontin'in işaret ettiği gibi (1979b), "Evrimsel dinamiklerin "doğal" ayrım çizgileri nedir? Fenotipin evrimdeki topolojisi nedir? Evrimin fenotipik birimleri nelerdir?" Mum alevi çelişkisi yalnızca pervane böceğinin davranışını ortaya koymak için seçtiğimiz yöntem nedeniyle ortaya çıkar. "Pervane böcekleri neden mum alevine doğru uçar" diye soruyoruz ve kafamız karışıyor. Eğer bu özelliği farklı biçimde ortaya koysaydık ve "Pervane böcekleri neden ışınlara belirli bir açıda sabit durur (eğer ışınlar paralel olmazsa şans eseri olarak böceklerin ışık kaynağına döne döne gitmesine neden olan bir alışkanlık)" diye sorsaydık kafa karışıklığı yaşamazdık.

Daha ciddi bir örnek olarak insanda erkekler arasında görülen eşcinselliği ele alalım. Görünüşe bakılırsa, karşı cinsle ol-

maktansa hemcinsiyle cinsel ilişkiye girmeyi tercih eden azımsanmayacak sayıda erkek herhangi basit bir Darwinci teori için sorun oluşturmaktadır. Özel olarak yayımlanan, oldukça dolaylı bir başlığa sahip olan ve yazarının kendisinin bana gönderdiği eşcinsellik taraftarı bir kitap sorunu özetlemektedir: "Neden "geyler" var? Evrim "geyliği" milyonlarca yıl önce neden ortadan kaldırmadı?" Yazar, kaza eseri olarak, sorunu öyle önemli ele alıyor ki yaşamın Darwinci kavranışının altını ciddi bir biçimde oyuyor. Trivers (1974), Wilson (1975, 1978) ve özellikle Weinrich'e göre (1976), eşcinseller, tarihte belirli bir dönemde, kişisel üremelerinden vazgeçip diğer akrabalarına daha iyi bakım sağlamak için işlevsel olarak kısır işçilere denk olmuş olabilirler. Bu düşünceyi özellikle "sinsi erkek" varsayımından daha mantıklı bulmuyorum (Ridley ve Dawkins, 1981). Bu varsayıma göre eşcinsellik dişilerle eşleşmeyi sağlamak için bir "alternatif erkek taktiğidir." Harem savunmasının egemen erkekler tarafından yapıldığı bir toplulukta, egemen erkeğin, eşcinsel olduğu bilinen bir erkeğe, eşcinsel olmayan erkeklere göre daha hoşgörülü davranma olasılığı yüksektir ve bundan dolayı ikincil konumdaki erkek dişilerle gizli ilişki yaşayabilir. Fakat "sinsi erkek" varsayımı konusunu bu türdeki açıklamaları uydurmanın ne kadar kolay ve yetersiz olduğunu abartma biçiminin akla yatkın bir olasılığı olarak açmıyorum (Lewontin, 1979b, aynı öğretici oyunu *Drosophila*'daki bariz eşcinselliği tartışırken kullanmıştı). Dikkat çekmek istediğim asıl nokta oldukça farklı ve çok daha önemli. Bu nokta yine, açıklamaya çalıştığımız fenotipik özelliği nasıl tanımlayacağımızla ilgili.

Eşcinsellik, yalnızca eşcinsel olan ve olmayan bireyler arasındaki farklılıkta genetik bir etken söz konusu olduğunda, Darwinciler için elbette bir sorun teşkil eder. Kanıt tartışmalı olsa da (Weinrich, 1976), bu savın hatırı için durumun böyle olduğunu kabul edelim. Şimdi farklılıkta genetik bir etken olduğunu söylemek *ne demektir*, genel söylenişle, eşcinsellik geni (ya da genleri) mi vardır soruları sorulabilir. Yalnızca çevresel etkilerin bağlamı tanımlanırsa ve çevrenin genomdaki tüm diğer genleri kapsadığı da anlaşılırsa bir genin fenotipik "etkisi"

kavramının bir anlamı olduğu, genetikten çok mantığın temel bir gerçeğidir. X çevresindeyken A "için" olan bir gen, Y çevresindeyken B için işlev görebilir. Bir genin mutlak ve bağlamdan yoksun fenotipik etkisinden söz etmek anlamsızdır.

Bugünkü çevrede eşcinsel bir fenotip ortaya koyan genler varsa bile bu, başka bir çevrede, diyelim Pleistosen'deki atalarımızın yaşadığı çevrede, bu genlerin aynı fenotipe yol açacağı anlamına gelmez. Modern çevremizde eşcinsellikten sorumlu gen Pleistosen'de tamamen başka bir şeyden sorumlu olacaktır. Dolayısıyla burada özel bir tür "zaman gecikmesi etkisi" olasılığına sahibiz. Açıklamaya çalıştığımız fenotip daha önceki bir çevrede, o gen mevcut olsa bile ortaya çıkmamış olabilir. Bu bölümün başında tartıştığımız zaman gecikmesi etkisi değişen seçim baskısıyla kendisini gösterecek şekilde çevredeki değişikliklerle ilgiliydi. Şimdi buna, çevredeki değişimlerin, açıklamaya başladığımız fenotipik özelliğin doğasını değiştirebileceğine ilişkin daha ince bir noktayı ekliyoruz.

Tarihsel kısıtlar

Jet motoru, pek çok amaç göz önünde bulundurulduğunda, daha üstün olduğundan pervaneli motorun yerini aldı. İlk jet motorunun tasarımcıları işe boş bir çizim tahtasıyla başladılar. Bu tasarımcıların ilk jet motorunu, var olan bir pervaneli motordan, her bir zaman diliminde birini değiştirmek koşuluyla, somun somun, vida vida, perçin perçin evrimleştirmekle kısıtlandıklarında nasıl bir şey ortaya çıkaracaklarını bir düşünün. Bu şekilde oluşturulmuş bir jet motoru gerçekten de tuhaf bir araç olurdu. Bu şekildeki evrimleşmeyle tasarlanan bir uçağın yerden havalanmasını hayal etmek zordur. Biyolojik benzetimi tamamlamak için bir başka kısıt daha eklemeliyiz. Son ürün yalnızca yerden havalanmakla kalmamalı, tüm evrim boyunca ortaya çıkan her bir ara biçim de yerden kalkmalı ve her bir ara biçim bir öncekinden daha üstün olmalıdır. Bu açıdan bakıldığında hayvanların mükemmel olmasını beklemek şöyle dursun onlarla ilgili herhangi bir şeyin düzgün işleyip işlemeyeceğini merak edebiliriz.

Heath Robinson'ın (ya da Rube Goldberg-Gould, 1978'in) hayvan karakterlerine ilişkin örneklerinden emin olmak önceki paragraftakilerin yol açtığı beklentilere göre daha zordur. Profesör J. D. Currey tarafından bana önerilen ve en beğendiğim örnek, gırtlaktaki geri dönen sinirdir. Bir memelide, özellikle zürafada, beyinden gırtlığa giden en kısa yol kesinlikle aortun gerisindeki yol değildir ama geri dönen sinirin izlediği yol budur. Muhtemelen bir zamanlar, memelilerin uzak atasında, kaynaktan son organa düz bir hat şeklinde giden sinir, aortun arkasından geçmekteydi. Süreç içinde boyun uzamaya başladığı zaman sinir de güzergâhını aortun arkasından uzattı ama bu yolun uzatılmasındaki her bir adımın nihai maliyeti büyük değildi. Gerçekleşen önemli bir mutasyon sinirin güzergâhını yalnızca erken embriyonik süreçlerde büyük bir karışıklık yaratma pahasına tamamen değiştirmiş olabilir. Belki de Devoniyen dönemdeki peygamber ya da Tanrıvari bir tasarımcı zürafanın ortaya çıkacağını öngörebilir, sinirin embriyoda izlediği orijinal yolu farklı şekilde tasarlayabilirdi fakat doğal seçilim için öngörü söz konusu değildir. Sydney Brenner'ın işaret ettiği gibi, doğal seçilimin Kretase döneminde işe yarayabilir diye Kambriyen dönemde kullanışsız bir mutasyon lehinde çalışması beklenemez.

Yassı balığın, her iki gözü de kafanın aynı tarafına getirecek kadar tuhaf biçimde dönmüş olan ve Picasso'nun resimlerine benzeyen yüzü, mükemmellik üzerindeki tarihsel kısıtın bir başka dikkat çekici göstergesidir. Bu balığın evrimsel tarihi kendisini anatomide öyle açık bir şekilde gösterir ki dindar fanatiklerin dikkate alması için iyi bir örnek oluşturur. Aynı şey omurgalı gözünün ters yönde konumlandığı tuhaf durum için de söylenebilir. Işığa duyarlı "fotoseller" retinanın arkasında yer alır ve ışık oraya ulaşmadan önce kaçınılmaz biçimde zayıflayarak bağlantı sağlayan kısımların içinden geçmek zorundadır. Muhtemelen retinası, kafadanbacaklılarda olduğu gibi, doğru yerde olan bir gözün ortaya çıkmasına yol açan çok uzun bir dizi mutasyonu kâğıda dökmek olanaklıdır ve bu, sonuçta bir miktar daha etkili olabilir. Fakat bunun embriyoda yol açtığı

ğı karmaşanın maliyeti o kadar büyük olur ki, ara basamaklar, sonuçta oldukça iyi işleyen rakip ve onarıcı mekanizmayla karşılaştırıldığında doğal seçim güçlü bir şekilde onun aleyhinde işler. Pittendrigh'in (1958) iyi bir biçimde ifade ettiği gibi, uyarlanımsal düzenlenme "şans kapıyı çaldığında uygun durumdaki şeylerden derme çatma bir yama yapma işidir ve doğal seçimin öngörüsüyle değil deneyimlemeleriyle onaylanır" (ayrıca bkz. Jacob, 1977, "el yordamıyla ilerlemek" üzerine).

Sewall Wright'ın (1932) "uyarlanımsal düzlem" (*adaptive landscape*) adıyla bilinen benzetimi, seçilimin yerel ölçekte en uygun olanın (optima) lehindeki işleyişinin, evrimi nihai olarak daha üstün ve daha geniş ölçekte en uygun olan yönünde gelişmekten alıkoyduğuna ilişkin düşünceyle aynı fikri taşımaktadır. Wright'ın kısmen yanlış anlaşılan, genetik sürüklenmenin türleri yerel ölçekte en uygun olanın çekiminden kaçmasına olanak sağlamasına yaptığı vurgu ve böylece bir insanın en uygun çözüm olarak kabul edebileceği şeylerdeki bu en uygun çözüme daha yakın bir yaklaşımı benimsemesi, Lewontin'in (1979b) sürüklenmeyi "uyarlanıma alternatif" olarak ele almasıyla ilginç bir karşıtlık oluşturur. Pleiotropi konusunda olduğu gibi burada da bir çelişki söz konusu değildir. Lewontin "gerçek popülasyonların sınırlılığı gen frekansında öyle tesadüfi değişikliklerle sonuçlanır ki, belirli bir olasılık dahilinde, daha düşük üreme uyumuna sahip genetik kombinasyonlar bir popülasyonda sabitlenecektir" derken haklıdır. Fakat öte yandan sürüklenmenin, yerel ölçekte en uygun durumun, tasarımın mükemmelliğe ulaşması üzerine bir sınırlama getireceği ölçüde bir kaçış yolu sağlamaya eğilimli olduğu da doğrudur (Lande, 1976). Öyleyse, ironik olarak doğal seçimdeki bir zayıflık, bir soyun en uygun tasarıma ulaşma olasılığını teorik olarak *artırabilir*! Saf doğal seçim, bir öngörüye sahip olmadığı için mükemmellik *karşıtı* bir mekanizmadır ve Wright'ın düzleminde yer alan küçük yükseltilerin tepelerini kucaklayacaktır. Güçlü bir seçim karışımı, seçilimin gevşek görüldüğü dönemlere dağılır ve belki de sürüklenme, yüksek zirvelere yol veren vadileri aşmanın formülü olabilir. Açıkça söylemek gerekirse, "uyarlanımcılık" puan alı-

nan bir müsabaka olacaksa her iki tarafın da puan alabileceği bir olanak söz konusudur.

Kendi hissiyatım, tarihsel kısıtlarla ilgili olan bu bölümün gerçek çelişkisinin çözümünün burada bir yerde yatıyor olabileceği yönündedir. Jet motoru benzetmesi hayvanların derme çatma gülünç yaratıklar ve yamalı geçmişin tuhaf kalıntıları olmaları gerektiğini ortaya koyar. Bu makul beklenti ile avlanan bir çitanın ürkütücü zarafetini, çabukluğun aerodinamik güzelliğini, yaprak böceğinin yanıltıcı ayrıntılarına olan büyük özenini nasıl bağdaştırabiliriz? Daha da etkili olan şey, ortak sorunlarla ilgili olarak yakınsayan farklı çözümler arasındaki ayrıntılı uzlaşılarıdır. Memelilerin Avustralya, Güney Amerika ve Eski Dünya'daki dağılımı arasında var olan çoklu paralellikler buna örnek teşkil eder. Cain (1964), "Şimdiye dek yakınsamanın genellikle Darwin ve başkaları tarafından bizi yanıltacak kadar iyi olmayacağı varsayılmıştı" diye belirtir fakat birbirine rakip sınıflandırmacıların aldandığı örnekleri vermeye de devam eder. Şimdiye dek doğru bir biçimde tek bir ortak atadan (monofiletik) köken aldığı düşünülen pek çok grubun ancak yakın bir ortak ataya sahip (polifiletik) olduğundan kuşku duyulmaktadır.

Örneklere ya da karşı örneklere ilişkin yapılacak alıntılar tamamen anlamsızdır. Burada ihtiyacımız olan şey, evrimsel bağlamda yerel ve geniş ölçekte en uygun olan arasındaki ilişkiye dair yapıcı bir iş çıkarmaktır. Doğal seçilime ilişkin kavrayışımızın kendisi, Hardy'nin (1954) ifadesiyle "özelleşmeden kaçış" üzerinde yapılacak bir çalışmayla desteklenmelidir. Hardy, özelleşmeden kaçış olarak neoteniye önerirken ben bu bölümde, bu rol için, Wright'ı izleyerek, sürüklenmeyi önermekteyim.

Kelebeklerdeki Müller mimikrisi burada yararlı bir örnek olabilir. Turner (1977) "Amerikan tropik yağmur ormanlarındaki uzun kanatlı kelebekler arasında (ithomidler, heliconidler, danaidler, pieridler, pericopidsler) birbirinden farklı altı caydırıcı örüntü bulunur ve tüm bu caydırıcı renklere sahip türler bu mimikri "halkalarından" birine ait olsa da halkaların kendisi Amerika'nın tropik bölgelerinin büyük bir kısmındaki aynı ha-

bitatlarla birlikte var olur ve birbirinden farklı kalır... İki örüntü arasındaki farklılık tek bir mutasyonla aşılabacak kadar büyük olduğunda yakınsama neredeyse tamamen olanaksız hale gelir ve mimikri halkaları süresiz olarak birlikte var olurlar" diye belirtir. Bu, "tarihsel kısıtın" tüm genetik ayrıntısıyla anlaşılmasına yakın olabileceği durumlardan biridir. Ayrıca mevcut örnekte, belirli bir tipteki kelebeğin bir mimikri halkasının yörelerinden ayrılması ve bir başka mimikri halkası tarafından "çekilmeyle" onun çekim etkisine girmesi olan "vadi geçmenin" genetik ayrıntılarını çalışmak için de değerli bir fırsat sunabilir.

Her ne kadar bu örnekte sürüklenmeyi bir açıklama olarak tercih etmese de Turner kışkırtıcı bir şekilde "Güney Avrupa'daki *Amata phegea*'nın *Zygenea ephialtes*'i, *A.phegea*'nın Kuzey Avrupa'daki alanının dışında bulunan zygaenidlerin, homoptrenlerin ve diğerlerinin Müller mimikrisinden alıkoymuştur" diye işaret eder.

Daha genel teorik düzeyde Lewontin (1978), "doğal seçilimin gücü aynı kalsa bile genetik bileşimin kararlı dengesinin sıklıkla pek çok alternatifi olabilir. Genetik bileşim alanındaki bu uyarlanımsal zirvelerin hangisine bir popülasyon tarafından erişileceği tamamen seçilim süreçlerinin başındaki şans olaylarına dayalıdır... Örneğin Hint gergedanları bir, Afrika gergedanlarıysa iki boynuza sahiptir. Boynuzlar avcılara karşı bir korunma uyarlanımıdır fakat tek bir boynuzun, Afrika düzlüklerindeki iki boynuzun aksine, özellikle Hindistan'daki koşullarda uyarlanımsal olduğu doğru değildir. Bu iki tür, bir miktar farklı gelişim sistemleriyle başlayarak, aynı seçilim güçlerine biraz farklı şekillerde yanıt vermişlerdir" diye belirtir. Her ne kadar Lewontin'in gergedanların boynuzlarının işlevsel önemi hakkındaki alışılmadık "uyarlanımcı" yanılgısının önemsiz olmadığını eklemek gerekiyorsa da, temelde iyi bir noktaya işaret etmektedir. Boynuzlar gerçekten de avcılara karşı bir uyarlanımsa, iki boynuz Afrika'daki avcılara karşı daha etkiliyken tek bir boynuzun Asya'daki avcılara karşı daha işe yarar olduğunu düşünmek zordur. Fakat gergedanların boynuzları tür içi kavgaya ve gözünü korkutma amaçlı bir uyarlanımsa, ki bu çok daha

olası görünüyor, tek boynuzlu gergedan bir kıtada dezavantajlı olurken iki boynuzlu olan da diğer kıtada bundan zarar görebilir. Oyunun adının göz korkutma (ya da Fisher'ın çok uzun zaman önce bize öğrettiği gibi cinsel çekicilik) olduğu her durumda çoğunluğun tarzına uyum, çoğunluğun tarzı her ne olursa olsun, avantaj sağlayabilir. Tehdit görüntüsünün ayrıntıları ve bununla ilgili organlar rastgele olabilir fakat yerleşik gelenekten ayrılan herhangi bir mutant bireyin başına kötü şeyler gelecektir (Maynard Smith ve Parker, 1976).

Var olan genetik çeşitlilik

Bir olası seçilim baskısı ne kadar güçlü olursa olsun bu seçilim baskısının üzerinde işleyeceği bir genetik çeşitlilik yoksa evrimleşme gerçekleşmez. "Dolayısıyla kol ve bacakların yanında kanatlara sahip olmanın bazı omurgalıları avantaj sağladığını ileri sürebilsem de bu omurgalılarından hiçbiri, böyle bir genetik çeşitlilik hiç var olmadığı için üçüncü bir çift kol veya bacağı evrimleştirmemiştir." (Lewontin, 1979b). Bazı kimseler bu konuda aynı görüşte olmayabilir. Domuzların kanatlarının olmamasının tek sebebi seçilimin bunların evrimi yönünde işlememiş olması olabilir. Kuşkusuz, her ne kadar sıklıkla kullanılsa bile bir hayvan için bir çift kanata sahip olmanın oldukça kullanışlı olabileceğini ve dolayısıyla verili bir soyda kanatların olmayışının nedeninin elverişli mutasyonların bulunmayışından kaynaklandığını, insan merkezli sağduyu zemininde, kabullenmeden önce dikkatli olunmalıdır. Dişi karıncalar kraliçe olmak üzere beslenirse kanat geliştirebilirler fakat işçi olmak üzere beslenirlerse bu kapasitelerini kullanmazlar. Daha ilginç, pek çok türdeki kraliçe bireyler, kanatlarını yalnızca bir kere, çiftleşme uçuşunda kullanırlar ve sonra yer altında geçecek yaşamlarına hazırlanmak üzere bu kanatları kökünden kırarak ya da ısırp kopararak keskin bir değişim yaşarlar. Açıkça görülüyor ki kanatlar yararlı olduğu kadar masraflı da olmaktadır.

Charles Darwin'in zekâsının inceliğini en etkileyici şekilde ortaya koyan örneklerden biri kanatsız olmayla ve okyanus

adalarında yaşayan böceklerde kanatların varlığının maliyetiyle ilgili tartışmasında görülmektedir. Şu anki amacımızla ilgili nokta kanatlı böceklerin denize savrulma tehlikesine sahip olmalarıdır ve Darwin (1859, s. 177) bunu adalarda yaşayan pek çok böceğin indirgenmiş kanatlara sahip olmasının nedeni olarak ileri sürmektedir. Darwin ayrıca adalarda yaşayan bazı böceklerin kanatsız olmak şöyle dursun fazladan kanatları olduğuna da dikkat çeker.

Bu, doğal seçilimin işleyişiyle oldukça uyumludur. Yeni bir böcek adaya vardığında doğal seçilimin böceğin kanatlarını bü-yütmesi ya da indirgemesi çok sayıdaki böceğin rüzgârla olan savaştan kurtulup kurtulmayacağına ya da uçuş girişiminden vazgeçeceğine ve ya hiç ya da nadiren uçulup uçulmayacağına bağlı olacaktır. Kıyıya yakın yerde kazaya uğrayan denizcilerde olduğu gibi, eğer hiç yüzemiyorlarsa ve kaza yerinden ayrılmıyorlarsa bu durum kötü yüzücüler için iyiyken daha uzağa yüzebilen iyi yüzücüler için de iyidir.

Her ne kadar "Yanlışlanamaz!, Totolojik!, Uydurma!" çılgınlıklarını haykıran koronun sesi duyulabilirse de daha açık bir evrimsel akıl yürütme bulmak zordur.

Domuzların kanat geliştirip geliştiremeyeceği sorusuna geri dönersek, Lewontin uyarlanmasıyla ilgilenen biyologların mutasyon çeşitliliğinin varlığı sorununu göz ardı edemeyeceklerini söylerken kesinlikle haklıdır. Maynard Smith"le (1978a) birlikte pek çoğumuzun, her ne kadar genetik konusunda o ve Lewontin kadar bilgili olmasak da, "uygun türde bir genetik çeşitlilik daima olacaktır" şeklinde bir varsayıma eğilimli olduğumuz kuşkusuz doğrudur. Maynard Smith'in gerekçesi "bazı nadir istisnalar dışında yapay seçilim, organizma ya da seçilen özellik ne olursa olsun, daima etkili olmuştur" biçimindedir. Bunun meşhur bir örneği, Maynard Smith (1978b) tarafından tamamen kabul edilen ve en uygun teori için gerekli çeşitliliğin genellikle bulunmadığı, Fisher'ın (1930a) eşey oranı teorisidir. Büyükbaş hayvan yetiştiricileri, yüksek süt verimi, yüksek et üretimi, büyüklük, küçüklük, boynuzsuzluk, çeşitli hastalıklara direnç ve boğalarla dövüşte azgın olma bakımından sorun yaşamazlar.

Sığırlar boğa yavrusu vermek yerine inek yavrusu vermek üzere çiftleştirilebilselerdi süt endüstrisi bundan müthiş bir yarar sağlardı. Buna ilişkin tüm girişimler gereken genetik çeşitlilik bulunmadığı için tuhaf bir biçimde başarısızlığa uğramıştır. Şaşırtıcı ve aslında üzücü bulduğum bu gerçek kendi biyolojik sezgimin nasıl yanıltıldığının bir ölçüsü olabilir. Bunun istisnai bir durum olduğunu düşünmek isterdim ama Lewontin mevcut genetik çeşitliliğin sınırları sorununa daha çok önem vermemiz gerektiği konusunda haklıdır. Bu bakış açısıyla, çok çeşitli özelliklerin yapay seçilime uyum ya da direnç gösterme bakımından derlenmesi büyük ilgi uyandıracaktır.

Bu arada üzerinde fikir birliğine varıldığı söylenebilecek bazı şeyler de vardır. İlk olarak, hayvanların neden bazı uyarlanımlara sahip olmadığını açıklamak için mevcut mutasyonların bulunmayışını gerekçe göstermek mantıklı olabilir fakat bu savı diğer türlü uygulamak daha zordur. Örneğin gerçekten de domuzların kanatlı olmasının daha iyi olacağını düşünebilir ve kanatlarının bulunmayışının nedeninin atalarının gerekli mutasyonlara sahip olmaması olduğunu ileri sürebiliriz. Fakat karmaşık bir organa ya da karmaşık ve zaman alıcı bir davranış örüntüsüne sahip bir hayvanı gördüğümüzde bunun doğal seçimle oluştuğunu tahmin ederken sağlam dayanaklar üzerinde durmuş oluruz. Daha önce bahsettiğimiz, arıların dans etmesi, kuşlarda "karıncalanma," değnek çekirgelerinin "sallanması" ve martıların yumurta kabuklarını uzaklaştırması gibi davranışlar zaman alan, enerji harcatan ve karmaşık davranışlardır. Bu davranışların Darwinci bir sağkalım değerine sahip olduğuna ilişkin varsayım ezici bir biçimde güçlüdür. Birkaç örnekte bu sağkalım değerinin ne olduğunu bulmanın mümkün olduğu görülmüştür (Tinbergen, 1963).

Fikir birliğine varılan ikinci nokta, eğer akraba türler ya da diğer bağlamlarda aynı türler, gerekli çeşitliliği üretebileceğini gösterirse "uygun mutasyon yok" varsayımının gücünü kısmen yitirmesidir. Aşağıda, toprak kazıcı arı türü olan *Ammophila campestris*'in bilinen yeteneklerinin akraba tür olan *Sphex ichneumoneus*'ta benzer yeteneklerin olmayışını aydınlatmada

kullanılmasına ilişkin bir örnek sunacağım. Aynı savın daha incelikli bir biçimi herhangi bir tür içinde de uygulanabilir. Örneğin Maynard Smith (1977, ayrıca Daly 1979'a bakınız) bir yayınını eğlenceli bir soruyla tamamlar: Neden memelilerin erkekleri emzirmez? Neden emzirmeleri gerektiğini düşünmesinin ayrıntılarına dalmak durumunda değiliz, belki yanlış düşünüyor da olabilir, modelini yanlış kurgulamış olabilir ve sorusuna verilecek doğru yanıt, erkek memelilerin emzirmemesinin ödenecek bedele değmediğidir. Buradaki önemli nokta, bu sorunun "Domuzların neden kanatları yok?" sorusundan çok az farklı olduğudur. Erkek memelilerin emzirme için gereken genlere sahip olduğunu biliyoruz. Çünkü dişi bir memelideki tüm genler erkek atalardan gelir ve erkek torunlara aktarılabilir. Hormon uygulanan genetik erkek memeliler gerçekten de emziren dişiler olarak gelişebilir. Bu durum, erkek memelilerin emzirmemesinin nedeninin basitçe bunu mutasyon anlamında "düşünmemiş olmalarını" daha az mantıklı kılar. (Gerçekten de, verilen hormonun giderek azalan dozuna artan bir duyarlılık gösterenleri seçerek kendiliğinden emziren erkeklerin olduğu bir ırk yetiştirebileceğime iddiaya girerim ve bu Baldwin/Waddington Etkisinin ilginç bir uygulaması olurdu.)

Fikir birliğine varılan üçüncü nokta, eğer ileri sürülen çeşitlilik, zaten var olan çeşitliliğin basitçe nicel olarak artışından ileri geliyorsa bu, radikal nitel yenilikten daha akla yatkındır. Kanat tomurcukları taşıyan bir mutant domuzdan bahsetmek mantıklı olmayabilir fakat kuyruğu var olan domuzlardan daha kıvrıkcık olan bir mutant domuzdan bahsetmek mantıksız değildir. Bu noktayı başka bir yerde daha ayrıntılı olarak ele almıştım (Dawkins, 1980).

Her ne olursa olsun, mutantlaşabilmenin farklı derecelerinin evrimsel etkisinin ne olduğu sorusuna daha zekice bir yaklaşımda bulunmak durumundayız. Verili bir seçim baskısına yanıt olmak üzere genetik çeşitlilik olup olmadığını bir şekilde sormak yeterince iyi bir soru değildir. Lewontin'in (1979) hakkı bir biçimde ifade ettiği gibi, "Mevcut genetik çeşitlilikle yalnızca uyarlanımsal evrimin niteliksel olasılığı kısıtlanmaz aynı

zamanda farklı karakterlerin görelî evrim hızları, bunların her biri için var olan genetik çeşitlilik miktarıyla orantılıdır." Bana kalırsa bu, bir önceki bölümde değindiğimiz tarihsel kısıtlarla birlikte ele alınırsa önemli bir düşünce kanalı açmaktadır. Bu nokta hayali bir örnek ile ortaya konabilir.

Kuşlar tüylerden yapılmış kanatlarla, yarasalarsa deri tabakasından oluşan kanatlarla uçarlar. Hangisi "daha üstün" bir kanat biçimiye, neden bu canlılar aynı yapıdaki bu üstün olan kanatlara sahip değil? Sadık bir uyarlanımcı bu soruya, kuşların tüylerle, yarasaların da deri tabakasına sahip olmakla daha iyi durumda olduğu biçiminde yanıt verebilir. Aşırı bir uyarlanım karşıtıysa, tüylerin büyük olasılıkla hem kuşlar hem de yarasalar için çok daha iyi olacağını fakat yarasaların doğru mutasyonları üretecek şanslarının olmadığını söyleyebilir. Fakat her iki uç yorumdan daha ikna edici bulduğum ara bir açıklama da mevcuttur. Şimdi, yeterince zaman verildiğinde yarasaların atalarının tüy geliştirmek için gereken mutasyonları üretebileceğini söyleyen uyarlanımcıyı doğru kabul edelim. Burada işi bitiren "yeterli zaman verildiğinde" ifadesidir. Burada, olası olan ve olmayan mutasyon varyasyonları arasında ya hep ya hiç ayrımı yapmıyoruz, sadece bazı mutasyonların nitel olarak diğerlerinden daha olası olduğu yadsınamaz gerçeğini ifade ediyoruz. Bu durumda, memelilerin ataları hem gelişmemiş kanat tüyü tomurcuklarına sahip olan hem de gelişmemiş deri tabakası tomurcuklarına sahip olan mutant bireyleri üretebilirdi. Fakat bu gelişmemiş tüylere sahip mutantlar (bunlar küçük ölçekli ara basamaklardan geçmiş olmalıydılar) deri tabakalı mutantlarla karşılaştırıldığında ortaya çıkmakta çok yavaş kaldılar. Deri tabakalı kanatlar çok daha önce ortaya çıktı ve oldukça etkin nitelikte kanatların evrimleşmesine yol açtı.

Genel görüş daha önce uyarlanımsal düzlemle ilgili ileri sürülen görüşe yakındır. Daha önce soyların yerel ölçekte en uygun olanın etkisinden kaçmalarını engelleyen seçimden bahsetmiştik. Şimdi elimizde evrimin iki farklı rotasıyla karşı karşıya kalan bir soy var. Rotalardan biri tüyden kanatlara diğeri ise deri tabakalı kanatlara gidiyor. Tüylü kanat tasarımı

genel ölçekteki en uygun biçim olduğu kadar yerel ölçekteki en uygun biçim de olabilir. Diğer bir deyişle elimizdeki soy Sewall Wright alanının tüylü zirvesine uzanan eğrinin tam başında duruyor olabilir. Yalnızca gerekli mutasyonlar mevcutsa kolaylıkla zirveye çıkabilir. Bu hikâyeye göre, eninde sonunda bahsettiğimiz mutasyonlar ortaya çıkmalıydı fakat –burası önemli– bunun için artık çok geç. Deri tabakasına ilişkin mutasyonlar diğerlerinden önce ortaya çıktı ve elimizdeki soy, deri tabakası uyarlanımlı tepenin yükseklerine çoktan varmıştı. Tıpkı bir nehrin yokuş aşağı doğru en az direnç olan yolu tercih etmesi ve böylece denize varacak en kısa yola uzak olan dolambaçlı bir rota izlemesi gibi soy da herhangi bir andaki mevcut çeşitlilik üzerindeki seçilimin etkilerine göre evrimleşecektir. Soy bir kez bir yönde evrimleşmeye başladığında bu daha önce var olan seçenekleri ortadan kaldırabilir ve genel ölçekteki en uygun olana erişmenin önünü kesebilir. Bana göre mevcut çeşitliliğin eksikliği mükemmellik üzerinde önemli bir kısıt olmak için mutlak bir zorunluluk değildir. Çarpıcı nitel etkiler yalnızca nicel frene ihtiyaç duyar. Bu nedenle, Vermeij'in, morfolojik çok yönlülüğün matematiğiyle ilgili ufuk açıcı yayını (1973) kaynak gösterip "Bazı morfolojiler pek çok şekilde bükülebilir, kıvrılabilir ve farklılaşabilirken bazıları böyle olamaz" dediklerinde ruhen Gould ve Collway'e (1980) katılıyorum. Fakat ben mutlak bir engel değil de nicel bir sınırlılık olması için "olamazlar" ifadesini yumuşatmayı tercih ederdim.

McCleery (1978), etolojik en uygun teorisinin McFarland ekolüne hoş kabul edilebilecek kapsamlı girişinde, en uygunluğa alternatif olarak H. A. Simon'ın "tatmincilik" kavramını vurgular. Eğer en uygun hale getirici sistemler bir şeyi en çoklaştırmayla ilgiliyse tatmin edici sistemler yalnızca yeterlilik sağlamakla kalırlar. Bu durumda yeterlilik sağlamak, sağkalıma yeterlilik sağlamak anlamındadır. McCleery, bu "yeterlilik" kavramının fazla bir deneysel iş çıkarmamasından şikâyet etmekle yetinmektedir. Bence evrim teorisi bize *önsel olarak* biraz daha olumsuz olma olanağı sunmaktadır. Canlılar sadece hayatta kalmak üzere seçilmez; diğer canlılarla rekabet sırasında hayatta

kalırlar. Bir kavram olarak tatminciliğin sorunu tüm yaşam için temel teşkil eden rekabeti dışlamasıdır. Gore Vidal'ın sözleriyle: "Başarılı olmak yeterli değil. Diğerleri başarısız olmalı."

Öte yandan "en uygunlaştırma" da, bir mühendisin geniş ölçekte en iyi tasarım olarak tanımladığı şeye erişmeyi önermesi nedeniyle talihsiz bir ifadedir. Bu bölümün konusu olan mükemmellik kısıtlarını gözden kaçırmaktadır. "İyileştirme" sözcüğü pek çok şekilde en uygunlaştırma ile tatmin edicilik ifadeleri arasında akla uygun bir orta yolu belirtir. En uygunun en iyi anlamına geldiği her durumda iyileştirmek daha iyisi anlamına gelir. Tarihsel kısıtlarla, ilgili olarak değindiğimiz noktalar (Wright'ın uyarlanımsal düzlemi ve nehirlerin en az direnç olan yolu takip etmesi), tamamen doğal seçilimin mevcut alternatifler arasında daha iyi olanı seçmesi gerçeğiyle ilişkilidir. Doğa bir soyu en geniş ölçekte nihai üstünlüğe ulaşacak biçimde yola koymak üzere geçici zarar oluşturacak bir dizi mutasyonu bir araya getirecek öngörüye sahip değildir. Halihazırda bir miktar daha yararlı olan mevcut mutasyonlar lehine işlemekten geri durmaz ve böylece daha sonra oluşabilecek daha iyi nitelikteki mutasyonların getireceği yararları sağlayabilir. Tıpkı bir nehir gibi doğal seçim de, aktığı yolu daha az direnç taşıyan mevcut hat üzerinden kör bir biçimde iyileştirir. Ortaya çıkan hayvan ne düşünülecek en mükemmel tasarımdır ne de güç bela hayatını sürdürecektir kadar iyidir. Bu hayvan, en iyi ihtimalle, her biri o zaman diliminde var olan daha iyi alternatifleri temsil eden değişimlerin tarihsel seyrinin ürünüdür.

Maliyet ve hammadde kısıtları

"Olabilecek olan üzerinde kısıtlama yoksa en iyi fenotip son-
suza dek yaşar, avcılar tarafından yakalanmaz, sınırsız sayıda
yumurta bırakabilir ve bu böyle devam eder" (Maynard Smith,
1978b). "Çizim tahtası üzerinde tam yetki verilen bir mühendis,
bir kuş için "ideal" kanadı çizebilir fakat hangi kısıtlılık şartları
altında çalışacağını bilmek isteyebilir. Tüy ve kemik kullanmak-
la mı kısıtlanmıştır yoksa iskeleti titanyum alaşım olarak mı

tasarlamalıdır? Kanatlara ne kadar harcama yapabilir ve mevcut ekonomik yatırımın ne kadarı örneğin yumurta üretimine ayrılacaktır?" (Dawkins ve Brockmann, 1980). Uygulamada bir mühendise "Köprü on ton yüke dayanmalıdır. Uçağın kanadı en kötü türbülans koşullarında gerçekleşmesi beklenebilecek zorlanma durumunun üç katı bir zorluğa maruz kalana kadar kırılmamalıdır; şimdi git ve bunu yapabildiğin kadar ucuza yap" gibi asgari işleyiş talimatları verilecektir. Burada en iyi tasarım, verilen ölçütleri en ucuza yapan ("tatmin edici") tasarımıdır. Belirtilen ölçütlerden "daha iyisini" sağlayan herhangi bir tasarım, verilen ilk ölçüt muhtemelen daha ucuz bir şekilde sağlanacağından reddedilir.

Özel bir ölçütün belirlenmesi keyfi bir çalışma kuralıdır. Beklenen en kötü koşulun üç katına dayanıklı olma gerekliliği gibi güvenlik sınırlarının belirlenmesinde sihirli bir yan yoktur. Askeri uçaklar sivil uçaklara göre daha tehlikeli güvenlik sınırlarına sahip olacak biçimde tasarlanabilir. Aslına bakılırsa mühendise verilen en iyi biçimi oluşturma talimatları insanın güvenliği, hız, rahatlık, atmosferin kirletilmesi vb başlıkların parasal maliyetinin değerlendirilmesine eşdeğerdir. Her biri için belirlenen bedel bir muhakemeye dayanır ve genellikle tartışmalıdır.

Hayvanların ve bitkilerin evrimsel tasarımında ne muhakemenin ne de gösterinin izleyicisi olan insanların arasında gerçekleşenin dışında bir tartışmanın yeri vardır. Fakat doğal seçim bir şekilde bu tür bir muhakemeye eşdeğer bir şey sağlamalıdır: avlanma tehlikesi, aç kalmanın tehlikeleri ve fazladan bir kişiyle eşleşmenin yararlarının karşılık olarak değerlendirilmelidir. Bir kuş için kanatlara güç verecek göğüs kaslarını meydana getirmede kullanılacak kaynaklar aynı zamanda yumurta yapmaya harcanacak kaynaklardır. Daha da büyük bir beyin, çevredeki ayrıntıları, geçmişi ve şimdiyi değerlendirmede daha incelikli bir tutum almayı sağlayabilir. Fakat bunun maliyeti vücudun ön kısmında fazladan bir ağırlık ve aerodinamik kararlılığı sağlamak için daha büyük bir kuyruk gereksinimi vb anlamına gelen daha büyük bir başa sahip olmaktır. Kanatlı

yaprak bitleri aynı türün kanatsız olan bireylerine göre daha az doğurgandır (J. S. Kennedy ile kişisel görüşme). Her evrimsel uyumun başka şeyleri yapma fırsatlarının kaybıyla ölçülen bir bedel karşılığında gerçekleşmesi, geleneksel ekonomik söylemdeki "her şey karşılıklı" ifadesi kadar doğrudur.

Biyolojideki bu bedel-değişiminin, kanat kaslarının, ötüş zamanının, avcıya karşı tetikte olmanın vs matematiği ve "eşey organı eşdeğerleri" gibi bazı ortak birimlerdeki matematik muhtemelen oldukça karmaşıktır. Bir mühendisin, performansın keyfi olarak seçilen en düşük eşiğini dikkate alıp çalışarak işin matematiğini basitleştirmesine izin verilirse de biyoloğun böyle bir lüksü yoktur. Sempatimizi ve hayranlığımızı bu sorunlarla ayrıntılı biçimde boğuşmaya girişen az sayıdaki biyoloğa göstermeliyiz (örn. Oster ve Wilson, 1978; McFarland ve Houston, 1981).

Öte yandan, matematik ürkütücü olsa da, maliyet ve ödün verme sisteminin varlığını inkâr eden herhangi bir biyolojik en uygunluk görüşünün başarısız olacağıyla ilgili en önemli noktayı kavramak için matematiğe ihtiyacımız yoktur. Bir hayvanın bedeninin ya da davranışının herhangi bir niteliğiyle, diyelim kanatlarının aerodinamik performansıyla, ilgilenen bir uyarlanımcı, kanatların etkinliğinin ancak hayvanın başka bir yerinde ortaya çıkacak bir maliyetle sağlanabileceğini unutuyorken her türlü eleştiriyi hak eder. Biyolojik işlevi tartışırken pek çoğumuzun, maliyetlerin önemini asla inkâr etmesek de, bunları vurgulamayı unuttuğu, belki de bunlar hakkında düşünmeyi bile unuttuğu, kabul edilmelidir. Karşımıza çıkan bazı eleştirileri kıskırtan muhtemelen budur. Önceki bölümde Pittendrigh'in uyarlanımsal düzenlenmenin "derme çatma bir yama işi" olduğu ifadesini alıntılamıştım. Aynı zamanda bunun bir uzlaşma karmaşası da olduğunu unutmamalıyız (Tinbergen, 1965).

İlkesel olarak, bir hayvanın bir grup kısıtlılık altında en iyi duruma geldiğini kabul etmek ve bu kısıtlamaların ne olduğunu anlamaya çalışmak değerli bir bulgusal süreç olur gibi görünüyor. Bu, McFarland ve çalışma arkadaşlarının "ters en iyilik" yaklaşımı adını verdiği yaklaşımın sınırlı bir biçimidir (örn.

McCleery, 1978). Bir olgu çalışması olarak aşına olduğum bu çalışmadan biraz bahsedeceğim.

Dawkins ve Brockmann (1980), Brockmann'ın çalışma konusu olan kazıcı arıların (*Sphex ichneumoneus*) toy bir iktisatçının uyumsuz diye eleştireceği biçimde davrandıklarını keşfettiler. Arılar gelecekte ne kadar kazanç sağladıklarına göre değil o zamana kadar ne kadar yatırım yaptıklarına göre kaynak değerlendirmesi yaparak "Concorde yanılıgısına" düşüyorlardı. Bunun kanıtı kısaca şuydu. Dişiler larvaları için yiyecek işlevi görecek sokulup uyuşturulmuş uzun antenli çekirgelerin bulunduğu yuvalar hazırlarlar (bkz. Bölüm 7). Bazen iki dişi aynı yuvayı hazırlarken karşı karşıya gelir ve sonunda bunun için kavgaya tutuşurlar. Her kavga, kaybeden olarak tanımlanabilecek arılardan birinin, bölgeden ayrılıp yuvanın kontrolünü ve her iki arı tarafından yakalanan uzun antenli çekirgeleri kazanan arıya bırakmasına dek sürer. Yuvanın "gerçek değerini" içindeki çekirge sayısı ile ölçeriz. Her bir arının yuva için "ilk yatırımı" bir birey olarak o arının yuvaya koyduğu çekirge sayısı ile ölçülür. Buradan elde edilen kanıt, her arının yuvanın "gerçek değeriyle" orantılı olarak değil kendi yatırımıyla orantılı bir zaman kadar dövüştüğünü ortaya koymaktadır.

Bu tutum insan psikolojisi bakımından çok caziptir. Bizler de elde etmek için büyük çaba harcadığımız mülkler için inatla savaşıyoruz. Buradaki yanılığın ifadesi, adını, gelecek beklentilerine ilişkin temkinli ekonomik değerlendirmelerin Concorde Hava-yolunu geliştirmekten vazgeçilmesini önerdiği zamanlarda, yarı tamamlanmış bir projeyi sürdürme lehinde olan geçmişe yönelik savların birinden alır: "Zaten çok fazla harcama yaptık, artık geri dönemeyiz." Savaşları uzatmaya ilişkin popüler bir sav da bir başka isimli yanılığın doğmasına neden olmuştur, "Çocuklarımız boş yere ölmeyecekler" yanılığı.

Dr. Brockmann ve ben, arıların bu şekilde davrandığını ilk fark ettiğimizde, itiraf etmeliyim ki biraz rahatsızlık duydum. Bunun muhtemel nedeni, meslektaşlarımı psikolojik olarak cazip olan Concorde Yanılıgısının gerçekten de bir yanılığ olduğuna ikna etme çabama (Dawkins ve Carlisle, 1976; Dawkins,

1976a) dair geçmişteki yatırımımdaydı. Fakat daha sonra maliyet kısıtlılıkları üzerinde daha ciddi biçimde düşünmeye başladık. Uyumsuz olarak görünen davranış, *belirli koşullar altında*, en uygun davranış olarak yorumlanıyor olabilir miydi? Sonra soru şuna dönüştü: arıların Concorde biçimli davranışının sergilebilecek en iyi davranış olduğu bir kısıt var mıydı?

Aslında soru bundan daha karmaşıktı, çünkü Maynard Smith'in (1974) evrimsel kararlılık kavramını ("EKS:" Bkz. Bölüm 7) basit en uygunluk kavramıyla değiştirmek gerekiyordu fakat bu ilke ters en uygunluk yaklaşımının deneysel olarak değerli olabileceğini söylemeye devam ediyordu. Bir hayvanın davranışının X sınırlaması altında işleyen bir en uygunluk sistemi tarafından üretilen davranış olduğunu gösterebilirsek, bu yaklaşımı hayvanlar için gerçekten işe yarayacak sınırlamalarla ilgili bir şey öğrenmek üzere kullanabiliriz.

Mevcut örnekte bahsettiğimiz kısıt, duyuşal kapasitelerden biri gibi görünüyor. Eğer arılar, herhangi bir nedenle, yuvadaki çekirgeleri sayamıyor fakat kendi avlanma çabalarını bir şekilde ölçebiliyorlarsa, savaşı iki tarafın sahip olduğu bilgiler arasında bir bakışimsızlık (asimetri) vardır. Arılardan her biri yuvada en az b kadar çekirge olduğunu "bilmektedir." Burada b arının kendisinin yakaladığı çekirge sayısıdır. Yuvadaki gerçek sayının b değerinden fazla olduğunu "tahmin edebilir" fakat ne kadar fazla olduğunu bilmez. Bu koşullar altında Grafen (henüz hazırlanıyor), beklenen EKS'nin yaklaşık olarak Bishop ve Cannings (1978) tarafından "genel yıpranma savaşı" olarak adlandırılan ifade için hesapladığı değer olduğunu göstermiştir. Bunun matematik ayrıntıları bir tarafa bırakılabilir; ilgilendirmiş amaçlar doğrultusunda önemli olan, uzayan yıpranma savaşı modelinden beklenen davranışın arılar tarafından ortaya konan Concorde davranışına çok benzeyeceğidir.

Eğer hayvanların en uygunu bulduğuna dair genel varsayımı sınamakla ilgileniyor olsaydık bu tür bir *post hoc* akıl yürütme kuşkulu olurdu. Varsayımın ayrıntılarına *post hoc* müdahale ederek olgularla uyumlu bir modele ulaşmak kaçınılmazdır. Bu tür bir eleştiriye Maynard Smith'in verdiği yanıt (1978b) ko-

numuzla oldukça ilgilidir: "...bir modeli sınarken, doğanın en uygun biçime getirir genel önermesini değil; kısıtlarla, en uygunlaştırma ölçütüyle ve kalıtımla ilgili özel varsayımları sınıyoruz." Üzerinde durduğumuz örnekte, doğanın sınırlılıklar içinde en uygun biçime getirdiğine ilişkin bir genellemeyi kabul ediyoruz ve bu sınırlılıkların neler olabileceğine ilişkin belirli modelleri sınıyoruz.

Önerilen özel kısıt –arıların duyu sisteminin yuvanın içeriğini değerlendirememesi– arıların aynı popülasyonundan elde edilen bağımsız bir kanıtla uyumludur (Brockmann, Grafen ve Dawkins, 1979; Brockmann ve Dawkins, 1979). Bunu her zaman için geri döndürülemez nitelikte bağlayıcı bir sınırlama olarak düşünmek için hiçbir neden yoktur. Arılar muhtemelen yuvanın içeriğini değerlendirme kapasitesini evrimleştirebilirdi fakat bunun bir bedeli olurdu. Akraba bir kazıcı arı türü olan *Ammophila campestris*'in yuva içeriğini her gün değerlendirdiği uzun bir zamandır bilinmektedir (Baerends, 1941). Bir kerede bir yuvaya erzak sağlayan, bir yumurta bırakan ve kendi başına beslenmek üzere larvayı orada bırakıp yuvayı toprakla kapatan *Spheg*'in aksine *Ammophila campestris*, aynı anda pek çok yuvaya sürekli olarak erzak sağlar. Bir dişi, aynı zamanda, her biri farklı bir yuvada bulunan, büyüyen iki ya da üç larvaya sahip olma eğilimindedir. Sahip olduğu larvaların yaşı birbirinden farklıdır ve bunların besin ihtiyaçları da farklılık göstermektedir. Dişi arı, her sabah, her bir yuvanın içeriğini özel bir sabah "teftişi seansı"yla değerlendirir. Baerends, yuvaların içeriğini deneysel olarak değiştirmek suretiyle, dişi arının tüm gün için erzak sağlama işini, sabah teftişi sırasında yuvada ne bulunduğuna göre ayarladığını ortaya koymuştur. Dişi arı tüm gün yiyecek sağlasa da, yuvanın günün başka zamanındaki içeriğinin arının davranışı üzerine etkisi yoktur. Bu nedenle, öyle görünüyor ki dişi arı, sanki pahalı ve enerji tüketen bir aygıtmışçasına, değerlendirme duyusunu sabah teftişinden sonra kapatarak tutumlu bir biçimde kullanmaktadır. Bu benzetim hayal ürünü gibi gelse de, her nasıl bir şeyse, değerlendirme duyusunun, yalnızca harcanan zamandan ibaret olsa bile (G. P. Baerends ile

kişisel görüşme) genel çalışma maliyetinin farkında olduğunu kesin biçimde ortaya koymaktadır.

Sürekli yiyecek temin eden bir tür olmayan ve bir kerede bir yuvayla ilgilenme eğiliminde olan *Sphex ichneumoneus* yuva değerlendirme duyusu bakımından muhtemelen *Ammophila*'dan daha az gereksinime ihtiyaç duyar. Yuvada bulunan avı saymamak suretiyle yalnızca *Ammophila*'nın çok tedbirli davrandığı çalışma giderlerinden kendini kurtarmakla kalmaz aynı zamanda bunun için gereken sinirsel ve duyuşsal aygıtın ilk oluşturulma maliyetinden de kurtulmuş olur. Yuva-
nın içeriğini değerlendirme yeteneğinden belki bir miktar yarar sağlıyor olabilir fakat bu yalnızca yuva için bir başka arıyla rekabete girdiği görece nadir zamanlarda olur. Maliyetin faydayı geçtiğine ve seçilimin bu nedenle değerlendirme aygıtının evrimi lehinde çalışmadığına inanmak kolaydır. Bana kalırsa bu, gerekli mutasyonların asla ortaya çıkmadığını ileri süren alternatif varsayımdan çok daha yararlı ve ilginç bir varsayımdır. Kuşkusuz alternatif varsayımın da doğru olabileceğini kabul etmeliyiz fakat ben bunu bir son çare varsayımı olarak görmeyi tercih ederim.

Bir başka düzeydeki seçim nedeniyle bir düzeyde kusurlu olmak

Bu kitapta ele alınacak ana konulardan biri doğal seçilimin üzerinde işlediği düzeydir. Seçim grup düzeyinde işlerse, görmemiz gereken uyarlanım, seçim birey düzeyinde işlediğinde görmemiz gereken uyarlanımdan oldukça farklıdır. Buradan, birey seçilimcisinin uyarlanım olarak gördüğü özellikleri, grup seçilimcisinin kusur olarak gördüğü sonucu çıkar. Gould ve Lewontin'in (1979), modern uyarlanımcılığı, Haldane'in Voltaire'in Dr. Pangloss'undan sonra isimlendirdiği naif mükemmeliyetçilikle eşitlemesini adaletsiz bulmamın nedeni budur. Mükemmeliyet üzerindeki çeşitli kısıtlardan kaynaklanan çekincelere sahip bir uyarlanımcı, organizmanın tüm özelliklerinin "sorunlara uyarlanımsal nitelikteki en uygun çözümler"

olduğuna ya da “verili bir çevrede bir organizmanın yapacağından daha iş çıkarmanın neredeyse imkânsız” olduğuna inanabilir. Fakat aynı uyarlanımcı kullandığı “en uygun” ve “daha iyi” gibi kelimelerin anlam biçimleri hakkında oldukça titizleşebilir. Örneğin çağdaş uyarlanımcılar tarafından tamamen ıskartaya çıkarılacak çoğu grup-seçilimcileri gibi, pek çok türde uyarlanımsal, aslında Panglosyen açıklamalar mevcuttur.

Panglosyen açıklamalar söz konusu olduğunda, bir şeyin “yararlı” olduğunu göstermek (kim ya da ne için yararlı çoğunlukla belirtilmez) onun varlığı için yeterli bir açıklamadır. Öte yandan yeni-Darwinci uyarlanımcılar, varsayılan uyarlanımın evrimine yol açan seçim süreçlerinin kesin doğasını bildikleri konusunda ısrarcıdırlar. Bilhassa doğal seçilimin üzerinde işlemesi beklenen düzey hakkında kesin bir dille konuşmakta ısrarcıdırlar. Bir Panglosyen açıklama taraftarı, bire bir eşey oranına bakar ve bunun iyi olduğunu görür: bu, popülasyon kaynaklarının israfını en düşük seviyeye indirmiyor mu? Yeni-Darwinci bir uyarlanımcı, yavruların cinsiyet oranlarını ayarlamak üzere ebeveynler üzerinde etkili olan genlerin kaderinin ayrıntılarını ele alır ve popülasyonun evrimsel kararlı durumunu hesaplar (Fisher, 1930). Panglosyen araştırmacı, erkeklerin küçük bir azınlığının hareme sahip olduğu ve geri kalanın popülasyonun üremesine hiçbir katkı sağlamadan yiyecek kaynaklarının yarısını tüketerek bekârlar sürüsüyle beraber oturduğu çok eşli türlerdeki 1:1 eşey oranından rahatsızlık duyar. Yeni-Darwinci uyarlanımcı bunu doğal karşılar. Popülasyonun bakımından ele alındığında sistem belki de ekonomik olmaktan kötü biçimde uzaktır fakat ilgilenilen özelliği etkileyen genler bakımından daha iyisini yapabilecek bir mutant yoktur. Bana kalırsa yeni-Darwinci uyarlanımcılık her şeyin en iyi biçimiyle bulunduğu bir öteberi torbası değildir. Panglosyen için kolayca ortaya çıkan uyarlanımcı açıklamaların çoğunu kabul edilmez bulur.

Birkaç yıl önce bir meslektaşım, dindar bir fanatik olarak yetiştirilen, evrimin gerçekliğine inanmayan, mezun olmaya aday olan ve uyarlanım üzerine çalışmak isteyen bir öğrenciden başvuru almıştı. Uyarlanımın olduğuna inanıyordu fakat uyar-

lanım tanrı tarafından tasarlanmıştı, hem de şeyin yararına... ah, fakat burada bir sorun vardı! Öğrencinin, uyarlanımın doğal seçilim ya da tanrı tarafından ortaya çıkarıldığına inanıp inanmamasının bir önemi olmadığı düşünülebilir. Uyarlanımlar ister doğal seçilim ister iyiliksever bir tasarım nedeniyle olsun "yararlıdır" ve köktenci bir öğrenci, uyarlanımın yarar sağladığı ayrıntılı yolları ortaya çıkarmak için çalışmak üzere kabul edilemez mi? Bence bu öneri işe yaramaz. Çünkü bir varlık için iyi olan şey yaşam hiyerarşisindeki bir diğeri için zararlı olabilir ve yaratılışçılık, bir varlığın refahının diğerinin refahına tercih edileceğini varsaymak için bir zemin sunmaz. Yeri gelmişken, köktenci öğrenci, avcılarını önlemek için ava muhteşem uyarlanımlar sağlarken öte yandan avcılarının avını yakalaması için harika uyarlamalar sağlamada büyük sıkıntılara giren tanrıya şaşırmak için duraksayabilir. Belki de gösteri sporlarını seviyordur. Temel konuya dönersek, eğer uyarlanımlar tanrı tarafından tasarlanmışsa, tanrı bunları, bir hayvanın (sağkalımı ya da -aynı şey olmamak üzere- toplam uyum başarısı), bir türün, insanlık gibi bir başka türün (dindar fanatiklerin genel bakışı), "doğanın dengesi" ya da yalnızca onun tarafından bilinen sırrına erilmez bir amaç yararına tasarlamış olabilir. Bunlar genellikle birbiriyle uyumsuz alternatiflerdir. Uyarlanımların kimin yararına tasarlandığı gerçekten de *önemlidir*. Haremi olan memelilerde görülen eşey oranı gibi olgular bazı varsayımlarla açıklanamazken başka varsayımlarla kolaylıkla açıklanabilir. Doğal seçilimin genetik teorisinin doğru anlaşıldığı bir çerçevede çalışan bir uyarlanımcı, Panglosyenin kabul edeceği olası işlevsel varsayımların çok kısıtlı bir kümesini doğru bulur.

Bu kitabın temel mesajlarından biri, pek çok amaç için, seçilimin üzerinde işlediği düzeyin ne organizma ne grup ne de daha büyük bir birim olduğu fakat gen ya da küçük bir genetik parça olduğudur. Bu zorlu mesele sonraki bölümlerde ele alınacaktır. Şu an için, gen düzeyindeki seçilimin bireyler düzeyinde bariz kusurlara yol açabileceğini belirtmek yeterlidir. "Mayotik yönlendirme" ve bununla ilgili olgulardan Bölüm 8'de bahsedeceğim fakat klasik örnek heterozigot avantajlılığı du-

rumudur. Bir gen homozigot olduğunda zararlı etkilere sahip olsa da heterozigot olduğunda yararlı etkilere sahip olduğu için pozitif seçilime uğrayabilir. Bunun sonucunda, popülasyonda tahmin edilebilir orandaki bireylerde kusurlar olacaktır. Genel nokta budur. Eşeyli bir popülasyondaki bir organizmanın genomu takriben popülasyondaki genlerin rastgele karışımının bir ürünüdür. Genler fenotipik etkileri nedeniyle alelleri üzerinden seçilirler, tüm popülasyon çapında ve pek çok nesil boyunca dağıldıkları tüm bireylerin ortalamasını alırlar. Bir genin etkileri, genellikle aynı bedeni paylaştığı diğer genlere bağlı olacaktır: heterozigotluk avantajı bunun yalnızca özel bir durumudur. Kusurlu bedenlerin kesin oranı, iyi genlerin seçiliminin neredeyse kaçınılmaz bir sonucu gibi görünmektedir. Buradaki iyi ifadesi, kendisini diğer genlerle karılmış olarak bulduğu bedenlerin istatistikleri üzerine etki eden bir genin ortalama etkisi anlamına gelmektedir.

Kaçınılmaz olmak, Mendelci karışmanın geçerli ve kaçınılmaz olduğunu kabul ettiğimiz müddetçe geçerlidir. Williams (1979), eşey oranının uyarlanımsal ince ayarına ilişkin bir kanıt bulamadığında hayal kırıklığına uğramış ve şu akıllıca noktayı vurgulamıştır:

Cinsiyet, yavrunun ebeveynin kontrol altına alması için uyarlanımsal görünen pek çok özelliğinden yalnızca biridir. Örneğin orak hücre anemisinden etkilenen insan popülasyonlarında heterozigot bir kadının yalnızca a taşıyan bir sperm tarafından döllenmiş bir A yumurtasına sahip olması ya da bunun tam tersi olması veya tüm homozigot embriyolarını düşürmesi yarar sağlardı. Fakat başka bir heterozigotla eşleşirse, her ne kadar bu çocukların yarısı için uyumun yarıya düştüğü anlamına gelse de, kadın Mendelci bir piyangoya çekilişine katılacaktır... Evrimdeki gerçek temel sorular belki de yalnızca her bir genin diğer genlerin her biriyle ve hatta aynı hücrede farklı lokuslarda bulunanlarla, mücadele içinde olduğu göz önüne alındığında yanıtlanabilir hale gelir. Doğal seçilimin gerçekten de geçerli teorisi, nihai olarak bencil eşleyicilere, değişik biçimleri belirli bir eğilimle biriktirebilen genler ve diğer yapılara dayalı olmalıdır. Amin!

Çevrenin öngörülmezliğinden ya da “kötü niyetinden” kaynaklanan hatalar

Bir hayvan çevresel koşullara iyi uyarlanmış olabilse de bu koşullar istatistiksel ortalama olarak kabul edilmelidir. Düşünelebilecek her beklenmedik duruma karşı hazırlıklı olmak genellikle pek olası olmayacaktır ve herhangi bir hayvanın sıklıkla, kolaylıkla ölümcül olabilecek, “hatalar” yaptığına tanık olunacaktır. Bu, daha önce zaman gecikmesi sorunda vurgulananla aynı şey değildir. Zaman gecikmesi sorunu çevrenin istatistiksel özelliklerinin durağan olmama halinden kaynaklanır: Şimdiki ortalama koşullar söz konusu hayvanın atalarının karşılaştığı ortalama koşullardan farklıdır. Şimdiki nokta daha kaçınılmazdır. Modern hayvan belki de atalarının *ortalama* koşullarıyla tamamen aynı koşullarda yaşıyor olabilir fakat her ikisinin de karşı karşıya geldiği anbean gerçekleşen olaylar günden güne farklılık gösterir ve kesin bir tahminin yapılması için fazla karmaşıktır.

Bu tür hatalar özellikle davranışlarda görülür. Bir hayvanın daha durağan nitelikteki özellikleri, örneğin anatomik yapısı, bariz bir şekilde yalnızca uzun dönemli ortalama koşullara uyarlanmıştır. Büyük ya da küçük boyutlardaki bir birey, yeni gereksinimler ortaya çıktıkça dakikalar içinde boyutlarını değiştiremez. Davranış, kasa dayalı hızlı hareketler, bir hayvanın özellikle yüksek hıza uyumla ilgili uyarlanım repertuarının parçalarıdır. Bu hayvan şimdi burada, daha sonra şurada, sonra bir ağacın tepesinde, şimdi yer altında bulunabilir ve böylece çevresel tesadüflere hızlıca uyum sağlayacak biçimde hareket eder. Bu tür *olası* tesadüflerin sayısı, ayrıntılarıyla tanımlandığında, satrançtaki olasılıkların sayısına benzer ve neredeyse sonsuz sayıdadır. Tıpkı satranç oynayan bilgisayarların (ve satranç oynayan insanların) satrançtaki olasılıkları yönetilebilir sayıdaki genel sınıflara ayırmayı öğrenmesi gibi, bir uyarlanımcının umabileceği en iyi şey olarak bir hayvan da yönetilebilir sayıdaki genel beklenmedik olaylar sınıfına uygun biçimlerde davranmaya programlanmış olacaktır. Fiili rastlantılar bu genel

sınıflandırmalara ancak yaklaşık olarak uyacaktır ve hataların ortaya çıkması kaçınılmazdır.

Ağaca tırmandığını gördüğümüz bir hayvan ağaçlarda yaşayan bir uzak atanın torunu olabilir. Ataların doğal seçilime uğradığı ağaçlar, genel olarak, bugün gördüğümüz ağaçlara çok benzer. O zaman işe yarayan "Çok ince olan dallara asla gitme" gibi genel davranış kuralları bugün de işe yarar. Fakat herhangi bir ağacın ayrıntıları diğerinden kaçınılmaz biçimde farklıdır. Yapraklar bir miktar daha farklı yerlerde bulunmaktadır, dalların kırılma uzunluğu ancak çaplarından tahmin edilebilir vb. İnançlarımız güçlü bir uyarlanımdan yana olsa da hayvanların her bir ayrıntısının mükemmel öngörücüleri değil yalnızca istatistiksel ortalamaya dayalı en uygunlaştırıcılar olmalarını bekleriz.

Şimdiye kadar çevreyi istatistiksel olarak karmaşık ve bu nedenle tahmin edilmesi zor bir yapı olarak değerlendirdik. Söz konusu hayvanın bakış açısından çevrenin kötü niyetli oluşunu hesaba katmadık. Maymunlar hareket ettiğinde ağacın dalları kuşkusuz kendiliğinden ve kötülük etmek üzere ısırma çalışmaz. Fakat "ağacın dalı" kamufle olmuş bir piton olabilir, böylece maymunumuzun son hatası bir tesadüf değildir ve bir bakıma kasıtlı olarak tasarlanmıştır. Maymunun çevresinin bir kısmı cansızdır ya da en azından maymunun varlığına karşı kayıtsızdır ve maymunun hataları istatistiksel öngörülemezlik içine konabilir. Fakat maymunun çevresindeki diğer bölümler, kendileri maymunun ödediği bedel kadar yarar sağlamaya uyarlanmış canlılardan oluşur. Maymunun çevresini oluşturan bu kısım kötü niyetli olarak adlandırılabilir.

Kötücül çevresel etkilerin öngörülmesi, kayıtsız olanların-kiyle aynı nedenler yüzünden zordur fakat bunlar fazladan bir zarar getirirler. Bunlar kurbanın "hatalar" yapması için fazladan fırsatlardır. Yuvasında bir guguk kuşunu besleyen nar bülbülünün yaptığı hata muhtemelen bazı açılardan bir uyumsuzluk hatasıdır. Bu, çevrenin kötü niyetli olmayan parçasının istatistiksel olarak öngörülemezliğinden kaynaklanan, yalıtık ve öngörülemez bir olay değildir. Nar bülbüllerinde nesilden ne-

sile ve hatta aynı nar bülbülünün kendi hayatında pek çok kez sıkıntıya neden olarak tekrar eden bir olaydır. Bu tür örnekler, kendi en üstün çıkarlarına karşı yönlendirilen (manipüle edilen) organizmaların, evrimsel zaman ölçeğinde, uyumluluğunu daima merak etmemize neden olur. Seçilim neden nar bülbüllerinin guguk kuşlarını aldatma yatkınlığını ortadan kaldırmaz? Bu tür bir problem bir gün biyolojinin yeni bir alt dalının yelpazesinde (yönlendirme çalışmaları, silahlanma yarışları ve genişlemiş fenotip) yer alacağına inandığım problemlerden biridir. Yönlendirme ve silahlanma yarışları, bu bölümün son kısmının temel içeriğinin genişletilmiş hali olarak düşünülebilecek bir sonraki bölümün konusunu oluşturmaktadır.

SİLAHLANMA YARIŞLARI VE YÖNLENDİRME

Bu kitaptaki temel amaçlarımdan biri, organizmaların kendi dahili uyumunu en üst düzeye çıkaracak biçimde ya da bir başka deyişle taşıdıkları gen kopyalarının sağkalımlarını en üst düzeye çıkaracak biçimde davranmalarını bekleyen “merkezi teoremi” sorgulamaktır. Bir önceki bölümün sonunda merkezi teoremin ihlal edildiği bir durum ortaya konmuştu. Organizmalar kendilerinin değil de sürekli olarak diğer organizmaların çıkarına çalışabilirler. Bu şekilde “yönlendirilebilirler.”

Hayvanların sıklıkla başka hayvanların kendi çıkarlarının aksi yönde davranmasına neden olduğu kuşkusuz iyi bilinmektedir. Bu durum, fener balığı avını her yakaladığında, guguk kuşu sütannesi tarafından her beslendiğinde açıkça gerçekleşir. Bu iki örneği bu bölümde kullanacağım fakat genellikle tartışılmayan iki noktayı da vurgulayacağım. İlk olarak, yönlendiren organizmanın yaptığı şey kısa süreli olarak yanına kalsa bile yönlendirilen organizmaların soyunun bir karşı uyum geliştirmesinin yalnızca evrimsel zaman meselesi olduğunu kabul etmek doğaldır. Diğer bir deyişle bizler, yönlendirmenin yalnızca mükemmellik üzerine “zaman gecikmesi” kısıtlaması nedeniyle işlediğini varsaymaya eğilimliyiz. Bu bölümde, tam tersine, yönlendirenlerin sürekli bir biçimde ve evrimsel zamanın belirsiz bir uzunluğu boyunca başarılı olacağını beklememiz gereken koşullar olduğuna işaret edeceğim. Bunu, daha sonra “silahlanma yarışları” başlığı altında tartışacağım.

İkinci olarak son on yıla kadar çoğumuz tür içi yönlendirmenin, özellikle aile içindeki sömürücü yönlendirmenin olabilirliğine dikkatimizi çok az verdik.

Bu eksikliği, grup seçilimi kavramı yüzeysel bir nedenle reddedildikten sonra bile biyologların zihninde pusu kuran grup

seçilimci sezgilerin kalıntısına bağlıyorum. Öyle sanıyorum ki sosyal ilişkilerle ilgili düşünme biçimimizde küçük bir devrim yaşandı. Muğlak biçimde iyimser ve karşılıklı işbirliğine dair "nazik" (Lloyd, 1979) düşüncelerin yerini çetin, acımasız, fırsatçı ve karşılıklı sömürü beklentisi aldı. (örn. Hamilton, 1964a,b, 1970, 1971a; Williams, 1966; Trivers, 1972, 1974.; Ghiselin, 1974a; Alexander, 1974). Bu devrim, bu ilişki her ne kadar bir şekilde ironik olsa da, popüler olarak "sosyobiyoloji" ismiyle ilişkilendirildi. İronikti çünkü daha önce ileri sürdüğüm gibi, Wilson'ın (1975) bu isimli muhteşem kitabı pek çok bakımdan devrim öncesi bir tutum arz ediyordu: yeni bir bireşim değildi fakat iyimser ve eski tutumun son ve en büyük bireşimiydi (söz konusu kitabın 5. Bölümüne bakınız).

Değişen tutumu, Lloyd'un bir süre önce yazdığı (1979) böceklerde görülen cinsel kandırmacalara ilişkin keyifli makalesinden alıntı yaparak örneklendirebilirim.

Erkeklerdeki ataklık ve dişilerde görülen nazlanma davranışlarının seçilimi cinsiyetler *arasındaki* rekabet anlamına gelen şeyle sonuçlanır. Erkekler dişilerin deneyimlemek istediği herhangi bir seçeneği es geçecek biçimde ve sonra dişiler yanıltılmayacak ya da yaptıkları tercihler bozguna uğratılmayacak biçimde tercihlerini sürdürmek üzere seçilmiş olabilirler. Erkekler hakiki afrodizyaklarla dişileri baskı altına alır ve baştan çıkarırsa [Lloyd makalede başka bir yerde buna kanıt sunar] dişilerin evrimsel zaman içinde er ya da geç bundan kaçması beklenebilir. Sperm dişiye iletdikten sonra dişi bunu istediği biçimde yönlendirebilmelidir: erkekler üzerinde bazı gözlemler yaptıktan sonra bu spermleri depolayabilir, (bir bölümden bir bölüme) taşıyabilir, kullanabilir, yiyebilir ya da yapısını bozabilir. Dişiler bir erkekten gelen spermleri bir eş edinmeyi garantilemek ve sonra kılı kırk yarmak üzere kabul edebilir ve bunları depolayabilir... Spermlerin dişinin vücudu içinde istenen biçimde yönlendirilmesi mümkündür (örn. zar kanatlılarda [*Hymenoptera*] eşey belirlenmesi). Dişilerde üremeyle ilişkili morfolojide, bu bağlamda evrimleşmiş olan keseler, kapakçıklar ve tüpler sıklıkla görülür. Aslında sperm rekabetiyle ilgili bildirilen bazı örneklerin gerçekte sperm yönlendirme durumu olması mümkündür... Dişilerin, şu ya da bu ölçüde, erkeğin me-

nisini istediği biçimde yönlendirerek onun çıkarlarını bozması düşünüldüğünde erkeklerin, spermilerin öncelikli kullanımı için dişilerin evrimleştirdiği ("tasarladığı") yerlere spermi iletecek küçük açacaklar, makaslar, kanırtmaçlar ve şiringalar –topluca bakıldığında adeta bir İsviçre çakısı!– evrimleştirmeleri anlaşıl-maz bir durum değildir.

Böylesine duygusuz ve kıyasıya rekabete dair bir dil birkaç yıl önce biyologlar için pek kolay değildi fakat bu dilin artık kitaplarda egemen olduğunu memnuniyetle söyleyebilirim (örn. Alcock, 1979).

Bu tür kirli oyunlarda, sıklıkla doğrudan eylem söz konusudur. Bir bireyin kasları diğerinin vücudunu taciz etmek üzere hareket eder. Bu bölümün konusu olan yönlendirmeyse daha dolaylı ve daha gizlidir. Bir birey bir başka bireyin en üstün çıkarlarının aleyhinde ve yönlendirenin çıkarları lehinde bu bireyin etkin yapılarını uyarabilir. Alexander (1974) bu tür yönlendirmelerin önemini vurgulayan ilk isimdi. Sosyal böceklerin işçilerinin davranışında görülen kraliçe baskınlığı kavramını geniş ölçekli bir "ebeveyn yönlendirmesi" teorisi üretmek üzere genelleştirdi (ayrıca bkz. Ghiselin, 1974a). Ona göre ebeveynler yavruları üzerinde öyle bir yönetme biçimine sahiplerdir ki yavrular, bu kendi çıkarlarıyla çatışsa bile ebeveynlerinin genetik uyumunun çıkarları lehinde davranmak üzere zorlanabilirler. West-Eberhard (1975), ebeveyn yönlendirmesini bireysel "fedakârlığın" evrilebileceği üç genel yoldan biri olarak şereflelendirmek suretiyle Alexander'ı takip eder. Diğer iki yolsa grup seçilimi ve karşılıklı fedakârlıktır. Ridley ve ben de aynı noktaya işaret etmiştik fakat kendimizi ebeveyn yönlendirmesiyle sınır-lamadık (Ridley ve Dawkins, 1981).

Bu sav şöyledir; biyologlar bir davranış fedakârlık edenin zararınayken diğer bireylerin lehineyse bunu fedakârlık olarak tanımlamaktadır. Sorun, tesadüfen, yararın ve zararın nasıl tanımlandığı üzerinden doğmaktadır. Eğer bu kavramlar bireysel sağkalım anlamında kullanılıyorsa fedakârlık davranışının oldukça yaygın olması beklenir ve bu ebeveyn bakımını da kapsayacaktır. Eğer bireysel üreme başarısı olarak tanımlanırlarsa

ebeveyn bakımı fedakârlık olarak sayılmaz fakat diğer akrabalarla karşı fedakârlık davranışı yeni-Darwinci teoriyle tahmin edilebilir. Yarar ve zarar bireysel dahili uyum anlamında tanımlanırsa ne ebeveyn bakımı ne de diğer genetik akrabaların bakımı fedakârlık olarak sayılır ve teorinin daha sade biçimi fedakârlığın gerçekte var olmadığını ortaya koyar. Fedakârlık hakkında konuşmak gerekirse ben birinci tanımı tercih ederim fakat her üç tanım da gerekçelendirilebilir. Fakat burada işaret etmek istediğim şey, hangi tanımı seçersek seçelim, bu tanım eğer "fedakâr," yarar sağlayan tarafından kendisine bir şey kazandırmak üzere zorlanıyorsa –yönlendiriliyorsa– doğru olacaktır. Örneğin bu tanım (üç tanımdan herhangi biri), bize yavru guguk kuşunun ebeveyni tarafından beslenmesinin fedakârca bir davranış olduğunu kabullenmekten başka bir seçenek bırakmaz. Bu belki de yeni bir tanımlamaya ihtiyacımız olduğu anlamına geliyor fakat şu an üzerinde duracağımız konu bu değil. Krebs ve ben bu savı mantıksal sonucuna vardırıdık ve hayvanlarda görülen tüm iletişimi, sinyali alanın sinyali gönderen tarafından yönlendirmesi olarak değerlendirdik (Dawkins ve Krebs, 1978).

Yönlendirme gerçekten de yaşamın bu kitapta izah edilen biçimde açıklanması bakımından ciddi öneme sahiptir ve benim Alexander'ın ebeveyn yönlendirmesi kavramını eleştirenlerden biri olmam küçük bir ironi taşır (Dawkins, 1976a, s. 145–148; Blick, 1977; Parker ve Macnair, 1978; Krebs ve Davies, 1978; Stamps ve Metcalf, 1980). Benim bunu yapmam da başkaları tarafından eleştirilmiştir (Sherman, 1978; Harpending, 1979; Daly, 1980). Savunma yapan bu isimlere karşın Alexander'ın kendisi (1980, s. 38-9) eleştirilerin haklı olduğunu teslim eder.

Gerçekten de burada bir netleştirme gerekiyor. Ne ben ne de belirttiğim eleştirmenler seçilimin yavrularını yönlendirmede başarılı olan ebeveynler lehinde işlediği konusunda bir kuşku duyuyoruz. Ebeveynlerin pek çok durumda yavrularına karşı "silahlanma yarışını kazandığından" da kuşkumuz yok. Karşı çıktığımız şey, ebeveynlerin, yalnızca tüm yavruların ebeveyn olmayı arzulaması nedeniyle, yavruları üzerinde doğal bir üs-

tünlüğü olduğunu ileri süren anlayıştı. Bu anlayış, yalnızca tüm ebeveynlerin bir zamanlar yavru olması nedeniyle yavruların doğal bir üstünlüğe sahip olduğu anlayışından daha doğru değildir. Alexander, yavrularda görülen bencillik eğiliminin, ebeveynlerin çıkarlarına karşı davranma eğiliminin yayılma-yacağını çünkü yavru büyüdüğünde, kendi yavrularının kendisine karşı olan kalıtılmış bencilliğinin kendi üreme başarısını azaltacağını ileri sürmektedir. Alexander'a göre bu, "tüm ebeveyn-yavru etkileşiminin, bu etkileşim iki bireyin (ebeveynler) birinden yararlanması nedeniyle evrimleştiği düşüncesinden kaynaklanmaktadır. Kendi üremesini geliştirmedikçe hiçbir organizma ebeveyn davranışı evrimleştirmez ya da ebeveyn bakımının içeriğini genişletmez (Alexander, 1974, s. 340). Dolayısıyla Alexander bencil organizma paradigmasında oldukça uygun biçimde düşünmektedir. Hayvanların kendi dahili uyumlarının çıkarı doğrultusunda davrandığına ilişkin merkezi teoriyi desteklemekte ve bunu, yavruların, ebeveynlerin çıkarına karşı olacak biçimde davranma olasılığını dışladığı biçiminde yorumlamaktadır. Fakat Alexander'dan öğrenmeyi tercih ettiğim ders, merkezi teoremi *ihlal ettiğini* düşündüğüm yönlendirmenin kendisinin merkezi önemde olduğudur.

Hayvanların diğer hayvanlara oldukça etkili bir güç uygulamalarını ve çoğunlukla bir hayvanın etkinliğinin kendisinininkinden çok bir *başkasının* dahili uyumunun çıkarı yönünde işlediği yorumunun yapıldığını düşünüyorum. Daha sonra bu kitapta dahili uyum kavramını kullanmaktan tamamen vazgeçeceğiz ve yönlendirme ilkelerini genişlemiş fenotip şemsiyesi altında toplayacağız. Fakat bu bölümün kalan kısmında, yönlendirmeyi bireysel organizma düzeyinde tartışmak daha uygun olacak.

Burada J. R. Krebs'le birlikte bir yönlendirme olarak hayvan işaretleşmesi üzerine yazdığımız makaleyle (Dawkins ve Krebs, 1978) kaçınılmaz bir çakışma söz konusu. Devam etmeden önce bu makalenin Hinde (1981) tarafından ciddi bir biçimde eleştirildiğini belirtmeliyim. Hinde'nin eleştirilerinin makalenin burada kullanmak istediğim kısımlarıyla ilgili olmayan kimi bölümleri yine Hinde (1982) tarafından eleştirilen Caryl (1982)

tarafından yanıtlanmıştı. Hinde, Tinbergen (1964) ve nasıl desem, klasik etologlar olarak etiketlediğimiz diğerleri tarafından yapılan açıkça grup seçilimci nitelikteki ifadelerden insafsızca alıntı yaptığımız için bize kızmıştı. Bu tarihsel eleştirilere sempati duyuyorum. Tinbergen'den alıntıladığımız "türlerin iyiliği" kısmı samimi bir alıntıydı fakat bu alıntının Tinbergen'in o dönemki (örn. 1965) tipik düşüncesini yansıtmadığına katılıyorum. Çok daha önce yapılan aşağıdaki Tinbergen alıntısı muhtemelen seçmemiz gereken çok daha doğru bir alıntı olacaktır: "...hormonların ve sinir sisteminin işlevinin yalnızca sinyaller göndermekten ibaret olmayıp hedef organın yanıt vermesini de içermesi gibi gönderici sistem de yanıt veren bireyde belirli göndericilere özel bir yanıt verebilmeyi olduğu kadar başlatıcıdaki sinyalleri göndermeye özel bir eğilimi de içerir. Gönderici sistem bireyleri bireyüstü birimler halinde birbirine bağlar ve doğal seçilime maruz kalan daha üst birimler haline getirir" (Tinbergen, 1954). Her ne kadar 1960'ların ilk yarısında Tinbergen ve onun çoğu ardılları tarafından doğrudan grup seçilimciliğine güçlü bir biçimde karşı çıkılmışsa da ben hâlâ, neredeyse hepimizin, hayvanlar arası işaretleşmeyi üstü kapalı biçimde "ortak fayda" kavramı üzerinden anladığımızı düşünmekteyim: eğer sinyaller gerçekten de (Tinbergen'den onu iyi temsil etmeyen şekilde yapılan alıntıda geçtiği gibi) "türün iyiliği için" değilse "sinyal gönderenin ve alanın ortak yararı" içindir. Ritüelleştirilmiş sinyallerin evrimi ortaklaşa evrim gibi değerlendirilir: bir tarafın artan sinyal verme gücüne diğer tarafın bu sinyallere karşı artmış duyarlılığı eşlik eder.

Bugün alıcının duyarlılığı artsa sinyal gücünün artmasına gerek olmadığını fakat bariz ya da yüksek sinyallerin varlığına bağlı olarak bu gücün düşme olasılığı olduğunu fark ederdik. Bu durum Sir Adrian Boulton ilkesi olarak adlandırılabilir. Bir gün provalar sırasında Sir Adrian kemanlara döner ve daha yüksek sesle çalmalarını söyler. "Fakat Sir Adrian" der başkemanlı, "çubuğunuzla daha da az sesle çalmamızı işaret ediyorsunuz." "Buradaki fikir" diye sertçe çıkışır şef, "ben daha az gösterirken siz daha yüksek sesle çalmalısınız!" Ortak yarar için sinyalleş-

tiği durumda hayvanlar komplo denebilecek bir fısıltı düzeyine inme eğiliminde olacaklardır: gerçekten de bu sıklıkla gerçekleşmiştir ve ortaya çıkan sinyal bizim için fark edilmez düzeye inmiştir. Öte yandan, sinyalin gücü nesiller boyunca artarsa bu, alıcı tarafında artmış bir isteksizlik direnci olduğunu gösterir (Williams, 1966).

Daha önce belirttiğim gibi, bir hayvan müdahale edilmeyi mutlaka edilgen bir şekilde kabul etmeyebilir ve o zaman evrimsel "silahlanma yarışının" ortaya çıkması beklenir. Silahlanma yarışı ortaklaşa yazılmış ikinci makalenin konusuydu (Dawkins ve Krebs, 1979). Kuşkusuz bu bölümde işaret edeceklerimizi ilk kez söyleyen biz değildik fakat yine de iki ortaklaşa yazılan makaleden alıntı yapmak yerinde olacak. Dr. Krebs'in izniyle tekrarlayan atıflar ve tırnak işaretleriyle akışı bozmadan böyle yapacağım.

Bir hayvan çevresindeki nesnelere sıklıkla müdahale eder. Bir güvercin yuvasına ince dallar taşır. Mürekkepbalığı avını açığa çıkarmak için deniz dibindeki kumları savurur. Kunduz ağaç keser ve yaptığı baraj aracılığıyla konakladığı yerin kilometrelerce ötesine kadar çevreye müdahale eder. Bir hayvanın müdahale etmeye çalıştığı nesne cansızsa ya da en azından kendi kendine hareket etmiyorsa, hayvanın şiddetli güç uygulayarak onu hareket ettirmesinden başka seçeneği yoktur. Bir gübre böceği ancak güçlü bir şekilde iterek bir gübre topunu taşıyabilir. Fakat bir hayvan bazen kendisi de bir başka hayvan olan bir "nesneyi" hareket ettirerek yarar sağlayabilir. Nesnenin sinir sistemi ve duyu organları tarafından kontrol edilen kendi kasları ve vücut üyeleri vardır. Böyle bir "nesneyi" şiddetli güç uygulayarak hareket ettirmek hâlâ mümkünse de hedef daha gizli araçlarla, daha ekonomik biçimde tasarlanabilir. Nesnenin içsel komuta zinciri (duyu organları, sinir sistemi, kasları) ele geçirilmiş ve çökertilmiş olabilir. Erkek çekirge bir dişi çekirgeyi fiziksel olarak yerde yuvarlayıp yuvasına taşımaz. Erkek çekirge oturup ses çıkarır ve dişi ona kendi gücünü kullanarak gelir. Erkeğin açısından bu *iletişim* biçimi, enerji bakımından, dişiye zorla götürmekten daha etkindir.

Burada akla hemen bir soru gelir. Dişi buna neden izin verir? Dişi kendi kaslarını ve vücut üyelerini kontrol edebiliyorken böyle yapmak onun genetik çıkarına olmadıkça erkeğe neden yaklaşsın ki? Kurban isteksiz olduğu müddetçe yönlendirme kelimesi gerçekten de doğru kelimedir. Elbette erkek çekirge durumun dişinin yararına olduğu bilgisini, burada kendi türü için hazır ve istekli bir erkek olduğunu ona iletmektedir. Bu bilgiyi ona vermiş olan erkek çekirge kendisine yaklaşmayı dişinin keyfine ya da doğal seçilimin onu programlayıp programlamasına bırakmış olmaz mı?

Erkekler ile dişilerin çıkarı aynı olduğunda durum böyledir ama son paragrafın önermesini bir inceleyelim. Dişilerin "kendi kaslarını ve vücut üyelerini kontrol ettiği" çıkarımını yapmamızı sağlayan şey nedir? Bu, ilgilendiğimiz şeye dair soruyu davet etmiyor mu? Yönlendirme varsayımını ileri götürerek aslında dişilerin belki de kendi kaslarını ve vücut üyelerini kontrol *edemeyebileceğini* ve erkeklerinse edebildiğini önermiş oluyoruz. Kuşkusuz bu örnek tersine çevrilebilir ve dişilerin erkekleri yönlendirdiği söylenebilir. Dikkat çekilen şeyin cinsiyetle özel bir ilgisi yoktur. Örnek olarak kendi kaslarından yoksun olan, polenlerini taşıyıcı etkin organ olarak böceklerin kaslarını kullanan ve bu kasları nektarla besleyen bitkileri verebilirdim (Heinrich, 1979). Genel nokta bir organizmanın vücut üyelerinin bir başka organizmanın genetik uyumunun çıkarları lehinde yönlendirilebileceğidir. Bu ifade kitabın sonunda genişlemiş fenotip düşüncesini açıklayana kadar ikna edici olamazdı. Bu bölümde hâlâ bencil organizma paradigması içinde düşünüyoruz fakat onu esnetmeye başladıkça kaygı verici biçimde gıcırıyor.

Erkek ve dişi çekirgeye ilişkin örnek pek de iyi bir örnek olmayabilir çünkü daha önce söylediğim gibi, pek çoğumuz eşeyssel ilişkilerin bir savaş olduğu fikrine yakın zaman önce alışmaya başladık. Pek çoğumuz seçilimin her iki cinsiyete farklı etki edeceği gerçeğini zihnimize yerleştirmedik. Genel olarak, belirli bir karşılaşma söz konusu olduğunda, erkekler çiftleşirse seçilecektir, çiftleşmezlerse dişiler seçilir (Parker, 1979; ayrıca bkz. West-Eberhard, 1979). Buna daha sonra tekrar döneceğim fakat

şimdi yönlendirmeye ilişkin daha çarpıcı bir örneği kullanalım. Doğadaki her savaş kadar acımasız olan savaş avcı ile av arasındaki savaştır. Bir avcı avını çeşitli teknikler kullanarak yakalar. Peşinden koşabilir, geride bırakmaya, uzun bir müddet beklemeye ve yandan dolanıp arkasına geçmeye çalışabilir. Bir yerde oturup avına tuzak kurabilir. Fener balığı ve ateş böceklerinin "baştan çıkaran dişileri" gibi (Lloyd, 1975, 1981) yapabilir ve avının kendi sinir sistemini kendi kaçınılmaz sonuna götürecek biçimde etkin olarak yönlendirebilir. Bir fener balığı deniz dibinde bekler ve başının üzerinden dışarı çıkıntı yapan uzun dal yapısının dışında oldukça gizlenmiş biçimde durur. Bu yapının sonunda kurt gibi lezzetli bir lokmaya benzeyen ve esnek bir doku parçası olan "yem tuzağı" vardır. Fener balığının avı olan küçük balıklar kendi avlarına benzeyen yem tuzağına düşerler. İyice yaklaştıklarında fener balığı onları ağız çevresine doğru "çeker." Sonra aniden ağzını açar ve av suyun akışıyla birlikte orada hapsolür. Avını aktif bir şekilde takip ederek bütün vücudunu ve kuyruk kaslarını kullanmaktansa, fener balığı başındaki çıkıntıyı kontrol eden küçük ve ekonomik kasları, avının sinir sistemini gözleri aracılığıyla uyarmak üzere kullanır. Sonuç olarak aralarındaki mesafeyi kapatan avın kendi kaslarıdır. Krebs ve ben hayvanlar arasındaki "iletişimi" bir hayvanın diğer bir hayvanın kas gücünü kullanma aracı olarak tanımlamıştık. Bu, kabaca yönlendirmeye aynı anlama gelmektedir.

Aynı soru yine ortaya çıkıyor. Kurban buna neden izin veriyor? Av olan balık neden tam anlamıyla ölümün pençesine akın ediyor? Çünkü av bunun gerçekten de kendine bir yemek sağlama koşturmacası olduğunu "düşünüyor." Daha usule uygun biçimde söylersek, doğal seçim, genellikle kıpırdayıp duran küçük nesneler kurtçuklar olduğundan böyle kıvrılıp duran küçük nesnelere yaklaşma eğilimi lehinde işleyecek biçimde onun ataları üzerinde etkili olmuştur. Bu tip yapılar her zaman kurtçuk olmadığı, bazen fener balığının çıkıntısı olduğundan av olan balıkların dikkatli olması ya da ayırım yapabilme güçlerini kestirme yönünde bir seçim söz konusu olabilir. Avın gelişen ayırım yapabilme özelliği karşısında seçilimin, fener balıkları-

nın ataları üzerinde, yem tuzakları kurtçukları iyi taklit ettiği ölçüde, bunu geliştirmeleri yönünde etki ettiğini varsayabiliriz. Bazı avlar yakalanır ve fener balıkları böylece beslenir. Dolayısıyla bazı yönlendirmeler başarıyla sürer gider.

Bir soyun uyarlanımlarında süregelen bir iyileşme olduğunda, onun düşman soyunda görülen karşı-iyileştirmelere evrimsel bir yanıt olarak silahlanma yarışı benzetmesini kullanmak uygundur. Birbirine karşı yarışa giren tarafların kim olduğunu anlamak önemlidir. Bunlar bireyler değil soylardır. Daha kesin bir ifadeyle saldıran ve savunanlar, öldüren ya da öldürülmeye direnen bireylerdir. Fakat silahlanma yarışı evrimsel zaman ölçeğinde gerçekleşir ve bireyler evrimleşmez. Evrimleşenler ve diğer soylardaki iyileşmelerin ortaya çıkardığı seçim baskısına yanıt olarak süregelen bir eğilim gösterenler soylardır.

Bir soy, bir başka soyun davranışını yönlendirmek üzere uyarlanımlar evrimleştirme eğiliminde olacaktır ve sonra ikinci bir soy da karşı-uyarlanım evrimleştirecektir. Biz, şu ya da bu soyun kazanıp kazanmayacağını ya da doğuştan bir avantaj olup olmadığını belirleyen herhangi bir genel kuralla ilgilenmek zorundayız. Alexander'ın ebeveynlerin yavruları üzerinde sahip olduğunu söylediği avantaj bu şekildeki bir doğal avantajdı. Daha önce gördüğümüz gibi şimdi pek tercih edilmeyen teorik savından farklı olarak Alexander, ebeveynlerin yavrular üzerinde çeşitli pratik avantajları olduğunu da öne sürmüştür: "...ebeveyn yavrudan büyük ve güçlüdür dolayısıyla kendi isteğini dayatmak söz konusu olduğunda daha iyi bir konumdadır. Herhangi bir nesilde ebeveynin kasları yavrusunun kaslarından daha güçlüdür ve bu kasları kim kontrol ediyorsa üstünlük de onda olmalıdır. Fakat buradaki soru ebeveynin kaslarını kimin kontrol ettiği sorusudur. Trivers'in (1974) söylediği gibi, "Bir yavru canı istediği zaman annesini yere fırlatıp süt ememez... yavrudan, fiziksel taktiklerden ziyade psikolojik taktiklere başvurması beklenir."

Krebs ve ben, hayvanlarda görülen sinyallerinin reklamlarda görülen psikolojik taktiklerin kullanılması olarak düşünülebileceğini ileri sürdük. Reklamlar bilgilendirme ya da yanlış bil-

gilendirme için yapılmaz, *ikna etmek* için yapılır. Reklam veren; umutlar, korkular ve hedefine yönelik gizli güdülerle ilgili insan psikolojisine dair bilgisini kullanır ve insanların davranışlarını yönlendirmede etkili olacak reklamları tasarlar. Packard'ın (1957) ticari reklamlardaki derin psikolojik teknikleri açığa vurduğu çalışması hayvan davranışı üzerine çalışan araştırmacılar için keyifli bir okuma deneyimi sunar. Bir süpermarket yöneticisinden "İnsanlar çok fazla mal görmekten hoşlanıyorlar. Bir rafta dört kutudan üçü bulunduğunda hareket etmeyeceklerdir." biçiminde bir alıntı mevcuttur. Lek kuşlarıyla kurulan açık benzerlik salt etkinin psikolojik mekanizması her iki durumda farklı olduğu için değerinden bir şey kaybetmez. Bir süpermarketteki ev kadınlarının göz kırpmışlarını kaydeden gizli kameralar bazen parlak renkli paketlerin çokluğunun orta seviyede bir hipnotik trans hali etkisini ortaya çıkardığını ortaya koymuştur.

K. Nelson bir keresinde "Kuş ötüşü müzik midir? Öyleyse bu bir dil midir, yoksa nedir?" başlıklı bir konuşma yapmıştı. Kuş ötüşü belki de hipnotik iknaya ya da bir tür uyuşturmaya daha yakındır. Bülbülün ötüşü John Keats'de "...baldıran otu içmiş gibi" uyuşukluk hissi uyandırmıştı. Bu ötüş bir başka bülbülün sinir sistemi üzerinde daha güçlü bir etki yaratıyor olamaz mı? Eğer sinir sistemleri normal duyu organları aracılığıyla uyuşturucuya benzer etkiler yaratabiliyorsa doğal seçilimin bu tür olasılıklar lehinde, görsel, işitsel ya da koku duyusuna hitap eden "uyuşturucular" lehinde işlemlerini beklememiz gerekmez mi?

Kendisine karmaşık sinir sistemine sahip bir hayvan gösterilen ve hayvanın davranışlarını yönlendirmesi istenen bir nörofizyolog, beynin duyarlı kısımlarına elektrotlar bağlayabilir ve elektriklerle uyandırabilir ya da belirli doku harabiyetleri oluşturabilir. Her ne kadar Bölüm 12'de beyin kurdu adı verilen bir örnekten bahsetmiş olsam da normalde bir hayvan, başka bir hayvanın beynine doğrudan ulaşmaz. Fakat aynı zamanda gözler ve kulaklar sinir sistemine giriş kapılarıdır ve eğer doğru bir şekilde kullanılırsa doğrudan elektrik uyarısı kadar etkin olabilecek ışık ve ses örüntüleri yaratılabilir. Grey Walter (1953), insanın EEG ritminin frekansını ayarlayan yanıp sönen ışıkla-

rın gücünü canlı bir biçimde ortaya koymuştu: bir keresinde bir adam "yanındaki kişiyi boğazlamaya yönelik dayanılmaz bir istek" duymuştu.

Bize örneğin bir bilimkurgu filminde geçecek bir müziği yaparken "işitsel bir uyuşturucunun" nasıl bir şey olabileceği sorulsaydı ne söylerdik? Afrika'daki bir davulun bitimsiz ritmi mi, bir ağaç çekirgesi olan ve ay ışığı duyulabilseydi sesi böyle olurdu denen (Bennet-Clark, 1971'den alınmıştır) *Oecanthus*'un ürkütücü titrek sesi mi, yoksa bülbül şakıması mı? Üçü de beni kuvvetli adaylar olarak etkiliyor ve üçünün de aynı amaç için tasarlanmış olduğunu düşünüyorum: bir sinir sisteminin, ilkel olarak nörofizyoloğun sinir sistemini elektrotlarla uyarmasından farklı olmayan biçimde, bir başkası tarafından yönlendirilmesi. Bir hayvanın çıkardığı ses bir insanın sinir sistemini güçlü bir şekilde etkiliyorsa bu muhtemelen rastlantısaldır. Daha da ileri götürülen varsayım şudur; seçim hayvanların seslerini mutlaka insanların sinir sistemini değil ama bazı sinir sistemlerini yönlendirecek biçimde şekillendirmiştir. Domuz kurbağası *Rana grylio*'nun homurtulu sesi, tıpkı bülbülün sesinin Keats'i ya da tarla kuşunun Shelley'i etkilediği gibi bir başka domuz kurbağasını etkileyebilir. Bülbül benim için daha iyi bir seçim oldu çünkü insanın sinir sistemi bülbül sesiyle derin duygulanımlara kapılırken insanlar domuz kurbağasının sesine genellikle gülmektedir.

Üreme davranışlarının fizyolojisi hakkında çok fazla şey bilindiğinden diğer meşhur ötücü kuş olan kanaryayı ele alalım (Hinde ve Steele, 1978). Bir fizyolog dişi bir kanaryayı üreme durumuna getirmek isterse, işlevsel olan yumurtalığının büyüklüğünü artırarak yuva yapmasını ve diğer üreme davranışlarını sergilemeye başlamasını sağlar. Bu şekilde yapabileceği pek çok şey vardır. Elektrikle ışık sağlayarak kanaryanın günü daha uzun algılamasını sağlayabilir ya da bizim açımızdan en ilgi çekici olarak, kayıttan erkek kanaryanın sesini dişiye dinletebilir. Bu ses, her ne kadar erkek muhabbet kuşunun sesi dişi muhabbet kuşu üzerinde benzer etkiye sahip olsa da, kanarya sesi olmak zorundadır.

Şimdi bir erkek kanaryanın dişisini üreme durumuna getirmek istediğini farz edelim, ne yapardı? Hormon verecek bir şırıngası yok. Dişinin çevresinde yapay ışıklar yakamaz. Elbette yaptığı şey ötmektir. Çıkardığı özel ses örüntüsü kulaklar aracılığıyla dişinin başına ulaşır, sinir uyarılarına çevrilir ve sinsice hipofiz bezine sızar. Erkek, cinsiyet bezlerini uyarıcı hormonu sentezlemek ve bunu dişiye zerk etmek zorunda değildir. Dişinin hipofiz bezine bunu kendisi için üretir. Dişinin hipofiz bezini sinir uyarıları aracılığıyla uyarır. Her şey dişinin kendi sinir hücrelerinde gerçekleştiği için, bunlar "erkeğin" sinir uyarıları değildir. Fakat başka bir anlamda erkeğin uyarılarıdır. Dişinin sinirlerini hipofiz bezi üzerinde etki göstermek üzere sinsice biçimlendiren erkeğin çıkardığı özel seslerdir. Fizyoloğun, dişinin göğüs kasına cinsiyet bezlerini uyarıcı hormon vereceği ya da beynine elektrik akımı göndereceği durumda, erkek kanarya dişinin kulağına kendi sesini doldurur. Sonuçta sağlanan etki aynıdır. Schleidt (1973), alıcının fizyolojisi üzerine sinyallerin "uyarıcı etkilerine" dair diğer örnekleri tartışmıştır.

"Sinsice hipofiz bezine sızar" ifadesi bazı okurlara fazla gelebilir. Şüphe yok ki bu ifade bazı sorular doğurmaktadır. Açıklığa kavuşturulacak nokta dişinin bu aktarımdan erkek kadar yarar sağlayabileceğidir. Bu durumda "sinsice" ve "yönlendirme" kelimeleri pek de uygun kelimeler olmaz. Alternatif olarak, sinsice bir yönlendirme söz konusuysa bunu dişi erkek üzerinden yapıyor olabilir. Belki de dişi üreme durumuna gelmeden önce eşinden muazzam bir ötüş performansı sergilemesi konusunda "ısrar" ediyordur ve böylece eşleşmek için en güçlü erkeği seçmiş oluyordur. Bence bu durum büyük kedilerde görülen sıradışı yüksek çiftleşme sıklığının muhtemel açıklaması olabilir (Eaton, 1978). Schaller (1972), çiftleşme arası zaman ortalama 21 dakika olan ve bu süreç boyunca 157 kere çiftleşen bir erkek aslanı 55 saat boyunca takip etmiştir. Kedilerde yumurtlama, çiftleşmeyle birlikte tetiklenir. Erkek aslanlar tarafından sergilenen muhteşem çiftleşme hızının, dişilerin yumurtlamadan önce artan biçimde daha fazla çiftleşmede ısrarcı olduğu dene-timsiz silahlanma yarışının bir son ürünü olduğu ve erkeklerin

artan cinsel dayanıklılığa yönelik seçildiği düşüncesi mantıklı görünmektedir. Aslanlardaki çiftleşme dayanıklılığı tavuskuşlarının kuyruklarının davranışsal izdüşümü olarak görülebilir. Bu varsayımın bir başka biçimi, Bertram (1978) tarafından ileri sürülen, dişilerin erkeklerde görülen şiddetli kavgaları azaltma aracı olarak çiftleşme sayısını azalttığı varsayımıyla uyumludur.

Yavruların ebeveynlere karşı kullandığı psikolojik yönlendirme taktiklerine ilişkin olarak Trivers alıntısıyla devam edelim:

Bir yavru, kendi gerçek ihtiyaçlarına dair ebeveynlerinden daha çok şey bileceğinden seçim yavrudan gelen ve yavrunun durumunu ebeveynlere haber veren sinyalleri algılayacak ebeveyn dikkati yönünde işlemelidir...Fakat bu sistem bir kere evrimleştiğinde yavru bunu özgün bağlamının dışında kullanabilir. Yavru yalnızca aç kaldığında değil ebeveynlerinin ona vermek için seçtiği yiyeceklerden daha fazlasını istediğinde de ağlayabilir... Hiç şüphe yok ki, bu durumda seçim, ebeveynlerde sinyallerin bu iki farklı kullanılışını ayırt etme yeteneği lehinde işleyecektir fakat ebeveynlerin yavru tarafından kandırılması ve kandırmaya yönelik ince taklitler de her zaman mümkündür. [Trivers, 1974].

Yine silahlanma yarışlarıyla ortaya çıkan temel soruya geldik. Hangi tarafın silahlanma yarışını "kazanma" olasılığı olduğuna ilişkin yapabileceğimiz bir genelleştirme var mıdır?

İlk olarak, şu ya da bu tarafın "kazanması" derken neyi *kastediyoruz*? "Kaybeden" sonuçta ortadan kalkar mı? Bazen bu olabilir. Tuhaf bir olasılık, ağustos böceklerinde görülen dönemselikle ilgili olarak Lloyd ve Dybas (1966) tarafından önerilmiştir (Simon, 1979, yakın zaman önce eğlenceli bir açıklama sunmaktadır). Dönemsel ağustos böcekleri, *Magicicada* cinsinin üç türünü oluşturmaktadır. Üç tür içinde 17 yıllık ve 13 yıllık olmak üzere iki varyete bulunur. Her birey, sonrasında öldüğü birkaç haftalık yetişkin üreme dönemi için ortaya çıkmadan önce toplamda 17 (ya da 13) yıl boyunca yarı ergin olarak kalır. Belirli herhangi bir bölgede tüm yaşam döngüsü eşzamanlıdır ve sonuçta o bölge her 17 (ya da 13) yılda bir ağustos böceği istilasını altındadır. Bunun olası işlevsel önemi, ağustos bö-

ceklerinin avcılarının ya da asalaklarının istila döneminde aşırı miktarda çoğalması, ara dönemde ise aç kalmalarıdır. Böylece eşzamanlılığı sürdüren bireyler için tehlike, eşzamanlılığı bozan ve diyelim bir yıl önce ortaya çıkan bireyler için söz konusu olan tehlikeden daha azdır. Fakat eşzamanlılığın herkesçe bilinen avantajı göz önünde bulundurulduğunda, ağustos böcekleri neden 17 (ya da 13) yıldan daha kısa bir yaşam döngüsü sürdürmüyorlar ve böylece üremeden önceki talihsiz gecikme süresini azaltmıyorlar? Lloyd ve Dybas'ın önerisine göre ağustos böceklerinin uzun yaşam döngüsü, artık ortadan kalkmış bir avcıyla (ya da asalak) girdikleri "zaman boyunca silahlanma yarışının" bir sonucudur. "Bu kurmaca asalak, yaşam döngüsünün uzunluğu bakımından muhtemelen atasal ağustos böcekleriyle neredeyse eşzamanlı (fakat daima daha kısa) bir yaşam döngüsüne sahipti. Teoriye göre ağustos böcekleri sonuçta asalak takipçisini geride bırakır ve zavallı özelleşmiş hayvan yok olup gider" (Simon, 1979). Lloyd ve Dybas dâhiyane bir şekilde daha da ileri gider ve silahlanma yarışının tek sayılı yıllar (13 ya da 17) kadar süren bir yaşam döngüsüyle sonuçlandığını çünkü diğer durumda daha kısa yaşam döngüsüne sahip bir avcının her ikinci ya da üçüncü seferde ağustos böcekleriyle eşzamanlılaşacağını ileri sürer.

Bir silahlanma yarışında, ağustos böceklerinin parazitleri için ileri sürüldüğü gibi, "kaybeden" soyun neslinin tükenmesi gerekli değildir. "Kazanan" öyle nadir bir tür olabilir ki "kaybeden" türler için görece göz ardı edilebilir bir tehlike oluşturur. Kazanan, ancak kaybedene karşı geliştirdiği uyarlanımlarına etkin bir biçimde karşılık verilmediğinde kazanır. Bu kazanan soyun bireyleri için iyidir fakat diğer soylara karşı başka yarışları muhtemelen oldukça başarılı biçimde sürdüren kaybeden soyun bireyleri için o kadar da kötü olmayabilir.

Bu "nadir-düşman etkisi," silahlanma yarışının iki tarafı üzerinde etkili olan seçim baskısındaki bakışsımsızlığa (asimetriye) ilişkin önemli bir örnektir. Çok iyi örnekler sunmamış olsak da Krebs ve ben böyle bir bakışsımsızlığı M. Slatkin'in dikkatimizi çektiği Ezop masalından adını alan "hayat/yemek

ilkesi" meşhur başlığı altında nicel olarak değerlendirdik: "Tilki yalnızca yemeği için koşarken tavşan hayatını kurtarmak amacıyla koştuğundan tavşan tilkiden daha hızlı koşar." Buradaki genel nokta, silahlanma yarışının bir tarafındaki hayvan için başarısızlığın cezasının silahlanma yarışının diğer tarafındaki hayvanındakinden çok daha ciddi olmasıdır. Tilkilerin tavşanlardan daha yavaş koşmasına neden olan mutasyonlar, tilkilerin gen havuzunda, tavşanların gen havuzunda kalması beklenen ve tavşanların daha yavaş koşmasına neden olan mutasyonlardan daha uzun süre kalır. Bir tilki tavşan tarafından geçildikten sonra üreyebilir. Fakat tilki tarafından geçilen bir tavşanın üreyebildiği görülmemiştir. Dolayısıyla tilkiler kaynaklarını hızlı koşmakla ilişkili uyarlanımlardansa diğer uyarlanımlara yönlendirilmede tavşanlardan daha başarılı olmuş olabilirler; böylece koşma hızı söz konusu olduğu müddetçe tavşanlar silahlanma yarışını "kazanmış" gibi görünmektedir. Burada gerçekten de önem arz eden şey seçim baskısının gücündeki bakışimsızlıktır.

Muhtemelen en basit bakışimsızlık, nadir-düşman etkisi diye adlandırdığım şeyden kaynaklanır. Burada silahlanma yarışının bir tarafı, diğer tarafta yer alan herhangi bir birey üzerinde görece ihmal edilebilecek bir etkiye yol açacak kadar az sayıdadır. Bu durum, yine fener balığı örneğiyle açıklanabilir ve örnek, neden avın ("tavşanlar") avcılardan ("tilkiler") daha kârlı çıktığının bir nedeni olmadığını ortaya koyan bir yarar da sağlamaktadır. Fener balıklarının oldukça nadir görüldüğünü varsayalım. Dolayısıyla av olacak bir birey için bir fener balığı tarafından avlanmak ne kadar rahatsız edici olursa olsun, rastgele belirlenen bir birey için bunun gerçekleşme ihtimali çok yüksek değildir. Herhangi bir uyarlanımın bir maliyeti vardır. Küçük bir balığın, fener balığının tuzağını gerçek bir kurtçuktan ayırt etmek için karmaşık bir görsel işlem yapma aygıtına ihtiyacı vardır. Böyle bir aygıtı oluşturma bedeli, diyelim eşey organlarına ayrılacak maliyete karşılık gelebilir (bkz. Bölüm 3). Bu aygıtı kullanmak, dişilere kur yapmaya, bir sınırı korumaya ya da gerçek bir kurtçuk olarak değerlendirilirse avı kovalama-

ya harcanacak kadar bir zamana bedel olabilir. Son olarak, yaklaşmakta olan kurtçuk benzeri nesnelerle ilgili oldukça ihtiyatlı davranan bir balık, yenme tehlikesini ortadan kaldırabilir fakat aynı zamanda aç kalma riskini de artırabilir. Çünkü bu balık, fener balığı tuzağı olma *olasılığı* nedeniyle pek çok lezzetli kurtçuğu yemekten kaçınabilir. Yarar ve zararların dengesi, bazı av hayvanlarına karşı kayıtsızlık yönünde ağır basabilir. Daima kımıldayıp duran küçük nesneleri yemeğe çalışan bireyler, sonucu her ne olursa olsun, ortalama olarak, gerçek kurtçukları fener balığının tuzağından ayırmaya çalışmanın bedelini ödeyen bireylerden daha iyi bir şey yapıyor olabilir. William James 1910'da tam da aynı noktaya değinmişti: "Kancalara takılı olandan daha fazla sayıda kancalarla ilişkisi olmayan kurtçuk vardır; dolayısıyla doğa, genellikle, balık evlatlarına her kurtçuğu ye ve şansını dene der" (alıntı Staddon 1981'e aittir).

Şimdi bu duruma fener balığının açısından bakalım. Silahlanma yarışındaki rakiplerini alt ederken kullanacağı aygıt için o da kaynaklarını harcamak zorundadır. Tuzağı için kullanacağı kaynakları eşey organları için kullanabilir. Hareketsiz biçimde durup avını sabırla beklemek için harcayacağı zamanı etkin bir biçimde bir eş bulma arayışında kullanabilir. Fakat fener balığı hayatta kalmak için tamamen kullandığı tuzağa bağımlıdır. Avını tuzağa düşürmek konusunda iyi bir donanıma sahip olmayan bir fener balığı aç kalacaktır. Tuzağa düşürülmekten kaçınmak söz konusu olduğunda iyi bir donanıma sahip olmayan küçük balık yalnızca küçük bir yenme riskini alır ve donanımı yapma ve kullanma maliyetini azaltarak tehlikeyi telafi etmekten daha fazlasını yapabilir.

Bu örnekte fener balığı, avı karşısındaki silahlanma yarışını, kendi tarafı, sayıca az olması sayesinde diğer taraftaki herhangi bir birey için görece göz ardı edilebilecek bir tehdit oluşturması nedeniyle kazanmıştır. Bu arada bu, seçilimin az sayıda olacak ya da avları için küçük bir tehlike oluşturacak avcılar lehinde işlemesi anlamına *gelmez!* Seçilim, fener balığı popülasyonu içinde en etkili katiller ve türlerinin azalmasını önleyebilecek şekilde en fazla üreyen bireyler lehinde işlemiştir. Fakat fener

balığı türü, tüm çabalarına karşın ve bazı başka nedenlerle az sayıda olmanın rastlantısal bir sonucu olarak avına karşı silahlanma yarışında "daha avantajlı olabilir."

Bunun yanında, çeşitli nedenlerle sıklığa bağlı etkiler olması da olasılık dahilindedir (Slatkin ve Maynard Smith, 1979). Örneğin silahlanma yarışının bir tarafında yer alan bireyler azaldıkça silahlanma yarışının diğer tarafındaki bireyler için giderek daha az tehlike arz ederler. Dolayısıyla diğer taraftaki bireyler, önem arz eden kaynaklarını bu özel silahlanma yarışıyla ilgili uyarlanımlardan başka yöne yönlendirmek üzere seçileceklerdir. Mevcut örnekte av konumundaki balıklar kaynaklarını, fener balığına karşı geliştirilecek uyarlanımlardan eşey organları gibi özelliklere, muhtemelen yukarıda önerildiği gibi toplam kayıtsızlık ölçüsünde, kaydırmak üzere seçilmişlerdir. Bu, sayısı daha da artacak fener balıkları için yaşamı daha da kolaylaştırır. Daha sonra fener balıkları, kendilerine karşı uyarlanımlar geliştirmek üzere seçilecek küçük balıklar için daha ciddi bir tehlike oluşturur. Bu tür savlarda genellikle görüldüğü gibi, bir kararsızlık durumu tasavvur etmek zorunda değiliz. Bunun yerine silahlanma yarışlarının evrimsel olarak kararlı bir varış noktası olabilir. Bu kararlılık, çevresel bir değişim, durumla ilgili yarar ve zararı değiştirene kadar sürer.

Açıktır ki, bu alanda söz konusu olan yarar ve zarar konusunda daha çok şey bilene kadar özel silahlanma yarışlarının sonucunu tahmin edemeyiz. Mevcut amaçlarımızı göz önünde bulundurduğumuzda bu bir sorun değildir. Tek ihtiyacımız, herhangi bir silahlanma yarışında bir taraftaki bireylerin diğer taraftakilere göre daha fazla şey kaybedebileceğine kendimizi ikna etmemizdir. Tavşanın kaybedecek bir hayatı tilkininse kaybedecek yalnızca bir öğünü vardır. Yetersiz olan fener balığı ölür; fener balığından sakınan yetersiz nitelikteki balık çok küçük bir ölüm riski alır ve maliyeti düşürerek "yeterli" balıktan daha kârlı çıkabilir.

Yalnızca yönlendirmeye ilişkin tartışmamızda ortaya çıkan soruyu yanıtlamak için bu tür bakışimsızlıkların genel olarak mantıklı olduğunu kabul etmeliyiz. Bir organizma bir başka-

sının sinir sistemini yönlendirerek ve onun kas gücünü kullanarak avantaj sağladığında seçilimin böyle bir yönlendirme lehinde işleyeceğinde ortaklaşmaktayız. Fakat seçilimin yönlendirmeye karşı direnç geliştirme lehinde işleyebileceği düşünceyle de duraksıyoruz. Öyleyse gerçekten de doğada etkin bir yönlendirme davranışı görmeyi beklemeli miyiz? Hayat/yemek ilkesi ve nadir-düşman gibi bu tür başka ilkeler, bize bir yanıt sunar. Eğer bir yönlendirici yönlendirmede başarısız olduğunda yönlendirmeye direnmek konusunda başarısız olandan daha çok şey kaybediyorsa doğada başarılı bir yönlendirme görmeyi bekleyebiliriz. Başka hayvanların genlerinin çıkarları yönünde uğraşan hayvanlar görmeyi umabiliriz.

Kuluçka asalaklığı bunun en çarpıcı örneği olabilir. Saz ardıçkuşu gibi bir kuş, büyük bir havzadan topladığı bol miktarda yiyeceği yuvasının dar bacasına getirir. Kendisini bu bacaya yerleştirecek ve yiyecek akışını kesecek gerekli uyarlanımları evrimleştiren herhangi bir canlı buradan kendi yiyeceğini sağlayabilir. Guguk kuşu ve diğer kuluçka asalaklarının yaptığı şey budur. Fakat saz ardıçkuşu bedava yiyecek bolluğundan şikâyetçi değildir. Duyu organları, kasları ve beyniyle bu kuş etkili ve karmaşık bir makinedir. Kuluçka asalağı yalnızca vücudunu ev sahibinin yuvasına yerleştirmekle kalmamalıdır. Aynı zamanda ev sahibinin sinir sisteminin savunmasını da kırmalıdır ve bunun için giriş kapısı ev sahibinin duyu organlarıdır. Guguk kuşu, ev sahibinin ebeveyn bakım tertibatının kilidini açmak ve onu bozmak için anahtar bir uyarıcı kullanır.

Kuluçka asalağı olarak yaşamının avantajı öyle açıktır ki, Hamilton ve Orians'ın, 1965'te, normal yavrulama davranışının "bozularak yok olması" teorilerine karşı doğal seçilimin bu yaşam biçimi lehinde işlediği önerisini savunma ihtiyacı duyduğunu öğrendiğimizde şaşırıyoruz. Hamilton ve Orians, kuluçka asalaklığının olası evrimsel kökenlerine, bir anlamda onun evrimini önceleyen ön-uyarlanımlara ve onun evrimine eşlik eden uyarlanımlara ilişkin doyurucu bir açıklama getirmeye çalıştı.

Bu uyarlanımlardan biri yumurta mimikrisidir. Yumurta mimikrisinin mükemmelliği, en azından bazı guguk kuşu "gentle-

rinde," bakıcı ebeveynlerin davetsiz misafirlere karşı keskin bir ayırım yapma potansiyeli taşıdığını ortaya koymaktadır. Bu durum yalnızca neden ev sahibi guguk kuşlarının guguk kuşu yavru-
 larını ayırt etmede zayıf olduğuna dair gizemin altını çizer. Hamilton ve Orians (1965) sorunu canlı bir şekilde ifade eder: "Genç boz başlı inek kuşları ve Avrupa Guguk kuşları, en büyük boyutlarına eriştiklerinde, kendilerine bakan ebeveynlerini gölgede bırakırlar. Bir guguk kuşunun tepesinde, asalağın açık ağzına ulaşmaya çalışan bahçe ötleğeninin gülünç görüntüsünü gözünüzün önüne bir getirin...[Latince isim, bazı türleri bilinçli olarak muğlak hale getiriyor]. Neden bu kuş, özellikle gözlem yapan bir insanın açıkça teşhis edebileceği bir dönemde, yavru-
 ları erkenden terk etmenin uyarlanımsal önlemlerini almıyor?" Bir ebeveyn, yuvanın küçük bir kısmını beslediğinde, en yetersiz görme gücü normal bakım sürecinde ciddi bir sorun olduğunu ortaya koymaya yeterlidir. Fakat aynı zamanda, yumurta mimikrisinin varlığı, ev sahibinin keskin görüşü kullanarak kılı kırk yaran ayırım gücünü de ortaya koyar. Bu çelişkiyi nasıl açıklarız? (Ayrıca bkz. 1979.)

Bu gizemi azaltacak bir durum, yumurtalar daha erken ortaya çıktığından, ev sahibi üzerinde, yavru bakımı dönemindeki guguk kuşlarıyla yumurta dönemindeki guguk kuşlarını birbirinden ayıracak şekilde güçlü bir seçim baskısı olması zorunluluğudur. Bir guguk kuşu yumurtasını saptamanın yararı, gelecekteki tüm yavrulama döngüsüne hâkim olma potansiyeli anlamına gelir. Neredeyse tam gelişmiş bir guguk kuşunu saptamanın yararı, yeniden yavrulamak için çok geç olduğunda yalnızca birkaç günü kurtarmak anlamına gelir. *Cuculus canorus* (Lack, 1968) örneğindeki bir başka hafifletici durum, ev sahibinin kendi yavrusunun eşzamanlı karşılaştırma için genellikle orada bulunmaması ve bebek guguk kuşu tarafından dışarı çıkarılmış olmasıdır. Karşılaştırma için halihazırda bir model varsa ayırım yapmanın daha kolay olduğu bilinmektedir.

Pek çok yazar şu veya bu biçimdeki "normalüstü uyarı" kavramını kullanmıştır. Bu nedenle Lack, "kocaman ağzı ve gürültülü çağrısıyla genç guguk kuşu, ötücü ebeveyn kuşların besleme

yanıtını ortaya çıkaran abartılı bir uyarı biçimini evrimleştirdiğine" işaret eder (s. 88). "Bu, o kadar güçlüdür ki yetişkin ötücü kuşların, farklı ev sahibi türler tarafından yetiştirilen tüylü ve genç *C. canorus*'u beslediğine dair pek çok kayıt mevcuttur. Bu durum, tıpkı kur yapan insanların sürdüğü ruj gibi, "normalüstü uyarı" aracılığıyla başarılı bir sömürü mekanizmasını ortaya koymaktadır." Wickler (1968), bakıcı ebeveynlerden "bağımlı" ve guguk kuşu yavrularından da "bakıcı ebeveynlerin yardımcısı" diye bahseden Heinroth'tan alıntı yaparak benzer bir noktaya değinir. Mevcut şekliyle, bu biçimdeki öneri pek çok eleştirmeni tatmin etmeyecektir çünkü en az yanıt verdiği bir soru kadar büyük başka bir soruyu gündeme getirir. Seçilim neden ev sahibi türlerde "normalüstü uyarıya" "bağımlı olma" eğilimini ortadan kaldırmamıştır?

Kuşkusuz burada yine silahlanma yarışı kavramı devreye girmektedir. Bir insan kendisi için açıkça kötü olan bir biçimde davrandığında, örneğin sürekli olarak kendini zehirleyecek şeyler kullandığında, bu davranışı iki biçimde açıklayabiliriz. Gerçekten zararsız özellikteki bir maddeye çok benzediğinden, kullandığı maddenin bir zehir olduğunu fark etmemiş olabilir. Bu, guguk kuşunun ev sahibi kuşu yumurta mimikrisiyle aldatmasına karşılık gelir. Belki de bu kişi, aldığı zehrin sinir sistemi üzerindeki doğrudan bozucu etkisi nedeniyle kendini kurtaramıyordur. Kullandığı eroinin kendisini öldürdüğünü bilen fakat eroin kendisinin sinir sistemini kontrol altına aldığından onu kullanmaktan vazgeçemeyen bağımlının durumu böyledir. Guguk kuşu yavrusunun ruja benzer etki yapan kocaman ağzının normalüstü uyarı olarak ele alındığını ve bakıcı ebeveynlerin bu normalüstü uyarıya "bağımlı" olarak tanımlandığını görmüştük. Ev sahibi, guguk kuşunun normalüstü yönlendirici gücüne, bağımlının kendisini sağaltmasına ya da beyni yıkanmış bir mahkûmun böyle yaparak ondan her ne kadar yararlanırsa yararlansın onu tutsak edene karşı koyabileceğinden daha fazla direnememesi mümkün müdür? Belki de guguk kuşları uyarlanıma ilişkin vurguyu yumurta aşamasındayken taklit yoluyla aldatmaya, geç yavru dönemindeyken

de ev sahibinin sinir sistemi üzerinde pozitif yönlendirmeye yapıyorlardır.

Eğer doğru bir şekilde müdahale edilirse herhangi bir sinir sistemi çökertilebilir. Ev sahibi kuşun sinir sisteminde guguk kuşu yavrularının yönlendirmesine karşı koymak üzere ortaya çıkan herhangi bir evrimsel uyarlanım kendini guguk kuşlarının karşı uyarlanımına açık bırakır. Guguk kuşları üzerinde etkili olan seçim, ev sahibinin yeni evrimleşen psikolojik zırhında oluşabilecek herhangi bir çatlağı bulmak üzere işleyecektir. Ev sahibi kuşlar psikolojik yönlendirmeye karşı koymada oldukça iyi olabilirler fakat guguk kuşları da yönlendirmede daha iyi olabilir. Varsaymamız gereken tek şey, hayat/yemek ilkesinin ya da nadir-düşman etkisinin ortaya koyduğuna benzer bir nedenle guguk kuşlarının silahlanma yarışını kazandığıdır: yuvadaki bir guguk kuşu ev sahibini başarılı bir şekilde yönlendirmelidir yoksa kesinlikle ölecektir. Guguk kuşunun bakıcı-ebeveyni yönlendirmeye direnirse bundan bir şekilde yarar sağlar fakat bu guguk kuşuna karşı koymada başarısız olsa bile sonraki yıllar için geçerli olacak gelecekteki üreme başarısı için hâlâ iyi bir şansa sahiptir. Ayrıca guguk kuşları seyrek bulunabilir ve bu da koruyucu türlerin asalağa maruz kalma riskinin düşük olmasına neden olabilir; tam tersine bir guguk kuşunun asalak olma "riski" silahlanma yarışının her iki tarafı ne kadar yaygın ya da seyrek bulunursa bulunsun % 100'dür. Guguk kuşu her bir bireyi ev sahibini başarılı bir şekilde aldatan bir ata soydan türemiştir. Ev sahibi de, pek çoğu hayatı boyunca bir guguk kuşuyla asla karşılaşmamış ya da bir guguk kuşunun asalaklığından sonra başarılı bir şekilde üremiş bir ata soydan türemiştir. Silahlanma yarışı kavramı klasik normalüstü uyarı açıklamasını, sinir sisteminin açıklığa kavuşturulmamış sınırlılığı ile tamamlamak yerine ev sahibinin uyumsuz davranışına ilişkin işlevsel bir açıklama sağlayarak tamamlar.

Guguk kuşlarını bir bakıma yönlendirici olarak ele almam tatmin edici bulanmayabilir. Sonuç olarak guguk kuşu yalnızca ev sahibinin normal ebeveyn davranışını yönlendirmektedir. Ev sahibinin davranış yelpazesinde daha önce herhangi bir şe-

kilde bulunmayan yepyeni bir davranışı yeni baştan oluşturma konusunda başarısızdır. Bazıları uyuşturucu, hipnoz ve beynin elektriklerle uyarılması benzetmelerini yönlendirmenin bu daha aşırı türü için daha ikna edici bulabilir. Daha uygun bir örnek, bir başka kuluçka paraziti olan boz başlı inek kuşunun (*Molothrus ater*) "gagalayarak tüylerini temizleme daveti" olabilir (Rothstein, 1980). Bir kuşun kendi gagasıyla bir başka kuşun tüylerini temizlemesi çeşitli kuş türleri arasında yaygın bir davranış değildir. Bu nedenle inek kuşlarının pek çok türe ait kuşları kendilerini temizletmede başarılı olacağının beklenmesi özellikle şaşırtıcı değildir. Bir kez daha bu, tüy temizlemeye yönelik normal uyartıyı normalüstü biçimde abartan inek kuşuyla, tür içindeki farklı kuşların tüylerini temizleme davranışından basit bir sapma olarak görülebilir. Daha şaşırtıcı olan şey, inek kuşlarının, kendi türü içinde başka bir bireyin tüylerini temizleme davranışını hiç göstermeyen türlere kendi tüylerini temizletebilmesidir.

Uyuşturucu benzetmesi ev sahiplerini kendi dahili uyumuna geniş çaplı zarar verecek şekilde davranmaya zorlayan kimyasal araçları kullanan haşere "guguk kuşları" için özellikle uygundur. Pek çok karınca türü kendi işçilerine sahip değildir. Kraliçe diğer türlerin yuvalarını ele geçirir, ev sahibi kraliçeyi alt eder ve çoğalan kendi yavrularını yetiştirmek için ev sahibi işçileri kullanır. Ev sahibi kraliçeyi alt etmenin çeşitli yolları vardır. Tanımlayıcı biçimde adlandırılan *Bothriomyrmex regicidus* ve *B. decapitans* gibi türlerde asalak kraliçe ev sahibi kraliçenin arkasına biner ve sonra, Wilson'ın (1971) harikulade tanımıyla, "eşsiz biçimde uzmanlaştığı bir davranışta bulunur: kurbanının başını yavaşça koparır" (s. 363).

Monomorium santschii aynı sonuca daha örtülü yollarla varır. Ev sahibi işçiler güçlü kaslarla ve bunlara bağlı sinirlerle yönlendirilen silahlara sahiptir; asalak kraliçe, ev sahibi işçilere ait sayısız çeneyi kontrol eden sinir sistemini çökertebiliyorsa neden bu iş için kendi çenesini kullanmalıdır? Bunu nasıl yaptığı bilinmiyor ama yapıyor: ev sahibi işçiler kendi annelerini öldürür ve zorba kraliçeyi kabul ederler. Asalak kraliçe

tarafından salgılanan kimyasal feromon olarak da adlandırılabilir. Bir silah gibi gözüküyor fakat bunu karşı koyması zor, güçlü bir uyuşturucu olarak düşünmek muhtemelen daha aydınlatıcı olacaktır. Bu çıkarımla uyumlu olarak Wilson (1971, s. 413), simfilik* maddelerin "temel besin maddeleri ve hatta ev sahibinin doğal feromon analogları olmaktan daha fazlası" olduğunu yazar ve "pek çok yazar simfilik maddelerin narkotik etkilerinden bahsetmiştir" diye devam eder. Wilson ayrıca "sarhoş eden" ifadesini de kullanır ve böyle bir maddenin etkisindeki işçi karıncaların yönünü şaşırdığı ve nereye gittiklerinden daha az emin oldukları bir durumdan bahseder.

Beyni asla yıkanmamış ya da bir maddeye bağımlı olmamış biri bu tür zorlantılarla hareket eden bir arkadaşını anlamakta güçlük çeker. Aynı biçimde biz de ev sahibi bir kuşun tuhaf ebatlara sahip bir guguk kuşunu beslemesini ya da işçi karıncaların durup dururken kendi genetik başarıları için hayati önemde olan dünyadaki tek varlığı katletmelerini anlayamayabiliriz. Fakat bu tip öznel duygular, farmakolojinin görece kaba nitelikteki başarıları söz konusu olduğunda bile yanıltıcı olabilir. Bu sorun üzerinde işleyen doğal seçim varken, zihin kontrolüne ilişkin hangi başarıların sağlanamayacağını tahmin etme küstahlığını kim gösterebilir? Hayvanların daima kendi dahili uyumlarını en üst düzeye çıkarmaya ilişkin davranışlarda bulunduğunu görmeyi beklemeyin. Silahlanma yarışlarının kaybedenleri gerçekten de çok tuhaf biçimde davranabilir. Eğer kafaları karışmış ve nereye gittiklerinin farkında değilmiş gibi görünürlerse bu yalnızca başlangıç olabilir.

Kraliçe *Monomorium santschii*'nin zihin kontrolündeki başarısını bir kez daha vurgulamama izin verin. Kısır bir işçi karıncanın annesi onun için bir tür altın madenidir. İşçi karıncanın kendi annesini öldürmesi genetik bir çılgınlıktır. İşçi karınca bunu neden yapar? Özür dilerim ama bir kez daha belirsiz bir biçimde silahlanma yarışından bahsetmekten daha

* Özel bir tür ortak yaşamı tarif eden kelime. Bahsedilen özel maddeler, metinde ifade edilen ortak yaşam biçimine yol açmaktadır -çn.

fazlasını yapamam. Herhangi bir sinir sistemi yeterince akıllı bir ilaç bilimci (farmakolog) tarafından yönlendirilmeye açıktır. *M. santschii*'ye etki eden doğal seçilimin ev sahibi işçilerin sinir sisteminin zayıf noktalarını sınavacağına ve kilide uyuşturucudan yapılma anahtarı yerleştireceğine inanmak zor değildir. Ev sahibi tür üzerindeki seçim, bir süre sonra bu zayıf noktaları tıkayacaktır ve bundan dolayı asalak üzerindeki seçim uyuşturucuyu daha da geliştirecektir ve silahlanma yarışı böylece sürüp gidecektir. *M. santschii* yeteri kadar nadir bulunuyorsa, kendi kraliçesini öldürmek her ne kadar işçileri buna yenik düşen ev sahibi koloni için felaket bir eylem olsa da, silahlanma yarışını "kazanabileceğini" görmek kolaydır. Kraliçe *M. santschii*'nin içine düştüğü durumda, her ne kadar kraliçeyi öldürmenin nihai maliyeti fena halde yüksek olsa da *M. santschii*'nin asalaklığının toplam riski oldukça düşük olabilir. Her bir kraliçe *M. santschii*, her biri ev sahibi işçileri kraliçelerini öldürmeye yönlendirmedi başarılı olan bir ata soydan türemiştir. Ev sahibi her işçi, kolonileri kraliçe *M. santschii*'den yaklaşık 15 km uzaklığın içinde nadiren bulunan bir soydan türemiştir. Kraliçe *M. santschii*'nin nadiren karşılaşılan yönlendirmesine direnecek biçimde donanıma sahip olmanın "sıkıntısının" maliyeti sağladığı yarardan daha ağır basabilir. Bu tür çağrışımlar bana ev sahibinin silahlanma yarışını kaybedebileceğini düşündürüyor.

Asalak karıncaların diğer türleri farklı bir sistem kullanır. Kraliçelerini ev sahibinin yuvasına yumurtlamak üzere göndermek ve ev sahibinin iş gücünü kullanmak yerine ev sahibinin iş gücünü kendi yuvalarına taşırlar. Köleleştirici türler de işçilere sahiptir fakat bu işçiler enerjilerinin bir kısmını, bazı durumlarda tümünü, köleleştirme keşfine harcarlar. Diğer türlerin yuvalarına baskın yapar ve onların larva ve pupalarını taşırlar. Bunlar daha sonra, normal olarak çalıştıkları köleleştiricilerin yuvalarında gerçekte kendilerinin köle olduğunu "fark etmeden" olgunlaşır, yiyecek arar ve kuluçkaya yatarlar. Köleleştirici yaşam biçiminin avantajı büyük olasılıkla larva dönemindeki iş gücünü beslemenin maliyetini büyük oranda

azaltmasıdır. Bu maliyet, köle pupanın alındığı ev sahibi koloni tarafından karşılanır.

Köleleştirme davranışı, mevcut bakış açısıyla baktığımızda ilginç bir durum oluşturur çünkü alışılmadık bir silahlanma yarışı bakışimsızlığı ortaya koyar. Büyük olasılıkla köleleştirici türler ile köle türler arasında bir silahlanma yarışı söz konusudur. Köle baskınlarının kurbanları olan türlerde köleleştirmeye karşı uyarlanımların, örneğin baskın yapanları defetmek için daha büyük çeneli askerler, ortaya çıkması beklenmelidir. Fakat kölelerin alabileceği daha bariz karşı önlemler basitçe işçilerini kendi yuvalarında tutmak ya da köleleştiricileri beslemek yerine onları öldürmek olabilir mi? Bu bariz karşı önlem gibi *görünüyor* fakat bunun evrimleşmesinin önünde zorlu engeller mevcuttur. "Baskın yapmak," köleleştiricilerin yuvasında çalışmayı reddetmek gibi bir uyarlanımın varlığını düşünelim. Elbette köle işçiler yabancı bir yuvada olgunlaştıklarını fark edecek bazı araçlara sahip olmalıdır fakat öte yandan bu, ilkesel olarak zor olmamalıdır. Bu uyarlanımların nasıl kalıtılacağına ilişkin ayrıntıları düşündüğümüzde sorunlar ortaya çıkmaktadır.

İşçiler üreyemediğinden, işçilerin sahip olduğu tüm uyarlanımlar, herhangi bir sosyal böcek türünde, işçilerin üreyebilen akrabaları aracılığıyla kalıtılmalıdır. İşçiler kendi üreyebilen akrabalarına doğrudan yardım ettiğinden bu normalde aşılmaz bir sorun değildir ve böylece işçilerin uyarlanımlarını sağlayan genler üreyebilenlerde var olan kendi kopyalarına doğrudan yardım eder. Fakat köle işçinin baskına kalkmasına neden olan bir mutant geni ele alalım. Bu gen, köleleştiricilerin yuvalarını oldukça etkin biçimde sabote edebilir, muhtemelen olduğu gibi ortadan kaldırabilir. Bu nasıl bir etkiye yol açar? Bölge artık, büyük olasılıkla bölgedeki yalnızca asi kölelerin geldiği yuvalar değil saldırgan olmayan genleri de bulunduran *tüm* potansiyel kurban yuvaları için iyi bir şey demek olan, bir adet daha az köle elde edilen yuvaya sahiptir. Aynı türde bir sorun "canavarca" davranışın yayılması durumunda da ortaya çıkar (Hamilton, 1970; Knowlton ve Parker, 1979).

Hücum genlerinin tercihen kalıtılmasının tek kolay yolu, hücumun, seçici olarak, hücum edenlerin arkalarında bıraktıkları ve üreyebilen akrabalarının yetiştirildiği kendi yuvalarına yarar sağlamasıdır. Eğer köleleştiriciler aynı yuvaya sürekli olarak saldırmak üzere dönüyorlarsa bu gerçekleşebilir fakat diğer türlü, köle karşıtı uyarlanımların, köle pupanın kendi yuvasını terk etmesinden önceki dönemle sınırlı kaldığı sonucuna varmak durumundayız. Köleler bir kez köleleştiricilerin yuvasına vardığında üreyebilen akrabalarının başarısını etkileyecek bir güce sahip olmayacaklarından silahlanma yarışından etkin olarak çekilirler. Köleleştiriciler herhangi bir düzeyde karmaşık olan yönlendirici uyarlanımları geliştirebilirler. Bunlar, fiziksel ya da kimyasal, feromon ya da güçlü uyuşturucular olabilir ve köleler karşı önlemleri evrimleştiremezler.

Aslında kölelerin karşı önlemler evrimleştirememesi, köleleştiricilerin geliştirdiği yönlendirici tekniklerin çok karmaşık olma olasılığını azaltacaktır: kölelerin eşit ölçüte karşılık verememesi, basit ve ucuz olanlar işe yarayacağından, evrimsel anlamda, köleleştiricilerin pahalı kaynaklarını karmaşık yönlendirme uyarlanımlarına ayırmaya ihtiyaç duymadığı anlamına gelmektedir. Karıncalardaki köleleştirme davranışı daha özel bir örnektir fakat silahlanma yarışındaki taraflardan birinin tamamen kaybettiği özel bir durumu göstermesi bakımından özellikle ilginçtir.

Burada bir benzerlik kurmak için melez kurbağa *Rana esculenta*'nın içinde bulunduğu bir durum düşünülebilir (White, 1975). Avrupa'da yaygın olan ve Fransız restoranlarında yenebilen bu kurbağa dünyada görülen normal bir tür değildir. Bu "türün" bireyleri iki diğer tür olan *Rana ridibunda* ile *R. lessonae* arasında çeşitlilik arz eder. *R. esculenta* iki farklı diploit forma ve iki farklı triploid forma sahiptir. Durumu basitleştirmek için yalnızca diploit olanları ele alacağım fakat üzerinde duracağımız sav tüm çeşitler için geçerlidir. Bu kurbağalar *R. lessonae* ile birlikte yaşarlar. Diploit olan karyotiperinde, bir küme *R. lessonae* kromozomları ve bir küme de *R. ridibunda* kromozomu bulunur. Mayoz bölünme sırasında *R. lessonae*'ya

ait kromozomları atar ve sadece *R. ridibunda* gametleri üretirler. *R. lessonae* bireyleriyle çiftleşirler ve böylece sonraki nesilde yine melez genotip oluşmasını sağlarlar. Dolayısıyla *Rana esculenta*'ya ait yapılara ilişkin bu yarışta *R. ridibunda* genleri soy hattı eşleyicileriyle *R. lessonae* genlerinin geleceği yoktur. Geleceği olmayan bu eşleyiciler fenotipte etkilerini gösterebilir ve hatta doğal seçilime bile uğrayabilirler. Fakat bu doğal seçilimin sonucunun evrimle bir ilgisi yoktur (bkz. Bölüm 5). Bir sonraki paragrafın daha kolay anlaşılmasını sağlamak için *R. esculenta* için M (melezin M'si), *R. ridibunda* için S (soy hattının S'si) ve *R. lessonae* için G (geleceksizin G'si, fakat yine de "G" genlerinin yalnızca M kurbağalarındayken geleceği olmayan eşleyiciler olduğu, "G" kurbağalarındayken bunların normal soy hattı eşleyicileri olduğu akılda tutulmalıdır) harfleri kullanılacaktır.

Şimdi G gen havuzunda G kromozomlarının M ile eşleşmesini engelleyici bir etkide bulunan bir gen bulunduğunu farz edelim. Doğal seçim M ile eşleşmeye olanak veren aleldense böyle bir gen lehinde işlemelidir. Çünkü M ile eşleşmeye olanak veren alelin tercih edilmesi durumu sonraki kuşakta M kromozomlarının varlığıyla sonuçlanır ve bunlar da mayoz bölünme sırasında atılacaklardır. S genleri mayoz sırasında atılmaz ve eğer bu genler M kromozomlarını G bireylerinin kendileriyle eşleşme-deki isteksizliğini giderecek şekilde etkilerse seçim eğiliminde olacaktır. Dolayısıyla M kromozomlarına etki eden S genleri ile G kromozomları üzerine etki eden G genleri arasında bir silahlanma yarışı olduğunu görmeliyiz. Bu ayrı ayrı kromozomlarda bulunan her iki gen grubu da soy hattı eşleyicileridir. Fakat M kromozomlarına etki eden G genleri hakkında ne söylenebilir? M genomunun tam da yarısını oluşturdukları için M fenotipinde S genleri kadar güçlü bir etkiye sahip olmaları gerekir. Gayet safi-yane biçimde bunların S genlerine karşı olan silahlanma yarışını, birlikte paylaştıkları M kromozomlarına taşımalarını bekleyebiliriz. Fakat M kromozomlarında, bu G genleri köleleştirilen karıncalarla aynı konumdadırlar. M kromozomunda gerçekleştirdikleri herhangi bir uyarlanım sonraki nesle aktarılamaz: M

bireyleri tarafından üretilen gametler, bu fenotipin nasıl geliştiğinden bağımsız olarak ve gerçekten de bu bireyin sağkalımı için, G genleri tarafından etkilenmiş olabilirler ve kesinlikle S gametleridir. Burada, hâlâ kendi evlerindeyken tutsak edilmeye direnmek üzere seçilebilecek köle karıncalar gibi bir durum söz konusudur. Fakat bu karıncalar bir kez köleleştiricilerin yuvasına girdiğinde bu yuvayı bozmak üzere seçilemezler. Dolayısıyla G genleri, G kromozomlarını önce M genomuna dahil olmaya direnecek şekilde G kromozomlarını etkilemek üzere seçilebilir fakat bir kez dahil olduklarında, fenotipte hâlâ etkilerini gösterirler de, artık seçilime tabi değildirler. Silahlanma yarışını kaybederler çünkü gelecekleri yoktur. Benzer bir sav melez "türlerle" ait bir balık olan *Poeciliopsis monacha-occidentalis* için de ileri sürülebilir (Maynard Smith, 1978a).

Kölelerin karşı-uyarlanımlar evrimleştirememesi ilk kez sosyal zar kanatlılarda cinsiyet oranı silahlanma yarışları teorileri içinde Trivers ve Hare (1976) tarafından konu edildi. Bu, özel bir silahlanma yarışına ilişkin yakın zaman önce yapılan tartışmaların en iyi bilinenidir ve daha ayrıntılı şekilde ele almaya değer. Fisher (1939a) ve Hamilton'la (1972) ilgili düşüncelerini ayrıntılandırırken Trivers ve Hare, yuva başına tek bir eşle çiftleşen bir kraliçenin bulunduğu karınca türlerinde evrimsel olarak kararlı cinsiyet oranının kolayca tahmin edilemeyeceğini ileri sürmüştür. Kraliçenin üreyebilen yavruların (genç kraliçeler ve erkekler) cinsiyetleri üzerinde her türlü güce sahip olduğu varsayılırsa üreyen erkek ve dişilere yapılan ekonomik yatırıma ilişkin sabit oran 1:1'dir. Öte yandan yumurtlamayan işçilerin gençlere yapılan yatırım üzerinde her türlü güce sahip olduğu varsayılırsa, son kertede haplodiploit genetik sistem nedeniyle, sabit oran dişilerin lehinde 3:1 olacaktır. Dolayısıyla kraliçe ve işçiler arasında potansiyel bir çatışma söz konusudur. Trivers ve Hare, kuşkusuz eksikleri bulunan mevcut verileri değerlendirdiler ve kraliçenin gücüne karşı savaşı işçilerin gücünün kazandığına ilişkin kanıt buldukları sonucuna vardıkları 3:1 oranına uyan iyi bir ortalama elde ettiklerini bildirdiler. Genellikle sınanamadığı için eleştirilen türde bir varsayımı sınamak

için gerçek verileri kullanmak akıllıca bir girişimdi. Fakat diğer yenilikçi girişimler gibi burada da hata bulmak kolaydı. Alexander ve Sherman (1977), Trivers ve Hare'in verileri kullanma biçiminden şikâyetçiydi ve ayrıca karıncalarda yaygın olarak görülen dişi lehindeki cinsiyet oranı için alternatif bir açıklama da önerdiler. Açıklamaları ("yerel eş rekabeti"), tıpkı Trivers ve Hare'inki gibi, Hamilton'dan, sıra dışı cinsiyet oranları üzerine yazdığı yayınından (1967), alınıp geliştirilmişti.

Bu anlaşmazlık başka çalışmaları tetiklemesi bakımından olumlu bir etkiye yol açmıştı. Silahlanma yarışları ve yönlendirme bağlamında özellikle aydınlatıcı olan, Charnov'un (1978) hayvanlarda kısır bireylerin üreyebilenler için çalıştığı sosyalliğin (*eusociality*) kökeniyle ilgili olan ve hayat/yemek ilkesinin potansiyel olarak önemli bir biçimini sunan yayınıydı. Charnov'un savı, haplodiploitler için olduğu kadar diploit organizmalar için de işe yarıyordu ve ben öncelikle diploit durumu ele alacağım. Sonraki yavrular yumurtadan çıkarken artık yetişkin olan yavrusu yuvayı hâlâ terk etmemiş olan bir anneyi düşünelim. Yavruların yuvayı terk etme ve kendilerinin üremeye başlama zamanı geldiğinde, genç olan arkada kalıp daha genç kardeşlerini büyötmeye yardım etmektense bir seçeneğe sahiptir. Şimdi gayet iyi bilindiği gibi, böyle bir aceminin yavru büyötmeye gerçek kardeşini büyötmeye arasında genetik olarak kayıtsız kalması için diğer her şey eşit olmalıdır (Hamilton, 1964a,b). Fakat yaşlı annenin yetişkin durumdaki yavrularının kararları üzerinde yönlendirici bir güç uyguladığını varsayalım: anne onların yuvayı terk edip kendi ailelilerine bakmasını mı yoksa kalıp sonraki kardeşlerini büyötmelerini mi "tercih eder"? Açıktır ki torunlar anne için yavrularının yarısı kadar değerli olduğundan yavrular kalmalı ve kardeşlerini yetiştirmelidir. (İleri sürölen sav bu haliyle eksiktir. Bütün hayatı boyunca tüm yavrularını, üremeyen yavru işçileri yetiştirmek üzere yönlendirseydi kendi soy hattı tükenirdi. Aynı genetik tipte olan yavruların bazılarını üreyebilenler bazılarını ise işçiler olarak gelişmek üzere yönlendirdiğini varsaymalıyız.) Dolayısıyla seçim ebeveynlerde bu tür yönlendirme eğilimleri lehinde işleyecektir.

Normal olarak seçilimin yönlendirme lehinde işlediğini söylediğimizde, bir görev duygusuyla, kurbanın yönlendirmeye direnmesi yönündeki karşı-seçilimin varlığına inanmış gibi oluruz. Charnov'un işaret ettiği şeyin güzelliği, bu durumda karşı-seçilimin olmayışıdır. "Silahlanma yarışı" kolayca kazanılır çünkü deyim yerindeyse, bir taraf hiçbir şeyi denemez bile. Yönlendirilmiş olan yavrular, daha önce gördüğümüz gibi, kendi yavrularını mı yoksa kardeşlerini mi büyüttüklerinin farkında değildir (bir kez daha diğer her şeyin eşit olduğunu varsayıyoruz). Böylece her ne kadar ebeveynlerin yavruları tarafından yapılan ters bir yönlendirmenin varlığını ileri sürsek de, en azından Charnov tarafından gösterilen basit örnekte, yavruların ebeveynler tarafından yönlendirilmesi ağır basmak durumundadır. Bu Alexander (1974) tarafından önerilen ebeveyn avantajları listesine eklenecek bir bakışsızlıktır fakat ben bunu, listedeki diğer maddelerden daha ikna edici bulmaktayım.

İlk bakışta Charnov'un savı haplodiploit hayvanlara uygulanamazmış gibi görünebilir ve bu, sosyal böceklerin çoğu haplodiploit olduğundan pek de hoş olmazdı. Fakat bu görüş hatalıdır. Charnov'un kendisi bunu, haplodiploit türlerin dişilerinin kardeşlerini mi ($r = \frac{3}{4}$ ve $\frac{1}{4}$ 'ün ortalaması) yoksa yavrularını mı ($r = \frac{1}{2}$) yetiştirdiğine duyarsız kaldığı durumlarda popülasyonun belirli bir yönde cinsiyet oranına sahip olduğuna ilişkin özel varsayım için gösterdi. Fakat Craig ve Grafen (1980) birbirlerinden bağımsız olarak Charnov'un belirli bir yönde olmayan cinsiyet oranının söz konusu olduğunu varsaymaya bile ihtiyaç duymadığını göstermişlerdir. Potansiyel işçi, kabul edilebilir herhangi cinsiyet oranında kardeşini mi yoksa yavruyu mu yetiştirdiğine *hâlâ* duyarsızdır. Dolayısıyla popülasyonun cinsiyet oranının, dişi-yönünde ve hatta Trivers ve Hare'in 3:1 oranına uyumlu olduğunu kabul edelim. İşçi, erkek kardeşine ya da her iki cinsiyetten yavrusuna göre kız kardeşiyle daha yakın olduğundan, böyle bir dişi-yönlü cinsiyet oranı söz konusu olduğunda dişi, yavrudansız kardeşleri yetiştirmeyi "tercih edecektir." Kardeşlerini tercih ettiğinde değerli kardeşler (ve birkaç görece değersiz erkek kardeş) kazanmış olmayacak mı? Fakat bu akıl

yürütme, böyle bir popülasyonda nadir bulunmalarının sonucu olarak görece çok üreyen erkekleri yok saymaktadır. İşçi her bir erkek kardeşiyle yakın akraba olmayabilir fakat genel olarak erkekler popülasyonda nadir görülüyorsa erkek kardeşlerin her birinin, bu duruma uygun olarak, sonraki nesillerin atası olması ihtimali oldukça yüksektir.

Matematik, Charnov'un vardığı sonucun, onun önerdiğinden daha genel olduğunu doğrulamaktadır. Hem diploit hem de haplodiploit türlerde, herhangi bir popülasyon cinsiyet oranında, bir dişi teorik olarak kendisinin kardeşlerini mi yoksa yavru mu yetiştirdiğine kayıtsızdır. Fakat kendi yavrularının kendi çocuklarını mı yoksa kardeşlerini mi yetiştirdiğine karşı kayıtsız değildir. Yavrularının, kendi yavrularındansa (dişinin torunları) kardeşlerini (diğer yavrularını) yetiştirmesini tercih eder. Dolayısıyla bu durumda yönlendirmeye ilişkin bir soru varsa, yavruların ebeveynler tarafından yönlendirilmesinin olasılığı yavruların ebeveynleri yönlendirme olasılığından daha fazladır.

Öyle görünüyor ki, Charnov'un, Craig'in ve Grafen'in vardığı sonuçlar, sosyal zar kanatlılardaki cinsiyet oranı üzerine Trivers ve Hare'in vardığı sonuçlarla ciddi biçimde çelişmektedir. Herhangi bir cinsiyet oranı varken bir dişi zar kanatlının kardeşlerini mi yoksa yavrularını mı yetiştirdiğine duyarsız olduğunu ileri sürmek bu dişinin aynı zamanda yuvasındaki cinsiyet oranına da duyarsız olduğunu söylemeye eşdeğerdir. Fakat durum böyle değildir. İşçilerin erkek ve dişilerin üremelerini kontrol ettiği varsayımı göz önünde bulundurulduğunda, ortaya çıkan evrimsel olarak kararlı cinsiyet oranının, kraliçe kontrol ettiği zamanki evrimsel olarak kararlı cinsiyet oranıyla mutlaka aynı olmayacağı hâlâ geçerlidir. Bu bakımdan, bir işçi, seks oranına duyarsız değildir, cinsiyet oranını kraliçenin ulaşmaya "çalıştığı" cinsiyet oranından farklılaştırmaya çalışabilir.

Trivers ve Hare'in kraliçe ve işçiler arasındaki cinsiyet oranına ilişkin çekişmelerinin kesin doğası üzerine yaptıkları incelemeler yönlendirme kavramını daha iyi bir biçimde aydınlatmak üzere genişletilebilir (örn. Oster ve Wilson, 1978). Aşağıdaki açıklama Grafen'den (hazırlanma aşamasında) türe-

tilmiştir. Bunun sonuçlarını ayrıntılı olarak öngöremem fakat Trivers ve Hare'de örtülü olarak bulunurken bu incelemede açık bir biçimde görülen bir ilkeyi vurgulamak istiyorum. Soru, "En iyi cinsiyet oranına ulaşılmış mıdır?" değildir. Tam tersine, doğal seçilimin bazı kısıtlılıklar altında bir sonuç verdiğine ilişkin işleyen bir varsayımda bulunuyoruz ve sonra bu kısıtlılıkların ne olduğunu soruyoruz (bkz. Bölüm 3). Mevcut durumda evrimsel olarak kararlı olan cinsiyet oranının ciddi biçimde silahlanma yarışının taraflarına bağlı oluşunun gücünü fark eden Trivers ve Hare'i takip ediyoruz fakat bu gücün, onların vurguladığından daha geniş olası eğilimleri olduğunu fark etmiş bulunuyoruz. Aslında Trivers ve Hare uygulamadaki güçle ilgili olarak iki farklı varsayımın sonuçlarını çıkarsamışlardı; ilk olarak, kraliçenin tüm güce sahip olduğuna ilişkin varsayım ve ikincisi işçilerin tüm güce sahip olduğuna ilişkin varsayım. Fakat başka pek çok varsayımda bulunulabilir ve bunların her biri evrimsel olarak kararlı farklı cinsiyet oranı tahminini ortaya çıkarır. Trivers ve Hare gerçekten de yayınlarının diğer kısımlarında bunların bir kısmını, örneğin işçilerin kendi erkek yumurtalarını yumurtlayabileceği varsayımını ele almaktadır.

Bulmer ve Taylor (yayıma hazırlanıyor) gibi Grafen de, gücün şu şekilde *bölündüğüne* ilişkin varsayımın sonuçlarını keşfetmişlerdir: Kraliçe yumurtladığı bütün yumurtaların cinsiyeti üzerinde kesin bir kontrole sahiptir; işçiler larvaların beslenmesi konusunda tartışmasız bir kontrole sahiptir. Dolayısıyla işçiler var olan dişi yumurtaların ne kadarının kraliçe ve ne kadarının işçi olacağını belirleyebilir. Şu ya da bu cinsiyetin yumurtalarını aç bırakabilirler fakat bunu, kraliçenin onlara yumurtalar bakımından çizdiği sınırlar içinde yapmak zorundadırlar. Kraliçeler, şu ya da bu cinsiyeti tamamen kısıtlamak da dahil, seçtikleri herhangi bir cinsiyet oranında yumurtlama gücüne sahiptirler. Fakat bir kez yumurtladıklarında bu yumurtalar işçilerin insafına kalmış durumdadır. Örneğin bir kraliçe, o yıl yalnızca erkek yumurta yumurtlama stratejisini (oyun teorisi bağlamında) benimseyebilir. Böyle olmasını pek istemesek de işçilerin kardeşlerini yetiştirmekten başka seçeneği yoktur.

Bu durumda kraliçe, "ilk hamle" kendisine ait olduğundan, "öncelikle kız kardeşleri beslemek" gibi belirli işçi stratejilerine yer verebilir. Fakat işçilerin yapabileceği başka şeyler de vardır.

Grafen, oyun teorisini kullanarak, yalnızca belirli kraliçe stratejilerinin bazı işçi stratejilerine karşı evrimsel olarak kararlı bir yanıt oluşturduğunu ve yalnızca bazı işçi stratejilerinin belirli kraliçe stratejilerine karşı evrimsel olarak kararlı yanıtlar oluşturduğunu göstermiştir. Burada ilginç olan soru, işçi ve kraliçe stratejilerinin evrimsel olarak kararlı birlikteliklerinin ne olduğudur. Öyle görünüyor ki bunun birden fazla yanıtı vardır ve verili parametre kümesi temel alındığında evrimsel olarak üç kararlı durum söz konusu olabilir. Her ne kadar ilginç bir şekilde "mantiğa aykırı" olduğuna işaret edeceksem de Grafen'in vardığı özel sonuçlar şu an benim ilgi alanımda değildir. Benim ilgilendiğim şey, model popülasyonun evrimsel olarak kararlı durumunun *güç* hakkında yaptığımız varsayımlara dayalı olduğudur. Trivers ve Hare, iki olası mutlak varsayımı karşılaştırdı (mutlak işçi gücüne karşılık mutlak kraliçe gücü). Grafen gücün akla yatkın şekilde *bölündüğü* bir durumu araştırdı (kraliçenin yumurtalar üzerindeki kontrolü, işçilerin larvaları besleme üzerindeki kontrolü). Fakat daha önce belirttiğim gibi, güçle ilgili başka pek çok varsayım yapılabilir. Her varsayım evrimsel olarak kararlı olan cinsiyet oranlarına ilişkin farklı öngörüler üretir ve bu öngörülerin sınanması, yuvadaki gücün eğilimi hakkında kanıt sağlama olarak ele alınabilir.

Örneğin araştırma odağımızı kraliçenin bir yumurtayı dölleyip döllemeyeceğine "karar verdiği" ana çevirebiliriz. Olaylar kraliçenin kendi bedeninde gerçekleştiği için, bu özel kararın kraliçenin genlerinin yararına olduğunu varsaymak mantıklıdır. Mantıklı olabilir fakat genişlemiş fenotip ilkesinin söz konusu olacağı varsayım türü tam da bu tür bir varsayımdır. Şimdilik, işçilerin, kraliçenin davranışını kendi genetik çıkarları lehinde çökertmek üzere onun sinir sistemini yönlendirmiş olabileceğini düşünelim. Benzer şekilde, larvayı beslemekten sorumlu olan şey işçinin sınırları ve kaslarıdır fakat bununla mutlaka işçilerin vücut üyelerinin yalnızca işçilerin genlerinin

çıkarı için hareket ettiğini varsaymış olmuyoruz. Çok iyi bilindiği gibi, kraliçeden işçilere doğru akan devasa bir feromon trafiği söz konusudur ve işçilerin davranışının kraliçe tarafından güçlü bir biçimde yönlendirildiğini tasavvur etmek kolaydır. Burada önemli olan, cinsiyet oranları hakkında sınanabilir tahminler yapabileceğimiz güç hakkındaki her bir varsayımdır ve tahminlerini sınıadıkları özel bir model için değil, bu kavrayış için Trivers ve Hare'e teşekkür etmeliyiz.

Bazı zar kanatlılarda erkeklerin güç uyguladıkları bile akla yatkındır. Brockmann (1980), çamur sıvayan yabanarısı *Trypoxylon politum* üzerinde yoğun çalışmalar yürütmektedir. Bu arılar (gerçek sosyalliğin karşıtı olarak) "bireysel" arılardır fakat tamamen yalnız da değildirler. Diğer Sphecidae'lerde olduğu gibi, (çamur olduğu durumda) her dişi kendi yuvasını inşa eder, felçli haldeki avla (örümcekler) yuvayı besler, ava karşılık bir yumurta bırakır sonra yuvayı kapatır ve döngüye yeniden başlar. Pek çok zar kanatlıda dişiler, yaşamının ilk zamanlarındaki kısa döllenme döneminden elde ettiği ve ona tüm yaşamı boyunca yetecek olan spermleri taşır. Fakat *T. politum* dişileri ergin dönemleri boyunca sık sık çiftleşmektedir. Erkekler dişilerin yuvalarını ziyaret ederler ve dişi yuvaya her döndüğünde onunla çiftleşme fırsatını kaçırmazlar. Bir erkek muhtemelen asalaklara karşı yuvayı savunmaya yardımcı olarak ve içeri girmeye çalışan diğer erkeklerle savaşıarak yuvada eşleşme bakımından edilgen biçimde saatlerce kalabilir. Pek çok zar kanatlıının aksine *T. politum* hareketli sahnelerde hazır bulunmaktadır. Öyleyse cinsiyet oranını, işçi arılar için ileri sürüldüğü biçimde belirleyecek bir potansiyel konumda olamaz mı?

Eğer erkekler güç uygulasa nasıl sonuçlar ortaya çıkmasını bekleriz? Bir erkek tüm genlerini dişi yavrulara aktaracağından ve bunların hiçbirini eşinin erkek yavrularına aktarmayacağından, süreç erkekleri, erkek yavrulardansa dişi yavruları tercih etmeye yönlendiren genler lehinde işleyecektir. Eğer erkekler eşlerinin yavrularının cinsiyet oranını tamamen belirleyerek tüm gücünü kullansaydı ortaya çıkan sonuç tuhaf olurdu. Erkek gücünün ilk neslinde hiç erkek birey doğmazdı. Bunun sonu-

cunda, sonraki yıl bırakılan tüm yumurtalar döllenmemiş olacak ve elbette bunlar da erkek olacaktır. Nihayet bu popülasyon şiddetli biçimde kararsızlaşacak ve sonuçta yok olup gidecektir (Hamilton, 1967). Erkekler kısıtlı bir güç kullansalardı daha az yıkıcı sonuçlar ortaya çıkacak ve durum normal bir genetik sistemdeki "X kromozomunun hareketine" benzeyecekti (Bölüm 8). Eğer kendisini eşinin yavrularının cinsiyet oranını belirleyecek bir konumda bulursa, bir erkek zar kanatlının, her durumda bunu dişi yönünde yapmaya çalışması beklenir. Bunu, eşinin sperm kesesinden spermleri boşaltıp boşaltmayacağına dair kararını etkilemeye çalışarak yapabilir. Bunu nasıl yapacağını tam olarak bilmiyoruz fakat balarılarının kraliçelerinin dişi yumurtalarını yumurtlamaları erkek yumurtalara göre daha uzun sürdüğü bilinmektedir. Belki böylece döllenmek için fazladan zaman kullanılmaktadır. Kraliçe yumurtlama sürecinin ortasında, gecikmenin yumurtalardan dişi çıkma şansını artırıp artırmadığını görmek üzere, deneysel olarak müdahale etmek ilginç olabilirdi.

Erkek *T. politum* böyle bir yönlendirmeye yönelik bir davranış sergiliyor mu, örneğin yumurtlama süresini artırıcı bir biçimde davranıyor mu? Brockmann "tutma" adını verdiği tuhaf bir davranış örüntüsünden bahsetmektedir. Bu durum, dişi yumurtayı bırakmadan önceki son dakikalarda cinsel birleşmeyle dönüşümlü olarak görülür. Yuvaya besin tedarik etme süreci boyunca gerçekleşen kısa birleşmelerin yanında dakikalar boyunca süren ve pek çok kez tekrar eden birleşmeler son yumurtlamanın ve yuvanın kapatılmasının habercisidir. Dişi önce başını dik ve boru biçimindeki çamurdan yuvaya sokar ve başını yuvanın en üst kısmında bulunan felçli haldeki örümceklerle doğru ittirir. Dişinin karnı yuvanın girişinin alt kısmına bakar durumdadır ve bu durumdayken erkek onunla çiftleşir. Daha sonra dişi yuvadan dışarı bakacak biçimde döner ve sanki yumurtasını bırakacakmış gibi karnının uç kısmıyla örümcekleri yoklar. Bu sırada erkek dişinin başını yaklaşık yarım dakika boyunca ön bacaklarının arasında "tutar," anteninden yakalar ve onu örümceklerden dışarı doğru çeker. Daha sonra dişi tek-

rar döner ve yine çiftleşirler. Sonra bir kez daha örümcekleri karnının ucuyla yoklar ve erkek dişinin başını tutar ve yine onu dışarı çeker. Tüm bu döngü neredeyse altı kez tekrarlanır. En sonunda, özellikle uzun süren bir kafa tutma davranışından sonra dişi yumurtalarını bırakır.

Yumurtalar bir kez bırakıldığında cinsiyetleri artık belirlenmiştir. İşçi karıncaların annelerinin sinir sistemini yönlendirme olasılığına ve böylece onun döllenme kararını kendi genetik çıkarları yönünde değiştirmeye zorladıklarına daha önce değinmiştik. Brockmann'ın ileri sürdüğü sav *T. politum*'un benzer bir değiştirme işine girdiğine iliskindir ve dişinin başını tutma ve onu dışarı çekme davranışı onların yönlendirme tekniği olabilir. Erkek, dişiye anteninden tutup karnının ucuyla yokladığı örümceklerden dışarıya doğru çektiğinde yumurtaların yumurta kanalında döllenme şansını artırma aracı olarak yumurtlamayı ertelemeye mi zorlamış oluyor? Bu önerinin mantıklı olması, tutma davranışı sırasında yumurtaların tam olarak dişinin vücudunun neresinde olduğuna bağlıdır. Bir başka olasılık olarak erkek, Dr. W. D. Hamilton'ın bize önerdiği gibi, sonraki cinsel birleşmeye kadar yumurtlamayı ertelemedikçe dişinin başını ısırarak tehdit ederek ona şantaj yapıyor olabilir mi? Belki de tekrarlayan birleşmelerle, yalnızca dişinin iç kanallarını spermiyle dolduruyor ve böylece dişi sperm kesesinden kendi istediği zaman salmadan önce spermin yumurtayla karşılaşma şansını artırarak kazanıyordur. Bunlar kuşkusuz ileride yapılacak çalışmalara yönelik önerilerdir ve Brockmann, Grafen ve diğerleriyle birlikte bu önerileri takip etmektedir. Anladığım kadarıyla başlangıç aşamasındaki çalışmalardan elde edilen sonuçlar erkeklerin gerçekte cinsiyet oranı üzerindeki hâkimiyetini desteklememektedir.

Bu bölüm, okuyucunun bencil organizmanın merkezi teorisine olan güvenini zayıflatmaya başlamayı amaçlamıştır. Bu teorem, hayvanların kendi dahili uyumları ve kendi genlerinin iyi nitelikteki kopyaları için çalıştığını ifade eder. Ayrıca bu bölümde hayvanların bazı başka bireylerin genlerinin iyiliği ve kendilerinininkinin zararı için de oldukça sert ve şiddetli bir çaba

İçinde olabildiklerini de ortaya koymuştur. Bu mutlaka, merkezli teoremden geçici bir ayrılık ve kurban soy üzerindeki karşı seçim dengeyi yeniden kurmadan önceki kısa, yönlendirici bir ara anlamına gelmemektedir. Hayat/yemek ve nadir-düşman etkisi gibi temel bakışimsızlıkların pek çok silahlanma yarışının bir tarafındaki hayvanların diğer taraftaki hayvanların yararına çalıştığı ve kendi zararına, kendi genetik çıkarlarına çaba harcayarak, sıkı çalışarak, sebepsizce karşı olduğu bir kararlı duruma erişeceğini ileri sürdüm. Bir türün üyelerinin sürekli belirli bir biçimde davrandığını (kuşlarda "karıncalanma" ya da herhangi başka bir davranış) gördüğümüzde başımızı kaşımaya ve bu davranışın hayvanın dahili uyumuna nasıl fayda sağladığını merak etmeye meylederiz. Karıncaların tüylerinin arasından geçip durmasına izin vermesi bir kuşa ne yarar sağlar? Karıncaları, üzerindeki asalakları temizlemek için mi kullanır, yoksa ne için kullanır? Bu bölümün vardığı sonuç, kimin dahili uyumu bu davranıştan yarar sağlıyor sorusunu sorabileceğimizdir! Sahnenin arkasında hayvanın kendisinininki mi yoksa bazı yönlendiricilerinki mi bulunmaktadır? "Karıncalanma" örneğine baktığımızda bunun kuşa bir yarar sağladığını söylemek mantıklı görünebilir fakat belki de, bunun karıncaların lehinde bir uyarlanım olma olasılığını hiç olmazsa bir miktar göz önünde bulundurabiliriz.

AKTİF SOY-HATTI EŞLEYİCİSİ

1957 yılında Benzer, "genin" tek ve bölünmez bir kavram olarak var olamayacağını ileri sürmüştü. Geni üç parçaya böldü. Buna göre, muton, mutasyonun yol açtığı değişimin en küçük birimiydi. Rekon, rekombinasyonun en küçük birimiydi ve sistron da yalnızca doğrudan mikroorganizmalara uygulanabilecek şekilde tanımlanmıştı ama bir polipeptit zinciri sentezlemekten sorumlu birim anlamına geliyordu. Ben dördüncü bir birim olarak doğal seçilimin birimi olan *optimon* birimini önerdim (Dawkins, 1978b). Benden bağımsız olarak E. Mayr (kişisel görüşme), aynı işlevi görmek üzere "selekton" terimini önerdi. *Optimon* (ya da selekton), uyarlanımdan bir şeyin "iyiliği için" diye bahsettiğimizde atıfta bulunacağımız "şeydi." Soru, bu şeyin, *optimon*un ne olduğudur.

"Seçilim biriminin" ne olduğu sorusu zaman zaman biyoloji yazınında (Wynne-Edwards, 1962; Williams, 1966; Lewontin, 1970a; Leigh, 1977; Dawkins, 1978a; Alexander ve Borgia, 1978; Wright, 1980) ve felsefe yazınında (Hull, 1980a,b; Wimsatt, hazırlık aşamasında) tartışılmaktadır. İlk bakışta işe yaramaz bir teolojik sav gibi görünmektedir. Hull, gerçekten de (her ne kadar daha kötüsü olmasa da) bunu açıkça "metafizik" olarak değerlendirmiştir. Ben bununla ilgilenme nedenimi gerekçelendirmeliyim. Seçilim birimi olarak değerlendirdiğimiz şey neden önemli? Bunun pek çok nedeni var fakat ben yalnızca birinden söz edeceğim. Gerçek bir uyarlanım bilimi –Pittendrigh'ın (1958) isimlendirdiği biçimiyle teleonomi– geliştirmek gerektiği konusunda Williams (1966), Curio (1973) ve diğerleriyle aynı fikirdeyim. Teleonominin merkezi teorik sorunu, kendisi için yararlı uyarlanımların var olduğu söylenebilecek bir varlık olacaktır. Bu uyarlanımlar bireysel bir organizmanın yararına mıdır, üyesi olduğu

bir tür ya da grup yararına mıdır yoksa bu bireysel organizmanın içinde bulunan daha küçük bir birimin yararına mıdır? Daha önce Bölüm 3'te bahsedildiği gibi, bu gerçekten de önem arz etmektedir. Bir grubun yararına olan uyarlanımlar bireyin yararına olan uyarlanımlardan oldukça farklı görünecektir.

Gould (1977b), meselenin ilk bakışta nasıl görüldüğünü şöyle sergiler:

Seçilim birimi olarak bireylerin tanımlanması Darwin'in düşüncesinin ana gövdesini oluşturmaktadır... Bireyler seçilim birimidir; bireyler arasındaki esas mesele "varoluş mücadelesidir"... Son 15 yılda Darwin'in odağına ilişkin itirazlar aşağıdan ve yukarıdan yükseldi. Yukarıdan, İskoçyalı biyolog V. C. Wynne-Edwards, 15 yıl önce, en azından sosyal davranışların evrimi için, seçilim biriminin bireyler değil gruplar olduğunu ileri sürerek ortodoks bir itirazı dile getirdi. Aşağıdan, İngiliz biyolog Richard Dawkins, yakın bir zaman önce, genlerin kendisinin seçilim birimi olduğu ve bireylerin bunların yalnızca geçici muhafazaları olduğu iddiasıyla benim itirazımı dile getirdi.

Gould, yaşamın düzeninde bir düzeyler hiyerarşisi olduğu düşüncesindedir. Kendisini, yukarıda grup seçilimcileri ve aşağıda gen seçilimcileri bulunan bir merdivenin orta basamağında konumlanmış gibi görmektedir. Bu ve bundan sonraki bölüm bu tip bir çözümlemenin yanlış olduğunu ortaya koyacaktır. Kuşkusuz biyolojik düzende bir düzeyler hiyerarşisi mevcuttur (sonraki bölüme bakınız) fakat Gould bunu yanlış bir biçimde uygulamaktadır. Grup seçilimi ile birey seçilimi arasındaki geleneksel karşıtlık birey seçilimi ile gen seçilimi arasındaki bariz karşıtlıktan kategorik olarak farklıdır. Bu üçünü, sanki "yukarıda" ve "aşağıda" sözcükleri geçişli bir anlama sahipmiş gibi tek boyutlu bir merdivende dizili olarak düşünmek yanlıştır. Grup ile birey arasındaki açık karşıtlığın "araç seçilimi" adını vereceğim şeyle ilgili olduğunu ve doğal seçilim birimleri hakkında olgusal bir biyolojik karşıtlık olarak değerlendirilebileceğini ortaya koyacağım. Öte yandan, "aşağıdan" saldırı, gerçekten de doğal seçilimden bahsettiğimizde *kastetmemiz* gereken şeyle ilgili bir savdır.

Bu iki bölümün sonucunu öngörmek için doğal seçilimi karakterize etmenin iki yolu mevcuttur. Bunların her ikisi de doğrudur ve sadece, aynı sürecin farklı yönlerine odaklanırlar. Evrim, farklı *eşleyicilerin* farklı biçimlerde sağkalımını dışsal ve görülebilen bir biçimde sergilenmesidir (Dawkins, 1978a). Genler eşleyicilerdir; organizma ve organizma grupları eşleyiciler olarak ele alınacak en iyi şeyler değildir. Bunlar eşleyicilerin seyahat ettiği *araçlardır*. Eşleyici seçilimi, bazı eşleyicilerin başka eşleyiciler pahasına hayatta kaldığı bir süreçtir. Araç seçilimi, eşleyicilerinin hayatta kaldığından emin olmak üzere bazı araçların diğerlerinden daha başarılı olduğu bir süreçtir. Grup seçilimi ile birey seçilimi karşıtlığına ilişkin tartışma, önerilen iki araca dair rakip düşünceler arasındaki tartışmadır. Gen seçilimine karşılık birey (ya da grup) tartışması, seçim biriminden bahsettiğimizde, tamamen aracı mı yoksa eşleyiciyi mi kastetmemiz gerektiğine ilişkin bir tartışmadır. Tam da bu nokta, felsefeci D. L. Hull (1980a, b) tarafından fark edilmiştir fakat biraz düşündükten sonra, onun "etkileşenler" ve "evrilenler" terimlerinden kendi terminolojimi kullanmakta ısrar edeceğim.

Eşleyiciyi evrende kopyaları yapılan herhangi bir şey olarak tanımlıyorum. Buna örnek olarak DNA molekülü ve fotokopisi çekilen bir kâğıt verilebilir. Eşleyiciler iki şekilde sınıflandırılabilir. Bunlar "etken" ya da "edilgen" olabilirler. Bu sınıflandırmayı uyarlamak gerekirse bunlar "soy hattı" ya da "çıkma yol" eşleyicileri olabilirler.

Bir *etken eşleyici*, kopyalanma olasılığı üzerine kendi doğasının bir miktar etkisi olduğu herhangi bir eşleyicidir. Örneğin bir DNA molekülü, protein sentezi aracılığıyla, kendisinin kopyalanıp kopyalanmayacağını etkileyen fenotipik etkiyi ortaya koyar: bu tam da doğal seçilimin ilgili olduğu şeydir. Bir *edilgen eşleyici* ise kendi doğası kendi kopyalama olasılığı üzerine herhangi bir etki göstermeyen eşleyicidir. Fotokopisi çekilen bir kâğıt ilk bakışta uygun bir örnek olarak gözükebilir. Fakat bazı kimseler kâğıdın doğasının, onun kopyalanıp kopyalanamayacağı üzerinde etkisi *olduğunu* ve bu nedenle de etken olduğunu ileri sürebilir: insanlar, üzerinde yazılı olan şeyler nedeniyle

bu kâğıtların fotokopisini daha çok çekebilirler ve bu kopyaların, miras geldiğinde, bir kez daha kopyalanma olasılığı daha yüksektir. Transkripsiyonu asla yapılmayan bir DNA parçası edilmeyen bir eşleyiciye hakiki bir örnek teşkil edebilir (fakat "benekli DNA"yla ilgili olan 9. Bölüme bakınız).

Bir *soy hattı eşleyicisi* (ki kendisi etken ya da edilgen olabilir), sınırsız miktardaki torun eşleyicilerin potansiyel atası olan eşleyicidir. Eşey hücresinde bulunan bir gen, soy hattı eşleyicisidir. Dolayısıyla vücuttaki soy hattı hücrelerinden birinde bulunan bir gen, bir eşey hücresinin doğrudan mitotik atasıdır. Aynı şey *Amoeba proteus*'ta bulunan bir gen ve Orgel'in (1979) deney tüpünde bulunan bir RNA molekülü için de geçerlidir. Bir *çıkamaz yol eşleyicisi* (ki kendisi etken ya da edilgen olabilir), sınırlı sayıda torun veren, sınırlı sayıda kopyası çıkarılan fakat kesinlikle sınırsız miktardaki torunun potansiyel atası olmayan eşleyicidir. Vücudumuzdaki DNA moleküllerinin pek çoğu çıkamaz yol eşleyicisidir. Bu DNA'lar mitotik eşleme sonucu oluşan birkaç düzine neslin ataları olabilir fakat kesinlikle uzun dönemli atalar değildirler.

Genç yaşta ölen ya da üreme yetisini kaybeden bir bireye ait soy hattı hücrelerinde bulunan bir DNA molekülü, bir çıkamaz yol eşleyicisi olarak adlandırılmamalıdır. Bu tip soy hatları, görüldüğü gibi, bir tür son duraktır. Bu soy hatları, bir benzetme olarak adlandırılabilir ölumsuzlüğe erişmede başarısız olurlar. Bu türdeki farklılık gösteren başarısızlık, doğal seçimle kastettiğimiz şeydir. Fakat uygulamada başarılı olsun ya da olmasın, herhangi bir soy hattı eşleyicisi *potansiyel* olarak ölumsüzdür. Ölumsuzlük "peşinde olabilir" fakat pratikte başarısız olma tehlikesi içindedir. İşçiler talihsizlik eseri değil tasarımları gereği bir soy hattından yoksundurlar. Bu bakımdan cinsel ilişkiden kaçınan bir insanın sperm ana hücresine değil de insan karaciğer hücresine benzerler. Tuhaf ara durum örnekleri de söz konusu olabilir. Buna, annesi ölürse seçimli olarak üreyebilir bir hale gelen "kısır" işçi ve yeni bir bitki vermesi beklenmeyen fakat aşı dal olarak ekildiğinde bir bitki verebilen *Streptocarpus* yaprağı örnek verilebilir. Fakat bu teolojik bir hal

alıyor: iğnenin ucunda *kesin olarak* kaç melek olduğu konusunda endişelenmeyelim.

Daha önce söylediğim gibi, etken/edilgen ayrımı soy hattı/çıkma yol ayrımına denk düşmektedir. Burada ilğimiz dördünden biri olan etken soy hattı eşleyicisi üzerindedir. Bunun için yararlı uyarlanımları bulunan bir birim olan "optimon" kavramını öneriyorum. Etken soy hattı eşleyicilerinin önemli birimler olmasının nedeni, evrende bulundukları her yerde doğal seçilimin ve dolayısıyla evrimin temelini oluşturma olasılıklarının yüksek olmasıdır. Eğer etken eşleyiciler mevcutsa, bunların belirli fenotipik etkilere sahip olan çeşitleri fenotipte etkisini gösteren diğerlerinden daha fazla çoğalma eğilimindedir. Bunlar aynı zamanda soy hattı eşleyicileriye, göreceli frekanstaki bu değişim uzun dönemli evrimsel etkilere sahip olabilir. Dünya, kendiliğinden bir biçimde, etken fenotipik etkileri kendi çoğalmalarını garantiye almak olan soy hattı eşleyicileri bakımından zengin olma eğilimindedir. Hayatta kalmayı sağlayan uyarlanımlar olarak gördüğümüz şeyler işte bu fenotipik etkilerdir. *Kimin* sağkalımından emin olmak üzere uyarlanıyorlar diye sordüğümüzde bunun yanıtı ne grup ne de organizmanın kendisidir. Yanıt ilgili eşleyicilerin sağkalımıdır.

Daha önce başarılı bir eşleyicinin niteliklerini Fransız Devrimine ait bir sloganla özetlemiştim: uzun ömür, doğurganlık, doğruluk (Dawkins, 1978a). Hull (1980b), bunu gayet net bir biçimde açıklamaktadır.

Eşleyicilerin sonsuza dek var olmasına gerek yoktur. Yalnızca yapılarını büyük oranda bozulmamış biçimde tutan [doğruluk] yeni eşleyiciler üretecek kadar [doğurganlık] var olmaları gerekir. Bahsettiğimiz uzun ömür için önemli olan, nesiller boyunca yapının bozulmadan tutulmasıdır. Yapısal olarak benzer olsalar da bazı varlıklar kopyalanamaz çünkü söz konusu soyla akraba değildir. Örneğin altın atomları yapısal olarak benzer olsa da bir diğerinin kopyaları değildir. Çünkü altın atomları, altına ait diğer atomları ortaya çıkarmaz. Bunun aksine büyük bir molekül, dördüncül, üçüncül ve ikincil bağları birbirinden ayrıldığında daha küçük ve ardışık moleküllerin oluşmasına yol açar. Her ne kadar soyun kökü mevcutsa da bu küçük moleküller gereken yapısal benzerlikten yoksun olduğu için kopya sayılamazlar.

Bir eşleyicinin, torunlarının ("soy hattı") kopya sayısını artıran herhangi bir şeyden "fayda" sağladığı söylenebilir. Bu anlamda, etken soy hattı eşleyicileri, içinde bulundukları bedenin sağkalımından fayda sağlar ve biz de uyarlanımların bu bedenin sağkalımına yönelik olduğu biçiminde yorumlayabiliriz. Uyarlanımların çok büyük bir kısmı, bu tip uyarlanıma girmektedir. Etken soy hattı eşleyiciler kendi içinde yer aldıkları bedenin dışındaki diğer bedenlerin sağkalımından yarar sağladığında bu kez "fedakârlık," ebeveyn bakımı vb durumları görmeyi bekleyebiliriz. Etken soy hattı eşleyiciler, içinde bulundukları bireyin ait olduğu grubun sağkalımından yarar sağladığında, biraz önce bahsettiğimiz iki etkinin yanı sıra, uyarlanımların grubun korunmasına yönelik olmasını bekleyebiliriz. Fakat tüm bu uyarlanımlar temel olarak eşleyicilerin birbirinden farklı olan yaşam mücadelesi aracılığıyla var olacaktır. Herhangi bir uyarlanımdan asıl yarar sağlayan, etken soy hattı eşleyicisi olan optimondur.

Optimonun tanımında geçen soy hattı koşulunu akılda tutmak önemlidir. Hull'un altın benzetmesinin işaret ettiği şey budur. Krebs (1977) ve ben (Dawkins, 1979a), kısır işçi böceklerin diğer işçilerle ortak genlere sahip olduğu için onların bakımını üstlendiğini ileri sürmesi nedeniyle Barash'ı (1977) eleştirmiştik. Aynı hata bir kez daha tekrarlanmasaydı (Barash, 1978; Kirk, 1980) burada yine bundan bahsetmezdim. İşçiler, bakım genlerinin kopyalarını taşıyan ve *üreyebilen* kardeşlerinin bakımını üstlenir demek daha doğrudur. Eğer diğer işçilerin bakımını üstleniyorlarsa, bunun nedeni, işçiler birbiriyle akraba olduğu için değil, diğer işçilerin (aynı zamanda akraba oldukları) bu üreyen bireyler yararına çalışmalarıdır. İşçi genleri etken olabilir fakat bunlar, soy hattı eşleyicileri değil çıkmaz yol eşleyicileridir.

Hiçbir kopyalama süreci hatasız değildir. Eşleyicinin tanımında kopyalar tamamen mükemmel olmalıdır diye bir şey yoktur. Bir hata ya da "mutasyon" gerçekleştiğinde bunun gelecek kopyalara aktarılacak olması, eşleyici kavramının esasını oluşturur: mutasyon, yeni bir mutasyon olana kadar "doğru biçimde

yavrulayan" yeni bir tür eşleyiciyi meydana getirir. Bir kâğıdın fotokopisi çekildiğinde, kopya üzerinde orijinal kâğıdın üzerinde bulunmayan bir leke ortaya çıkabilir. Şimdi kopyanın kendisinin fotokopisi çekilirse leke (kendi ayrı lekesine de sahip olabilecek) ikinci kopya üzerinde de görünecektir. Buradaki önemli ilke, eşleyiciler zincirinde hataların birikmesidir. Daha önce, tamamen seçim birimi olarak iş gören ve sabit sınırları olmayan bir genetik parçayı tarif etmek üzere kullandığım "genetik eşleyici" ifadesiyle aynı anlama gelmek üzere "gen" sözcüğünü kullanmıştım. Bu genel bir kabul görmedi. Saygın moleküler biyolog Gunther Stent (1977) şöyle yazmıştı: "20. yüzyıl biyolojisinin büyük zaferlerinden biri, belirli bir proteinin aminoasit dizisini şifreleyen genetik materyal biriminin... Mendelci kalıtım faktörünün ya da genin kesin bir biçimde tanımlanmasıydı." Böylece Stent, Williams'ın (1966) "iğrenç bir terminolojik günah" olarak tarif ettiği, "dağılım gösteren ve kayda değer bir sıklıkla rekombinasyona uğrayan" biçiminde tanımladığı gen tanımını benimsememe şiddetle karşı çıkmıştı.

Yakın zaman önce gasp edilmiş bir teknik terime yönelik bu şekildeki anaç bir korumacılık moleküler biyologlar arasında –ki bunların en önemlilerinden biri "bencil gen teorisi" herhangi bir DNA dizisini kapsayacak biçimde genişletilecektir diye yazmıştır (Crick, 1979)– evrensel değildir. Ayrıca bu bölümün başında gördüğümüz gibi, birinci dereceden bir başka moleküler biyolog, Seymour Benzer (1957), geleneksel gen kavramının eksiklerini fark etmiş fakat moleküler amaçlı belirli bir kullanım için geleneksel gen sözcüğünün kendisini kullanmak yerine bizim de optimon sözcüğünü eklediğimiz daha makul yeni terimler dizgesini –muton, rekon ve sistron– kullanmayı seçmiştir. Benzer, daha eski yazında kendine ait bu üç birimin gen kavramına eş tutulduğunun farkındadır. Stent'ın sistron kavramını taviz vermez şekilde şerefli bir konuma yükseltmesi, ki bu herkesin kabul edeceği gibi oldukça yaygın da olsa, keyfidir. Daha dengeli bir kavrayış, durumdan yakınan W. T. Keeton (1980) tarafından sergilenmiştir: "Genetikçilerin farklı amaçlar için farklı gen tanımlarını kullanmayı sürdürmesi tuhaf görü-

nebilir. Gerçek şu ki, mevcut bilgimize göre, belirli bir tanım belirli bir bağlam için daha kullanışlıyken bir diğer tanım başka bir bağlamda daha anlamlı olmaktadır. Katı bir terminoloji, mevcut düşüncelerin formüle edilmesi ve araştırma hedefleri için yalnızca bir engel teşkil oluşturmaktadır." Lewontin de (1970), "Mendel'in Bağımsız Ayrışma ilkesine uyanlar yalnızca kromozomlardır ve bölünemeyen tek şey nükleotid bazlarıdır. Mayoz bölünme sırasındaki davranışları bakımından ne birimsel ne de bağımsız olan kodonlar ve genler [sistronlar], bu ikisi arasında yer alır" derken haklıdır.

Fakat gelin terminolojiye takılmayalım. Sözcüklerin anlamları önemlidir fakat Stent'in durumunda olduğu gibi (ve ayrıca Stent'in hiddetinde ve benim "bencilliği" ve "fedakârlığı" nesnel anlamda tanımlamada standart modern biçimi izlememin bariz bir şekilde açığa vurulmasında olduğu gibi (benzer bir eleştiriye yanıt için bkz. Dawkins, 1981) bazen kışkırttıkları öfkeyi haklılaştıracak kadar da önemli değildirler. Herhangi bir kuşku söz konusu olduğunda, "gen" sözcüğü yerine "genetik eşleyici" sözcüğünü kullanmaktan mutluyum.

Çirkin terminolojik günahlar bir yana Stent, benim kullandığım birimin sistron için geçerli olduğu şekilde kesin bir biçimde sınırlanmadığına ilişkin önemli bir noktaya işaret etmektedir. Belki de, yakın bir zaman önce Φ X174 virüsünde "gömülü" sistronlar keşfedildiği ve "intronları" çevreleyen, kendi değişmez nitelikteki birimlerini kullanmayı seven kimseleri biraz rahatsız edecek, "eksonlar" keşfedildiği için "sistronun bir zamanlar sanıldığı gibi" demeliydim. Crick (1979), yeniliğin bağlamını gayet iyi biçimde ifade eder: "Son 2 yıldır moleküler genetikte küçük bir devrim yaşanmaktadır. Eylül 1976'da California'ya geldiğimde tipik bir genin pek çok parçaya bölünebileceğine ilişkin bir düşünceye sahip değildim ve bir başkasının da sahip olduğundan şüpheliyim." Crick, gen sözcüğüne oldukça önem arz eden bir dipnot ilâştirir: "Bu makale boyunca "gen" sözcüğünü oldukça gevşek bir anlamda bilinçli olarak kullandım çünkü şimdi herhangi kesin bir tanım için erken bir zaman olacaktır." İster gen (Dawkins, 1976a), ister eşleyici (1978a) olarak kullan-

mış olayım, benim seçilim birimim, asla birimsel olma iddiasında olmamıştır. Her ne kadar diğer amaçlar için önemli olabileceğini düşünmeye hevesli olsam da, birimsellik, tanımlandığı amaçlar bakımından önemli bir etmen değildir.

Eşleyici sözcüğüne bilerek genel bir tanım verilmiştir. Öyle ki, mutlaka DNA'yı kastetmesi gerekmez. Ben gerçekten de insanın yarattığı kültürün, tamamen farklı bir eşleyici seçiliminin sürebileceği bir ortam oluşturabileceği düşüncesine oldukça sempatiyle bakıyorum. Sonraki bölümde bu konuya ve türlerin gen havuzunu, "büyük ölçekteki evrimsel" eğilimleri yönlendiren büyük ölçekli seçilim süreçlerindeki eşleyiciler olarak ele alan iddialara kısaca değineceğiz. Fakat bu bölümün geri kalan kısmında yalnızca genetik parçalarla ilgileneceğiz ve "eşleyici" sözcüğünü "genetik eşleyici" sözcüğünün kısaltması olarak kullanacağız.

İlkesel olarak, kromozomun herhangi bir parçasını eşleyici kavramı için potansiyel bir aday olarak düşünebiliriz. Doğal seçilim, genellikle doğru olarak, eşleyicilerin kendi alellere göre farklılaşan biçimlerde sağkalımı olarak ele alınmaktadır. Alel sözcüğü günümüzde bir gelenek olarak sistronlar için kullanılmaktadır fakat kitabın bu bölümün ruhuna uygun olarak bunu kromozomun herhangi bir parçası için genelleştirmek oldukça mümkündür. Beş sistron uzunluğundaki bir kromozom parçasına bakarsak, bunun alellerinin popülasyondaki tüm kromozomların homolog lokuslarında bulunan beş adet alternatif sistron kümesi olduğunu görürüz. Keyfi olarak seçilen yirmi altı kodon uzunluğundaki bir dizinin aleli, popülasyonda başka bir yerde bulunan yirmi altı kodon uzunluğundaki alternatif bir homolog dizidir. Başlangıcı ve bitişi kromozom üzerinde keyfi olarak seçilen herhangi bir DNA dizisinin, ilgilenilen kromozom bölgesinin alelomorf (benzer biçimli) bir rakibi olduğu düşünülebilir. Buna göre homozigot ve heterozigot terimlerine ilişkin bir genelleme yapabiliriz. Kromozomun tesadüfi bir kısmını aday eşleyici olarak seçtiğimizde aynı diploit bireydeki homolog kromozoma bakarız. Eğer iki kromozom, eşleyicinin tamamı bakımından birbirinin aynısıysa, birey bu eşleyici bakımından homologken aynısı değilse heterologdur.

"Keyfi olarak seçilen kromozom parçası" dediğimde gerçekten de keyfi bir seçimi kastediyorum. Seçtiğim yirmi altı kodon, iki sistron arasındaki bölgeyi kapsayabilir ama potansiyel olarak eşleyici tanımına hâlâ uymaktadır. Bu dizi alellere sahip bir dizi olarak düşünülebilir ve bu diziyi, diploit bir genotipte, kromozomun karşılık gelen kısmı dikkate alınarak homozigot ya da heterozigot olarak değerlendirilebilir. Öyleyse bu dizi bizim eşleyici adayımız olabilir. Fakat bir aday, ancak uzun ömür/doğurganlık/doğruluğu (bunlar arasında bir ödünleşme söz konusu olabilir) küçük bir miktarda taşıyorsa gerçek bir eşleyici olarak değerlendirilebilir. Diğer her şey eşit olduğunda, daha büyük adaylar, rekombinasyon olayları nedeniyle bozulmaya daha açık olacaklarından, daha küçük adaylara göre daha az uzun ömür/doğurganlık/doğruluk sergileyeceklerdir. Öyleyse kromozomun *ne kadar* büyük ve ne kadar küçük bir kısmının eşleyici olarak kullanılması işe yarar?

Bunun yanıtı bir başka sorunun yanıtına bağlıdır: "Ne için işe yarayacak?" Bir eşleyicinin Darwinciler için ilginç olmasının nedeni onun potansiyel olarak ölümsüz olması ya da en azından kopyalar biçiminde çok uzun süre sağkalımıdır. Başarılı bir eşleyici, nesillerle ölçülen çok uzun zaman dilimlerinde kopyalar biçiminde uzun süre hayatta kalmayı başarabilen ve kendine ait pek çok kopyasını çıkarmakta başarılı olan eşleyicidir. Başarısız bir eşleyici ise, potansiyel olarak uzun süre hayatta kalan fakat aslında kendisinin eşeysel bakımdan çekicilik arz etmeksizin içinde yer alacağı ardışık yapıları oluşturduğu için gerçekte hayatta kalmayan eşleyicidir. "Başarılı" ve "başarısız" terimleri, keyfi olarak tanımlanmış herhangi bir kromozom parçasına uygulanabilir. Başarı, bu parçanın alellerine göre ölçülür ve popülasyondaki eşleyici lokusunda heterozigotluk söz konusuysa doğal seçim popülasyondaki alelomorf eşleyicilerin göreceli sıklığını değiştirecektir. Fakat tesadüfi olarak seçilmiş olan kromozom parçası çok uzunsa, bir bireyin sağkalımını ve üremesini sağlamada ne kadar başarılı olduğundan bağımsız olarak, herhangi bir nesilde parça değiş tokuşu olayıyla (*crossing-over*) ikiye ayrılma olasılığı bulunduğundan, mevcut biçi-

minde potansiyel olarak uzun süre var olmaz. Daha da aşırı bir durumu ele alırsak, üzerinde durduğumuz eşleyici bir kromozomun kendisiyse "başarılı" ve başarısız kromozom arasındaki ayrım bir önem arz etmeyecektir. Çünkü bu durumda her ikisi de, bir sonraki nesilden önce parça değiş tokuşuyla bölünmeye neredeyse mecburdur: bunların "sadakati" sıfırdır.

Bu durum başka bir şekilde de ifade edilebilir. Kromozomun rastgele belirlenmiş parçasının ya da bir diğer deyişle potansiyel eşleyicinin belirli bir yarılanma ömrü olduğu söylenebilir. İki tip faktör bu yarılanma ömrünü belirleyecektir. Birincisi kendi fenotipik etkileri, yayılmaları konusunda kendilerini başarılı kılan eşleyiciler daha uzun süreli bir yarılanma ömrüne sahip olacaktır. Alellerinden daha uzun yarılanma ömrüne sahip eşleyiciler popülasyonda çoğunluğu sağlayacaktır ve bu doğal seçimde görülen tanıdık bir süreçtir. Fakat seçim baskısını bir taraf üzerinde olacak şekilde ayarlarsak, yalnızca uzunluğu temel alarak bir eşleyicinin yarılanma ömrü hakkında bir şey söyleyebiliriz. Eşleyici olarak tanımlamak üzere seçtiğimiz kromozom dizisi uzunsa, sadece parça değişimi nedeniyle kırılma olasılığı yüksek olduğundan, kısa olan eşleyiciden daha az bir yarılanma ömrüne sahip olacaktır. Kromozomun çok uzun parçası eşleyici tanımını hak etmekten vazgeçmiş sayılır.

Sonuç olarak, kromozomun uzun bir kısmı, fenotipik etkileri anlamında başarılı olsa bile popülasyonda bulunan pek çok kopyada bulunmayacaktır. Y kromozomu buna bir istisna oluşturur ve parça değişimi oranına bağlı olarak, bir başka bireyle herhangi bir kromozomun tümünü paylaşma olasılığım çok düşüktür. Kuşkusuz kromozomların küçük olan pek çok kısmını başka bireylerle paylaşırım ve bu kısımları yeterince küçük olacak şekilde seçersek, bunların paylaşılma olasılıkları gerçekten de oldukça yüksek olacaktır. Bu nedenle, her kromozom eşsiz olduğundan, normal olarak kromozomlar arası seçimden bahsetmenin pek bir anlamı yoktur. Doğal seçim eşleyicilerin popülasyonda bulunma sıklığının alellerine oranla değiştiği bir süreçtir. Söz konusu ettiğimiz eşleyici, eşsiz biçimde çok büyükse "bulunma sıklığının" değişeceğinden bahsedilemez. Parça

doğallığımlı olayıyla bölünmeden önce pek çok nesil boyunca var olucuk kadar ve doğal seçilimle değiştirilebilecek bir "sıklığa" sahip olacak kadar küçük olacak bir rastgele kromozom parçası seçmek zorundayız. Çok küçük bir parça seçmek olanaklı mıdır? Bir başka yönden ele aldıktan sonra bu soruya tekrar döneceğim.

Bir eşleyici olarak değerlendirmekten vazgeçmeden önce, *tam olarak* ne kadar uzunluktaki bir kromozom parçasının uygun olacağını belirtme amaçlı bir girişimde bulunmayacağım. Buna ilişkin kati bir kural yoktur ve bizim de böyle bir kurala ihtiyacımız yok. Mutlak değil ama "büyük" ya da "eski" gibi "görelî" bir tanım bulma peşindeyiz. Bahsettiğimiz seçilim baskısı çok güçlüyse, öyle ki, eğer bir eşleyici kendi taşıyıcısının var olma olasılığını çok artırıyor ve alellerinden daha fazla çoğalıyorsa, eşleyici oldukça büyük olabilir ve doğal seçilim tarafından seçilmiş bir birim olarak ele alınabilir. Öte yandan, olası bir eşleyici ile onun alelleri arasındaki hayatta kalma sonucu arasındaki farklılık neredeyse ihmal edilebilecek kadarsa, söz konusu eşleyiciler, eğer sağkalım değerleri arasındaki fark kendini hissettirecek kadarsa, çok küçük olabilir. Williams'ın (1966, s. 25) tanımının arkasındaki mantık budur: "Evrim teorisinde, bir gen, kendi içsel kaynaklı değişim oranının pek çok katına eşit lehte ya da aleyhte bir seçilim eğiliminin söz konusu olduğu herhangi bir kalıtsal bilgi olarak tanımlanabilir."

Güçlü bir bağlantı dengesizliği olasılığı (Clegg, 1978), durumu zayıflatmaz. Sadece eşleyici olarak ele alacağımız genom parçasının büyüklüğünü artırır. Eğer bağlantı dengesizliği popülasyonların yalnızca "çok az gamet tipi" (Lewontin, 1974, s. 312) içereceği kadar güçlüyse etkin eşleyici oldukça büyük bir DNA parçası olacaktır. Lewontin'in *ku* diye adlandırdığı "karakteristik uzunluk" (bağlantının etkili olduğu uzaklık), yalnızca "kromozom uzunluğunun ancak bir kısmıysa, her bir gen, komşularıyla birlikte bağlantı dengesizliğinin dışındadır fakat kendisinden uzakta olan genlerden bağımsız bir şekilde ayrışır. İçindeki genler birbiriyle oldukça ilişkili olduğundan, karakteristik uzunluk, bir anlamda, evrimin birimidir. Bununla birlikte

bu kavram hemen göze çarpmaz. Bu, genomun bitişik olan karakteristik uzunluktaki parçalara bölüneceği anlamına gelmez. Her bir lokus bu şekilde ilişkili parçaların merkezidir ve yakınındaki genle bağlantılı biçimde evrimleşir" (Lewontin, 1974).

Benzer şekilde Slatkin (1972), "Bir popülasyonda kalıcı bağlantı dengesizliği sağlandığında üst düzey etkileşimler önem kazanır ve kromozom bir birim olarak davranır. Verili herhangi bir sistemde bunun doğruluk derecesi, gen ya da kromozomun seçilim birimi olup olmadığıyla ya da daha doğru bir deyişle genomun hangi parçasının birlik olarak hareket ettiğiyle ilişkilidir" diye yazmaktadır. Templeton ve arkadaşlarıysa "...seçilim birimi kısmen seçilimin yoğunluğunun bir fonksiyonudur: seçilim daha yoğun oldukça genomun tümü bir bütün olarak bir birim olma eğiliminde olur" demektedir. Daha önceki bir çalışmam olan *Kromozomun biraz bencil büyük parçası ve kromozomun daha da bencil küçük kısmı* (Dawkins, 1976a, s. 35) başlığını keyifle tasarladığım sıradaki ruh halim işte buydu.

Bana genellikle eşleyici seçilimine karşı yapılacak zorlu eleştirinin sistron içindeki parça değişiminin varlığından kaynaklanacağı söylenmektedir. Eğer kromozomlar, parça değişiminin daima boncukların içinden değil de boncuklar arasındaki bölgelerde gerçekleştiği biçimde, boncuktan yapılmış kolyeler olsaydı popülasyonda tam sayıda sistron içeren ayrı eşleyiciler bulmayı umabilirdik. Fakat parça değişimi olayı yalnızca boncuklar arasında değil herhangi bir yerde olabildiğinden (Watson, 1976) ayrı birimler bulma umudu ortadan kalkar.

Bu eleştiri, eşleyici kavramının amacının mümkün kıldığı esnekliği görmezden gelmektedir. Daha önce gösterdiğim gibi, birbirinden ayrı birimleri değil tam olarak aynı uzunluktaki alternatiflerinden sayıca daha fazla olan belirsiz uzunluktaki kromozom parçalarını arıyoruz. Dahası, Mark Ridley'nin bana hatırlattığı gibi, sistron içinde gerçekleşen parça değişimi olaylarının çoğu, her koşulda, etkileri bakımından sistronlar arası parça değişimlerinden ayrılamazlar. Kuşkusuz, söz konusu sistron homozigotsa, mayoz bölünme sırasında ona eş olan alelle eşleşmişse, parça değişimi sırasında değiş tokuşu yapılan iki

grup genetik materyal birbirinin aynısı olacaktır ve parça değişimi hiç gerçekleşmemiş gibi olabilir. Söz konusu sistronlar bir nükleotidlik lokusta farklılık göstermek suretiyle heterozigot-sa heterozigot nükleotidin "kuzeyinde" gerçekleşen sistron içi parça değişimi olayı sistronun kuzey sınırında gerçekleşenden ayırt edilemeyecektir; heterozigot nükleotidin "güneyinde" gerçekleşen sistron içi parça değişimi olayı da güney sınırında gerçekleşenden ayırt edilemeyecektir. Yalnızca iki lokus bakımından farklılık gösteren sistronlar ve bunların arasındaki parça değişimleri sistron içi parça değişimi olarak tanımlanabilir. Genel nokta şu ki, parça değişimlerinin sistron sınırlarıyla ilişkili olarak nerede gerçekleştiği özellikle önemli değildir. Önemli olan parça değişiminin heterozigot nükleotidlerle ilişkili olarak nerede gerçekleştiğidir. Örneğin eğer altı ardışık sistron, üreyen tüm bir popülasyonda homozigot durumdaysa, bu altı sistronun içinde herhangi bir yerde gerçekleşecek parça değişimi, altısından birinin sonunda gerçekleşecek parça değişimiyle tam olarak aynı etkiye sahip olacaktır.

Doğal seçilim yalnızca popülasyondaki heterozigot olan nükleotid lokuslarında sıklık bakımından değişikliklere yol açabilir. Eğer araya giren ve bireyler arasında asla farklılık göstermeyen büyük nükleotid dizisi parçaları varsa, bunlar doğal seçilime maruz kalmazlar. Çünkü bunların arasında seçilimin gerçekleşeceği bir farklılık bulunmaz. Doğal seçilimin odağında heterozigot olan nükleotidler bulunmalıdır. Her ne kadar genomun çeşitlilik göstermeyen diğer kısmı bir fenotip ortaya koymak için gerekli olsa da evrimsel bakımdan önemli olan fenotipik farklılaşmalardan sorumlu olan değişimler, tek nükleotid düzeyindedir. Öyleyse şimdi saçma bir biçimde indirgemeci *reductio ad absurdum* noktasına mı vardık? İsmi *Bencil Nükleotid* olan bir kitap mı yazacağız? Adenin nükleotidi, 30004 numaralı lokus konumu için sitozine karşı amansız bir mücadele mi vermektedir?

Bu, en azından, neler olup bittiğini ifade etmek için yardım sağlayacak bir yol değil. Eğer öğrencilere bir lokusta bulunan adeninin, bir anlamda, bir adenin takımı oluşturmak için başka

bir lokustaki adenin ile ittifak kurduğunu öneriyorsa, bu açık bir şekilde yanıltıcıdır. Pürin ve pirimidinlerin heterozigot lokus için birbiriyle rekabet halinde olduğuna dair bir durum söz konusuysa, her bir lokustaki mücadele diğer lokustaki mücadeleden yalıtık durumdadır. Moleküler biyologlar kendi amaçları için (Judson 1979'da referans verilen Chargaff) genomdaki adenin ve sitozini bir bütün olarak ele alırlar fakat böyle yapmak bir doğal seçim öğrencisi için boş bir alıştırma olacaktır. Eğer bunlar tamamen birbirinin rakibi ise aynı zamanda her bir lokus için de ayrı ayrı rakiptirler. Diğer lokuslarda bulunan, kendilerinin tıpkı kopyalarının kaderine karşı kayıtsızdırlar (Ayrıca bkz. Bölüm 8).

Fakat bencil nükleotid kavramına itiraz etmenin daha büyük ve eşleyici bir varlığın lehinde olan daha ilginç bir nedeni vardır.

"Seçilim birimi" arayışımızın tüm amacı, amaç metaforlarımızda öncü rolü oynayacak uygun bir aktörü keşfetmektir. Bir uyarlanıma bakar ve "bu şu..... yararınadır" demek isteriz. Kitabın bu bölümündeki arayışımız bu cümleyi tamamlayacak doğru yolu bulmaktır. Genellikle ciddi hatanın, uyarlanımların türlerin yararına olduğuna ilişkin herhangi bir yorum içermeyen değerlendirmelerden kaynaklandığı kabul edilir. Bu kitapta uyarlanımların bireysel organizmanın yararına olduğuna dair varsayıma katkı sağlayan, her ne kadar daha az önemli de olsa, diğer teorik tehlikeleri gösterebileceğimi umuyorum. Burada, uyarlananlardan, bir şeyin yararına olan diye bahsetmek zorunda olduğumuz için, bu doğru şeyin etkin soy hattı eşleyicisi olduğunu ileri sürüyorum. Bir uyarlanımın nükleotidin yararına olduğunu söylemek kesin biçimde yanlış olamayabilirken (örneğin evrimsel değişimle ilgili fenotipik farklılıklardan sorumlu en küçük eşleyici) bunu söylemek bir şeyi çözmeye yarar sağlamaz.

Burada güç benzetimini kullanacağız. Etkin bir eşleyici, alelleriyle karşılaştırıldığında fenotipik gücünü, kendi dünyası içinde, alellere oranla kendi frekansını artıracak ya da azaltacak şekilde uygulayan bir genom parçasıdır. Tek bir nükleotidin

gücünü bu anlamda ortaya koyduğundan bahsetmek kuşkusuz biçimde anlamlıyken, nükleotid daha büyük bir birim içinde yer alırken belirli tipteki bir gücü uyguladığından, daha büyük birimi, güç uygulayan ve böylece kendi kopyalarının frekansını değiştiren bir şey olarak görmek daha yararlıdır. Aynı savın, genomun tümü gibi daha büyük bir birimi, güç uygulayan bir birim olarak ele almak üzere kullanılabileceği düşünülebilir. Fakat bu en azından eşeysiz üreyen canlılardaki genomlar için doğru değildir.

Mayoz bölünme sırasında yüksek oranda parçalara ayrılma riski taşıdığı için eşeysel genomun tümünü aday eşleyici olarak görmeyi kabul etmiyoruz. Tek bir nükleotid bu sorunu yaşamaz. Fakat daha önce gördüğümüz gibi tek nükleotid başka bir sorunu ortaya çıkarır. Kendi sistronunu çevreleyen diğer nükleotidlerle ilişkisi dışında bir fenotipik etkiye sahip olduğu söylenemez. Adenin fenotipik etkisinden bahsetmenin bir anlamı yoktur. Belirli bir adı olan sistron içindeki belirli bir adı olan lokusta sitozinin yerine adeninin gelmesinin yaratacağı fenotipik etkilerden bahsetmek tamamen anlamlıdır. Bir genomda bulunan sistron örneği bununla karşılaştırılabilir nitelikte değildir. Bir nükleotidin aksine bir sistron, kromozomda nerede bulunduğundan bağımsız olarak (fakat genomu başka hangi genlerle birlikte paylaştığından bağımsız olmayarak), tamamen olmasa da görelî olarak kalıcı bir fenotipik etkiye sahip olacak kadar büyüktür. Bir sistronun diğer sistronlara göre dizilim içeriği, kendi alelleriyle karşılaştırıldığında fenotipik etkilerini belirlerken çok büyük bir önem arz etmez. Öte yandan, *nükleotidlerin* fenotipik etkileri söz konusu olduğunda onların dizilimi her şeydir.

Bateson (1981), "eşleyici seçim" hakkında şu endişesini belirtir:

Kazanan karakter bir diğer karaktere göre tanımlanırken genetik eşleyiciler *mutlak* ve atomistik terimlerle kurgulanmaktadır. Dawkins'in eşleyicisi tam olarak nedir diye kendinize sordunuzda buradaki zorluk ortaya çıkar. Buna, "kazanan ve kaybeden karakterler arasındaki farkı yaratan bir parça genetik materyal-

dir" yanıtını verebilirsiniz. Eşleyicinin bir başka şeye göre tarifi edilmesi gerektiğini ifade edebilirsiniz. Buna alternatif olarak yanıtınız "Bir eşleyici varlığını sürdüren karakterin ortaya konması için gereken tüm genlerden oluşmaktadır" olabilir. O zaman da karmaşık ve kullanışsız bir şeyle uğraşmak zorunda kalırsınız. Her iki durumda da yanıtınız, eşleyicileri evrimin atomları olarak düşünmenin ne kadar yanıltıcı olduğunu ortaya koyar.

İki farklı yanıttan kullanışsız olan ikincisine itirazında Bateson'a kesinlikle katılıyorum. Fakat öte yandan, alternatiflerden birincisi tam olarak benim bakışımı yansıtmaktadır ve bu konuda Bateson'ın endişelerini paylaşmıyorum. Benim amaçlarım doğrultusunda bir genetik eşleyici kendi alellere göre tanımlanmıştır fakat bu, kavramın zayıflığı değildir. Eğer zayıflık sayılacaksa, yalnızca seçilimin genetik birimine ilişkin belirli bir düşüncenin değil tüm popülasyon genetiği biliminin başına bela olan bir zayıflıktır. Her zaman farkında olunmasa da bir genetikçi herhangi bir fenotipik karakteri "tayin eden" bir gen üzerinde çalışıyorsa daima iki alel arasındaki *farklılığın* varlığını belirtiyor olduğu temel bir gerçekliktir. Bu, bu kitap boyunca tekrarlanan bir temadır.

Pratikte sınımadan anlaşılmayacağı için, yalnızca alelleriyle karşılaştırılarak tanımlandığını kabul ederek geni, seçilimin kavramsal birimi olarak kullanmanın ne kadar kolay olduğunu göstermeme izin verin. Biberli güve *Biston betularia*'nın sahip olduğu koyu renklenmeden sorumlu belirli bir büyük genin, endüstrileşmiş bölgelerde daha üstün bir fenotip sağladığından (Kettlewell, 1973), bu bölgelerde bulunma sıklığının arttığı kabul edilmektedir. Aynı zamanda bu genin, koyu renklenmenin ortaya çıkabilmesi için gereken binlerce genden biri olduğunu kabul etmeliyiz. Bir güve kanatları olmadıkça koyu renk kanatlara sahip olmaz ve yüzlerce gen ve eşit oranda gerekli yüzlerce çevre faktörü olmadan kanatları olamaz. Fakat bu ilgisiz bir saptamadır. *Biston betularia*'nın *karbonarya* ve *tipika* fenotipleri, her ne kadar fenotipler binlerce genin katılımı olmaksızın var olamasa da, lokustaki bir farklılık nedeniyle hâlâ mevcut-

tur. Doğal seçilimin temeli olan farklılık da işte bu farklılıktır. Genetikçiler için de doğal seçim için de önemli olan farklılıklardır! Bir türün tüm bireylerinin ortak özelliklerinin genetik temeli ne kadar karmaşık olursa olsun doğal seçim için önemli olan farklılıklardır. Evrimsel değişim, tanımlanabilir bir lokustaki sınırlı sayıda yer değişikliği olayıdır.

Diğer sorunlu noktalara bir sonraki bölümde değineceğiz. Bu arada, bu bölümü, evrime eşleyici ya da "gen gözünden" bakışı ortaya koymaya yardımcı olabilecek küçük bir ekle sonlandıracam. Bu bakışın en çarpıcı özelliği zamanda geriye doğru bakarsak ortaya çıkmaktadır. Bugün çok sayıda bulunan eşleyiciler geçmişte var olan eşleyicilerin görece başarılı bir alt kümesini oluştururlar. Teorik olarak benim içimde var olan bir eşleyicinin izi, ataların doğrusal soyu boyunca sürülebilir. Bu atalar ve bunların eşleyiciye sağladıkları çevre, eşleyicinin "geçmiş deneyimi" olarak ele alınabilir.

İstatistiksel olarak konuşacak olursak, bir türde bulunan otozomal bir genetik parçanın geçmiş deneyimi buna benzerdir. O parça, geniş bir yelpazeye yayılan, dönemler boyunca, en azından üreme çağına kadar, çoğalan, yaklaşık %50'si erkek ve %50'si dişi olan, türde bulunan tipik yapılar topluluğundan oluşur ve diğer lokusta yer alan "yoldaş" genlerin rastgele karışımını içerir. Günümüzde var olan genler, bu yapıların istatistiksel topluluğunda sağkalımda başarılı olanlar ve yoldaş genlerin istatistiksel topluluğuna eşlik edenlerdir. Daha sonra göreceğimiz gibi, "birlikte uyarlanan genomların" ortaya çıkmasını sağlayan, benzer şekilde seçilmiş diğer genlere *eşlik ederken* hayatta kalmak için gerekli nitelikler lehinde olan bir seçilimdir. 13. Bölümde, birlikte uyarlanım olgusunu aydınlatmada bunun, "birlikte uyarlanan genom seçilimin gerçek birimidir" biçimindeki alternatifinden daha aydınlatıcı olduğunu göstereceğim.

Her ne kadar bağlantı içindeki bir çift birbirine yakın olsa da, bir organizmadaki iki gen muhtemelen aynı geçmişe sahip değildir ve mutantlar bir yana, Y kromozomunda bulunan genlerin tümü, çok sayıda nesil söz konusu olduğunda, aynı bedenler kümesi boyunca birlikte seyahat eder. Fakat bir genin

geçmiş deneyiminin kesin doğası bugün var olan tüm genlerin geçmiş deneyimleri hakkında yapılabilecek genellemelerden daha az ilginçtir. Örneğin benim atalarım ne kadar çeşitlilik gösterirse gösterebilir, en azından üreme çağına kadar sağkalım, karşı cinsle cinsel ilişkiye girme ve verimli olma konusunda ortaklık gösterdiler. Aynı genelleme benim atalarım olmayan tarihsel yapılar için yapılamaz. Mevcut genlerin geçmiş deneyimini sunan bedenler var olan tüm bedenlerin rastgele olmayan alt kümeleridir.

Bugün var olan genler, geçmişte deneyimledikleri çevreleri yansıtır. Bu, genlerin içinde bulunduğu bedenlerin içsel çevrelerini ve çölleri, ormanları, kıyıları, avları, asalakları, sosyal refakatçıları vb dış çevreleri de kapsar. Bu, elbette, çevre kendi niteliklerini genlere aktardığından değil –bu Lamarckçılık olurdu (bkz. Bölüm 9)– mevcut genler seçildiğinden ve onların sağkalımını sağlayan nitelikler, hayatta kaldıkları çevrenin niteliklerini yansıttığı içindir.

Bir genin deneyiminin, yaklaşık olarak yüzde ellisi erkek ve yüzde ellisi dişi olan bedenlerde geçirdiği zamandan oluştuğunu söylemiştim. Fakat bu, kuşkusuz, cinsiyet kromozomu üzerindeki genler için geçerli değildir. Memelilerde, Y kromozomunda parça değişimi olmadığını kabul edersek, Y kromozomundaki bir gen yalnızca erkek bedenini deneyimler ve X kromozomu üzerindeki bir gen yaşamının üçte ikisini dişi bedeninde, üçte birini ise erkek bedeninde geçirir. Kuşlarda Y kromozomu genleri yalnızca dişi bedeninde bulunur ve özellikle guguk kuşu gibi özel örnekler için daha da ileri bir şey söylenebilir. *Cuculus canorus*'un dişisi her biri farklı bir türde asalaklık yapan "gentlere" ayrılmıştır (Lack, 1968). Görüldüğü kadarıyla her bir dişi kendi bakıcı ebeveynlerinin ve onların yuvalarının niteliklerini öğrenmektedir ve yetişkin olduğunda aynı türde asalaklık yapmak üzere dönmektedir. Erkeklerin eş seçiminde gentler arasında ayrım yaptığı görülmemiştir ve neticede gentler arasında gen akışını sağlayan araçlar olarak davranmaktadırlar. Dolaşısıyla dişi guguk kuşunda bulunan genlerden otozomlar ve X kromozomu üzerinde bulunanlar, muhtemelen popülasyondaki

tüm genleri yakın zaman önce deneyimlemiştir ve guguk kuşu popülasyonunun asalaklık ettiği tüm türlerdeki bakıcı ebeveynler tarafından "yetiştirilmişlerdir." Fakat yalnızca Y kromozomu uzun nesiller boyunca bir soyağacına ve bir bakıcı türde kısıtlanmış olarak kalır. Bir kızılgerdanın yuvasında bulunan tüm genlerden bir grubu –kızılgerdan genleri ve guguk kuşunun Y kromozom genleri (ve kızılgerdanda bulunan pirelere ait genler)– geçmişteki pek çok nesil boyunca kızılgerdanın yuvasında bulunmuştur. Bir başka grup –guguk kuşunun otozomal ve X kromozomu genleri– birçok yuvanın karışımına tanık olmuştur. Kuşkusuz ilk grup deneyimlerinin yalnızca bir kısmını, kızılgerdanın bir sürü yuvasını, paylaşır. Deneyimlerinin diğer bir kısmında guguk kuşundaki Y kromozom genleri, diğer guguk kuşu genleriyle kızılgerdan genlerinden daha çok şeyde ortaklaşır. Fakat söz konusu yuvada belirli seçim baskıları var oldukça guguk kuşunun Y kromozomunda bulunan genler, kızılgerdan genleriyle guguk kuşunun otozomal genlerinden daha çok ortaklaşır. Dolayısıyla guguk kuşunun Y kromozomunda bulunan genlerin, diğer guguk kuşu genleri eşzamanlı olarak daha genel deneyimlerini yansıtmak üzere evrimleşmişken (kromozom düzeyinde yeni başlayan bir tür genom içi "türleşme"), kendi tuhaf deneyimlerini yansıtmak üzere evrimleşmesinin gerektiği normaldir. Gerçekten de, genel asalaklık uyarlanımları herhangi bir kromozomda taşınabilirken, ebeveynin türüne özgü yumurta mimikrisinin bu nedenle Y kromozomu üzerinde taşındığı genel olarak kabul görmektedir.

Bu gerçeğin önem arz edip etmediğinden emin değilim fakat ters yönde bir bakış X kromozomlarının da tuhaf bir tarihe sahip olduğunu ortaya koyuyor. Dişi guguk kuşunun bir otozomunda bulunan bir gen, anneden gelebileceği kadar babadan da gelme olasılığına sahiptir. İkinci durumda gen iki nesil boyunca aynı ev sahibi türde bulunur. Dişi guguk kuşunun X kromozomunda bulunan bir gen babadan gelmek zorundadır ve bu nedenle iki nesil boyunca özellikle aynı ev sahibi türde bulunmak zorunda değildir. Otozomda bulunan bir genin içinde bulunduğu bir dizi bakıcı tür üzerinde yapılacak bir istatistiksel "tekrar

testi," X kromozomu üzerinde bulunan bir genden daha fazla ve Y kromozomu üzerinde bulunan bir genden çok daha az olan bir miktar tekrar etkisini ortaya çıkarabilir.

Herhangi bir hayvanda, kromozomun ters dönmüş bir parçası parça değişimi geçirmemek bakımından Y kromozomuna benzeyebilir. "Ters dönmüş süper genin" herhangi bir kısmının "deneyimi," böylece sürekli olarak süper genin diğer kısımlarını ve onların fenotipik sonuçlarını kapsar. Böyle bir süper gen içinde herhangi bir yerde yer alan bir habitat seçme geni, diyelim bireylerin kuru mikro iklimleri seçmesini sağlayan gen, tüm bir süper genin ardışık nesilleri için değişmez bir habitat "deneyimi" sağlayacaktır. Böylece bir gen, guguk kuşunun Y kromozomu üzerinde bulunan bir genin sabit biçimde çayır incirkuşunun yuvasını deneyimlemesiyle aynı nedenden ötürü sürekli olarak kuru habitatları "deneyimler." Bu, bu lokus üzerinde etkili olan ve çayır incirkuşu yumurtalarını taklit eden alellerin, çayır dışı guguk kuşlarının incirkuşu soyuna ait Y kromozomlarında tercih edilmesiyle aynı biçimde kuru habitatlara uyarlanan aleller lehinde sabit bir seçilim baskısı oluşturur. Bu özel ters dönmüş süper gen, her ne kadar genomun geri kalanı türler için uygun olan tüm habitatlar boyunca rastgele olarak karışabilse de, kuru habitatlarda bulunan soylarda bulunma eğiliminde olacaktır. Kromozomun ters dönmüş parçasında yer alan pek çok farklı lokus böylece kuru bir iklime uyarlanmış olabilir ve tekrar, yeni başlamış genom içi türleşmeye benzer bir şey sürüp gidebilir. Genetik eşleyicilerin geçmiş "deneyimine" bu şekilde geriye doğru bakmanın yardımcı olacağını düşünüyorum.

Dolayısıyla soy hattı eşleyicileri, fiilen hayatta kalan ya da hayatta kalmayı başaramayan birimlerdir ve aradaki fark doğal seçilimi oluşturan farktır. Etkin eşleyiciler, dünya üzerinde kendilerinin sağkalımlarına etki eden belirli bir nüfuza sahiptir. Uyarlanım olarak gördüğümüz şeyler, başarılı etkin soy hattı eşleyicilerinin dünyası üzerindeki bu etkilerdir. DNA parçaları etkin soy hattı eşleyicileri olarak değerlendirilir. Eşeyssel üremenin olduğu bir yerde bu parçalar, kendi kendine ikilenme (*self-duplication*) özelliklerini sürdürüyorlarsa, çok büyük ola-

rak tanımlanmamalıdır. Ayrıca etkin oldukları düşünülüyorsa çok küçük olarak tanımlanmamalıdır.

Eşysellik var olduğu halde parça değişimi yoksa her kromozom bir eşleyici olabilir ve bu durumda uyarlanımlardan kromozomun yararına olan bir şey olarak bahsetmek durumunda oluruz. Eğer eşysellik yoksa, aynı gerekçe nedeniyle, tüm bir genomu bir eşleyici olan eşysiz bir organizma olarak değerlendirilebiliriz. Fakat organizmanın kendisi bir eşleyici değildir. Bu, birbirine karıştırılmaması gereken oldukça farklı iki nedenden ileri gelmektedir. Birinci neden, bu bölümde geliştirilen bir savdan köken alır ve ancak eşysel üreme ve mayoz bölünme için geçerlidir: mayoz bölünme ve eşysel birleşme genomlarımızın eşleyici olmasını sağlamaz ve dolayısıyla bizler de eşleyici değiliz. İkinci neden eşysiz için olduğu kadar eşeyli üreme için de geçerlidir. Bu durum, hangi organizmalar ve organizma gruplarının eşleyici olmadığını tartışılmaya devam edildiği bir sonraki bölümde açıklanacaktır.

ORGANİZMALAR, GRUPLAR VE MEMLER: EŞLEYİCİLER Mİ YOKSA ARAÇLAR MI?

Eşeyssel olarak üreyen organizmaların eşleyiciler olarak değerdendirememene nedeninin mayoz bölünmenin parçalara ayırıcı etkisi olduğuna dair öyle çok şey söyledim ki bunu tek neden olarak ele almak cazip görünüyor. Bu doğru olsaydı, eşeysiz üreyen organizmalar gerçek eşleyiciler olurdu ve üremenin eşeysiz olduğu durumlarda, uyarlanımların "organizmanın yararına" olduğunu haklı olarak söyleyebilirdik. Fakat mayoz bölünmenin parçalayıcı etkisi, organizmaların gerçek bir eşleyici olduğunu inkâr etmenin tek nedeni değildir. Bunun çok daha temel bir nedeni vardır ve eşeyli organizmalar kadar eşeysiz organizmalar için de geçerlidir.

Bir organizmayı, hatta dişi değnek çekirgesi gibi eşeysiz bir organizmayı, eşleyici olarak değerdendirmek sonradan kazanılan özelliklerin kalıtılmaması gibi bir "temel kuralı" tanımamaya eşdeğer bir şeydir. Değnek çekirgesi, her biri bir öncekinin kopyası gibi görünen dişi yavru, dişi torun, büyük dişi torun vs olarak kurguladığımız dizide bir eşleyici gibi görünür. Fakat bu zincirin bir yerinde bir hata ya da bozukluk ortaya çıktığını, örneğin bir çekirgenin bacağını kaybedecek kadar talihsiz olduğunu varsayalım. Bu sorun çekirgenin tüm yaşamı boyunca sürebilir fakat zincirdeki diğer halkaya aktarılmaz. Değnek çekirgelerini etkileyen fakat onların genlerine etkide bulunmayan hatalar kalıcı bir biçimde sürüp gitmez. Şimdi de dişi yavrunun, dişi torunun ve büyük dişi torunun genomlarından oluşan paralel bir dizi kurgulayalım. Eğer *bu* serinin bir yerinde hata ortaya çıkarsa, bu hata zincirde sonra gelen bütün halkalara aktarılacaktır. Bu hata, her bir nesilde genlerden vücuda doğru giden nedensel bir akış olduğundan, zincirde yer alan sonraki

tüm vücutlarda kendini açığa vurabilir. Fakat vücuttan genlere doğru giden nedensel bir akış yoktur. Değnek çekirgesinin fenotipinin hiçbir parçası ya da bir bütün olarak vücudu, bir eşleyici değildir. "Tıpkı genlerin yapılarını sonraki gen nesillerine aktarmasında olduğu gibi organizmalar da yapılarını organizma nesilleri boyunca aktarır" demek yanlıştır.

Bu tartışmaya giriyorsam üzgünüm fakat korkarım Bateson'la, çözmek için zahmete girmeye degecek gereksiz bir anlaşmazlığa yol açmasından önce bu konuda emin olmak benim hatamdı. Bateson (1978), gelişimin genetik belirleyicilerinin gerekli olduğuna fakat bunların yeterli olmadığına işaret etmişti. Bir gen, "bunu yapmak için gereken tek şey olmadığı halde belli bir davranış biçimini 'programlayabilir.'" Bateson daha sonra şöyle devam eder:

Dawkins bunların tümünü kabul etmekte fakat sonra çabucak bu gene programlayıcı olarak özel bir statü vermek suretiyle kullandığı dil hakkındaki belirsizliği sergilemektedir. Gelişim sırasında belirli bir tipteki fenotipin sergilenmesi için çevre sıcaklığının hayati önemde olduğu bir durumu düşünelim. Sıcaklık birkaç derece değişirse hayatı sürdürme düzeneği bir başka düzenek tarafından mağlup edilmiş olur. Bu, gerekli sıcaklık değerine, gerekli olan genin sahip olduğu statüyü vermez mi? Sıcaklık değeri belirli bir fenotipin ortaya konması için de gereklidir. Bu değer, aynı zamanda bir nesilden bir sonraki nesle kadar (belirli sınırlar içinde) sabittir de. Hatta sağkalım düzeneği yavrular için bir yuva yaparsa, bu değer bir nesilden sonraki nesle aktarılabilir. Gerçekten de, Dawkins'in kendi amaçsal tarzını kullanarak kuşların, bir yuvanın bir başka yuva yapma yöntemi olduğu ileri sürülebilir [Bateson, 1978].

Bateson'a çok kısa bir yanıt verdim. Kuş yuvasıyla ilgili son vurguladığı şeyi ele aldım ve "Bir yuva, yuvanın yapımında ortaya çıkacak [genetik olmayan] bir "mutasyon," örneğin normal otlar yerine araya kazayla çam iğnesi karışması, sonraki "yuva kuşaklarında" kalıcı olarak sürdürülmeyeceği için gerçek bir eşleyici değildir. Benzer şekilde protein molekülleri de mesajcı RNA da eşleyici değildirler" (Dawkins, 1978a) diye düşüncemi ifade ettim. Bateson, kuşların bir genin başka gen yapma yön-

temi olduğunu söyleyen meşhur söylemi almış, bunu ters çevirmiş ve "gen" yerine "yuvayı" koymuştur. Fakat bu paralellik doğru değildir. Genden kuşa doğru giden nedensel bir akış varken bunun tersine bir akış söz konusu değildir. Değişen bir gen, varlığını mutasyona uğramamış aleline göre daha iyi bir biçimde sürdürebilir. Değişen bir yuva, değişim, değişen bir genden kaynaklanmadıkça böyle bir durumda olmayacaktır. Öyle bile olsa, varlığını o biçimiyle sürdüren yuva değil gen olacaktır. Yuva, tıpkı kuş gibi, genin bir başka gen yapma yöntemidir.

Bateson, davranışın genetik belirleyicilerine "özel bir statü" veriyor gibi görünmemden endişe duymaktadır. Geni, organizmanın fayda sağlamak için uğraştığı bir varlık olarak vurgulamanın, gelişimin çevresel belirleyicilerinin karşısında genetiğin önemine gereksiz bir vurgu olacağından korkmaktadır. Bunun yanıtı, *gelişimden* bahsettiğimizde genetik faktörler kadar genetik olmayan faktörleri de vurgulamanın doğru olduğudur. Fakat seçim biriminden bahsettiğimizde vurgu farklı bir yere, eşleyicilerin niteliklerine kayar. Genetik olmayan faktörler değil de genetik faktörler özel statüyü tek bir nedenden ötürü hak eder: genetik faktörler kendilerini eşler ve hata yaparken genetik olmayan faktörlerin böyle özellikleri yoktur.

Gelişmekte olan bir kuşu barındıran yuva sıcaklığının, kuşun o an sağkalımı, gelişim biçimi ve dolayısıyla bir ergin olarak uzun dönemli başarısı için önemli olduğunu kabul edelim. Gen ürünlerinin gelişimin biyokimyasal kaynakları üzerindeki etkileri sıcaklık değişimlerinin etkilerine oldukça benzerdir (Waddington, 1957). Genlerin enzim ürünlerini, embriyonik nedenselliğin dallara ayrılan biyokimyasal ağacındaki önem arz eden dallanma noktalarına seçici olarak uygulanan, biyokimyasal reaksiyon hızlarını seçici olarak kontrol ederek denetleyen küçük bir Bunsen ocağı olarak bile düşünebiliriz. Bir embriyolog haklı olarak genetik ve çevre nedenli faktörler arasında temel bir farklılık görmez ve yine haklı olarak her birini gerekli görür ama yeterli bulmaz. Bateson burada bir embriyoloğun bakış açısıyla bakmaktadır ve hiçbir hayvan davranış bilimcisi bundan daha iyisini yapamaz. Fakat ben embriyolojiden bah-

setmiyorum. İlgilendiğim şey, gelişimin rakip haldeki belirleyicilerine ilişkin iddialar değil. Evrimsel ölçekte sağkalımı başaran eşleyicilerden bahsediyordum ve Bateson da ne yuvanın, ne onun içindeki sıcaklığın, ne de yuvayı yapan kuşun birer eşleyici olduğuna katılacaktır. Bunlardan birinde deneysel olarak değişiklik yaparak eşleyici olmadıklarını çabucak görebiliriz. Değişiklik hayvana, onun gelişimine ve sağkalım şansına büyük bir zarar verebilir *fakat bu değişim sonraki kuşaklara aktarılmayacaktır*. Şimdi benzer bir değişikliği (mutasyon) soy hattındaki bir gende yapalım: bu değişim kuşun gelişimini ve sağkalım başarısını etkileyebilir ya da etkilemeyebilir fakat sonraki kuşağa aktarılabilir ve eşleyebilir.

Çoğu zaman görünüşteki fikir ayrılıklarının karşılıklı yanlış anlaşılmalardan kaynaklandığı ortaya çıkar. Ben Bateson'ın Ölümsüz Eşleyiciye saygı duymayı reddettiğini sanmıştım. Bateson da benim çevreyle etkileşen karmaşık nedensel faktörlerin Büyük Bağlantısına itibar etmediğimi düşündü. Aslında her ikimiz de biyolojinin iki farklı ve büyük alanı için, gelişim ve doğal seçimle ilgili çalışmalar için, önemli olan değerlendirmelere meşru bir vurgu yapmaktaydık.

Öyleyse bir organizma eşleyici değildir. Hatta zayıf bir kopyalama güvenilirliğine sahip basit bir eşleyici bile değildir (Lewontin'e (1970a) rağmen; bkz. Dawkins, 1982). Bu nedenle uyarlanımların organizmaların yararına olduğunu söylememek daha doğrudur. Daha büyük birimler, organizma grupları, türler, tür toplulukları vs için ne söylenebilir? Bu büyük grupların bazıları açık bir şekilde "içsel parçalanma, kopyalama güvenilirliğini ortadan kaldırır" savına tabi tutulmaktadır. Bu durumda parçalayıcı etken, mayoz bölünmede rekombinasyonu sağlayan etken değil, grupların bütünlüğünü, içeri giren ve dışarı çıkan bireylerin bozduğu iç ve dış göçlerdir. Daha önce belirttiğim gibi bunlar gökteki bulutlar ya da çöldeki kum fırtınaları gibidir. Evrimsel süreç boyunca kararlı değildirler. Popülasyonlar uzun süreli olarak kalabilir fakat sürekli olarak diğer popülasyonlarla harmanlanırlar ve bu nedenle kimliklerini kaybederler. Ayrıca kendi içlerinde de evrimsel değişikliklere maruz kalırlar.

Bir popülasyon doğal seçim birimi olacak kadar ayrıksı bir varlık değildir. Diğer popülasyona tercih edilip "seçilecek" kadar kararlı ve birimsel değildir. Fakat yalnızca belirli bir gruptaki organizmalar (eşeyli olanlar) için geçerli olan "parçalanma" savı gibi bu da grup düzeyinde yalnızca belli alt kümeler için geçerlidir. Melezleşebilen gruplar için geçerlidir fakat üreme bakımından yalıtık olan türler için geçerli değildir.

Öyleyse gelin türlerin eşleyici olarak adlandırılmak üzere, çoğalan, diğer türleri veren ve yeteri kadar uyumlu olan varlıklar olarak davranıp davranmadığını inceleyelim. Bu, Ghiselin'in (1947b) türlerin "bireyler" olduğu iddiasıyla aynı şey değildir. Organizmalar da Ghiselin'in anladığı anlamda bireylerdir ve umarım organizmaların eşleyiciler olmadığına ilişkin düşüncemi ifade edebildim. Türler ya da daha kesin olmak gerekirse üreme bakımından yalıtılmış gen havuzları, eşleyici tanımını sağlarlar mı?

Ölümsüzlüğün yeterli bir nitelik olmadığını akılda tutmak önemlidir. Kolsu ayaklılara dahil olan ve uzun zamandır değişiklik göstermeyen *Lingula* cinsine ait ebeveyn ve torun dizisi gibi bir soy, bir gen soyuyla aynı anlamda ve aynı içerikte olmak üzere bitimsizdir. Nitekim bu örnek için belki *Lingula* gibi bir "yaşayan fosil" seçmemize gerek yoktur. Çok hızlı evrimleşen bir soy bile bir bakıma, jeolojik zamanın herhangi bir anında var olan ya da ortadan kalkmış olan bir varlık olarak değerlendirilebilir. Şimdi belirli türdeki soyların ortadan kalkma ihtimali diğer soylara göre daha fazla olabilir ve böylece yok oluşun istatistiksel kanunlarını anlayabiliriz. Örneğin dişileri eşeysiz olarak üreyen soylar, dişileri eşeyli üreyen soylara göre sistematik olarak aşağı yukarı daha çabuk ortadan kalkabilir (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978a). Daha büyük boyutları çok hızlı bir şekilde evrimleştiren ammonitler ve midyelerin (örn. Cope Kuralına daha fazla uyanlar) soylarının tükenme olasılığının daha yavaş evrimleşen soylardan daha fazla olduğu ileri sürülmüştür (Hallam, 1975). Leigh (1977), soyların ortadan kalkmasındaki bu farklılaşma ve daha düşük düzeydeki seçimle ilişkisine dair bazı mükemmel tespitlerde bulunmuştu: Seçim

"...genin seçici avantajının genin uyuma katkısına hemen hemen eşit olduğu genetik sistemleri şu veya bu nedenle evrimleştirmiş olan türler lehinde çalışır." Hull (1980 a,b), özellikle soyun mantıksal durumuyla onun eşleyiciden ve etkileşimciden farkı konusunda özellikle nettir. (Benim "araç" dediğim şeyi Hull etkileşimci olarak isimlendirmektedir.)

Soyların tükenmesinin birbirinden farklılık göstermesi, teknik olarak bir çeşit seçilim gibi görünse de, ilerleyen bir evrimsel değişim üretmek için kendi başına yeterli değildir. Soyalar belki "hayatta kalanlar" olabilir fakat bu onları eşleyici yapmaz. Kum taneleri de hayatta kalmıştır. Kuartz ya da elmaştan yapılmış olan sert taneler kireçtaşından yapılan yumuşak tanelere göre daha uzun süre dayanacaktır. Fakat kimse evrimsel ilerlemenin temeli olarak kum taneleri arasında sertlik seçilimi olduğunu söylememiştir. Bunun temel nedeni kum tanelerinin çoğalmayıp, sızdır. Bir kum tanesi uzun bir süre varlığını sürdürebilir fakat çoğalmaz ve kendi kopyalarını çıkarmaz. Türler ya da diğer organizma grupları çoğalır mı? Kendi kopyalarını yapar mı?

Alexander ve Borgia (1978) bunların çoğaldıklarını ve dolayısıyla gerçek eşleyiciler olduklarını ileri sürmektedir: "Türler türleri oluşturur; türler çoğalır." Türlerle ya da onların gen havuzlarına ilişkin olarak söyleyebileceğim en iyi şey, paleontolojik bir düşünce olan "kesintili dengeyle" ilişkili "tür seçilimi" teorisinden doğan çoğalan eşleyicilerdir (Eldredge ve Gould, 1972; Stanley, 1975, 1979; Gould ve Eldredge, 1977; Gould, 1977c, 1980a,b; Levinton ve Simon, 1980). Bu bölümle oldukça ilgili olduğu için "tür seçilimi" teorisini tartışmaya biraz zaman ayıracağım. Zaman ayırmanın başka bir nedeni Eldredge ve Gould'un önerilerinin genel olarak biyolojiyle yoğun biçimde ilgili olmasındandır fakat gerçekte olduklarından çok daha devrimci olarak lanse edilmemeleri gerektiği konusunda kaygılarım var. Gould ve Eldredge'in kendileri (1977, s. 117), farklı nedenlerle de olsa bu tehlikenin bilincindedirler.

Benim korkum, ister köktendinci olsun ister Shavcı/Koestlerci Lamarckçı, bilimle ilgisi olmayan nedenlerden ötürü, hatalı bir kavrayışla, Darwin karşıtı olabilecek her şeye hevesle atla-

yan, teyakkuz halindeki Darwin karşıtı grupların artan etkisidir. Gazeteciler, çoğu zaman, bazı karamsar çevrelerde Darwinizme karşı hoşnutsuzluğu kışkırtmaya pek hazırdırlar. Britanya'nın en itibarsız günlük gazetelerinden biri (*The Guardian*, 21 Kasım 1978) önemli bir makalede Eldredge/Gould'un teorisinin gazeteciliğe özgü bir çarpık fakat yine de anlaşılabilen bir biçimini Darwinciliğin durumunun iyi olmadığına ilişkin bir kanıt olarak sundu. Tahmin edilebileceği gibi bu, gazetenin mektup sütunlarında, bazıları rahatsızlık verici biçimde etkili kaynaklardan gelen, anlaşılmaz bir köktenci sevincin ortaya çıkmasına yol açtı ve toplum "bilim insanlarının" bile Darwin'e ilişkin olarak kuşku içinde olduğu izlenimine kapıldı. Dr. Gould bana, *The Guardian*'ın, kendisinin protesto mektubuna cevap vermesine yanaşmadığını bildirdi. Başka bir Britanya gazetesi, *The Sunday Times* (8 Mart 1981), "The new clues that challenge Darwin" [Darwin'e meydan okuyan yeni ipuçları] adlı daha uzun makalede Eldredge/Gould'un teorisiyle Darwinciliğin diğer biçimleri arasındaki farkı ses getirecek şekilde abarttı. Britanya Yayıncılar Birliği de, aynı zamanda, iki rakip yapım grubu tarafından hazırlanan iki ayrı programla harekete geçti. Bu programların adı, "*Evrin Sorunu ve Darwin Yanlış mı Yaptı?*"ydı ve birinde Eldredge, diğerinde Gould'u ele almanın dışında ikisinin arasında neredeyse hiç fark yoktu! İkinci program, bazı köktencilerin Eldredge/Gould teorisine yorum yapmalarını kışkırtmak için elinden geleni yaptı: şaşırtmayacak şekilde, Darwinciler arasındaki uyuşmazlıkların yanlış anlaşılan görünümü onlar için bulunmaz bir nimetti.

Gazetecilik standartları yetkin süreli yayınlarda da bilinmemektedir. *Science* dergisi (Cilt. 210, s. 883-7, 1980), dramatik "Evrin teorisi ateş altında" başlığı ve eşit ölçüde ses getirici nitelikteki "Chicago'daki tarihi konferans Modern Sentezin kırk yıllık hâkimiyetine meydan okuyor" alt başlığıyla makroevrimle ilgili yakın zaman önce yapılan bir konferansın haberini veriyordu (Futuyma ve arkadaşlarının buna getirdiği eleştiriler için bkz. Futuyma, 1981). Maynard Smith'in aynı konferansta söylenenleri alıntılıdığı gibi, "Uzlaşmazlığın bulunmadığı bir yerde

bunun var olduğunu ileri sürerek anlamayı engelleme tehlikesi içindesiniz" (Ayrıca bkz. Smith, 1981). Tüm bu gürültü patırtı karşısında, kendilerinin bölüm başlığından alıntılırsak, "Eldredge ve Gould Ne Söylemedi (ve Söyledi)?" konusunda meseleyi açıklığa kavuşturmak istiyorum.

Kesintili denge teorisi evrimin sürekli ve pürüzsüz bir değişime, "tedrici bir gelişime" dayanmadığını, sıçramalarla, durgun dönemler arası kesintilerle sürdüğünü ileri sürmektedir. Fosillerde evrimsel değişime dair izlerin yokluğu "veri yokluğu" olarak değil bir norm olarak ve modern sentezi, özellikle onun içinde yer alan allopatrik türleşmeyi, ciddiye alırsak beklememiz gereken şey olarak düşünülmelidir: "Allopatrik teorisinin bir sonucu olarak, yeni fosil türleri, atalarının yaşadığı yerlerde karşımıza çıkmaz. Yalnızca belirli bir türü bir yerdeki kaya sütunu boyunca takip ederek, bir soyun ondan yavaş yavaş ayrıldığının izini sürebilmek son derece olasılık dışıdır" (Eldredge ve Gould, 1972, s. 94). Kuşkusuz benim genetik eşleyici seçilimi adını verdiğim, doğal seçimle ilerleyen mikroevrim sürer fakat türleşme olayları olarak bilinen kriz dönemlerinde görülen kısa süreli hareketlilik patlamalarıyla sınırlı kalır. Bu mikroevrim patlamaları, paleontologların onların izini süremeyeceği kadar hızlı gerçekleşir. Görebileceğimiz tek şey, o soyun yeni türler oluştuktan önceki ve sonraki halidir. Buna göre, türlere ait fosiller arasındaki "boşluklar," Darwincileri bazen görüldüğü gibi utandıracak bir şey olmaktan uzaktır ve tam da görmeyi beklememiz gereken bir şeydir.

Paleontolojik kanıtlar üzerinde tartışılabilir (Gingerich, 1976; Gould ve Eldredge, 1977; Hallam, 1978) ama ben bu konuda yargıda bulunabileceğim bir donanıma sahip değilim. Paleontolojik olmayan bir yönden yaklaşarak, daha doğrusu Eldredge/Gould teorisinin tamamına acınası bir cehaletle yaklaşarak, değişime direnen fakat zaman zaman genetik devrimlere yenik düşen, benim ilgili olduğum şeylerden biriyle, Maynard Smith'in (1974) "evrimsel olarak kararlılık stratejisi" kavramıyla tatmin edici bir şekilde uyumlu olan Wrigthcı/Mayrcı tamponlanmış gen havuzları fikrine rastladım:

Gen havuzu, *evrimsel olarak kararlı* ve herhangi yeni bir genin içine karışmadığı bir gen havuzu olarak tanımlanan bir gen kümesi olacaktır. Mutasyon, yeniden dağılım ya da göç gibi olaylarla ortaya çıkan yeni genlerin çoğu doğal seçilim tarafından çabucak cezalandırılır: evrimsel olarak kararlı olan küme eski haline kavuşur. Bazen... evrimsel olarak kararlı yeni bir kümeye sonlanan geçici bir kararsızlık dönemi olur...bir popülasyon birden fazla kararlı denge noktasına sahip olabilir ve kimi zaman birinden diğerine geçebilir. Aşamalı evrim, kararlı bir düzlükten bir diğerine ayrı ayrı adımlar dizisi olan sabit bir tırmanmış olmayabilir [Dawkins, 1976a, s. 93].

Eldredge ve Gould'un zaman ölçeği konusunda tekrarladıkları noktadan da oldukça etkilendiğimi söyleyebilirim: "Bir milyon yılda %10 artışla sonuçlanan sabit bir ilerlemeyi nasıl anlamsız bir soyutlamadan başka bir şey olarak görebiliriz? Çeşitlilik gösteren dünyamız uzun bir süredir kesintisizce devam eden çok küçük seçilim baskılarını gösteriyor olabilir mi?" (Gould ve Eldredge, 1977). "...fosil kayıtlarında derece derece ilerleyen bir değişim görmek nesil başına değişimin öylesine aşırı yavaş hızını ortaya koyar ki onu bu şekilde görmeyişimizi ciddi biçimde doğal seçilimin geleneksel durumuyla -anlık uyarlanımsal yararlar sağlayan değişimlerle- bağdaştırmalıyız" (Gould, 1980a). Sanırım aşağıdaki benzerliğin kurulması gerekiyor. Eğer bir şamandıra Atlantik'in bir kıyısından bir kıyısına, geriye gitmeden ve yolundan sapmadan sabit bir biçimde yüzüyorsa bunu açıklamak için Körfez Akıntısı ya da Alize Rüzgârlarını kullanabiliriz. Şamandıranın okyanusu geçiş zamanı anlamlı bir ölçüye, diyelim haftalar ya da aylara tekabül ediyorsa bu makul gelecektir. Fakat şamandıranın okyanusu geçmesi, yine geri gitmeden ve yolundan sapmadan fakat sabit bir biçimde küçük ölçeklerle, bir milyon yıl sürerse, akıntılar ve rüzgârlar kullanılarak yapılan açıklamalarla tatmin olmamalıyız. Akıntılar ve rüzgârlar bu kadar yavaş hareket etmez. Bu kadar yavaş hareket ederlerse, şamandıranın ileri ya da geri yöndeki başka etkenlerle karşı konmaz bir şekilde yönlendirilmesine neden olacak kadar zayıf kalırlar. Eğer kararlı bir biçimde bu kadar

yavaş hareket eden bir şamandıra bulursak, gözlemlenen olgunun zaman ölçeğiyle uyumlu olan tamamen farklı bir açıklama bulmak zorunda kalırız.

Bu arada, burada ilginç bir tarihsel ironi söz konusudur. Darwin'e karşı ilk dönemlerde kullanılan savlardan biri, belirtilen miktarda evrimin gerçekleşmesi için yeterli zaman olmadığıydı. Seçilim baskısının, düşünülenden kısa bir zaman zarfında, tüm bu evrimsel değişimin gerçekleşebileceği kadar güçlü olduğunu hayal etmek zor görünüyordu. Eldredge ve Gould'un ileri sürdüğü sav buna tamamen aksi yöndeydi: Seçilim baskısının, tek yönde seyreden evrimi, bu kadar uzun bir zaman diliminde, bu kadar yavaş biçimde sürdürecektir kadar *zayıf* olacağını düşünmek zordu! Belki bu tarihsel zıtlıktan bir ders çıkarmalıyız. Her iki sav da Darwin'in bize bilgece yaptığı uyarıda yer alan "hayal etmek zor" biçimindeki akıl yürütmeye başvuruyor.

Eldredge ve Gould'un zaman ölçeğine ilişkin vurgusunu bir ölçüde makul bulsam da kendi hayal gücümün sınırlılığıyla ilgili korkum yüzünden bu konuda onlardan daha fazla kuşku duymaktayım. Aslında derece derece gelişim teorisi, uzun bir zaman diliminde *tek yönlü olarak seyreden* bir evrimi varsaymak durumunda değildir. Şamandıra benzetmesini hatırlarsak, ya rüzgâr şamandıranın Atlantik'i bir milyon yılda geçebileceği kadar zayıfsa ne olacak? Rüzgârlar ve yerel akıntılar şamandırayı ileri olduğu kadar geriye doğru da sürükleyebilir. Fakat hepsi bir arada düşünüldüğünde, şamandıranın net istatistiksel yönü hâlâ yavaş ve aralıksız olarak süren bir rüzgârla tayin ediliyor olabilir.

Eldredge ve Gould'un, "silahlanma yarışı" (Bölüm 4) ile ortaya çıkan olasılıklara yeterince dikkat edip etmediğini de merak ediyorum. Eleştirdikleri derece derece gelişim teorisini tanımlarken şöyle yazıyorlardı: "Tek yönlü yavaş değişime ilişkin önerdikleri mekanizma, fiziksel çevrenin bir ya da daha fazla özelliğinde tek yönlü bir değişime sabit bir uyarılama olarak görülen 'ortoseleksiyondur'" (Eldredge ve Gould, 1972). Fiziksel çevredeki akıntılar ve rüzgârlar jeolojik zamanlar boyunca sabit

bir biçimde yön verirse, hayvan soylarının, kendi evrimsel okyanuslarının diğer tarafına, paleontologların onların izini süremeyeceği kadar hızlı bir biçimde ulaşabileceği olası görülebilir.

Fakat "fizikseli" "biyolojik" diye değiştirdiğimizde her şey farklı görünür. Bir soydaki her bir küçük uyarlanımsal adım bir başka soyda –diyelim onu avlayan avcıda– karşı uyarlanım oluşmasına yol açıyorsa, yavaş ve belirli bir yöndeki ortoseleksiye daha akla yatkın görünür. Bu, *mevcut popülasyon durumu her ne olursa olsun*, en uygun büyüklüğün, diyelim bir birey için mevcut popülasyon biçiminden bir miktar daha büyük olabildiği, tür içi rekabet için de geçerlidir. "...bir bütün olarak popülasyonda ortalamanın biraz üzerinde bir büyüklük lehinde sabit bir eğilim vardır. Bir miktar daha büyük hayvanlar, oldukça küçük fakat uzun vadede büyük popülasyonlarda, rekabet açısından kesin bir avantaja sahiptir...Dolayısıyla büyüklük söz konusu olduğunda bu şekilde düzenli olarak evrimleşen popülasyonlar, normal çeşitlilik yelpazesinde en uygunluğun daima gözetilmesi anlamında iyi bir biçimde uyarlanırlar fakat merkezi seçilimde var olan sabit bakışsızlık, ortalama boyutta yukarı doğru yavaş bir artış lehindedir (Simpson, 1953, s. 151). Bundan farklı olarak (ve utanmadan her ikisi de mümkün oluyor!) evrimsel eğilim, gerçekten de kesintili ve basamaklıysa, silahlanma yarışının bir tarafındaki uyarlanımsal ilerleme ile diğerinin buna verdiği yanıt arasındaki zaman boşluğu göz önünde tutulduğunda, bu belki de silahlanma yarışı kavramıyla açıklanabilir.

Fakat gelin şimdilik, tanıdık bir olguya bakmanın heyecan verici biçimde farklı bir yolu olarak kesintili denge teorisini kabul edelim ve Gould ile Eldredge'in (1977) eşitliğinin ("kesintili denge + Wright Kanunu = tür seçilimi") diğer yanına bakalım. Wright Kanunu (kendi kabulünden farklı biçimde), "türleşme olaylarıyla ortaya çıkan bir grup morfolojinin bir klad içindeki evrimsel eğilimin yönüne ilişkin olarak esasen rastgeledir" (Gould ve Eldredge, 1977). Örneğin bir grup akraba soyda daha büyük ebatlara doğru toptan bir eğilim olsa bile Wright Kanunu daha henüz yeni dala ayrılmış türlerin ata türlerden daha

büyük olacağına dair sistematik bir eğilim olmadığını söyler. Mutasyon "rastgeleliliği" ile benzerlik gayet açıktır ve bu da bizi doğrudan eşitliğin sağ tarafına götürür. Yeni tür kendisini önceleyenlerden önemli eğilimler bakımından farklılık gösteriyorsa, önemli eğilimlerin kendisi bu yeni türler arasındaki yok oluşların farklılığından –Stanley'in (1975) kullandığı terimle söylersek "tür seçilimi"– kaynaklanıyor olmalıdır.

Gould (1980a) "Wright Kanununu" sınamayı makroevrim teorisi ve paleobiyoloji için önemli bir ödev" olarak görür. "Çünkü tür seçilimi teorisi, saf haliyle, buna dayanmaktadır. Örneğin Cope'un artan vücut büyüklüğü kuralını sergileyen bir soyu –atları– ele alalım. Wright Kuralı geçerliyse ve yeni at türleri atalarından daha küçük ve büyük olarak ortaya çıkıyorsa bu eğilim tür seçiliminin etkisiyle sürüyordur. Fakat yeni türler tercihen atalarından daha büyük olarak ortaya çıkıyorsa rastgele yok oluş bu eğilime yol açabileceğinden tür seçilimine hiçbir şekilde gerek kalmaz." Gould burada eşzamanlı olarak kendini tehlikeye atmakta ve Occam'ın Usturasını rakibine vermektedir! Kendi mutasyon benzetimi (türleşme) yönlendiriliyor olsa da eğilimin tür seçilimiyle desteklendiğini kolayca iddia edebilirdi (Levinton ve Simon, 1980). Williams (1966, s. 99), kesintili dengeyle ilgili yazında bahsedildiğini hiç görmediğim ilginç bir tartışmada tür seçiliminin bir biçimini türler içindeki genel evrim eğiliminin *aksi yönünde*, belki de ondan daha önemli olarak, değerlendirir. Yine atlar örneğini kullanır ve eski fosillerin sonrakilerden daha küçük olduğu gerçeğini ele alır:

Bu gözleme göre, en azından zamanın büyük çoğunluğunda ve ortalama olarak, popülasyonun geri kalanıyla üreme rekabetinde ortalama büyüklükten daha büyük olmak, bir at için avantajlıdır sonucuna varmak caziptir. Bu nedenle Tersiyer dönemdeki at faunasının popülasyonlarının zamanın çoğunda ve ortalama olarak daha büyük olacak şekilde evrimleştiği kabul edilir. Bununla birlikte, bunun tam tersinin doğru olduğu da akla yatkındır. Tersiyer dönemin herhangi bir anında at popülasyonlarının çoğu daha küçük olacak şekilde evrimleşmekteydi. Daha büyük boyutlara doğru gidiş eğilimini açıklamak için, grup seçiliminin böyle bir eğilim lehinde olduğuna ilişkin ek bir varsayım

yapmak gerekmektedir. Böylece popülasyonların yalnızca küçük bir kısmı daha büyük olacak şekilde evrimleşmişken milyonlarca yıl sonraki popülasyonların büyük kısmını oluşturan da bu azınlık olabilir.”

Palentologların gözlemlediği, Cope Kuralı tipindeki (*bkz.* Hallam, 1978), büyük makroevrimsel eğilimlerin bazılarının, Williams’tan alıntıladığım ve Eldredge ile Gould’un düşünce- siyle aynı olan bu paragraf bağlamında tür seçiliminden ileri geldiğine inanmanın zor olduğunu düşünmüyorum. Bu üç yazarın da aynı fikirde olacağına inandığımdan, bu, grup seçilimini bireysel fedakârlığın bir açıklaması olarak kabul etmekten oldukça farklı bir konudur: türlerin yararına olan uyarlanımlar. Şimdi, grubun bir eşleyici değil de eşleyiciler için bir araç olarak görüldüğü bir başka grup seçilimi modeli hakkında konuşmaktayız. Bu ikinci türdeki grup seçilimine daha sonra değineceğim. Bu arada, tür seçiliminin gücünün basit büyük eğilimleri şekillendireceğine ilişkin inanç, göz ve beyin gibi karmaşık uyarlanımları bir araya getireceğinin gücüne dair inançla aynı şey değildir.

Paleontolojinin mutlak büyüklükteki basit artışlar ya da vücudun farklı kısımlarının göreceli büyüklükleri gibi başlıca eğilimleri önemlidir ve ilginçtir fakat bunlar, her şeyden öte, basittir. Eldredge ve Gould’un doğal seçilimin birçok seviyede dile getirilen genel bir teori olduğuna dair inancının kabul edilmesi durumunda, belli bir miktardaki evrimsel değişimi bir araya getirmek belirli çok az sayıda seçici eşleyicinin ortadan kaldırılmasını gerektirir. Seçici şekilde ortadan kaldırılan eşleyiciler ister genler ister türler olsun basit bir evrimsel değişim yalnızca çok az bir eşleyici değişikliğini gerektirir. Fakat çok sayıda eşleyici değişikliği karmaşık uyarlanımların evrimi için gereklidir. Eşleyici olarak geni ele aldığımızda en küçük ikame döngü zamanı zigottan zigota bir bireylik nesildir. Yıllar, aylar ya da daha küçük zaman birimleriyle ölçülür. En büyük organizmalarda bile ancak on yıllarla ölçülür. Öte yandan türleri eşleyici olarak düşündüğümüzde, ikame döngü zamanı bir türleşme za-

manı ile diğer türleşme zamanı arasındaki dönemdir ve binlerce, on binlerce ve yüz binlerce yılla ölçülür. Jeolojik zamanın verili bir döneminde ortadan kalkabilecek seçici tür sayısı gerçekleşebilecek seçici alel değişikliği sayısından çok daha azdır.

Bu yine tasavvur etmenin bir sınırı olabilir fakat Tersiyer dönemde yaşayan atların bacaklarının uzaması gibi basit bir eğilimi şekillendiren tür seçilimini kolayca görebiliyorken balinaların sucul hayata uyarlanımı gibi bir uyarlanımlar paketini bir araya getiren yavaş eşleyicinin yavaş biçimde ortadan kalkmasını göremem. Şimdi gayet emin bir şekilde bunun adaletsiz olduğu söylenebilir. Bir bütün olarak ele alındığında sucul yaşama uyarlanışları ne kadar karmaşık olursa olsun, balinalar değişken büyüklükte allometrik sabitler ve vücudun farklı bölgelerinde yer alan işaretlerle basit boyut eğilimlerine ayırlamazlar mı? Tür seçilimi nedeniyle atların bacaklarında tek boyutlu uzamayı kabullenebiliyorsanız paralel şekilde ilerleyen ve her biri tür seçilimiyle sürdürülen eşit ölçüde basit boyut eğilimlerinin tüm bir kümesi neden kabul edilmesin? Bu savdaki zayıflık istatistik bir zayıflıktır. Bu biçimde kuşkusuz balinalardaki sucul uyarlanımların evrimine ilişkin oldukça ölçülü bir tahmin olan on adet paralel eğilimin varlığını kabul edelim. Eğer Wright Kuralı bunların onuna da uygulanırsa, herhangi bir türleşme olayında on eğilimin her biri gelişebildiği gibi tersine de çevrilebilir. Tüm on eğilimin bir türleşme olayında gelişme ihtimali binden birden çok çok daha azdır. Eğer paralel yirmi eğilim olursa, bir türleşme olayının yirmi eğilimi de geliştirme şansı milyonda birden azdır.

Kuşkusuz, on (ya da yirmi) eğilimin tümü herhangi bir seçici olayda hep birlikte gelişmiyorsa bile karmaşık ve çok boyutlu uyarlanım yönünde bazı ilerlemeler elde edilebilir. Hepsinden öte bireysel organizmaların seçici ölümüyle de aynı kırılma noktasına varılabilir: ölçümün tüm farklı boyutları için en uygun nitelikte olan bir hayvan bulmak zordur. Savımız, sonuçta yine döngü zamanları arasındaki farklılığa gelip döner. Gen seçilimi durumundansa tür seçilimi durumunda eşleyicilerin ölümü arasındaki büyük döngü süresini dikkate alan nicel bir

yargıya varmalıyız. Ayrıca yukarıda ortaya çıkan birleşimsel sorunu da hesaba katmamız gerekiyor. Bu anlamda ne bir veriye ne de bu nicel yargılamayı yapabilecek matematik bilgisine sahibim. Buna karşın uygun bir sıfır varsayımının oluşturulmasında yer alacak yönteme ilişkin zayıf bir his taşımaktayım: Tasavvur etmekten hoşlanacağım, "D'Arcy Thompson bir bilgisayarla ne yapmış olabilir" ve daha önce yazılmış uygun tipte programlar genel başlığı altında yer alacaktır (Raup vd., 1973). Şimdilik tahminim tür seçiliminin karmaşık uyarlanım için genel olarak tatmin edici bir açıklama olmayacağı yönündedir.

Bir tür seçilimcisinin benimseyebileceği bir başka savı ele alalım. Tür seçilimcisi, birleşimsel hesaplamamı balinaların evrimindeki başlıca on eğilimin birbirinden bağımsız olduğu varsayımı üzerine kurmamı mantıksız bulup karşı çıkabilir. Değerlendirmemiz gereken birleşim sayısı kuşkusuz farklı eğilimler arasındaki ilişkiler nedeniyle azalacaktır. Burada, biri tesadüfi diğeri uyarlanımsal ilişki olarak adlandırılabilir iki farklı ilişki kaynağını birbirinden ayırt etmek önemlidir. Tesadüfi ilişki, embriyolojik olguların doğal bir sonucudur. Örneğin sol taraftaki ön bacağın uzamasının sağ ön bacağın uzamasından bağımsız olma olasılığı düşüktür. Birini sağlayan bir mutasyon, doğası gereği diğerrinin gerçekleşmesini de sağlamıştır. Bir miktar daha az açık olmak kaydıyla aynı durum kısmen ön ve arka bacakların uzaması için de geçerlidir. Muhtemelen böyle daha az bariz olan pek çok durum söz konusudur.

Öte yandan uyarlanımsal ilişki doğrudan embriyoloji mekanizmasından kaynaklanmaz. Karadan sucul yaşama geçen bir soy muhtemelen hareket ve solunum sistemlerinde değişikliğe ihtiyaç duyacaktır ve bunlar arasında doğal bir bağ olmasını beklememizi gerektirecek bariz bir neden yoktur. Yürümeye yaran vücut üyelerini yüzgece çeviren bir eğilim neden ciğerlerin oksijen süzme etkinliğini artıran eğilimle doğal olarak ilişkili olsun? Kuşkusuz böyle birlikte uyarlanan iki eğilimin embriyolojik mekanizmaların doğal bir sonucu olarak ilişkileneceği *olasıdır* fakat ilişkinin negatiftense pozitif yönde olması daha olası değildir. Değişimin ayrı boyutlarını sayarken

dikkatli olmamız gerekse de birleşimsel hesaplamamıza geri dönüyoruz.

Sonuçta tür seçilimcisi geri adım atabilir ve sıradan, düşük düzeydeki doğal seçilimi değişimin hatalı uyarlanmış birleşimlerini ayıklamak için kullanabilir. Böylece türleşme olayları, tür seçilimini elekten geçirmek üzere daha önce denenmiş ve kanıtlanmış birleşimlere hizmet eder. Fakat bu "tür seçilimcisi," Gould'un ışığıyla, hiçbir şekilde tür seçilimcisi değildir! Tüm ilginç evrimsel değişimlerin, her ne kadar kısa patlamalar ve kesintili durumlar içinde sıkışmış olsa da, türler arası değil aleller arası seçilimden kaynaklandığını kabul eder. Wright Kuralının ihlal edilmesini kabul eder. Şimdi "Wright Kuralı" adletsizce kolay biçimde ihlal edilebilir görünüyorsa, Gould kendisini ateşe atıyor dediğimde kastettiğim şey buydu. Wright'ın kendisinin kuralın adından sorumlu olmadığını bir kez daha hatırlatmalıyım.

Kesintili denge düşüncesinden çıkan tür seçilimi teorisi, büyük ölçekte gerçekleşen evrimin nicel değişikliklerinin tek boyutlu bazı kısımlarını iyi bir biçimde açıklayabilen ufuk açıcı bir teoridir. Bu teori, "Paley'in saati" ya da "Mükemmel ve Çok Karmaşık Organlar" gibi ilginç bulduğum, en azından tanrı kadar şekil verici bir aktörün varlığını gerektiren, karmaşık ve çok boyutlu uyarlanımları açıklamak için kullanılabılseydi çok şaşıırırdım. Eşleyicilerin alternatif aleller olduğu eşleyici seçilimi yeterince güçlü olabilir. Buna karşın eşleyiciler alternatif *türlerse*, bu çok yavaş olacağı için yeterince güçlü olduğundan kuşku duyarım. Eldredge ve Cracraft da (1980, s. 269) bu düşünceye katılıyor gibi gözükmektedir: "Doğal seçilim kavramı (uyum farklılıkları ya da popülasyonlardaki bireylerin farklılık gösteren üremeleri) popülasyon olgusu içinde kanıtlarla desteklenmiş görünmekte ve uyarlanımların olası değişimi, sürdürülmesi ve kökeni için mevcut en iyi açıklamayı sunmaktadır." Bu gerçekten de "kesintili denge yanlılarının" ve "tür seçilimcisinin" düşüncesiye bütün bu yaygaranın neden koptuğunu anlamak zor.

Basitleştirmek için, tür seçilimi teorisini, türlerin eşleyici olarak değerlendirildiği bir teori olarak tartıştım. Fakat okurlar,

bunun daha çok eşeysiz üreyen bir organizmadan eşleyici olarak bahsetmek olduğunu fark edeceklerdir. Bu bölümün ilk kısmında, bozulmayı sınamanın, eşleyici isminin bizi değnek çekirgesinin kendisiyle değil onun *genomuyla* kısıtlamaya zorladığını görmüştük. Benzer şekilde, tür seçilimi modelinde eşleyici olan türler değil gen havuzudur. Şimdi "Bu durumda, işi neden tam hakkıyla yapmıyorsun ve Eldredge/Gould modelinde bile geni daha büyük bir birim olarak ele almaktansa eşleyici olarak ele almıyorsun?" diye sormak caziptir. Bunun yanıtı, *gen havuzunun* birlikte uyarlanan bir birim olduğu konusunda haklıysalar, değişime karşı denge sağlayıcı bir tamponlama yaparak, değnek çekirgesinin genomunu tek bir eşleyici olarak değerlendirmek konusunda da o kadar haklıdırlar olmalıdır. Ancak eşeysiz olarak üretildiğinde genomun bu hakka sahip olması gibi ancak üreme bakımından yalıtılırsa gen havuzu da bu hakka sahiptir. Bu halde bile bu hakkın temelleri pek sağlam değildir.

Bu bölümün ilk kısımlarında, genomu eşeysiz olarak üretilmişse bile bir organizmanın kesinlikle eşleyici olmadığını ortaya koymuştuk. Şimdi tür gibi üreme bakımından yalıtılmış bir grubun gen havuzunun eşleyici olarak değerlendirildiği durumlar olabileceğini görüyoruz. Bunu geçici olarak kabul edersek, bu eşleyiciler arasındaki seçim tarafından yönlendirilen evrimi gözümüzün önüne getirebiliriz fakat bu türde bir seçilimin, karmaşık uyarlanımı açıklama olasılığının düşük olduğunu belirtmiştim. Daha önceki bölümde tartıştığımız küçük genetik parçadan farklı olarak eşleyici ismi için olası başka adaylar var mıdır?

Daha önce yalnızca karmaşık ve iletişim halindeki beyinler tarafından sağlanan bir çevrede filizlenen, hiçbir şekilde genetik olmayan türdeki eşleyicileri desteklemiştim. Bunlara "mem" adını verdim (Dawkins, 1976a). Ne yazık ki, Cloak'ın (1975) aksine, kendilerini doğru anladıysam, Lumsden ve Wilson (1980) gibi, ben de memin bir eşleyici olarak kendisiyle "fenotipik etkileri" ya da "mem ürünleri" arasındaki ayrım hakkında yeterince açık değildim. Bir mem beyinde yer alan bilgi birimi olarak değerlendirilmelidir (Cloak'ın i-kültürü). Beyin bilgi depolamak için ne tür fiziksel ortamı kullanırsa kullansın orada somutla-

şan belirli bir yapısı vardır. Beyin bilgiyi sinaptik iletişim örüntüsü biçiminde depoluyorsa, bir mem, ilkesel olarak, sinaptik yapının belirli bir örüntüsü olarak mikroskop altında görünmelidir. Eğer beyin bilgiyi "dağılmış" biçimde (Pribram, 1974) depoluyorsa mem mikroskop lamı üzerinde yerleşim gösteremez ama yine de ben onun beyinde fiziksel bir yerleşim gösterdiğini düşünmek isterim. Bu onu, kendisinin dış dünyadaki sonuçları olan (Cloak'ın m-kültürü) fenotipik etkilerinden ayırır.

Bir memin fenotipik etkileri, sözcükler, müzik, görsel öğeler, giyim tarzı, yüz ya da el mimikleri, baştankaralarda görülen süt şişesi kapağı açma yeteneği ya da Japon makaklarında görülen buğday yıkama biçiminde karşımıza çıkabilir. Bunlar memlerin beynin içindeki dışa dönük ve görülebilir (duyulabilir vb) belirtileridir. Diğer bireylerin duyu organları tarafından algılanabilirler ve kendilerini algılayan bireylerin beyinlerine öyle bir işlenirler ki orijinal memin bir kopyası (mutlaka orijinalin tıpkısı olmak zorunda değil) oraya kazanır. Memin yeni kopyası, başka beyinlerde kendi kopyalarının yapılabileceği sonucuyla birlikte artık kendi fenotipik etkilerini yayınlayacak bir konumdadır.

Netlik sağlamak için arketip eşleyicimiz olan DNA'ya dönersek, bunun dünya üzerinde yarattığı iki önemli tip sonucu vardır. Birincisi hücre içindeki eşleyici aygıtları kullanarak kendi kopyalarını yapar. İkincisi, dış dünya üzerinde kendi kopyalarının sağkalım şansına etki eden etkilere sahiptir. Bu iki etkiden birincisi memin bireyler arası iletişim aygıtını kullanmasına ve kendi kopyalarını yapmasını taklit etmesine denk düşer. Eğer bireyler taklit etmenin yaygın olarak görüldüğü toplumsal bir iklimde yaşıyorsa bu, DNA'yı kopyalanacak enzimler bakımından zengin olan hücre ortamına denk düşer.

Fakat DNA'nın geleneksel olarak "fenotipik" diye adlandırılan ikinci etkisi hakkında ne söyleyebiliriz? Memin fenotipik etkisi, kendi eşleme başarısı ya da başarısızlığına nasıl katkı sunar? Bunun yanıtı genetik eşleyiciye verilecek yanıtla aynıdır. Memin kendisini taşıyan bir bedenin davranışı üzerindeki herhangi bir etkisi, memin sağkalım şansını etkileyebilir. Kendisini taşıyan bedeni uçurumdan atlatan bir memin kaderi kendini ta-

şıyan bedeni uçurumdan atlatan bir genle aynı olacaktır. Mem havuzundan elenme eğiliminde olacaktır. Fakat bedenin sağkalımını sağlamak genetik eşleyicilerde başarıyı oluşturan şeylerin ancak bir kısmı olabildiği gibi, memlerin de kendilerini korumak için fenotip üzerinden çalıştığı pek çok başka yöntem de mevcuttur. Memin fenotipik etkisi bir melodiye, kopyalanması daha kolay olacaktır. Eğer bu bir bilimsel düşünce ise dünyadaki bilimsel beyinlere yayılma şansı mevcut düşünce dizileriyle olan uyumu tarafından etkilenecektir. Eğer politik ya da dini bir düşünce ise, fenotipik etkilerinden biri, içinde yer aldığı bedeni yeni ve yabancı düşünceleri hoşnutsuz kılıyorsa kendi varlığını sürdürmesine yardımcı olabilir. Bir mem çoğalmaya yönelik kendi fırsatlarına sahiptir ve memin başarısının genetik başarıyla bağlantısı olmasına gerek yoktur.

Bu pek çok meslektaşım tarafından tüm mem teorisinin en zayıf noktası olarak görülmektedir (Greene, 1978; Alexander 1980, s. 78; Staddon, 1981). Ben bir sorun görmüyorum ya da daha doğrusu sorunu görüyorum fakat bir eşleyici olarak memler için, genler için olandan daha büyük bir sorun teşkil ettiğini düşünmüyorum. Sosyobiyoloji alanındaki meslektaşlarım örnek olduğum için bana defalarca kızdılar. Çünkü bir memin başarısının *nihai* ölçütünün Darwinci "uyum"a katkısı olması gerektiği konusunda onlara katılmayacağım. Aslında "iyi bir mem" yayılır çünkü onu algılayacak beyinler mevcuttur düşüncesinde ısrarcıdırlar ve beyinlerin onu algılayışı nihai olarak (genetik) doğal seçim tarafından şekillendirilir. Hayvanların diğer hayvanları taklit ettiği gerçeği kendilerinin Darwinci uyum çerçevesinde nihai olarak açıklanabilir olmalıdır.

Fakat genetik bakımından Darwinci uyum kavramının sihirli bir yanı yoktur. En üst seviyeye çıkarılan bir temel nicelik olarak ona öncelik veren bir yasa yoktur. Uyum, eşleyicilerin, bu durumda genetik eşleyicilerin, varlığını sürdürmesi hakkındaki bir konuşma biçiminden başka bir şey değildir. Soy hattı eşleyicisi tanımına uyan başka türde bir varlık ortaya çıkarsa bu yeni eşleyicinin kendi varlığını sürdürmek üzere etkinlik gösteren çeşitleri daha fazla sayıda bulunma eğiliminde olacaktır. Tutar-

lı olmak adına kendi memlerini yaymada bir bireyin başarısını ölçen "bireysel uyumun" yeni bir türünü icat edebildik.

"Memlerin tamamen genlere bağlı olduğu fakat genlerin memlerden bağımsız olarak var olabildiği ve değiştiği" (Bonner 1980) kuşkusuz doğrudur. Fakat bu, mem seçilimindeki nihai başarı ölçütünün genlerin varlığını sürdürmesi anlamına gelmemektedir. Bu, başarının, kendilerine sahip olan bireylerin genlerinin lehinde olan memlere gideceği anlamına gelmemektedir. Kuşkusuz bu bazen böyle olacaktır. Çok açıktır ki kendilerine sahip olan bir bireyin ölmesine neden olan bir mem ciddi bir dezavantaja sahiptir ancak bu mutlaka ölümcül bir dezavantaj değildir. İntihardan sorumlu bir genin kendisini dolaylı bir yolla yaymasında olduğu gibi (örn. sosyal işçi böcekler ya da ebeveyn fedakârlığı) dramatik ve iyi pazarlanmış bir şehitlik hikâyesi derinden gelen bir nedenle diğerlerine ilham verdiğinde ve sonra bu da başkalarına ilham verdiğinde bir intihar memi de yayılabilir (Vidal, 1955).

Bir memin görelî var olma başarısının, memin kendisini bulduğu toplumsal ve biyolojik iklime sıkı sıkıya bağlı olacağı doğrudur ve bu iklim, popülasyonun genetik içeriği tarafından kesinlikle etkilenecektir. Bu başarı aynı zamanda mem havuzunda var olan sayısız meme de bağlı olacaktır. Genetik evrimciler iki alelin görelî başarısının, gen havuzunda hâkim olan diğer lokustaki genlere bağlı olabileceği fikrinden mutluluk duymaktadır ve ben bundan daha önce "birlikte uyarlanmış genomların" evrimiyle ilişkili olarak bahsetmiştim. Gen havuzunun istatistiksel yapısı, herhangi bir genin alellerine göre başarısını etkileyen bir iklim ya da çevre oluşturur. Bir genetik arka plana karşı bir alel tercih edilebilir; başka bir genetik arka plana karşı bunun aleli tercih edilebilir. Örneğin bir gen havuzunda kuru ortamlarda hayvanları hasta eden genler hâkimse bu, seçim baskısını geçirgen olmayan deri yapısıyla ilişkili genlerinde kuracaktır. Fakat gen havuzuna önemli yerler aramakla ilişkili genler hâkimse daha geçirgen deri yapısıyla ilişkili aleller tercih edilecektir. Burada açıkça önemli olan nokta, bir lokustaki seçilimin diğer lokustaki seçilimden bağımsız olmadığıdır. Bir

soy belirli bir yönde evrimleşmeye başladığında pek çok lokus uykuya dalacaktır ve ortaya çıkan pozitif geri bildirimler dış dünyadan gelen baskılara rağmen, soyun aynı yönde devam etmesi lehinde olacaktır. Herhangi bir lokusta yer alan aleller arasında seçim yapan çevrenin önemli bir kısmı, diğer lokusta gen havuzuna zaten hâkim olan genler olacaktır.

Buna benzer şekilde, herhangi bir mem üzerindeki seçimin önemli bir kısmı, mem havuzuna halihazırda hâkim olan diğer memler olacaktır (Wilson, 1975). Eğer toplumda Marksist ya da Nazi memleri hâkimse herhangi yeni bir memin çoğalma başarısı var olan arka planla uyumu tarafından etkilenecektir. Bu yöndeki geri bildirimler gen temelli evren tarafından tercih edilecek doğrultuyla bağlantısı olmayan, hatta buna karşı olan mem temelli evrimi taşıyabilen bir ivme sağlayacaktır. Pulliam ve Dunford'ın (1980) "kültürel evrim, kökenini ve kurallarını genetik evime borçludur fakat tamamen kendine ait bir ivmeye sahiptir" düşüncesine katılıyorum.

Mem temelli seçim ile gen temelli seçim süreçleri arasında kuşkusuz önemli farklılıklar mevcuttur (Cavalli-Sforza ve Feldman 1973,1981). Memler çizgisel kromozomlar boyunca dizilmezler ve farklı lokusları işgal ettikleri ve bunlar için rekabet ettikleri ya da tanımlanabilir alellere sahip olup olmadıkları açık değildir. Her ne kadar mem taşıyan ve taşımayan beyinler tarafından üretilen davranışlar arasındaki farkı kastediyor olsak da tıpkı genler için söz konusu olduğu gibi, muhtemelen sağladıkları farklılıklar anlamında onların fenotipik etkilerinden de kesin olarak bahsedebiliriz. Kopyalama süreci muhtemelen genlerin kopyalama sürecinde olduğu kadar güvenilir değildir: her bir kopyalama olayında belirli bir "mutasyon yapıcı" element var olmalıdır ve bu arada bu, bu bölümde daha önce tartıştığımız "tür seçilimi" için de doğrudur. Memler birbiriyle, genlerin birbiriyle karışmadığı biçimde kısmen karışıyor olabilir. Yeni "mutasyonlar" rastgele olmaktansa evrimsel eğilimlerle ilişkili olarak "yönlendiriliyor" olabilir. Weismanncılığın eşdeğeri, memler söz konusu olduğunda, genler için olduğundan daha az katıdır: fenotipten eşleyiciye doğru giden "Lamarckçı"

nedensel bir akış olabilir ve bunun ters yöndeki akışı da mümkündür. Bu farklılıklar genetik doğal seçilimle benzerlik kurmayı değersiz ya da olumlu anlamda yanıltıcı hale getirmek için yeterli olabilir. Buna ilişkin olarak benim hissettiğim şey, bunun asıl değerinin, genetik doğal seçilime ilişkin algımızı keskinleştirdiği şekilde, insanın ürettiği kültürü anlamamıza çok da yardımcı olmayacağı yönündedir. Tartışmak için yeteri kadar cüretkâr olmamın tek nedeni bu. Çünkü kültürle ilgili yazına bu konuya güvenilir bir katkı yapacak kadar hâkim değilim.

Memleri genlerle aynı bağlamda olacak şekilde eşleyiciler olarak değerlendiren iddialar her ne olursa olsun, bu bölümün ilk kısmı bireysel organizmaların eşleyici olmadığını ortaya koymuştur. Buna karşın organizmalar büyük öneme sahip bariz işlevsel birimlerdir ve şimdi oynadıkları rolün tam olarak ne olduğunu ortaya koymak gerekmektedir. Organizma bir eşleyici değilse nedir? Bir araç, eşleyicilerin (genler ve memler) kendisinin içinde hareket ettiği, nitelikleri, içinde taşıdığı eşleyicilerden etkilenen ve eşleyicinin yayılması sürecinde bileşik bir alet olarak görülebilecek bir varlıktır. Fakat bireysel organizmalar bu anlamda araç olarak ele alınabilecek tek varlık değildir. Daha büyük varlıkların içine gömülü bir varlıklar hiyerarşisi mevcuttur ve teorik olarak araç kavramı bu hiyerarşinin herhangi bir düzeyine uygulanabilir.

Hiyerarşi kavramı genel olarak önemli bir kavramdır. Kimyacılar, maddenin her biri elektronları aracılığıyla birbiriyle etkileşen yüz kadar farklı atomdan yapıldığına inanmaktadırlar. Atomlar kendi düzeylerinde geçerli olan kanunlarla yönetilen büyük birliktelikler oluşturan topluluklardır. Dolayısıyla büyük madde öbekleri hakkında düşünürken kimyanın kanunlarına karşı gelmeksizin, atomları göz ardı etmeyi uygun bulmaktayız. Motorlu bir arabanın çalışmasını açıklarken atomları ve van der Waals kuvvetini açıklama birimi olarak unuttur ve silindirler ile bujilerden söz ederiz. Bu yalnızca atomların iki düzeyi ve silindir başları için geçerli değildir. Atomik düzeydeki temel parçacıklardan moleküllere ve kristallere oradan yardım almayan duyu organlarımızın karşılık

vermek üzere yapıldığı büyük ölçekli parçalara kadar uzanan bir hiyerarşi mevcuttur.

Canlı madde karmaşıklık merdivenine yeni bir basamak kümesi ekler: Bu kümede, katlanarak dördüncül yapılarını oluşturan makromoleküller, hücre içi zarlar ve organeller, hücreler, dokular, organizmalar, popülasyonlar, topluluklar ve ekosistemler vardır. Daha büyük birimler içinde gömülü olan buna benzer bir birim hiyerarşisi canlıların karmaşık yapay ürünlerine örnek oluşturur: yarıiletken kristaller, transistörler, birleşik devreler, bilgisayarlar ve ancak "yazılım" diliyle anlaşılabilir gömülü birimler. Her düzeyde, birimler o düzeye özgü olan ve daha düşük düzeydekilere uygun biçimde indirgenemeyen kanunlara uyarak birbiriyle etkileşir.

Bundan daha önce defalarca söz edilmiştir ve neredeyse artık basmakalıp olduğu açıkça ortadadır. Fakat bazen bu basmakalıp lafları iyi niyeti göstermek adına tekrarlamak gerekir! Bir kimse özellikle kısmen sıra dışı bir hiyerarşiyi vurgulamak istiyorsa bu hiyerarşi fikrinin kendisine karşı "indirgemeci" bir saldırı olarak görülebilir. İndirgemecilik kirli bir sözcüktür ve "ben bilirimci" bir tür kibir, bir moda haline gelmiştir. Bireysel bedenlerin içindeki mekanizmalarla ilgili konuşurken bu tarza coşkuyla uyabilirim ve geleneksel nörofizyolojik açıklamalardanansa davranışın "nöro-ekonomik" ve "yazılım" biçimindeki açıklamalarının savunuculuğunu daha önce yaptım (Dawkins, 1976b). Bireysel gelişim için benzer bir yaklaşımı tercih ederim. Fakat bütüncül vaazların düşünce yerine kolayca geçebileceği zamanlar vardır ve inanıyorum ki seçim birimi hakkındaki tartışma da bunun örneklerinden biridir.

Yaşama, bu kitabın da savunduğu yeni-Weismanncı gözle bakış, açıklamanın temel birimi olarak genetik eşleyiciye vurgu yapar. Bunun, işlevsel ve amaca yönelik açıklamada, atoma benzer bir rol oynadığına inanıyorum. Eğer "bir şeyin yararına" anlamında uyarlanımlardan bahsetmek istiyorsak, bu şey, etkin, soy-hattı eşleyicisidir. Bu, küçük bir DNA parçasıdır, sözcüğün bazı tanımlarına göre tek bir "gendir." Fakat elbette bu küçük genetik birimlerin, bir kimyacının atomların yaptığını

düşündüğünden daha fazla birbirinden yalıtık biçimde çalıştığını ileri sürmüyorum. Tıpkı atomlar gibi genler de topluluk halinde bulunur. Genellikle kromozomlar boyunca dizilirler, kromozomlar, hücre zarları içinde bulunan sitoplazmada sarı-lı haldeki hücre çekirdeğinin zarlarının içinde gruplar halinde paketlenirler. Hücreler de normal olarak yalıtık değildirler fakat organizma olarak bildiğimiz devasa yapıları oluşturmak üzere kopyalanırlar. Şimdi iç yerleşikliği içeren tanıdık bir hiyerarşiye bağlanmış bulunuyoruz ve bundan daha ileriye gitmemize gerek yok. İşlevsel anlamda konuşursak genler de bir arada bulunurlar. İçinde yer aldıkları bedenler üzerinde fenotipik etkileri vardır fakat bunu yalıtılmış olarak yapmazlar. Bunu bu kitapta defalarca vurgulamaya çalıştım.

Benim indirgemeci görünmemin nedeni, birimlerin hayatta kaldığı fenotipik *araçların* gelişimi söz konusu olduğunda bütün kalbimle bir etkileşimciyken, gerçekten varlığını sürdüren ya da sürdüremeyen birimler anlamındaki seçim birimi konusunda atomcu bir bakışa sahip olmamdır:

Bir genin fenotipik etkisinin genomdaki diğer genlerin pek çoğu ve hatta tümü olmadan anlamsız bir kavram olacağı doğrudur. Fakat organizma ne kadar karmaşık ve girift olursa olsun, organizmanın bir *işlev* birimi olduğuna ne kadar katılırsak katılalım, onu *seçilim* birimi olarak adlandırmanın yanıltıcı olacağını düşünüyorum. Genler embriyonik gelişim üzerinde etkili olurken birbiriyle sizinle olduğu kadar etkileşebilir ve hatta "kaynaşabilir." Fakat gelecek nesillere aktarılacak söz konusu olduğunda birbirleriyle kaynaşmazlar. Evrim sürecinde bireysel fenotipin önemini küçültmeye çalışmıyorum. Sadece bunun rolünün ne olduğunu tam anlamıyla aydınlığa kavuşturmaya çalışıyorum. Eşleyicinin korunmasında işlevi olan en önemli araç budur: fakat korunan şey o *değildir* [Dawkins, 1978a, s. 69].

Bu kitapta "araç" sözcüğünü bütünlüklü ve tutarlı bir "eşleyici koruma aygıtı" anlamında kullanıyorum.

Bir ad vermeye değecek kadar farklı olarak bir araç, bir grup eşleyiciye ev sahipliği yapan ve bu eşleyicilerin korunması ve yayılması için bir birim olarak işlev gören herhangi bir birimdir. Tekrar vurguluyorum, araç, bir eşleyici değildir. Bir eşleyici-

nin başarısı, kopyaları halinde varlığını sürdürmesiyle ölçülür. Bir aracın başarısı, içinde barındırdığı eşleyicileri yayma kapasitesiyle ölçülür. Örnek teşkil eden bariz araç bireysel organizmadır fakat bu yaşam hiyerarşisinde başlığın uygulanabileceği tek düzey değildir. Organizma düzeyinin altındaki aday araçlar olarak kromozomları ve hücreleri inceleyebiliriz. Herhangi bir düzeydeki bir araç yok edilirse onun içinde bulunan tüm eşleyiciler de yok olur. Dolayısıyla doğal seçim, en azından bir ölçüye kadar, araçlarının yok edilmeye direnmesine neden olacak eşleyiciler lehinde işleyecektir. İlkel olarak bu tekil organizmalara olduğu kadar organizma gruplarına da uygulanabilir. Bir grup yok edilirse içindeki tüm genler de yok edilmiş olur.

Bununla birlikte aracın *sağkalımı* hikâyenin yalnızca bir kısmıdır. Farklı düzeydeki araçların "üremesi" yönünde faaliyet gösteren eşleyiciler aracın yalnızca sağkalımı yönünde faaliyet gösterenlerden daha başarılı olacaktır. Organizma düzeyinde üreme daha fazla tartışmayı gerektirmeyecek kadar tanındıktır. Grup düzeyindeki üreme daha sorunlu bir durumdur. İlkel olarak, bir grup, bir "yayılma birimini," örneğin dışarı çıkıp yeni bir grup bulacak bir genç organizma grubunu gönderirse üremiş olarak kabul edilebilir. Seçilimin gerçekleşebileceği iç içe yuvalanmış düzey hiyerarşisi düşüncesi –benim terimimle söylenirse, araç seçilimi–Wilson'ın (1975) grup seçilimiyle ilgili olan bölümünde vurgulanmıştır (örn. Şekil 5-1).

Daha önce "grup seçilimi" ve diğer üst düzeydeki seçimle ilgili genel şüpheciligi paylaşma nedenlerimi belirtmiştim. Yakın zamanda konuyla ilgili yazındaki hiçbir şey düşüncemi değiştirecek kadar bana cazip gelmedi. Fakat buradaki mesele bu değil. Buradaki mesele eşleyiciler ve araçlar gibi birbirinden çok farklı iki kavramsal birim arasındaki farklılık konusunda net olmamız gerektiğidir. Eldredge ve Gould'un "tür seçimini" anlamanın en iyi yolunun türleri *eşleyiciler* olarak ele almak olduğunu ileri sürmüştüm. Fakat sıradan bir şekilde grup seçimi olarak adlandırılan, Wilson (1975) tarafından derlenenlerin tümü ve Wade (1978) tarafından derlenenlerin büyük bir kısmını içeren modellerin büyük çoğunluğu, grupları araçlar olarak ele

almaktadır. Söz konusu edilen seçilimin sonucu gen frekanslarındaki değişimdir. Örneğin fedakârlık genlerindeki artış bencil genler pahasına gerçekleşir. Genler hâlâ (araç) seçim sürecinin bir sonucu olarak hayatta kalan ya da kalamayan eşleyiciler olarak değerlendirilmektedir.

Grup seçilimin kendisine baktığımızda, benim buna ilişkin yargım, kendisinin sunduğu biyolojik bağlamdan çok teorik bir ustalığın içine çekildiğidir. Matematikle ilgili saygın bir derginin editörü bana sürekli olarak çok zor problemleri çözdüğünü belirten ustaca yazılmış yayınlarla rahatsız edildiğini ifade etmişti. Burada imkânsız olduğu ortaya çıkan bir şey, özel bir entelektüel heves için dayanılmaz bir meydan okuma olarak görülmektedir. Sürekli hareket eden makineler de bazı amatörler için hayranlık kaynağı olmaktadır. Grup seçilimi durumu da buna çok benzemektedir: olanaksız olduğu asla ortaya çıkmamıştır ve çıkmayacaktır da. Yine de umarım, bir kısım grup seçiliminin ısrarlı romantik çağrısının, Wyne-Edwards (1962) açığa çıkarıp bize değerli bir hizmette bulunduğundan beri teorinin kazandığı saygın biçim verme niteliğinden kaynaklanıp kaynaklanmadığına ilişkin merakım bağışlanır. Grup seçilimciliği karşıtlığı herkes tarafından ortodoks bir yaklaşım olarak görülmüştür ve Maynard Smith'in işaret ettiği gibi (1976a), "Alınan bir konum ortodokslaşmışsa bunun eleştirilmesi gerektiği bilimin doğasında vardır..." Bu kuşkusuz sağlıklı bir yaklaşımdır fakat Maynard Smith daha da derine iner: "Ortodokslaşan bir konum onun yanlış olduğu anlamına gelmez..." Grup seçilimciliğine daha sert yaklaşımlar Gilpin (1975), E. O. Wilson (1975), Wade (1978), Boorman ve Levitt (1980) ve D. S. Wilson (1980, fakat Grafen 1980 tarafından yapılan eleştiriye de bakınız) tarafından getirilmiştir.

Tekrar grup seçilimciliğine karşılık birey seçilimciliği tartışmasına dönmeyeceğim. Bunun nedeni, araç ister grup ister bireysel organizma olsun, bu kitabın temel amacının bir bütün olarak araç kavramının zayıflığına dikkat çekmek olmasıdır. Grup seçilimciliğine en sadık olanlar bile bireysel organizmanın çok daha tutarlı ve önemli bir "seçim birimi" olduğu görü-

şüne katılacaktır. Hamlemi, gruptan çok benim temsili aracım olan bireysel organizmaya yoğunlaştıracam. Gruba karşı olan dava, bir tür doğal ayar olarak güçlendirilmelidir.

Kendi kavramım olan araç kavramını, kolaylıkla alt edilebilecek bir eleştiri hedefi olarak icat etmişim gibi görünebilir. Fakat bu doğru değildir. Araç ismini doğal seçilime hâkim ve ortodoks bir yaklaşım için temel teşkil eden bir kavrama ifade kazandırmak için verdim. Doğal seçilimin, bazı köktenci bakımlardan, genlerin (ya da daha büyük genetik eşleyicilerin) varlığını sürdürmelerindeki farklılıklara dayalı olduğu kabul edilmektedir. Fakat genler çıplak değildir, içinde yer aldıkları bedenler (ya da gruplar vb) aracılığıyla iş görürler. Her ne kadar seçilimin nihai birimi gerçekten de genetik eşleyici olsa da, seçilimin daha yakın biriminin genellikle daha büyük bir şey, çoğunlukla bireysel bir organizma olduğu kabul edilir. Bu nedenle Mayr (1963), kitabının tüm bir bölümünü bireysel bir organizmanın tüm genomunun işlevsel uyumunu göstermeye adanmıştır. Mayr'ın değindiği noktaları 13. Bölümde ayrıntılı olarak tartışacağım. Ford (1975, s. 185), seçim birimi birey olduğu halde bu birimin gen olduğunun söylenmesi "hatasından" kibirli bir şekilde bahseder. Gould (1977b) şöyle yazmaktadır:

Seçim basit bir şekilde genleri görüp bunların arasından doğrudan bir seçim yapamaz. Bedenleri ara öge olarak kullanmak zorundadır. Bir gen hücre içinde gizlenmiş olan DNA parçasıdır. Seçim bedenleri görür. Bazı bedenler daha güçlü olduğundan, daha iyi yalıtıldığından, eşeyssel olgunluğa daha erken eriştiğinden, mücadelede daha acımasız olduğundan ya da daha güzel olduğundan....tercih edilir. Seçim daha güçlü bir bedeni tercih ederken doğrudan güç geni üzerine etki ediyorsa bu Dawkins'i haklı çıkarır. Eğer bedenler genlerin belirsizliğe yer vermeyen haritaları olsaydı, mücadele içindeki DNA parçaları renklerini dışarı verirlerdi ve seçim doğrudan bunlar üzerinde etkili olurdu. Fakat bedensel yapılar böyle şeyler değildir... Bedensel yapılar her biri tek bir gen tarafından inşa edilmiş kısımlara ayrılamaz. Vücudun pek çok kısmı inşa edilirken yüzlerce gen buna katkı sağlar ve bunların etkinlikleri sürekli olarak değişen bir dizi çevresel etkiyle düzenlenir: embriyonik ve doğum sonrası, iç ve dış çevre.

Eğer bu gerçekten de iyi bir savsa, seçim birimi olarak geni kabul eden düşünceye ne kadar karşıysa tüm bir Mendel genetiğine de o kadar karşı bir savdır. Bir Lamarckçı fanatik olan H. G. Cannon, bunu çok açıkça şöyle kullanmıştı: "yaşayan bir beden ne yalıtık bir şeydir ne de Darwin'in düşündüğü gibi, daha önce ifade ettiğim kutu içindeki mermer parçaları örneğindeki gibi, bir parçalar toplamıdır. Bu modern genetiğin bir trajedisidir. Yeni Mendelci varsayımın taraftarları organizmayı pek çok gen tarafından kontrol edilen pek çok özellik olarak değerlendirirler. Çoklu genlerle ilgili neyi sevdiklerini söyleyelim. Bu onların fantastik savlarının özüdür" (Cannon, 1959, s. 131).

İnsanların çoğu, bunun Mendel genetiğine ve geni seçim birimi olarak değerlendirmeye karşı iyi bir sav olmadığı konusunda aynı fikirde olacaktır. Gould ve Cannon'un yaptığı hata genetik ve embriyolojiyi birbirinden ayırmamalarıdır. Mendelcilik belirli bir embriyolojinin değil belirli bir kalıtımın teorisidir. Gould ve Cannon'un ileri sürdüğü sav, belirli bir embriyolojiye karşı geçerlidir ve embriyolojinin harmanlanması lehindedir. Ben de bu kitapta başka yerlerde benzer savları ileri sürdüm (örn. "Önoluşçuluğun sefaleti" adlı 9. Bölümdeki kek benzetmesi). Fenotipin gelişimi üzerindeki etkileri söz konusu olduğu müddetçe genler gerçekten de harmanlanırlar. Fakat daha önce yeterince vurguladığı gibi, çoğalırken ve nesiller boyunca rekombinasyona uğrarken *harmanlanmazlar*. Genetikçiler için ve seçim birimi hakkında çalışanlar için önemli olan budur.

Gould şu şekilde devam eder:

Dolayısıyla vücut kısımları translasyona uğramış genler değildir ve seçim doğrudan bu kısımlar üzerinde bile işlemez. Karmaşık şekillerde etkileşen kısımlar avantaj sağladığı için doğal seçim tüm bir organizmayı ya kabul eder ya da reddeder. Kendi varoluş kaderini çizen genler tasavvuru, anladığımız anlamdaki gelişim genetiğiyle çok az ilişkilidir. Dawkins'in başka bir benzetmeye ihtiyacı olacak: Birlikler, ittifaklar kuran, bir pakta katılma şansı yaratmak için riayet eden, olası çevrenin nabzını tutan genler. Fakat pek çok geni bir araya getirip çevre tarafından yönlendirilen eylemler zinciri hiyerarşisi içinde topladığınızda ortaya çıkan nesne bir bedendir.

Gould burada gerçeğe biraz daha yaklaşıyor fakat gerçek 13. Bölümde göstermeyi umduğum gibi daha derindedir. Bu konuya önceki bölümde değinildi. Kısaca, genlerin "birlikler" oluşturmaları ve "ittifaklar kurmasının" anlamı şudur: Seçilim *diğer genlerin varlığında başarılı olan genleri tercih eder ve dolayısıyla bu genler onların varlığında başarılı olur*. Böylece gen havuzunda karşılıklı olarak uyumlu olan gen kümeleri ortaya çıkar. Bu, "sonuçtaki nesneyi bir beden olarak adlandırdığımızı" söylemekten çok daha incelikli ve daha kullanışlıdır.

Genler *elbette* seçilim için doğrudan görünür nitelikte değildir. *Açıktır ki* genler, fenotipteki etkileri dolayısıyla seçilirler ve ancak yüzlerce başka genle birlikte bir fenotipik etkiye sahip oldukları söylenebilir. Fakat bu fenotipik etkilerin, en iyi biçimde, düzgün bir şekilde ayrı bedenlerle (ya da diğer ayrı araçlarla) sarılan şeyler olarak değerlendirileceği varsayımının tuzağına düşmememiz gerektiği bu kitabın tezidir. Genişlemiş fenotip ilkesi, bir genin (genetik eşleyicinin) fenotipik etkisinin en iyi şekilde dünya genelinde ve ancak bir rastlantı eseri olarak, içinde yer aldığı, bireysel organizma –ya da başka bir araç– üzerindeki bir etki olarak görülebileceğini ifade eden bir ilkedir.

BENCİL YABANARISI MI YOKSA BENCİL STRATEJİ Mİ?

Bu bölüm uygulamalı araştırma yöntemiyle ilgili bir bölümdür. Teorik düzeyde bu kitabın temel tezini kabul edenler olacaktır fakat uygulamada, sahada çalışanların dikkatini *bireysel* avantaj üzerine odaklayacağına karşı çıkanlar da olacaktır. Bu kişiler teorik anlamda doğal dünyayı eşleyicilerin savaş alanı olarak görmenin doğru olduğunu fakat araştırma yaparken, bireysel organizmaların Darwinci uyumunu ölçmek ve karşılaştırmak zorunda olduğumuzu söyleyeceklerdir. Karşımızdaki durumun mutlaka bu olmadığını göstermek için bir araştırmayı burada ayrıntılı olarak tartışmak istiyorum. Bireysel organizmaların başarısını karşılaştırmak yerine bireyler arasında ortalama bir hale gelmiş "stratejilerin," "programların" ya da "alt programların" başarısını karşılaştırmak uygulamada genellikle daha kullanışlıdır (Maynard Smith, 1974). Burada tartışmak üzere, örneğin "en uygun biçimde yiyecek arama" üzerine olan çalışmalar (Pyke, Pulliam ve Charnov 1977; Krebs, 1978), Parker'ın (1978a) bok sinekleri üzerindeki çalışmaları ya da Davies tarafından derlenen örneklerin herhangi biri (1982) gibi pek çok araştırma arasından Brockmann'ın kazıcı yabandarıları üzerine olan çalışmasını seçtim. Bunun tek nedeni konuya oldukça hâkim olmamdır (Brockmann, Grafen ve Dawkins, 1979; Brockmann ve Dawkins, 1979; Dawkins ve Brockmann, 1980).

"Program" sözcüğünü tam olarak Maynard Smith'in "strateji" sözcüğünü kullandığı anlamda kullanacağım. "Program" sözcüğünün "strateji" sözcüğünün yerine seçmemin nedeni deneyimlerimizin "strateji" sözcüğünün en azından iki farklı biçimde yanlış anlaşılmaya müsait olduğunu söylemesinden kaynaklanmaktadır (Dawkins, 1980). Ayrıca *Oxford İngilizce Sözlüğü*'nü

ve standart Amerikan kullanımını izleyerek Fransızcadan gelen on dokuzuncu yüzyıl etkisini gösteren "programme" biçimi yerine "program" biçimini kullanmayı tercih ediyorum. Bir program (ya da strateji), bir eylem reçetesi ve tıpkı bir bilgisayarın kendi programına *uymasında* olduğu gibi bir hayvanın uyar gibi görüldüğü bir yönergeler kümesidir. Bir bilgisayar programcısı yazacağı programı, emir kipi halindeki İngilizce gibi düşünebileceğimiz Algol ya da Fortran gibi dilleri kullanarak yazar. Bilgisayarın donanım kısmı bu yarı İngilizce talimatlara uyacak biçimde yapılmıştır. Çalışmaya başlamadan önce program bilgisayar tarafından çok daha temel olan, donanıma daha yakın ve insanın kolayca kavrayabilmesinden uzak olan makine dili yönerge kümesi haline çevrilir. Her ne kadar bir anlamda her ikisine uysa ve başka bir anlamda hiçbirine uymasa da, gerçekte takip edilen yarı İngilizce program değil işte bu makine dili yönergeleridir.

Programını kaybetmiş bir bilgisayarın davranışını izleyen ve inceleyen bir kimse, ilkesel olarak programı ya da onun işlevsel benzerini yeniden yazabilir. Son dört sözcük önemlidir. Bu kimse programı kendi ihtiyacına uygun olan özel bir dilde (Algol ya da Fortran), bir akış diyagramında ve İngilizcenin özel bir alt kümesiyle yazacaktır. Fakat programın bu dillerden hangisiyle yazıldığını bilmenin bir yolu yoktur. Doğrudan makine diliyle de yazılmış olabilir, üretim sırasında işleyen aksama "gömülü" de olabilir. Her durumda sonuç aynıdır: bilgisayar karekök almak gibi bazı işlevleri yerine getirebilir ve bir kimse bu bilgisayarı insanların anlaması için uygun olan bir dilde yazılmış bir emir kipi yönergeleri kümesine "uyuyormuş" *gibi* değerlendirebilir. Pek çok amaç göz önünde bulundurulduğunda davranış mekanizmalarına ilişkin bu şekildeki yazılım açıklamalarının nörofizyologlar tarafından tercih edilen daha açık nitelikteki "donanım açıklamaları" kadar geçerli ve kullanışlı olduğunu düşünüyorum.

Bir hayvanla ilgilenen bir biyolog kayıp program çalıştıran bilgisayarla ilgilenen bir mühendisle bir bakıma aynı konumdadır. Hayvan düzenli ve amaçlı bir şekilde davranmaktadır

ve sanki bir programa, emir kipi yönergelerinin düzen içindeki dizisine uyuyormuş gibi görünmektedir. Hayvanın uyduğu program gerçekte kaybedilmemiştir çünkü asla yazılmamıştır. Doğal seçim ardışık nesillerin sinir sistemlerinin uygun biçimde davranmasına (ve davranışlarını değiştirmeyi öğrenmesine) olanak sağlayan mutasyonları tercih ederek yerleşik makine kod programına eşdeğer bir şeyi bir araya getirmiş olur. Burada geçen uygun sözcüğünün anlamı sağkalım ve bununla ilgili genlerin yayılması için uygun olan anlamındadır. Yine de bilgisayarın kaybedilmiş bir programı çalıştırması durumunda olduğu gibi her ne kadar herhangi bir program "yazılı" değilse de bir hayvanın İngilizce gibi kolayca anlaşılabilen bir dilde yazılmış bir programa "riayet ettiğini" düşünmek bizim için uygun olacaktır. Öyleyse yapabileceğimiz şeylerden biri, popülasyonun sinir sistemindeki "bilgisayar zamanı" için birbirleriyle "rekabet" halinde olabilecek alternatif programları ya da alt programları tasavvur etmektir. Bu benzerliğe ihtiyatla yaklaşmak gerekliyse de daha sonra göstereceğim gibi doğal seçilimin doğrudan alternatif programlar ve alt programlar havuzunun üzerinde etkili olduğunu düşünebilir ve bireysel organizmaları bu alternatif programların geçici uygulayıcıları ve yayıncıları olarak değerlendirebiliriz.

Örneğin hayvanların birbirleriyle dövüşmesine ilişkin özel bir modelde Maynard Smith (1972 s. 19) beş alternatif "strateji" (program) ileri sürer:

1. Her zamanki gibi dövüş; rakip daha güçlü çıkarsa ya da senden üste çıkarsa geri çekil.
2. Üste çıkma düzeyinde dövüş; yalnızca yaralandığında geri çekil.
3. Her zamanki gibi başla. Yalnızca rakip üste çıktığında üste çık.
4. Her zamanki gibi başla. Yalnızca rakip her zamanki gibi dövüşürse üste çık.
5. Üste çıkmak düzeyinde dövüş. Rakip de aynı şekilde yaparsa yaralanmadan önce geri çekil.

Bilgisayar simülasyonunun amacına uygun olarak bu 5 "stratejiyi" daha kesin bir şekilde tanımlamak gerekmektedir fakat insanın anlamasına yönelik olarak emir kipindeki basit İngilizce formül tercih edilebilir niteliktedir. Bu bölüm için önemli olan nokta bu beş stratejinin (hayvan bireylerinden çok) kendi başlarına rekabet halinde olan varlıklar gibi düşünülmesi gerektiğidir. Başarılı fetihlerin çoğalması için bilgisayar simülasyonuna kurallar konmuştur (başarılı stratejiyi benimseyen bireyler aynı stratejileri benimsemek üzere "üzer" ve genetik yatkınlıklarını aktarırlar. Fakat bu ayrıntılar burada göz ardı edilmiştir). Sorulan soru bireysel başarıyla değil stratejinin başarısıyla ilgilidir.

Bir başka önemli nokta, Maynard Smith'in sadece özel bir anlamdaki "en iyi" stratejiyi araştırmasıdır. Onun araştırdığı şey "evrimsel olarak kararlı olan strateji" ya da EKS'ydi. EKS ayrıntılı bir şekilde tanımlanmıştı (Maynard Smith, 1974) fakat kabaca kendi kopyalarıyla rekabet ettiğinde başarılı olan bir strateji olarak da tanımlanabilir. Bu, seçim yapmak için tuhaf bir özellik olarak görülebilir fakat buradaki mantık gerçekten de çok güçlüdür. Eğer bir program ya da strateji başarılıysa bu onun kopyalarının sayısının programlar popülasyonunda daha da artma ve nihai olarak neredeyse evrensel olma eğiliminde olacağı anlamına gelmektedir. Böylece program kendi kopyalarıyla çevrili olacaktır. Eğer evrensel olarak kalırsa, böylece kendi kopyalarıyla rekabet ederken ve mutasyon ya da göçle ortaya çıkan nadiren farklı olan stratejilerle karşılaştırıldığında başarılı olmalıdır. Bu anlamda evrimsel olarak kararlı olmayan bir program dünyada uzun süre kalamaz ve böylece açıklamamızda yer alamaz.

Yukarıda sıraladığımız beş strateji örneğinde Maynard Smith, beş programın tümünün kopyalarını bulunduran bir popülasyonda ne olacağını anlamak istiyordu. Eğer baskın hale gelirse bu beşten biri diğerlerine karşı sayısal üstünlüğünü sürdürecekti miydi? Smith 3 numaralı programın bir EKS olduğu sonucuna vardı: bu program popülasyonda çok fazla sayıda bulunursa listede yer alan diğer programlardan hiçbirisi 3 numaralı

programdan daha iyisini yapamayacaktır (Aslında bu özel örnekte bir sorun mevcuttur –Dawkins, 1980, s. 7– fakat bu sorunu burada göz ardı edeceğim). “Daha iyisini” yapan ya da başarılı olan bir programdan söz ettiğimizde, başarıyı aynı programın kopyalarını sonraki nesilde yayma kapasitesi olarak ölçmekteyiz: gerçekte bu, başarılı bir program onu benimseyen hayvanın varlığını sürdürmesini ve üremesini sağlayan programdır demek anlamına gelmektedir.

Maynard Smith’in Price ve Parker’la birlikte (Maynard Smith ve Price, 1973; Maynard Smith ve Parker 1976) yaptığı şey matematiksel oyunlar teorisini almak ve Darwinci amaca uygun olacak şekilde değiştirilmesi gereken bu teoriye gereğini yapmaktı. Kendi kopyalarına karşı görece iyi sonuç veren bir strateji olan EKS, bir sonuçtur. Daha önce iki kere EKS kavramının önemini savunan ve onun hayvan davranışı biliminde yaygın bir şekilde uygulanabilirliğini açıklayan girişimlerde bulunmuştum (Dawkins, 1976a, 1980) ve bu nedenle bunları burada tekrar etmem gereksiz olur. Buradaki amacım, bu biçimde düşünmenin bu kitabın konusu olan doğal seçilimin işlediği düzey hakkındaki tartışmayla ilişkisini geliştirmektir. Buna EKS kavramını kullanan özel bir araştırmayı aktararak başlayacağım. Sunacağım bütün olgular, Dr. Jane Brockmann’ın başka bir yerde ayrıntılı olarak anlatılan ve 3. Bölümde kısaca vurgulanan saha gözlemlerinden elde edilmiştir. Bu kitabın mesajıyla ilişkilendirmeden önce araştırmanın kısa bir açıklamasını sunmak durumundayım.

Dişileri yuvalarını birbirine çok da bağlı olmayan birlikte-likler halinde kazma eğiliminde olsa da *Sphex ichneumoneus*, sosyal grup ve kısır işçiler bulunmaması anlamında yalnız yaşayan bir yabanarısıdır. Her bir dişi kendi yumurtalarını yumurtlar ve yavrunun yararına olacak her türlü iş yumurta yumurtlamadan önce bitirilir. Bu anlamda bu arılar “sürekli tedarikçi” değildirler. Dişi arı, sokarak felç ettiği bir çekirgeyi (çayır çekirgesi) yerleştirdiği yer altındaki yuvaya bir yumurta bırakır. Daha sonra yuvanın ağzını kapatır ve kendisi yeni bir yuvayı araştırırken larvayı çekirgeyle beslenmek üzere orada

bırakır. Ergin bir dişinin hayatı yaz mevsiminde yaklaşık olarak 6 haftadır. Eğer dişinin başarısı ölçülecekse bu başarı, bu dönem boyunca yeterli erzak üzerine başarılı bir şekilde bıraktığı yumurta sayısı ile ölçülebilir.

Bizi özellikle ilgilendiren şey arının yuvayı iki alternatif yolla elde etmesidir. Dişi arı kendi yuvasını kazabilir ya da başka bir arının kazmış olduğu yuvayı ele geçirme girişiminde bulunabilir. Bu iki davranış örüntüsüne sırasıyla *kazma* ve *girme* isimleri verilmiştir. Şimdi aynı sonuca ulaşan iki alternatif yol, bizim örneğimizde yuva elde etmenin iki farklı yolu, bir popülasyonda bir arada nasıl bulunabilir? Kuşkusuz bu yollardan biri ya da diğeri daha başarılı olabilir ama başarısız olan yöntem popülasyondan elenmeli midir? Bunun olmamasının iki genel nedeni vardır ve bunu EKS kavrayışı içinde açıklayacağım: Bunlardan birincisi kazma ve girme bir koşullu stratejinin iki sonucu olabilir. İkincisi, her iki yöntem de frekansa dayalı seçimle sağlanan bir hassas frekans değerinde başarılı olabilir; "karışık EKS'nin" bir kısmı (Maynard Smith, 1974, 1979). Olasılık doğruysa tüm arılar aynı koşullu kuralla programlanmıştır: "eğer X doğruysa kaz, değilse gir;" örneğin "eğer küçük bir arıysan kaz küçük değilsen büyük olmanı bir başka yabanarısının yuvasını ele geçirmek üzere kullan." Biz, bu ya da başka bir şekilde işleyen koşullu bir programın varlığına ilişkin herhangi bir kanıt bulamadık. Buna karşın olgularla uyumlu olan ve "karışık EKS'ye" işaret eden ikinci olasılığa ikna olduk.

Teorik olarak iki türlü karışık EKS ya da aralarında süreklilik bulunan iki aşırı uç mevcuttur. Birinci uç bir dengeli polimorfizmdir. Bu örnekte, bireyin stratejisi anlamına gelen ve "EKS"nin sonundaki S harfini temsil eden S, popülasyonun durumu anlamındaki D harfiyle değiştirilmelidir. Eğer bu olasılık sağlanırsa eşit ölçüde başarı sağlama eğiliminde olan kazıcılar ve girenler olmak üzere iki farklı tür yabanarısının varlığı söz konusu olur. Eğer eşit ölçüde başarılı değillerse doğal seçim daha az başarılı olanı popülasyondan eleme eğiliminde olacaktır. Yuva kazmanın net maliyetinin ve kazancının başka yuvaya girmenin net kazancını ve maliyetini tamamen tesadüfen tam

olarak dengeleyeceğini ummak anlamsızdır. Bunun yerine frekansa dayalı seçilimi tercih ediyoruz. İki tip arının eşit ölçüde başarılı olduğu bir hassas denge oranı olan p^* 'yi öneriyoruz. Dolayısıyla kazıcıların popülasyondaki oranı eşik frekansının altına düşerse bunlar seçim tarafından tercih edileceklerdir. Öte yandan eşik frekansının üstünde kalırlarsa girenler tercih edilecektir. Bu şekilde popülasyon denge frekansının etrafında dönecektir.

Sağlanacak faydanın neden bu şekilde frekansa bağlı olabileceğine ilişkin makul nedenleri bulmak kolaydır. Çok açıktır ki, yeni yuvalar yalnızca kazıcı arılar kazdığı zaman ortaya çıkacağı için, popülasyonda daha az kazıcı bulundukça yuvaya giren arılar arasında daha güçlü bir rekabet olacak ve yuvaya giren tipik bir arının sağlayacağı fayda daha az olacaktır. Bunun aksine, kazıcı arıların sayısı çok fazla olduğunda mevcut yuva sayısı da çok fazla olacak ve yuvaya giren arılar için de işler iyiye gidecektir. Fakat daha önce söylediğim gibi frekansa dayalı polimorfizm sürekliliğin yalnızca bir ucudur. Şimdi diğer uca dönebiliriz.

Sürekliliğin diğer ucundaysa bireyler arasında polimorfizm yoktur. Kararlı durumda tüm arılar aynı programa riayet ederler fakat programın kendisi bir karışımdır. Her bir arı, " p olasılığıyla kaz, $1-p$ olasılığıyla yuvaya gir" yönergesine, örneğin "% 70 durumda kaz, %30 durumda yuvaya gir" yönergesine uyar. Eğer bu bir "program" olarak değerlendirilecekse yuva kazma ile yuvaya girme eğilimlerinin kendisini "alt programlar" olarak ele alabiliriz. Her bir arı iki alt programa da sahiptir. Arı, her olası durumda bu alt programlardan birini ya da diğerini karakteristik bir p olasılığıyla seçmek üzere programlanmıştır.

Her ne kadar burada kazıcı ve giren arılarda polimorfizm yoksa da frekansa dayalı seçilime eşdeğer matematiksel bir kural burada geçerli olabilir. Bu kural şöyle işlemektedir. Daha önce olduğu gibi, yuvaya girmenin kazmayla tam olarak aynı "kazanıcı" sağladığı hassas bir popülasyon frekansı p^* mevcuttur. Öyleyse p^* , evrimsel olarak kararlı olan kazma olasılığıdır. Eğer kararlı olasılık 0,7 ise arıları farklı bir kuralı izlemeye, örneğin

"0,75 olasılıkla ya da 0,65 olasılıkla kaz" kuralını izlemeye sevk eden programlar daha kötü bir sonuç verecektir. " p olasılığıyla kaz, $1-p$ olasılığıyla yuvaya gir" biçiminin büyük bir "karmaşık stratejiler" ailesi vardır ve bunlardan yalnızca biri EKS"dir.

İki aşırı ucun bir süreklilikle birbirine bağlandığını söylemiştim. Bununla, kazmanın kararlı popülasyon frekansı olan p^* 'ye (% 70 ya da her neyse) saf ve karışık bireysel stratejilerin çok sayıda birleşiminden herhangi biriyle ulaşılabileceğini kastettim. Popülasyondaki bireylerin sinir sisteminde p değerinin, saf yuva kazıcıları ve saf yuvaya gircileri içeren, geniş bir dağılımı söz konusu olabilir. Fakat popülasyonda kazmanın toplam frekansının p^* eşik değerine eşit olduğunu söylersek kazmanın ve yuvaya girmenin hâlâ eşit ölçüde başarılı olduğu doğrudur ve doğal seçim, sonraki kuşaktaki iki altprogramın görece frekansını değiştirmek üzere işlemeyecektir. Popülasyon evrimsel olarak kararlı bir durumda olacaktır. Fisher'ın (1930a) cinsiyet oranı dengesiyle açık bir benzerlik söz konusu olacaktır.

Düşünüldenden fiili olana gittiğimizde Brockmann'ın verileri bu arıların basit anlamda polimorfik olmadığını kesin olarak ortaya koymaktadır. Bireyler bazen yuva kazar bazen de var olanın içine girerler. Bireylerin kazmada ya da yuvaya girmede özelleşmesine yönelik istatistiksel bir eğilim bile saptayamadık. Eğer yabanarısı popülasyonu karmaşık biçimde evrimsel olarak kararlı durumdaysa, sürekliliğin polimorfizm ucundan uzakta durmaktadır. Popülasyonun -tüm bireylerin aynı olasılıksal programı uyguladığı- diğer uçta durup durmadığını ya da popülasyonda saf ve karışık bireysel programların daha da büyük bir karışıklığının söz konusu olup olmadığını bilmiyoruz. Bu bölümün temel mesajlarından biri, araştırma amacımız için, bunu bilmeye *ihtiyacımızın* olmadığıdır. Bireysel başarı hakkında konuşmaktan kaçındığımız ve bunun yerine tüm bireylerin ortalama altprogram başarısı üzerine düşündüğümüz için yabanarılarımızın süreklilik boyunca nerede durduğuna ilişkin soruyu açık bırakan başarılı EKS modelini geliştirebildik ve onu sınayabildik. Modelin ana hatlarını sunduktan ve bazı ilgili olgulara değindikten sonra bu noktaya yine döneceğim.

Bir yabanarısı yuva kazdığında yuvaya erzak sağlayabilir ve yuvanın yanında kalabilir ya da yuvayı terk edebilir. Yuvayı terk etme sebepleri her zaman açık değildir fakat bunun nedenleri arasında karıncaların ya da istenmeyen diğer yabancı canlıların işgali bulunabilir. Bir başkasının kazdığı yuvaya giden bir yabanarısı, yuvanın orijinal sahibini orada bulabilir. Bu durumda bu arının yuvanın önceki sahibine *katıldığı* söylenebilir. İki arı bir süreliğine aynı yuva için birlikte çalışabilir ve her ikisi de birbirinden bağımsız olarak yuvaya çekirge getirebilir. Bundan farklı olarak sözünü ettiğimiz arı, orijinal sahibi tarafından terk edilmiş yuvaya rast gelebilir. Bu durumda arı yuvayı sahiplenir. Elde edilen kanıtlar, yeni gelen arının terk edilmiş yuva ile hâlâ sahibi bulunan yuvayı birbirinden ayırt edemediğini göstermektedir. Görüldüğü haliyle bu durum çok da şaşırtıcı değildir çünkü her iki arı da zamanlarının büyük bir çoğunluğunu avlanmakla geçirmektedir. Dolayısıyla aynı yuvayı paylaşan arılar nadiren birbirlerine rastlarlar. Birbirlerine rastladıkları zaman kavgaya başlarlar ve her durumda bunlardan yalnızca biri yuvaya yumurtasını bırakabilir.

Geriye hangisi kalmış olursa olsun yuvanın orijinal sahibi tarafından terk edilmesi genellikle geçici bir sıkıntı olarak görülür ve terk edilmiş bir yuva yakın bir zaman sonra başka bir arı tarafından kullanılacak işe yarar bir kaynaktır. Terk edilmiş yuvaya giren arı, kendisini kazma masrafından kurtarmış olur. Öte yandan girdiği yuvanın terk edilmemiş olduğu tehlikesiyle de karşı karşıyadır. Yuvada hâlâ yuvanın kendi sahibi bulunabilir ya da oraya daha önce gidip yerleşmiş başka bir arı bulunabilir. Her iki durumda da yuvaya yeni gelen arı kendini epey maliyetli bir dövüş tehlikesiyle ve yuvaya büyük bir zahmetle erzak taşımanın sonunda oraya yumurta bırakanın bir tek kendisi olmayacağı tehlikesiyle karşı karşıya bırakır.

Herhangi bir yuva edinme öyküsünde bir arının karşılaşılabileceği dört farklı sonucu ya da kaderi birbirinden ayırabilecek bir matematiksel model geliştirdik ve onu sınadık (Brockmann, Grafen ve Dawkins, 1979).

1. Yeni gelen arı, örneğin bir karınca saldırısıyla yuvayı terk etmek zorunda kalabilir.
2. Yuvadan tek sorumlu olarak tek başına kalabilir.
3. İkinci bir arı onunla yuvayı paylaşabilir.
4. Kendisi zaten orada bulunan bir arıyla yuvayı paylaşabilir.

1'den 3'e kadar olan çıktılar bir yuva kazma kararıyla sonuçlanabilir. 2'den 4'e kadar olan çıktılar yuvaya girme kararıyla sonuçlanabilir. Brockmann'ın verileri, bu dört çıktının her biriyle ilişkili olan göreceli kazancı, birim zamanda bir yumurta bırakma olasılığı ölçütüyle, ölçmemize olanak sağlamıştır. Örneğin yapılan bir çalışmada, New Hampshire, Exeter'de bulunan bir popülasyonda, "yuvayı paylaşmayı" içeren 4. sonuç 100 saat başına 0,35 yumurta kazanç skoruna sahipti. Bu skora, arılar bu sonuca vardığındaki tüm durumların ortalaması alınarak ulaşıldı. Bunu hesaplamak için yuvada zaten bulunan bir arının yanına giren yeni arının bıraktığı toplam yumurta sayısını bulduk ve bunu, girdiği yuvada geçirdiği toplam zamana böldük. Sürece tek başına başlayıp daha sonra diğer arıya katılan arılara ilişkin skor 100 saat başına 1,06 yumurtayken tek başına kalan arılar için 100 saat başına 1,93'tü.

Eğer bir arı, durumun hangisiyle sonuçlanacağını kontrol edebilseydi, en yüksek kazancı sağlayacağı için tek başına olmayı "tercih etmeliydi" fakat arı bunu nasıl başarabilir? Yukarıda verdiğimiz dört sonucun, bir arı için mümkün olan kararlara karşılık gelmemesi, bizim ileri sürdüğümüz modelin anahtar varsayımıdır. Bir arı, "kazmaya" ya da "yuvaya girmeye" karar verebilir. Fakat başka bir arıya katılmaya ya da yalnız kalmaya, bir adamın kanser olmamaya karar vermesinden daha etkili bir şekilde karar veremez. Bunlar bireyin kontrolünün ötesindeki koşullara bağlı olan sonuçlardır. Bu durumda sonuçlar popülasyondaki diğer arıların ne yaptığına bağlıdır. Fakat bir insanın sigara içmeyi bırakarak istatistiksel olarak kanser olma şansını azaltmasında olduğu gibi, bir arının "görevi" de istenen sonuca varma şansını en üst seviyeye çıkaracak şekilde kendisi için olanaklı olan kararı –yuva kaz ya da yuvaya gir– verebilir.

Daha kesin konuşmak gerekirse, p 'nin daha kararlı bir değeri olan p^* 'nin peşindeyiz. Öyle ki, popülasyondaki kararların p^* 'si yuva kazma kararı olduğunda doğal seçim başka bir p değerine yol açacak bir mutant gen lehinde işlemez.

Yuvaya girme kararının, arzu edilen "tek başına kalma" sonucu gibi özel bir sonuca yol açma olasılığı popülasyondaki yuvaya girme kararlarının toplam frekansına bağlıdır. Eğer popülasyonda yuvaya girme davranışı çok miktarda gerçekleşirse terk edilmiş müsait yuva sayısı da azalacaktır ve yuvaya girmeye karar veren bir arının yuvada zaten var olan başka bir arıya katılmaya ilişkin istenmeyen durumun gerçekleşme şansı artacaktır. Ortaya koyduğumuz model herhangi bir p değerini (popülasyondaki toplam yuva kazma frekansı) almamıza ve kazmaya karar veren ya da yuvaya girmeye karar veren bir bireyin bu hikâyeyi bu dört sonuçtan hangisiyle sonlandıracağını tahmin etmemize olanak sağlamaktadır. Dolayısıyla yuva kazmaya karar veren bir arının ortalama kazancı, popülasyonun tümünde, yuvaya girmeye karşılık yuva kazmaya verilmiş herhangi bir frekans için tahmin edilebilir. Bu sonuç, dört sonuç üzerinden, yalnızca her bir sonucun sağladığı beklenen kazancın toplamının yuva kazanan arının o sonuca varma olasılığıyla çarpımıdır. Buna eşdeğer bir sonuç, yuvaya girmeye karar veren bir arı için popülasyonda yuvaya girmeye karşılık olarak yuva kazma için verilmiş herhangi bir frekans için hesaplanabilir. Nihayet, orijinal makalede sıralanmış olan mantıklı bazı ek varsayımlarda bulunarak yuva kazanan bir arı için beklenen ortalama yarar yuvaya giren arı için beklenen ortalama yarara tam olarak eşit olduğundaki "popülasyon yuva kazma frekansını" bulmak üzere bir denklem çözdük. Bu bizim yabancı popülasyonda gözlemlediğimiz frekansla karşılaştırabileceğimiz tahmini denge frekansımızdı. Beklentimiz, gerçek popülasyonun ya denge frekansında ya da denge frekansına doğru evrimleşme sürecinde duruyor olacağıdır. Bu model aynı zamanda dengedeki dört sonucun her biriyle neticelenen arıların oranını da tahmin etmektedir ve sayısal veriler gözlemlenen verilerle karşılaştırılabilir. Modeldeki eşitlik, eşitlikteki sapmaların do-

ğal seçilimle düzeltileceğini tahmin etmesi bakımından teorik olarak kararlıdır.

Brockmann, biri Michigan diğeri de New Hampshire'de olmak üzere iki arı popölasyonu ile çalışmıştı. İki popölasyondan elde ettiğı sonuçlar birbirinden farklıydı. Model Michigan'da gözlemlenen sonuçları tahmin etme konusunda başarısız oldu ve orijinal makalede tartıştığımız bilinmeyen nedenler yüzünden (Michigan popölasyonu muhtemelen tesadüfen ortadan kalkmıştı!) modelin Michigan popölasyonuna uygulanamayacağı sonucuna vardık. Öte yandan New Hampshire popölasyonu, modelin tahminlerine ikna edici bir uyum sergilemişti. Arıların yuvaya girmesinin tahmini denge frekansı 0,44'tü. Buna karşılık gözlemlenen frekans 0,41'di. Model ayrıca New Hampshire popölasyonundaki dört "sonuçtan" her birinin frekansını da başarılı bir şekilde hesapladı. Belki de en önemlisi, yuva kazma kararından kaynaklanan ortalama kazancın yuvaya girme kararından kaynaklanan ortalama kazançtan önemli bir farklılık göstermemesiydi.

Sonunda bu hikâyeyi bu kitapta anlatmamın önemine geldik. Tüm bireyler bazında ortalama olarak elde edilen stratejiyi, program başarısından *bireysel* başarı üzerinden düşünmüş olsaydık bu araştırmayı yapmanın çok zor olacağını ileri sürmek istiyorum. Eğer karışık EKS, sürekliliğin dengelenmiş polimorfizm kısmında yer alıyor olsaydı şunun gibi bir şeyi sormak gerçekten de anlamlı olurdu: Yuva kazan arıların başarısı, yuvaya giren arıların başarısına eşit midir? O zaman arıları yuva kazanlar ve yuvaya girenler olarak sınıflandırır ve sonraki başarı skoruna eşit olması gerektiğini tahmin ederek iki tipe ait bireylerde yaşam boyu toplam yumurta bırakma başarısını karşılaştırdık. Fakat gördüğümüz gibi bu yabancıları polimorfik değildir her bir birey bazen yuva kazar bazen de yuvaya girer.

Aşağıda söyleyeceğim şeyi yapmanın kolay olacağı düşünülebilir. Tüm bireyleri 0,1 olasılığıyla yuvaya giren, 0,1 ve 0,2 arasındaki bir olasılıkla yuvaya giren, 0,2 ve 0,3 arasındaki bir olasılıkla yuvaya giren, 0,3 ve 0,4 arasındaki bir olasılıkla yuvaya giren vb olarak sınıflandır sonra farklı sınıflardaki yabana-

rılarının yaşam boyu üreme başarılarını karşılaştır. Fakat bunu yaptığımızı varsayarsak EKS teorisi tam olarak neyi tahmin eder? Hızlıca yapılan bir akıl yürütme sonucunda p^* dengesine yaklaşan bir p değerine sahip olan arıların başka bir p değerine sahip olan arılardan daha yüksek bir başarı şansının keyfini süreceği ileri sürebilir: p' 'ye karşı başarı grafiği p^* 'deki "en uygun değerde" pik yapmalıdır. Fakat p^* gerçekte en uygun değer değil evrimsel olarak sabit bir değerdir. Teori, bütün bir popülasyonda p^* değerine ulaşıldığında yuva kazma ve yuvaya girmenin eşit oranda başarılı olacağını öngörmektedir. Dolayısıyla denge halindeyken arının yuva kazma olasılığı ile onun başarısı arasında bir ilişki olmasını beklemeyiz. Eğer popülasyon çok fazla sayıda yuvaya girme durumu olmasıyla dengeden saparsa "en uygun" seçim kuralı (" p^* olasılığıyla kaz" değil) "daima kaz" haline gelir. Popülasyon dengeden başka bir yöne saparsa "en uygun" kuralı "daima yuvaya gir" haline gelir. Popülasyon, denge değeri etrafında rastgele olarak dalgalanırsa, cinsiyet oranı teorisiyle kurulan benzerlik, uzun vadede tam olarak denge değeri olan p^* 'yi sergileyen genetik eğilimlerin başka bir istikrarlı p değerini sergileyen eğilimlere tercih edileceğini ileri sürer (Williams, 1979). Ancak herhangi bir yılda bu avantajın belirgin biçimde görülmesi muhtemel değildir. Teorinin mantıklı beklentisi, yabancısının sınıfları arasında başarı oranlarında anlamlı bir fark bulunmayacağıdır.

Her durumda arıları sınıflara bölme yöntemi arılar arasında yuva kazma eğilimi bakımından tutarlı bir çeşitlilik olduğunu varsayar. Teori bize böyle bir çeşitliliğin olması gerektiği beklentisine ilişkin özel bir neden sunmaz. Gerçekten de az önce bahsettiğim cinsiyet oranı teorisiyle kurulan benzerlik, arıların yuva kazma olasılığı bakımından çeşitlilik göstermesi gerektiği beklentisine ilişkin sağlam temeller sunar. Bununla ilişkili olarak elde edilen veriler üzerinde yapılan istatistiksel bir test yuva kazma eğilimi bakımından bireyler arası bir çeşitlilik bulunduğuna dair bir kanıt sunmamıştır. Bir miktar bireysel çeşitlilik söz konusu olsaydı bile farklı p değerlerine sahip bireylerin başarılarını karşılaştırma yöntemi, yuva kazma ve yuvaya

girmenin başarı oranlarını karşılaştırırken kaba ve duyarsız olurdu. Bu sonuç bir benzetmeyle daha kolay görülebilir.

Bir ziraatçının A ve B olmak üzere iki gübrenin etkinliğini karşılaştırmak istediğini varsayalım. Ziraatçı on adet alanı alır ve her birini çok sayıdaki küçük parçalara böler. Her bir arsa rastgele olarak A ya da B ile muamele edilir ve daha sonra buğday tüm alanlardaki arsalara ekilir. Şimdi ziraatçı iki gübreyi nasıl karşılaştırmalıdır? Bunu yapmanın hassas yöntemi A ile muamele edilmiş arsalardaki ürünü alıp B ile muamele edilmiş tüm arsalardaki ürünle karşılaştırmaktır. Fakat bundan başka daha kaba bir yöntem de mevcuttur. Gübrenin arsalara rastgele olarak dağıtılması sırasında on alandan bazıları görece daha büyük bir miktarda A gübresini alırken diğerleri görece fazla miktarda B gübresine maruz kalır. Ziraatçı daha sonra on alanın her birinin toplam verimini, B' 'den çok A gübresiyle muamele edilmiş bölgenin oranına göre çizebilir. İki gübre arasında kalite bakımından belirgin bir farklılık söz konusuysa bu yöntem bunu ortaya koyabilir fakat çok daha büyük bir olasılıkla farklılık maskelenir. On alana ait verim karşılaştırma yöntemi, bölgeler arasında yüksek bir çeşitlilik söz konusu olursa, etkin bir şekilde kullanılabilir ve bu beklentide olmak için özel bir neden de yoktur.

Yaptığımız benzetmede iki gübre çeşidi sırasıyla yuva kazmaya ve yuvaya girmeye denk düşmektedir. Bölgeler ise arılardır. Çizimler yabanarılarının yuva kazmaya ya da yuvaya girmeye ayırdığı zaman dilimine denk düşer. Yuva kazma ve yuvaya girmeyi karşılaştıran kaba yöntem arıların yaşam boyu başarısını onların oransal yuva kazma eğilimlerine karşılık olarak çizmektir. Hassas yöntemse bizim kullandığımız yöntemdir.

Her bir arının ilişkilendiği her bir yuvaya harcadığı zamanın ayrıntılı ve kapsamlı bir dökümünü yaptık. Her dişinin ergin yaşam süresini, süresini bildiğimiz ardışık dönemlere böldük. İlgilenilen arı yuvayla ilişkisine onu kazarak başlıyorsa her bir dönem kazma dönemi olarak adlandırıldı. Diğer durumda bu dönem yuvaya girme dönemi olarak adlandırıldı. Her dönemin sonu arının yuvayı son kez terk etmesiyle belirlendi. Bu an her

ne kadar sonraki yuvanın bulunduğu alan o sırada seçilmemiş de olsa, aynı zamanda bir sonraki yuva döneminin başlangıcı olarak değerlendirildi. Bu demek oluyor ki bizim zamanı hesaplama biçimimizde, içine girilecek yeni bir yuvayı aramak için ya da yeni bir yuva kazmak için yer aramaya harcanan zaman, bu yeni yuvaya "harcanan" zaman olarak geçmişe dönük biçimde belirlenmiştir. Bu zamana, yabancıları yeni yuvayı son kez terk edene kadar, sırayla yuvaya çekirgeyi getirmek için harcanan, diğer yabancılarıyla dövüşte harcanan, beslenmeye uyumaya vb harcanan zaman eklendi.

Böylece mevsimin sonunda, arının yuva kazma ve yuvaya girme dönemine harcadığı tüm saatleri topladık. New Hampshire çalışmasında elde edilen veriler sırasıyla 8518,7 ve 6747,4 saattir. Bu, bir dönüş için harcanan ya da yatırım yapılan zaman olarak değerlendirildi ve bir dönüş yumurta sayısı ile hesaplandı. Çalışma yılı süresince tüm New Hampshire popülasyonunda yuva kazma döneminin sonunda bırakılan yumurtaların toplam sayısı (örn. ilgili yuvayı kazma arı tarafından bırakılan yumurta sayısı) 82'ydi. Yuvaya girme döneminde bırakılan yumurta sayısıysa 57'ydi. Böylece kazma altprogramının başarı oranı 100 saat başına $82/8518,7=0,96$ yumurtayken yuvaya girme altprogramının başarı oranı 100 saat başına $57/6747,4 = 0,84$ 'tü. Bu başarı skorları, iki alt programı kullanan tüm bireylerin ortalamasıdır. Bir yabancılarının tüm yaşamı boyunca bıraktığı yumurtaları saymak yerine –benzetmedeki on bölgenin her birinin buğday verimini ölçmenin dengi– yuva kazma (ya da yuvaya giren) "tarafından" alt programın "işleme zamanı" birimi başına bırakılan yumurtaları saydık.

Bireysel başarı üzerinden düşününce bu analizi yapmakta zorlanacağımız başka bir yön daha var. Yuvaya girme frekansının dengesini tahmin etmek üzere eşitliği çözmek için dört "sonucun" her biri için (terk etmek, tek başına kalmak, birinin yanına katılması, birinin yanına katılmak) beklenen kazanç ilişkin deneye dayalı tahminlerin elimizde olması gerekiyordu. Dört sonuca ilişkin kazanç skorlarını yuva kazmak ve yuvaya girmek olmak üzere iki stratejinin başarı skorunu elde ederken kulan-

dığımız yöntemle elde ettik. Her sonuç için bırakılan toplam yumurta sayısını bu sonuca varan dönemlere harcanan toplam zamana bölerek tüm bireylerin ortalamasını aldık. Bireylerin çoğu dört sonucun tümünü de farklı zamanlarda deneyimlediği için bireysel başarı üzerinden hareket etseydik sonuçtaki kazançla ilişkin gerekli tahminleri nasıl sağlayacağımız açık olmazdı.

Yuva kazma ve yuvaya girme alt programlarının "başarısını" (ve her bir sonucun sağladığı kazancı) hesaplamada *zamanın* rolünün ne kadar önemli olduğuna dikkat edin. Kazma altprogramı "tarafından" bırakılan toplam yumurta sayısı, alt program için harcanan zamana bölünmedikçe bu sayı başarının zayıf bir ölçütü olur. İki altprogram tarafından bırakılan yumurtaların sayısı birbirine eşit olabilir fakat yuva kazma dönemleri ortalama olarak yuvaya girme dönemlerinin iki katı kadar sürüyorsa doğal seçim muhtemelen yuvaya girme lehinde işleyecektir. Gerçekten yuvaya girme alt programıyla karşılaştırıldığında yuva kazma alt programı tarafından daha fazla yumurta bırakılmaktadır fakat yuva kazma alt programı için daha fazla zaman harcanır. Dolayısıyla iki alt programın toplam başarı oranları birbirine yaklaşık olarak eşit olur. Yuva kurmak için harcanan fazladan zamanı arıların çok sayıda yuva kazması ya da her bir yuva kazma döneminin daha uzun sürmesiyle açıklanıp açıklanmadığını belirtmediğimizi de not edelim. Bu ayrım bazı amaçlar için önemli olabilir fakat yürüttüğümüz ekonomik inceleme bakımından bu herhangi bir önem teşkil etmez.

Orijinal makalede açıkça belirttiğimiz gibi (Brockmann, Grafen ve Dawkins, 1979), kullandığımız yöntemin bazı varsayımlara dayandığını burada da söylemeliyiz. Örneğin herhangi bir durumda yabanarısının seçtiği alt program, ilgilenilen dönem sona erdikten sonra onun hayatta kalışını ya da başarı oranını etkilememiştir. Dolayısıyla yuva kazmanın maliyetinin yuva kazma dönemine harcanan zaman biçiminde ve yuvaya girmenin maliyetinin de yuvaya girme dönemine harcanan zaman biçiminde tamamen yansıtıldığı varsayılmıştır. Eğer yuva kazma eylemi bir miktar fazladan maliyete yol açıtıysa (aşınma riski, ömrün kısalması vb) sunduğumuz zaman maliyeti açıklaması-

nın düzeltilmesi gerekir. Yuva kazma ve yuvaya girme alt programlarının başarı oranları saat başına yumurta olarak değil "fırsat maliyeti başına yumurta" biçiminde ifade edilmelidir. Fırsat maliyeti hâlâ bir zaman birimi olarak ölçülebilir fakat o zaman yuva kazma zamanı yuvaya girme zamanından daha maliyetli bir değere yükseltilmelidir. Çünkü yuva kazmaya harcanan her saat bireyin etkin yaşam beklentisini azaltır. Bu koşullar altında alt program başarısından, tüm zorluklarına rağmen, bireysel başarı üzerinden değerlendirme yapmak gerekebilir.

Clutton-Brock ve arkadaşlarının (1982) kızıl geyiklerin erkeklerinin üreme başarısı oranlarını ölçmeyi istemeleri böyle bir nedenden kaynaklanıyordu. Brockmann'ın yabancıları örneğinde varsayımlarımızı doğru kabul etmek ve bireysel başarıyı göz ardı ederek alt program başarısına odaklanmayı seçmemiz için gerekçelerimiz vardı. Bu nedenle, N.B Davies'in derslerinde espiyle "Oxford yöntemi" (alt program başarısını ölçme) ve "Cambridge yöntemi" (bireysel başarıyı ölçme) olarak adlandırdığı yöntemler, farklı koşullar altında geçerli olabilir. Oxford yönteminin her zaman kullanılması gerektiğini söylemiyorum. Bu yöntemin *bazen* tercih edilebileceği, maliyet ve faydayı ölçmekle ilgilenen saha çalışanlarının daima *bireysel* maliyet ve yararlar bakımından düşünmek zorunda oldukları iddiasına yanıttır.

Bilgisayarlar arası satranç turnuvası yapıldığında işin içinde olmayan biri bir bilgisayarın diğerine karşı mücadele ettiğini düşünebilir. Bu turnuvayı programlar arası bir mücadele olarak düşünmek daha uygundur. İyi bir program zayıf bir programı daima yenecektir ve hangi bilgisayarda hangi programın çalıştığının bir önemi yoktur. Gerçekten de her oyunda hangi bilgisayarda hangi programın bulunduğu değişebilir. Programlardan her biri IBM'de ya da ICL marka bilgisayarda çalışabilir ve turnuvanın bitiminde sonuç sanki bir program sürekli olarak IBM'de, diğer program sürekli olarak ICL'de çalışıyormuş gibi aynı olabilir. Bu bölümün başındaki benzetmeye geri dönersek, aynı şekilde, yuva kazma alt programı birbirinden farklı çok sayıda yabancılarının sinir sisteminde çalışmaktadır. Yuvaya

girme, başka bir zaman diliminde yuva kazma alt programını çalıştıran aynı fiziksel sinir sistemini de içeren pek çok farklı yabanarısının sinir sisteminde çalışan rakip alt programın adıdır. IBM ya da ICL bilgisayarın çeşitli satranç programlarından birinin kendi yeteneğini sergilediği bir fiziksel ortam olarak işlev görmesi gibi bir yabanarısı da bazen yuva kazma bazen de yuvaya girme alt programının kendi özgün davranışını sergilediği bir fiziksel ortamdır.

Daha önce açıklandığı gibi yuva kazma ve yuvaya girme eylemlerine program değil de alt program diyorum çünkü program sözcüğünü bir bireyin yaşam boyu seçtiği kurallar için kullandım. Bir birey, bir p olasılığıyla yuva kazma ya da yuvaya girme alt programını seçme kuralıyla programlanmış bir varlık olarak düşünülebilir. Özel bir durum olarak her bir bireyin bütün yaşamı boyunca yuva kazan ya da yuvaya giren olduğu polimorfizminin varlığında p olasılığı bir ya da sıfır olur ve program ve alt program kategorileri aynı anlama gelir. Bireylerin yumurta bırakma başarı oranı yerine alt programların yumurta bırakma başarı oranını hesaplamanın güzelliği, benimsediğimiz izleğin, yabanarılarının karışık strateji sürekliliğinde nerede bulunduğu bağımsız olmasıdır. Sürekliliğin herhangi bir yerinde yuva kazma alt programının başarı oranının, denge halindeyken, yuvaya girme alt programının başarı oranına eşit olması gerektiğini tahmin edebiliriz.

Her ne kadar yanıltıcı olsa da, bu düşünce biçimini mantıksal sonucuna vardırarak ve seçilimin alt programlar havuzunda bulunan bir alt program üzerinde işlediği biçiminde düşünmek cazip görülmektedir. Popülasyonun dağılmış bilgisayar donanımı olan sinir dokuları, yuva kazma alt programının ve yuvaya girme alt programının pek çok kopyası tarafından işgal edilmiştir. Belirli bir zaman diliminde yuva kazma alt programının çalışan kopyalarının oranı p 'dir. İki alt programın başarı oranlarının birbirine eşit olduğu ve p^* olarak adlandırılan tayin edici bir p değeri mevcuttur. Her iki alt program da alt program havuzunda çok fazla sayıda bulunursa doğal seçim bunu cezalandırır ve denge yeniden sağlanır.

Bunun yanıltıcı olmasının nedeni, seçilimi gerçekte bir gen havuzundaki alellerin farklılaşan biçimlerde varlığını sürdürmesi üzerinden işlemesidir. Gen kontrolüyle anlatmak istediğimiz şeyin en özgür haliyle yorumlanmasında bile yuva kazma alt programının ve yuvaya girme alt programının farklı alellerle kontrol edildiğinin düşünülebilecek işe yarar bir mantığı yoktur. Başka bir neden yoksa bunun nedeni, arıların, daha önce gördüğümüz gibi, polimorfik oluşundan değil fakat herhangi bir durumda yuva kazmayı ya da yuvaya girmeyi seçmek için olasılıksal bir kuralla programlanmış olmalarıdır. Doğal seçim bireylerin olasılıksal programı üzerinde, özellikle p değerini, yuva kazma olasılığını kontrol eden genler üzerinde işlemelidir. Bununla birlikte, kelimesi kelimesine alınırsa yanıltıcı olmasına karşın, sinir sistemindeki işleme zamanı için doğrudan rekabet halinde olan alt programlar modeli doğru cevabı bulmak için işe yarar bazı kestirme yollar sunar.

Alt programların hayali havuzunda gerçekleşen seçim düşüncesi aynı zamanda frekansa dayalı seçilimin bir benzerinin zaman ölçeği hakkında düşünmemize de yol açar. Mevcut model, yuva kazma alt programının çalışan kopyalarının gözlemlenen sayısının günden güne değişebilmesine olanak verir, çünkü kendi olasılıksal programlarına uyan yabancıları, donanımlarını bir alt programdan diğerine değiştirirler. Şimdiye kadar bir yabancılarının kendine özgü belirli bir olasılıkla yapısal olarak yuva kazma tercihiyle doğduğunu ima ettim. Fakat teorik olarak yabancılarının duyu organları aracılığıyla çevresindeki popülasyonu izleyecek bir donanıma sahip olması ve buna göre yuva kazmayı ya da yuvaya girmeyi tercih etmeleri de mümkündür. EKS jargonuyla bireysel düzeye odaklanmak her bir arının şu şekilde "koşullu cümleye" riayet ettiği bir koşullu strateji olarak değerlendirilebilir: "Eğer çevrende çok fazla sayıda yuvaya girme eylemi görürsen, yuva kaz, böyle değilse yuvaya gir." Daha uygulamalı olarak düşünürsek, her bir arı şunun gibi bir genel kabule uymak üzere programlanmış olabilir: "İçine girmek için bir yuva ara; bir t zamanı harcadıktan sonra girecek yuva bulamadıysan vazgeç ve kendi yuvanı kaz." Bu gerçekleştiğinde

bizim kanıtımız böyle bir "koşullu stratejinin" tersini işaret etmektedir (Brockmann ve Dawkins, 1979) fakat teorik olasılık ilgi uyandırmaktadır. Mevcut noktadan bakıldığında özellikle ilginç olan budur. Her ne kadar bozulan dengeyi yeniden düzenlemeye yol açan seçim süreci genel zaman ölçeğindeki doğal seçim olmasa da hâlâ verileri alt program havuzundaki alt programlar arasındaki hayali seçim bakımından inceleyebiliriz. Bu, EKS olmaktan çok gelişimsel olarak kararlı strateji (GKS) olurdu (Dawkins, 1980) fakat buradaki matematik yine aynı olabilir (Harley, 1981).

Bu biçimde benzerlik kurarak akıl yürütmenin, benzerliğin sınırlarını açık bir şekilde göremedikçe, bir lüks olduğunu söylemeliyim. Darwinci seçim ile davranışsal değerlendirme arasında, dengeli polimorfizm ve gerçek-karışık evrimsel kararlı strateji arasındaki gerçek ve önemli farklılık olduğu kadar gerçek ve önemli farklılıklar mevcuttur. Bireysel yuva kazma olasılığı olan p değerinin doğal seçimle düzenlenmesinde olduğu gibi, davranışsal değerlendirme modelinde, popülasyonda yuva kazma frekansına bireysel yanıt verme ölçütü olan t de muhtemelen doğal seçimden etkilenmektedir. Alt program havuzundaki alt programlar arasından seçim kavramı bazı önemli benzerliklere işaret ederken bazı önemli ayrımları da bulandırmaktadır: bu biçimde düşünmenin zayıflığı onun gücüyle ilişkilidir. Yabanarılarının incelenmesi sırasındaki zorluklarla boğuşurken, esas sıçramalarımızdan birinin, A. Grafen'in etkisiyle, bireysel üreme başarısıyla ilgili endişe duymaktan vazgeçip "yuva kazmanın" "yuvaya girmeye," gelecekte oluşacak sinir sistemlerinin "çalışma zamanı" için doğrudan rekabet ettiği hayali bir dünyaya geçtiğimizde gerçekleştirdiğini anımsıyorum.

Bu bölüm, bir ara bölüm ya da mola olarak değerlendirilebilir. Bu bölümde "alt programların" ya da "stratejilerin" gerçek eşleyiciler olduğunu ve doğal seçimin gerçek birimleri olduğunu ileri sürmeye çalışmadım. Bunlar gerçek eşleyiciler değildir. Genler ve genomun parçaları gerçek eşleyicilerdir. Alt programlar ve stratejiler, belirli amaçlar söz konusu olduğunda gerçek eşleyicilerinin gibi düşünülebilir fakat bu amaçlar karşılandı-

ğında gerçekliğe dönmemiz gerekiyor. Doğal seçim gerçekten de yabanarısının gen havuzundaki yuva kazma ya da yuvaya girme olasılığını etkileyen aleller arasında seçim yapma etkisine sahiptir. Biz bu bilgiyi geçici olarak bir kenara bıraktık ve belirli bir yöntemsel amaç için "alt programlar arası seçim" dünyasına girdik. Yabanarıları hakkında belirli varsayımlarda bulunabilmiş olmamız ve karışık evrimsel olarak kararlı stratejinin birleştirilebildiği çeşitli yöntemler arasında daha önce gösterilmiş olan matematiksel bir eşitlik nedeniyle bu yaptığımız doğruydı.

4. Bölümde olduğu gibi bu bölümün de amacı, bu sefer doğal seçilimi sahada çalışıyorsak bireysel başarıyı ölçmenin, uygulamada, daima yararlı olmadığını göstererek amaçsallığın birey merkezli bakışına duyulan güveni yıkmaktı. Sonraki iki bölüm, bireysel yarar bakımından düşünmekte ısrarcı olursak, doğaları gereği, anlamaya bile başlamayacağımız uyarlanımlarla ilgili olacaktır.

KANUN KAÇAKLARI VE DEĞİŞTİRİCİLER

Doğal seçim, eşleyicilerin birbirlerine göre daha fazla yayılmaya çalıştığı bir süreçtir. Eşleyiciler bunu dünya üzerinde fenotipik etkilerini sergileyerek yaparlar ve bu fenotipik etkileri genellikle tek tek organizmalar gibi ayrı "araçlar" halinde gruplanmış olarak görmek mümkündür. Bu, her bir bireyin farklı özelliklerinin 10. Bölümde tartışılacak bir nicelik olan uyumu en üst düzeye çıkaran birimsel aktör olarak düşünülebileceğini ileri süren ortodoks öğretiyi hammadde sağlar. Fakat bireylerin bir niceliği en üst düzeye çıkarttığı düşüncesi bir bireyin bedenindeki farklı lokuslarda yer alan eşleyicilerin birlikte iş görmesinin beklenebileceği varsayımına dayanır. Diğer bir deyişle herhangi bir lokusta yer alırken varlığını en iyi biçimde sürdüren bir alelin bir bütün olarak genom için en iyi alel olduğunu varsaymamız gerekmektedir. Bu, gerçekten de sıklıkla geçerli olan bir durumdur. Nesiller boyu birbiri ardına gelen bireylere tehlikeli bir hastalığa karşı direnç sağlayarak kendi varlığını ve yayılmasını garanti altına alan bir eşleyici, birbiri ardına gelen ve üyesi olduğu genomlarda bulunan diğer genlere de yarar sağlayacaktır. Fakat bir genin kendi varlığını sürdürmesinin, genomun geriye kalan büyük bir kısmının varlığını sürdürme şansına zarar verdiği durumlar da tasavvur edilebilir. Alexander ve Borgia'yı (1978) izleyerek böyle genleri *kanun kaçağı* olarak isimlendireceğim.

Kanun kaçaklarını iki temel sınıfa ayırıyorum. "Alellik kanun kaçağı," kendi lokusunda pozitif seçim sabitine sahipken, diğer lokusların çoğunda, bu alelin kendi lokusundaki etkisini azaltma eğiliminde bir seçilimin söz konusu olduğu bir eşleyicidir. Buna verilebilecek bir örnek dağılım bozucu ya da "mayoz yönlendirici" gendir. Bu gen, kendi lokusunda, kendisini, üreti-

len eşey hücrelerinin yüzde ellisinden fazlasında göstermesiyle tercih edilmiş olur. Aynı zamanda, etkisi dağılım bozukluğunu azaltmak olan farklı lokuslardaki genler bulundukları lokustaki seçilimle tercih edileceklerdir. Dolayısıyla dağılımı bozan gen, bir kanun kaçağıdır. Kanun kaçaklarının bir diğer sınıfı olan "yatay olarak yayılan kanun kaçağı," daha az bilinen bir sınıftır. Bu sınıf bir sonraki bölümde tartışılacaktır.

Bu kitabın bakış açısına göre tüm genlerin potansiyel kanun kaçağı olduğunu düşünebileceğimiz bir mantık söz konusudur. Bu o kadar fazladır ki böyle bir terimi kullanmak gereksiz görünebilir. Öte yandan ilk olarak herhangi bir lokusta en iyi biçimde varlığını sürdüren bir alel, bir bütün olarak organizmanın sağkalımı ve üremesi için neredeyse daima en iyi alel olduğu ortaya çıkacağı için doğada kanun kaçaklarını bulma olasılığının düşük olduğu ileri sürülebilir. İkinci olarak pek çok yazar Leigh'i (1971) izleyerek, kanun kaçakları ortaya çıkmış ve seçim tarafından geçici olarak tercih edilmiş olsalar da, Alexander ve Borgia'nın sözleriyle, "etkilerinin, en azından genomda bulunan diğer genler tarafından sayı bakımından geçilmeleri ölçüsünde geçerliliğini yitirme olasılığı bulunduğunu" ileri sürmüşlerdir. Gerçekten de kanun kaçağının tanımından böyle olması gerektiği ortaya çıkar. İleri sürülen sava göre, bir kanun kaçağı ne zaman ortaya çıkarsa çıksın seçim pek çok başka lokusta bulunan değiştirici genler lehinde işleyecektir ve kanun kaçağının fenotipik etkisinden geriye hiçbir iz kalmayacaktır. Dolayısıyla kanun kaçağı geçici bir fenomen olacaktır. Bununla birlikte bu durum onları ihmal edilebilir kılmaz: eğer genomlar kanun kaçaklarını baskılayan genlerle doluyorsa kendilerinin orijinal fenotipik etkilerine dair hiçbir iz kalmasa bile bu, kanun kaçağı genlerin önemli bir etkisidir. Değiştirici genlerin bununla ilişkisini daha sonraki kısımlarda tartışacağız.

Bir "aracın," kendi içinde taşıdığı kanun kaçağı eşleyicilerin sayısıyla ters orantılı olarak adını hak ettiği bir bağlam mevcuttur. Bir aracın birimsel niceliği -uyumu- en üst düzeye çıkarttığı düşüncesi, tüm eşleyicilerin, paylaştıkları aracın aynı özellik ve davranışlarından kazançlı çıkacakları varsayımına

dayanmaktadır. Fakat bazı eşleyiciler aracın X eyleminden yarar sağlarken bazıları aracın Y eyleminden yarar sağlıyorsa bu durumda, bu aracın uyumlu bir bütün olarak davranma olasılığı düşüktür. Araç, insanların yönettiği, şu ya da bu yönde çekştirilip durulan, amaçlar bakımından kararlılık ve uyum gösteremeyen bir örgütün özelliklerine sahip olacaktır.

Burada grup seçilimiyle yüzeysel bir benzerlik söz konusudur. Bir organizma grubunun etkin gen araçları olarak işlev gördüğüne ilişkin teorinin (grubun bakış açısından) sorunlarından biri, kanun dışı eşleyicilerin ortaya çıkma ve seçilimin onların yönünde işlemesi olasılığıdır. Bireyin evriminin grup seçilimi aracılığıyla kısıtlandığını ileri sürüyorsak, bireylerin fedakâr bir grubun içinde bencilce davranmasına neden olan bir gen de kanun kaçağına benzer. Birçok grup seçilimi modelcisinin umutlarını suya düşüren şey böyle "kanun kaçaklarının" ortaya çıkışının neredeyse kaçınılmaz olmasıdır.

Gruptan çok bireyin bedeninin bir gen aracı olması daha ikna edicidir, çünkü diğer başka nedenlerin yanında, bireyin bedeninde bulunan eşleyicilerin kendi alelleri karşısında güçlü bir şekilde tercih edilme olasılıkları zayıftır. Bunun temel nedeni, bireysel üreme mekanizmalarının bilindik şablonu ihlali ve Hamilton'ın (1975b) adlandırdığı gibi "kromozomların gavotudur." Eğer tüm eşleyiciler bir sonraki kuşağa geçmeye ilişkin tüm umutlarının bireysel üremenin ortodoks darboğazı aracılığıyla olduğunu "bilseydi" hepsi aynı "temel çıkara" sahip olurdu; paylaşılan bedenin üreme çağına kadar sağkalımı, paylaşılan bedenin başarılı kur davranışı ve üremesi ve paylaşılan bedenin ebeveyn olmaya yönelik başarılı sonuca ulaşması. Tüm eşleyiciler paylaşılan aynı bedenin normal üremesi bakımından aynı paya sahipse açığa çıkan kişisel çıkar kanun kaçaklığını teşvik eder.

Hissenin eşit ve bütün olduğu eşeysiz üreme söz konusu olduğunda tüm eşleyicilerin ortak etkinliği sonucu ortaya çıkan

* Eski bir Fransız halk dansı, bölünme sırasında kromozomların özel bir diziliş göstermesinden hareketle bu şekilde söylenmiştir -çn.

yavruda kendilerinin bulunma şansı % 100'dür. Eşeyli üreme söz konusu olduğundaysa her bir eşleyici için şans bunun yarısı kadardır fakat mayoz bölünmenin ritüelleştirilmiş zarıflığı, Hamilton'ın "gavotu," her bir alele, ortak üreme girişiminin başarısının sağladığı yararı eşit bir hasat etme şansını garanti etmede büyük oranda başarılı olur. Kuşkusuz kromozomların gavotunun neden böyle zarif olduğu bir başka sorudur. Bu soru, korkaklık iddiasından yakayı sıyıracığım bir sorudur. Aynı zamanda benden daha akıllı kimselerin kısmen başarısız biçimde uğraştığı genetik sistemlerin evrimi hakkında (Williams, 1975, 1980; Maynard Smith, 1978a) ve Williams'ı "evrimsel biyolojide bir tür kriz söz konusudur" diye yazmaya sevk eden birtakım sorulardan birisidir. Mayoz bölünmenin neden bu biçimde olduğunu anlamıyorum ama bu haliyle daha fazlası da mevcut. Özellikle mayoz bölünmede düzenli bir biçimde gerçekleştirilen doğru dağılım, bir organizmayı oluşturan kısımları bir araya getiren bütünlük ve uyumu açıklamaya yardımcı olur. Eğer, potansiyel araçlar olan bireyler grubu düzeyinde üreme ayrıcalığı, benzer biçimde organize olmuş "kromozom gavotuyla" aynı şekilde sağlanmışsa grup seçilimi evrim için daha akla yatkın bir teori olabilir. Fakat oldukça özel bir durum teşkil eden sosyal böcekler dışında, grup "üremesi" anarşiktir ve bireysel kanun kaçaklığına tercih edilebilir. Trivers ve Hare'in cinsiyet oranı çatışmasıyla ilgili dâhiyane incelemesinden sonra sosyal böceklerin kolonileri bile birbiriyle ahenk içinde görülmeyecektir (bkz. Bölüm 4).

Bu değerlendirme bize bir araç olarak bir bireyin bedeninde yer alan kanun kaçağını keşfetmek istiyorsak nereye bakmamız gerektiğini söyler. Mayoz bölünmenin kurallarını bir üreme hücresinde % 50 şansla sonlanacak şekilde bozmayı başarabilen herhangi bir eşleyici, diğer her şey eşit olduğunda, doğal seçim tarafından tercih edilme eğiliminde olacaktır. Böyle genler, genetikçiler arasında mayoz yönlendirici ya da dağılım bozucu genler olarak bilinmektedir. Bu terimleri, daha önce kanun kaçağı tanımını yaparken örnek vermek amacıyla kullanmıştım.

"Sistemi yenen genler"

Dağılım bozuculara ilişkin temel olarak sadık kalacağım açıklama bu kitabın ruhuna yakın bir dil kullanan Crow'un (1979) açıklamasıdır. Crow'un, "Mendel kurallarını ihlal eden genler" başlıklı makalesi şu şekilde sona ermektedir: "Mendel sistemi ancak tüm genlere titizlikle adil davranılıyorsa en yüksek etkinlikle çalışır. Bununla birlikte sistem, mayoz bölünme sürecini kendi lehine olacak şekilde bozan genlerin sürekli tehdidi altındadır... Mayoz bölünme ve sperm oluşumu sırasında, amacı bu biçimdeki hilelerin olasılığını azaltmak olan pek çok düzenleme mevcuttur. Fakat yine de sistemi alt etmeyi başaran bazı genler vardır."

Crow, özellikle ancak küçük bir miktar nicel etki yapan dağılım bozucuların, genetikçilerin kullandığı yöntemler bunları saptayabilecek kadar iyi olmadığından, fark ettiğimizden çok daha fazla olabileceğini ileri sürmektedir. *Drosophila*'daki SD genleri üzerinde pek çok çalışma yapılmıştır ve bu genlerde bozulmanın fiili mekanizmasına ilişkin işaretler söz konusudur. "Homolog kromozomlar mayoz bölünme sırasında hâlâ eşleşme halindeyken SD kromozomu normal (ve rakip) partnerine, normal kromozomu alan spermin işlevinin daha sonra bozulmasına yol açacak *bir şey yapabilir*... SD gerçekten de diğer kromozomu parçalayabilir" (Crow 1979, benim ölümle ilgili vurgum). SD bakımından heterozigot bireylerde, SD kromozomunu taşımayan spermlerin normal olmayan ve muhtemelen kusurlu kuyruk yapısına sahip olduğuna ilişkin kanıt mevcuttur. Kusurlu kuyruğun, spermin taşıdığı SD olmayan kromozomun sabotajından kaynaklandığı düşünülebilir. Fakat Crow'un işaret ettiği gibi, spermlerin herhangi bir kromozom olmadan da normal kuyruklara sahip olabildiği gösterildiğinden açıklamanın tamamı bu olamaz. Gerçekten de spermin tüm fenotipi, kendi haploit genotipinin değil de babanın diploit genotipinin kontrolü altında gibi görünmektedir (Beatty ve Gluecksohn-Waelsch, 1972; aşağıya bakınız). "Dolayısıyla herhangi bir işlev gerekmediğinden, SD kromozomun kendi homoloğu üzerindeki etkisi, bazı iş-

levleri etkisiz hale getirmek olamaz. SD, bir şekilde partnerini sabotaj yapma yönünde teşvik etmelidir.”

Dağılım bozucular için işler nadiren bulunduklarında iyi gider çünkü kurbanlarının kendi kopyaları değil de alelleri olma olasılığı fazladır. Eğer fazlaca bulunurlarsa homozigot olma eğilimi artar ve böylece organizmayı kısır hale getirerek kendi kopyalarına sabotajda bulunur. Durum bundan daha karmaşıktır fakat Crow’un bildirdiği bilgisayar simülasyonları dağılım bozucu genlerin sabit bir miktarının tek başına tekrarlayan mutasyonlarla açıklanabilenden bir miktar daha yüksek bir frekansta varlığını sürdüreceğini ortaya koymaktadır. Durumun gerçekte de böyle olduğunu gösteren bazı kanıtlar mevcuttur.

Bir dağılım bozucu, bir kanun kaçağı olmak için yalnızca alelleri değil genomun geri kalanının büyük bir kısmına da zarar vermelidir. Dağılım bozucular bireydeki toplam eşey hücresi sayısını azaltarak bu etkiye yol açabilirler. Bunu yapmasalar bile diğer lokuslarda onları baskılama lehinde bir seçilimin olmasını beklemek için daha genel sebepler mevcuttur (Crow 1979). Bu sav, adım adım geliştirilmelidir. İlk olarak alelleriyle karşılaştırıldığında pek çok gen, pek çok pleiotropik etkiye sahiptir. Lewontin (1974), “her genin her karakteri etkilediği su götürmez bir gerçektir...” diyerek fazla ileri gitmiştir. Bunu “su götürmez bir gerçek” olarak tanımlamak, en hafif deyimiyse, coşkulu bir abartıyken, kendi amacıma uygun olarak, bunu yeni mutasyonların pek çok pleiotropik etkisi vardır biçiminde yorumluyorum.

Şimdi böyle pleiotropik etkilerin çoğunun, çoğu zaman mutasyonun etkileri için geçerli olduğu gibi, zarar verici olacağını düşünmek mantıklıdır. Eğer bir gen yararlı etkileri nedeniyle seçim tarafından tercih ediliyorsa bunun nedeni, yararlı etkilerinin sunduğu avantajların ona ait diğer etkilerin yol açtığı dezavantajlardan ağır basması olacaktır. Normalde “yararlı” ve “zararlı” diyerek tüm organizmaya yarar ve zarardan bahsetmiş oluruz. Fakat dağılım bozulmuş durumda bahsettiğimiz yararlı etkiler yalnızca gene yararlı etkilerdir. Herhangi bir pleiotropik etki, büyük olasılıkla o bireyin sağkalımına ve üremesine

zarar verecektir. Dolayısıyla dağılım bozucuların, bir bütün olarak, kanun kaçağı olma olasılıkları yüksektir: seçilimin, diğer lokuslarda bulunan ve dağılımın bozulmasını azaltacak fenotipik etkilere sahip olan genler lehinde işlemesi beklenebilir. Bu bizi değiştiriciler başlığına götürmektedir.

Değiştiriciler

Değiştirici genler teorisine klasik temelini sağlayan şey R. A. Fisher'ın baskınlığın evrimine ilişkin açıklamasıydı. Fisher (1930a, fakat Charlesworth 1979'a bakınız) bir genin fayda sağlayan etkilerinin seçim değiştiricileri sayesinde baskın olmaya eğilimliyen zararlı etkilerinin çekinik olmaya eğilimli olduğunu ileri sürmüştü. Baskınlık ve çekinikliğin genlerin kendilerinin değil onların fenotipik etkilerinin özellikleri olduğunu söylemişti. Gerçekten de bir gen pleiotropik etkilerinin biri bakımından baskın olabilirken diğeri bakımından çekinik olabilir. Bir genin fenotipik etkisi, kendisinin ve genomun geri kalan kısmını da içeren çevresinin ürünüdür. Fisher'ın 1930'da ayrıntılı olarak ileri sürdüğü genin işlevine ilişkin bu etkileşimli kavrayış 1958'e gelindiğinde öyle geniş kabul görmekteydi ki kitabının ikinci baskısında da buna yer verebilmişti. Buradan da anlaşıldığı gibi, diğer herhangi bir fenotipik etki gibi, baskınlık ve çekiniklik de genomun başka kısımlarında bulunan diğer genlerin seçilimi aracılığıyla evrimleşebilir ve Fisher'ın baskınlık teorisinin temeli budur. Her ne kadar bu diğer genler değiştiriciler olarak bilinse de şimdi temel genlerden farklı olarak değiştirici genler diye bir kategori yoktur. Bundan ziyade herhangi bir gen, diğer başka bir genin fenotipik etkilerinin değiştiricisi olarak iş görebilir. Gerçekten de bir genin fenotipik etkileri, genomda yer alan ve başka pek çok küçük ve büyük etkiye sahip diğer pek çok gen tarafından değiştirilmeye yatkındır (Mayr, 1963). Değiştiricilere, örneğin Medawar/Williams/Hamilton'ın yaşlanmanın evrimine ilişkin teorilerinin gelişimi gibi çeşitli başka teorik amaçlar doğrultusunda da başvurulmuştur (Kirkwood ve Holliday, 1979).

Değiştiricilerin kanun kaçağı genler konusuyla ilgisinden daha önce de söz edilmişti. Herhangi bir genin fenotipik etkisi başka bir lokusta yer alan genlerin değiştirici etkisine maruz kalabileceğinden ve kanun kaçakları, tanım gereği, genomun geri kalan kısmı için zararlı olduğundan, seçilimin kanun kaçaklarının bir bütün olarak içinde bulundukları bedene vereceği zararı ortadan kaldıracak etkiye sahip genler lehinde işlemlerini bekleyebiliriz. Bu değiştiriciler kanun kaçağı etkisi üzerinde etkisi olmayan alellere tercih edilirler. Sarıhumma hastalığına yol açan bir sinek olan *Aedes aegypti*'de cinsiyet oranını bozan bir gen üzerinde çalışan Hickey ve Craig (1966), (her ne kadar kendi yorumları biraz farklı da olsa) değiştiricilerin seçiminden kaynaklanabilecek bozucu etkinin evrimsel olarak azaltıldığına ilişkin bir kanıt buldular. Eğer kanun kaçakları genel olarak baskılayıcı değiştiricilerin seçilimine neden oluyorsa büyük olasılıkla her kanun kaçağı ile onun değiştiricisi arasında bir silahlanma yarışı olacaktır.

Diğer silahlanma yarışlarında olduğu gibi (Bölüm 4), bir tarafın diğerine üstün gelmesini bekleyebileceğimiz genel bir neden olup olmadığını sorabiliriz. Leigh (1971, 1977), Alexander ve Borgia (1978), Kurland (1979, 1980), Hartung (baskıda) ve diğerleri böyle genel bir nedenin var olduğunu ileri sürmektedir. Tek bir kanun kaçağını baskılayacak değiştiriciler genomun herhangi bir yerinde ortaya çıkabileceği için sayı bakımından kanun kaçağını geçecektir. Leigh'in (1971) ifade ettiği gibi, "Sanki karşımızda bir genler meclisi varmış gibi görünüyor: bu genlerin her biri kendi çıkarı doğrultusunda hareket ediyor, fakat işleyişleri diğerlerinininkine zarar verirse, bu diğerleri onu baskılamak için birleşeceklerdir... Bununla birlikte seçim, bir bozucuya, "onun başarısından nemalanmanın" yol açtığı hastalığın verdiği zarara ağır basacak kadar yakın bağlantılı olan bir lokusta bozucu etkiyi artırma eğilimindedir. Dolayısıyla bir organizma türü, bir bozucu ortaya çıktığında, seçim lokusların çoğunda bozucunun etkisini baskılayacaksa pek çok kromozoma sahip olmalıdır. Küçük bir meclisin küçük bir lobi faaliyetiyle raydan çıkması gibi gevşek biçimde bağlantılı tek bir kro-

mozoma sahip bir tür de bozucular için kolay bir avdır" (Leigh, 1971, s. 249). Leigh'in ifade ettiği kromozom sayısı hakkında ne düşünmeliyim bilemiyorum fakat kanun kaçaklarının değişticileri tarafından "sayıca geçilebileceği" bazı durumlara (Alexander ve Borgia, 1978, s. 458) ilişkin olarak işaret ettiği genel nokta bana ümit verici gelmektedir.

"Sayıca geçmenin" pratikte iki şekilde gerçekleştiğini düşünüyorum. İlk olarak farklı değişticilerin her biri, kanun kaçığının yaptığı etkide nicel bir azalmaya yol açıyorsa pek çok değiştirici eklemeli olarak birleşme gösterebilir. İkincisi, pek çok değişticiden biri kanun kaçığını etkisizleştirecek kadar yeterliyse, etkin bir şekilde etkisizleştirme şansı, var olan değiştirici lokus sayısının artmasıyla birlikte artış gösterecektir. Leigh'in pek çoğunun birlikte oluşturduğu "meclisin" toplamının gücü benzetmesine bu iki biçimin birini ya da ikisini birlikte içerecek bir anlam verilebilir. Bu, farklı lokuslarda bulunan dağılım bozucularının, herhangi bir anlamda, "etkilerini birleştiremeyeceği" savı bakımından önemlidir. Bunlar "genel dağılım bozukluğunun" sonu için ortaklaşa bir iş yapmazlar. Daha ziyade bunların her biri kendi çıkarı için dağılımı bozmaya çalışır ve bu, diğer dağılım bozucularına, dağılım bozucu olmayanlara zarar verdiği kadar zarar verecektir. Öte yandan dağılım bozucularını baskılayanlar bir anlamda etkilerini birleştirirler.

Genler meclisi, eğer dikkat etmezsek açıkladığından daha fazla şeyi açıkladığını sanmamıza neden olacak benzetmelerden biridir. Genlerin aksine tüm insanlar gibi bir mecliste bulunan üyeler de uzlaşmak ve birlikte planlama yapmak üzere sağduyu ve dil kullanabilen oldukça karmaşık bilgisayarlardır. Kanun kaçakları genler meclisi topluluğunun uzlaşmasıyla baskılanıyor gibi görünüyor olabilir fakat gerçekte burada olan şey, kendi lokuslarında bulunan değiştirme yapmayan alellerdense değiştirici genlerin seçiliyor olmasıdır. Leigh'in ve "genler meclisi" varsayımının diğer taraftarlarının bunun farkında olduğunu söylemeye gerek yok. Şimdi bu kanun kaçaklarını listesini genişletmek istiyorum.

Eşeye Bağlı Kanun Kaçakları

Eğer bir dağılım bozucu eşey kromozomu üzerinde bulunuyorsa bu yalnızca genomun geri kalanıyla çatışma halinde olan ve bu nedenle değiştiricileriyle baskılanmaya maruz kalan bir kanun kaçağı değildir: aynı zamanda, rastlantı eseri olarak, tüm bir popülasyonu ortadan kaldırmakla tehdit eder. Bunun nedeni, sıradan zararlı etkilerinin yanı sıra, cinsiyet oranını da değiştirmesi ve hatta eşeylerden birini popülasyondan tamamen kaldırmasıdır. Hamilton'ın (1967) bilgisayar simülasyonlarından birinde erkeklerin dişi değil yalnızca erkek yavruya sahip olmasına neden olan "Y kromozomunu yönlendiren" tek bir mutanta sahip bir erkek, 1000 erkek ve 1000 dişiden oluşan bir popülasyona bırakılmaktadır. Burada model popülasyonun dişilerden yoksun kalması yalnızca 15 nesil sürmüştür. Buna benzer bir etki laboratuvarında da gösterilmiştir (Lyttle, 1977). Y kromozomunu yönlendiren genin sarıhumma hastalığına yol açan sinekler gibi tarım zararlılarının kontrol altına alınmasında kullanılması Hickey ve Craig'in (1966) dikkatinden kaçmamıştır. Çok ucuz olduğundan pek de tekin olmayan bir iyiliğe sahiptir: zararlı böcekleri kontrol eden etkenin yayılmasıyla ilgili tüm iş doğal seçilimle birlikte böceklerin kendisinin kullanılmasıdır. Öldürücü "biyolojik aktörün" dış kaynaklı bir virüs olmayıp türün kendi gen havuzundaki bir gen olmasının dışında bu durum "biyolojik savaşa" benzemektedir. Muhtemelen bu ayrım çok da önemli bir ayrım değildir (Bölüm 9).

X'e bağlı yönlendirme, büyük olasılıkla, popülasyon üzerinde Y'ye bağlı yönlendirmeye aynı şekilde zararlı etkiye sahiptir fakat popülasyonu ortadan kaldırmak daha fazla nesil geçtikten sonra mümkün olur (Hamilton, 1967). X kromozomu üzerindeki yönlendirici gen (kuşlar, kelebekler vb hariç) erkeklerin dişi yavruya sahip olmasına yol açar. 4. Bölümde gördüğümüz gibi haploit bir erkek zar kanatlı eşinin yavrularına sağladığı bakımı etkileyebilseydi, erkekler, erkek yavrulara genlerini aktarmayacağından erkek yerine dişi yavruları tercih ederlerdi. Bu durumun matematiği, erkek zar kanatlıının tüm bir genomu-

nun bir X kromozomu gibi davrandığı X'e bağlı yönlendirme durumuna benzemektedir (Hamilton, 1967, s. 481 ve 18. dipnot).

X kromozomunun kendi kendisiyle parça değiş tokuşuna girerken Y kromozomuyla parça değiş tokuşuna girmemesi sık rastlanan bir durumdur. Buradan, X kromozomundaki tüm genlerin, heterogametik cinsiyetteki eşey hücresi oluşumunu Y eşey hücresi yönünde değil X eşey hücresi yönünde bozan yönlendirici X geni havuzundan kazanç sağlayabileceği çıkar. X kromozomu üzerindeki genler, bir bakıma, Y genlerine karşı bir tür "bağlantı grubu karşıtı" olarak birleşirler çünkü kendilerini Y kromozomu üzerinde bulma şansları yoktur. Heterogamete sahip cinsiyette X'e bağlı mayoz bölünme yönlendirmesini baskılayan değiştiriciler X kromozomlarının başka bir bölgesinde ortaya çıkarsa tercih edilmeyebilirler. Eğer otozomlarda (eşey grubu olmayan kromozomlarda) ortaya çıkarlarsa tercih edilirler. Bu durum otozomlardaki dağılım bozucular örneğinden farklıdır: burada onları baskılayan hatta aynı kromozomda olup bir başka lokusta bulunan değiştiriciler lehinde bir seçim olabilir. Heterogamet bulunduran cinsiyette eşey hücresi oluşumunu etkileyen X'e bağlı bozucular, gen havuzunun geriye kalan X kromozomu kısmı açısından değil de bu havuzun otozomal kısmı açısından kanun değiştiricilerdir. Eşey kromozomları üzerinde bulunan genler arasındaki olabilecek "dayanışma," kanun kaçağı geni kavramının çok basit olduğunu ortaya koyabilir. Bu, yalnız başına bir asinin, genomun geriye kalanına kafa tuttuğu imasını vermektedir. Bunun yerine, kimi zaman, durumu rakip genler çetesi arasındaki savaşlar, örneğin X kromozomu genlerine karşı geri kalan genler arası savaşlar biçiminde düşünebiliriz. Cosmides ve Tobby (1981), birlikte çoğalan ve böylece aynı sonuca yönelik olarak işleyen bu biçimdeki genler çetesi için "koreplikon" terimini kullanmıştır. Birbirine komşu olan replikonlar çoğu durumda birbirinin etkisini bulandıracaktır.

Y kromozom genlerinin birlikte davranması daha beklenebilecek bir olasılıktır. Y kromozomu parça değişimine uğramadığı müddetçe bu kromozom üzerindeki tüm genlerin, bozucu genin olduğu kadar Y'ye bağlı bozucu her bir parçanın

varlığından kazanç sağlayacağı açıktır. Hamilton'a göre (1967), Y kromozomunun iyi bilinen bir özelliği olan hiçbir işe karışmamasının (kulak tüyleri erkeklerde kuşkulu bir biçimde Y'ye bağlı olarak gözükme) nedeni Y'yi baskılayan değiştiricilerin genomun başka yerinde pozitif biçimde seçilmesidir. Bir değiştiricinin tüm bir kromozomun fenotipe ilişkin etkinliğini nasıl bozduğu açık değildir. Çünkü tek bir kromozomun çeşitli fenotipik etkileri genellikle düzensiz biçimlidir. (Seçilim neden Y'ye bağlı etkileri olduğu gibi bırakırken yalnızca yönlendirici genlerin etkilerini baskılamaz?) Öyle sanıyorum ki bunu Y kromozomunun büyük parçalarını fiziksel olarak silerek ya da Y kromozomunu hücredeki transkripsiyon aygıtından yalıtmayı başarak yapar.

Kelimenin sıradan anlamıyla bakılacak olursa muhtemelen gen olmayan yönlendirici eşleyiciye tuhaf bir örnek Werren, Skinner ve Charnov (1981) tarafından verilmiştir. Werren ve arkadaşları D1 ya da "dişi yavrusuz" olarak adlandırılan çeşitli erkeklerin bulunduğu asalak bir yabanarısı olan *Nasonia vitripennis* üzerinde çalışmışlardır. Haplodiploit olan yabanarılarında erkekler genlerini yalnızca dişi yavrulara aktarırlar: erkeğin eşi erkek yavrulara sahip olabilir fakat yavrular haploit ve babasızdır. D1 erkekleri dişilerle çiftleştğinde dişilerin yalnızca erkek yavrular vermesine neden olurlar. D1 erkekleriyle çiftleşen dişilerin erkek yavrularının çoğu D1 erkeği olur. Nükleer genler (hücre çekirdeğinde bulunan genler) babadan oğula geçmese de D1 etkeni bir şekilde babadan "oğula" geçmektedir. D1 etkeni, Y kromozom yönlendiricisiyle tam olarak aynı şekilde yayılır. D1 etkeninin fiziksel olarak neden oluştuğu bilinmemektedir. Kesinlikle çekirdekte bulunan genetik bir materyal değildir ve her ne kadar Werren ve arkadaşları onun sitoplazmada ortaya çıkan bir nükleik asit olduğundan kuşkulansa da de teorik olarak nükleik asitten oluşmaması olasıdır. Teorik olarak D1 erkeğinin dışısının D1 erkek yavrulara sahip olmasına neden olacak herhangi bir fiziksel ya da kimyasal etkisi Y kromozomu yönlendiricisi gibi yayılacak ve 5. Bölümde anlatıldığı anlamda bir aktif soy hattı eşleyicisi olacaktır. Bu, aynı

zamanda erkeklerin sahip olduğu tüm nükleer genler pahasına tek başına yayıldığı için *mükemmel* bir kanun kaçağıdır.

Bencil sperm

Bazı istisnalar hariç, bir organizmada bulunan tüm diploit hücreler genetik olarak birbirinin aynısıyken ürettiği eşey hücreleri birbirinden farklıdır. Meni içinde bulunan pek çok spermden yalnızca biri yumurtayı dölleyebilir ve bu nedenle spermiler arasında bir rekabet söz konusudur. Bir sperm hücresinde haploit durumda olup fenotipik anlatım yapan herhangi bir gen eğer spermin rekabet gücünü artırıyorsa tercih edilebilir. Böyle bir gen mutlaka eşeye bağlı olmak zorunda değildir: herhangi bir kromozom üzerinde bulunabilir. Eğer eşeye bağlı olursa cinsiyet oranını yönlendiren bir etkiye sahip olur ve aynı zamanda bir kanun kaçağı olur. Eğer bir otozom üzerinde yer alıyorsa yine herhangi bir dağılım bozucu için yapılmış olan genel bir nedenle kanun kaçağı olur: "...sperm hücresinin işlevini etkileyen genler varsa sperm hücreleri arasında rekabet olur ve dölleme yeteneğini artıran bir gen popülasyonda artar. Böyle bir gen diyelim karaciğerde hasara neden olursa bu çok kötü bir durum olur; gen popülasyonda yine daha sık görünür çünkü sağlıklı olmaya ilişkin seçim sperm hücreleri arasında olan rekabetteki seçimden daha az etkilidir" (Crow, 1979). Kuşkusuz spermiler arası rekabetin karaciğerde hasar yaratması için özel bir neden yoktur fakat daha önce işaret edildiği gibi, mutasyonların çoğu zarar vericidir ve istenmeyen bazı yan etkiler ortaya çıkabilir.

Crow neden sağlıklı olmaya ilişkin seçimin sperm hücreleri arasındaki rekabette gerçekleşen seçimden daha az etkili olduğunu varsaymaktadır? Sağlık üzerindeki etkinin büyüklüğünü kapsayan kaçınılmaz nitelikte bir nicel ödünleşme olması gerekmez mi? Fakat bu bir yana ve spermilerin yalnızca çok azının canlı olacağına ilişkin tartışmalı olasılığa yer veren (Cohen, 1977) bu sav, menide bulunan sperm hücreleri arasındaki rekabet acımasız olacağından güçlü bir sav gibi görünmektedir.

Hepsi canlı olan
 Milyonlarca sperm hücresi
 Bunların tufanından zavallı bir Nuh
 Yaşamayı ummaya cüret etti.
 Ve bu milyarlarcasından biri
 Shakespeare, başka bir Newton, yeni bir Donne
 Olma şansına sahipti,
 Fakat o biri ben oldum.
 Senden daha iyi olup yenilenler utansın.
 Diğerleri dışarıda kalırken Nuh'un gemisini alan!
 Eğer sessizce ölürsen,
 Böylesi hepimiz için daha iyi, asi Homunculus!

Aldous Huxley

Bir sperm hücresinin haploit genotipindeyken daha iyi yaşamayı sağlayan bir kuyruk oluşturmak ya da spermin kendisinin zarar görmediği bir sperm öldürücü salgılamak gibi rekabet gücünü artırmaya yol açacak şekilde anlatım yapan bir mutant genin her şeye ağır basan ancak diploit hücre üzerinde en yıkıcı yan etkileri sergileyecek kadar devasa bir seçilim baskısı tarafından tercih edileceği düşünülebilir. Fakat yüzlerce milyon sperm hücresinden yalnızca birinin "sağkalımı ummaya cüret etmesi" doğru olsa da tek bir gen açısından bakıldığında hesaplamalar oldukça farklıdır. Bir an için bağlantı gruplarını ve yeni mutasyonları unutursak, bir gen, gen havuzunda ne kadar nadir bulunursa bulunsun, bir erkek diploit halindeyken bu gene sahipse, aynı menide bulunan rakiplerinin %50'si de bu gene sahip olacaktır. Mutasyon ancak tek bir spermin oluşumu sırasında ortaya çıkarsa seçilim baskısı çok büyük şiddette olacaktır. Genellikle milyonda bir değil üçte bir olacak şekilde daha mütevazı bir seçilim baskısı söz konusu olacaktır. Bağlantı etkisini hesaba katarsak hesaplama daha da karmaşıklaşacaktır ve rekabet halindeki spermier lehinde olan seçilim baskısı bir miktar artacaktır.

Her durumda yeteri kadar güçlü bir seçilim baskısı olması beklenebilir. Genler spermin haploit genotipinde anlatım yapı-

yorsa kanun kaçakları diploit olan babanın genomundaki diğer genlerin zararına olarak tercih edilecektir. En azından, sperm fenotipleri, gerçekte, genellikle kendi haploit genotiplerinin kontrolü altında olmama bakımından talihli gibi görünüyor (Beatty ve Gluecksohn-Waelsch, 1972). Elbette sperm fenotipleri bir miktar genetik kontrol altında olmalıdır ve doğal seçim kuşkusuz mükemmel sperm uyarlanımını sağlamak üzere sperm fenotipini kontrol eden genler üzerinde işlemiştir. Fakat öyle görünüyor ki bu genler spermin haploit genotipindeyken değil babanın diploit genotipindeyken anlatım yapmaktadır. Spermdeyken edilgen bir şekilde aktarılmaktadırlar.

Bunların genotiplerinin edilgen olması sperm hücresinde sitoplazma bulunmamasının bir sonucu olabilir: Bir gen, sitoplazma bulunmadığında, fenotipte etkisini göstermez. Bu eksik bir açıklamadır. Fakat nihai bir işlevsel açıklama elde etmek için bu öneriyle ters çevirmek suretiyle oynamaya değer: sperm-ler, haploit genotipin fenotipik anlatımını engellemeye yönelik bir uyarlanım olarak küçük kalmıştır. Bu varsayım üzerine biz, sperm hücreleri arasında rekabet gücünü artıran (haploit olarak anlatım yapan) genlerle babanın diploit genotipindeyken anlatım yapan genler arasında, spermlerin daha küçük olmasına ve böylece kendi haploit genotiplerinin fenotipik anlatım yapamamasına yol açan, bir silahlanma yarışı olduğunu öne sürüyoruz. Bu varsayım yumurtaların neden spermlerden daha büyük olduğunu açıklamaz; anizogaminin* bu temel verisini doğru kabul eder ve böylece anizogaminin kökenine ilişkin teorilerin alternatif olmaya soyunmaz (Parker, 1978b; Maynard Smith, 1978a; Alexander ve Borgia, 1979). Dahası Sivinski'nin (1980) çok ilginç bir derlemesinde bize hatırlattığı gibi, bütün sperm hücreleri küçük değildir. Fakat mevcut açıklama diğerlerine yardımcı olan bir açıklama olarak hâlâ ilgiyi hak etmektedir. Bu, benim de daha önce değindiğim, Hamilton'ın (1967) Y kromozomunun işlevsizliğine ilişkin açıklamasına benzemektedir.

* Şekil ve büyüklük itibariyle birbirinden farklı olan eşey hücrelerinin birleşmesi -çn.

Yeşil sakal ve koltukaltları

Bahsettiğim kanun kaçaklarının bazıları gerçekçidir ve genetikçiler tarafından bilinmektedir. Önerceğim bazı kanun kaçaklarının görülme olasılığı ise, açıkça söylemek gerekirse, düşüktür. Bunun için özür dilemeyeceğim. Bunları bir tür düşünce deneyi olarak görmekteyim. Bunlar bana gerçeklik hakkında düşünürken neredeyse ışık hızında yolculuk yapan hayali trenlerin fizikçilere sağladığı yardım gibi yardımcı olmaktadır.

Dolayısıyla düşünce deneyi ruhuyla hareket ederek, içinde yer aldığı taşıyıcının dişi cinsiyetli yavrularını öldürmesine sonra onlarla erkek cinsiyetteki yavrularını beslemesine neden olan ve Y kromozomu üzerinde bulunan bir gen hayal edelim. Bu, Y kromozomu yönlendirme etkisinin davranışla ilgili olan bir örneğidir. Bu gen ortaya çıkarsa aynı nedenle yayılacaktır ve fenotipik etkisinin erkeğin genlerinin geri kalanına zarar veriyor olması bakımından o da bir kanun kaçağı olacaktır. Diğer alellerdense, Y kromozomu dışındaki herhangi bir kromozom üzerinde bulunan ve dişi yavruları öldürmeye yönelik fenotipik etkiyi azaltma eğiliminde olan değiştiriciler tercih edilecektir. Bir bakıma, kanun kaçağı olan gen, erkeğin yavrularının cinsiyetini kendisinin varlığına ya da yokluğuna ilişkin uygun bir *etiket* olarak kullanılmaktadır: Erkek yavruların tümü, geni mutlaka taşıyor olarak etkilenirken dişi yavruların tümü bu geni kesinlikle taşımaz.

Aynı sav X kromozomları için de ileri sürülebilir. Hamilton (1972, s. 201), normal diploit türlerde, tek eşey hücreli (homogametik) cinsiyette X kromozomu üzerinde bulunan bir genin, köken bakımından, tek eşey hücreli cinsiyette olan kardeşinde bulunan bir genle aynı olma şansının dörtte üç olduğuna işaret etmektedir. Dolayısıyla insanlarda kız kardeşlerde görülen "X kromozomu ilişkisizliği," zar kanatlılarda dişi kardeşler arasındaki toplam ilişkisizlik kadar yüksek oranda ve insanda kız kardeşler arasındaki toplam ilişkisizlikten daha yüksek bir orandadır. Hamilton, X kromozomu etkisinin, kuş yuvalarındaki yardımcıların kız kardeşlerden çok genellikle daha bü-

yük olan erkek kardeşler olmasını açıklayıp açıklamayacağını merak ederek fazla ileri gitmiştir (kuşlarda erkek cinsiyeti tek eşey hücrelidir). Hamilton, kuşlardaki X kromozomunun tüm genomun %10'unu oluşturduğunu ve erkek kardeş bakımının genetik temelini X kromozomunda yatmasının çok da olasılık dışı olmadığını vurgular. Eğer böyleyse, erkek kardeş bakımı, Hamilton'ın daha önce zar kanatlılarda görülen dişi kardeş bakımı için önerdiği aynı türde seçim baskısı tarafından tercih edilebilir. Syren ve Luyckx (1977), muhtemelen önem arz edecek biçimde, tam anlamıyla gerçek sosyalliğe erişen tek haplodiploit grup olan termitlerde "genomun yaklaşık yarısının cinsiyet kromozomuyla bağlantı grubu olarak varlığını sürdürdüğünü" ifade etmektedir (Lacy, 1980).

Wickler (1977), Whitney'in (1976) Hamilton'ın X kromozomu fikrini yeniden keşfetmesini yorumlarken Y kromozomu etkisinin X kromozomu etkisinden potansiyel olarak daha güçlü olduğunu fakat bir kural olarak Y kromozomlarının genomların büyük bir kısmını oluşturmadığını ileri sürer. Her durumda "eşeye bağlı fedakârlık" *ayrıt edici* olmalıdır: eşey kromozomları etkisiyle davranan bireyler, farklı eşeydeki akrabalarındansa aynı eşey tipindeki yakın akrabalarına iltimas geçme eğiliminde olmalıdır. Eşey bakımından fark gözetmeyen kardeş bakımı genleri kanun kaçağı olamaz.

Kanun kaçağı eşey kromozomuna ilişkin düşünce deneyi akla yatkınlığı bakımından değerli değildir (Ben Hamilton gibi bunu çok da mantıklı bulmuyorum). Onun değeri dikkatimizi bu ayrımın önemine yoğunlaştırmamızı sağlamsındadır. Başka bir bireyin cinsiyeti, onu, genetiği bilinmeyen bireyler sınıfının bir üyesi olarak *etiketlemek* için kullanılır. Grup seçilimi teorisinde, ilişkisizlik (ya da daha doğrusu, birinin kendi yuvasında bulunması gibi ilişkisizliğin yakın bağlaışı) bir geni paylaşmanın ortalamadan daha yüksek olasılığına işaret eden bir etiket olarak kullanılır. Y kromozomu üzerinde bulunan bir genin bakış açısından bakıldığında bir kardeşin cinsiyeti, geni paylaşıyor olmanın kesin olması ile kesin olmaması arasındaki farka işaret eden bir etikettir.

Bu sırada, bu gibi durumları açıklığa kavuştururken bireysel uyum ve hatta dahili uyum düşüncesinin işe yaramadığını da not edelim. Dahili uyum normal bir biçimde hesaplanırken, iki akrabanın köken bakımından aynı olan belirli bir geni paylaşma olasılığının bir ölçüsü olan ilişki katsayısı kullanılır. Bu, ilgilenilen genlerin başka bireylerdeki kopyalarını "tanımasının" daha iyi bir yolunun bulunmaması kaydıyla iyi bir yaklaşımdır. Bir gen eşey kromozomu üzerinde bulunuyorsa ve akrabalarının cinsiyetini bir etiket olarak kullanıyorsa, akrabalarının onun bir kopyasını paylaşma olasılığına ilişkin en iyi "tahmin," ilişki katsayısı tarafından sağlanan tahminden daha iyi bir tahmin olacaktır. En genel biçiminde genlerin başka bireylerde kendi kopyalarını "tanıyor" gibi gözükme ilkesi "yeşil sakal etkisi" olarak isimlendirilmiştir (Hamilton, 1964b, s. 25'i izleyerek Dawkins, 1976a, s. 96). Yeşil sakal ya da "tanıma alelleri" bilimsel yazında kanun kaçakları olarak tanımlanmıştır (Alexander ve Borgia, 1978; Alexander 1980) ve ileride göreceğimiz gibi, her ne kadar kanun kaçağı olmaları dikkatli bir incelemeyi gerektiriyorsa da bu bölümde tartışılmalıdırlar (Ridley ve Grafen, 1981).

Yeşil sakal etkisi, "genin kendini tanıma" ilkesini gerçekçi olmayan biçimde varsayımsal ama yine de öğretici bir şekilde çıplak temellerine indirger. Bir gen, iki pleiotropik etkisi olan şey olarak tanımlanır. Bu pleiotropik etkilerden biri "yeşil sakal" adında dikkat çekici bir etiket verir. Diğer etki ise etikete sahip olanlara yönelik olarak fedakârlık gösterme eğilimi sağlar. Böyle bir gen, eğer ortaya çıkmışsa, fedakârlık göstermeksin etiket sağlayan bir mutant oluşturmaya yatkın olsa da doğal seçim tarafından kolayca tercih edilir.

Genler başka bireylerde kendi kopyalarını tanıyabilen ve buna göre davranan bilinçli küçük şeytanlar değildir. Yeşil sakal etkisinin otaya çıkmasının tek yolu tesadüfi pleiotropidir. Birbirini tamamlayan iki etkiye sahip olan bir mutasyon meydana gelmelidir: etiket ya da "yeşil sakal" ve etiketlenmiş bireylere yönelik fedakârca davranma eğilimi. Pleiotropik etkilerin bu şekilde tesadüfi olarak birleşmesinin gerçek olamayacak kadar iyi olduğunu düşünmüşümdür. Hamilton ayrıca bu düşünceye

içkin bir inandırıcılıktan uzak olmayı da vurgular fakat şöyle devam eder "...tam olarak aynı önsel itirazlar bağımsız olarak pek çok kez açık bir şekilde evrimleşmiş olan ve pek çok örtülü avantajına karşın sınıflandırılmalı eşleşmenin* evrimine yönelik olarak da yapılabilir" (Hamilton, 1964b, s. 25). Mevcut amaçlar doğrultusunda, bireylerin genetik olarak kendine benzeyenleri seçmeye eğilimi olması anlamını benimseyeceğim bu karşılaştırma kısa bir incelemeyi hak ediyor.

Yeşil sakal etkisi neden sınıflandırılmalı eşleşmeden çok daha zorlama görünüyor? Bunun tek nedeni sınıflandırılmalı eşleşmenin gerçekleştiğinin bilinmesi değildir. Ben buna ilişkin başka bir öneri sunacağım. Sınıflandırılmalı eşleşme hakkında düşündüğümüzde *kendini incelemeyi* örtük biçimde bir etkiyi kolaylaştırma aracı olarak görürüz. Eğer siyah bireyler yine siyah bireylerle, beyazlar da beyazlarla eşleşmeyi tercih ediyorsa, açıkça ifade etmesek de bireylerin *kendi* renklerini algıladığını varsaydığımızdan buna kolaylıkla inanmaktayız. Rengi ne olursa olsun her bireyin *aynı* kurala uyduğu kabul edilir: Kendine (ya da kendi ailenin üyelerine) bak ve aynı renkte olan bir eş seç. Bu ilke, iki özel etkinin (renk ve davranışsal tercih) pleiotropik olarak aynı genle kontrol edilmesini gerektirerek inanç sınırlarımızı zorlamamaktadır. Aynı örüntüye sahip olanlarla eşleşmek genel bir avantaj sağlıyorsa, doğal seçim, kullanılan tanıma özelliğinin içeriğinden bağımsız olarak kendini inceleme kuralı lehinde işleyecektir. Bu, deri rengi olmak zorunda değildir. Değişkenlik gösteren ve dikkat çeken herhangi bir özellik aynı davranışsal kurala tabi olabilir. Zorlama bir pleiotropinin ileri sürülmesine gerek yoktur.

Bu durumda aynı mekanizma yeşil sakal etkisinde de işleyecek midir? Hayvanlar "kendine bak ve sana benzeyen bireylere karşı fedakârca davran" biçimdeki bir davranış kuralına uyabilir mi? Belki de davranabilirler fakat bu yeşil sakal etkisinin gerçek bir örneği olamaz. Ben buna "koltukaltı etkisi" adı-

* Eşleşmenin rastgele olarak değil birbiriyle uygun olan bireyler arasında gerçekleşme durumu -çn.

nı veriyorum. Buna ilişkin kurmaca bir örnekte, hayvan kendi koltukaltını koklar ve kendininkiyle benzer kokuya sahip diğer bireylere fedakârca davranır. (Kokuyla ilişkili bir örneğin seçilmesinin nedeni, polis köpekleriyle yapılan denemelerin, insanların koltukaltlarına sürülen mendilleri koklayan köpeklerin, ikizler hariç olmak üzere, iki farklı insanın kokularını ayırt edebilmesidir [Kalmus, 1955]. Bu da, terdeki moleküllerde genetik etiketlemeye ilişkin muazzam bir çeşitlilik olduğunu ortaya koymaktadır. İkizlerden elde edilen sonuçların ışığında, polis köpeklerinin, insan çiftleri arasındaki ilişkinin düzeyini ortaya çıkarmak ve örneğin kardeşinin kokusu koklatıldığında suçlunun izini sürmek için eğitildiği üzerine bahse girilebilir. Öyle bile olsa, burada "koltukaltı etkisi," bir hayvanın kendini ya da bilinen yakın bir akrabasını gözden geçirmesi ve aynı kokuya ya da algılanan başka bir benzerliğe sahip diğer bireylerin lehinde bir ayırım yapmasına ilişkin herhangi bir durumun genel adı olarak kullanılmaktadır.)

Yeşil sakal etkisi ile koltukaltı kendini inceleme etkisinin arasındaki temel fark şudur: Koltukaltı kendini inceleme davranışı kuralı bazı bakımlardan, belki de pek çok bakımdan, birbirine benzeyen bireylerin belirlenmesine neden olacaktır fakat özellikle davranış kuralının kendisini kontrol eden genin kopyalarını taşıyan bireylerin saptanmasına yol açmayacaktır. Koltukaltı kuralı, gerçek akraba olan ile olmayanı ya da bir kardeşin tamamen mi yoksa yarı yarıya mı kardeş olup olmadığını belirlemenin çok iyi bir aracıdır. Bu çok önemli olabilir ve kendini inceleme davranışının lehinde olan seçilime, fakat geleneksel ve bilindik akraba seçilimine, temel sağlayabilir. Kendini inceleme kuralı, "Kendi yuvanda büyüyen bireylere karşı fedakârca davran" gibi bir kurala benzeyen bir akraba tanıma aracı gibi işlev görebilir.

Yeşil sakal etkisi bundan oldukça farklıdır. Burada önemli olan şey bir genin (ya da yakın bağlantı grubunun) genin *kendi* kopyalarını özel olarak tanımasını programlamasıdır. Yeşil sakal etkisi bundan oldukça farklıdır. Yeşil sakal etkisi, akrabaların tanınmasına yönelik bir mekanizma değildir. Akraba tanın-

ması ve yeşil sakal tanınması, genlerin kendi kopyaları lehine ayrım yapıyormuş gibi davranabildiği alternatif yollardır.

Hamilton'ın sınıflandırmalı eşleşme karşılaştırmasına geri dönersek bunun yeşil sakal etkisinin akla yatkınlığıyla ilgili iyimser olmak için iyi bir zemin sağlamadığını görebiliriz. Sınıflandırmalı eşleşmenin kendini incelemeyi içermesi çok daha olasıdır. Her ne sebeple olursa olsun, genel olarak benzeriyle eşleşmenin bir avantajı olursa, seçilim, koltukaltı tipindeki davranış kuralı lehinde işleyecektir: kendini incele ve sana benzeyen bir eş seç. Bu, bireyleri birbirinden ayıran özelliklerin doğasından bağımsız olarak istenen sonucu sağlayacaktır (dış melezleme ve iç melezleme arasındaki denge (Bateson, 1983) ya da o avantaj her neyse).

Sınıflandırmalı eşleşme Hamilton'ın seçebileceği tek benzerlik değildir. Bunlardan bir diğeri kendi rengiyle uyumlu bir arka planda durmayı tercih eden gizlenmiş güveler örneğidir. Kettlewell (1955), biberli güve türü olan *Biston betularia*'nın siyah renkli *carbonaria* ve açık renkli tipik güveleri siyah ve açık renkli arka planlar üzerinde durmasını sağladı. Burada güveler istatistiksel olarak önem arz eden bir biçimde kendi renkleriyle uyumlu olan arka planı seçme eğiliminde olmaktaydı. Bu, pleiotropiden (ya da renklenmeden sorumlu genlerin arka plan seçme genleriyle yakın olarak bağlantılı olmasından) kaynaklanıyor olabilirdi. Eğer böyleyse, Sargent'ın (1969a) düşündüğü gibi, bu durum benzetmeden hareket edersek yeşil sakal etkisinin olabilirliğine ilişkin kuşkularımızı azaltabilir. Bununla birlikte Kettlewell güvelerin arka plan eşleşmesini daha basit bir mekanizma olan "zıtlık çatışması"yla sağladığını düşünmekteydi. Kettlewell, güvelerin kendilerine ait küçük vücut kısımlarını görebildiğini ve kendi vücudu ile arka plan rengi arasındaki zıtlığın en küçük düzeye indiğini gözlemleyene kadar hareket ettiğini ileri sürmekteydi. Doğal seçilimin zıtlığı bu şekilde en düşük düzeye indiren bir davranış kuralının genetik temeli lehinde işleyeceğini inanmak kolaydır çünkü bu, daha yeni mutasyona uğramış bir rengi de içerecek şekilde herhangi bir renk için de geçerli olacaktır. Bu kuşkusuz "koltu-

kaltı kendini inceleme" etkisine benzerdir ve aynı nedenle akla yatkındır.

Sargent'ın (1969a) sezgisi Kettlewell'inkinden farklıdır. Sargent kendini inceleme teorisinden kuşku duymaktadır ve *B.betularia*'nın iki farklı tipteki güvesinin arka plan seçme bakımından genetik olarak birbirinden farklı olduğunu düşünmektedir. Elinde *B.betularia*'yla ilgili bir kanıt yoktur fakat diğer türler üzerinde dâhice bazı deneyler gerçekleştirmiştir. Örneğin koyu renkli ve açık renkli türlerin üyelerinden örnekler almış ve bunların göz çevresindeki tüyleri boyamıştır. Böylece güveleri, boyanmış tüyleriyle aynı renge sahip arka planı seçmek üzere kandırma girişiminde bulunmuştur. Güveler ısrarla genetik olarak belirlenen kendi renkleriyle aynı olan arka planı seçmişlerdir (Sargent 1968). Fakat ne yazık ki bu ilginç sonuç tek bir türün koyu ve açık renkli türlerinden değil farklı türlerden elde edilmiştir.

İki farklı biçimde görülen bir tür olan *Phigalia titea*'yla yapılan bir başka deneyde Sargent (1969a), Kettlewell'in *B.betularia*'dan elde ettiği sonuçlara ulaşmada başarısız olmuştur. İster koyu ister açık renkli olsun *P. titea* bireyleri muhtemelen türün açık renkli atası için uygun arka plan olan açık renkli arka plan üzerinde durmayı tercih ediyordu. Burada Sargent'ın hayvanın görebileceği vücut kısımlarını boyadığı anahtar önemdeki deneyini tekrarlamak isteyen birisi için gereken şey güveye özgü arka plan tercih ettiği bilinen *B.betularia* gibi iki farklı biçimde görülen bir türü kullanmaktır. Kettlewell'in teorisini genetik olarak *carbonaria* ya da *typica* tipi olmalarından bağımsız bir şekilde siyaha boyanmış güvelerin siyah arka planı, açık renge boyanmış güvelerin açık renkli arka planı seçeceğini tahmin eder. Tamamen genetik temelli bir teori ne renge boyandıklarından bağımsız olarak *carbonaria* tipinin koyu renk arka planları seçeceğini ne de *typica* tipinin açık renk arka planları seçeceğini tahmin edebilir.

Eğer sondaki bu teorinin doğru olduğu ortaya çıkarsa bu sonuç yeşil sakal teorisine gizlice yardım sağlamış olur mu? Belki de küçük bir yardım sağlar çünkü bu teori morfolojik bir ka-

rakterin ve bu morfolojik karaktere benzeyen bir şeyin davranışsal olarak tanınmasının genetik olarak birbirine yakından bağlı olabileceğini ya da bağlı değilse de çok çabuk biçimde bağlı olabileceğini ileri sürer. Güvelerin gizlenmesi örneğinde kanun kaçağı etkisiyle ilgilendiğimize dair bir öneri olmadığı hatırlanmalıdır. Eğer biri rengi, diğeri arka plan seçme davranışını kontrol eden iki gen varsa her ikisi de uygun olan diğerinin varlığından fayda sağlar ve her ikisi de herhangi bir anlamda kanun kaçağı değildir. İki gen başlangıçta uzak bağlantılıysa, seçim gittikçe daha da yakınlaşan bağlantı yönünde işleyecektir. Seçilimin "yeşil sakal geni" ve yeşil sakal tanıma geni için de buna benzer şekilde işleyip işlemeyeceği açık değildir. Öyle görünüyor ki etkiler arasındaki birliktelik en başından beri şans eseri olarak gerçekleşmek durumundadır.

Yeşil sakal etkisi tamamen, başka bireylerin genel olarak aynı genleri paylaşmasından bağımsız olarak ve aslında paylaşmasına rağmen, bu bireylerde bulunan kendi kopyalarına mukayyet olan bir bencil genle ilgilidir. Yeşil sakal gen "bölgeleri" kendini kopyalar ve böylece genomun geri kalan kısmının çıkarlarına aykırı davranıyor görünümü verir. Bireylerin, özellikle kanun kaçağının kendisinin haricindeki genleri paylaşma olasılığı olmayan diğer bireylerin yararına olacak şekilde davranmasını ve bedel ödemesini sağlaması anlamında kanun kaçağıdır. Alexander ve Borgia'nın (1978) onu kanun kaçağı olarak adlandırmasının nedeni budur ve bu aynı zamanda, onların yeşil sakal genlerinin varlığına ilişkin kuşkularının nedenlerinden de birisidir.

Eğer ortaya çıkmışlarsa yeşil sakal genlerinin kanun kaçağı olup olmadıkları da açık değildir. Aşağıdaki uyarı Ridley ve Grafen (1981) tarafından yapılmıştır. Bizim kanun kaçağı tanımımız, bu kanun kaçaklarının kendi fenotipik etkilerini baskılama eğiliminde olan başka lokuslardaki değiştiricileri kışkırttığını vurgular. İlk bakışta yeşil sakal genleri değiştiricileri baskılamayı gerçekten de kışkırtıyor gibi görünmektedir çünkü değiştiriciler (birbiriyle ilgisi olmayan) yeşil sakallı bireylerin bedenlerinde kopyaya sahip olma eğiliminde değildir. Fakat bir yeşil

sakal geninin fenotipteki anlatımı üzerinde herhangi bir etkisi varsa, bir değiştiricinin kendisinin yeşil sakallı bir bedende bulunma olasılığını ve dolayısıyla diğer yeşil sakallı bireylerin fedakârlığından yarar sağlayacağını unutmamamız gerekiyor. Dahası, bu diğer yeşil sakallı vericilerin özellikle akraba olma olasılıkları düşük olduğundan bunların fedakârlıklarının bedelli değiştiricilerin olası kopyaları tarafından hissedilmeyecektir. Dolayısıyla başka bir lokustaki olası değiştiricilerin bir yeşil sakal geniyle paylaştıkları bedenden kayıptan çok kazanç sağlayacağı bir durum düşünülebilir. Diğer yeşil sakallı bireylere sunulan fedakârlığın maliyetinin başka yeşil sakallı bireylerden gelen fedakârlığın yararlarına ağır basacağına karşı çıkılmaz: bu doğru olsaydı yeşil sakal geninin ilk önce yayıldığıyla ilgili bir sorun olmazdı. Ridley ve Grafen'in işaret ettiği noktanın özü, *eğer* yeşil sakal geni *tüm* popülasyon boyunca yayılmak için gereken her şeyi yapıyorsa (ki bunun olasılığı düşüktür) bu durumda ortaya çıkan tüm maliyet ve kazancın, etkiyi azaltmaktan çok artıran değiştiricileri tercih etmek yönünde olmasıdır.

Bu noktayı değerlendirirken, her şey, yeşil sakal fenotipi olarak adlandırdığımız şeyin doğasına dayanmaktadır. Tüm ikili pleiotropik fenotip –yeşil sakal ve yeşil sakallı bireylere karşı fedakârlık– eşleyicilerin ancak bir birim olarak baskılayıcı ya da teşvik edici etkide bulunduğu bir paket olarak ele alınırsa, Ridley ve Grafen yeşil sakal genlerinin kanun kaçağı olmadığı konusunda kesinlikle haklıdırlar. Fakat kuşkusuz, kendileri stres kaynağı olduğundan, yeşil sakal geninin fedakâr fenotipini baskılayıp yeşil sakalın kendisini baskılamayarak iki fenotipik etkiyi birbirinden ayıran bir değiştirici kesinlikle tercih edilecektir. Üçüncü olasılıksa ebeveynlerin yavrular arasında tanıma özelliğini paylaşanlar lehinde ayırım yapmasını sağlayan yeşil sakal geni varlığı durumudur. Böyle bir gen mayoz yönlendirici bir gene benzeyen bir gen olurdu ve aynı zamanda gerçek bir kanun kaçağı olurdu.

Ridley ve Grafen'in yeşil sakal etkisiyle ilgili değindiği noktaya ilişkin ne düşünersek düşünelim yakın akrabalara fedakârca

davranmayı sağlayan ve geleneksel akraba seçilimi baskısıyla seçilen genlerin kesinlikle kanun kaçağı olmadığı açıktır. Genomda bulunan tüm genler, yarar sağlayan bireyde bulunmak bakımından aynı istatistiksel olasılığa sahip olduğundan akraba fedakârlığı davranışından kazanç sağlamak bakımından da aynı istatistiksel olasılığa sahip olacaktır. Bir "akraba seçilimi geni," bir anlamda, yalnızca kendisi için çalışır fakat aynı zamanda yer aldığı genomda bulunan diğer genlere de yarar sağlar. Böylece onu baskılayan değiştiriciler lehinde bir seçim olmayacaktır. Koltukaltı kendini inceleme genleri akraba tanıma genlerinin özel bir durumu olacaktır ve aynı şekilde bu genler de kanun kaçağı değildir.

Yeşil sakal etkisinin akla yatkınlığı konusunda olumsuz bir tutum benimsedim. Daha önce bahsettiğim eşey kromozomlarına dayalı kayırmacılık düşüncesi yeşil sakal etkisinin özel bir durumudur ve belki de en az mantıksız olanıdır. Bunu aile-içinde kayırmacılık bağlamında tartışmıştım: ergin kardeşlerin daha küçük kardeşler arasında eşey kromozomlarını paylaşma olasılığına dayalı olarak ayırım yapması beklenir ve eşey burada etiket olarak kullanılır ("yeşil sakal"). Bu çok olasılık dışı değildir çünkü eğer Y kromozomları parça değişimi yapmıyorsa, tek bir pleiotropik yeşil sakal "geni" ileri sürmek yerine bütün bir "yeşil sakal kromozomu" varlığını ileri sürebiliriz. Eşeyssel kayırmacılığın genetik temelini söz konusu eşey kromozomunun herhangi bir yerinde bulunabilmesi yeterlidir. Bir kromozomun dikkate değer herhangi bir parçası için de, diyelim ters dönüp yerine yerleşme (inversiyon) nedeniyle, parça değişiminde bulunmadığı ileri sürülebilir. Öyleyse günün birinde belirli bir tipteki gerçek bir yeşil sakal etkisinin keşfedilebileceğini düşünmek mantıklıdır.

Yeşil sakal etkisi gibi görünebilecek tüm mevcut örneklerin gerçekte koltukaltı kendini inceleme etkisinin farklı biçimleri olabileceğini düşünüyorum. Wu ve arkadaşları (1980), *Macaca nemestrina* maymun türüne ait bireyleri, karşılıklarına çıkarılan iki komşudan birini seçmek zorunda oldukları bir seçme aygıtının önüne koydular. Her durumda, sunulan iki komşudan biri

anne tarafından değil baba tarafından yarı kardeşti; diğeryise akraba olmayan bir kontrol bireyi idi. Sonuç, bireylerin yanına oturacağı komşuyu seçerken bunun istatistik olarak akraba olmayan birey olması değil de yarı kardeş olan olması yönünde önemli bir eğilime işaret ediyordu. Bu arada söz konusu yarı kardeşler anne tarafından akrabalık ilişkisi içermiyordu: bu da onların yarı kardeşe dair diyelim kokuyu tanımlarının anneden gelme olasılığının bulunmadığı anlamına geliyordu. Maymunlar her neyi tanıyorlarsa bu ortaklaşılan babadan geliyordu ve bu da, bir anlamda, ortaklaşılan genlerin tanındığını ortaya koyuyordu. Ben maymunların kendilerinde algıladıkları özelliklerin akrabalarındaki benzerlerini tanıdığını iddia ediyorum. Wu ve arkadaşları da aynı fikri paylaşmaktadır.

Greenberg (1979), ilkel düzeyde sosyal ter arısı (*sweat bee*) türü olan *Lasioglossum zephyrum* türü üzerinde çalışmıştır (Seger, 1980, bu çalışmadan "Arıların yeşil kılları var mıdır?" gibi etkili bir başlık altında bahsetmiştir). Wu ve arkadaşları davranış deneyinde yanına oturacak komşu seçimini tercih ederken Greenberg, nöbetçi bir işçi arının yuvaya girmeye çalışan bir başka işçiye izin verip vermeyeceğine ilişkin kararı kullanmıştır. Bir arının içeri girmeye izin verilme olasılığına karşı nöbetçiyle akrabalık düzeyinin grafiğini çizmiştir. Mükemmel bir pozitif ilişkinin söz konusu olmasının yanı sıra çizginin eğimi neredeyse tam olarak bir çıkmıştır ve dolayısıyla nöbetçinin bir yabancıyı kabul etme olasılığı akrabalık ilişkisi sabitine neredeyse eşittir! Greenberg'ün elde ettiği sonuç onu "genetik bileşenin algılama sisteminde değil koku üretimde işe karıştığına" ikna etmiştir (s. 1096). Greenberg'ün kullandığı sözcükler benim kullandığım terminolojide, yeşil sakal etkisiyle değil koltukaltı etkisiyle uğraşılıyor ifadesiyle aynı anlama gelmektedir. Arılar kuşkusuz, Greenberg'ün düşündüğü gibi, kendi "koltukaltılarını" değil önceden aşına oldukları akrabaları inceleyebilirler (Hölldobler ve Michener 1980). Fakat bu hâlâ kanun kaçağı olmaktan sorumlu genlere dair bir sorunun bulunmadığı yeşil sakal etkisine değil koltukaltına ilişkin bir örnek teşkil etmektedir. Aynı sonuca varan bir başka zarif çalışma

Linsenmair'ın (1972) sosyal çöl tespih böceği türü olan *Hemilepistus reaumuri*'nin aileye özgü kimyasal bir "işareti" üzerine olan çalışmasıydı. Benzer şekilde Bateson (1983), Japon bildiricilerinin birincil kuzenlerini kardeşlerinden ve daha uzak akrabalarından öğrenilmiş görsel ipuçlarını kullanarak ayırt ettiğine dair ilginç kanıtlar bulmuştur.

Waldman ve Adler (1979), kurbağa yavrularının kardeşleriyle ilişkilenebilirliği tercih edip etmediğini araştırmışlardı. İki yumurtadan alınan renkle işaretlenmiş yavruların bir tankın içinde serbestçe yüzmelerini sağladılar. Daha sonra her bir kurbağa yavrusunu on altı bölmenin birinde tutan bir ızgara sistemini tankın içine soktular. Kurbağa yavrularının kardeşlerine diğerlerinden istatistiksel olarak daha yakın olma eğilimi söz konusuydu. Belki de talihsiz bir biçimde, deney tasarımı, genetik olarak belirlenen "habitat seçiminin" kafa karıştırıcı etkisini dışarıda bırakmıyordu. Eğer örneğin ortalarda olmaktansa kenarlarda kalmak yönünde genetik olarak belirlenen bir eğilim söz konusuysa, sonuçta genetik olarak akraba olan bireylerin tankın aynı kısımlarında bulunması beklenebilir. Dolayısıyla deney, akrabaların tanınmasını ya da onlarla yakın ilişkilenebilirliği tercihini ortaya koymuyordu fakat pek çok teorik amaç için bunun bir önemi yoktur. Waldman ve Adler makalelerini Fisher'ın (1930a) aposematizmin* evriminin akraba seçilimi teorisine atıf yaparak yayımladılar ve bu teoriye göre akrabalar bir araya gelirler. Yavruların ortak habitat seçimi yüzünden mi yoksa gerçek-akrabayı tanıma nedeniyle mi bir arada olduklarının bir önemi yoktur. Mevcut amacımız doğrultusunda, daha sonra yapılacak deneyler kurbağa yavruları için "tesadüfi habitat seçimi" kuralını doğrularsa bunun, yeşil sakal teorisini geçersizleştirmeyeceği fakat "koltukaltı" teorisini geçerli kılacağı not edilmelidir.

Sherman (1979), sosyal böceklerdeki kromozom sayısı ile ilgili dâhiyane bir makalesinde genetik kayırmacılık fikrinden

* Başta avcılar olmak üzere çevrede bulunan diğer canlıları uyarıcı nitelikte parlak ve canlı renklere sahip olma -çn.

bahseder. Burada gerçek sosyal böceklerin sosyal olmayan akrabalarına göre daha fazla sayıda kromozoma sahip olma eğiliminde olduklarına dair kanıt sunar. Seger (1980), Sherman'dan bağımsız olarak aynı durumu fark etmiş ve bunu açıklamak için kendi teorisini ortaya koymuştur. Bu etkiye ilişkin kanıt biraz kuşkuludur ve belki de karşılaştırmalı yöntemin çağdaş izleyicileri tarafından geliştirilmiş olan istatistiksel yöntemleri kullanan zorlu analizlerden yararlanabilir (örn. Harvey ve Mace, 1982). Fakat benim burada ilgilendiğim şey etkinin gerçekliği değil Sherman'ın bunu açıklayan teorisidir. Sherman, doğru bir biçimde, yüksek kromozom sayısının, kardeşler arasındaki ortak genlerin bir kısmında çeşitliliği azaltma eğiliminde olduğunu ifade eder. Üç bir örnek olarak alırsak, bir tür parça değişimi geçirmeyen tek bir kromozom çiftine sahipse tam anlamıyla kardeş olanlardan herhangi biri ortalama % 50 olasılıkla (köken itibarıyla aynı olan) genlerin tümünü, hiçbirini ya da yarısını paylaşacaktır. Eğer yüzlerce kromozom varsa, ortaklaşılan (köken itibarıyla aynı olan) genler ancak aynı % 50 ortalamayla dağıtılacaktır. Parça değişimi olayı meseleyi iyice karmaşıktırır fakat bir türde görülen fazla kromozom sayısının bu türdeki kardeşler arasında düşük bir genetik çeşitlilikle birlikte seyredeceği doğruluğunu sürdürür.

Buradan eğer sosyal böceklerin işçileri, genlerinin çoğunu paylaştıkları kardeşlerinin lehinde bir ayırım yapmak istiyorsa, türün kromozom sayısı az olduğunda bunu yapmalarının daha kolay olduğu ortaya çıkar. İşçilerin böyle tercihli bir ayırım yapması, yavrularına daha adil bir şekilde davranmayı "tercih eden" kraliçenin uyumuna zarar verecektir. Sherman bu nedenle, kromozom sayısının gerçek sosyal böceklerde görülen yüksekliğinin, "yavruların üreme çıkarlarının annelerinkine yakın olarak rastlaşmasına" yol açacak bir uyarlanım olduğunu ileri sürmüştür. Bu arada işçilerin tam anlamıyla birbiriyle uyumlu olmayacağını aklımızdan çıkarmamalıyız. Her bir işçi kendine benzeyen ve kendinden küçük olan kardeşlerine karşı kollayıcı olabilir fakat diğer işçiler kraliçenin bu duruma direnme nedeniyle aynı olacak şekilde bu kollayıcılığa direnme eğili-

minde olacaktır. İşçiler, Trivers ve Hare'in (1976) eşey oranıyla ilgili çatışma teorilerinde ele aldıkları gibi kraliçenin karşısında yekpare bir grupmuş gibi ele alınamaz.

Sherman bu varsayımın zayıf olan üç noktasını oldukça adil bir şekilde sıralar. Fakat bununla ilgili daha önemli iki sorun mevcuttur. Birincisi değerlendirme yaparken dikkatli olmadığımız müddetçe varsayım benim "Yanlış Anlama Sayısı II" (Dawkins, 1979a) ya da "Maça Ası Yanılgısı" (Bölüm 10) adını verdiğim bir yanılgıya tehlikeli biçimde yaklaşacaktır. Sherman, türdeşler arasındaki işbirliği düzeyinin "ortaklaştıkları alellerin *ortalama* oranıyla" (vurgu bana ait) ilişkili olduğunu varsaymaktadır. Oysa ortaklaşılan bir işbirliği geni *olasılığı* bağlamında düşünülmelidir (ayrıca bkz. Partridge ve Nunney, 1977). İkinci varsayım temel alındığında Sherman'ın varsayımı mevcut haliyle işe yaramayacaktır (Segar 1980). Sherman "koltukaltı kendini inceleme" etkisini kullanarak varsayımını bu özel eleştiriden kurtarabilir. Bu savı ayrıntılı olarak burada ifade etmeyeceğim çünkü sanıyorum Sherman da bunu kabul etmektedir. (Buradaki temel nokta, koltukaltı etkisi bir aile içinde zayıf bağlantıyı kullanırken yeşil sakal etkisi pleiotropiye ya da bağlantı dengesizliğine ihtiyaç duymasıdır. Eğer işçiler kendilerini incelerler ve taşıdıklarını algıladıkları özellikler bakımından ortaklık gösteren kardeşlerine karşı kayırmacılık yaparlarsa sıradan bağlantı etkisi en önemli şey haline gelir ve Sherman'ın varsayımı "Maça Ası Yanılgısı"ndan kaçabilir. Varsayım aynı zamanda, tesadüfen, Sherman'ın "Kendisine sahip olanlara kendi alellerini tanıma olanağı veren alelerin varlığına bağlı olan" varsayım biçimindeki kendi itirazlarından da kaçabilir. "Bu biçimdeki tanıma alelleri asla keşfedilmemiştir..." ve dolaylı olarak pek akla yatkın değildir. Sherman varsayımını yeşil sakal etkisinden koltukaltıyla ilişkilendirerek durumu kendisi için daha kolay hale getirebilir.)

Sherman'ın varsayımıyla ilgili olarak yaşadığım ikinci zorluğa J. Maynard Smith (kişisel görüşme) dikkat çekmişti. Teorinin koltukaltı biçimi dikkate alındığında işçilerin kendilerini incelemek üzere seçildiği ve kendi bireysel özelliklerini pay-

laştıkları üretken kardeşlerine karşı kayırmacılık gösterdikleri gerçekten de akla yatkın gelir. Kraliçelerin de, yapabilirlerse diyelim feromon yönlendirmesiyle, bu kayırmacılığı baskılamak üzere seçildikleri de bir gerçektir. Fakat seçilmek için kraliçede gerçekleşen böyle bir durum bir mutasyon olarak ortaya çıkar çıkmaz bir etki yaratmalıdır. Bu, kraliçenin kromozom sayısını artıran bir mutasyon olabilir mi? Hayır, olamaz. Kromozom sayısındaki bir artış işçilerin kayırmacılığı üzerindeki seçim baskısını değiştirecek ve pek çok nesil geçtikten sonra genel olarak kraliçelerin avantajına olan bir evrimsel değişime yol açacaktır. Fakat bunun, kendi genetik programlarını izleyen ve seçim baskısındaki değişikliklerden habersiz işçilere sahip olan orijinal mutant kraliçeye bir yararı olmayacaktır. Seçim baskısındaki değişiklikler, etkilerini nesiller boyu süren zaman ölçeğinde gösterirler. Bir kraliçenin gelecekte yaşayacak kraliçelerin uzun dönemli yararı için yapay seçim programı başlatması beklenemez! Bu varsayım, fazla kromozom sayısının kraliçenin işçileri yönlendirmesine yönelik bir uyarlanım değil bir ön uyarlanım olduğu önerisiyle itirazdan kurtarılabilir. Başka bazı nedenlerle fazla sayıda kromozoma sahip olan gruplar gerçek sosyalliği evrimleştirme olasılığı en yüksek olan gruplardı. Sherman varsayımının bu biçimini dile getirmişti fakat bu varsayımı daha pozitif olan maternal yönlendirmeye tercih etmek için bir neden bulamamıştı. Sonuç olarak Sherman'ın varsayımı uyarlanım olmaktan çok, ön uyarlanım olarak ele alınırsa ve yeşil sakal etkisinden ziyade, koltukaltı etkisi bağlamında kullanılırsa teorik olarak mantıklı hale getirilebilir.

Yeşil sakal etkisi akla yatkın olmayabilir fakat öğreticidir. Önce varsayımsal yeşil sakal etkisini öğrenen ve akraba seçilimine yeşil sakal teorisine benzerlikleri ve ondan farklılıkları bağlamında yaklaşan bir akraba seçilimi araştırmacısının akraba seçilimi teorisinin ortaya koyduğu pek çok cazip hatanın tuzağına düşme olasılığı düşüktür (Dawkins, 1979a). Yeşil sakal modelindeki ustalık bu araştırmacıya akrabalara karşı olan fedakârlığın hayvanların, sahada çalışanların anlamadığı zekice bir matematikle uyumlu olarak gizemli bir şekilde ser-

gilemelerinin beklendiği bir son olmadığına ikna eder. Aslında akrabacılık genlerinin diğer bireylerdeki kopyalarını tanıyor ve onları tercih ediyormuş gibi davranabildiği bir yol tarif eder. Hamilton'ın kendisi bu konuda katıdır: "... akrabacılık alıcısındaki genotipte pozitif regresyonu sağlamanın bir yöntemi olarak değerlendirilmelidir ve... fedakârlık için kesinlikle gerekli olan da işte bu pozitif regresyondur. Dolayısıyla dahili uyum kavramı "akraba seçiliminden" daha yaygındır" (Hamilton, 1975a, s. 140-1).

Hamilton burada daha önce "dahili uyumun genişletilmiş anlamı" olarak tanımladığı şeyi kullanmaktadır (Hamilton, 1964b, s. 25). Dahili uyumun Hamilton'ın kendi ayrıntılı matematiğinin de dayandığı geleneksel anlamı, yeşil sakal etkisini ve mayoz bölünme yönlendirme genleri gibi kanun kaçaklarını açıklama yeteneğinden yoksundur. Bunun nedeni geleneksel anlamın, bir "araç" ya da "en üst düzeye çıkaran varlık" olarak *bireysel organizma* düşüncesine sıkı sıkıya bağlı olmasıdır. Kanun kaçağı genleri, başlı başına en üst düzeye çıkaran bencil varlıklar olarak ele alınması gereklidir ve bu genler "bencil organizma" paradigmasına karşı güçlü bir silahtırlar. Bu durum hiçbir yerde Hamilton'ın Fisher'in eşey oranı teorisine yaptığı katkıda olduğu kadar örneklenmemiştir (Hamilton, 1967).

Yeşil sakal düşünce deneyi başka açılardan da öğreticidir. Genleri kelimesi kelimesine moleküler varlıklar olarak düşünülen bir kimse "Bencil gen nedir? Bu, DNA'nın yalnızca tek bir fiziksel parçası değildir... DNA'nın belirli bir parçasının dünyaya yayılan *tüm kopyalarıdır*... Pek çok farklı bireyde aynı anda var olan yayılmış bir varlık... diğer bedenlerde yer alan kendi *kopyalarına* yardım edebilecek bir gendir" gibi cümlelerle yanlışlık tehlikesi içindedir. Akraba seçilimi teorisinin tümü bu genel öncüle dayanır fakat kopyalar birbirleriyle aynı moleküller oldukları için genler birbirlerinin kopyalarına yardımcı olur düşüncesi mistik ve yanlış bir düşünce olacaktır. Yeşil sakal düşünce deneyi bunu açıklamaya yardımcı olur. Şempanzeler ve goriller birbirlerine o kadar benzerdir ki bir türde var olan bir gen moleküler ayrıntıları bakımından fiziksel olarak diğer tür-

de var olan genin tamamen aynısı olabilir. Seçilimin bir türde bulunan genlerin diğer türde bulunan kopyalarını tanıyanları tercih etmesini ve onlara yardım eli uzatmasını beklemenin yeterli nedeni moleküler düzeydeki bu aynı olma durumu mudur? "Bencil gen" akıl yürütmesinin moleküler düzeyde safiyane biçimde uygulanması diğer türlü düşünmemize neden olsa da bunun yanıtı hayırdır.

Gen düzeyindeki doğal seçim, paylaşılan bir gen havuzundaki belirli bir kromozom parçasında bulunan boşluk için aleller arasındaki rekabetle ilgilidir. Şempanzenin gen havuzundaki bir yeşil sakal geni, gorilde bulunan herhangi bir kromozomdaki boş yere aday değildir. Aynı şey onun herhangi bir aleli için de geçerlidir. Dolayısıyla bu gen goril gen havuzunda bulunan ve yapısal olarak kendisiyle aynı olan parçanın kaderinin ne olacağına duyarsızdır. (Goril gen havuzundaki fenotipik olarak kendisiyle aynı olan parçanın kaderine kayıtsız olmayabilir fakat bunun moleküler düzeyde aynı olmakla bir ilişkisi yoktur.) Üzerinde durduğumuz sav söz konusu olduğu müddetçe şempanze ve goril genleri önemli bir bakımdan birbirlerinin kopyaları değildir. Bu genler aynı moleküler yapıya sahip olduklarına ilişkin önemsiz bir bağlamda birbirlerinin kopyasıdır. Doğal seçilimin bilinçsiz ve mekanik kanunları, salt birbirlerinin moleküler kopyaları olmaları nedeniyle bu genlerin kendi moleküler kopyalarına yardım etmelerinin zeminini sağlamaz.

Öte yandan bizlere, genlerin bir türün gen havuzunda kendi lokuslarında bulunan ve moleküler olarak farklı alellere yardım etmesini beklememize neden olacak gerekçeler sunulabilir. Bir lokusta bulunan ve fenotipik olarak herhangi bir etkiye yol açmayan mutasyon moleküler kimliği değiştirir fakat onun, ortaklaşa yardım lehinde olabilecek herhangi bir seçilimi zayıflatmakla bir ilgisi yoktur. Yeşil sakal fedakârlığı popülasyonda yeşil sakal görülme sıklığını, genler moleküler anlamda kendilerinin mutlak kopyası olmayan başka genlere yardım ediyor olsa da, artırabilir. Açıklamaya çalıştığımız şey DNA'nın moleküler konfigürasyonlarının görülme sıklığı değil fenotiplerin görülme sıklığıdır. Herhangi bir okur vurguladığım son şeyin

benim temel tezimle çeliştiğini düşünürse bu, temel tezimi açık bir şekilde ifade etme konusunda başarısız olduğumu gösterir!

Yeşil sakal etkisini karşılıklı fedakârlık teorisini netleştirmek için daha öğretici bir düşünce deneyinde kullanmama izin verin. Eşey kromozomları özel örneği dışında yeşil sakal etkisini mantıksız buluyorum. Fakat gerçekte akla yatkın bir şekilde karşılık bulabilecek bir başka özel durum daha vardır. Bir davranış kuralını programlayan bir gen olduğunu düşünelim: "Fedakâr bir davranış sergileyen başka bir şey görürsen, tesadüfû hatırla ve bu fırsat doğarsa gelecekte bu bireye karşı fedakâr biçimde davran" (Dawkins, 1976a, s. 96). Bu, "fedakârlık tanıma etkisi" olarak adlandırılabilir. Varsayımsal genimiz, Haldane'in (1955) boğulan birini kurtarmak için nehre atlama ya dair meşhur örneğini kullanarak, gerçekten yayılabilir çünkü kendi kopyalarını tanımaktadır. Yeşil sakal gibi tesadüfi bir pleiotropik tanıma karakteri kullanmak yerine, tesadüfi olmayan bir tanımlama kullanır: kendisini fedakârca kurtaran davranış örüntüsü. Kurtarıcılar, birini zamanında kurtarmış olan diğerlerini kurtarmaya eğilimlidir dolayısıyla gen de (sistem nasıl başlatılacak gibi sorunları bir tarafa bırakarak) kendi kopyalarını kurtarmaya eğilimlidir. Bu kurmaca örneği vererek vurgulamak istediğim nokta, bunun yüzeysel olarak benzeyen diğer ikisinden farklı olduğudur. Birincisi Haldane'in kendisinin ortaya koyduğu, yakın akrabayı kurtarmaktır; Hamilton sayesinde bunu gayet iyi biçimde anlamış bulunuyoruz. İkincisi, karşılıklı fedakârlıktır (Trivers, 1971). Gerçek karşılıklı fedakârlık ile şu anda tartıştığım kurmaca fedakârlık tanımı örneği arasındaki herhangi bir benzerlik tamamen tesadüfi bir benzerliktir (Rothstein, 1981). Fakat bu benzerlik, karşılıklı fedakârlık teorisi taraftarlarını şaşırtmaktadır. Ben de bu şaşkınlığı gidermek için yeşil sakal teorisini kullanıyorum.

Gerçek karşılıklı fedakârlıkta "fedakâr," kendi fedakârlığından fayda sağlayan bireyin varlığından gelecekte yarar sağlayacaktır. Bu etki iki bireyin paylaştığı gen yoksa ve hatta (Rothstein 1981'in *tersine*) bu iki birey, Trivers'ın temizlikçi balıklar ile onun müşterileri arasındaki ortaklığa ilişkin verdiği örnekte

olduğu gibi farklı türlere aitse bile işler. Bu şekilde karşılıklı fedakârlığı yönlendiren genler genomun geri kalanına kendi sağladıkları yarardan daha az yarar sağlamazlar ve çok açık bir biçimde kanun kaçağı değildirler. Bu genler, her ne kadar bazı kimselerin (örn. Sahlins, 1977, s. 85-87) seçilimin sıklığa dayalı doğasını ve oyun teorisi bağlamında düşünmeyi gerektiren sonucunu görmezden geldikleri için anlamakta zorlansalar da bildiğimiz, sıradan doğal seçim tarafından tercih edilirler (Dawkins, 1976a, s. 197-201; Axelrod ve Hamilton, 1981). Fedakârlık tanıma etkisi her ne kadar yüzeysel olarak benzer görünse de tamamen farklıdır. *Kendisine* yapılan bir iyiliği geri ödeyecek, fedakârlık tanıyan bir bireyin varlığına gerek yoktur. Bu birey herhangi bir kimseye yapılan iyi bir davranışı fark eder ve fedakârlık göstereni daha sonra kendisine yapılacak iyilikler için seçer.

Kendi uyumunu en üst düzeye çıkaran bireyler bağlamında kanun kaçaklarına ilişkin makul bir açıklama yapmak mümkün olmayabilir. Bu kitapta bunlara önem verilmesinin nedeni budur. Bölümün başında kanun kaçaklarını "alellik kanun kaçakları" ve "yatay olarak yayılan kanun kaçakları" olarak ayırmıştım. Şimdiye kadar üzerinde durduğumuz tüm kanun kaçakları alellik olanlardı: kendi lokuslarındaki alellere tercih edilirlerken başka lokuslarda bulunan değiştiriciler tarafından engelleniyorlardı. Şimdi yatay olarak yayılan kanun kaçaklarına dönüyorum. Bunlar bir lokus sınırında gerçekleşen alellik rekabet disiplini tamamen kırarak kadar ele avuca sığmayan kanun kaçaklarıdır. Başka lokuslara yayılabilirler ve hatta genomun boyutunu artırarak kendilerine yeni lokuslar yaratabilirler. Bu kanun kaçakları yakın zaman önce *Nature* sayfalarında gündeme gelen bir kavram olan "Bencil DNA" başlığı altında tartışılacaktır. Bu, sonraki bölümün ilk kısmının konusu olacaktır.

BENCİL DNA, SIÇRAYAN GENLER VE LAMARCKÇI KORKU

Bu bölüm hücre biyolojisi, moleküler biyoloji, immünoloji ve embriyoloji gibi bana uzak olan alanların sınırlarına kısa ve cesurca yaptığım atakların sonuçlarını bir arada sunan, biraz çeşitlilik arz eden bir bölüm olacaktır. Kısa olmasının nedeni, uzadıkça gözü pekliğin de artacak olmasıdır. Gözü peklik daha az savunulabilir bir şeydir fakat belki de daha önce yapılan atakların ortaya eşit derecede dökülmesinin bazı moleküler biyologların Bencil DNA adı altında ciddiye aldığı bir fikri ortaya çıkardığı gerekçesiyle belki de affedilebilir.

Bencil DNA

...öyle görünüyor ki organizmalarda bulunan DNA miktarı onları oluşturmak için gerekenden daha fazladır: DNA'nın büyük bir kısmı asla proteine çevrilmez. Bir organizmanın bakış açısından bakıldığında bu çelişkili bir durumdur. Eğer DNA'nın "amacı" vücudun inşasını yönetmekse bunu yapmayan büyük miktarda bir DNA olduğunu görmek şaşırtıcıdır. Biyologlar bu fazladan DNA'nın ne yaptığını bulmaya çalışırken beyinlerini oldukça zorluyorlar. Fakat bencil genin bakış açısından bakıldığında ortada bir çelişki yoktur. DNA'nın gerçek "amacı" sağkalımdır, daha fazlası ya da daha azı değil. Bu fazladan DNA'yı açıklamanın en kolay yolu, onun bir asalak ya da en iyi ihtimalle başka DNA tarafından yaratılan varlığını sürdürme aygıtlarına otostop çeken zararsız ama işe yaramaz bir asalak olduğunu varsaymaktır [Dawkins, 1976a, s. 47].

Bu fikir *Nature*'da eşzamanlı olarak yayımlanan ufuk açıcı iki makalede moleküler biyologlar tarafından daha da geliştirildi ve üzerinde daha ayrıntılı olarak çalışıldı (Doolittle ve

Sapienza, 1980; Orgel ve Crick, 1980). Bu makaleler *Nature*'ın sonraki sayılarında (Cilt 285, s. 617–620 ve Cilt 288, s. 645–648) ve başka yerlerde (örn. BBC radyo tartışması) dikkate değer bir tartışmayı kışkırttı. Bu fikir elbette bu kitapta açılan tezin tümüyle oldukça uyumludur.

Olgular aşağıdaki gibidir. Farklı organizmalardaki DNA'nın toplam miktarı oldukça değişkendir ve bu çeşitlilik filojeni bağlamında açıkça bir şey ifade etmez. Buna "C-değeri çelişkisi" adı verilmektedir. "Bir semendere gereken çarpıcı biçimdeki farklı genlerin sayısının insanda bulunandan 20 kat daha fazla olması tamamen mantık dışı görünmektedir" (Orgel ve Crick, 1980). Kuzey Amerika'nın batı yakasında bulunan semenderlerin doğu yakasındaki hemcinsi olan semenderlerden çok daha fazla DNA'ya ihtiyaç duyması da eşit ölçüde anlamsızdır. Ökaryotların genomlarında bulunan DNA'nın büyük bir yüzdesi asla translasyona uğramaz. Bu "çöp DNA," ayırıcı DNA olarak tanımlandığı bir durumda sistronların arasında yer alabilir ya da sistronların içinde, sistronun anlatımı yapılan kısmı olan "eksonların" arasına dağılmış olan ve anlatımı yapılmayan "intronlardan" oluşabilir (Crick, 1979). Görünürdeki bu fazladan DNA çeşitli biçimlerde tekrarlı olabilir ve genetik şifre bağlamında anlamsızdır. Bazı kısımları muhtemelen asla RNA'ya çevrilmez. Diğer kısımları belki RNA'ya çevrilebilir fakat sonra, RNA aminoasit dizilerine dönüşmeden önce "kırpılıp atılır." Her iki durumda da, eğer fenotipik anlatımla protein sentezini kontrol eden klasik rota aracılığıyla anlatımı kastediyorsak, fenotipte anlatım yapılmaz (Doolittle ve Sapienza, 1980).

Fakat bu, çöp DNA adı verilen kısmın doğal seçilime maruz kalmayacağı anlamına gelmez. Bu kısım için, "işlevin" organizmaya uyarlanımsal yarar anlamına geldiği çeşitli "işlevler" önerilmiştir. Fazladan DNA'nın "işlevi," "basitçe genlerin birbirinden ayrılması" olabilir (Cohen, 1977, s. 172). Eğer bir DNA parçasının kendisi transkripsiyona uğramıyorsa genler arasındaki yeri işgal ederek bu genler arasındaki parça değiş tokuşunun frekansını artırabilir ve bu bir tür fenotipik anlatımdır.

Böylece ayırıcı DNA, parça değişimi frekansı üzerindeki etkileri nedeniyle bir anlamda doğal seçilim tarafından tercih edilir.

Fakat bu, ayırıcı DNA'nın uzunluğunu verili bir rekombinasyon oranı genine eşdeğer olarak tanımlayan geleneksel kullanımla uyumlu olmaz. Bu etiketi hak etmek için bir gen *allele-riyle karşılaştırmalı* bir rekombinasyon etkisi oranına sahip olmalıdır. Belirli uzunluktaki bir ayırıcı DNA'nın alellere sahip olduğunu söylemek mantıklıdır. Aleller popülasyonda bulunan diğer kromozomlarda aynı bölgeyi kaplayan ve farklılık gösteren dizilerdir. Fakat boşluk bırakan genlerin fenotipik etkileri tamamen ayırıcı DNA parçasının uzunluğunun bir sonucu olduğundan verili bir "lokustaki" tüm aleller, eğer hepsi aynı uzunluktaysa, aynı "fenotipik anlatımı" yapmalıdır. Bu fazladan DNA'nın "işlevi" genler arasında boşluk bırakmaksa işlev sözcüğü alışılmadık bir şekilde kullanılmaktadır. Burada işleyen doğal seçilim süreci bir lokusta bulunan aleller arasında işleyen sıradan doğal seçilim değildir. Bu süreç genetik sistemin bir özelliğinin (genler arasındaki uzaklık) sürdürülmesidir.

Anlatımı yapılmayan DNA'nın olası diğer bir "işlevi" Cavalier-Smith (1978) tarafından ileri sürülmüştür. Şu başlık onun ileri sürdüğü teoriyi kapsamaktadır: "hücre çekirdeğindeki iskeleti oluşturan DNA'nın nükleer hacmi kontrolü, hücre hacmi ve hücre çoğalma hızının seçilimi ve DNA C-değeri çelişkisinin çözümü." Cavalier-Smith "*K*-seçilimli" organizmaların "*r*-seçilimli" olanlardan daha büyük hücrelere ihtiyaç duyduğunu ve hücre başına düşen toplam DNA miktarındaki çeşitliliğin hücre büyüklüğünü kontrol etmenin iyi bir yolu olduğunu düşünmektedir. "Bir yanda güçlü *r*-seçilimi, küçük hücreler ve düşük C-değeriyle, öte yanda *K*-seçilimi, büyük hücreler ve yüksek C-değeri arasında önemli bir ilişki" olduğunu iddia etmektedir. Bu ilişkiyi nicel karşılaştırma içeren çalışmalarda ortaya çıkan zorlukları dikkate alarak istatistiksel olarak sınamak ilginç olabilir (Harvey ve Mace baskıda). *r/K* ayrımının kendisinin çevre bilimciler arasında benim için hiç açık olmamış ve bazen onlar için de açık olmayan nedenlerle yaygın bir kuşkuyla yol açtığı görülmektedir. Tahtaya vurmanın entelektüel bir eşdeğeri ola-

rak genellikle kullanılan, fakat neredeyse daima bir özür dileme ritüelinin eşlik ettiği, kavramlar bunlardan biridir. İlişkiyle ilgili titiz bir sınama yapılmadan önce türlerin r/K sürekliliği üzerindeki konumunun nesnel göstergesine ihtiyaç duyulabilir.

Cavalier-Smith'in çeşitlilik varsayımına karşı ya da onu destekleyen kanıtları beklerken mevcut bağlamda dikkat edilmesi gereken şey bunların geleneksel kalıba uygun varsayımlar olduğudur. Bu varsayımlar, bir organizmanın diğer başka özellikleri gibi, DNA'nın organizmaya yarar sağladığı için seçildiği düşüncesine dayanmaktadır. Bencil DNA varsayımı bu varsayımın ters çevrilmiş haline dayanmaktadır: fenotipik özellikler vardır çünkü bunlar DNA'nın kendini eşlemesine yardım etmektedir ve DNA, belki de klasik fenotipik anlatımı pas geçerek, kendini eşlemek için daha hızlı ve daha kolay bir yol bulursa böyle yapmak üzere seçilecektir. *Nature*'ın editörü bile (Cilt 285, s. 604, 1980), bunu "bir miktar şok edici" olarak tanımlayarak biraz ileri gitse de, bencil DNA teorisi devrimci bir yol üzerindedir. Fakat bir organizmanın başka bir şey değil de DNA'nın bir aracı olduğu temel gerçeğini bir kez derinden özümsemişimizde, bencil DNA düşüncesi ikna edici ve hatta çok açık bir hale gelir.

Yaşayan bir hücre, özellikle ökaryotların çekirdeği, nükleik asit çoğalmasının ve rekombinasyonunu gerçekleştiren etkin bir aygıtla birlikte bulunur. DNA polimeraz enzimi DNA genetik şifre bağlamında anlamlı olsun ya da olmasın bu DNA'nın eşlenmesini hızlı bir biçimde kataliz eder. DNA'nın "kırılması" ve başka bir DNA parçasının eklenmesi olayları da bu aygıtın normal yelpazesinde yer alan olaylardır ve sürekli olarak gerçekleştirdikleri için parça değişimi olayı ya da başka tipteki bir rekombinasyon olayı da görülür. Ters dönüp yerleşme ve diğer tipteki yer değiştirme olaylarının böyle hızlıca gerçekleşmesi, DNA parçalarının genomun bir bölümünden kesilmesinin ve başka bir parçaya eklenebilmesinin kolaylığını ortaya koymaktadır. Çoğalabilme ve "kırılabilme," hücre aygıtı içindeki doğal çevresinde DNA'nın en dikkate değer özellikleri gibi görülmektedir (Richmond, 1979).

Böyle bir çevre mümkün olduğunda ve DNA'nın çoğalmasını ve kırılmasını başlatacak hücrel fabrikalar var olduğun-

da doğal seçilimin yalnızca koşulları kendi lehine çeviren DNA çeşitleri lehinde işlemesi beklenir. Bu durumdaki avantaj soy hatlarında çoklu çoğalma anlamına gelmektedir. Sahip olduğu özellikler kendisini hızlıca eşlemeye yarayan herhangi bir DNA çeşidi otomatik olarak dünyada daha yaygın hale gelecektir.

Bu özellikler neler olabilir? Çelişkili biçimde bizler DNA moleküllerinin kendi geleceklerini güvenceye aldığı daha dolaylı, karmaşık ve yaklaşık sonuçlar veren yöntemlere daha aşinayız. Bunlar DNA moleküllerinin, organizma bedeni üzerindeki daha yakın bir rotayla protein sentezini kontrol ederek ve daha uzak bir rotayla morfolojinin, fizyolojinin ve davranışın embriyonik gelişimini kontrol ederek sağlanan fenotipik etkileridir. Fakat DNA çeşitlerinin rakip DNA çeşitleri pahasına yayılabildiği çok daha doğrudan ve basit yollar da vardır. İyi biçimde gruplanmış gavotlarıyla büyük ve düzenli kromozomların yanı sıra hücrelerin, hücre aygıtının sağladığı mükemmel çevreden yararlanan uyumsuz DNA ve RNA parçaları karışımlarına ev sahipliği yaptığı da giderek ortaya çıkmaktadır.

Çoğalma özelliği olan bu yol arkadaşları, özelliklerine ve büyüklüklerine bağlı olarak plazmitler, epizomlar, araya giren diziler, plazmonlar, virionlar, transpozonlar, replikonlar ve virüsler gibi farklı isimler alırlar. Kromozom gavotundan kopup ayrılan asiler olarak mı yoksa dışarıdan gelen işgalci asalaklar olarak mı ele alınacaklarının önemi yoktur. Paralellik kurmak için bir gölü ya da ormanı, belirli bir yapıda ve hatta belirli bir kararlılıkta olan bir topluluk olarak değerlendirebiliriz. Fakat yapı ve kararlılık bileşenlerin sürekli olarak değişmesiyle sağlanır. Bireyler girer ve çıkar, yeniler doğar ve yaşlılar ölür. Bileşenlerin girip çıktığı bir akışkanlık söz konusudur ve bu nedenle "gerçek" topluluk üyelerini yabancı işgalcilerden ayırt etmeye çalışmak anlamsızdır. Bunlar genomla birlikte. Du- rağan yapılar değil akışkan nitelikte bir topluluktur. "Sıçrayan genler" girer ve çıkar (Cohen, 1976).

En azından bir hücreden bir hücreye aktarılan DNA'lar ve RP4 gibi plazmitler için doğadaki olası konak yelpazesi çok geniş

olduğundan Gram-negatif bakterilerin tüm popülasyonunun gerçekten de birbiriyle bağlantılı olduğu düşünülebilir. Bakteri DNA'sının çok farklı konak türlerde anlatım yapabildiği bilinmektedir... Bakteri evrimini basit aile ağaçlarıyla görüntülemek gerçekten de imkânsız olabilir. Yakınsayan ve ıraksayan bağlantı noktalarıyla birlikte bir ağ yapısı daha uygun bir benzetme olabilir [Broda, 1979, s. 140].

Kimi yazarlar ağ yapısının bakteri evrimiyle sınırlı olmadığını iddia etmektedir (örn. Margulis, 1979, s. 140).

Organizmaların evrimleri bakımından kendi türünün gen havuzunun üyesi olan genlerle sınırlı olmadığına dair ciddi kanıtlar vardır. Evrimsel zaman ölçeğinde biyosferdeki bütün gen havuzunun tüm organizmalar için erişilebilir olduğu ve evrimdeki daha çarpıcı adımlar ve belirgin süreksizliklerin, yabancı bir genomun bir kısmını ya da tümünü almayı kapsayan oldukça nadir olaylarla ilişkilendirilebileceği daha akla yatkın görünmektedir. Organizmalar ve genomlar bu nedenle genel dolaşımda değişik oranlarda yer alan genlerin bulunduğu ve belirli genlerin ve operonların yeterli bir avantaj söz konusuysa kapsandığı biyosferin bölümleri olarak değerlendirilebilir..." [Jeon ve Danielli 1971].

Bizleri de içeren ökaryotlar gene müdahale etme ve "genetik mühendislik" teknolojisinin hızlı biçimde büyüyen başarısının ortaya koyduğu varsayımsal genetik trafikten yalıtılamayabilir. Britanya'da genlere müdahale etmenin yasal tanımı, "herhangi bir yolla hücre dışında üretilen nükleik asitlerin, herhangi bir virüs, bakteri plazmiti ya da başka bir vektör sistemine, doğal olarak bulunmadıkları fakat sürekli olarak çoğalabildikleri bir konak organizmaya daha sonra aktarılacak üzere yerleştirilerek kalıtsal materyalin yeni bileşimlerinin oluşturulmasıdır" (Old ve Primrose, 1980, s. 1). Fakat elbette genetik mühendisleri oyundaki çaylaklardır. Onlar yalnızca var olmak için değişik tokuş yapmak üzere seçilmiş virüs ve plazmit gibi doğal genetik mühendislerinden uzmanlık öğrenmeye başlamışlardır.

Belki de doğal genetik mühendisliğinin büyük ölçekteki en önemli özelliği, ökaryotlarda eşeysel üremeyle birlikte ger-

çekleşen yönlendirme ve müdahalelerin karmaşıklığıdır. Bunlar mayoz bölünme, parça değişimi ve döllenmedir. En önemli çağdaş evrimcilerden ikisi bu sıra dışı olayların organizmaya olan avantajını açıklamada başarısız olmuştur (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978a). Maynard Smith (1978a, s. 113) ve Williams'ın (1979) ifade ettiği gibi bu, başka bir alan yoksa, dikkatimizi bireysel organizmalardan gerçek eşleyicilere yönlendirmememiz gereken bir alan olabilir. Mayoz bölünmedeki maliyet çelişmesini çözmeye çalıştığımızda belki de cinsiyetin *organizmaya* nasıl yardım sağlayacağı konusunda endişelenmek yerine mayoz bölünmedeki çoğalan ve mayoz bölünmenin gerçekleşmesine neden olan hücre içi aktörler olan "mühendisler" ilişkin araştırma yapmalıyız. Kromozomların içinde ya da dışında bulunabilen nükleik asit parçaları olan bu varsayımsal mühendisler kendi çoğalma başarılarına organizmayı mayoz bölünmeye zorlamanın bir yan ürünü olarak ulaşırlar. Bakterilerde rekombinasyon, eski kitaplarda, bakterinin kendi uyarlanma aygıtının bir parçası olarak ele alınan fakat kendi çıkarı için daha iyi bir biçimde çalışan bir çoğalan genetik mühendis olarak değerlendirilen ayrı bir DNA parçası ya da "eşey faktörü" sayesinde gerçekleşir. Hayvanlardaki sentriyollerin, mitokondrilerden farklı olarak genellikle dişi soylara geçebildiği kadar erkek soylara da geçse, mitokondriler gibi kendi DNA'sına sahip olarak kendi kendine çoğaldığı düşünülüyordu. Bugün kromozomların acımasız bencil sentriyoller ya da diğer küçük yapıdaki genetik mühendisler tarafından zorla anafaz safhasına sürüklenmesi yalnızca bir espri olarak görülse de geçmişte buna ilişkin tuhaf fikirler yaygın olarak görülmüştür. Her şeyden öte ortodoks teoriler şimdiye dek mayoz bölünmenin maliyet çelişmesini ortadan kaldırmakta başarısız olmuştur.

Orgel ve Crick (1980), daha az çelişki içeren değişken C-değeri çelişkisi ve onu açıklayacak bencil DNA teorisi hakkında neredeyse aynı şeyleri söylemektedir: "İlk bakışta temel olgular öyle tuhaf görünür ki ancak sıra dışı bir fikir bunları açıklayabilir." Gerçeklerin ve tahminlerin karışımıyla, bencil DNA'nın neredeyse fark edilmeden girdiği bir sahne kurgulamayı denedim;

DNA alışılmadık olmayan fakat neredeyse kaçınılmaz bir şekilde ortaya çıkar. Proteine çevrilmeyen ve eğer çevrilirse şifreleri anlamsız bir sonuç veren DNA çoğalması, kırılması ve hücre aygıtının sürekli olarak yaptığı hata ayıklama işlevinin sapması ve onu ortadan kaldırmasına direnci bakımından çeşitlilik gösterebilir. "Genom içi seçim" böylece kromozomları altüst eden ve düzensizleştiren, belirli tipteki anlamsız ya da transkripsiyona uğramayan DNA'nın miktarında artışa yol açabilir. Proteine çevrilen DNA da, her ne kadar burada klasik fenotipik etkilerden kaynaklanan pozitif ve negatif daha güçlü baskılar genom içi seçim süreçlerinin ötesine geçse de, bu tür bir seçilime tabi olabilir.

Klasik seçim, eşleyicilerin frekansının popülasyonlardaki kromozomların belirli lokuslarındaki alellere oranla değişmesiyle sonuçlanır. Bencil DNA'nın genom içi seçilimi farklı türde bir seçimdir. Burada ilgilendiğimiz şey, gen havuzunda bir lokusta bulunan alellerin göreceli başarısı değil belirli tipteki DNA'ların *farklı* lokuslara yayılabilmesi ya da yeni lokuslar yaratabilmesidir. Dahası, bencil DNA'nın seçilimi nesillerin zaman ölçeğiyle sınırlı değildir. Bencil DNA, gelişen bir organizmanın soy hattındaki herhangi bir mitotik hücre bölünmesi sırasında seçilimli olarak artış gösterebilir.

Klasik seçim sürecinde seçimin etki ettiği çeşitlilik nihai olarak mutasyonla üretilir fakat biz bunu, lokusun düzenli sisteminin sınırları içindeki bir mutasyon olarak düşünürüz: mutasyon belirli bir lokusta değişik bir genin ortaya çıkmasına neden olur. Dolayısıyla seçilimi belirli bir lokusta bulunan aleller arasından yapılan seçim olarak düşünmek mümkündür. Fakat daha geniş anlamıyla mutasyon genetik sistemde daha köklü değişiklikleri içerir. Ters dönüp yerine yerleşme küçük çaplı mutasyona örnek oluştururken kromozom sayısı ya da takım sayısındaki değişimler ve eşeylilikten eşeysizliğe ya da eşeysizlikten eşeyliliğe geçiş gibi değişimler de büyük çaplı mutasyonlara örnek oluşturur. Bu daha geniş çaplı mutasyonlar "oyunun kuralını değiştirir" fakat yine de çeşitli bağlamlarda, doğal seçilime maruz kalırlar. Bencil DNA için söz konusu olan

genom içi seçim geleneksel olmayan tipteki seçimler listesinde yer alır ve farklı lokuslarda bulunan aleller arasında seçim yapmayı içermez.

Bencil DNA, genomun başka bir yerindeki yeni bir lokusta kendini eşlemek üzere "yatay olarak" yayılma gücü nedeniyle seçilir. Sanayi bölgelerinde yaşayan güvelerdeki melanizm geni, aynı lokustaki alellerin zararına olacak şekilde yayılmasında olduğu gibi belirli bir alel kümesinin zararına olacak şekilde yayılmaz. "Yatay biçimde yayılan bir kanun kaçağı" olarak onu, önceki bölümün konusu olan "alellik kanun kaçaklarından" ayıran şey budur. Yeni bir lokusa yatay olarak yayılma, bir virüsün popülasyon boyunca ya da kanser hücrelerinin vücut boyunca yayılmasına benzer. Orgel ve Crick, işlevsiz eşleyicilerin yayılmasından "genomun kanseri" diye bahsetmektedir.

Bencil DNA'nın seçiminde fiili olarak tercih edilecek niteliklere geldiğimizde, bunları ayrıntılı olarak tahmin edebilmek için bir moleküler biyolog olmalıydım. Bununla birlikte, bunların iki temel sınıfa ayrılacaklarını tahmin etmek için moleküler biyolog olmaya gerek yoktur. Birinci sınıfta, ikilenmeyi (duplikasyon) ve araya girmeyi (insersiyon) kolaylaştıran nitelikler yer alırken ikinci sınıfta, hücrenin bunları arayıp ortadan kaldıran savunma mekanizmalarını zora sokan nitelikler bulunmaktadır. Guguk kuşu yumurtasının, yuvada meşru olarak bulunan ev sahibi yumurtayı taklit ederek korunmaya çalışmasında olduğu gibi, bencil DNA da, "onu çok daha sıradan bir DNA haline getiren ve böylece belki de ortadan kaldırılmasını daha fazla zorlaştıran" bir taklit niteliği evrimleştirebilir (Orgel ve Crick). Guguk kuşunun uyarlanımını tam anlamıyla anlamanın ev sahibinin algılama sistemine dair bir bilgi gerektirmesi gibi bencil DNA uyarlanımının ayrıntılarının tam anlamıyla anlaşılması da, DNA polimeraz enziminin tam olarak nasıl çalıştığının, kırpma ve ekleme olaylarının tam olarak nasıl gerçekleştiğinin ve moleküler düzeydeki "düzeltme kontrolü" sırasında tam olarak neler olup bittiğinin bilinmesini gerektirmektedir. Bunlara dair eksiksiz bilgiler moleküler biyologların daha önce parlak biçimde başarılı olduğu türde çalışmalardan gelecek olsa da

moleküler biyologların araştırmalarında DNA'nın hücrenin yararına değil kendi yararına çalıştığını fark etmelerinden yardım sağlayacaklarını ummak belki pek de aşırı bir beklenti olmayacaktır. Çoğalma, kırılma ve düzeltme kontrolünden sorumlu aygıt acımasız silahlanma yarışının ürününün bir parçası olarak görülürse daha iyi bir biçimde kavranabilir. Bu nokta bir benzetme yardımıyla vurgulanabilir.

Mars'ın, güven ve uyumun tamamen hâkim olduğu, bencilliğin ve dolandırıcılığın görülmediği bir ütopya olduğunu farz edelim. Şimdi Mars'tan gelen bir araştırmacının insan yaşamını ve teknolojisini anlamaya çalıştığını düşünelim. Bu araştırmacının büyük veri işleme merkezlerinden birinde ikileme, düzeltme ve hata giderme aygıtıyla ilişkili bir elektronik bilgisayarla çalıştığını varsayalım. Bu araştırmacı –kendi toplumuna yabancı olmayacak şekilde– bu aygıtın ortak yarar için tasarlanmış olduğuna inanırsa onu anlamaya epey katkı sağlayacaktır. Örneğin hata düzelten cihazlar termodinamiğin kötü niyetli olmayan ve kaçınılmaz ikinci yasasıyla mücadele etmek üzere tasarlanmış olabilir. Fakat belirli özellikleri anlaşılmaz olarak kalacaktır. Marslı araştırmacı, karmaşık ve pahalı olan güvenlik ve koruma sistemlerinin varlığına, bilgisayar kullanıcıları tarafından girilmesi gereken gizli şifreler ve kod numaralarına bir anlam veremeyecektir. Marslı araştırmacımız bir askeri elektronik iletişim sistemini inceleyecek olursa, bu sistemin amacının işe yarar bilgilerin hızlı ve etkin bir şekilde iletmek olduğunu teşhis edecek ve sonra sistemin iletilerini gizli ve çözmesi zor bir şekilde şifrelemek için katlandığı sorunlar ve maliyet nedeniyle şaşkına dönecektir. Bu mantıksız ve saçma bir verimsizlik değil mi? Güvenli bir ütopyada büyüdüğü için, Marslımızın, insanın ürettiği teknolojinin büyük bir kısmının, insanların birbirine *güvenmediği* ve bazı insanların diğer insanların çıkarlarına karşı davrandığı anlaşıldığında bir anlam kazanacağını görmesi devrimci bir kavrayışın göz kamaştırıcı ışığını gerektirebilir. Bir iletişim sisteminden yasadışı bilgi sağlamak isteyenler ile bu bilgiyi onlardan saklamak isteyenler arasında bir mücadele söz konusudur. İnsanın ürettiği teknolo-

jinin büyük bir kısmı silahlanma yarışlarının ürünüdür ve ancak bu kavramlarla anlaşılabilir.

Muazzam başarılarla ulaşmışken, moleküler biyologların da, başka düzeylerdeki biyologlar gibi, Marslı araştırmacının ko-numunda olması mümkün müdür? Hücrenin, moleküler aygıtın organizmanın yararına işlediği bir yer olduğunu kabul ederek epey bir yol katetmiş oldular. Daha kuşkucu bir bakış açısını benimser ve bazı moleküllerin, diğerlerinin bakış açısından bakıldığında iyi niyetli olmayabileceği olasılığını doğru kabul ederlerse daha da ileri gidebilirler. Aslında bunu, virüsler ve diğer işgalci parazitler üzerinde kafa yorarken zaten yaptılar. Yapılması gereken tek şey, aynı kuşkucu gözü hücrenin "kendi" DNA'sı üzerine çevirmektir. İtiraz edenler elbette işaret ettikleri belirli noktalarda haklı olsalar da, Cavalier-Smith (1980), Dover (1980) ve diğerlerinin itirazlarıyla karşılaştırıldığında Doolittle ile Sapienza ve Orgel ile Crick'in yayınlarında bunu yapmaya başladıklarını görmek çok heyecan verici. Orgel ve Crick, mesajı gayet güzel özetlemektedirler:

Kısaca, kromozomlardaki DNA içinde, doğal seçilim sürecini kullanarak var olmak için bir tür moleküler mücadele olmasını bekleyebiliriz. Bunun herhangi bir düzeydeki evrimden çok daha basit ve kolay tahmin edilebilir olduğuna inanmamız için bir neden yok. DNA çok kolayca çoğalan bir molekül olduğundan ve bencil DNA, DNA çoğalmasının bir mecburiyet olduğu bir çevrede bulunduğundan bencil DNA'nın varlığı olasıdır. Böylece bencil DNA, bu temel mekanizmaları kendi amacı doğrultusunda bozma şansına sahiptir.

Bencil DNA hangi anlamda bir kanun kaçağıdır? Bencil DNA, organizmalar onsuz daha iyi durumda olduğu ölçüde bir kanun kaçağıdır. Belki yer işgal eder ve moleküler hammaddele-ri harcar, belki ikileme ve düzeltme kontrolü yapan aygıt için harcanacak değerli zamanı müsrif bir şekilde tüketir. Her durumda seçilimin bencil DNA'yı genomdan ayıklama eğiliminde olmasını bekleriz. "Bencil DNA karşıtı" olan iki tür seçilimi ayırt edebiliriz. Birincisi seçilim organizmaların bencil DNA'lardan kurtulmasına yönelik olarak pozitif uyarlanımlar lehinde iş-

leyebilir. Örneğin zaten var olan düzeltme kontrolü ilkesinin içeriği genişletilebilir. Uzun diziler "anlamalı" olup olmaması bakımından kontrol edilebilir ve eğer kusurlu ise kesilip çıkarılabilir. Özellikle çok tekrarlı DNA, istatistiksel olarak tekdüze olması bakımından tanınabilir. Bu pozitif uyarlanımlar yukarıda silahlanma yarışları, "mimikri" vb konuları tartışırken aklmda olan şeydi. Burada böceklerde avcılara karşı ortaya çıkmış olan uyarlanımlar kadar karmaşık ve özelleşmiş olabilecek bencil DNA karşıtı aygıtın devriminden bahsetmekteyiz.

Fakat bencil DNA'ya karşı faaliyet gösterebilecek daha basit ve ilkel nitelikte ikinci bir tür seçilim daha vardır. Bencil DNA'sının bir kısmının tesadüfen silinmesini (delesyon) deneyimleyen herhangi bir organizma, tanımı gereği mutant bir organizma olur. Silmenin kendisi bir mutasyon olacaktır ve onu taşıyan organizma bencil DNA'nın sebep olduğu yer, malzeme ve zaman israfını yaşamayacağından, bundan fayda sağladığı ölçüde, doğal seçilim tarafından tercih edilecektir. Başka şeyler eşit olduğunda mutant organizmalar "yabani tip" bireylerden daha hızlı çoğalabilir ve bunun sonucunda silinme mutasyonu gen havuzunda daha yaygın olarak görülür. Şu anda bencil DNA'yı silme *kapasitesi* lehindeki bir seçilimden bahsetmediğimi belirtmeliyim: bu, bir önceki paragrafın konusuydu. Burada silinme mutasyonunun kendisinin, bencil DNA'nın *yokluğunun*, seçilim tarafından tercih edilebilecek çoğalan bir varlık olduğunu (çoğalan bir yokluk!) fark etmekteyiz.

Hücrelerin vücudun nihai zararına olacak şekilde mutant olmayan hücrelerden daha fazla üremesine sebep olan somatik mutasyonları kanun kaçağı başlığı altında toplamak cazip gelmektedir. Fakat kanser tümörlerinde görülebilecek bir yarı-Darwinci seçilim söz konusu olsa da ve Cairns (1975) dâhiyane biçimde dikkatimizi vücuttaki uyarlanımların bu şekilde gerçekleşen vücut içindeki seçilimi önlüyor görünen şeye çekse de, bana kalırsa kanun kaçağı kavramı burada işe yaramayacaktır. Başka bir ifadeyle, söz konusu mutant genler bir şekilde kendilerini sınırsız biçimde yaymayı başarmadıkça bu kavram işe yaramayacaktır. Bu genler bunu, kendilerini virüs benzeri vek-

törlere, diyelim hava aracılığıyla, yerleştirerek ya da bir şekilde nükleer soy hattına yuvarlanarak yapabilirler. Her iki durumda da 5. Bölümde tanımlandığı gibi “soy hattı eşleyicileri” olarak nitelenirler ve kanun kaçağı etiketi onlar için kullanılabilir.

Yakın zaman önce somatik seçimden yarar sağlayan genlerin, her ne kadar bu durumda kanser yapıcı değilseler ve mutlaka kanun kaçağı olmasalar da, gerçekten de soy hattına yerleşebileceklerine dair ürkütücü bir öneri yapılmıştı. Bu çalışmadan bahsetmek istiyorum çünkü evrimin “Lamarckçı” olarak adlandırılan teorisi için bir solunum cihazı olarak ilan edildi. Kitapta benimsenen teorik konum adil bir şekilde “aşırı Weissmancılık” olarak tanımlanabileceğinden Lamarckçılığı ciddi bir biçimde diriltten herhangi bir girişimin benim konumuma tehdit oluşturan bir unsur olarak görürüm. Bu nedenle bu konuyu tartışmamız gerekiyor.

Lamarckçı Korku

“Korku” sözcüğünü, çok dürüst olmak gerekirse, pek az şey geleneksel olarak Lamarck’la ilişkilendirilen evrim teorisine dönme ihtiyacının ortaya konması kadar dünyaya bakışımı sarsabileceği için kullandım. Bu, şapkamı yemeyi önerebileceğim birkaç ihtimalden biri. Bu nedenle Steele (1979) ve Gorczynski ile Steele (1980, 1981) adına ileri sürülen bazı iddiaları tamamen ve adil bir biçimde ortaya koymak önemlidir. Steele’in (1979) kitabı Britanya’da bulunmadan önce *The Sunday Times of London* (13 Temmuz 1980) gazetesi onun düşünceleri ve “Darwinciliğe meydan okuyor ve Lamarck’ı diriltiyor görünen çarpıcı deney” hakkında tam sayfa bir makale yayımladı. BBC en az iki televizyon programında ve pek çok radyo programında benzer şekilde tanıtımlar yaptı: daha önce de gördüğümüz gibi, “bilimsel” yayıncılar Darwin’e meydan okur görünen her şey için sürekli alarm halindeler. Onlardan daha az bilimsel olmayan Sir Peter Medewar, kendisinin yaptığı gibi bizi Steele’in çalışmasını ciddiye almaya zorladı. Çalışmanın tekrarlanma ihtiyacı konusunda oldukça temkinli yaklaştığı ve bir sonuca varmış olduğu

alıntısında: "Sonucun ne olacağı konusunda bir fikrim yok ama umarım Steele haklıdır" (*The Sunday Times*) demektedir.

Doğal olarak herhangi bir bilim insanı, gerçeğin, o gerçek her neyse, açığa çıkmasını umar. Fakat bir bilim insanının, bu gerçeğin ne olduğunun ortaya çıkacağına ilişkin içsel umutları üzerine bir tasarrufu da vardır –bir kimsenin kafasında ki devrim, acı verici bir deneyim olmak zorundadır– ve kendi umutlarımın Sir Peter'inkilerle uyuşmadığını itiraf etmeliyim! Benim için daima kafa karıştırıcı olan aşağıdaki vurgusunu hatırlayınca kadar onun umutlarının onunla ilişkilendirilenlerle çakışıp çakışmadığı konusunda kuşkuvarım vardı: "Modern evrim teorisinin temel zayıflığı, evrim için *aday* olan ve genetik farklılıkların seçim için sunulduğu çeşitlilik teorisi üzerinde tam olarak çalışılmamış olmasıdır. Bu nedenle; organizmaların varlıklarını sürdürmesine ilişkin olarak çok daha karmaşık çözümleri benimsemeye eğilimli olmasının anlaşılmadığı evrimsel gelişime ilişkin ikna edici bir açıklamaya sahip değiliz" (Medawar 1967). Medawar, Steele'in bulgularını tekrarlamak üzere, daha yakın bir zaman önce, çok çalışıp yine de başarısız olan araştırmacılardan birisidir (Brent vd., 1981).

Varacağım sonuca gelecek olursak, Steele'in teorisine karşı eğer azalan bir beklenti olduysa (Brent vd., 1981; McLaren vd., 1981), artık sükûnetle bakıyor ve bu teoriyi desteklenebilir bir teori olarak görüyorum. Çünkü şimdi fark ediyorum ki, en derin ve tam anlamıyla, bu teori Darwinci bir teoridir. Aslında, seçilimi bireysel organizma düzeyinden farklı bir düzeyde tartıştığı için, sıçrayan genler teorisi gibi, bir Darwinci teori çeşidi olarak görüyorum. Bağışlanabilir olsa da, Darwinciliğe meydan okuduğu iddiasının yalnızca gazeteciliğe özgü bir sinsilik olduğu ortaya çıkmıştır. Bu da Darwinciliğin benim anlaşılmasını düşündüğüm şekilde anlaşıldığını ortaya koymaktadır. Steele'in teorisinin kendisine gelince, her ne kadar olgular onu desteklemese de, bu teori bizi Darwinciliğe ilişkin kavrayışımızı keskinleştirmeye zorlayacaktır. Steele'in yaptığı deneyin teknik ayrıntılarını ve ona getirilen eleştirileri (buna ilişkin iyi bir değerlendirme Howard, 1981 tarafından yapılmıştır) değerlendirildi-

rebilecek kadar yetkin değilim ve ben onun teorisinin etkilerini, onu desteklemesi gereken olguları tartışmaya odaklanacağım.

Steele, Burnet'in (1969) klonal seçim teorisi, Temin'in (1974) provirüs teorisi ve Weissman'ın soy-hattının kutsallığına kendi itirazı üzerinde temellenen üç katmanlı bir yapı oluşturmaktadır. Burnet'dan, vücuttaki hücreler arasında genetik çeşitliliğe yol açan somatik mutasyon düşüncesini alır. Vücut içerisinde gerçekleşen doğal seçilimi, başarılı hücre çeşitlerinin başarısız olanlar pahasına vücuttaki sayısının artışı olarak görür. Burnet teorisini bağışıklık sistemi içindeki özel bir hücre sınıfıyla sınırlar ve burada "başarı," dışarıdan gelen antijenleri etkisizleştirme başarısıdır fakat Steele bunu diğer hücreleri kapsayacak şekilde genişletir. Steele, Temin'den, genlerini bir hücre içinde RNA'ya çeviren, bu bilgiyi bir başka hücreye taşıyan ve burada ters transkriptaz enzimini kullanarak bu RNA'yı ikinci hücre içinde tekrar DNA ya çeviren RNA virüslerinin hücre içi elçiler olduğu düşüncesini alır.

Steele, Temin'in teorisini kullanır fakat *soy-hattı* hücrelerinin ters çevrilmiş genetik bilgiyi alan hücreler olduğuna önemli bir vurgu yapar. Teorisine ilişkin tutkusu daha geniş bir çerçeveyi arzulasa da akıllıca davranarak tartışmasının büyük bir kısmını bağışıklık sistemiyle sınırlı tutar. Tavşanlardaki "idiotipiyle" ilgili dört çalışmaya yer verir. Eğer yabancı bir madde kendilerine verilirse farklı tavşanlar bu maddelerle farklı antikorlar üreterek mücadele ederler. Genetik olarak birbirinin aynı olan klonların üyelerine aynı antijen verilirse her bir birey buna kendi özgün "idiotipiyle" yanıt verir. Eğer tavşanlar gerçekten genetik olarak birbirinin aynısıysa, idiotiplerindeki farklılık çevresel etkenlerden ya da şansa bağlı olarak ortaya çıkıyor olmalıdır ve ortodoks bakış açısına göre kalıtılmamalıdır. Yer verilen dört çalışmadan biri şaşırtıcı bir sonuç ortaya koymuştur. Bir tavşanın idiotipinin, klon-eşleri tarafından paylaşılmıyor olsa da, yavrularına aktarıldığı görülmüştür. Steele, bu

* Bağışıklık sisteminde işlev gören imünoglobülinler ve T hücreleri reseptörlerinde bulunan ve antijen bağlama özgüllüğü sağlayan değişken yapı -çn.

çalışmada ebeveyn tavşanlara yavru meydana getirmeleri için eşleşmelerinden önce antijen verildiği üzerinde durur. Diğer üç çalışmada ebeveyn tavşanlar çiftleştikten *sonra* antijen verilmiştir ve yavrularda bunların idiotipleri kalıtılmamıştır. Eğer idiotip, bozulmamış üreme hücreleri plazmasının bir kısmı olarak katılmışsa tavşanlara çiftleşmeden önce ya da sonra antijen verilmesi herhangi bir fark yaratmamalıdır.

Steele'in buna ilişkin yorumu Burnet'in teorisiyle başlar. Somatik mutasyon, bağışıklık sistemi hücreleri popülasyonunda genetik çeşitliliğe yol açar. Klonal seçilim, antijeni tatmin edici biçimde ortadan kaldıran hücrelerdeki genetik farklılığı tercih eder ve bunların sayısı artar. Herhangi bir antijenin oluşturduğu sorunun çözümü birden fazladır ve seçilim sürecinin sonucu her bir tavşanda farklı olur. Daha sonra devreye Temin'in provirüsleri girer. Bu virüsler bağışıklık hücrelerindeki genleri rastgele biçimde RNA'ya çevirir. Başarılı antikör genlerini taşıyan hücreler sayı bakımından diğerlerini geçeceğinden başarılı olan bu genlerin RNA'ya çevrilme olasılığı istatistiksel olarak daha fazladır. Provirüsler, bu genleri eşey hücrelerine taşırlar ve onları soy-hattı kromozomlarına yerleştirerek, muhtemelen lokusta yerleşik olarak bulunanları yerinden çıkararak, orada bırakırlar. Böylece tavşanların bir sonraki nesli, söz konusu antijenleri deneyimler ve seçici nitelikteki oldukça yavaş ve müsrif organizma ölümleri olmadan ebeveynlerinin bağışıklık deneyiminden doğrudan faydalanırlar.

Gerçek anlamıyla etkileyici kanıt, ancak Steele'in teorisi sonuca ulaştıktan ve yayımlandıktan sonra elde edilmiştir. Bu da bilimsel ilerlemenin, filozofların düşündüğü biçimde, çarpıcı ve oldukça şaşırtıcı bir örneğini oluşturmuştur. Gorczyński ve Steele (1980), farelerde bağışıklık toleransının baba yoluyla kalıtımı konusunda çalışma yapmıştır. Klasik Medawar yönteminin oldukça yüksek doz içeren biçimini kullanarak başka bir ırktan elde edilen hücreleri yavru farelere vermiş ve böylece onları aynı verici ırktan gelen etkenlere tolerans gösteren bireyler haline getirmişlerdir. Daha sonra bu toleranslı erkek fareleri besleyip büyütmüş ve sahip oldukları toleransın yarı-

sını, yavru olarak yabancı antijenlerle karşılaşmamış yavrulara aktardıkları sonucuna varmışlardır. Dahası bu etkinin torunlar tarafından da taşındığı görülmüştür.

Doğrulanması koşulunu akılda tutarak, burada ilk bakışta kazanılmış özelliklerin kalıtılmasına dair bir örnekle karşı karşıyayız. Gorczynski ve Steele'in yaptıkları deneye ve daha yakın zaman önce yayımladıkları içeriği genişletilmiş deneylerine (Gorczynski ve Steele, 1981) ilişkin kısa tartışması, Steele'in tavşanlarla ilişkili olarak yukarıda aktardığımız yorumuna benzetmektedir. İki örnek arasındaki temel farklılıklardan biri, fareler anneden gelen sitoplazmadaki bir şeyi kalıtmazken tavşanların kalıtabilmesidir. İkinci olarak, tavşanların kazanılmış bağışıklığı kalıtmış olduğu ileri sürülürken farelerin kazanılmış toleransı kalıttığı varsayılır. Bu farklılıklar muhtemelen önemlidir (Ridley, 1980b; Brent vd., 1981) fakat deney sonuçlarının kendisini değerlendirmeye çalışmadığım için bunlara daha fazla değinmeyeceğim. Steele'in gerçekten de "Darwinciliğe Lamarckçı bir meydan okumada" bulunup bulunmadığı sorusuna odaklanacağım.

Öncelikle netleştirmemiz gereken bazı tarihsel gerçekler söz konusudur. Kazanılmış özelliklerin kalıtımı Lamarck'ın kendisinin vurguladığı gibi teorisinin bir yönü değildir. Steele'in (1979, s. 6) *aksine*, bu düşünce Lamarck'la birlikte başlamamıştır. Lamarck, kendi yaşadığı zamana özgü geleneksel bakışı açısını almış ve onu "mücadele" ve "kullanıp kullanmama" gibi diğer ilkelere aşlamıştır. Steele'in virüsleri, Darwin'in kendi pangenetik "gemülleri"ne Lamarck'ın ileri sürdüğü herhangi bir şeyden çok daha fazla benzemektedir. Fakat tarihten yalnızca onu netleştirilmek için bahsettiğimi vurgulamıştım. Darwincilik ismini, seçilimin yalıtılmış bir soy-hattındaki yönlendirilmemiş çeşitliliğin fenotipik sonuçları üzerinde işlediğini ifade eden teoriye verdik. Lamarckçılık isminiye soy hattının yalıtılmadığı ve çevreden edinilen iyileşmelerin onu doğrudan şekillendirebileceğini ifade eden teoriye verdik. Bu bağlamda Steele'in teorisi Lamarckçı mıdır yoksa Darwinci mi?

Tavşanlar ebeveynlerinin kazanılmış idiotiplerini onlardan kalıtarak kuşkusuz biçimde yarar sağlarlar. Hayata ebeveynle-

rinin karşılaştığı ve kendilerinin de karşılaşma olasılığı olan belaya karşı bağışıklıkla ilgili bir üstünlükle başlayacaklardır. Öyleyse bu yönlendirilmiş bir uyarlanımsal değişimdir. Fakat gerçekten çevre tarafından mı sağlanmıştır? Eğer antikor oluşumu bir tür "yönerge verici" teoriye göre işliyorsa yanıt, evettir. Antijen özellikteki protein molekülleri şeklindeki çevre, ebeveyn tavşanlardaki antikor moleküllerini şekillendirir. Bu tavşanların yavrularının bazı antikorlar üretmek üzere bir tercihi kalıttığı ortaya çıkarsa tam anlamıyla bir Lamarckçılığın söz konusu olduğundan bahsedebiliriz. Fakat bu teoriye göre antikor proteinlerin konformasyonu bir şekilde nükleotid şifreye dönüştürülmelidir. Steele (s. 36), böyle ters yönlü bir dönüşüme dair bir öneri olmadığı ve ancak RNA'dan DNA'ya ters *transkripsiyonun* söz konusu olduğu konusunda oldukça katıdır. Başkaları böyle yapmak konusunda özgür olsa da o, Crick'in merkezi kuralını ihlal edecek bir şey *önermemektedir* (Bu noktaya daha geniş bir bağlamda ileride değineceğim).

Steele'in varsayımının özü, uyarlanımsal gelişimin, başlangıçta rastgele olan çeşitlilik üzerinden seçim sonucunda meydana geldiğidir. Seçim birimi olarak organizmayı değil eşleyiciyi koyduğumuzda olabildiğince Darwinci bir teoridir. Darwinciliğe, sözgelimi "mem teorisinin" ya da Pringle'ın (1951), öğrenmenin, sinirlerle bağlaşıp salıngaç (osilatör) popülasyonundaki titreşim frekansı havuzu içinde gerçekleşen seçim sonucunda ortaya çıktığı teorisinin benzediği biçimde benzemekle kalmaz. Steele'in eşleyicileri, hücrenin çekirdeğinde bulunan DNA molekülleridir. Bunlar yalnızca Darwincilikteki eşleyicilerin *benzerleri* değildir, onların tam olarak aynısıdır. 5. Bölümde ana hatlarıyla verdiğim doğal seçim şemasının Steele'in teorisine uygulanması için değişikliğe ihtiyacı yoktur. Steele'in tarzındaki Lamarckçılık, bireysel organizma temelinde düşünürsek, ancak çevresel özelliklerin soy hattı üzerindeki damgası gibi görünür. Steele'in kazanılan özelliklerin kalıtıldığını iddia ettiği doğrudur. Fakat genetik eşleyicilerin daha düşük düzeyine bakarsak, uyarlanımın "yönergeyle" değil seçim aracılığıyla ortaya çıktığı açıktır (aşağıya bakınız). Seçim sadece

organizmada gerçekleşir. Steele (1979, s. 43) buna karşı çıkmaz: "...bu tamamen Darwinciliğin temel ilkesi olan doğal seçilime dayalıdır."

Steele'in Arthur Koestler'e olan açık minnettarlığına karşın, Darwincilik karşıtlığı "kör şans" öcüsü ya da soylu kişilerimizin biricik İlk Nedeni olarak bizimle dalga geçen, "kör bir açlıkla ve her şeyi değiştiren ve hiçbir şey için yapılan evrensel mücadelede sağkalım şansı olmayan her şeyi öldüren" (Shaw 1921) acımasızca duygusuz Azrail'in ikiz heyulası tarafından kışkırtılanların, ki bunlar genellikle biyolog değildirler, rahatı söz konusu olduğunda burada onlar için pek bir şey yoktur. Eğer Steele haklıysa, Bernard Shaw'ın gölgesinin zafer kahkahalarını duymamalıyız! Shaw'ın canlı ruhu, Darwinci "kazalar bölümüne" ateşli bir şekilde karşıdır. "...basit görünür, çünkü ilk bakışta kapsadığı şeyleri fark etmezsiniz. Fakat önemi kafanıza dank ettiğinde, kalbiniz, içinizdeki bir kum yığınının saplanır. Burada korkunç bir kadercilik vardır, zekâ ve güzelliğin, dayanıklılık ve amacın, onur ve arzunun berbat ve melun bir şekilde azalıp gitmesi vardır..." Gerçekler yerine duyguları koymak *zorunday-sak* doğal seçilimi her zaman ilham verici bulmuşumdur, sade ve amansız, başlı başına şiir; "yaşam görüşündeki bir görkem" (Darwin, 1859). Burada söylediğim tek şey, "kör şans" konusunda çok hassassanız kaçış için Steele'in teorisine bakmayın. Fakat belki de Steele'in teorisinin doğru bir şekilde anlaşılmasının, Shaw, Cannon (1959), Koestler (1967) ve diğerlerinin düşündüğü gibi "kör şansın" Darwinciliğin özeti olmadığını göstermeye yardımcı olabileceğini ummak çok büyük bir beklenti olmasa gerektir.

Öyleyse Steele'in teorisi Darwinciliğin bir başka biçimidir. Burnet'in teorisine göre, seçilen hücreler etkin eşleyicilerin, yani onların içindeki somatik olarak mutasyona uğramış genlerin araçlarıdır. Bunlar etkindir fakat *soy-hattı* eşleyicileri midir? Burada söylediğim şeyin özü olarak, eğer Steele'in Burnet'in teorisine yaptığı ek doğruysa, yanıt güçlü bir evettir. Bize klasik biçimde soy hattı olarak öğretilen şeyle ilgileri yoktur fakat teorinin mantıksal çıkarımına göre soy-hattının ger-

çekten ne olduğu konusunda basitçe yanıldık. Bir provirüsün eşey hücresine taşınmasında taşıyıcı adayı olan bir "somatik" hücredeki herhangi bir gen, tanım gereği, soy-hattı eşleyicisidir. Steele'in kitabının adı *Genişlemiş Soy-hattı* olarak değiştirilebilir! Yeni Weismanncılıkta uyumsuzluk şöyle dursun bizimle çok yakın biçimde uyumludur.

Öyleyse belki de geçici bir benzerlikten çok daha fazla olan şeyin, başka herkesten çok, Steele bunu bilmiyor, Weismann'ın kendisi tarafından 1894'te benimsenmiş olması o kadar da ironik değildir. Aşağıdaki açıklama Ridley'den alınmıştır (1982; Maynard Smith, 1980, örnek olarak da belirtilmiştir). Weismann, Roux'tan kendisinin "içsel-seçilim" (*intra-selection*) diye adlandırdığı bir fikri alıp geliştirmiştir. Ridley'den alıntılıyorum: "Roux, besinler için organizmayı oluşturan kısımlar arasında tıpkı organizmalar arasındaki varoluş mücadelesi gibi bir mücadele söz konusu olduğunu ileri sürmüştü... Roux'un teorisine göre bu kısımların mücadelesi, kazanılmış özelliklerin kalıtımıyla beraber uyarlanımı açıklamaya yeterliydi." "Kısımlar" yerine "klanları" koyarsanız Steele'in teorisini elde edersiniz. Fakat beklenebileceği gibi Weismann, kazanılmış karakterlerin kalıtımı konusunda Roux'la tamamen aynı fikirde değildi. Bunun yerine kendi "tohum (germinal) seçilimi" teorisinde, daha sonra "Baldwin Etkisi" olarak bilinecek olan, yalancı-Lamarckçı bir ilkeyi kullanmıştır (Weismann, Baldwin'den önce bu düşüncüyü keşfeden ilk isim değildir). Weismann'ın, birlikte uyarlanımı açıklarken içsel seçilim teorisini kullanması, Steele'in mesele ettiği konuya oldukça yakın bir biçimde paralellik gösterdiğinden aşağıda konu edilecektir.

Steele kendi alanı olan immünolojiden uzağa gitmeye cesaret etmez fakat teorisinin başka bir biçimini başka bir yerde, özellikle sinir sistemine ve öğrenme olarak bilinen uyarlanımsal geliştirme mekanizmasına uygulanmasını ister. "Eğer [varsayım] evrimsel uyarlanım sürecine genel olarak uygulanabilirliğe sahipse merkezi sinir sisteminin ve beyindeki sinirsel ağın uyarlanımsal potansiyeline de *açıklama getirebilmelidir* (Steele, 1979, s. 49, kendi şaşırtıcı vurgusu). Steele beynin içinde tam

olarak neyin seçildiği konusunda biraz belirsizdir ve bununla ilgili bir şey yapabileceğinde kendisine "olası hafıza mekanizması olarak seçici sinir hücresi ölümü" teorimi hediye etmeyi öneriyorum (Dawkins, 1971).

Fakat klonal seçilim teorisi gerçekten de bağışıklık sistemi dışında bir şeye uygulanabilir mi? Bu teori, bağışıklık sisteminin oldukça özel koşullarıyla mı sınırlıdır yoksa eski Lamarckçi kullanma ve kullanmama ilkesiyle bağı kurulabilir mi? Demircinin kolları klonal seçilimi kapsar mı? Kas antrenmanlarıyla sahip olunan uyarlanımsal değişiklikler kalıtılabilir mi? Bundan çok kuşkuluyum: koşullar, doğal seçilimin demircinin kolunun içinde, diyelim oksijensiz metabolizmayı tercih eden hücrelere nazaran oksijenli çevrede çoğalan hücreler lehinde ve RNA'dan ters-transkripsiyona uğrayıp soy-hattındaki tam da doğru kromozoma yerleşmiş başarılı genler lehinde işlemesi için uygun değildir. Fakat bu tür şeyler bağışıklık sistemi dışındaki bazı örnekler için uygulanabilir olsa da büyük bir teorik zorluk söz konusudur.

Buradaki problem şudur: klonal seçilimde başarılı olmayı sağlayacak nitelikler mutlaka, *hücrelere* aynı vücut içinde bulunan rakip hücreler karşısında avantaj sağlayan nitelikler olmalıdır. Bu niteliklerin bütün bir vücudun yararına olan şeyle bağlantılı olmasına gerek yoktur ve kanun kaçaklarına ilişkin tartışmamız bunların bütün bir vücudun yararına olan şeyle etkin bir biçimde çatışma halinde olabileceğini ortaya koymuştur. Gerçekten de benim için Burnet'ın teorisinin bir miktar tatmin edici olmayan yönü, teorinin kalbindeki seçilim baskısının bunun için tasarlanmış olduğudur. Nitekim sahip olduğu antikolar işgalci ajanları etkisizleştiren hücrelerin, diğer hücrelerin zararına olarak yayılma göstereceği varsayılmaktadır. Fakat bu yayılma içsel bir hücresel avantajdan kaynaklanmaktadır: tam tersine hücreler antijenleri ortadan kaldırarak kendi hayatlarını tehlikeye atmazlar fakat görünüşe bakılırsa, bencil bir şekilde bu görevi doğuştan avantaja sahip olması gereken arkadaşlarına bırakırlar. Teori rastgele ve cimri olmayan bir seçilim kuralını kullanmalıdır. Bu kural, bütün olarak vücuda yarar sağla-

yan hücrelerin sayısının artmasına yol açacak şekilde tepeden dayatılan bir kural olmalıdır. Sanki bir köpek yetiştiricisinin, bir tehlike karşısında fedakârca bir kahramanlık gösterecek köpeği bilinçli olarak seçmesine benzer bir durum söz konusudur. Muhtemelen bunu başarabilir fakat *doğal* seçim başaramaz. Su katılmamış bir klonal seçim, davranışları bütün vücudun çıkarıyla çatışan bencil hücreler lehinde işlemelidir.

6. Bölüm bağlamında konuşacak olursak, söylediğim şey, hücre düzeyindeki araç seçiliminin, Burnet'ın teorisine göre, organizma düzeyindeki araç seçilimiyle çatışma içinde olmasının mümkün olduğudur. Bu, organizmayı üstün bir araç görmediğim için beni endişelendirmiyor; sadece "bildiğim kanun kaçaklarına" bir tane daha ekliyorum; sıçrayan genler ve bencil DNA'yla birlikte eşleyici yayılmasının dâhiyane bir yan yolu daha. Fakat bu, klon seçilimini *bedensel* uyarlanımları ortaya çıkaran bir destekleyici araç olarak gören Steele gibileri ürkütmemeli.

Sorun bundan daha da derine iner. Sorun yalnızca, bedenin geri kalanı söz konusu olduğu müddetçe klonal olarak seçilen genlerin kanun kaçağı olmaya eğilimli olması değildir. Steele klon seçilimine evrimi hızlandırmak amacıyla bakmaktadır. Geleneksel Darwincilik birbirinden farklılaşan bireysel başarılarla ilerler ve bunun hızı, diğer şeyler eşit kaldığında, birey nesli zamanıyla kısıtlı olacaktır. Klon seçilimi, muhtemelen iki kat daha kısa olan hücre nesil zamanıyla kısıtlanacaktır. Evrimi hızlandırabileceğinin düşünülmesinin nedeni budur fakat kitabın son bölümündeki sava atıf yapmak gerekirse, daha derin bir zorluğu ortaya çıkarmaktadır. Göz gibi çok hücreli ve karmaşık bir organın başarısı, gözün çalışmaya başlamasından önce değerlendirilemez. Hücresel seçim gözün tasarımını iyileştirmez çünkü seçim olayları tamamen gözün işlevsel olmadığı embriyo döneminde gerçekleşir. Embriyonun gözü kapalıdır ve eğer varsa, hücresel seçim tamamlanana kadar herhangi bir şey görmez. Genel nokta, ilgilenilen uyarlanım çok hücrenin işbirliğinin yavaş ölçeğinde gelişmek zorundaysa, hücresel seçilimin, evrimi, kendisine isnat edildiği gibi hızlandıramayacağıdır.

Steele'in birlikte uyarlanımla ilgili söyleyecek sözü vardır. Ridley'in (1982) kapsamlı bir şekilde belgelediği gibi çok boyutlu birlikte uyarlanım ilk dönem Darwinciler için zorlu bir sorundu. Örneğin yine gözü ele alırsak, J. J. Murphy "göz gibi bir organı tamamen geliştirmek için bir kerede on farklı yoldan geliştirilmesi gerektiğini söylemek abartı olmayacaktır" demektedir (1866, Ridley tarafından yapılan alıntı). Hatırlanabileceği gibi 6. Bölümde balinaların evriminden bahsederken farklı bir amaç doğrultusunda benzer bir öncülü kullanmıştım. Köktendinci hatipler gözü hâlâ anlatılacak en iyi desteklerden biri olarak görmektedir. Tesadüfen *The Sunday Times* (13 Temmuz 1980) ve *The Guardian* (21 Kasım 1978) sanki yeni bir şeymiş gibi göz tartışmasını haberleştirdiler. *The Guardian*, saygın bir felsefecinin (!) bu sorunu çok yoğun bir dikkatle ele aldığı konusunda bizi rahatlattı. Steele birlikte uyarlanımla ilgili endişeleri nedeniyle başlangıçta Lamarckçılık cazibesine kapılmış görünüyor ve kendi klon seçilimi teorisinin ilkesel olarak bu zorluğu, eğer bir zorluk varsa, hafifletebileceğine inanıyor.

Şimdi sınıfın bir başka bayat esprisini, zürafanın boynunu, önce geleneksel Darwinci terimler içinde tartışarak, kullanalım. Zürafanın atasının boynunu uzatacak bir mutasyon örneğin omurga üzerinde iş görebilir fakat aynı mutasyonun eşzamanlı olarak, atardamarları, toplardamarları, sinirleri vb de uzatabileceği, tecrübesiz bir gözlemci için çok fazla şey ummak anlamına gelir. Aslında bunun fazla şey ummak anlamına gelip gelmediği, daha fazla farkında olmayı öğrenmemiz gereken embriyolojinin ayrıntılarına bağlıdır: gelişimin erken aşamalarında yeterince etkili olan bir mutasyon bu paralel etkilere kolayca ve eşzamanlı biçimde yol açabilir. Fakat gelin söz konusu sava uyararak devam edelim. Sonraki durak, boynu uzamış mutant bir zürafanın, sinirlerin, kan damarlarının vb onun boynuna göre çok kısa kaldığı için, ağaçların tepelerinden faydalanma avantajını kullandığını hayal etmenin zor olduğudur. Geleneksel Darwinci seçim, saf bir biçimde anlaşıldığında, gerekli tüm birlikte uyarlanım mutasyonlarını eşzamanlı olarak birleştirecek kadar şanslı bir bireyin var olmasını beklemek zorundadır. İşte

burası klon seçiliminin kurtarıcı olarak ortaya çıktığı noktadır. Diyelim omurganın uzamasını sağlayacak önemli bir mutasyon, boyunda gelişip serpilebilecek hücre klonlarını seçecek koşulları hazırlamıştır. Belki de uzayan omurga, boyunda yalnızca uzamış hücrelerin serpilip gelişebileceği fazlasıyla gerilmiş bir yapı oluşturabilir. Bu hücreler arasında genetik çeşitlilik varsa, uzamış hücre genleri varlığını sürdürür ve bu zürafanın yavrularına aktarılır. Meseleyi şaka yollu ortaya koydum fakat sanıyorum bunun daha karmaşık biçimi klon seçilimi teorisinden çıkarılabilir.

Bu noktada, kendisi de vücut içinde seçim olanağını birlikte uyarlanım sorununa bir çözüm olarak gördüğü için, Weismann'a döneceğimi söylemiştim. Weismann "içsel-seçilimin" –vücudun kısımları arasındaki seçici mücadele– "organizmanın tüm parçalarının karşılıklı olarak en iyi oranlarda bulunmasını sağladığını" düşünüyordu (Ridley, 1982). "Yanılmıyorsam, Darwin'in *ilişkisellik* diye adlandırdığı ve haklı olarak evrimde önemli bir faktör olarak ele alınan olgu esas itibarıyla içsel-seçilim etkisidir" (Weismann, Ridley tarafından yapılan alıntı). Daha önce belirtildiği gibi, Roux'un aksine Weismann, içsel-seçilimden geçmiş varyetelerin doğrudan kalıtımından bahsetmemiştir. Daha çok, "...birbirinden ayrı her bir bireyde gerekli uyarlanım, geçici olarak içsel-seçilimle sağlanacaktır... Böylece nesiller boyunca, birbirine uyanların başlıca bileşenleri olan tohumların sabit bir şekilde seçilimiyle olası en büyük uyuma ulaşılan kadar zaman kazanılacaktır." Sanıyorum, Weismann'ın teorisinin "Baldwin Etkisi" halindeki biçimini, Steele'in Lamarckçı biçiminden daha mantıklı ve birlikte uyarlanım açıklaması kadar tatmin edici buluyorum.

Bu kısmın başlığında "korku" kelimesini kullanmıştım ve Lamarckçılığın yeniden canlandırılmasının dünyaya bakışımı sarsacağını söyleyebilecek kadar ileri gitmiştim. Fakat okurlar bunun, lezzetli bir beyaz kâğıttan yapıldığını bildiği şapkasını yemekle tehdit eden adamınki gibi boş bir beyan olduğunu hissetmiş olabilirler. Lamarckçı bir bağnaz, tuhaf deneysel sonuçları itibarsızlaştırmada başarısız olan bir Darwincinin son

çaresinin kendisinin haklı olduğunu iddia etmek ve kendi teorisini, onu yanlışlayacak bir deneysel sonucun olmadığı bir esneklikle kurgulamak olmasından şikâyetçi olabilir. Bu eleştiriyi önemsiyorum ve buna bir yanıt vermek zorundayım. Yemekle tehdit ettiğim şapkanın gerçekten sert ve tatsız olduğunu göstermeliyim. Eğer Lamarckçılığın Steele türevidir, gerçekten de kılık değiştirmiş bir Darwincilikse hangi tür bir Lamarckçılık kılık değiştirmiş Darwincilik olmaz?

Buradaki anahtar mesele uyarlanabilirliktir. Gould (1979), kazanılmış özelliklerin kalıtımının başlı başına Lamarckçılık olmayacağını söylerken benzer bir noktaya temas eder: "Lamarckçılık *yönlendirilmiş* çeşitliliğin teorisidir" (vurgu bana ait). Uyarlanımcılığın kökenine ilişkin iki tür teori mevcuttur. Lamarck'ın ve Darwin'in tam olarak ne söylediğine ilişkin tarihsel ayrıntılara dalmak istemediğimden artık bunları Lamarckçılık ve Darwincilik olarak adlandırmayacağım. Bunların yerine immünolojiden aldığım yönerge teorisi ve seçilim teorisi isimlerini kullanacağım. Young (1957), Lorenz (1966) ve diğerlerinin vurguladığı gibi, uyarlanabilirliği organizma ve çevre arasındaki bilgi verici bir eşleşme olarak tanımlamaktayız. Yaşadığı çevreye iyi bir biçimde uyarlanmış bir hayvan, bir anahtarın açacağı kilit hakkındaki bilginin cisimleşmesine benzer biçimde, bu çevreye dair cisimleşmiş bir bilgi olarak değerlendirilebilir. Kamufle olan bir hayvanın, arkasında, yaşadığı çevrenin resmini taşıdığı söylenmektedir.

Lorenz, organizma ile çevre arasında bu türden bir uyuma ilişkin iki teoriden bahsetmektedir fakat bu teorilerin ikisi de (doğal seçilim ve pekiştirmeli öğrenme) benim seçilim teorisi adını verdiğim şeyin altbölümleridir. Belirli türdeki bir seçilim süreci (doğal seçilim ya da ödüllendirme/cezalandırma) çeşitliliğin başlangıç havuzu (genetik mutasyon ya da kendiliğinden davranış) üzerinde ancak çevre kilidine uyan çeşitler geriye kalacak biçimde işler. Böylece uyarlanabilirlik seçilimle birlikte ilerler. Yönerge teorisiyse oldukça farklıdır. Seçilimci anahtarcı, anahtarların büyük ve rastlantısal havuzunda işe başlayıp, bu anahtarları tüm kilitlerde dener ve uymayanları elerken yöner-

geci anahtarcı yalnızca kilidin mumdan modelini alır ve doğru-
dan uygun bir anahtar yapar. Yönergeci biçimde kamufle olan
hayvanlar, bir filin çevresindeki tozla kaplandığından arka pla-
na karışıp kaybolmasında olduğu gibi, yaşadıkları çevre, teza-
hürünü doğrudan hayvana işlediğinden, bu çevreye benzerler.
Fransızların ağzının, Fransızcadaki ünlü harfleri söylemeye uy-
gun olarak kalıcı bir biçimde şekil aldığı ileri sürülmüştür. Eğer
böyleyse, bu, yönergeci uyarlanım olmaktadır. Uyarlanımlı bir
şekilde renk değiştirme *kapasitesi* seçilimli bir uyarlanım olsa
da bukalemunların arka planlarına benzemesi de muhtemelen
böyledir. İklimle uyuma ve eğitim, alıştırmamanın etkileri, kullanma
ve kullanmama gibi isimler vereceğimiz fizyolojideki uyarla-
nımsal değişimlerin tümü muhtemelen yönergecidir. Karmaşık
ve ayrıntılı uyarlanımsal uyuma, insanların kullandığı belirli
bir dilin öğrenilmesinde olduğu gibi, yönergeyle erişilir. Daha
önce açıklandığı gibi, Steele'in teorisinde uyarlanabilirliğin yö-
nergeden değil seçilimden, burada genetik eşleyici seçilimin-
den, geldiği açıktır. Eğer biri yalnızca "kazanılmış bir özelliğin"
değil yönergeyle kazanılmış uyarlanımın da genetik kalıtımını
ortaya koyarsa dünya görüşüm çöker. Bunun nedeni, yönergeyle
kazanılmış bir uyarlanımın kalıtımının embriyolojinin "merkezi
kuralını" ihlal edecek olmasıdır.

Önoluşçuluğun sefaleti

Ne tuhaftır ki merkezi kuralın ihlal edilemeyeceğine ilişkin
inancım körü körüne bir inanç değildir. Burada temkinli ol-
malı ve merkezi kuralın iki biçimi olan moleküler genetikte-
ki merkezi kural ile embriyolojideki merkezi kuralı birbirin-
den ayırmalıyım. İlki Crick tarafından ifade edilen kuraldır:
genetik bilgi nükleik asitten proteine çevrilebilir, proteinden
nükleik asite çevrilemez. Kendisinin de dikkatli bir şekilde
belirttiği gibi Steele'in teorisi bu kuralı ihlal etmez. Steele,
proteinin RNA'ya çevrilmesini değil RNA'nın DNA'ya olan ters
yönlü çevrilmesini kullanır. Ben bir moleküler biyolog değilim
ve proteinden RNA'ya ters yönlü gidişin keşfedilmesinin işleri

karıştıracağı biçiminde bir yargıda bulunamam. Bu bana ilkel olarak kesin biçimde olasılık dışı gelmiyor çünkü nükleik asidin proteine çevrilmesi ya da proteinin nükleik aside çevrilmesi DNA/RNA transkripsiyonundan bir miktar daha karmaşıklık gösteren basit bir sözlük tarama işlemidir. Her iki durumda da iki şifre arasında bire bir eşleştirme söz konusudur. Sözlüğü olan bir insan ya da bir bilgisayar proteinden RNA'ya doğru gidebilir, bunu doğa neden yapamasın? Bunun iyi bir teorik nedeni olabilir ya da bu henüz ihlal edilmemiş olgusal bir kanun olabilir. Her durumda, diğer merkezi kural olan embriyolojinin merkezi kuralını ihlal etmeye karşı iyi bir teorik sav sunulabileceğinden konuyu sürdürmeme gerek yok. Bu, bir organizmanın gözle görülür biçiminin ve davranışının, bir bakıma, genlerde şifrelenebileceğine ilişkin bir kuraldır fakat kural geri dönüşsüzdür. Crick'in merkezi kuralı, proteinin DNA'ya çevrilemeyeceğini ifade ediyorsa, embriyolojinin merkezi kuralı da cisimsel biçimin ve davranışın proteine çevrilemeyebileceğini ifade eder.

Eliniz göğsünüzün üzerinde dururken uyursanız bronzlaşan vücudunuzun üzerinde elinizin beyaz şekli çıkacaktır. Bu kazanılmış bir özelliktir. Bunun kalıtılması için, gemüller, RNA virüsleri ya da ters translasyonun ileri sürülen etkeni her neyse bunlar elin görüntüsünün *büyük ölçekli* şeklini taramak ve sonra bunu benzer bir el görüntüsünün gelişimini programlamak için gereken DNA'nın molekül düzeyindeki yapısına çevirmek zorundadır. Embriyolojinin merkezi kuralını ihlal edeceği ileri sürülen öneri işte böyle bir öneridir.

Embriyolojinin merkezi kuralı, kaçınılmaz bir biçimde ortak akıldan ortaya çıkmaz. Bu kural, gelişimin önoluşçu kavranışını reddetmenin mantıklı sonucudur. Gelişimin epigenetik kavranış ile uyarlanımın Darwinci kavranışı arasında ve önoluşçuluk ile uyarlanımın Lamarckçı kavranışı arasında yakın bir ilişki olduğunu ileri sürüyorum. Lamarckçı (örn. "yönergesel") uyarlanımların kalıtımına, ancak embriyolojinin önoluşçu kavranışını sahiplenmeye hazırsanız inanabilirsiniz. Eğer gelişim önoluşçu bir şekilde gerçekleşiyorsa, eğer DNA gerçekten de "bir vücudun

ayrıntılı planıysa" şifrelenmiş bir homunkulusun, ters gelişimin -ters yönlü embriyoloji- varlığı akla yatkındır.

Fakat metinlerde geçen ayrıntılı plan benzetmesi, genomun kısımları ile vücudun kısımları arasında bire bir eşleşmeyi ifade ettiğinden fena halde yanıltıcıdır. Bir evi inceleyerek, bir başkasının orijinal evde kullanılan aynı inşa tekniğini kullanarak bu evin aynısını yapabileceği ayrıntılı planı ortaya çıkarabiliriz. Plandan eve giden bilgi akışı tersinir niteliktedir. Plandaki mürekkep çizgilerinin görelî konumları ile evde kullanılan tuğlalar arasında basit bir ölçeklendirme kullanılarak doğrudan ilişki kurulabilir ve bunlar birbirine dönüştürülebilir. Plandan eve giderken tüm ölçüleri örneğin yirmiyle çarparsınız. Evden plana gitmek içinse ölçüleri yirmiye bölersiniz. Eğer ev bir şekilde, örneğin batı tarafına bir çıkıntı yapılarak, yeni bir özellik kazanırsa, basit ve otomatik bir işlemle aynı ölçekte küçültülmüş çıkıntının haritası mevcut plana eklenebilir. Eğer genom, genotipten fenotipe bire bir eşlemeyi içeren bir plansa, elin bronzlaşmış vücut üzerindeki beyaz şeklinin kendisinin minyatür genetik gölgesiyle eşleştirilmesi ve bunun kalıtılması mantıksız olmaz.

Fakat bu, halihazırda gelişimin işleyiş biçimi hakkında bildiğimiz her şeye tamamen yabancı bir durumdur. Genom, herhangi bir bakımdan, vücudun ölçekli bir modeli değildir. Doğru koşullar altında, doğru sırayla takip edilirse vücudun oluşumuyla sonuçlanacak bir dizi yönergedir. Daha önce kek benzetmesini kullanmıştım. Kek yaptığınız zaman, bir bakıma, tarifi keke çevirdiğinizi söyleyebilirsiniz. Fakat bu geri dönüşsüz bir süreçtir. Keki parçalarına ayırıp orijinal tarifi oluşturamazsınız. Tarifteki sözcükler ile kek kırıntıları arasında bire bir eşleşme yoktur. Bununla, yetenekli bir aşçının kendisine sunulan keki alıp onun tadını ve diğer özelliklerini, geçmişte yaptığı kekler ve onların tarifleriyle karşılaştırıp sonunda tarifi oluşturabileceği bir tersine gidişi başaramayacağını söylemiş olmuyoruz. Fakat bu zihinsel bir seçim sürecidir ve hiçbir şekilde keki tarife çevirmek anlamına gelmez (Barlow [1961] sinir sistemi bağlamında, geri dönüşlü ve dönüşsüz şifreler arasındaki farklılıklara ilişkin iyi bir tartışma sunmuştur).

Kek, çeşitli bileşenlerin ne zaman karıştırılacağı, ne zaman ısıtılacağı vb bir dizi yönergeyi takip etmenin bir sonucudur. Kek, bir başka şifreleme ortamı haline gelmiş yönergeler topluluğu değildir. Bu, ilkesel olarak geri dönüşlü olan (aşağı yukarı birkaç *küçük farkın* söz konusu olduğu) bir tarifin Fransızca'dan İngilizceye çevrilmesi gibi değildir. Bir vücut da bir dizi yönergeyi takip etmenin sonucunda ortaya çıkar; sıcaklığın ne zaman uygulanacağı, belirli kimyasal reaksiyonları hızlandıran enzimlerin ne zaman uygulanacağıyla pek de aynı şey değildir. Embriyonik gelişim süreci doğru çevrede etkin hale getirilirse, sonuçta ortaya, sahip olduğu özelliklerin pek çoğunun, sahip olduğu genlerin sonucu olduğu yorumu yapılabilecek, doğru biçimde oluşmuş bir vücut çıkar. Fakat bir bireyin genomunu inceleyerek onun genomunu, tüm çalışmalarını inceleyerek William Shakespeare'i ortaya çıkarabileceğinizden daha çok ortaya çıkaramazsınız. Cannon ve Gould'un yanlış savı, geçerli bir biçimde embriyolojiye uyarlanmıştır.

Meseleyi başka bir şekilde ortaya koymama izin verin. Bir kimse fazla şişmansa, bunun böyle olmasına yol açan pek çok yol vardır. Yediklerini tamamen metabolize etmeye yönelik bir genetik yatkınlığı bulunabilir. Çok fazla beslenmiş olabilir. Aşırı beslenmenin sonucu, belirli bir genin yol açtığı sonuçla aynı olabilir. Her iki durumda da bu kimse şişmandır. Ortak etkiye sahip iki etkenin bunu gerçekleştirme rotaları birbirinden tamamen farklıdır. Bir kimsenin yapay biçimde tıka basa beslenerek şişmanlığını çocuklarına genetik olarak aktarması için onun şişmanlığını algılayan bazı mekanizmalar olmalı, sonra "şişmanlık genini" tespit etmeli ve onun mutasyona uğramasını sağlamalıdır. Fakat böyle bir şişmanlık geni nasıl bulunabilir? Genin doğasında ona içsel olan ve onu şişmanlık geni olarak tanıtabilecek bir şey yoktur. Şişmanlatıcı etkisini ancak epigenetik gelişimin uzun ve karmaşık bir şekilde meydana gelmesiyle gösterir. İlkesel olarak bir geni "şişmanlık geni" olarak tanıyabilmenin tek yolu genin etkilerini gelişimin normal süreci üzerinde göstermesini sağlamaktır. Buradaki gelişimle, normal, ileri yöndeki gelişimi kastedilmektedir.

Bedensel uyarlanımların seçilimle meydana gelmesinin nedeni budur. Gelişim üzerinde genlerin normal etkilerini göstermesine izin verilir. Bunların gelişimsel sonuçları –fenotipteki etkileri– bu genlerin varlığını sürdürüebilmelerine ilişkin bir geri bildirim olur ve sonuç olarak gen frekansları, uyarlanım doğrultusunda birbirinin peşi sıra gelen nesiller boyunca değişir. Uyarlanımın yönergeci değil de seçilimci teorileri, bir gen ile onun fenotipteki etkisi arasındaki ilişkinin genin içsel bir özelliği olmadığı, başka pek çok genin ve dış etkenin ortaya çıkardığı sonuçlarla etkileştiğinde bu genin ileri yönlü gelişimsel sonuçlarının bir özelliği olduğu gerçeğinin üstesinden gelebilir.

Bir bireyde belirli bir çevreye olan karmaşık uyarlanım, bu çevreden gelen talimatlarla ortaya çıkabilir. Pek çok durumda bu kesinlikle gerçekleşir. Fakat önoluşçu embriyoloji değil epigenetik embriyolojinin bir varsayımı söz konusu olduğunda, bu biçimdeki karmaşık uyarlanımların, yönlendirilmemiş çeşitliliğin seçiliminden başka araçlarla genetik şifreye çevrilmesini beklemek benim akılcı bulduğum her şeyin ciddi biçimde ihlalidir.

Çevreden gelip kalıtılan gerçek Lamarckçı “yönlendirmelelerin” neye benzediğine ilişkin başka örnekler de mevcuttur. Sil-lilerin dış kısmındaki genetik olmayan ve hatta bilinçli olarak meydana getirilmiş olağandışlıklar doğrudan kalıtılabilir. Bu, Sonneborn ve başkaları tarafından gösterilmiştir. Bonner’in açıklamasına göre *Paramecium*’un dış kısmından küçük bir parça kesilmiş ve ters yönlü olarak yerine yerleştirilmiştir. “Sonuçta ayrıntıdaki yapısı yüzeyin geri kalanına göre 180° ters dönmüş olan ince temel dış kısma sahip bir *Paramecium* ortaya çıkmıştır. Bu olağandışı yapı artık kalıtılmaktadır. Yeni nesillerde (800 nesil boyunca sürdürülen) kalıcı bir yapı olarak ortaya çıkmaktadır (Bonner 1974, s. 180). Öyle görünüyor ki bu kalıtım, gen temelli ve elbette hücre çekirdeğinin işe karıştığı bir kalıtım değildir. “...dış kısım belirli bir biçimde yapılanmış büyük moleküllerden oluşur ve... bu özgün yapılanma, dağılmış bir durumdayken bile doğrudan kalıtılmaktadır... elimizde, birbirine uyumu hücre çekirdeğinin kontrolünde olmayan ve

yapısında bulunan büyük moleküllerle sağlanan bu büyük ve oldukça karmaşık yapılı dış kısım var. Uzun bir süre ve hücre döngü sayısı boyunca yüzey yapısı evrimleşmiştir. Bu yapının hücre çekirdeğinden bağımsız olan özellikleri vardır ve aynı zamanda özel biçimli yapı taşlarının sentezlenmesi bakımından hücre çekirdeğinden tamamen bağımsız olduğunu düşünmekteyiz" (Bonner 1974).

Steele'in çalışmasında olduğu gibi, bunu kazanılmış özelliklerin kalıtımı olarak değerlendirip değerlendirmemek soy hattını nasıl tanımladığımıza bağlıdır. Eğer dikkatimizi bireysel bir organizmaya çevirirsek, dış kısmının bilinçli olarak değişime uğratılması, çok açık bir şekilde soy hattıyla ilgisi olmayan sonradan kazanılmış bir özelliktir. Öte yandan, arka plandaki eşleyicilere bakarsak, ki bu örnekte bu eşleyici nesillerin üzerine oturduğu temel yapıdır, bu olgu eşleyici yayılması başlığı altında yer alır. Dış kısımda yer alan ve büyük moleküllerden oluşan yapıların gerçek eşleyiciler olması göz önünde bulundurulduğunda, dış kısmın bir parçasının yönünü deneysel teknik kullanarak değiştirmek kromozomun bir kısmını kesip ters yönlü olarak yerine yerleştirmeye benzetmektedir. Soy hattının bir parçası olduğundan kromozomdaki bu durum kalıtılır. Her ne kadar, özellikle önem arz eden bir durum olarak, aktarılan bilgi nükleik asitlerle şifrelenmiyorsa da öyle görünüyor ki *Paramecium*'un dış kısmını oluşturan bileşenlerin kendine ait bir soy hattı vardır. Doğal seçilimin yüzeydeki çoğalan birimlerin uyarlanımsal yararı için yüzey yapısını biçimlendirerek, doğrudan, bu gen temelli olmayan soy hattı üzerinde işlediğini kesinlikle öngörmeliyiz. Yüzeydeki bu eşleyicilerin çıkarı ile hücre çekirdeğinde bulunan genlerin çıkarları arasında herhangi bir çatışma varsa, bu çatışmanın çözülüşüne ilişkin bir çalışma etkileyici bir çalışma olacaktır.

Bu hiçbir şekilde hücre çekirdeğinin dahil olmadığı kalıtıma tek örnek değildir. Hücre çekirdeğinde bulunmayan, mitokondri gibi organellerde ya da sitoplazmada dağılık halde bulunan genlerin fenotip üzerinde dikkate değer etkileri olduğu giderek açıklığa kavuşmaktadır (Grun, 1976). Kitaba seçilimin sitoplaz-

mada bulunan eşleyiciler üzerinde işlemesinin beklenen sonuçlarını ve bunların çıkarlarının hücre çekirdeğinde bulunan genlerin çıkarlarıyla çatışmasının olası sonuçlarını tartışan *Bencil Plazmagen* isimli bir kısım koymayı düşündüm. Fakat birbirinden bağımsız olarak, söyleyeceğim her şeyi ve hatta daha fazlasını söyleyen iki yayından sonra (Eberhard, 1980; Cosmides ve Tooby, 1981) "bencil mitokondri" üzerine bir miktar kısa değerinden (12. Bölüm) öteye gitmedim. Buna ilişkin bir örnek vermek gerekirse, "Yumurtaya ait mitokondrinin, açık tohumlu bitkilerden *Larix* ve *Pseudotsuga*'nın ön embriyo safhasının "neositoplazmasına" dahil olmaları amacıyla hücre çekirdeği etrafında kümelenmesi... embriyoda dahil olma sürecine ilişkin rekabetin bir sonucu olabilir" (Eberhard, s. 238). İçeriklerini kapsamlı bir şekilde tekrarlamaktansa okurlara bu iki mükemmel makaleyi okumalarını öneririm. Doğal seçilim söz konusu olduğunda, temel kavramsal birim olarak eşleyici bireysel organizmanın yerini bir kez aldığı anda olağanlaşacak tartışmalara örnek olarak yalnızca bu iki makaleyi önereceğim. Örneğin "prokaryotik sosyobiyojinin" serpilip gelişen yeni bir disiplin olduğunu öngörmek için falcı olmaya gerek yoktur.

Ne Eberhard ne de Cosmides ve Tooby yaşamın gen temelli bakış açısını açıkça gerekçelendirmiş ya da belgelemiştir. Bunu yalnızca varsaymışlardır: "Genetik kalıtımın farklı biçimlerinin anlaşılmasıyla birlikte yakın bir zaman önce seçilim birimi olarak geni görmeye doğru kayış, -tüm organizma temel alınarak geliştirilen- asalaklık, ortak yaşam, çatışma, işbirliği ve birlikte evrimleşme gibi kavramları organizmada bulunan genlerle ilişkilendirmiştir" (Cosmides ve Tooby). Bu makaleler benim ancak normal bilimde gerçekleşen devrim sonrası çeşnisi olarak tanımlayabileceğim şeyi sunmaktadır (Kuhn, 1970).

BEŞ UYUMDAKİ İSTIRAP

Okurlar şimdiye dek "uyumdan" nadiren bahsettiğimizi fark etmiş olabilir. Bu bilinçli bir tercihti. Terimle ilgili kuşkularım var fakat bunlardan bahsetmeyi erteledim. Önceki bölümlerin pek çoğunda, farklı şekillerde, yararlı uyarlanımların işine yarayacağı söylenen birim olan optimon terimi adayı olarak bireysel organizmanın zayıflıklarının teşhir edilmesi amaçlanmıştı. Çevrebilimcilerin ve hayvan davranışçılarının kullandığı haliyle "uyum," uyarlanımdan yarar sağlayan birimler olarak, gerçek eşleyicilerin aksine, bireyler bağlamında konuşmayı olanaklı kılmak için ortaya atılmış bir sözcük oyunu ya da araçtır. Böylece bu sözcük, benim karşı durmaya çalıştığım konumun bir tür sözel temsilcisi olmaktadır. Dahası, bu sözcük, pek çok farklı şekilde kullanıldığından etkin bir biçimde kafa karışıklığı yaratmaktadır. Bu nedenle kitabın kritik bölümünün sonunu uyum konusundaki tartışmayla bitirmek uygun olur.

Herbert Spencer'a (1864) ait olan "en uyumlu olanın sağkalımı" terimi Wallace'ı (1866) teşvik ettiği sırada Darwin (1866) tarafından benimsenmişti. Wallace'ın ileri sürdüğü sav bugün keyifle okunmaktadır ve biraz uzun da olsa ondan alıntı yapmaktan geri durmayacağım:

Sevgili Darwin, Doğal Seçilimin kendi kendine işleyen ve gerekli olan etkilerini açıkça ya da tamamen görececek akıllı insanların sayısının mutlak yetersizliğiyle o kadar çok sarsıldım ki terimin kendisi ve senin onu ortaya koyuş biçimin pek çoğumuz için ne kadar açık ve güzel olursa olsun bunlar genel doğalcı kamuoyuna sunulmak üzere en iyi biçimde uyarlanmış durumda değildirler... Janet'nin 'Günümüzün Materyalizmi' üzerine yakın zaman önceki çalışmasında... senin zayıf noktanın 'düşünce ve yönlendirmenin Doğal Seçilimin işleyişinde vazgeçilmez olduğunu' görmemen olduğunu belirtir'. Aynı itiraz senin esas kar-

şıtların tarafından da defalarca dile getirilmiştir ve ben bunu bir konuşma sırasında kendimden bahsettiğim kadar çok duymuşumdur. Şimdi bunun neredeyse tamamen senin Doğal Seçilim terimini seçmenden kaynaklandığını düşünüyorum ve bunu sürekli olarak insanın seçimine etkisiyle ve senin doğayı sürekli olarak "seçim yapan," "tercih eden," "yalnızca türlerin iyiliğinin peşinde olan" vb kişileştirmenle de kıyaslıyorum. Çok az kimse için bu gün gibi ortada ve güzel biçimde fikir vericidir fakat pek çok kimse için de büyük bir engeldir. Bu nedenle olağanüstü çalışmada (eğer çok geç kalınmadıysa) kavram yanılgısının bu kaynağından tamamen ve "Köken" in gelecekte yapılacak baskılarında da kaçınma olasılığını önermek isterim. Sanıyorum bu, Spencer'ın (genelde kendisinin Doğal Seçilim yerine kullanmayı tercih ettiği) "En Uyumlu Olanın Sağkalımı" terimini benimseyerek hiç zorluk yaşanmadan ve etkili biçimde yapılabilir. Bu terim gerçeğin doğrudan ifadesini içerir; "Doğal seçilim" bunun benzetimli bir biçimdir ve doğa kişileştirilmiş olarak bile özel çeşitlenmeleri en uygun olmayanları toptan ortadan kaldırmak üzere seçmediğinden belirli bir dereceye kadar *dolaylı ve yanlış*... [Wallace ve Darwin'in mektuplaşmaları].

Birilerinin Wallace'ın işaret ettiği gibi yanılgıya düşeceğine inanmak zor görünüyor fakat Young (1971), Darwin'in çağdaşlarının sıklıkla yanılgıya düştüğünü doğrulayan epeyce kanıt sunmaktadır. Bugün bile kafaların karışık olduğu bilinmeyen bir şey değildir ve benzer bir şaşkınlık "bencil gen" ifadesi için de söz konusudur: "Bu zekice fakat abartılı bir teoridir. Bencillik gibi karmaşık bir duyguyu bir moleküle isnat etmenin hiçbir nedeni yoktur" (Bethell, 1978); "Genlerden, atomların kıskanç, fillerin soyut ya da bisküvilerin amaçsal olduğundan daha fazla bencil ya da bencil olmadığı ileri sürülemez" (Midgely, 1979; s. 9. Dawkins 1981'deki yanıt).

Darwin (1866), Wallace'ın "gün gibi açık" bulduğu mektubundan etkilenmişti ve her ne kadar "Doğal Seçilim terimi artık dışarıda ve burada o kadar yaygın olarak kullanılıyor ki, ondan vazgeçilip vazgeçilmeyeceğinden emin değilim ve tüm hatalarıyla birlikte yapılan girişimleri görmekten üzüntü duymalıyım. Ona itiraz edilip edilmeyeceği artık "en uyumlu olanın sağkalımına" bağlı olmak zorundadır..." (Darwin "mem" ilkesini net

bir şekilde anlamıştı) diye uyarsa da “en uyumlu olanın sağkalımı” terimini eserlerine dahil etmişti. “Terim zamanla daha iyi anlaşıldığında bunun kullanımına yapılan itirazlar da giderek zayıflayacaktır. Herhangi bir terimin konuyu bazıları için anlaşılır kılacağı konusunda kuşkuluyum... M. Janet, kendisi bir metafizikçidir ve onun gibi baylar öyle keskinler ki sıradan halkı sıklıkla yanlış anlamaktadırlar.”

Ne Wallace ne de Darwin “en uyumlu olanın sağkalımı” teriminin “doğal seçimden” çok daha ciddi bir karmaşıklık yaratacağını öngörebildi. Buna ilişkin bilindik bir örnek doğal seçim teorisinin, amatör (ve hatta profesyonel) felsefecilerin (“öyle keskinler ki sıradan halkı sıklıkla yanlış anlamaktadırlar”) peşi sıra gelen nesilleri tarafından neredeyse acınası bir hevesle tekrar tekrar keşfedilen, değersiz bir totoloji olduğunu ortaya koyma girişimidir (daha eğlendirici bir biçimi de bunun yanlışlanamayacağı ve bu yüzden yanlış olduğudur!). Aslında totoloji yanılması teorisinin kendisinden değil tamamen “en uyumlunun sağkalımı” ifadesinden kaynaklanmaktadır. Bu sav, Aziz Anselmus’un Tanrı’nın varlığına ilişkin ontolojik kanıtına benzer şekilde sözcüklerin olduğundan daha yukarıya çıkarılmasına önemli bir örnek teşkil eder. Tıpkı Tanrı gibi, doğal seçim de sözcük oyunları ile kanıtlanacak ya da çürütülecek kadar büyüktür. Tanrı ve doğal seçim neden var olduğumuza ilişkin sahip olduğumuz işe yarar iki teoridir.

Totoloji iddiası kısaca şudur: Doğal seçim en uyumlu olanın sağkalımı olarak tanımlanır ve en uyumlu olan da hayatta kalandır. Böylece Darwinciliğin tamamı yanlışlanamaz bir totoloji olur ve buna kafamızı yormamıza gerek yoktur. Neyse ki bu tuhaf şımarıklığa verilmiş pek çok yetkin yanıt mevcuttur (Maynard Smith, 1969; Stebbins, 1977; Alexander 1980), bu nedenle ben bununla oyalanamayacağım. Fakat totoloji iddiasını uyum kavramına atfedilebilecek karışıklıklar listesine ekleyeceğim.

Daha önce söylediğim gibi, bu bölümün amacı uyum kavramının oldukça zor bir kavram olduğunu ve yeri geldiğinde onu kullanmadan da yapabileceğimiz bir şey olabileceğini ortaya koymaktır. Bunu yapmamın bir yolu, bu sözcüğün biyologlar ta-

rafından en az beş farklı anlamda kullanıldığını göstermektedir. İlk ve en eski anlam sözcüğün günlük kullanımındaki anlamına en yakın olandır.

Birinci Uyum

Spencer, Wallace ve Darwin "uyum" terimini ilk kullandıklarında hiçbirine totoloji suçlaması getirilmemişti. Ben bunu uyumun orijinal kullanımı olarak adlandıracam [1]. Buradaki kullanımda terimin kesin bir teknik anlamı yoktur ve en uyumlu olan hayatta kalan olarak *tanımlanmamıştır*. Uyum kabaca sağkalım ve üreme kapasitesi anlamına gelmektedir fakat üreme başarısıyla tam olarak aynı anlama gelecek biçimde tanımlanmamış ve bu şekilde ölçülmemiştir. Terim, yaşamın incelenen özel bir yönüne bağlı olarak bir dizi özel anlama gelmektedir. Eğer dikkat bitkisel besinlerin öğütülmesine verilmişse en uyumlu bireyler en sert dişlere ve en güçlü çene kaslarına sahip olanlardır. En uyumlu bireyler, farklı bağlamlarda, en keskin gözlere, en güçlü bacak kaslarına, en iyi duyan kulaklara ve en hızlı reflekslere sahip olan bireyler anlamına gelebilir. Çok sayıdaki başkalarıyla beraber bu kapasite ve yeteneklerin nesiller geçtikçe gelişeceği varsayılmaktaydı ve doğal seçilim bu gelişimi etkileyecekti. "En uyumlunun sağkalımı" bu belirli gelişmelerin genel olarak tanımlanmasıydı. Burada totolojik olan bir şey yoktu. Ancak daha sonra uyum teknik bir terim haline geldi. Biyologlar, doğal seçilimin sonucu olarak en üst düzeye çıkma eğiliminde olan varsayımsal bir niceliğe ilişkin bir sözcüğe ihtiyaçları olduğunu düşündüler. "Seçici potansiyel," "varlığını sürdürebilme" ya da "*W*"yi seçebilirdiler fakat "uyum" sözcüğünde kaldılar. "En uyumlunun sağkalımı teriminin bir totolojiye dönüşmesi için ne gerekiyorsa yapmaya" eşdeğer bir tanım peşin-deydiler. Uyumu buna göre yeniden tanımladılar.

Fakat totoloji Darwinciliğin kendisinin ve kimi zaman onu tanımlamak için kullandığımız ifadenin bir özelliği değildir. Eğer saatte ortalama 200 kilometre hızla giden bir trenin, hedefine, saatte 100 kilometre hızla giden trenin varacağı zamanın

yarısı kadar bir zamanda varacağını söylersem, ifade ettiğim totoloji ne trenleri çalışmaktan alıkoyar ne de bizim bir trenin diğerinden daha hızlı olmasının nedenine ilişkin anlamlı sorular sormamızı engeller: bu trenin daha büyük bir motoru mu var, daha iyi bir yakıt mı kullanıyor, daha aerodinamik bir şekle mi sahip, yoksa ne? Hız kavramı yukarıdaki gibi bir ifadenin totolojik olarak doğru olmasını sağlayacak şekilde *tanımlanmaktadır*. Hız kavramını kullanışlı yapan da budur. Maynard Smith'in (1969) tartışmaya son verici biçimde söylediği gibi: "Darwincilik kuşkusuz totoloji barındırır: iki satır cebir barındıran herhangi bir bilimsel teori de totoloji içerir." Hamilton (1975a), "en uyumlu olanın sağkalımı" üzerine konuşurken "totoloji suçlamaları bu küçük ifade söz konusu olduğunda pek de adil görünmüyor" diye kibarca ifade etmişti. Uyumun yeniden tanımlanmasının amacı dikkate alındığında "en uyumlu olanın sağkalımı" totoloji olmak *zorundadır*.

Uyumu özel teknik anlamıyla yeniden tanımlamak hevesli filozoflara bayram havası yaratmaktan başka zarar vermemiş olabilir fakat ne yazık ki onun kesin teknik anlamı geniş oranda değişmiştir ve bu da bazı biyologların kafasını karıştıracak en ciddi etkiye neden olmuştur. Farklı teknik anlamların en keskin ve karşı çıkılmaz olanı popülasyon genetikçilerinin kullandığı anlamdır.

İkinci Uyum

Popülasyon genetikçileri için uyum, ölçüm yöntemi bağlamında tam olarak tanımlanmış bir uygulama ölçütüdür. Sözcük tüm bir organizma için değil genellikle tek bir lokusta yer alan bir genotip için kullanılır. Diyelim Aa genotipinin W uyumu, s , genotipe karşı seçilim katsayısını temsil etmekteyken $1-s$ olarak tanımlanabilir (Falconer, 1960). Bu, diğer tüm farklılıklar ortalama düzeydeyken Aa genotipinin üreme yaşına gelinceye kadar büyütmesi beklenen yavru sayısının bir ölçüsü olarak değerlendirilebilir. Genellikle o lokustaki keyfi olarak 1 değeri verilen belirli bir genotipin uyumuna oranla ifade edilir. Daha sonra

bu lokusta düşük uyuma sahip genotiplere oranla daha yüksek uyumlu genotipler lehinde bir seçim olduğu söylenir. Bunu, uyum terimine popülasyon genetikçilerinin verdiği özel anlam olarak adlandıracam [2]. Kahverengi gözlü bireyler mavi gözlü bireylerden daha uyumludur dediğimizde uyum [2]'den bahsediyor olacağız. Bireyler arasındaki diğer tüm farklılıkların ortalama olduğunu varsayıyoruz ve terimi tek bir lokustaki iki genotipe uyguluyoruz.

Üçüncü Uyum

Popülasyon genetikçileri doğrudan genotip ve gen frekanslarındaki değişimlerle ilgilenirken hayvan bilimciler ve çevre bilimciler bütünleşik bir sistem olan ve bir şeyi en üst düzeye çıkaran tüm bir organizmaya bakarlar. Uyum [3] ya da "klasik uyum," genellikle sağkalım ve doğurganlığın ürünü olarak ifade edilen bir bireyin özelliğidir. Bireyin üreme başarısının ya da genlerini gelecek nesillere aktarmasının bir ölçüsüdür. Örneğin 7. Bölümde bahsedildiği gibi, Clutton-Brock ve arkadaşları (1982) Rhum Adasındaki kızıl geyik popülasyonunda uzun süreli bir çalışma gerçekleştirdi ve amaçlarının bir bölümünü belirli erkek ve dişi geyiklerin yaşam boyu üreme başarısı ya da uyumunu [3] karşılaştırmak oluşturuyordu.

Burada bir bireyin uyumu [3] ile bir genotipin uyumu [2] arasındaki farka dikkat edin. Kahverengi gözlü genotipin ölçülen uyumu [2], kahverengi gözlü olan bir bireyin uyumuna [3] etki edecektir fakat bu aynı zamanda onun diğer lokuslardaki genotipinin uyumunu da [2] etkileyecektir. Böylece bir lokustaki genotipin uyumu [2], bu genotipe sahip olan tüm bireylerin uyum [3]'ünün ortalaması olarak değerlendirilebilir. Bir bireyin uyum [3]'ü, onun tüm lokusları bakımından ortalama olan genotipinin uyum [2]'si tarafından etkilenebilir (Falconer, 1960).

Bir lokustaki genotipin uyum [2]'sini ölçmek kolaydır çünkü her AA, Aa vb genotip bir popülasyonda art arda gelen nesillerde sayılabilir bir zaman ölçüsünde ortaya çıkar. Fakat aynı şey bir organizmanın uyum [3]'ü için geçerli değildir. Bir organizma

ardışık nesiller boyunca bir kez ortaya çıkacağından onun kaç kere ortaya çıktığını sayamazsınız. Bir organizmanın uyum [3]'ü genellikle yetişkin olana kadar yetiştirdiği yavru sayısıyla ölçülür fakat bunun kullanışlılığıyla ilgili bir anlaşmazlık söz konusudur. Sorunlardan biri aşağıdaki cümleleri söyleyen Medewar'ı (1960) eleştiren Williams (1966) tarafından ortaya konmuştur: "‘Uyumun’ genetik anlamdaki kullanımı sıradan kullanımının aşırı bir şekilde zayıflatılmasıdır: Bu, sonuçta, organizmaların varlıklarının yavru para birimi cinsinden (örn. net üreme performansı bakımından) fiyatlandırıldığı bir sistemdir. Varlıkların genetik olarak değerlendirilmesidir, onların doğası ya da niteliği hakkında bir açıklama değildir." Williams bunun yaşamış belirli bireyler için uygun olan geriye dönük bir tanım olması konusunda endişe duymaktadır. Bu tanım genel olarak başarıya neden olması beklenebilecek nitelikleri değerlendirme biçimini değil belirli hayvanların atalar olarak ölümlerinden sonra değerlendirilmesini önerir. "Medewar'ın açıklamasına dair temel eleştirim, bu açıklamanın dikkati bir organizmanın gerçekten ulaşacağı üreme sağkalımı derecesi gibi anlamsız bir probleme çekmesidir. Merkezi önemdeki biyolojik sorun böyle bir sağkalım değil, sağkalıma ilişkin tasarımıdır (Williams, 1966, s. 158). Williams'ın gözü bir bakıma uyum [1]'in totoloji öncesi değerinde kalıyor ve kendisinin lehinde söylenecek çok şey mevcut. Fakat gerçek şu ki uyum [3] biyologlar arasında Medewar'ın açıkladığı biçimiyle yaygın bir kullanıma kavuşmuştur. Medewar'ın ifadeleri konuya uzak olanları hedeflemiştir ve genel olarak kullanılan "atletik" uyumla kaçınılmaz bir biçimde ortaya çıkacak karışıklıklardan kaçınırken kuşkusuz, bu insanların standart biyolojik terminolojiyi izleyebilmelerine olanak sağlayan bir girişimdir.

Uyum kavramı saygın biyologların bile kafasını karıştıracak güçtedir. Emerson'ın (1960) Waddington'ı (1957) nasıl yanlış anladığına bakalım. Waddington "sağkalım" ifadesini üreme sağkalımı ya da uyum [3] anlamında kullanmıştır: "...sağkalım elbette en fazla yavru bırakarak "varlığını en iyi biçimde sürdüren" bir bireyin vücut dayanaklılığı anlamına gelmez." Emerson

bu ifadeyi alıntıladıktan sonra şöyle devam eder: "Bu uyuşmazlıkla ilgili tayin edici veri bulmak zordur ve işaret edilen şey doğrulanmadan ya da reddedilmeden önce muhtemelen çok sayıda yeni araştırma yapılması gerekir." Daha fazla araştırmaya ihtiyaç olduğuna ilişkin bu tavır son derece yersizdir. Tanım sorunuyla ilgili konuşurken deneysel verilerin bize bir yardımı olmaz. Waddington sağkalımın özel bağlamını (uyum [3] bağlamı) açık bir şekilde *tanımlarken* deneysel olarak doğrulanacak ya da yanlışlanacak bir şey önermez. Fakat Emerson, açık bir şekilde, Waddington'ın en yüksek sağkalım kapasitesine sahip olan bireylerin aynı zamanda en yüksek sayıda yavru vermeye eğilimli olduğuna ilişkin kışkırtıcı bir beyanda bulunduğunu düşünmektedir. Aynı yayındaki başa bir alıntı Emerson'ın uyum [3]'ün teknik kavramını kavramaktaki başarısızlığına işaret etmektedir: "Memelilerde rahim ve meme bezlerinin en uygun bireyin doğal seçilimi sonucunda evrimini açıklamak son derece zor olacaktır." Liderliğini yaptığı Chicago merkezli etkin düşünce okuluyla uyumlu olarak (Allee, Emerson vd., 1949) Emerson bunu grup seçilimi lehinde bir sav olarak kullanır. Ona göre meme bezleri ve rahim memeli türlerinin devamlılığına yönelik birer uyarlanımdır.

Halihazırda uyum [3] kavramını kullananlar bunun ancak kaba bir kestirimle ölçülebileceğini kabul ederler. Eğer doğan çocuk sayısıyla ölçülürse yavru ölümlerini göz ardı eder ve ebeveyn bakımını hesaba katmaz. Eğer üreme çağına ulaşan yavru sayısı olarak ölçülürse büyüyen yavruların üreme başarısındaki farklılıkları göz ardı eder. Torunların sayısı olarak ölçülürse... bu böyle sonsuza kadar gider. İdeal olarak büyük sayıdaki nesillerden sonra canlı kalan torunların görelî sayısını hesaplayabiliriz. Fakat böyle "ideal" bir ölçüt, eğer mantıksal sonucuna vardırılırsa, ancak iki değer alabilecek tuhaf bir özelliğe sahiptir ve bu değerler de ya hep ya hiç biçimindedir. Eğer yeteri kadar uzak geleceğe bakarsak ya hiç torun görmem ya da yaşayan tüm bireyler benim torunumdur (Fisher 1930a). Bir milyon yıl önce yaşamış olan belirli bir erkek bireyin torunuysam sizin de onun torunu olduğunuz neredeyse kesindir. Uzun zaman önce

ölmüş olan herhangi bir bireyin uyumu, bugünkü torunlarıyla ölçüldüğünde, ya sıfır ya da toplamdır. Williams, muhtemelen, eğer bu bir problemse ancak belirli bireylerin *gerçek* üreme başarısını ölçmek isteyenler için problemdir diyecektir. Öte yandan, ortalama olarak, bireyleri atalar kümesine götürme *olasılığı* olan niteliklerle ilgileniyorsak ortaya bir sorun çıkmaz. Her durumda, uyum [3] kavramının biyolojik olarak daha ilginç olan kusuru teknik uyum teriminin iki yeni kullanım biçimine yol açmıştır.

Dördüncü Uyum

Hamilton (1964a,b), şimdi evrim teorisi tarihinde bir dönüm noktası olarak görebileceğimiz iki makalede, klasik uyum [3]'teki önemli bir eksikliğin, bir organizmanın üreme başarısına dayalı ölçümün farkına varmamızı sağlamıştır. Yalnızca bireyin sağkalımının aksine üreme başarısının önemli olmasının nedeni üreme başarısının genleri aktarmanın bir ölçüsü olmasıdır. Çevremizde gördüğümüz organizmalar atalarından türemişlerdir ve kendi atalarını, ataları olmayan başka canlılardan farklı kılan bazı özellikleri miras almışlardır. Eğer bir organizma var olmuşsa, başarılı olan uzun bir atalar zincirinin genlerini taşır. Bir organizmanın uyum [3]'ü bir ata olarak onun başarısıdır ya da başka bir ifadeyle onun bir ata olarak başarı kapasitesidir. Fakat Hamilton, daha önce Fisher (1930a) ve Haldane'in (1955) rastgele cümlelerinde ancak ucundan bahsedilen şeylerin merkezi önemini kavramıştır. Bu da doğal seçilimin, bireyin, bu birey ata olsun ya da olmasın, genlerinin aktarılmasını sağlayan organ ve davranışlar lehinde işleyeceğidir. Kardeşinin ata olmasına yardım eden bir birey böylelikle kardeşe yardım genlerinin gen havuzunda varlığını sürdürmesini garanti altına alabilir. Hamilton ebeveyn bakımını, bakım genlerini taşıma olasılığı yüksek olan yakın akrabaların bakımına ilişkin özel bir durumu olarak görür. Klasik uyum [3], üreme başarısı fazlasıyla dardır. Bu, burada uyum [4] olarak adlandırılacak *dahili uyuma* kadar genişletilmelidir.

Kimi zaman bir bireyin dahili uyumunun kendi uyum [3]'ü, buna ek olarak uyum [3]'ün yarısı, buna ek olarak her bir kuzenin uyum [3]'ünün sekizde biri vb olduğu varsayılmaktadır (örn. Bygott vd., 1979). Barash (1980), bunu açık bir şekilde "bireysel uyum (üreme başarısı) ile her birinin uzaklığıyla uyumlu olarak bu bireyin akrabalarının üreme başarısının toplamı" şeklinde tanımlar. Bu denenmeye çalışılacak pek de mantıklı bir ölçme biçimi değildir ve West-Eberhard'ın (1975) vurguladığı gibi, Hamilton'ın önerdiği ölçme biçimi de değildir. Mantıklı olmamasının nedeni farklı şekillerde açıklanabilir. Bunlardan biri, bu ölçme biçiminin, sanki pek çok kere var olabilirmiş gibi yavruların pek çok kez sayılmasıdır (Grafen, 1979). Ayrıca bir yavru, bir kardeş grubunun üyesi olarak doğmuşsa diğer tüm kardeşlerin dahili uyumları, bu görüşe göre, herhangi birinin yeni doğan yavruyu beslemek için parmağını kaldırıp kaldırmayacağından bağımsız olarak, çarçabuk eşit bir düzeye yükselir. Gerçekten de henüz doğmamış olan başka bir kardeşin dahili uyumu teorik olarak daha büyük olan yeğeninin doğmasıyla artar. Dahası, bu kardeş gebelikten kısa bir süre sonra düşük yapılabilir ve hâlâ, bu hatalı görüşe göre, kendisinden daha büyük kardeşlerinin yavruları aracılığıyla devasa bir "dahili uyuma" sahip olabilir. Bu *olmayana ergi* yöntemini zorlamak için hamileliğe bile gerek yoktur ama hâlâ yüksek bir "dahili uyuma" sahiptir!

Hamilton bu yanılgıyı açıkça görmüştür ve dolayısıyla kendisinin dahili uyum kavramı çok daha inceliklidir. Bir organizmanın dahili uyumu organizmanın kendi özelliği değil kendi eylemlerinin ya da etkilerinin bir sonucudur. Dahili uyum, bireyin kendi üreme başarısı ve onun her biri uygun ilişkilenebilirliğiyle katkı sağlayan akrabalarının üreme başarısı üzerindeki *etkileriyle* hesaplanır. Dolayısıyla örneğin benim kardeşim Avustralya'ya göç ederse onun üreme başarısı üzerinde şu ya da bu şekilde bir etkide bulunamam ve o her çocuk sahibi olduğunda benim dahili uyumum artmaz!

Olası nedenlerin "etkisi" ancak diğer olası nedenlerle ya da bu olası nedenlerin yokluğuyla karşılaştırılarak ölçülebilir. Bu

nedenle A bireyinin kendi akrabalarının varlığını sürdürmesi ve üremesi üzerindeki etkileri hakkında herhangi bir mutlak anlamda düşünemeyiz. Onun Y eyleminden çok X eylemini gerçekleştirmesini seçmesinin etkilerini karşılaştırabiliriz. Yaşamı boyunca gerçekleştirdiği eylemlerin etkilerini alıp bunları –sanki hiç gebe kalınmamış gibi– kurmaca bir yaşam boyu eylemsizlik durumuyla da karşılaştırabiliriz. Bir organizma bireyinin dahili uyumuyla kastedilen işte bu sonraki kullanımdır.

Mesele şu ki, dahili uyum, klasik uyum [3] için teorik olarak mümkün olduğu şekilde, bir organizmanın mutlak bir özelliği değildir. Dahili uyum, ilgilenilen organizmayı, ilgilenilen bir eylemi ya da eylemler kümesini ve karşılaştırmak için alternatif eylemler kümesini içeren üçlü bir özelliktir. Öyleyse organizma I'in mutlak dahili uyumunu değil, Y eylemiyle karşılaştırıldığında X eylemini yapmasının organizma I'in dahili uyumu üzerine etkisini ölçmek istiyoruz. Eğer X “eylemi” organizma I'in bütün hayatı olarak değerlendiriliyorsa, Y onun, organizma I'in var olmadığı kurmaca bir dünyadaki eşdeğeri olarak değerlendirilebilir. O zaman, bir organizmanın dahili uyumu, başka bir kıtada yaşayan, kendisinin hiç rastlamadığı ve hiç etkileme şansı olmayan akrabalarının üreme başarısından etkilenmeyecek şekilde tanımlanır.

Bir organizmanın dahili uyumunun şimdiye dek yaşamış ve bundan sonra yaşayacak her yerdeki tüm akrabalarının üreme başarısının ağırlıklı toplamı olduğuna ilişkin hatalı görüş oldukça yaygındır. Hamilton takipçilerinin hatalarından sorumlu değilse de bu, pek çok insanın dahili uyum kavramıyla ilgili neden zorluk yaşadığının bir açıklaması olabilir ve gelecekte bu kavramı terk etme nedeni oluşturabilir. Uyumun, dahili uyuma ilişkin bu özel anlaşılmalardan kaçınmak üzere tasarlanmış beşinci bir anlamı vardır fakat o da kendine özgü bazı zorluklara sahiptir.

Beşinci Uyum

Uyum [5], Orlove'un (1975, 1979) belirttiği anlamdaki "kişisel uyumdur." Dahili uyuma geriye dönük bir bakış olarak düşünülebilir. Dahili uyum [4], ilgilenilen bireyin akrabalarının uyum [3]'ü üzerinde sahip olduğu etkilere odaklanırken kişisel uyum [5], bireyin akrabalarının onun uyum [3]'ü üzerindeki etkilerine odaklanır. Bir bireyin uyum [3]'ü, onun yavrularının ya da torunlarının sayısının bir ölçüsüdür. Fakat Hamilton'ın mantığı, akrabaları kendisinin bazı yavrularını yetiştirmesine katkı sağladığından, bir bireyin yetiştirebileceğinden daha fazla yavruya sahip olabileceğini bekleyebileceğimizi göstermiştir. Bir hayvanın uyum [5]'i, "onun uyum [3]'ünün aynısı olarak kısaca tanımlanabilir fakat bunun, akrabalarından sağlayacağı yardımın bir sonucu olarak edineceği fazladan yavruları kapsamaması gerektiği unutulmamalıdır."

Uygulamada dahili uyum [4]'tense kişisel uyum [5]'i kullanmanın avantajı yalnızca yavruları sayıyor olmamız ve bir yavrunun yanlışlıkla birden fazla kez sayılma tehlikesinin olmamasıdır. Verili bir yavru, ebeveynlerinin uyum [5]'inin yalnızca bir kısmıdır. Kendisinin pek çok kere sayılma riskine yol açan çok sayıdaki amcalar, teyzeler, kuzenler vb'nin dahili uyum [4]'ü içindeki bir terime karşılık gelebilir (Grafen, 1979; Hines ve Maynard Smith, 1979).

Doğru biçimde kullanıldığında uyum [4] ve kişisel uyum [5] aynı sonuçları verir. Her ikisi de önemli teorik başarılarıdır ve her ikisini ortaya koyanlar da kalıcı bir onuru hak etmektedir. Hamilton'ın kendisinin birinden diğerine bir başka yazarı şaşırtacak kadar hızlı biçimde geçerek her ikisini de aynı yayında ortaya koyması ayırt edici bir özelliktir (Cassidy, 1978, s. 581). Hamilton'ın (1964a) uyum [5] için bulduğu isim "komşu etkili uyumdur." Bunun kullanımını, doğru olmasına karşın, uygulaması zor olarak değerlendirmiştir ve bu nedenle daha kullanışlı bir alternatif yaklaşım olarak dahili uyum [4]'ü tercih etmiştir. Maynard Smith (1982) dahili uyum [4]'ün komşu etkili uyum [5]'ten daha kolayca kullanılabilirliği konusunda aynı düşünce-

dedir ve bu noktayı kurmaca bir örnek üzerinde her iki yöntemi de uygulayarak ortaya koyar.

Bu uyumun ikisi de, tıpkı "klasik" uyum [3] gibi, "en üst düzeye çıkararak" aktör olarak bireysel organizma düşüncesine sıkı sıkıya bağlı olduğuna dikkat edin. Dahili uyumu "Gerçekte en üst düzeye çıkarılan şeyin genin sağkalımı olduğunda en üst düzeye çıkmış olarak görünecek bir organizma bireyinin özelliği" (Dawkins, 1978a) olarak tanımlamam kısmen bir şakadır. (Bu ilke, diğer "araçları" da kapsayacak şekilde genişletilmek istenebilir. Bir grup seçilimcisi kendince uygun gördüğü dahili uyum biçimini "gerçekte en üst düzeye çıkarılan şeyin genin sağkalımı olduğunda en üst düzeye çıkmış olarak görünecek şeyin bir grubun özelliği" olarak tanımlayabilir!).

Gerçekten de tarihsel olarak dahili uyum kavramını parlak bir son dakika kurtarma girişimi aracı olarak, doğal seçim hakkında düşündüğümüz düzey olarak organizma bireyini kurtarma girişimi olarak görüyorum. Hamilton'ın (1964) dahili uyum üzerine olan yayınlarının altındaki ruh gen seçilimcidir. Bu yayınları önceleyen 1963 tarihli notu açıkça böyledir: "'En uyumlu olanın sağkalımı' ilkesine karşın G 'nin yayılıp yayılmayacağını belirleyen nihai ölçüt davranışın davrananın yararına olup olmaması değil bu davranışın G geninin yararına olup olmamasıdır..." Williams'la (1966) birlikte Hamilton çağdaş davranış ve çevre çalışmalarında gen seçilimciliğinin babaları olarak değerlendirilebilir:

Bir genin kopyalarının toplamı, toplam gen havuzu içinde artan bir oranda bulunuyorsa doğal seçim tarafından seçilir. Kendisine sahip olan organizmaların toplumsal davranışlarını etkilediği varsayılan genler üzerinde duracağız, bu nedenle gelin genleri, geçici olarak, zekâyla ve belirli bir seçme özgürlüğüyle ilişkilendirerek ileri sürdüğümüz savı daha canlı bir hale getirelim. Bir genin kendi kopyalarının sayısını artırma problemiyle uğraştığını ve kendisini taşıyan A 'nın saf bir şekilde kendi çıkarını düşünme davranışına neden olmak ile bir şekilde akraba olan B 'ye yarar sağlayan "çıkar gözetmeyen" davranışa neden olmak arasında seçim yapabileceğini düşünelim [Hamilton, 1972].

Hamilton, bu akıllı gen modelini kullandıktan sonra, bir *bireyin* kendi genlerinin kopyalarının yayılmasına dahili uyumunun etkisini tercih etmek üzere bu modeli terk etmiştir. Bu model, bu kitabın ileri sürdüğü tezin bir kısmını oluşturmaktadır ve Hamilton kendi "akıllı gen" modeline sadık kalsa daha iyi olabilirdi. Eğer bireysel organizmaların sahip oldukları tüm genlerin toplam yararı için uğraştığı varsayılabilirse kendi varlıklarını sürdürmeyi garanti altına alan genler bağlamında mı yoksa kendi dahili uyumlarını en üst düzeye çıkarmaya çalışan bireyler bağlamında mı düşündüğümüzün bir önemi kalmaz. Hamilton'ın, bireyleri biyolojik mücadele aktörü olarak görmekle daha iyi hissettiği konusunda kuşkuluyum ya da belki de meslektaşlarının çoğunun aktör olarak birey kavrayışını terk etmeye hazır olmadığını düşünmüştür. Fakat Hamilton ve takipçilerinin dahili uyum [4] (ya da kişisel uyum [5]) biçiminde ifade edilen tüm parlak teorik başarıları arasında Hamilton'ın kendi amaçları için bedenleri yönlendiren "akıllı gen" anlayışına dayanarak daha basitçe türetilmemiş herhangi birini hayal edemiyorum (Charnov, 1977).

Birey düzeyinde düşünmek yüzeysel olarak çekicidir çünkü bireyler, genlerin aksine, onların bir şeyi en üst düzeye çıkarmalarına olanak veren sinir sistemlerine ve vücut üyelerine sahiptir. Dolayısıyla teorik olarak ne kadar üst düzeye çıkarabilecekleri sorusunu sormak doğaldır ve yanıt da dahili uyumdur. Fakat bunu tehlikeli kılan da bunun bir benzetme olmasıdır. Bireyler bir şeyi en üst düzeye çıkarmak için bilinçli olarak çabalamazlar; sanki bir şeyi en üst düzeye çıkarıyorlarmış *gibi görünürler*. "Akıllı genlere" uyguladığımız da tam olarak bu öyleymiş gibi "görünme" durumudur. Genler dünyayı kendi hayatta kalışlarını en üst düzeye çıkarmak üzere mücadele ediyormuş gibi yönlendirirler. Gerçekten "mücadele etmezler" fakat burada vurgulamak istediğim şey, bu anlamda bireylerden farklı olmadıklarıdır. Ne genler ne de bireyler bir şeyi en üst düzeye çıkarmak için çaba sarf eder. Daha doğrusu, bireyler bir şeyler için mücadele edebilir fakat bu dahili uyum değil bir parça yiyecek, çekici bir dişi ya da yaşamak istedikleri alan olacaktır. Birey-

lerin uyumunu en üst düzeye çıkarmaya uğraştığını düşünmenin bizim için kullanışlı olduğu ölçüde, tam da aynı yaklaşımla, genleri de kendi hayatta kalışlarını en üst düzeye çıkarmak için mücadele ediyorlarmış gibi düşünebiliriz. Aradaki fark, (kopyalarının sağkalımını) en üst düzeye çıkardığı düşünülen genlerin miktarının (uyumunu) en üst düzeye çıkardığı düşünülen bireylerin miktarına göre çok daha basit ve kolay bir şekilde değerlendirilmesidir. Hayvanların bir şeyi en üst düzeye çıkardığını düşünürsek, "-mış gibi" dilini mi yoksa aynı amaç için bilinçli olarak mücadele eden hayvanlardan mı bahsettiğimizi unutabileceğimizden kendi kafamızı ciddi biçimde karıştırma tehlikesi söz konusu olacağını tekrar vurgulamalıyım. Akli başında hiçbir biyolog DNA moleküllerinin bilinçli olarak herhangi bir şey için çabalayacağını düşünmeyeceğinden genlerin bir şeyi en üst düzeye çıkaran aktörler olduğundan bahsettiğimizde kafa karışma tehlikesi ortaya çıkmamalıdır.

Bana kalırsa, bir şeyi en üst düzeye çıkarmak için çabalayan bireyler bakımından düşünmek bir şeyi en üst düzeye çıkarmak için çabalayan genler bakımından düşünmenin yol açmayacağı açık bir hataya yol açmıştır. Açık hatayla, üzerinde düşündükten sonra sonuçları failleri tarafından da kabul edilecek şekilde yanlış olan hataları kastediyorum. Bu tip hatalardan, Dawkins (1978a)'daki "Karışıklık" başlıklı kısımda ve Dawkins 1979a'da (özellikle Yanılgılar 5, 6, 7 ve 11'de) bahsetmiştim. Bu makalelerde, basılı yayınlardan alınan, "birey düzeyinde düşünmekten" kaynaklandığına inandığım hatalara ilişkin ayrıntılı örnekler verilmektedir. Bunları burada tekrarlayanın anlamı yoktur ve "Maça Ası Yanılgısı" başlığı altında, isim vermeksizin, kastettiğim şeyle ilgili yalnızca bir örnek vereceğim.

İki akraba arasındaki (örneğin dede ile torun) ilişki kat sayısı iki farklı çokluğa eşdeğer olacak şekilde ele alınabilir. Bu, genellikle dedenin genetik miras yoluyla torunuyla aynı olması beklenen genomunun ortalama bir *kısmı* olarak ifade edilir. Bu aynı zamanda dedede bulunan isim verilmiş bir genin genetik miras yoluyla torundaki bir genle aynı olma olasılığıdır. Sayısal olarak ikisi de aynı olduğundan hangi bağlamda düşündüğü-

müzün bir önemi yoktur. Her ne kadar olasılığın ölçülmesi mantıksal olarak daha uygun görünse de, her iki ölçüm de dedenin torununa ne kadar "fedakârlık" aktarması "gerektiği" düşünülürken kullanılabilir. Fakat ortalamanın yanı sıra farklılığı ne zaman dikkate almaya başlayacağımız da önemlidir.

Pek çok kimse, ebeveyn ve yavru arasındaki genom parçası çakışmasının ilişki katsayısıyla tam olarak eşitken tüm diğer akrabalar için ilişki katsayısının ancak ortalama bir değer verdiğine işaret etmiştir; paylaşılan kısım daha fazla ya da daha az olabilir. Bu nedenle ilişkinin katsayısının ebeveyn/yavru ilişkisi için "kesin" olduğu, diğer tüm ilişki katsayıları içinse "olasılıksal" olduğu söylenmiştir. Fakat ebeveyn/yavru arasındaki ilişkinin eşsizliği ancak paylaşılan genom *parçası* bağlamında düşünürsek geçerli olur. Bunun yerine paylaşılan belirli genlerin *olasılığı* bağlamında düşünürsek ebeveyn/yavru ilişkisi tıpkı diğerleri gibi "olasılıksal" olur.

Bunun yine de önemli olmadığı düşünülebilir ve gerçekten de, yanlış sonuçlara varmak bize cazip gelene kadar önemli değildir. Bilimsel yazında varılan yanlış sonuçlardan birinde, kendi yavrusunu beslemek ile yavrusuyla tam olarak aynı yaşta olan (ve tam olarak aynı ortalama ilişki katsayısına sahip olan) kardeşini beslemek arasında seçim yapmak durumunda kalan bir ebeveynin, bir genetik ilişki düzeyinin "kumar" değil de "kesin bir şey" olması gerçeğinden hareketle, kendi yavrusunu seçmesi gerektiği düşünülür. Fakat kesin olan şey sadece paylaşılan genom parçasıdır. Belirli bir genin, bu örnekte fedakârlık geninin, genetik miras yoluyla yavrudaki bir genle aynı olma *olasılığı* kardeşlik durumunda olduğu kadar şansa bağlıdır.

Bir hayvanın belirli bir akrabasıyla pek çok geni paylaşıp paylaşmadığını tahmin etmek için ipuçları kullanabileceğini düşünmek de caziptir. Buradaki akıl yürütme öznel benzetimin halihazırda revaçta olan bir biçiminde sürekli olarak ifade edilmektedir: "Bütün kardeşlerim, ortalama olarak, genomumun yarısına sahiptir fakat bazı kardeşlerim yarıdan fazlasını paylaşırken bazıları ise yarıdan azını paylaşır. Eğer hangisinin yarıdan fazlasını paylaştığını bulmaya çalışırsam bu kardeşleri-

me ilişkin bir tercih yapabilirim ve böylece genlerimin yararına bir iş yapmış olurum. Kardeş A, saç rengi ve diğer başka pek çok özellik bakımından bana benzerken kardeş B, bana pek az benzemektedir. Öyleyse kardeş A benimle daha çok gen paylaşmaktadır. Bu nedenle B'dense A'yı beslemeyi tercih edeceğim."

Bu kendi kendine konuşmanın bir hayvan tarafından yapıldığı varsayılmaktadır. Hamilton'ın "akıllı" *genleri* tarafından, örneğin kardeş besleme geni tarafından, yapılan benzer bir konuşma yazdığımızda buradaki hata hemen ortaya çıkar: "Kardeş A, bariz bir şekilde saç rengi bölümünden ve göz rengi bölümünden gen dostlarımı miras almış fakat onların nesini umursayayım ki? Esas soru, A ya da B'nin *benim* kopyalarımı kalıtıp kalıtmadığıdır. Saç ve göz rengi diğer genlerle bağlantım kurulmadığı müddetçe bana bununla ilgili hiçbir şey söylemez." Dolayısıyla burada bağlantı önemlidir fakat bu bağlantı, herhangi bir "olasılıksal" ilişki için önemli olduğu kadar "belirlenimci" ebeveyn/yavru ilişkisi için de önemlidir.

Sözünü ettiğimiz yanılığa aşağıdaki hikâyeye benzerliğinden ötürü "Maça Ası Yanılgısı" adını almaktadır. Elinizde bulunan on üç kartta maça birliği olup olmamasının benim için önemli olduğunu varsayalım. Eğer hiçbir şey bilmiyorsam, maça birliğine sahip olma ihtimaliniz elli ikide on üç ya da dörtte birdir. Bu benim ilk olasılık tahminimdir. Eğer biri maça bakımından elinizin güçlü olduğunu fısıldarsa maça birliğine sahip olma ihtimalinize ilişkin başlangıç tahminimi artırırım. Eğer bana elinizde papaz, kız, vale, 10, 8, 6, 5, 4, 3 ve 2'li olduğu söylenirse elinizin maça bakımından oldukça güçlü olduğu sonucuna varmakla haklı olurum. Ancak anlaşma dürüst olduğu müddetçe, elinizde maça ası olduğu konusunda bahse girersem saflık etmiş olurum! (Aslında benzetme bu noktada adil olmaktan biraz uzaklaşıyor çünkü maça asına sahip olma ihtimaliniz ilk tahmin olan dörtte birden daha aza inerek şimdi kırk ikide üç oluyor.) Biyolojiyle ilgili örnekte, bağlantı bir yana, kardeşin göz rengi bilgisinin, kişinin kardeşlik fedakârlığıyla ilgili belirli bir geni paylaşıp paylaşmadığı hakkında o ya da bu şekilde bize hiç bilgi vermeyeceğini varsayabiliriz.

Maça Ası Yanılgısının biyolojideki izdüşümünün faili olan teorisyenlerin kötü kumarcılar olduğunu düşünmek için bir nedenimiz yoktur. Yanılmalarına neden olan şey onların olasılık teorileri değil biyolojik varsayımlarıdır. Özellikle, bütün bir varlık olarak bir bireyin taşıdığı tüm genlerin kopyaları adına çabaladıklarını varsayarlar. Bir hayvan, sanki göz rengi ya da saç rengini belirleyen genlerin kopyalarının varlığını sürdürmesini "umursuyor" gibidir. Yalnızca genlerin "umursadığını" ve bunların yalnızca kendi kopyalarını umursadığını kabul etmek daha doğrudur.

Bu tür hataların kaçınılmaz bir biçimde dahili uyum yaklaşımından kaynaklandığını ifade etmediğimi vurgulamalıyım. Burada önerdiğim şey, bunların, gen düzeyinde en üst seviyeye ulaşma konusunda, tedbirsiz olsalar bile teorisyenler için bir tehlike arz etmezken birey düzeyinde en üst seviyeye ulaşma konusunda ihtiyatsız teorisyenler için bir tuzak olduklarıdır. Hamilton bile benim birey düzeyinde düşünmeyle ilişkilendirdiğim ve sonradan kendisinin de işaret ettiği gibi yanılgıya düşmüştür.

Sorun Hamilton'ın zar kanatlılar ailesinde akrabalık ilişkisi katsayısı olan r hesaplanırken ortaya çıkar. Artık gayet iyi bilindiği gibi Hamilton zar kanatlılarda haplodiploit cinsiyet belirleme sisteminden kaynaklanan, özellikle kız kardeşler arasındaki $\frac{3}{4}$ olarak ortaya çıkan, tuhaf r değerini zekice kullanmıştır. Fakat bir dişi ile onun babası arasındaki ilişkiyi değerlendirelim. Bu dişi bireyin genomunun yarısı genetik miras nedeniyle babasınınkinin aynısıdır: onun genomu ile babasının genomu $\frac{1}{2}$ oranında "çakışır" ve Hamilton bu dişi ile babası arasındaki ilişki katsayısını doğru bir şekilde $\frac{1}{2}$ olarak vermiştir. Aynı ilişkiye başka yönden baktığımızda ortaya bir sorun çıktığını görürüz. Erkek birey ile dişi yavrusu arasındaki ilişki katsayısı nedir? Doğal olarak bunun da $\frac{1}{2}$ olmasını bekleriz fakat burada bir sorun vardır. "Çakışan" kısmı, paylaşılan gen parçalarını nasıl hesaplarız? Erkeğin genomunun yarısının dişi yavrunun genomunun yarısıyla çakıştığını ve böylece r değerinin $\frac{1}{2}$ olduğunu söyler miyiz? Ya da erkeğin genlerinden her birinin dişi

yavruda bulunacağını ve bu nedenle r değerinin 1 olduğunu söyleyebilir miyiz?

Hamilton başlangıçta bu değeri $\frac{1}{2}$ olarak vermiş ve sonra 1971'de fikrini değiştirip bu değeri 1 yapmıştır. 1964'te diploit ve haploit genotipler arasındaki çakışmanın hesaplanmasında karşılaşılan zorluğu erkeği keyfi biçimde bir tür fahri diploit olarak ele alarak çözmeye çalışmıştır. "Erkeklerle ilgili akrabalık ilişkileri, her bir erkeğin diploit çifti oluşturmak için bir "anahtar" geni taşıdığı varsayılarak ve bir "anahtarın" köken bakımından bir diğerinin aynısı olduğu asla düşünülmeden incelenmiştir (Hamilton, 1964b). O sırada Hamilton, bu yöntemin "temel anne-oğul ve baba-kız bağlantısındaki bazı başka değerlerin eşit derecede uyumlu bir sistem verecek olması anlamında keyfi" olduğunu fark etti. Daha sonra bu hesaplama yönteminin kesinkes hatalı olduğunu vurguladı ve haplodiploit sistemlerde r 'yi hesaplamada kullanılacak doğru kuralları, klasik makalesinin yeniden basımına eklenmiş bir ekte verdi (Hamilton, 1971b). Değiştirilmiş hesaplama yöntemi, bir erkek ile onun dişi yavrusu arasındaki r değerini $\frac{1}{2}$ değil 1 olarak, bir erkek ile onun erkek kardeşi arasındaki r değerini $\frac{1}{4}$ değil $\frac{1}{2}$ olarak verdi. Crozier de (1970) bağımsız olarak bu hatayı düzeltti.

Eğer kendi dahili uyumlarını en üst düzeye çıkaran bireyler yerine hayatta kalışlarını en üst düzeye çıkaran genler bağlamında düşünseydik bu sorun ve keyfi "fahri diploit" yöntemi asla ortaya çıkmazdı. Bir erkek zar kanatlıda bulunan bir "akıllı genin" dişi yavruya yönelik bir fedakârlık davranışında bulunmayı tasarladığını düşünelim. Bu gen, yavruda da kendisinin bir kopyasının bulunduğunu kesinlikle bilmektedir. Yavrunun genomunun, erkekteki pek çok genin iki katı kadar gen içerdiğini "umursamaz." Genomun diğer yarısını göz ardı eder, dişi yavru erkeğe torun vererek ürettiğinde kendisinin (akıllı genin kendisi) her bir toruna % 50 şansla geçeceği bilgisinin rahatlığı içindedir. Haploit erkekteki akıllı gen için bir torun, normal diploit sistemdeki sıradan bir yavru için olduğu kadar önemlidir. Aynı nedenle, bir dişi yavru, diploit sistemdeki dişi yavrudan iki kat daha değerlidir. Akıllı genin bakış açısından

baba ve dişi yavru arasındaki ilişki katsayısı gerçekten de $\frac{1}{2}$ değil 1'dir

Şimdi bu ilişkiye başka bir yönden bakalım. Akıllı gen, Hamilton'ın dişi bir zar kanatlı ile onun babası arasındaki ilişki katsayısını $\frac{1}{2}$ olarak bulması konusunda hemfikirdir. Bir gen bir dişide bulunmakta ve bu dişinin babasına yönelik bir fedakârlık eylemi tasarlamaktadır. İçinde bulunduğu dişinin annesinden ya da babasından %50 olasılıkla geldiğini bilmektedir. Bu bakış açısıyla, içinde bulunduğu mevcut bedenle ebeveynlerin her ikisinin bedenleri arasındaki ilişki katsayısı $\frac{1}{2}$ 'dir.

Aynı türde bir akıl yürütme, abi-kız kardeş ilişkisinde benzer bir dönüşüzlüğe neden olur. Bir dişide bulunan bir gen kız kardeşin kendisini taşıma şansını $\frac{3}{4}$ olarak görürken erkek kardeşin kendini taşıma şansını $\frac{1}{4}$ olarak görür. Bir erkekte bulunan gense bu erkeğin kız kardeşine bakar ve kendi kopyasını taşıma şansını Hamilton'ın orijinal anahtar geni ("fahri diploit") yönteminin oraya koyduğu gibi $\frac{1}{4}$ değil $\frac{1}{2}$ olarak görür.

Eğer Hamilton bu ilişki katsayısını hesaplarken bir şeyi en üst düzeye çıkaran *bireyler* bağlamında düşünmek yerine kendi "akıllı gen" düşüncesini kullanmış olsaydı ilk seferde doğru yanıtı ulaşacağı sanıyorum kabul edilecektir. Bu hatalar sadece yanlış hesaplamalardan kaynaklansaydı, hesaplamaları yapan kişi bir kez bunlara işaret ettikten sonra haklarında tartışmayı sürdürmek açıkça ukalalık olurdu. Fakat bu hatalar hesaplama hatalarına dayanmamaktadır ve oldukça öğretici nitelikteki kavramsal hatalardır. Aynı şey daha önce alıntılıdığım "Grup Seçiliminin Yanılgıları" için de geçerlidir.

Bu bölümde teknik bir terim olarak uyum kavramının kafa karıştırıcı olduğunu göstermeye çalıştım. Kafa karıştırıcıdır çünkü Hamilton'ın ilişkilerin haplodiploit katsayısı hesaplamaları örneğinde ve benim "Grup Seçilimindeki 12 Yanılgı" örneğimde olduğu gibi varlığı kabul edilen hatalara yol açar. Felsefecilerin tüm doğal seçim teorisinin bir totoloji olduğunu düşünmesine yol açtığı için kafa karıştırıcıdır. Pek çoğu en az biri tarafından yanlış anlaşıldığı en az beş farklı anlamda kullanıldığından biyologlar için bile kafa karıştırıcıdır.

Daha önce gördüğümüz gibi Emerson, uyum [3] ile uyum [1]'i birbirine karıştırmıştır. Şimdi uyum [3] ile uyum [2]'nin birbirine karıştırılmasına dair bir örnek vereceğim. Wilson (1975), sosyobiologların ihtiyaç duyduğu kullanışlı bir terimler sözlüğü yayımlamıştır. "Uyum" maddesine altında "genetik uyumla" ilgili olarak bizi referans verir. "Genetik uyuma" bakarız ve onu "Popülasyondaki bir genotipin diğer genotiplere oranla bir sonraki kuşağa katkısı" biçiminde tanımlanmış olarak buluruz. "Uyum" açık bir şekilde popülasyon genetikçilerinin uyum [2]'si anlamında kullanılmaktadır. Fakat sonra sözlükte "dahili uyuma" baktığımızda, "Bireyin kendi uyumu ile doğrudan torunlarından ziyade akrabalarının uyumuna etkisinin toplamı..." biçiminde bir tanım buluruz. Burada "bireyin kendi uyumu," sözlükte tanımlanan tek "uyum" olan genotipik uyum (uyum [2]) değil, "klasik uyum [3] olmalıdır (çünkü bireyler için geçerlidir). Öyleyse sözlük, öyle görünüyor ki bir lokustaki genotipin uyumu (uyum [2]) ile bir bireyin üreme başarısını (uyum [3]) birbirine karıştırdığından hatalıdır.

Benim sıraladığım beşli liste yeterince kafa karıştırıcı olmadığından genişletilmesi gerekebilir. Biyolojik "gelişimle" ilgili nedenlere ilişkin olarak Thoday (1953), 10⁸ nesil gibi oldukça uzun bir süre devam edecek uzun süreli bir soy olasılığı olarak tanımlanan ve "genetik esneklik" gibi "biyotik" etkenlerin (Williams, 1966) katkı sağladığı "uyumu" inceler. Thoday'ın uyumu, benim listemde yer alan hiçbir uyumla eşleşmez. Ayrıca popülasyon genetikçilerinin uyum [2]'si hayranlık verici ölçüde açık ve kullanışlıdır fakat pek çok popülasyon genetikçisi, en iyi kendilerinin bileceği nedenlerle, popülasyonun ortalama uyumu olarak adlandırılan bir başka nitelikle oldukça ilgilidirler. "Bireysel uyum" genel kavramı altında Brown (1975; Brown ve Brown, 1981), "doğrudan uyum" ve "dolaylı uyum" arasında bir ayrım yapmak ister. Doğrudan uyum, benim uyum [3] olarak adlandırdığım şeyle aynıdır. Dolaylı uyumsa, uyum [4]'ten uyum [3]'ün çıkarılması gibi bir şey olarak tanımlanabilir. Örneğin doğrudan torunların aksine ikincil dereceden akrabaların üremesiyle ortaya çıkan dahili uyum bileşenleri böyledir (Ka-

rar keyfi olsa da torunların doğrudan bileşen içinde sayıldığını varsayıyorum). Brown'ın kendisi terimlerin anlamı hakkında nettir fakat bunlar kafa karışması anlamında dikkate değer bir güce sahiptir. Örneğin daha önce yeterince eleştirdiğim (Dawkins, 1976a, 1978a, 1979a) "bireysel seçilimle" karşılaştırıldığında "grup seçiliminde" ("dolaylı bileşen") cimriliğin söz konusu olmadığı görüşüne ağırlık veriyor görünürler (Brown değil fakat üzücü sayıda başka yazar, örn. Grant 1978 ve kuşlarda "yuvadaki yardımcılar" üzerine yazan pek çok yazar).

Okurlar uyumun beş ya da daha fazla ayrı anlamı olduğu uzun listem karşısında şaşırmış ve rahatsız olmuş olabilir. Bu bölüm benim için yazması zor bir bölümdü ve okumanın da kolay olmayacağının farkındayım. Konunun kendisine suç atmak bir yazarın son çaresi olabilir fakat burada gerçekten de sıkıntılı durumdan sorumlu olanın uyum kavramının kendisi olduğuna inanıyorum. Popülasyon genetikçilerinin uyum [2]'si bir yana, bireysel organizmalar için geçerli olan uyum kavramını zorlanmış ve uydurulmuştur. Hamilton'ın devriminden önce dünyamız azimli bir şekilde varlığını sürdüren ve yavru sahibi olan bireysel organizmalarla doluydu. O günlerde başarıyı bireysel organizma düzeyindeki girişimle ölçmek doğaldı. Hamilton her şeyi değiştirdi fakat ne yazık ki düşüncelerini mantıksal sonuçlarına kadar izlemek ve en üst düzeye çıkmanın kavramsal aktörü olarak bireysel organizmayı temelinden sökmek yerine dehasını bireyi kurtarma araçları geliştirmekte kullandı. Önemli olan genin sağkalımıdır; gelin bir genin kopyalarının yayılması için ne yapması gerektiğine bakalım demekte ısrarcı olabilirdi. Bunun yerine, "önemli olan genin sağkalımıdır; birey eylem birimidir düşüncemize tutunmak için bireyler ne yapmalıdır biçimindeki eski bakışımızda yapmak zorunda olduğumuz en küçük değişiklik nedir?" diye sordu. Sonuç –dahili uyum– teknik olarak doğrudu fakat karmaşıktı ve kolaylıkla yanlış anlaşılabilirdi. Bu kitapta uyumdan tekrar bahsetmekten kaçınacağım ve inanıyorum ki böylece kitabı okumak daha kolay olacak. Sonraki üç bölüm, genişlemiş fenotip teorisinin geliştirildiği bölümler olacaktır.

HAYVAN YAPINTILARININ GENETİK EVRİMİ

Bir genin fenotipteki etkisi dediğimizde gerçekte ne kastediyoruz? Moleküler biyolojiye ilişkin biraz bilgi bunun hakkında bir tür bilgi sağlayabilir. Her gen, bir protein zinciri sentezine ilişkin şifreleme yapar. Yakın anlamıyla bu protein fenotipik bir etkidir. Göz rengi ya da davranış gibi daha uzak etkiler enzim olarak işlev gören proteinlerin etkileridir. Bununla birlikte bu basit açıklama fazla araştırma sonucuna dayanmaz. Olası bir nedenin "etkisi," sadece bir karşılaştırma anlamında, bu örtük bir karşılaştırma olsa bile en azından bir alternatifle birlikte verilebilir. Mavi gözlerden, bir *G1* geninin "etkisi" olarak bahsetmek kesinlikle yetersizdir. Böyle bir şey söylersek, gerçekte en azından *G2* adını vereceğimiz bir alternatif alelin ve en azından *P2* adını vereceğimiz ve bu örnekte diyelim kahverengi göze tekabül eden bir alternatif fenotipin olası varlığını ima etmiş oluruz. Üstü kapalı biçimde, değişmez ya da sistematik olmayan bir biçimde farklılık gösterip etkisi tesadüfi olan bir çevrede bir çift gen {*G1*, *G2*} ve bir çift fenotip {*P1*, *P2*} arasında bir ilişki olduğunu ifade ediyoruz. Son cümledeki "çevre" *P1* ya da *P2*'nin ifade edilmesi için bulunması gereken diğer lokuslardaki tüm genleri kapsamayacak şekilde kullanılmıştır. Burada ifade ettiğimiz şey, *G1*'e sahip olan bireylerin (*P2* değil) *P1*'i sergileme olasılığının *G2*'ye sahip olan bireylerden daha yüksek olduğuna ilişkin bir istatistiksel eğilim olduğudur. Kuşkusuz ne *P1*'in daima *G1*'le ilişkili olması gerektiğine ilişkin ne de *G1*'in daima *P1*'e neden olması gerektiğine dair bir beklentiye gerek vardır: kitapların dışındaki gerçek dünyada "gerekli" ve "yeterli" gibi basit kavramların yerine genellikle bunların istatistiksel eşlenikleri kullanılmak zorundadır.

Fenotipin genlerden kaynaklanmadığına ancak fenotipik farklılıklara yol açanın gen farklılıkları olduğuna dair vurgunun (Jensen, 1961; Hinde, 1975), ilginç olmaktan çıktığı noktada genetik belirlenimcilik kavramını zayıflattığı düşünülebilir. Bu, en azından bizim ilgilendiğimiz konu doğal seçilimse, doğal seçilim de farklılıklarla ilgili olduğundan (Bölüm 2) konumuzdan uzaktır. Doğal seçilim bazı alellerin kendilerinin alternatifi olanlardan daha çok yayıldığı ve bunu başarmakta kullandıkları araçların kendilerinin fenotipi olduğu bir süreçtir. Buradan, fenotipik etkilerin daima alternatif fenotip etkilere *görelî* olarak değerlendirilebileceği ortaya çıkar.

Farklılıklardan daima bireylerin bedenleri arasındaki ya da birbirinden ayrı olan diğer "araçlar" arasındaki farklılıklar anlamına geliyormuş gibi söz etmek bir tür gelenektir. Bundan sonraki üç bölümün amacı, fenotipik farklılık kavramını birbirinden ayrı olan araçlardan tamamen kurtarabileceğimizi ortaya koymaktır ve "genişlemiş fenotip" başlığının anlamı da budur. Genetik terminolojinin sıradan mantığının kaçınılmaz bir biçimde genlerin herhangi belirli bir araç düzeyinde ifade edilmeye ihtiyaç duymayan *genişlemiş fenotipik* etkilere sahip olduğunun söylenebileceği sonucuna götürdüğünü göstereceğim. Daha önceki bir yayını (Dawkins, 1978a) izleyerek ve "sıradan" fenotipik etkilerin geleneksel örnekleriyle başlayıp sürekliliği kabul etmeyi kolaylaştıracak şekilde fenotipik dışsallık kavramını derece derece genişleterek genişlemiş fenotipe adım adım yaklaşacağım. Hayvan yapıntılarının genetik belirlenimi düşüncesi öğretici biçimde kullanışlı bir ara örnektir ve bu, bu bölümün temel konusu olacaktır.

Fakat önce, doğrudan moleküler etkisi, bir hayvanın derisini siyah renk yapan bir siyah proteinin sentezi olan bir *A* geni ele alalım. Bu genin tek yakın etkisi, moleküler biyologların basit mantığı doğrultusunda, bu siyah proteinin sentezidir. Fakat *A* geni "siyah olma geni midir"? İşaret etmek istediğim nokta, bir tanım sorunu olarak, bunun popülasyonun nasıl bir çeşitlilik gösterdiğine bağlı olduğudur. *A* geninin siyah renkli pigmenti sentezleyemeyen bir *A'* aleli olduğunu varsayalım.

A' bakımından homozigot olan bireyler beyaz olma eğiliminde olacaktır. Bu durumda A geni gerçekten de, ifadeyi kullanmak istediğim anlamda, "siyah olma genidir." Fakat bundan farklı olarak, popülasyonda fiili olarak ortaya çıkan deri rengindeki tüm çeşitlilik oldukça farklı bir lokus olan B' 'deki bir çeşitlenmeden kaynaklanabilir. B' 'nin doğrudan biyokimyasal etkisi, siyah pigment üretmek değil, dolaylı etkilerinden biri (B' aleliyle karşılaştırıldığında) deri hücrelerinde A tarafından sentezlenen siyah pigmentin ortadan kaldırılmasını kolaylaştıran bir enzim olarak işlev gören bir proteinin üretilmesidir.

Protein ürünü siyah pigment olan A geni bir bireyin siyah renkli olması için kuşkusuz gereklidir: bireyin var olması için binlerce başka gen de gereklidir. Fakat popülasyondaki çeşitliliğin bir kısmı A eksikliğinden kaynaklanmadıkça A genini siyahlık geni olarak tanımlamayacağımı. Tüm bireyler eksiksiz olarak A genine sahipse ve bireylerin siyah olmamasının tek nedeni B' 'ye değil de B' genine sahip olmalarıysa B' 'nin (A değil) siyah olma geni olduğunu söyleyebiliriz. Her iki lokusta da siyah olmayı etkileyen bir çeşitlilik söz konusuysa A ve B genlerinden siyahlık genleri olarak söz edebiliriz. Burada ilgili olan nokta, A ve B' 'nin her ikisinin de, popülasyonda var olan alternatiflere dayalı olarak siyahlık genleri olarak adlandırılma potansiyeli taşımasıdır. A' 'yı siyah pigment molekülünün üretilmesine bağlayan nedensel bağın kısayken bu bağın B için uzun ve dolaylı olmasının konuyla ilgisi yoktur. Hayvanlar üzerinde çalışan biyologların çoğunun ve hayvan davranışçılarının tümünün gördüğü gen etkileri uzun ve dolaylı olanlardır.

Genetikçi bir meslektaşım, şimdiye kadar keşfedilenlerin hepsinin daha temel morfolojik ya da fizyolojik etkilerin "yan ürünleri" olduğu ortaya çıktığından neredeyse hiç davranış-genetik özellik ilişkisi bulunmadığını ileri sürmüştü. Fakat dünya üzerinde hangi genetik özelliğin, daha temel bir şeyin "yan ürünü" olmadan, morfolojik, fizyolojik ya da davranışsal olduğunu düşünüyor ki? Eğer enine boyuna düşünürsek, protein molekül-leri dışındaki tüm genetik etkilerin "yan ürünler" olduğunu görürüz.

Siyah deri örneğine dönersek, *B* gibi bir geni siyah deri fenotipine bağlayan nedensellik zincirinin davranışsal bir bağlantıyı içermesi de olasıdır. *A*'nın ancak güneş ışığı varlığında siyah pigment sentezlediğini ve *B*' geninin bireylerin gölge aramasını sağlamasına karşılık, *B*'nin de bireylerin güneş ışığını aramasını sağladığını varsayalım. *B* bireyleri, güneşte daha fazla zaman geçirdiği için *B*' bireylerinden daha siyah olma eğiliminde olacaktır. Var olan terminolojik gelenek uyarınca *B*, nedensel zinciri dışsal davranış "döngüsünden" ziyade dahili biyokimyayı içerdiğinde olabileceğinden daha az olmayacak şekilde, hâlâ "siyahlık genidir." Gerçekten de, sözcüğün saf anlamıyla, bir genetikçi genden fenotipik etkiye giden ayrıntılı yolakla ilgilenmeye gerek duymaz. Kesin konuşmak gerekirse, bu ilginç konularla ilgilenen bir genetikçi geçici olarak bir embriyolog şapkası giymektedir. Saf genetikçi, son ürünlerle, özellikle alellerin son ürün üzerindeki etkileri arasındaki farklılıklarla ilgilenir. Doğal seçilim de, "sonuçlar üzerinde işlediği" için, tam olarak aynı şeyle ilgilidir (Lehrman, 1970). Vardığımız ara sonuç, genlerine nedensel bağın uzun ve dolaylı zincirleriyle bağlanmış olan fenotipik etkilere zaten alıştığımız ve bu nedenle fenotip kavramının daha da genişletilmesi buna dair inancımızı zorlamamalıdır. Bu bölüm, hayvan yapıntılarını genlerin fenotipik anlatımlarının örnekleri olarak bakmak suretiyle bu genişletmenin ilk adımını atacaktır.

Etkileyici nitelikteki hayvan yapıntıları konusu Hansell (1984) tarafından derlenmiştir. Hansell bu yapıntıların, genel hayvan davranışına ilişkin önemi olan pek çok ilke için işe yarar olgu çalışmaları olduğunu ortaya koymaktadır. Bu bölümde bir başka ilke olan genişlemiş fenotipi açıklamada işe yarayacak yapıntı örneklerine yer verilmiştir. Larvaları, dere yatağında bulunanlar arasından seçtiği taşlarla yuva yapan kurmaca bir şayak sineği türü olduğunu düşünelim. Popülasyonda siyah ve beyaz olmak üzere iki farklı yuva rengi bulunduğunu gözlemleyebiliriz. Çaprazlama deneyleri sonucunda "siyah yuva" ve "beyaz yuva" özelliklerinin basit Mendel kurallarıyla kalıtıldığını görmüş olalım. Buna göre siyah yuva beyaz yuva kar-

şısında baskın olsun. İlkesel olarak, rekombinasyon verilerini inceleyerek, yuva renginden sorumlu genlerin kromozomlarda nerede olduğunu bulmak mümkün olmalıdır. Bu elbette kurmaca bir durumdur. Şayak sinekleriyle ilgili herhangi bir genetik çalışma olup olmadığını bilmiyorum ve doğal ortamlarından alındıklarında yetişkinlerin üremesi çok zor olduğundan (M. H. Hansell'le kişisel görüşmemden) bu çalışmaları yapmak pek kolay olmayacaktır. Fakat burada dikkat çekmek istediğim nokta, uygulamadaki zorluklar aşıldığında, yuva renginin benim düşünce deneyimle uyumlu, Mendel kalıtımına uygun basit bir özellik olduğu ortaya çıkarsa kimsenin şaşırmayacağıdır. (Aslında yuva rengi biraz talihsiz bir seçimdir çünkü şayak sineklerinin görme yeteneği pek iyi değildir ve taşları seçerken görsel ipuçlarını neredeyse tamamen göz ardı ederler. Daha gerçekçi bir örnek olarak taşların şeklini seçmektense (Hansell) yukarıda tartışılan siyah renkle yapılan benzetimin tutarlılığı adına yuva rengine sadık kalıyorum.)

İlginç olan kısım burası. Yuva rengi, siyah rengin biyokimyasal sentezi tarafından değil dere yatağında larvaların seçtiği taşların rengi tarafından belirlenir. Yuva rengini belirleyen genler taşları seçen davranış mekanizması aracılığıyla, belki de sineklerin gözleri aracılığıyla, işlev görmelidir. Herhangi bir davranış bilimci bunun büyük bir kısmına katılacaktır. Kitabın bu bölümünün tümü, bu duruma mantıksal bir ekleme yapar: bir kere davranışlardan sorumlu genlerin varlığını kabul ettiğimizde, var olan terminolojinin kuralları, yapıntının kendisinin hayvanda bulunan genlerin fenotipik anlatımının bir parçası olarak değerlendirilmesi gerektiğini ima eder. Taşlar organizmanın vücudunun dışındadır fakat mantık olarak böyle bir gen, tam da varsayımsal *B* geninin deri renginden sorumlu olmasıyla aynı anlamda "ev renginden sorumlu gen" olacaktır. *B* geni, her ne kadar güneş ışığı arama davranışını yönlendiren bir gen olarak işlev görse de, tam olarak albinoluk geninin deri rengi geni olarak adlandırılmasıyla aynı bağlamda olmak üzere, gerçekten de deri renginden sorumlu bir gendir. Her üç durumda da mantık aynıdır. Genin fenotipik etkisi kavramını bireyin vücudunun

dışına genişletme sürecinde ilk adımı atmış bulunuyoruz. Bu adım, normal "dahili" fenotipik etkilerin bile uzun, dallanmış ve dolaylı nedensel zincirler sonunda ortaya çıktığını fark ederek direncimizi yumuşattığımızdan, atılması zor bir adım değildi. Şimdi gelin bir adım daha atalım.

Bir şayak sineğinin yuvası, onun hücrelerden oluşan vücudunun bir parçası değildir fakat yine de vücutla bir çakışma gösterir. Eğer vücudu bir genin aracı ya da varlığını sürdürme aygıtı olarak ele alırsak taşlardan yapılan yuvayı aracın dış kısmının işlevi bakımından bir tür fazladan koruyucu duvar olarak görmek kolaylaşır. Bu duvar kitinden değil de taşlardan yapılmıştır. Şimdi, ağının ortasında duran bir örümceği ele alalım. Örümcek bir gen aracı olarak değerlendirilirse, ördüğü ağ tam da şayak sineğinin yuvasıyla aynı bağlamda aracın bir parçası değildir. Çünkü etrafında döndüğünde ağ da onunla beraber dönmez. Fakat buradaki ayırım açık bir şekilde önemsiz bir ayırımdır. Oldukça gerçek bir anlamda, örümceğin ağı, onun vücudunun geçici nitelikteki işlevsel bir uzantısıdır. Bu uzantı, örümceğin yırtıcı organlarının etkin yakalama alanının oldukça büyük bir uzantısıdır.

Örümceklerin ağ morfolojisiyle ilgili bir genetik çalışma yapıldığını duymadım fakat ilkesel olarak böyle bir çalışmayı tasavvur etmek hiç de zor değildir. Örümceklerin bir ağdan bir ağa tekrarlanan ve süreklilik gösteren yapısal bir özellikleri olduğu bilinmektedir. Örneğin *Zygiella-x-notata* türünün dışısının, her birinde iç içe geçen halka yapısı bulunmaksızın yüzden fazla ağ ördüğü görülmüştür (Witt, Read ve Peakall, 1968). Davranış genetiğiyle ilgili bilimsel yazına aşına olan hiç kimse (örn. Manning, 1971), örümceklerde gözlemlenen yapısal özelliğin genetik bir temele sahip olduğu ortaya çıkarsa şaşırmayacaktır. Gerçekten de örümceklerin ağlarının etkin biçimlerini doğal seçim aracılığıyla evrimleştirdiğine ilişkin inancımız, zorunlu olarak, en azından geçmişte, örümcek ağındaki çeşitliliklerin genetik etki altında ortaya çıktığını düşünmemizi koşullar (Bölüm 2). Şayak sineklerinin evi örneğinde olduğu gibi, genler, nöroanatomi aracılığıyla, belki de hücre zarı biyokimyası aracılığıyla

gerçekleşen embriyonik gelişimden önce, ev yapma davranışı aracılığıyla işlev görmüş olmalıdır. Genler ayrıntıda hangi embriyolojik yolla işlerse işlesin davranıştan ağa giden küçük fazladan bir adımı kavramak davranışın yol açtığı etkiyi önceleyen ve nöroembriyolojinin labirentlerinde yer alan pek çok nedensel adımı kavramaktan daha zor değildir.

Kimse morfolojik farklılıkların genetik kontrolü fikrini anlamakta bir sorun yaşamamaktadır. Bugün pek az kimse morfolojinin genetik kontrolü ile davranışın genetik kontrolü arasında ilkesel olarak bir fark olmadığını anlama konusunda sorun yaşıyor ve bizlerin "Kesin olarak konuşmak gerekirse genetik olarak kalıtılan (davranıştan çok) beyindir" (Pugh, baskıda) gibi talihsiz açıklamalar tarafından yanıltılmamız pek olası değildir. Burada önemli olan, kuşkusuz, beyin kalıtıldığı bir durum söz konusuysa davranışın da tam olarak aynı şekilde kalıtılacağıdır. Bazılarının makul gerekçelerle yaptığı gibi davranışların kalıtılacağına karşı çıkarsak, tutarlı olmak için, beyin kalıtıldığına da karşı çıkmak zorundayız. Morfoloji ve davranışların kalıtılabileceğine karar verirse aynı zamanda şayak sineklerinin evlerinin renginin ve örümcek ağlarının kalıtılacağına karşı çıkamayız. Davranıştan genişlemiş fenotipe atılan fazladan adım, bu örnekte taştan yapılan ev ya da ağ, kavramsal olarak morfolojiden davranışa doğru atılan adım kadar önemsizdir.

Bu kitabın bakış açısından bakıldığında bir hayvana ait yapıntı, çeşitliliği bir gen tarafından etkilenen herhangi bir başka fenotipik ürün gibi, bu genin kendisini potansiyel olarak sonraki nesle aktardığı bir fenotipik araç olarak değerlendirilebilir. Bir gen, erkek cennet kuşunun kuyruğunu cinsel bakımdan çekici olan mavi renkli bir tüyle donatarak ya da çardak kuşunun yaban mersinlerini gagasıyla ezip çardağını boyamasına neden olarak kendini aktarabilir. İki durumda karşımıza çıkan ayrıntılar farklı olabilir fakat bunların yol açtığı etki, genin bakış açısından aynıdır. Alelleriyle karşılaştırıldığında cinsel olarak çekici nitelikteki fenotipik etkilere ulaşan genler tercih edilir ve bu fenotipik etkilerin "geleneksel" ya da "genişlemiş" olup olmadığı önemsizdir. Bu durum, göz alıcı nitelikte çardağa sa-

hip olan çardak kuşu türlerinin görece soluk renkte tüylere sahipken görece parlak tüylere sahip olan türlerin daha basit ve göze çarpmayan nitelikte çardağa sahip olduğuna ilişkin ilginç gözlemle dikkat çekici hale gelmektedir (Gilliard, 1963). Sanki bazı türler, uyarlanımın getirdiği yükün bir kısmını bedensel fenotipten genişletilmiş fenotipe kaydırmış gibi görünmektedir.

Şimdiye kadar üzerinde durduğumuz fenotipik etkiler, başlatıcı genlerden ancak birkaç metre öteye dek uzandı; fakat ilkesel olarak, genin gücünün fenotipik aktarımının neden kilometrelere uzanmaması gerektiğinin nedeni yoktur. Kunduzlar barajlarını yuvalarına yakın bir yere yaparlar fakat barajın etkisi binlerce metrekairelik bir alana taşkınla sonuçlanabilir. Kunduzun bakış açısından su birikintisinin avantajı, en iyi tahminle, kunduzun suda katedeceği mesafeyi artırmasıdır. Sudan gitmek, karadan gitmekten daha güvenlidir ve bu yolla ağaç dallarını taşımak daha kolaydır. Nehrin yanında yaşayan bir kunduz, nehir yatağı boyunca makul bir mesafede bulunan kaynakları çabucak tüketir. Kunduz nehirde bir baraj inşa ederek karada uzun ve zorlu yolculuklar yapmaksızın güvenli ve kolay yiyecek arayabileceği büyük bir kıyı şeridi oluşturmuş olur. Eğer bu çıkarım doğruysa, bu su birikintisi bir bakıma örümcek ağına benzer bir şekilde kunduzun yiyecek arama menzilini genişleten büyük bir genişlemiş fenotip olarak değerlendirilebilir. Örümcek ağı örneğinde olduğu gibi, kimse kunduz barajlarına ilişkin bir genetik çalışma yapmadı fakat kendimizi baraj ve su birikintisinin, kunduzun genlerinin fenotipik ifadesi olduğunun doğruluğuna inandırmak için bunun yapılmasına gerek yoktur. Kunduzların oluşturduğu barajların Darwinci doğal seçilimle evrimleştiğini kabul etmemiz yeterlidir. Bu durum ancak barajların genlerin kontrolü altında çeşitlilik gösterdiğinde meydana gelebilir (Bölüm 2).

Böylece hayvan yapıntılarına ilişkin birkaç örnek hakkında konuşarak genin fenotipinin kavramsal menzilini kilometrelere çıkarmış olduk. Fakat şimdi bir sorunla karşı karşıyayız. Bir kunduzun oluşturduğu baraj genellikle birden fazla birey tarafından yapılır. Eş kunduzlar sürekli olarak birlikte çalışır

ve bir ailenin art arda gelen nesillerine barajın bakımının ve birbirinin ardı sıra dizilen yarım düzine baraj ve pek çok "kanaldan" oluşan "geleneksel" baraj yapılarının genişletilmesinin sorumluluğunu kalıtıyor olabilir. Artık şayak sineğinin evinin ya da örümcek ağının bunları inşa eden tek bir bireyin genlerinin genişlemiş fenotipi olduğunu ileri sürmek kolaydır. Fakat iki hayvanın ya da bir ailenin ortaklaşa ürünü olan yapıntılar için ne söyleyeceğiz? Daha da kötüsü, pusula termitleri kolonisi tarafından inşa edilen, mezar taşına benzeyen bir levha, aynı zamanda hepsi tam olarak kuzey-güney doğrultusunda yerleşmiş yekpare yapılar görünümünden biri olan ve bir kilometre boyundaki gökdelenin yanında insanların cüce gibi kalmasına benzer şekilde kendisini inşa edenlerin yanında cüce gibi kaldığı tepecikleri ele alalım (von Frisch, 1975). Bu tepecikler, tüm hayatları boyunca bir katedral inşasında çalışan ve onu tamamlayacak çalışma arkadaşlarını asla görmeyen ortaçağa özgü duvar ustaları gibi, zamansal olarak topluluklara ayrılmış belki de bir milyon termit tarafından inşa edilir. Bu tepecikler, seçim biriminin bireyler olduğunu düşünen birinin mazur görülebilir şekilde termit yuvasının tam olarak *kimin* genişlemiş fenotipi olduğunu sorabileceği gibi, zamansal olarak topluluklara ayrılmış belki de bir milyon termit tarafından inşa edilir.

Bu değerlendirme genişlemiş fenotip fikrini fazlaca karmaşıktırıyor gibi görünüyorsa yalnızca tam olarak aynı sorunun "geleneksel" fenotip için de ortaya çıktığını söyleyebilirim. Bir organ ya da davranış örüntüsü gibi fenotipik bir ögenin, etkileri eklemeli olan ya da daha karmaşık şekillerde etkileşen çok sayıda genler tarafından etkilendiği düşüncesine tamamen alışkınız. Belirli bir yaştaki insanın boyu hem birbiriyle hem de beslenme ve diğer çevresel etkenlerle etkileşen, pek çok lokusta bulunan genler tarafından etkilenir. Belirli bir yaştaki termit yuvası tepeciğinin boyu, kuşkusuz, birbirine eklenen ya da birbirinin etkisini değiştiren pek çok çevresel etken ve genle belirlenir. Termit yuvası durumunda, vücut içindeki genlerin etkidiği *yakın* bölgenin çok sayıdaki işçinin bedeninde bulunan hücrelere dağılmış olması rastlantıdır.

Eğer yakın bölgeye etkiler konusunda kaygı duyacaksak benim boyumu etkileyen genler de pek çok farklı hücrelere dağılmış biçimde etki etmektedir. Vücudum pek çok vücut hücresine aynı biçimde dağılmış genlerle doludur. Her gen etkisini hücre düzeyinde gösterirken yalnızca çok az gen tek bir hücrede anlattım yapar. Çevreden gelen benzer etkilerle birlikte tüm bu etkilerin bir hücre üzerindeki toplam etkisi benim toplam boyumla ölçülebilir. Buna benzer şekilde, bir termit yuvası da genlerle doludur. Bu genler de çok sayıdaki hücrenin çekirdeğinde dağılmış durumdadır. Bu durumda hücreler, benim vücudumdaki hücreler gibi bütün ve tek bir birimde taşınmaz fakat bu durumda bile farklılık çok büyük değildir. Termitler insanlarda bulunan organlara göre daha hareketlidir fakat insan hücrelerinin, örneğin fagositlerin mikroskobik asalakların izini sürüp içine almasında olduğu gibi belirli bir işin peşinde hızlı bir biçimde hareket ettikleri de bilinmektedir. Bir bireyler klonu tarafından inşa edilen mercan resifleri örneğinde değil de termit yuvası örneğinde daha önemli olan farklılık, termit yuvasındaki hücrelerin genetik bakımdan heterojen olan paketler içinde toplanmasıdır: her bir termit bireyi bir hücreler klonudur fakat bu klon, yuvadaki tüm bireylerden farklı bir klondur. Gelgelelim bu ancak göreceli bir karmaşıklıktır. Temelde olan şey, genlerin, paylaşılan fenotip olan yuva üzerinde, alelleriyle karşılaştırıldığında nicel ve karşılıklı etkileşim içinde etkilere sahip olmasıdır. Bunu yakın bir mesafeden, işçilerin vücudundaki hücrelerin kimyasını ve dolayısıyla davranışını kontrol ederek yaparlar. Buradaki ilke, tıpkı insan vücudunda olduğu gibi hücrelerin büyük ve homojen bir klon içinde düzenlenmiş olup olmadığından ya da termit yuvasında olduğu gibi heterojen klon topluluğu olarak düzenlenmiş olup olmadığından bağımsız biçimde aynıdır. Bunu, bir termitin vücudunun kendisinin ortakyaşar bir protozoa ya da bakteri içinde bulunan genetik eşleyicilerinin hatırı sayılır bir kısmıyla birlikte "koloni" olduğu karmaşıklık noktasına kadar rafa kaldırıyorum.

Öyleyse termit yuvasının genetiği nasıl olurdu? Avustralya steplerinde termit yuvaları karmaşık "organ" yapısı gibi bir

yapıya sahip olduklarından bunların renk, temelin uzunluk/genişlik oranı ya da iç yapılarının nitelikleri gibi özelliklerini değerlendirerek bir popülasyon çalışması yaptığımızı düşünelim. Grup tarafından üretilen bu biçimdeki fenotiplere ilişkin genetik çalışmayı nasıl yapabiliriz? Basit baskınlığın söz konusu olduğu normal Mendel kalıtımı bulmayı ummamıza gerek yoktur. Daha önce belirttiğimiz gibi belirgin olan karmaşıklık termit yuvası için çalışan bireylerin genotiplerinin birbirinin aynısı olmamasıdır. Ortalama bir koloninin yaşamının büyük bir kısmında işçilerin tümü birbirinin tam olarak kardeşidir ve koloniyi kuran ilk kraliyet çiftinin çocuklarıdır. Tıpkı ebeveynleri gibi işçiler de diploittir. Kralın genlerinin iki grubunun ve kraliçenin genlerinin iki grubunun milyonlarca işçinin vücudunda birbirine karıştığını varsayabiliriz. İşçi yığınlarının "genotipi" ilk kurucu çiftin sağladığı tüm genlerden oluşan tek bir *tetraploid* genotip olarak değerlendirilebilir. Durum çok çeşitli nedenlerle hiç de bu kadar basit değil. Örneğin ikincil üreyenler genellikle yaşlı kolonilerde ortaya çıkar ve eğer ilk kraliyet çiftinden biri ölürse bunlar tam üreme rolünü üstlenebilirler. Bu da yuvanın sonraki kısımlarını inşa eden işçilerin göreve ilk başlayanların tam kardeşleri değil bunların erkek ve dişi yeğenleri (muhtemelen soy içi yavru ve oldukça tek düze yapılı; Hamilton, 1972; Bartz 1979) olduğu anlamına gelir. Bu ikinci üretkenler genlerini yine ilk kraliyet çiftinin sağladığı "tetraploid" kümeden edinmiştir fakat bunların yavruları bu orijinal genlerin belirli bir alt kümesini değiş tokuş edecektir. Öyleyse bir "yuva genetikçisinin" bakabileceği şeylerden biri, ilk üreyenlerin yerine ikinci kuşak üreyenler geçtikten sonra yuva yapımının ayrıntılarındaki ani değişimlerdir.

Üreyen ikinci kuşağın getirdiği sorunu göz ardı edip varsayımsal genetik çalışmamızı, işçileri tamamen kardeşlerden oluşan daha genç koloniler olarak ele alacak şekilde sınırlayalım. Yuvada çeşitlilik gösteren bazı karakterlerin büyük oranda tek bir lokustan kontrol edildiği diğerlerininse pek çok lokustan pek çok genle kontrol edildiği ortaya çıkabilir. Burada bildiğimiz sıradan diploit genetikten farklı bir şey yoktur fakat be-

lirttiğimiz yeni yarı-tetraploit genetik birtakım yeni sorunlar getirir. Yuveyı inşa etme sırasında kullanılan çamurun rengini seçmede işe karışan davranışsal mekanizmanın genetik olarak çeşitlilik gösterdiğini kabul edelim. (Tekrar hatırlatmak gerekirse, renk özelliğı daha önceki düşünce deneyiyle süreklilik göstermesi bakımından seçilmiştir ve termitlerin görüş kabiliyeti çok az olduğı için görsel bir öğeyi kullanmaktan kaçınmak daha gerçekçi olabilir.) Durumu basitleştirmek için, kullanılacak çamur seçiminin seçimi yapan işçinin diploit genotipi tarafından etkilendiğini ve basit tek bir lokusta koyu renk çamur seçiminin açık renk seçimine baskın olduğı bir Mendel kuralının bulunduğunu varsayalım. Buna göre koyu renk çamur tercih eden ve açık renk çamur tercih eden işçilerden oluşan koloninin inşa ettiğı yuva muhtemelen ikisinin arasında bir renge sahip olacaktır. Bu tür genetik varsayımların olabilirliğı elbette çok düşüktür. Bu tür varsayımlar temel ve klasik genetiğı açıklarken kullandığımız basitleştirici varsayımlara eşdeğerdir ve ben bunları burada benzer şekilde "genişlemiş genetik" biliminin işleyişinin ilkelerini açıklamada kullanacağım.

Öyleyse bu varsayımı kullanarak ve yalnızca çamur rengini dikkate alarak çeşitli olası kurucu çiftlerin genotipleri arasındaki eşleşmeler sonucu oluşan genişlemiş fenotiplerin ne olduğunu söyleyebiliriz. Örneğın heterozigot bir kral ve heterozigot bir kraliçe tarafından kurulmuş olan tüm koloniler koyu renkle inşa eden ve açık renkle inşa eden işçileri 3:1 oranında bulunduracaktır. Bunun sonucunda ortaya çıkan genişlemiş fenotip yaklaşık olarak dörtte üçü koyu renk, dörtte biriye açık renkli çamurdan yapılmış bir yuva olacaktır. Eğer kullanılan çamur renginin seçimi pek çok lokusta bulunan pek çok gen tarafından etkileniyorsa, koloninin "tetraploit genotipinin" genişlemiş fenotipi eklemeli biçimde etkilemesi beklenebilir. Koloninin muazzam büyüklüğü, bir bütün olarak yuvayı kraliyet çiftinin genlerinin genişlemiş fenotipik anlatımı haline getirerek ve bu genlerin farklı diploit biçimlerini taşıyan milyonlarca işçinin davranışı aracılığıyla kendini ortaya koyarak istatistiksel ortalama alma aygıtı olarak davranmasına yol açacaktır.

Çamur rengi bizim için seçmesi kolay bir özelliktir çünkü çamurun kendisi basit bir eklemeli etkiyle karışmıştır: koyu ve açık renkli çamuru karıştır ve sonunda haki renkli çamuru elde et. Dolayısıyla bizim için, her bir işçinin kendi yolundan gidip kendi diploit genotipi tarafından belirlenen renk tercihindeki çamuru (ya da renkle ilişkili kimyasalı) seçtiğini varsaymanın sonucuna ilişkin çıkarım yapmak kolaydır. Fakat tüm bir yuvanın kendine özgü morfolojisine ilişkin, örneğin temel genişlik/uzunluk oranına ilişkin bir şey söyleyebilir miyiz? Bu, başlı başına tek bir işçinin belirleyebileceği bir özellik değildir. Her bir işçi, sonucu binlerce bireyin toplam etkisiyle belirli bir şekle ve belirli boyutlara sahip bir yuvanın ortaya konması olan davranış kurallarına uymak zorundadır. Bir kez daha, buradaki zorluk, sıradan diploit çok hücreli bir bireyin embriyonik gelişiminde daha önce karşılaştığımız zorluktur. Embriyologlar hâlâ bu tür oldukça zor sorunlarla uğraşmaktadırlar. Öyle görünüyor ki bunun ile termit yuvası gelişimi arasında bazı yakın benzerlikler söz konusudur. Örneğin *Makrotermeler*'de asil hücrelerin şeklinin ve boyutlarının kraliçenin bulunduğu çevredeki feromon konsantrasyonu aracılığıyla belirlendiğine dair kanıt bulunmasının ortaya koyduğu gibi geleneksel embriyologlar sıklıkla kimyasal değişimi kavramına başvururlar (Bruinsma ve Leuthold, 1977). Gelişen embriyodaki her hücre kendisinin nerede olduğunu "biliyormuş" gibi davranır ve vücudun bu kısmına uygun bir biçim ve fizyolojiye sahip olacak şekilde gelişir (Wolpert 1970).

Bazen bir mutasyonun etkilerini hücresel düzeyde kestirmek kolaydır. Örneğin deri renklenmesini etkileyen bir mutasyon, her bir deri hücresinde açıkça yerel bir etkiye sahiptir. Fakat başka mutasyonlar, karmaşık özellikleri daha çarpıcı bir şekilde etkiler. Bunun iyi bilinen örneği, anten çıkması gereken yerde tam ve sorunsuz biçimde bir bacağın geliştiği *Drosophila*'nın "homeotik" mutantlarıdır. Tek bir gende, fenotipte bu şekilde büyük, ama yine de sistematik, değişimlere yol açacak bir değişim, komuta zinciri sıralamasında üst düzeyde bir yerde gerçekleşmelidir. Benzetme açısından, tek bir piyade eri aklını yi-

tirirse cinnet getirir fakat bir general aklını kaybederse tüm bir ordu, düşman yerine müttefiklere saldırmak gibi büyük ölçekli delilikler yapar. Bu ordudaki her bir asker normal ve mantıklı olarak emirlere uymaktadır ve işleri kitabına uygun olarak yapan her bir askerin kişisel davranışı akli başında bir generalin ordusundaki askerlerin davranışından farklı olmayacaktır.

Büyük bir yuvanın bir köşesinde çalışan bir termit, muhtemelen gelişen bir embriyoda bulunan bir hücreyle ya da genel ölçekte anlam veremediği amaçları olan emirlere yorulmaksızın uyan tek bir askerle aynı durumdadır. Tek bir termitin sinir sisteminin herhangi bir yerinde bitmiş bir yuvanın neye benzeyeceğine dair bütünlüklü bir tasavvura uzaktan benzeyen bir şey yoktur (Wilson, 1971, s. 228). Her bir işçi, davranış kurallarına dair küçük bir alet çantasıyla donatılmıştır ve bu işçi muhtemelen, zaten tamamlanmış olan bir çalışmadan kaynaklanan yerel uyarılarla –ki bu uyarılar işçinin yakın çevresindeki yuvanın mevcut durumundan kaynaklanan uyarılardır (“stigmergie,” Grassé 1959)– kendisinin ya da diğer işçilerin işi tamamlayıp tamamlamadığından bağımsız olarak, bir davranış kalıbı seçmeye teşvik edilir. Benim amacım söz konusu olduğunda davranış kurallarının tam olarak ne olduğu önemli değildir fakat bu kurallar “Eğer belirli bir feromona sahip çamur öbeğine denk gelersen en üst kısma bir miktar çamur daha koy” gibi bir şey olabilir. Bu kurallarla ilgili önemli nokta, bunların tamamen yerel etkilere sahip olmasıdır. Tüm yuvanın tasarımı binlerce minik kurala uymanın toplam sonucu olarak ortaya çıkar (Hansell, 1984). Yuvanın taban uzunluğu gibi genel özellikleri belirlemekten sorumlu yerel kurallara özel bir önem verilir. Zeminde bulunan işçiler, zemin planının sınırlarına ulaştıklarını nasıl “bilirler”? Belki de karaciğerin sınır kısımlarında bulunan hücrelerin karaciğerin orta kısımlarında olmadıklarını “bilmeleri” gibi bir şeydir. Her durumda, termit yuvasının genel şeklini ve büyüklüğünü belirleyen yerel davranış kuralları her ne olursa olsun, bunlar muhtemelen popülasyonda genetik çeşitlenmeye tabidirler. Pusula termit yuvalarının şekillerinin ve büyüklüklerinin, tıpkı cisimsel bir morfolojinin herhangi bir özelliği gibi, doğal seçilimle evrim-

leşmesi tamamen olasıdır ve hatta neredeyse kaçınılmazdır. Bu ancak işçi termitlerin yerel ölçekteki inşa davranışı üzerinde etkili olan mutasyonların seçilimiyle gerçekleşebilir.

Burada, çok hücreli bir bedenin embriyosunun oluşumunda ya da koyu ve açık renkli çamurun karıştırılması örneğinde görülmeyecek özel problemimiz ortaya çıkar. Çok hücreli bir organizmanın hücrelerinin aksine işçiler genetik olarak birbirinin aynısı değildir. Koyu ve açık renkli çamur örneğinde, genetik olarak karmaşık yapıda olan iş gücünün yuvayı karma çamurdan yaptığını varsaymak kolaydı. Fakat tüm bir yuvanın şeklini etkileyen davranış kurallarından biriyle ilişkili olarak genetik bakımdan karmaşık olan işgücü ilginç sonuçlar ortaya koyabilir. Çamur seçimine ilişkin basit Mendel modelimizle benzerlik kurarsak, bir koloni, yuvanın sınırlarını belirleyen iki farklı kuralı tercih eden diyelim üçe bir oranındaki işçilerden oluşabilir. Böyle iki fazlı bir koloninin tuhaf iki duvardan ve bunların arasında bir hendekten oluşan bir yuva yapabileceğini hayal etmek eğlencelidir! Daha büyük olasılıkla, bireylerin uyduğu kurallar, azınlığın, çoğunluğun kararlarına boyun eğeceği hükümler içerir ve böylece düzgün biçimli bir duvar inşa edilir. Arı kümelerinin, Lindauer'in (1961) gözlemlediği, yeni yuva bölgelerinin "demokratik" seçimi de benzer şekilde işliyor olabilir.

Öncü arılar bir ağaçta duran arı kümesini terk eder ve ağaç kovuğu gibi kalıcı alan arayışına çıkar. Her öncü arı kümeye döner ve daha yeni incelediği bölgenin yönünü ve uzaklığını işaret etmek üzere malum von Frisch kodunu* kullanarak kümenin üzerinde dans eder. Dansın "canlılığı," öncü arının bulduğu yerin değerini yansıtır. Yeni arıların bölgeye gidip orayı kendileri için incelemeleri sağlanır ve eğer bu arılar da yeni bölgeyi "onaylarsa" döndüğünde "bu bölge lehinde" dans eder. Birkaç saat sonra öncüler az miktardaki "gruplara" bölünürler ve her bir grup farklı yuva bölgelerinin "tarafı" olur. Sonunda karara boyun eğenler çoğunluğun dansına katılırken azınlıktaki "fikirler" daha da küçük azınlıklara bölünür. Belirli bir bölge için ezici bir çoğunluğa ulaşıldığında tüm arı kümesi kalkar ve oraya yerleşmek üzere uçar.

* Avusturyalı Karl von Frisch'in çözdüğü arıların dans dili -çn.

Lindauer bu akışı on dokuz farklı arı kümesinde gözlemledi ve bunlardan yalnızca ikisinde ortaklaşa karara daha uzun bir sürede varıldı. Bunlardan birine ilişkin açıklamasını alıntılıyorum:

İki gruptan birinde, öncü arılar birbirlerine rakip oldular; gruplardan biri kuzeybatıdaki yuva alanını işaret ediyorken diğeri kuzeydoğuyu işaret ediyordu. Her ikisi de teslim olmak istemiyordu. Sonunda ana küme havalandı ve sonrasında gözlerime inanamadım; küme kendini bölme peşindeydi. Kümenin yarısı kuzeybatıya diğeri yarısıysa kuzeydoğuya gitmek istiyordu. Öncü arıların her bir grubunun kümeyi kendi seçimine çekmek istediği ortadaydı. Fakat bu doğal olarak imkânsızdı çünkü bir grup daima kraliçe arısız kalacaktı. Sonuçta havada dikkate değer bir mücadele söz konusu oldu, önce 100 metre kuzeybatıya ve sonra 150 metre kuzeydoğuya yöneliyorlardı. Yarım saat sonra arı kümesi ilk bulundukları yerde toplandı. Her iki grup da hemen davetkâr danslarına başladı ve ancak ertesi gün kuzeydoğu grubu pes etti; bu grup dansını sona erdirdi ve böylece kuzeybatı tarafındaki yuva bölgesi konusunda fikir birliğine varılmış oldu [Lindauer 1961, s. 43].

Burada, her ne kadar olabilirlerse de, arıların iki grubunun genetik olarak birbirlerinden farklı olduğuna dair bir sav yoktur. İşaret ettiğim nokta bakımından önemli olan şey her bireyin, toplam etkisi normal olarak eşgüdümlü arı kümesi davranışının ortaya çıkmasına yol açan yerel davranış kurallarına uymasındır. Bu açıkça, çoğunluğun lehindeki “anlaşmazlıkları” çözen kuralları barındırmaktadır. Termit yuvasının dış duvarı için tercih edilecek alanla ilgili anlaşmazlık Lindauer’in arıları arasında yuva alanına ilişkin anlaşmazlığın koloninin varlığını tehdit etmesi kadar önemli olabilir (koloninin sağkalımı, onun, bireylerin bir anlaşmazlığı çözmelerini sağlayan genlerin varlığını sürdürmelerine etkisi bakımından önemlidir). İşe yarayan bir varsayım olarak, termitler arasındaki genetik karmaşıklık nedeniyle ortaya çıkan anlaşmazlıkların aynı kurallarla çözülebilmesini bekleyebiliriz. Bu şekilde genişlemiş fenotip, genetik olarak karmaşık yapıda olan bireyler tarafından inşa edilmiş olsa da belirli ve düzenli bir şekil alabilir.

Bu bölümde bahsedilen hayvan yapıntılarının incelenmesi, ilk bakışta, *olmayana ergi* yöntemine açılmış gibi görünebilir. Bir hayvanın dünyaya yaptığı her etkiye genişlemiş fenotip denebilir mi diye sorulabilir. Poyraz kuşlarının çamurda bıraktığı ayak izleri, koyunların çimenlerde bıraktığı yol izleri ve bir yıl önceden kalan sığır pisliğine işaret eden gür çimen öbekleri için ne söylenebilir? Bir güvercin yuvası kuşkusuz hayvan yapıntısıdır fakat güvercin, dalları toplayarak onların bulunduğu yerin görünümünü de değiştirir. Bu yuva genişlemiş fenotip olarak adlandırılacaksa dalların daha önce bulunduğu yer de neden bu şekilde adlandırılmasın?

Bu soruyu yanıtlamak için öncelikle genlerin fenotipik anlatımlarıyla neden ilgilendiğimize dair temel sebebi hatırlamalıyız. Olası pek çok neden içinde bu kitapta bizi ilgilendiren neden şudur: Esas olarak ilgilendiğimiz şey doğal seçilimdir ve dolayısıyla genler gibi çoğalan aktörlerin varlıklarını sürdürmede gösterdikleri farklılaşmalardır. Genler, alellerinin dünya üzerindeki fenotipik etkilerinin bir sonucu olarak tercih edilirler ya da edilmezler. Bu fenotipik etkilerden bazıları diğerlerinin rastlantısal sonuçları olabilir ve ilgilenilen genlerin sağkalım şansı üzerinde şu ya da bu şekilde bir etkileri olmaz. Bir poyraz kuşunun ayak şeklinin değişmesine neden olan bir genetik mutasyon kuşku yok ki böylece poyraz kuşunun bunu yayma başarısını da etkileyecektir. Bu mutasyon örneğin kuşun çamura batma riskini bir miktar azaltabilirken kuş sert bir yüzeyde koşuyorken onu bir miktar yavaşlatabilir. Bu tür etkilerin doğal seçilimle doğrudan ilişkili olma olasılığı yüksektir. Fakat sözü geçen mutasyon, çamurda kalan ayak izinin şekli üzerine de etki edecektir ve bu tartışmaya açık bir biçimde genişlemiş fenotiptir. Eğer bu ilgilenilen genin başarısı üzerinde bir etkiye sahip değilse (Williams, 1966, s. 12-13), burada doğal seçilim okulunun öğrencilerinin ilgisini çekecek bir şey yoktur ve bunu, her ne kadar öyle yapmak şeklen doğru olsa bile genişlemiş fenotip başlığı altında tartışmanın bir anlamı yoktur. Öte yandan değişen ayak izi, örneğin avcılarının poyraz kuşunu takip etmesini zorlaştırarak, onun varlığını sürdürmesini de etkiler. Ben bunu,

genin genişlemiş fenotipinin bir kısmı olarak değerlendirmek istiyorum. Genin fenotipik etkileri, ister hücre içi biyokimya düzeyinde, ister bütün vücut biçimi ya da genişlemiş fenotip düzeyinde olsun, genlerin kendilerini bir sonraki nesle aktardığı potansiyel araçlar ya da genlerin böyle yapmalarına mani olan engellerdir. Rastlantısal yan etkiler daima araçlar ya da engeller biçiminde etkili olmaz ve bunları, ne geleneksel düzeyde ne de genişlemiş fenotip düzeyinde, genlerin fenotipik anlatımları olarak değerlendirmek durumundayız.

Kitabın bu bölümünün varsayımsal olmak zorunda olması talihsizliktir. Herhangi bir hayvandaki inşa davranışının genetiğine ilişkin ancak birkaç çalışma vardır (örn. Dilger, 1962) fakat bu "yapıntı genetiğinin" ilkesel olarak genel kapsamıyla davranış genetiğinden (Hansell, 1984) farklı olacağını düşünmemiz için bir neden yoktur. Genişlemiş fenotip fikri hâlâ yabancı bir fikirdir. Öyle ki, bir genetikçinin, uygulama düzeyinde yapılması kolay olsa bile, ki kolay değildir, termit yuvasını bir fenotip olarak ele alıp incelemesi hemen mümkün olmayabilir. Bununla birlikte, kunduzların barajlarının ve termit yuvalarının Darwinci evrime tabi olduğunu düşünüyorsak en azından böyle bir genetik dalının teorik geçerliliğini kabul etmeliyiz. Termit yuvaları bol miktarda fosilleşirse omurgalıların iskelet paleontolojisinde bulduğumuz kadar düzgün (ya da kesintili!) bir eğilime sahip aşamalı bir evrimleşme dizisi göreceğimizden kim kuşku duyabilir (Schmidt 1955; Hansell, 1984)?

Bizi bir sonraki bölüme götürecek bir yorumda bulunma izin verin. Şimdiye kadar bir termit yuvasındaki genlerden, hepsi termitlerin hücrelerinin çekirdeğinde bulunuyormuş gibi bahsettim. Genişlemiş fenotiple ilgili "embriyolojik güçlerin," termit bireylerinin genlerinden kaynaklandığı varsayılmıştır. Öte yandan kitabın silahlanma yarışları ve yönlendirmeye ilgili bölümleri buna başka türlü bakmamız konusunda bizi uarmış olmalıdır. Bir termit yuvasındaki tüm DNA elde edilebilseydi bu DNA'nın muhtemelen dörtte biri termitlerin hücre çekirdeklerinden gelmezdi. Her termitin vücut ağırlığının bir kısmını, tipik olarak onların bağırsaklarında ortak biçimde yaşayan ve se-

lulozu sindiren kamçılılar ya da bakteriler oluşturmaktadır. Bu ortakyaşar organizmalar zorunlu olarak termitlere bağlıdır ve termitler de onlara zorunlu biçimde bağımlıdır. Ortakyaşar genlerinin yakın etkili fenotipik gücü, ortakyaşar sitoplazmasındaki protein sentezi aracılığıyla ortaya çıkar. Fakat termit genleri, onları çevreleyen hücrelerin ötesine ulaşp tüm termitin vücudunun gelişimini ve dolayısıyla termit yuvasını yönlendirdiğinde, ortakyaşar genlerin, kendi çevreleri üzerinde fenotipik gücünü göstermek üzere seçilecek olmaları neredeyse kaçınılmaz bir durum değil midir? Bu da fenotipik gücün termit hücreleri ve vücutları, termit davranışları ve hatta termit yuvaları üzerinde gösterilmesini içermeyecek midir? Benzer şekilde, Isoptera'daki (Termitler) gerçek sosyalliğin evrimi termitlerin kendilerinden-se mikroskop ölçeğindeki ortakyaşarların uyarlanması olarak açıklanabilir mi?

Bu bölüm, önce tek bir bireydeki genlerin, sonra birbirinden farklı fakat bir akraba grubunun üyeleri olan yakın akraba bireylerin genlerine ait genişlemiş fenotip düşüncesini açıklamıştır. İleri sürülen savın mantığı bizi, uzak akraba olan bireylere, farklı türdeki ve hatta farklı âlemlerdeki bireylere ait genlerin, mutlaka işbirliği içinde olmasa da, ortaklaşa yönlendirdiği bir genişlemiş fenotip olasılığı üzerinde düşünmeye zorlamaktadır. Bir sonraki adımımızın bizi götürmesi gereken yön budur.

ASALAK GENLERİN EV SAHİBİNDEKİ FENOTİPLERİ

Gelin, dışarıya doğru gidişimizde nereye vardığımızı bir değerlendirelim. Bir genin fenotipik anlatımı, çok sayıda hücreden oluşan bir organizmanın sayısız özelliği üzerinde etkide bulunmak üzere, genlerin biyokimyasal etkisini hemen gösterdiği hücrenin dışına çıkabilir. Bu bilinen bir durumdur ve bizler geleneksel olarak genin fenotipteki anlatımının bu sınırlara ulaşabildiği düşüncesine aşinayız.

Bir önceki bölümde fenotipi, genetik çeşitliliğe tabi olan bireysel davranışlarla inşa edilen, örneğin şayak sineğinin yuvaları gibi, yapıntılara doğru genişleten küçük bir adım attık. Daha sonra genişlemiş fenotipin birden fazla bireyin bedenindeki genlerin ortak etkisi altında ortaya çıktığını gördük. Kunduz barajları ve termit yuvaları birden fazla bireyin davranışlarıyla toplu olarak inşa edilmektedir. Bir kunduzdaki genetik mutasyon, ortaklaşa biçimde ortaya konan yapıntıdaki fenotipik değişimde kendini gösterebilir. Yapıntıdaki fenotipik değişiklik, yeni genin çoğalma başarısı üzerinde bir etkiye sahipse, doğal seçilim, gelecekte var olacak benzer yapıların olasılığını olumlu ya da olumsuz biçimde değiştirecek şekilde işleyebilir. Genin fenotipteki genişlemiş etkisi, örneğin barajın yüksekliğindeki artış, onun varlığını sürdürme şansını tam olarak kuyruk uzunluğu artışı gibi normal fenotipik etkilere sahip bir gen örneğinde olduğu gibi etkiler. Barajın pek çok kunduzun inşa etme davranışının ortak ürünü olması şu ilkeyi değiştirmez: Kunduzların yüksek barajlar yapma eğiliminde olmasını sağlayan genlerin kendileri, her baraj pek çok kunduz tarafından ortaklaşa inşa edilmiş olsa bile ortalama olarak, yüksek barajların yararının (ya da zararının) sonucunu alır. Aynı baraj yapımında çalışan

iki kunduz baraj yüksekliğiyle ilgili farklı genlere sahipse ortaya çıkan genişlemiş fenotipi, organizmaların gen etkileşimlerini yansıtmasına benzer şekilde, genler arasındaki etkileşimi yansıtabilir. Burada, değiştirici genlere ilişkin bir baskılayıcı etki ilişkisinin, hatta baskınlık ve çekiniklik ilişkisinin genişlemiş genetik benzerliği söz konusu olabilir.

Bölümün sonunda belirli bir genişlemiş fenotipik özelliği "paylaşan" genlerin, farklı türlerden, hatta farklı şube ve âlemlerden gelebileceğini gördük. Bu bölüm, iki düşünceyi ortaya koyacaktır. Bunlardan biri, vücudun dışına uzanan fenotipin cansız yapılar olması gerekmediğidir: bunlar canlı dokudan yapılabilir. İkinci düşünce, bir genişlemiş fenotip üzerinde "ortak" genetik etkiler olduğunda, bu ortak etkiler birbiriyle işbirliği içinde olmak yerine çatışma içinde olabilir. Bizim üzerinde durduğumuz ilişkiler, asalaklar ve bunların ev sahipleri arasındaki ilişkilerdir. Asalak genlerin, ev sahiplerinin bedenleri ve davranışlarında fenotipik etkilere sahip olduklarını düşünmenin akla yatkın olduğunu göstereceğim.

Şayak sineklerinin larvaları, sineklerin inşa ettiği yuvanın içinde gezinir. Dolayısıyla bu yuvayı gen aracının dış duvarı, varlığını sürdürme aygıtının muhafazası olarak değerlendirmek uygun görünmektedir. Her ne kadar bir salyangozun kabuğu inorganik ve "ölü" olsa da onu oluşturan kimyasal madde, doğrudan onun hücreleri tarafından salgılandığı için bu kabuğu salyangozun genlerinin fenotipik anlatımının bir kısmı olarak değerlendirmek daha kolaydır. Salyangozun hücrelerindeki genler kabuk kalınlığını etkiliyorsa kabuk kalınlığındaki çeşitlilik genetik çeşitlilik olarak değerlendirilebilir. Böyle değilse bu çeşitlilik "çevreseldir." Karaciğer kelebeklerinin asalaklık yaptığı salyangozların asalak taşımayan salyangozlara göre daha kalın bir kabuğa sahip olduğuna dair çalışmalar mevcuttur (Cheng, 1973). Salyangoz genetiği bakımından ele aldığımızda kabuk çeşitliliğinin bu yönü "çevrenin" kontrolü altındadır –karaciğer kelebeği, salyangozun çevresinin bir parçasıdır– fakat karaciğer kelebeği genetiği açısından baktığımızda bu durum genetik kontrol altında olabilir: bu, gerçekten de, karaciğer kelebeğinin

evrimleşmiş bir uyarlanımı olabilir. Kuşkusuz daha kalın bir kabuk, salyangozun karaciğer kelebeğine karşı verdiği bir tepki, asalağın ona bulaşmasının sıkıcı bir yan ürünü olabilir. Fakat bunun, daha sonraki tartışmalarda kullanılacak ilginç bir fikir olması nedeniyle asalağın uyarlanımı olma olasılığı üzerinde durmama izin verin.

Salyangoz kabuğundaki çeşitliliği, kısmen, salyangoz genlerinin fenotipik anlatımı olarak değerlendirirsek en uygun salyangoz kalınlığına şu şekilde ulaşabiliriz: Seçilim muhtemelen salyangoz kabuğunu çok kalın ve çok ince hale getiren genleri cezalandırır. İnce kabuk yetersiz bir koruma sağlar. Dolayısıyla çok ince kabuktan sorumlu genler doğal seçim tarafından tercih edilmeyecek kendi soy hattı kopyalarını tehlikeye atar. Çok kalın kabuklar salyangozları (ve onun içindeki fazla kalın kabuktan sorumlu genleri) muhtemelen çok iyi bir şekilde korur fakat kalın bir kabuk oluşturma'nın fazla maliyeti salyangozun başarı sağlamasını başka yollarla engeller. Salyangozun vücudunun ekonomisi içinde, daha kalın kabuk yapmak ve fazladan ağırlığı taşımak için tüketilen kaynaklar sözgelimi daha büyük eşey hücreleri yapmak için kullanılabilir. Varsayımsal örneğimizle devam edersek, daha kalın kabuktan sorumlu genler, görece küçük eşey hücreleri gibi denkleştirici dezavantajları tetikleme eğiliminde olacaktır ve böylece bunlar sonraki nesle etkin bir şekilde aktarılmayacaktır. Kabuk kalınlığı ile eşey hücrelerinin büyüklüğü arasında bir ödünleme olmasa bile ödünlemeye benzer türde bir şey olmak zorundadır ve ortalama bir kalınlıkta uzlaşıya varılacaktır. Salyangozun kabuğunu daha kalın ya da daha ince yapma eğilimindeki genler salyangoz gen havuzu içinde başarılı olamayacaktır.

Fakat bu sav, salyangozun kabuk kalınlığı çeşitliliği üzerinde etkisi olan genlerin yalnızca salyangoz genleri olduğunu varsayar. Salyangoz açısından, tanım gereği olarak çevresel olan bazı nedensel etkenlerin, başka bir açıdan, örneğin karaciğer kelebeği açısından, genetik olduğu ortaya çıkarsa ne olur? Karaciğer kelebeğinin bazı genlerinin, salyangoz fizyolojisi üzerindeki etkileri aracılığıyla, salyangozun kabuk kalınlığı üzerinde bir

etkide bulunabildiğine ilişkin yukarıda ileri sürülen savı kabul ettiğimizi varsayalım. Kabuk kalınlığı, karaciğer kelebeğinin bu tip genlerin çoğalma başarısını etkiliyorsa, doğal seçilim, bunların karaciğer kelebeğinin gen havuzunda bulunan alellerine oransal frekansları üzerinde işlemek zorundadır. Öyleyse salyangozun kabuğundaki değişimler, en azından kısmen, karaciğer kelebeğinin genlerinin yararına olan potansiyel uyarlanımlar olarak değerlendirilebilir.

Şimdi, karaciğer kelebeğinin genleri bakımından en uygun salyangoz kabuğu kalınlığının, salyangozun genleri bakımından en uygun kalınlıkla aynı olması olası değildir. Örneğin salyangoz genleri, salyangozun varlığını sürdürmesi bakımından olduğu kadar onun üremesi üzerindeki yararlı etkileri bakımından da seçilecektir fakat (daha sonra üzerinde duracağımız özel koşullar hariç) karaciğer kelebeğinin genleri, salyangozun sağkalımı bakımından önem arz edebilse de salyangozun üremesi bakımından hiçbir değeri olmayacaktır. Salyangozun sağkalımının ve üremesinin doğurduğu talepler arasındaki kaçınılmaz ödünleme ilişkisi içinde salyangoz genleri, en uygun uzlaşmayı sağlamak üzere seçilirken, karaciğer kelebeği genleri, salyangozun sağkalımı avantajına karşılık üremeyi azaltacak ve dolayısıyla kabuğu kalınlaştıracak şekilde seçilecektir. Asalak barındıran salyangozun kabuğunun kalınlaşması, hatırlanacaktır ki, tartışmaya başladığımız gözlemlenen olgudur.

Burada, karaciğer kelebeğinin kendi ev sahibi olan salyangozun üremesi üzerinde doğrudan bir etkisi olmasa da yeni bir salyangoz kuşağı varlığı konusunda bir etkiye sahip olduğuna ilişkin bir itirazda bulunulabilir. Bu doğrudur fakat seçilimin salyangozun üremesini artıracak karaciğer kelebeği uyarlanımlarını tercih edeceği tahminini yapmak üzere bu gerçeği kullanmadan önce dikkatli olmalıyız. Sormamız gereken sorudur: karaciğer kelebeğinin gen havuzunun, salyangozun varlığını sürdürmesinin zararına olarak salyangozun üremesine yardımcı olan genler bakımından zengin olduğu durumda seçilim, ev sahibinin yaşamını uzatmanın ve dolayısıyla kendi varlığını sürdürmesinin ve üremesinin yararına kendi özel ev

sahibi olan salyangozun, hatta asalak aracılığıyla kısırlaşmış salyangozun, üremesini feda eden bencil bir karaciğer kelebeği genini tercih eder mi? Özel bazı koşullar dışında bunun yanıtı evettir. Böyle nadir bir gen, karaciğer kelebeği popülasyonunun yardımsever çoğunluğu tarafından cesaretlendirilen yeni salyangoz kaynağının desteğini sömürebileceğinden karaciğer kelebeğinin gen havuzunu istila edebilir. Bir başka deyişle, salyangozun sağkalımının zararına olarak onun üremesini tercih etmek karaciğer kelebeğinin EKS'si olmayacaktır. Karaciğer kelebeğinin salyangozun kaynak yatırımını üremeden sağkalıma kaydırmayı yönlendiren genleri karaciğer kelebeğinin gen havuzunda tercih edilme eğiliminde olacaktır. Dolayısıyla asalak bulunan salyangozlarda gözlemlenen daha kalın kabuğun bir karaciğer kelebeği uyarlanımı olması tamamen olasıdır.

Bu varsayım doğrultusunda, kabuk fenotipi, tıpkı kunduzların barajının birden fazla kunduzun geninin ortak fenotipi olması gibi, salyangoz genleri kadar karaciğer kelebeklerinin genlerinin de etkilediği ortak bir fenotiptir. Bu varsayıma göre salyangoz kabuğunun en uygun nitelikte iki kalınlığı mevcuttur: görece kalın karaciğer kelebeği-en-uygunu ve biraz daha ince olan salyangoz-en-uygunu. Asalak barındıran salyangozlarda gözlemlenen kalınlık muhtemelen bu iki en uygun nokta arasında bir yerde olacaktır çünkü salyangoz genleri ve karaciğer kelebeği genleri etki edecek bir konumdadırlar ve etkilerini zıt yönlü olarak göstermektedirler. Asalak barındırmayan salyangozlar söz konusu olduğunda, etki gösterecek karaciğer kelebeği geni olmadığından bunların kabuklarının salyangoz-en-uygunu kalınlıkta olması beklenebilir. Fakat bu çok basit. Eğer büyük popülasyonda karaciğer kelebeği istilasının sıklığı yüksekse, gen havuzu muhtemelen karaciğer kelebeği genlerinin kalınlaştırıcı etkisini dengelemek eğiliminde olan genleri taşıyacaktır. Bu da en uygunundan bile daha ince kabuklu fazla dengeleyici fenotiplere sahip asalak barındırmayan salyangozların varlığına neden olacaktır. Bu nedenle, karaciğer kelebeklerinin bulunmadığı bölgelerde kabuk kalınlığının, karaciğer kelebeklerinin bulunduğu alanlarda bunlardan etkilenen salyangozları ile bunlar-

dan etkilenmeyen salyangozlarınki arasında olması gerektiğini tahmin ediyorum. Bu tahmine ilişkin bir kanıt olup olmadığını bilmiyorum fakat buna bakmak ilginç olabilir. Bu tahmin, salyangozun "kazanması" ya da karaciğer kelebeğinin "kazanması" hakkındaki geçici bir varsayıma dayanmamaktadır. Tahmin, salyangoz ve karaciğer kelebeği genlerinin salyangoz fenotipi üzerinde belirli bir etkiye sahip olduğunu varsayar ve bu etkinin niceliksel ayrıntılarından bağımsız olarak devam edecektir.

Karaciğer kelekleri salyangoz kabukları içinde, salyangozların kendi kabukları içinde ve şayak sineklerinin larvalarının taştan yuvaların içinde yaşamasından çok farklı olmayan bir biçimde yaşarlar. Şayak sineklerinin biçiminin ve renginin şayak sineklerinin genlerinin fenotipik anlatımını oluşturabileceği düşüncesi kabul edildiğinde salyangoz kabuğunun biçiminin ve renginin salyangozun içindeki karaciğer keleklerinin genlerinin fenotipik anlatımı olduğu fikrini kabul etmek zor değildir. Bir karaciğer kelebeği geni ve salyangoz geninin bir şayak sineği geniyle sert dış duvar yapma sorunu üzerine akıllıca bir tartışma yürüttüğünü hayal edebilseydik bu konuşmanın karaciğer kelebeği bir asalakken şayak sineği ve salyangozun asalak olmadığı gerçeğine değineceği konusunda kuşkuluyum. Karaciğer kelebeği ve salyangoz genleri tarafından önerilen kalsiyum karbonat salınımına karşılık şayak sineklerinin geni tarafından tercih edilen taş toplamanın birbirine rakip yararlarına ilişkin bir tartışma olacaktır. Kalsiyum karbonat salınımının uygun ve ekonomik yolunun bir salyangoz kullanmak olduğu gerçeğine atıf yapılabilir. Fakat sanırım, genin bakış açısından, asalaklık kavramı bu durumla ilişkisiz olarak değerlendirilecektir. Genlerin üçü de kendisini asalak olarak ya da buna alternatif olarak, sağkalım amacıyla kendi çevrelerindeki dünyayı etkilemek üzere birbiriyle karşılaştırılabilir güç araçları kullanan varlıklar olarak değerlendirebilir. Salyangozun yaşayan hücreleri, salyangozun ve karaciğer kelebeğinin genleri tarafından, tam da nehir yatağındaki taşların şayak geni tarafından değerlendirildiği biçimde, dış dünyada yönlendirilebilecek kullanışlı araçlar olarak değerlendirilecektir.

İnorganik yapıdaki salyangoz kabuğu üzerinde durarak şayak sinekleri yuvaları ve önceki bölümde bahsedilen diğer cansız yapıntılarla bir süreklilik sağlamış oldum ve böylece fenotip kavramını çok küçük miktarlarda giderek genişleterek saflığını sürdürme politikamı devam ettirdim. Fakat artık canlı bir salyangozu boynuzlarından tutma zamanıdır. *Leucochloridium* cinsine ait karaciğer kelebekleri, dikkat çekici biçimde titreşirken salyangozun derisine bakıldığında görülebilen boynuzlarına yerleşirler. Bu, karaciğer kelebeğinin yaşam döngüsündeki bir sonraki ev sahibi olan kuşların, Wickler'ın (1968) ileri sürdüğüne göre, böcekler yerine onları yanıltan duyargaları ısırma eğiliminde olmalarına yol açar. Burada ilginç olan şey karaciğer kelebeklerinin de salyangozların *davranışlarını* yönlendiriyor gibi görünmesidir. İster salyangozun boynuzlarının ucundaki gözleri nedeniyle ister daha dolaylı fizyolojik yollarla olsun, karaciğer kelebekleri salyangozun davranışlarını ışıkla ilişkili olacak şekilde değiştirmeyi başarır. Normalde görülen negatif fototaksinin* yerini karaciğer kelebeği bulaşan salyangozlarda pozitif ışık aranışı alır. Bu onların, kuşlar tarafından daha fazla yenme olasılığının bulunduğu açık alanlara gitmesine neden olur ve bu karaciğer kelebeklerinin yararınadır.

Bir kez daha, eğer bu durum asalak uyarlanımı olarak değerlendirilecekse ve gerçekten de yaygın biçimde böyle değerlendirilmektedir (Wickler 1968; Holmes ve Bethel, 1972), Darwinci uyarlanımların tümü genlerin seçilimiyle evrimleştiği için, asalağın gen havuzunda ev sahiplerinin davranışlarını etkileyen genlerin bulunduğunu varsaymak zorunda kalırız. Tanım gereği böyle genler salyangozun davranışından sorumlu genlerdir ve salyangozun davranışı karaciğer kelebeğinin genlerinin fenotipik anlatımının bir parçası olarak değerlendirilmek durumundadır.

Bir organizmanın hücrelerinde bulunan genler bir başka organizmanın yaşayan bedeni üzerinde genişlemiş fenotipik

* Işığa yönelme davranışı. Negatif fototaksi, ışığın aksi yönüne hareketi belirtir -çn.

etkiye sahip olabilir; bu örnekte bir asalağın genleri fenotipik anlatımı kendi ev sahibinin davranışlarında ortaya koyar. Parazitolojiyle ilgili bilimsel yazın, şimdi genellikle ev sahiplerinin asalaklar tarafından uyarlanımsal yönlendirmesi olarak değerlendirilen pek çok örnekle doludur (örn. Holmes ve Bethel, 1972; Love, 1980). Kuşkusuz bu tür değerlendirmelerde açıkça bulunmak asalakbilimciler (parazitologlar) arasında her zaman rağbet görmemiştir. Örneğin Kabuklularda (*Crustacea*) asalakların neden olduğu kısırlaşmaya ilişkin önemli bir derleme (Reinhard, 1956) ayrıntılı bilgilere ve asalakların kendi ev sahiplerinin kısırlaşmasına neden olduğu doğru fizyolojik kanallara dair savlarla doludur fakat onların neden böyle yapmak üzere seçildikleri üzerine ya da kısırlaşmanın asalak bulaşmasının rastlantısal bir yan ürünü olup olmadığı üzerine bir tartışmadan yoksundur. Daha yakın bir zaman önce yapılan bir derlemenin (Baudoin, 1975) organizmadaki asalağın açısından, asalağın neden olduğu kısırlılığın işlevsel önemi üzerinde kapsamlı bir şekilde durması bilimsel olarak revaçta olanın değişimine ilişkin ilginç bir gösterge olabilir. Baudoin burada şu sonuca varmaktadır: "Bu yayının temel tezleri, (1) asalağın neden olduğu kısırlılık, asalağın uyarlanımı olarak görülebilir ve (2), bu uyarlanımdan kaynaklanan avantajlar ev sahibinin üreme çabasındaki azalmanın bir sonucudur; bu da ev sahibinin sağkalım olasılığını artırır; ev sahibinin çoğalmasının ve/veya asalağın kullanımına hazır enerjinin artışı dolaylı olarak asalağın Darwinci uyumunu artırır." Bu, elbette benim, asalağın tetiklediği salyangoz kabuğu kalınlaşmasından bahsederken ileri sürdüğüm savın tam olarak aynıdır. Yine, asalağın kısırlılığa yol açmasının bir asalak uyarlanımı olduğuna dair inanç mantıksal olarak ev sahibinin fizyolojisinin değişiminden sorumlu asalak genleri olması ya da en azından bir zamanlar var olmuş olması gerektiğini ima eder. Asalağın neden olduğu kısırlaşmanın belirtileri, cinsiyet değişimi, boyut artışı ya da her ne şekilde olursa, asalağın genlerinin genişlemiş fenotipik tezahürü olarak doğru biçimde değerlendirilebilecek olgulardır.

Baudoin'in yorumunun alternatifi, ev sahibinin fizyolojisiindeki ve davranışlarındaki değişikliklerin, asalağın uyarlanımları değil bulaşmanın doğrudan patolojik yan ürünleri olduğudur. Her ne kadar ergin döneminde daha çok bir mantar gibi görünse de asalak bir deniz kabuklusu olan *Sacculina*'yı ele alalım. *Sacculina*'nın, kendisinin ev sahibi olan yengecin kısırlaşmasından doğrudan fayda sağlamadığı söylenebilir fakat üreme organlarına ilişkin dokuların yok olmasının bir yan etkisi olarak yengeç kısırlık belirtileri gösterir. Bununla birlikte Baudoin, uyarlanım varsayımına destek sağlarken, asalakların, ev sahibinin hormonlarını sentezleyerek kısırlaşmaya neden olduğu örneklerle işaret eder ve bunlar kuşkusuz can sıkıcı yan ürünler olmaktan çok, özel uyarlanımlardır. Kısırlaşmanın başlangıçta üreme organları dokularının yok olmasının bir yan ürünü olarak ortaya çıktığı durumlarda bile bana kalırsa seçim, daha sonra asalakların ev sahipleri üzerindeki fizyolojik etkilerinin ayrıntılarını yönlendirmek üzere asalaklar üzerinde etkili olur ve onları kendilerinin refahı lehinde yönlendirir. *Sacculina* muhtemelen kök sisteminin yengecin hangi vücut kısımlarına bulaşacağına ilişkin bazı seçeneklere sahiptir. Doğal seçim kuşkusuz *Sacculina*'daki, yengecin varlığını sürdürmesinin bağlı olduğu hayati organlardan önce yengecin üreme organları dokusunu istila etmesine neden olan genleri tercih eder. Bu türde bir savı daha ayrıntılı bir düzeye uygularsak, üreme organlarının yıkımı yengecin fizyolojisi, anatomisi ve davranışı üzerinde çoklu ve karmaşık etkilere sahip olduğundan, seçilimin asalaklar üzerinde onların kısırlaştırma tekniğine, kısırlaşmanın başlangıçtaki rastlantısal sonuçlarından daha fazla faydalanmalarını sağlamak amacıyla, ince ayar çekmek üzere etkili olacağını tahmin etmek tamamen akla yatkındır. Asalaklar üzerine çalışan pek çok çağdaş bilim insanının bu düşünceye katılacağına inanıyorum (P. O. Lawrence'la kişisel görüşmem). Dolayısıyla benim bunun üzerine eklediğim tek şey, asalağın neden olduğu kısırlaşmanın bir uyarlanım olduğuna dair yaygın inancın ev sahibinin değişen fenotipinin asalak genlerinin genişlemiş fenotipinin bir parçası olduğu mantıksal çıkarımıdır.

Asalaklar genellikle ev sahiplerinin gelişmesini engellerler ve bunu, bulaşmanın (*infection*) can sıkıcı yan ürünü olarak görmek kolaydır. Bu nedenle ilgi, daha çok asalağın ev sahibinin gelişimini hızlandırdığı nadir durumlara gösterilir ve ben de kalınlaşan salyangoz kabukları örneğinden zaten bahsetmiştim. Cheng (1973, s. 22), bu durumlara ilişkin açıklamasına açığa vuran bir cümleyle başlar: "Asalakların genellikle sahiplerine zarar verdiği, enerji kaybına neden olduğu ve kötü bir sağlığa yol açtığı düşünülse de onların ev sahiplerinin büyümesini tetiklediği durumlar da bilinmektedir." Fakat Cheng burada bir Darwinci biyolog olmaktan çok tıp doktoru gibi konuşmaktadır. Eğer "zarar," hayatta kalış ve "sağlıktan" çok üreme başarısı bakımından tanımlanıyorsa büyümenin artırılması, salyangoz kabuklarına ilişkin tartışmamda verilmiş olan nedenlerden ötürü gerçekten de ev sahibine zararlıdır. Doğal seçim büyük olasılıkla en uygun olan ev sahibi büyüklüğünü tercih etmiştir ve asalak, ev sahibinin bu büyüklükten *her iki yönde* de sapmasına yol açıyorsa, aynı zamanda ev sahibinin sağkalımına olumlu etkide bulunuyor olsa bile muhtemelen onun üreme başarısına zarar veriyordur. Büyüme artışına dair Cheng tarafından verilen tüm örnekler, kaynakların asalağın tetiklemesiyle ev sahibinin üremesinden alınıp (ki bu asalağın çıkarına değildir), ev sahibinin kendi bedeninin büyümesine ve sağkalımına kaydırılması (bu tamamen asalağın çıkarınadır) olarak anlaşılabilir (bir kez daha grup seçilimcilerinin, ev sahiplerinin yeni neslinin varlığının asalak *türleri* için önemli olduğu savunusuna karşı dikkatli olmamız gerekiyor).

Bir tenya türü olan *Spirometra mansanoides*'in larvalarının bulaştığı fareler, bulaşma olmayan farelere göre daha hızlı büyürler. Tenyaların bunu farenin büyüme hormonuna benzeyen bir madde salarak başardığı gösterilmiştir. Daha çarpıcı olanı, bir sporlu olan *Nosema*, *Tribolium* cinsine ait böcek larvalarına bulaştığında larvalar genellikle ergin bireylere farklılaşamaz. Bunun yerine deri değiştirme evresinde olan larva olarak büyümeye devam ederler ve sonuçta asalak bulunmayan kontrol grubunun iki katından daha fazla ağırlıkta dev bir larva olurlar.

Kanıtlar üremeden bireysel büyümeye giden böceğin önceliğindeki bu büyük değişimin protozoya (tek hücreli organizmaya) ait asalak tarafından salınan gençlik hormonundan ya da onun benzerinden kaynaklandığını ortaya koymaktadır. Bu, daha önce kabukluların asalağa bağlı kısırlaşma örneğinde ileri sürüldüğü gibi can sıkıcı yan ürün teorisini çürüttüğü için ilginçtir. Gençlik hormonları protozolar tarafından değil böcekler tarafından düzenli olarak sentezlenen özel moleküllerdir. Böceğe ait bir hormonun bir protoza tarafından sentezlenmesi özel ve oldukça karmaşık bir uyarlanım olarak değerlendirilmelidir. *Nosema*'nın gençlik hormonu sentezleme kapasitesinin evrimi *Nosema* gen havuzunda bulunan genlerin seçilimiyle meydana gelmiş olmalıdır. Bu genlerin fenotipteki etkileri kendisini böceklerin vücudunda açığa vuran genişlemiş fenotip etkileriydi.

Bir kez daha bireysel yarara karşılık grup yararı sorunu daha şiddetli bir biçimde karşımıza çıkmaktadır. Bir böcek larvasıyla karşılaştırıldığında bir protozoon o kadar küçüktür ki kendi başına böceği etkileyecek kadar yeterli dozda hormon biriktiremez. Hormon üretimi, çok sayıda protozoonun grup olarak hareketiyle mümkün olmak durumundadır. Böcekte bulunan tüm asalaklara yarar sağlar fakat her bir bireye grubun kimyasal eylemine küçük miktarlarda katkı sağlama maliyeti getiriyor olmalıdır. Eğer bir protozoon genetik olarak karmaşıksa ne olacağını bir düşünün. Bir protozoon grubunun hormon sentezlemek üzere işbirliği yaptığını varsayalım. Kendisinin grup etkinliğinden çekilmesine neden olan nadir bir gene sahip bir birey kendisini sentez maliyetinden kurtarır. Kendisinin grup sentezine yaptığı katkının kaybı rakiplerine kendisine zarar verdiği kadar zarar verecektir. Maliyetten bu şekilde bir kurtarma ona ve onun gruptan ayrılmasına neden olan gene hızlıca fayda sağlayacaktır. Her durumda, kendisine büyük bir maliyet tasarrufu sağlasa da, grubun üretkenliğindeki kayıp çok az olacaktır. Dolayısıyla özel bazı koşullar dışında, genetik rakiplerle beraber ortaklaşa grup sentezinde yer almak evrimsel olarak kararlı bir strateji değildir. Belirli bir böcekteki tüm *Nosema*'ların yakın akraba, hatta muhtemelen birbirinin aynı olan klonlar

olmalarını beklemeliyiz. Buna ilişkin doğrudan bir kanıt olup olmadığını bilmiyorum fakat bu beklenti tipik sporozoa hayat döngüsüyle uyumludur.

Baudoin, asalak kısırlaştırmasıyla ilişkili olarak benzer bir noktayı doğru bir biçimde vurgulamaktadır. "Aynı ev sahibi bireydeki kısırlaştırıcıların akrabalığı" isimli bölümde "Asalak kısırlaştırması neredeyse sürekli olarak hem tekil asalaklar hem de bunların yavruları tarafından oluşturulur... asalak kısırlaştırması genellikle tek bir genotip tarafından ya da oldukça yakın genotipler tarafından oluşturulur. Karaciğer kelebeklerinin larvalarının yılanlara bulaştığı durum istisnadır... Bu durumda asalak kısırlaştırması birbirinin tamamen aynısı olabilir." Baudoin bu olguların tamamen farkındadır: "...Ev sahibi bireydeki kısırlaştırıcıların genetik ilişkileri öyle bir yapıdadır ki bireysel genotip düzeyindeki doğal seçim gözlemlenen etkileri açıklayabilir."

Ev sahibinin davranışlarını yönlendiren asalaklara ilişkin pek çok ilginç örnek verilebilir. Ev sahibi olan böceklerden kurtulup ergin bireyler olarak yaşadıkları suya geçmeleri gereken Nematomorflar (Kılımsısolucanlar) için "...asalağın yaşamındaki temel zorluk suya dönüştür. Asalağın kendi ev sahibinin davranışını etkilemesi ve onu suya dönmek üzere "cesaretlendirmesi" özellikle ilgi çekicidir. Bunun nasıl sağlandığına ilişkin mekanizma bilinmemektedir fakat asalağın gerçekten de ev sahibini genellikle intiharla sonuçlanacak şekilde etkilediğini ortaya koyan yeterli sayıda farklı veri mevcuttur... Daha çarpıcı bir veri, asalak bulaşmış ve bir göletin üzerinde uçan bir arının, göletin 1,8 m üzerindeyken doğrudan suya daldığını bildirmektir. Bundan hemen sonra Nematomorflar dışarı çıkar ve yaralı arıyı ölmeye bırakarak suda yüzerler" (Croll, 1966).

Nihai ev sahibine geçecekleri ara geçiş basamağı oluşturan bir ev sahibinin bulunduğu hayat döngüsüne sahip asalaklar, bu ev sahibinin davranışlarını nihai ev sahibi tarafından yenmek üzere yönlendirirler. Bununla ilgili bir örneği salyangoz uzantılarındaki *Leucochloridium*'da görmüştük. Holmes ve Bethel (1972), pek çok örneği derlemiş ve kendileri bize en kap-

samlı olarak araştırılmış örneklerden birini sunmuştur (Bethel ve Holmes, 1973). Holmes ve Bethel, Başı dikenli solucanlara (*Acanthocephala*) ait iki tür olan *Polymorphus paradoxus* ve *P. marilis*'le çalışmışlardır. Her iki tür de tatlısu karidesi olan (gerçekte amfipot) *Gammarus lacustris*'i ara geçiş dönemi ev sahibi olarak ve ördekleri de nihai ev sahibi olarak kullanır. Bununla birlikte *P. paradoxus*, daha çok su yüzeyinde bulunan yaban ördeğine özelleşmişken *P. marilis* dalıcı ördeklere özelleşmiştir. Öyleyse ideal olarak *P. paradoxus*, karideslerin ördekler tarafından yenme olasılıkları yüksek olan su yüzeyinde yüzmesini sağlamaktan yarar sağlayabilirken *P. marilis* karideslerin yüzeye çıkmasını engellemekten fayda sağlayabilir.

Asalak bulaşmayan *Gammarus lacustris* ışıktan uzak durmaya eğilimlidir ve göl dibine yakın durur. Bethel ve Holmes, *P. paradoxus*'un tam gelişmiş larvaları (*cystacanth*s) bulaşan karideslerin davranışlarında çarpıcı değişiklikler olduğunu fark etmişlerdir. Bunlar yüzeye yakın durmuş, ısrarla yüzeydeki bitkilere ve hatta araştırmacıların bacaklarındaki tüylere yapışmışlardır. Bu yüzeye yapışma davranışı muhtemelen onları su yüzeyindeki yaban ördekleri ve hatta *P. paradoxus*'un alternatif nihai ev sahibi olan misk sıçanı tarafından avlanmaya açık hale getirir. Bethel ve Holmes, otlara yapışma davranışının, asalak bulaşmış karidesleri özellikle göl yüzeyinde salınan bitkileri toplayıp beslenmek için yuvasına götüren misk sıçanına açık hale getirdiğini düşünmektedir.

Laboratuvar testleri *P. paradoxus* larvalarının bulaştığı karideslerin tankın ışık olan tarafına gittiğini ve ışık kaynağına yaklaştığını doğrulamıştır. Bu, asalak bulaşmamış karidesler tarafından gösterilen davranışın tam tersidir. Tesadüf eseri olarak, asalak bulaşan karidesler, karşılaştırılabilir bir örnek olan Crowden ve Broom'un (1980) balıklarındaki gibi, genellikle hasta değildir ve edilgen biçimde yüzeye doğru süzülmezler. Bu karidesler sıklıkla su yüzeyinden ayrılarak etkin bir şekilde beslenmişlerdir fakat bir parça yiyecek yakaladıklarında, normal karidesler yiyeceği dibe götürürken bunlar yiyeceği hızlıca yüzeye götürüp orada yemektir. Su yüzeyinin ortalarındaiken

ürktüklerinde normal karidesler gibi dibe gideceklerine yüzeye yönelmektedirler.

Öte yandan diğer tür olan *P. marilis*'in larvalarının bulaştığı karidesler yüzeye yapışmazlar. Laboratuvar testlerinde, akvaryumun karanlık olan kısmındansa aydınlık olan kısmına geçmişler fakat ışık kaynağına doğru yönelmemişlerdir. Yüzeyde olmaktansa aydınlık tarafta rastgele olarak dağılmışlardır. Ürktüklerindeyse yüzeydense dibe yönelmişlerdir. Bethel ve Holmes iki asalak türünün ara geçiş dönemindeki ev sahibinin davranışını farklı şekillerde yönlendirdiğini ileri sürmektedir ve asalaklar karidesleri sırasıyla yüzeyde beslenen ve dalıcı nitelikteki nihai ev sahipleri tarafından avlanmaya daha açık hale getirmektedir.

Daha sonraki bir yayın (Bethel ve Holmes, 1977) bu varsayımı kısmen doğrulamıştır. Laboratuvarda bulunan yaban ördeği ve misk sıçanları, asalak bulaşmamış karideslerdense *P. paradoxus* bulaşmış karidesleri yakalamıştır. Öte yandan *P. marilis* bulaşan karidesler, ne yaban ördekleri ne de misk sıçanları tarafından bulaşma olmayanlara göre daha fazla tercih edilmiştir. Dalıcı bir avcının kullanıldığı ve tahminen *P. marilis* larvalarının bulaştığı karideslerin, bu durumda, görece daha avlanabilir olduğu, çift taraflı bir deney yapmak oldukça cazip görünmektedir. Böyle bir deney henüz yapılmamıştır.

Gelin Bethel ve Holmes'ün varsayımını geçici olarak kabul edelim ve bu varsayımı genişlemiş fenotip dilinde ifade edelim. Karidesin değişen davranışı başı dikenli solucan asalağı tarafındaki bir uyarlanım olarak değerlendirilir. Eğer bu doğal seçim aracılığıyla oluyorsa solucan gen havuzunda karides davranışı "için" bir genetik çeşitlilik bulunmalıdır, başka türlü doğal seçilimin üzerinde işleyeceği hiçbir şey yoktur. Öyleyse, karideslerin vücudundaki fenotipik anlatıma sahip solucan genlerinden, insan vücudunda fenotipik anlatıma sahip olan insan genleri hakkında konuşmaya alışık olduğumuz bağlamda söz edebiliriz.

Karaciğer kelebeği türü olan ("beyin kurdu") *Dicrocoelium dendriticum* nihai ev sahibine ulaşma şansını artırmak için

ara dönem ev sahibini yönlendiren asalaklara dair bir başka güzel örneği oluşturur (Wickler 1976; Love, 1980). Nihai ev sahibi koyun gibi bir toynaklıken ara dönem ev sahibi önce bir salyangoz ve sonra da karıncadır. Normal hayat döngüsü karıncanın şans eseri koyun tarafından yenmesini gerektirir. Öyle görünüyor ki karaciğer kelebeklerinin larvaları (*cercaria*) bunu daha önce sözü geçen *Leucochloridium*'dakine benzer bir yolla başarmaktadır. Subözofageal ganglionlara yerleşen ve oldukça doğru biçimde adlandırılan "beyin kurdu" karıncanın davranışını değiştirir. Asalak bulaşmamış karıncalar soğuk olduğunda yuvaya dönerken asalak bulaşan karıncalar, otların tepesine tırmanır, çenelerini bitkiye kenetler ve uykuya dalmış gibi orada hareketsiz olarak kalırlar. Burada beyin kurdunun nihai ev sahibi tarafından yenmeye açık hale gelirler. Asalak bulaşan karınca, normal karınca gibi, asalak için pek de iyi bir şey olmayan gün ortası sıcaklığında ölmekten kaçınmak için otun gövdesinden aşağı iner fakat öğlenden sonraki serinlikte açık havadaki dinlenme konumuna geçer (Love, 1980). Wickler (1976) yaklaşık elli larvadan yalnızca birinin beyne yerleştiğini ve bu süreçte öldüğünü belirtmektedir: "Bu larva diğer larvalar için kendini feda etmektedir." Makul bir şekilde Wickler, daha sonra bir karıncada bulunan bir grup larvanın çoklu embriyonik bir klon oluşturacağını tahmin eder.

Çok daha karmaşık bir örnek, az sayıdaki bitki kanserlerinden biri olan taç tümörüdür (Kerr 1978; Schell vd., 1979). Kanserden farklı olarak *Agrobacterium* isimli bir bakteri tarafından başlatılır. Bu bakteri kanseri ancak küçük bir kromozom dışı DNA halkası olan Ti plazmitini taşıyorsa başlatabilir. Ti plazmiti her ne kadar diğer DNA eşleyicilerinin, bu örnekte ev sahibi, etkisi altında bir araya getirilen hücresel aygıttan ayrı olarak başarılı olamazsa da özerk bir eşleyici olarak (Bölüm 9) ele alınabilir. Ti genleri bakteri hücrelerinden bitki hücrelerine aktarılır ve bu genleri alan bitkiler kontrolsüz bir şekilde çoğalmak üzere uyarılır. Bu nedenle bu duruma kanser adı verilir. Ti genleri, normalde bitkilerin üretilip kullanmadığı bir madde olan opini büyük miktarlarda sentezlemesine neden olur. İlginç

olan şu ki, opin bakımından zengin bir çevrede, Ti taşıyan bakteriler taşımayan bakterilerden çok daha iyi bir biçimde ürer ve hayatta kalır. Bunun nedeni Ti plazmitlerinin bakteriye opinleri enerji ve kimyasal madde kaynağı olarak kullanmasına olanak veren bir gen kümesini bulundurmasıdır. Ti plazmitlerinin, kendisini taşıyan bakterinin ve dolayısıyla kendi kopyalarının yararına bir yapay seçilimi gerçekleştirdiği bile düşünülebilir. Kerr'in ifade ettiği gibi opinler bakteriler arası birleşmeyi ve plazmit aktarımını teşvik eden bakteriyel "afrodizyaklar" olarak da işlev görür.

Kerr (1978) şöyle bir sonuca varır: "Bu biyolojik evrimin çok şık bir örneğidir; hatta bakteriler arasındaki belirgin fedakârlığı bile ortaya koymaktadır... Bakteriden bitkiye aktarılan DNA'nın bir geleceği yoktur; bitki ölünce o da ölür. Fakat bitki hücrelerini opin üretecek şekilde değiştirerek (a) bakteri hücrelerindeki aynı DNA'nın tercihli seçilimi ve (b) bu DNA'nın başka bakteri hücrelerine aktarımı garanti altına alınır. Bu, yalnızca gen taşıyıcısı olabilecek organizmalar düzeyinde değil genler düzeyindeki evrimi ortaya koymaktadır." (Bu tür ifadeleri duymak kuşkusuz çok güzel fakat umarım Kerr gen taşıyıcısı "olabilecek" yersiz uyarasına dair açık merakımı affeder. Bu daha çok "Gözler belki de ruhun pencereleridir" ya da "O, belki de aşkım kırmızı kırmızı bir gül gibidir" demeye benziyor. Belki de bu bir editörün elinden çıkmadır!) Kerr şöyle devam eder: "Pek çok ev sahibinde (ama hepsinde değil) doğal olarak tetiklenen taş tümörlerinde çok az sayıda bakteri tümör içinde canlı kalır... İlk bakışta hastalık yapıcılığın biyolojik bir avantaj sağlamadığı düşünülebilir. Ev sahibi tarafından yapılan opin üretimi ve bunun, tümörün yüzeyinde yaşayan bakteriler üzerindeki etkisi dikkate alındığında genlerin hastalık yapmaya yönelik güçlü seçim avantajı anlaşılır hale gelir."

Mayr (1963, s. 196-7), böcekler için yuva oluşturmak üzere tümör yapan bitkileri ileri sürdüğüm tezin lehinde olacak şekilde öyle bir tartışır ki onu yorumsuz olarak eksiksiz biçimde alıntılacağım:

Bir bitki kendisinin düşmanı olan bir böcek için muhteşem bir yuva olan tümörü neden oluşturur? Aslında burada iki seçim baskısı söz konusudur. Bir tarafta, seçim tümörde bulunan böcek popülasyonu üzerinde işler ve tümörü tetikleyen kimyasal maddeleri, genç larvalara en üst düzeyde koruma sağlayan tümörü oluşturmalarını sağlayanları tercih eder. Bitki üzerindeki ters yönlü seçim baskısı çoğu durumda çok küçüktür çünkü oluşan birkaç tümör bitkinin canlılığına çok az zarar verecektir. Bu durumdaki "uzlaş" tamamen tümördeki böcekler lehindedir. Tümör böceklerinin çok yüksek yoğunluğa varması, genellikle ev sahibi bitkiyle ilişkili olmayan yoğunluğa bağlı etkenler tarafından engellenir.

Mayr burada böceğin önemli derecedeki yönlendirmesine karşı neden savaşımadığını açıklamak için "hayat/yemek ilkesinin" eşdeğerini kullanır. Benim için yalnızca bunu eklemek gerekliydi. Mayr, tümörün, bitkinin değil böceğin yararına bir uyarlanım olduğu konusunda haklıysa bu ancak böceğin gen havuzundaki genlerin doğal seçilimi aracılığıyla evrimleşebilir. Mantıksal olarak bunu, böceğin bazı başka genlerinin, diyelim göz rengi geninin, böceğin dokusunda fenotipik anlatıma sahip olduğunun söylenebileceği bağlamda bitki dokusunda fenotipik anlatıma sahip genler olarak değerlendirebiliriz.

Genişlemiş fenotip öğretisini tartıştığım meslektaşlarım sürekli olarak aynı eğlenceli savları ileri sürüyorlar. Soğuk algınlığına yakalandığımızda hapsiirmamız yalnızca bir tesadüf müdür yoksa bu, virüslerin bir başka ev sahibine bulaşma şansını artırmak için yaptıkları yönlendirmenin bir sonucu mudur? Cinsel yolla bulaşan hastalıklardan biri, yalnızca bir arzuyu tetiklese bile kunduz böceği gibi libidoyu artırır mı? Kuduz hastalığının davranışsal belirtileri virüsün aktarılma şansını artırır mı (Bacon ve Macdonald, 1980)? "Bir köpek kuduz olduğunda vücut sıcaklığı hızlı bir biçimde değişir. Köpek genellikle bir iki gün daha sevecen davranır ve salyasında bulunan virüs düşünlüğünde tehlikeli bir eylem olan yalama davranışı gösterir. Bir süre sonra huzursuzlaşır ve yoluna çıkan herkesi ısırmaya hazır biçimde yalnız başına dolaşır." (*Encyclopaedia Britannica*, 1977). Etçil olmayan hayvanlar bile kuduz virüsü tarafın-

dan ısırma yönlenmektedir ve normalde zararsız olan ve meyveyle beslenen yarasaların ısırmasıyla hastalığa yakalanan insanlara ilişkin kayıtlar mevcuttur. Salyada bulunan virüsün yayan ısırganın gücünden farklı olarak "huzursuz bir şekilde dolaşmak," virüsün daha etkin bir şekilde yayılmasına hizmet edebilir (Hamilton ve May, 1977). Ucuz hava yolculuğunun geniş çapta olabilirliğinin insan hastalıklarının yayılışı üzerindeki çarpıcı etkisi çok açıktır: "Seyahat eden böcek" ifadesinin benzetimden öte bir önemi olabileceğini merak etmeye cesaretimiz var mı?

Okurlar bu tür savları muhtemelen benim gibi zorlama bulacaktır. Bunlar sürüp gidecek *türde* şeylerin gamsız açıklamaları olarak ortaya atılmıştır (ayrıca bu şekilde düşünmenin tıbbi önemine dikkat çeken Ewald, 1980'e de bakınız). Ortaya koymam gereken tek şey, *bazı* örneklerde, ev sahibindeki belirtilerin doğru biçimde asalakların uyarlanımı olarak değerlendirilebilmesidir. Buna örnek olarak *Tribolium*'da protozanın sentezlediği gençlik hormonu tarafından tetiklenen Peter Pan sendromu verilebilir. Bu tür bilinen bir asalak adaptasyonundan bahsederek varmak istediğim sonuç tartışmaya açık bir sonuç değildir. Eğer ev sahibinin davranışı ya da fizyolojisi bir asalak uyarlanımıysa, ev sahibini yönlendirecek asalak genleri var olmalıdır (ya da var olmuş olmalıdır) ve dolayısıyla ev sahibinin yönleneceği, bu asalak genlerinin fenotipik anlatımının bir parçasıdır. Genişlemiş fenotip, hücrelerinde genlerin bulunduğu vücuttan dışarı, diğer organizmaların yaşayan dokularına uzanır.

Sacculina geninin yengecin bedeniyle olan ilişkisi, ilkesel olarak, sayak sineklerindeki genin taşlarla ve insan geninin de insan derisiyle olan ilişkisinden farklı değildir. Bu bölümde ortaya koymaya çalıştığım birinci husus budur. Bunun, 4. Bölümde, başka bağlamda ifade ettiğim doğal sonucu, bir bireyin davranışı, her zaman kendi genetik refahını en üst düzeye çıkaracak şekilde tasarlanmış olarak öngörülebilir olmayabilir: bu davranış bir başkasının genetik refahını en üst düzeye çıkarıyor olabilir. Bu, bizim örneğimizde bireyin içindeki asalaktır. Bir sonraki bölümde daha da ileri gideceğiz ve bir bireyin bazı

özelliklerinin mutlaka içinde bulunan bir asalak olması gerek-meyen başka bireylerdeki genlerin fenotipik anlatımı olarak de-ğerlendirilebileceğini göreceğiz.

Bu bölümde vurgulanan ikinci husus, herhangi bir genişlemiş fenotipik özellik ile ilgili genlerin birbiriyle uyumlu olmaktan zi-yade çatışma içinde olabileceğidir. Yukarıda verilen örneklerden herhangi biri bağlamında konuşabiliyordum fakat yalnızca birin-den, asalağın etkisiyle kalınlaşan salyangoz kabuğu örneğinden bahsedeceğim. Bu hikâyeyi biraz daha farklı bir bakımdan yine-lemek gerekirse, bir salyangoz genetiği araştırmacısı ve bir asalak genetiği araştırmacısı aynı fenotipik çeşitliliğe, salyangoz kabuğu çeşitliliğine bakabilir. Salyangoz genetikçisi ebeveynlerin ve on-ların yavrularının kabuk kalınlığını ilişkilendirerek çeşitliliği bir genetik ve çevresel bileşen arasında paylaşırabilir. Asalak gene-tikçisi, gözlemlenen aynı çeşitliliği, bundan bağımsız bir şekilde, genetik ve çevresel bileşenler arasında, belirli bir asalak taşıyan salyangozların kabuk kalınlığı ile aynı asalakların yavrularını taşıyan salyangozların kabuk kalınlığını ilişkilendirerek pay-laştırabilir. Salyangoz genetikçisi söz konusu olduğu müddetçe, asalak dağılımı onun "çevresel" çeşitlilik diye adlandırdığı şeyin parçasıdır. Buna karşılık, asalak genetikçisi için salyangoz genle-rinden kaynaklanan çeşitlilik "çevresel" çeşitliliktir.

"Genişlemiş genetikçi" genetik çeşitliliğin her iki kaynağı-nın da bilincindedir. Etkileşim biçimi hakkında endişe duymak durumunda kalacaktır -eklemeli mi, çarpımsal mı "epistazi" (baskınlık durumu) var mı vb- fakat ilkesel olarak bu tür en-dişeler hem salyangoz hem de asalak genetikçisi için tanıdık-tır. Herhangi bir organizma içindeki farklı genler, aynı fenoti-pik özellikleri etkiler ve bunların etkileşim biçimi, "genişlemiş" bir genomdaki genlerle ilişkili olduğu kadar normal bir genom içindeki genlerle de ilişkili bir sorundur. Salyangoz ve asalak genlerinin etkileri arasındaki etkileşimler, bir salyangoz geni ile başka bir salyangoz geninin etkileri arasındaki etkileşimden ilkesel olarak farklı değildir.

Daha önemli bir farklılığın bulunup bulunmadığı sorulabi-lir. Salyangoz geni, salyangoz geniyle eklemeli, çarpımsal ya da

başka türlü bir şekilde etkileşebilir fakat bunlar özünde aynı çıkara sahip değiller mi? Her biri aynı sonuca, salyangozun sağkalımı ve üremesi sonucuna varmak üzere işledikleri için geçmişte seçilmişlerdir. Asalak geni ve asalak geni de aynı sonuç için, asalağın üreme başarısı için işlev görmektedir. Fakat salyangoz geni ve asalak geni de aynı sonuç için, asalağın üreme başarısı için işlemektedir. Fakat salyangoz geni ve asalak geni özünde aynı çıkara sahip değildir. Biri salyangozun üremesini teşvik ederken diğeri asalağın üremesini teşvik etmektedir.

Son paragrafa yapılan itirazlarda bir gerçeklik söz konusu fakat bu gerçekliğin tam olarak nerede olduğu konusunda açık olmak önemlidir. Burada asalak genlerini, rakip salyangoz genleri birliğine karşı birleştiren bir sendika ruhu söz konusu değildir. Zararsız bir insan merkeziliği sürdürürsek, her gen aynı lokusta bulunan alelleriyle savaşıyor ve kendi alelleriyle karşı savaşında kendisine yardımcı olduğu kadar diğer lokuslardaki genlerle de "birlik" oluşturacaktır. Bir asalak geni diğer asalak genleriyle bu şekilde "birlik" oluşturabilir fakat bununla eşit olacak şekilde, eğer şartlar uygunsa, belirli salyangoz genleriyle de birlik oluşturabilir. Eğer salyangoz genlerinin birlikte çalışmak üzere ve rakip asalak genleri grubuna karşı çalışmak üzere seçildiği doğruysa bunun tek nedeni, salyangoz genlerinin diğer salyangoz genlerinde olduğu gibi dünyadaki aynı olaylardan yarar sağlamaya meyilli olmasıdır. Asalak genleri farklı olaylardan fayda sağlar. Asalak genleri farklı olaylar kümesinden yarar sağlarken salyangoz genlerinin aynı olaylardan yarar sağlamasının gerçek nedeni basitçe şudur: tüm salyangoz genleri sonraki nesle geçerken aynı rotayı, salyangoz gametlerini kullanır. Öte yandan tüm asalak genleri sonraki nesle geçmek için farklı bir yol olan asalak larvalarını kullanmalıdır. Salyangoz genlerini asalak genlerine karşı ya da asalak genlerini salyangoz genlerine karşı "birleştiren" tek başına bu durumdur. Asalak genlerinin ev sahibinin bedeninden çıkıp onun eşey hücrelerine geçmesi gibi bir durum söz konusu olsaydı işler farklı olurdu. Ev sahibine ve asalağa ait genlerin çıkarları birbirinin aynı değildir fakat salyangoz

ve onun asalağı örneğinde çıkarlar birbirine çok daha yakın olabilir.

Öyleyse yaşama genişlemiş fenotip açısından bakıldığında, asalağın kendi genlerini belirli bir ev sahibinden yeni bir ev sahibine yayma araçları hayati önem kazanır. Asalağın ev sahibinin vücudundan çıkış araçları ev sahibininkiyle aynıysa (ev sahibinin eşey hücreleri ya da sporlarıysa) asalak ve ev sahibinin genlerinin “çıkarları” arasında görece az bir çatışma olacaktır. Örneğin her ikisi de ev sahibinin kabuk kalınlığı konusunda “hemfikir olacaktır.” Her ikisi de yalnızca ev sahibinin sağkalımı için değil aynı zamanda ev sahibinin üremesi için de işlemek üzere, tüm kapsamıyla, seçilecektir. Bu, ev sahibinin kur yapmadaki başarısını içerebilir ve hatta asalak, ev sahibinin kendi yavrusu tarafından “kalıtılmayı” amaçlarsa, ev sahibi ebeveyn bakımında başarı sağlar. Bu koşullar altında asalağın ve ev sahibinin çıkarları öyle bir ölçüde rast gelir ki ayrı bir asalağın varlığını saptamak bizim için zor hale gelir. Bu kadar yakın olan asalaklar ya da ortakyaşarlar, asalakbilimciler ve “ortakyaşarları inceleyenler” bakımından önemli bir çalışma alanıdır. Bu ortakyaşarlar kendi ev sahiplerinin vücudunun varlığını sürdürmesi kadar onun eşey hücrelerinin başarısıyla da ilgilenmektedir. Bazı likenler ve böceklerde onların yumurtaları aracılığıyla bulaşan ve bazı durumlarda ev sahibinin eşey oranını etkiliyor görünen bakteriyel ortakyaşarları (endosimbiontlar) (Peleg ve Norris, 1972) buna ilişkin umut vaat eden örnekler olabilir.

Kendi kendine çoğalan DNA'larıyla mitokondriler, kloroplastlar ve diğer hücre organelleri de bu bağlamda çalışmak için uygun adaylar olabilir. Hücresel ekolojinin sakinleri olan yarı-özerk ortakyaşarlar olarak görülen hücre organelleri ve mikroorganizmalara ilişkin büyüleyici bir açıklama Richmond ve Smith (1979) tarafından yönetilen *The Cell as a Habitat* [Habitat Olarak Hücre] adlı sempozyum kitabında yapılmıştı. Smith'ın giriş bölümündeki kapanış sözleri oldukça yerinde ve unutulmaz niteliktedir: “Cansız habitatlarda, bir organizma var olabilir de var olmayabilir de. Hücre habitatında, istilacı bir

organizma genel arka planla harmanlanarak kendi parçalarını kaybedebilir ve ihanete uğrayan eski varoluş biçimi ancak kalıntı olarak karşımıza çıkabilir. Gerçekten de bunlardan biri *Alice Harikalar Diyarında* adlı eserdeki Cheshire Kedisini hatırlatmaktadır. Alice onu izlerken kuyruğundan başlayıp geri kalanı gittikten sonra bir zaman devam eden sırtışıyla son bularak oldukça yavaş biçimde ortadan kaybolur" (Smith, 1979). Margulis (1976) sırtışın kaybolmasının tüm aşamalarına ilişkin ilginç bir inceleme sunmaktadır.

Richmond'ın (1979) bölümü de mevcut sava oldukça yakındır: "Hücreleri biyolojik işlevin birimleri olarak değerlendirmek gelenekseldir. Özellikle bu sempozyuma karşıt bir başka görüşe göre hücre DNA'yı eşleyebilen en küçük birimdir... Böyle bir kavrayış DNA'yı biyolojinin merkezine koyar. Dolayısıyla DNA basitçe, bir parçasını oluşturduğu organizmaların uzun dönemli olarak sağkalımını garanti altına alan kalıtsal bir araç olarak değerlendirilemez. Bu görüş, hücrelerin birincil rolünün, biyosferdeki DNA'nın miktarını ve çeşitliliğini en üst düzeye çıkarmak olduğunu vurgular..." Bu arada son vurgu talihsiz bir vurgudur. Biyosferdeki DNA'nın miktarını ve çeşitliliğini en üst düzeye çıkarmak hiç kimsenin ve hiçbir şeyin umurunda değildir. Daha çok, DNA'nın her küçük parçası *kendi* hayatta kalışını ve çoğalmasını en üst düzeye çıkaracak gücü bakımından seçilir. Richmond devam eder: "Eğer hücre DNA'nın çoğalacağı bir birim olarak düşünülürse, bundan, hücreden iki yeni hücre oluşması için gereken DNA'ya ek olan DNA da hücrede taşınabilir; moleküler asalaklık, ortakyaşarlık ve mutualizm biyolojide daha yüksek düzeylerde olduğu gibi DNA düzeyinde olabilir." 9. Bölümün konusu olan "bencil DNA" kavramına ulaşmış bulunuyoruz.

Mitokondri, kloroplast ve diğer DNA içeren organellerin asalak prokaryotlardan kaynaklanıp kaynaklanmadığı üzerine iddia ileri sürmek ilginçtir (Margulis, 1970, 1981). Bir tarih sorunu olarak önemeli olan bu soru şu ya da bu şekilde şu an ilgi alanıma girmiyor. Ben burada mitokondrideki DNA'nın çekirdekteki DNA gibi aynı fenotipik son için ya da bununla

çatışacak şekilde işleyip işlemediği üzerinde duruyorum. Bu mitokondrinin tarihsel kökenlerine değil onun DNA'sını yayma yöntemine dayalı olmalıdır. Mitokondri genleri çok hücreli bir organizmanın vücudundan yumurta sitoplazmasındaki sonraki neslin bedenine geçirilir. Dişinin kendi çekirdeğinde bulunan genler açısından en uygun dişi fenotipinin dişinin mitokondri DNA'sı açısından en uygun dişi fenotipiyle aynı olma olasılığı yüksektir. En azından bu dişinin yavruları söz konusu olduğu müddetçe doğrudur. Mitokondri muhtemelen kendi bedeninin yavruları olmasına dair bir "istek" duymaz: mitokondri soyu söz konusu olduğu müddetçe erkek bedeni sıranın sonunu temsil eder. Var olan tüm mitokondriler kendi atasal kariyerlerinin büyük çoğunluğunu dişi vücutları içinde geçirirler ve dişi bedenlerini işgal etmek neyi gerektirirse ona sahip olma eğilimindedirler. Kuşlarda mitokondri DNA'sının çıkarları Y kromozomundaki DNA'nın çıkarlarına çok benzerken otozom ve X kromozomu DNA'sının çıkarlarından az bir miktar farklı olacaktır. Mitokondri DNA'sı bir memelinin yumurtasında fenotipik güç ortaya koyabilseydi Y-taşıyan spermilerin ölüm öpücüğüyle çılgınca dövüşmesini hayal etmek pek eğlenceli olmazdı (Eberhard, 1980; Cosmides ve Tooby, 1981). Fakat her durumda, mitokondri ve çekirdek DNA'sının çıkarları daima aynı değilse de asalak DNA'sıyla salyangoz DNA'sının çıkarlarından birbirine çok daha yakındır.

Bu bölümün mesajı budur. Salyangoz genlerinin asalak genleriyle farklı lokuslarda bulunan diğer salyangoz genleriyle olduğundan daha fazla çatışmada olduğu gerçeği öyle görünse bile bariz bir kaçınılmaz son değildir. Bu, salyangoz çekirdeğinde bulunan herhangi iki genin mevcut bedenden gelecekteki bedene giderken aynı rotayı kullanmaya mecbur olduğu gerçeğinin bir sonucudur. Her iki gen de söz konusu salyangozun eşey hücreleri üretme, onların döllenmesi, oluşan yavrunun varlığını sürdürmesini ve üremesini koruma başarısında aynı paya sahiptir. Asalak genleri paylaştıkları fenotipe etkileri bakımından salyangoz genleriyle çatışma içindedir çünkü kaderleri ancak geleceğin kısa bir parçası için ortaktır: ortak sebepleri mevcut

bedenin yaşamıyla sınırlıdır ve eşey hücrelerine ve mevcut ev sahibinin yavrularına taşınmaz.

Bu savdaki mitokondrinin rolü, asalak ve ev sahibi genlerinin eşey hücreleri bakımından en azından kısmen aynı kaderi paylaştığı durumlara örnek teşkil etmektir. Eğer hücre çekirdeğinde bulunan genler başka lokusta bulunan çekirdek genleriyle çatışma içinde değilse bunun tek nedeni mayoz bölünmenin tarafsız olmasıdır: mayoz bölünme normalde bir lokusu ya da bazı alelleri diğerlerine tercih etmez fakat her gamet çiftinden bir geni her eşey hücresine titiz bir biçimde rastgele koyar. Kuşkusuz öğretici nitelikte sıra dışı durumlar söz konusudur ve benim tezim söz konusu olduğunda "kaçaklar" ve "bencil DNA" bölümlerinde baskın olarak bulunacak denli önemlidirler. Burada olduğu gibi, çoğalan aktörlerin, araçtan araca geçerken kullandıkları farklı yöntemler ölçüsünde birbirleriyle çatışma eğilimi içinde olacağına ilişkin önemli bir mesaj söz konusudur.

Mevcut bölümün temel konusuna dönersek, asalak ve ortakyaşar ilişkiler farklı amaçlar doğrultusunda çeşitli şekillerde sınıflandırılabilir. Asalakbilimciler ve doktorlar tarafından geliştirilen sınıflandırma kuşkusuz kendi amaçları için kullanışlıdır fakat ben gen gücü kavramına dayanan özel bir sınıflandırma geliştirmek istiyorum. Bu bakış açısından, aynı hücre çekirdeğinde ve hatta aynı kromozom üzerinde bulunan farklı genler arasındaki ilişkinin, asalak ve ortakyaşar ilişkileri sürekliliğinde bir uç nokta olduğu akıldan çıkarılmamalıdır.

Benim sınıflandırmamın birinci boyutu zaten tartışılmıştı. Bu boyut, ev sahibinden çıkmak ve ev sahibi genlerinin ve asalak genlerinin yayılması yöntemlerindeki benzerlik ya da farklılık dereceleri üzerinde durur. Bunun aşırı ucunda ev sahibinin üremesini sağlayan yapıları kendi üremesi için kullanan asalaklar olacaktır. Bu asalaklar söz konusu olduğunda, asalağın bakış açısından en uygun ev sahibi fenotipi, ev sahibinin kendi genlerinin bakış açısından olan en uygunla örtüşür. Bu, ev sahibi genlerinin asalaktan tamamen kurtulmayı "tercih etmeyeceği" anlamına gelmez. Fakat her ikisinin de aynı üreme yapılarının kitlesel üretiminden ve aynı üreme yapılarının

kitlesel üretimi için iyi olan bir fenotipi geliştirmekten çıkarı vardır: doğru gaga uzunluğu, kanat şekli, kur yapma davranışı, yumurtlama ölçeği vs'den fenotipin tüm özelliklerinin en küçük ayrıntısına kadar gider.

Diğer aşırı uçta, genleri ev sahibinin üreme yapılarından değil ev sahibinin örneğin verilen nefesinden ya da ölü bedeninden aktarılacak asalaklar vardır. Bu örneklerde, asalağın genlerinin bakış açısından en uygun olan ev sahibi fenotipinin, ev sahibi genlerinin bakış açısından en uygun olan ev sahibi fenotipinden oldukça farklı olma olasılığı yüksektir. Ortaya çıkacak fenotip bir uzlaşma olacaktır. Öyleyse bu, ev sahibi-asalak ilişkilerinin sınıflandırılmasının bir boyutudur. Bunu "üreme yapısı çakışması" boyutu olarak adlandıracam.

Sınıflandırmanın ikinci boyutu, ev sahibinin gelişimi sırasında asalak genlerinin etkinlik zamanıyla ilgilidir. İster ev sahibi geni ister asalak geni olsun, bir gen, ev sahibi embriyosunun gelişiminde geç etkinlik göstermektense erken etkinlik gösterirse sonda ortaya çıkacak ev sahibi fenotipi üzerinde daha temel bir etkiye sahip olabilir. İki tane baş gelişimi gibi çarpıcı değişikliklere, ev sahibinin embriyosunun gelişiminin yeterince erken evrelerinde etkili olan (ev sahibi ya da asalak genomundaki) tek bir mutasyonla ulaşılabilir. Bir kez daha, ev sahibi ya da asalak genomundaki geç etki eden bir mutantın -ev sahibinin bedeni erginliğe erişmeden önce etki etmeyen mutant- ancak küçük bir etkide bulunma olasılığı vardır çünkü vücudun genel yapısı o zamana kadar oturmuş olacaktır. Dolayısıyla ergin döneme ulaşmış bir ev sahibine giren asalağın, onun vücuduna daha erken giren bir asalağa göre ev sahibinin fenotipinde çarpıcı bir etkiye sahip olma olasılığı düşüktür. Bununla birlikte daha önce bahsettiğimiz kabukluların asalak tarafından kısırlaştırılması gibi dikkate değer istisnalar da mevcuttur.

Ev sahibi-asalak sınıflandırmasındaki üçüncü boyut yakın samimiyet olarak adlandırılabilen şeyden uzak mesafedeki etkinliğe kadar olan süreklilikle ilgilidir. Tüm genler etkilerini temelde protein sentezi için kalıp olarak görev yaparak gösterirler. Bu nedenle genin birincil etkisinin yeri hücredir ve

özellikle genin bulunduğu hücre çekirdeğini çevreleyen sitoplazmadır. Mesajcı RNA çekirdek zarı boyunca hareket eder ve sitoplazmadaki biyokimyasal reaksiyonların genetik kontrolünü yönetir. Öyleyse bir genin fenotipik anlatımı, her şeyden önce, onun sitoplazma biyokimyası üzerindeki etkisidir. Daha sonra bu, sırayla tüm hücrenin biçimi ve yapısını ve onun komşu hücrelerle kimyasal ve fiziksel etkileşiminin doğasını etkiler. Bu da çok hücreli dokuların yapılanmasını ve sonra gelişen bedendeki çeşitli dokuların farklılaşmasını etkiler. Son olarak tüm organizmanın, anatomicilerin ve davranış bilimcilerin kendi düzeylerinde genlerin fenotipik anlatımları olarak tanımladığı özellikler ortaya çıkar. Asalak genlerinin ev sahibi genleri ile ev sahibinin aynı fenotipik özellikleri üzerinde ortak etki gösterdiğinde iki etkinin birleşmesi henüz tanımladığımız zincirin herhangi bir basamağında gerçekleşebilir. Salyangoz genleri ve salyangoz üzerindeki asalağın genleri kendi etkilerini hücre ve hatta doku düzeyinde birbirlerinden ayrı olarak gösterirler. Bu genler kendileriyle ilişkili hücrelerin sitoplazma kimyası üzerinde etkide bulunurlar çünkü ortaklaştıkları hücre yoktur. Doku oluşumunu ayrı ayrı etkilerler çünkü asalağın dokuları salyangoz dokularına örneğin bir likendeki alg ve mantar dokularınının yakın olduğu şekilde karışmış değildir. Salyangoz ve onun asalağının genleri organ sistemlerini, aslında tüm organizmayı, tüm asalak hücreleri salyangoz hücrelerine dağılmaktansa tek bir kitle olarak toplandığından ayrı biçimde etkiler. Asalağın genleri salyangoz kabuğunun kalınlığını etkiliyorsa bunu tüm bir asalağı oluşturmak üzere diğer asalak genleriyle işbirliği içinde yaparlar.

Diğer asalaklar ve ortakyaşarlar ev sahibinin sistemlerine daha yakın biçimde sızarlar. En uç örneği, 9. Bölümde gördüğümüz gibi, kendilerini tam anlamıyla ev sahibinin kromozomuna yerleştiren plazmitler ve diğer DNA parçalarıdır. "Bencil DNA'nın kendisi daha yakın değildir ve ister "çöp" ister "işe yarar" nitelikte olsun genlerimizin kaçınının yerleşmiş genler olarak ortaya çıktığını asla bilemeyebiliriz. Bu kitabın tezine göre "kendi" genlerimiz ile asalak ya da ortakyaşarların araya yer-

leştirdiği DNA dizilerinin arasında önemli bir farklılık yoktur. Bunların işbirliği ya da çatışma içinde olup olmayacakları tarihsel kökenlerine değil kazanç sağladıkları koşullara bağlı olacaktır.

Virüslerin kendilerine ait protein kılıfları vardır fakat kendi DNA'larını ev sahibi hücrenin içine sokarlar. Dolayısıyla ev sahibinin hücresel kimyasını, ev sahibi kromozomuna yerleşen bir DNA dizisi kadar değilse bile yakın düzeyde etkileyecek bir konumdadırlar. Sitoplazma içindeki hücre içi asalakların da ev sahibinin fenotipi üzerinde dikkate değer bir etkide bulunduğu varsayılabilir.

Bazı asalaklar ev sahibine hücre düzeyinde sızamazken doku düzeyinde sızar. Buna ilişkin örnekler, asalak ve ev sahibi hücrelerinin farklı olduğu fakat asalağın ev sahibinin dokularını karmaşık ve ince dallara ayrılmış kök sistemiyle istila ettiği *Sacculina*, pek çok mantar ve bitki asalağıdır. Asalak bakteri ve tek hücrelilerin farklı hücreleri, ev sahibinin dokularını benzer bir etraflıca yakınlıkla istila edebilir. Böyle bir "doku asalağı," hücre asalağından daha az bir ölçekte olmakla birlikte, organ gelişimini ve bütün fenotipik biçim ve davranışı etkileyecek güçlü bir konumdadır. Şimdiye dek konu ettiğimiz karaciğer kelebekleri gibi diğer iç asalaklar kendi dokularını ev sahibinin-kiyle karıştırmaz, dokularına kendilerine saklar ve ancak bütün bir organizma düzeyinde etkili olurlar.

Fakat yakınlaşma sürekliliğinin sonuna henüz gelmedik. Asalakların hepsi ev sahiplerinin içinde fiziksel olarak yaşamaz. Ev sahipleriyle nadiren temasta bulunabilirler. Bir guguk kuşu, neredeyse karaciğer kelebeği gibi bir asalaktır. Her ikisi de doku ya da hücre asalağından çok, bütün bir organizma asalağıdır. Karaciğer kelebeğine ait genlerin salyangoz vücudunda fenotipik etkileri olduğu söylenebilirse, guguk kuşu genlerinin, saz ardıçkuşunun vücudunda neden fenotipik anlatımı olduğu söylenmemesi gerektiğinin mantıklı bir nedeni yoktur. Farklılık uygulamadadır ve örneğin hücre asalağı ile doku asalağı arasındaki farktan çok daha azdır. Uygulamadaki fark, guguk kuşunun saz ardıçkuşunun vücudu içinde yaşamamasıdır. Böylece

ev sahibinin iç biyokimyasını yönlendirmek için daha az şansa sahiptir. Yönlendirmesi başka şeylere, örneğin ses ve ışık dalgalarına dayalıdır. 4. Bölümde tartıştığımız gibi, saz ardıçkuşunun sinir sisteminin kontrolünü gözleri aracılığıyla sağlamak için normalüstü parlak bir bakış kullanır. Saz ardıçkuşunun sinir sistemini kulakları aracılığıyla kontrol etmek için yüksek sesli çığlığı kullanır. Guguk kuşlarının genleri, ev sahibinin fenotipi üzerinde gelişime ilişkin etkisini kullanırken uzaktan etki etmeye dayanmalıdır.

Uzaktan genetik etki kavramı, genişlemiş fenotip fikrimizi onun mantıksal sonucuna götürür. Bu, sonraki bölümde gitmemiz gereken yerdir.

UZAKTAN ETKİ

Salyangoz kabukları sağ ya da sol tarafa dönüşlü olabilir. Genellikle bir türdeki tüm bireylerin kabukları aynı yöne döner fakat polimorfik olan az sayıdaki tür de bulunabilir. Bir Pasifik adasında yaşayan *Partula suturalis* türünün bazı yerel popülasyonları sağ dönüşlüyken diğerleri sol dönüşlüdür ve başkaları da farklı oranlarda karışıktır. Dolayısıyla dönüş yönünün genetiği üzerinde çalışmak mümkündür (Murray ve Clarke, 1966). Sağ dönüşlü popülasyonlardaki salyangozlar ile sol dönüşlü popülasyonlardaki salyangozlar çaprazlandığında her yavru "annesininkiyle" (yumurtayı sağlayan ebeveyn: salyangozlar hermafrodittir) aynı dönüş biçimine sahip olur. Bunun genetik olmayan bir anne etkisine (maternal etki) işaret ettiği düşünülebilir. Fakat Murray ve Clarke F1 salyangozlarını birbiriyle çiftleştirdiğinde şaşırtıcı sonuçlar elde ettiler. Her iki ebeveynin sarmal dönüşünden bağımsız olarak tüm yavrular sol dönüşlüydü. Murray ve Clarke'ın bu sonuçlara ilişkin yaptığı çıkarım sarmalın yönünün, sol dönüşlüler sağ dönüşlülere baskın olacak şekilde, genetik olarak belirlendiği idi fakat bir hayvanın fenotipi kendi genotipi tarafından değil annenin genotipi tarafından belirleniyordu. Böylece F1 bireyleri, iki saf ırkın eşleşmesiyle üretildiklerinden her ne kadar tümü aynı heterozigot genotipi taşısa da, annelerinin genotiplerinin yönlendirdiği bir fenotipi sergilemekteydi. Benzer şekilde, F1 eşleşmelerinden ortaya çıkan F2 yavrularının tümü, F1 genotipine uygun bir fenotipi –baskın olduğundan ve F1 genotipi heterozigot olduğundan sol dönüşlü– sergilemiştir. F2 neslinin genotipi, klasik 3:1 Mendel oranıyla dağılım göstermiştir fakat bu kendini bireylerin fenotipinde açığa vurmamıştır. Dağılım, kendisini yavruların fenotipinde gösterir.

Yavruların fenotipini kontrol edenin annenin fenotipi değil genotipi olduğuna dikkat ediniz. F1 bireylerinin kendileri eşit oranda sol ve sağ dönüşlüdür fakat hepsi aynı heterozigot genotipe sahiptir ve böylece hepsi sol dönüşlü yavru verir. Benzer bir etki, daha önce, bir tatlı salyangozu olan *Limnaea peregra*'da, bu kez sağ yönlü dönüşlülük baskın olarak gözlemlenmiştir. Bu şekildeki diğer "anne etkileri" genetikçiler tarafından uzun zamandır bilinmekteydi. Ford'un (1975) ifade ettiği gibi, "Burada, ifadesi sürekli olarak bir nesil geciken basit Mendel kalıtımıyla karşı karşıyayız." Bu olgu belki de, fenotipik özelliği belirleyen embriyolojik olay, gelişim sürecinde zigot henüz kendi RNA'sını üretmeye başlamadan önce, yumurta sitoplazmasından gelen anneye ait mesajcı RNA'lar tarafından etkilenecek kadar erken gerçekleştiği için ortaya çıkmaktadır. Salyangozlarda kabuk sarmalının yönü, embriyonun kendi DNA'sı işlerliğe kavuşmadan önce sarmal ayrışmasının başlangıçtaki yönü tarafından belirlenmektedir (Cohen, 1977).

Bu tür etkiler, 4. Bölümde tartıştığımız yavrunun anne tarafından yönlendirilmesi türündeki etkilere ilişkin özel bir fırsat sunmaktadır. Daha genel olarak bu, genetik "uzaktan etkinin" özel bir örneğini oluşturmaktadır. Bir genin gücünün, içinde bulunduğu hücrelerin bedeninin sınırlarının ötesine taşmasını özellikle açık ve basit bir şekilde ortaya koyar (Haldane, 1932b). Uzaktan genetik etkinin tümünün, kendisini, salyangoz örneğinde olduğu gibi çok açık bir Mendelci biçimle ortaya koymasını bekleyemeyiz. Geleneksel genetikte olduğu gibi, sınıfın Mendelci temel genleri gerçekliğe dair buzdağının uçlarıdır ve böylece uzaktan etkinin yaygın fakat genlerin etkilerinin karmaşık ve etkileşim içinde olduğu ve bu nedenle çözümlemenin zor olduğu bir genetik olan çok genli "genişlemiş genetik" hakkında varsayımlarda bulunabiliriz. Bir kez daha, geleneksel genetikte olduğu gibi, çeşitlilik üzerindeki genetik etkinin varlığının çıkarımını yapmak için mutlaka genetik deneyler yapmak zorunda değiliz. Belirli bir özelliğin Darwinci uyarlanım olduğuna kendimizi ikna ettiğimizde bu, söz konusu karakterdeki çeşitliliğin bir zamanlar genetik temeli olduğuna kendimizi ikna etmekle

eşdeğerdir. Eğer böyle olmasaydı seçilim, popülasyondaki avantajlı uyarlanımları koruyamazdı.

Bir uyarlanım gibi görünen ve bir bakıma uzaktan etkiyi barındıran olgulardan biri "Bruce Etkisidir." Buna göre, bir erkek fare tarafından henüz döllenmiş dişi farenin gebeliği, ikinci bir erkekten gelen kimyasal etkiye maruz kalmasıyla engellenir. Bu etki, çeşitli fare türleri ve doğadaki tarla farelerinde de gerçekleşmektedir. Schwagmeyer (1980), Bruce Etkisinin uyarlanımsal önemine ilişkin üç temel varsayım üzerinde durur fakat savun yararına olarak, burada Schwagmeyer'in bana isnat ettiği varsayımı (bu varsayım, Bruce Etkisinin bir tür dişi uyarlanımını ortaya koyduğudur) savunmayacağım. Bunun yerine ona erkek bakış açısından bakacağım ve ikinci erkeğin dişinin gebeliğini engelleyerek ve böylece erkek rakibin yavrularını ortadan kaldırarak kendisine yarar sağladığını ve aynı zamanda dişiye hızlıca kızışma evresine getirerek onunla çiftleşebildiğini varsayıyorum.

Varsayımı 4. Bölümün diliyle, bireysel yönlendirme diliyle ifade ettim. Fakat varsayım genişlemiş fenotip ve uzaktan etki diliyle de aynı şekilde ifade edilebilir. Erkek farelerdeki genler, dişi bedeninde, anne salyangozların genlerinin, yavrularının vücutlarında fenotipik anlatım yapmasıyla aynı şekilde bir fenotipik anlatıma sahiptir. Salyangoz örneğinde uzaktan etkinin aracının annenin mesajcı RNA'sı olduğu varsayılmaktadır. Fare örneğindeyse bu aracı bir feromondur. Benim ileri sürdüğüm teze göre iki durum arasındaki farklılık çok temel bir farklılık değildir.

"Genişlemiş genetik" konusunda çalışan bir genetikçinin Bruce Etkisinin genetik evrimi hakkında nasıl konuşabileceğini düşünelim. Erkek farenin bedeninde bulunduğu, erkeğin temas kurduğu dişi farenin vücudunda fenotipik anlatıma sahip olan mutant bir gen ortaya çıkar. Genin sonuçtaki fenotipe etkide izlediği yol uzun ve karmaşıktır fakat bu vücudun içindeki bilindik genetik etki rotasından çok da farklı değildir. Geleneksel vücut içi genetikte, genden gözlemlenen fenotipe giden nedensellik zincirinde pek çok bağlantı bulunur. İlk bağlantı

daima RNA'yken ikincisi proteindir. Bir biyokimyacı kendisini ilgilendiren fenotipi ikinci bağlantı aşamasında bulabilir. Fizyologlar ya da anatomiciler ilgilendikleri fenotipi pek çok aşama geçmeden göremezler. Zincirdeki ilk bağlantıların ayrıntılarıyla kendilerini oyalayamazlar fakat bunların doğru olduğunu kabul ederler. Organizmayla ilgilenen tüm genetikçiler yalnızca zincirdeki son bağlantıya bakarak (göz rengi, saçın kıvrıcıklığı ya da her neyse) çaprazlama yapmayı yeterli bulur. Davranış genetikçileri, farelerde bir işi başarma, diken balıklarında sürünme, balarılarında hijyen vb daha uzak bağlantılarla ilgilenirler. Keyfi olarak seçtiği bir davranış örüntüsünü zincirdeki son bağlantı olarak görür fakat bir mutantın anormal davranışının örneğin anormal nöroanatomi ya da anormal endokrin fizyolojisinden kaynaklandığını bilir. Mutantları belirlemek için sinir sistemine mikroskopla bakabileceğini bilir fakat o, davranışa bakmayı tercih eder (Brenner 1974). Gözlemlenen bir davranış nedensellik zincirinin son bağlantısı olarak değerlendirmek konusunda keyfi bir karar verir.

Bir genetikçi, ilgilenilecek "fenotip" olarak ele almak üzere zincirdeki hangi bağlantıyı seçerse seçsin yaptığı seçimin keyfi olduğunun bilincindedir. Erken bir aşamayı da seçmiş olabilir geç aşamayı da. Öyleyse Bruce Etkisini araştıran bir genetikçi, genetik çalışmasına temel oluşturan çeşitliliği belirlemek için erkek hormonlarını biyokimyasal olarak inceleyebilir. İlgilenilen genin polipeptit ürününe bakmak üzere zincirde çok daha gerilere de bakabilir ya da daha sonraki aşamalara da bakabilir.

Zincirde erkek feromonundan sonra gelen bağlantı nedir? Bu erkeğin vücudunun dışında bulunmaktadır. Nedensellik zinciri, aradaki boşluğu aşarak dişi vücuduna uzanır. Dişi vücudundaki sayısız aşamayı geçer ve bir kez daha genetikçimiz ayrıntılarla uğraşmak durumunda değildir. Kolaylık olması için kavramsal zincirini genin dişilerde gebelik engeli oluşturduğu noktada durdurur. Bu, en kolay şekilde inceleyeceğini düşündüğü fenotipik gen ürünüdür ve doğadaki uyarlanımı araştıran biri olarak doğrudan ilgi alanına giren fenotiptir. Bu varsayıma göre, dişi farenin düşük yapması, erkek faredeki genin fenotipik etkisidir.

Öyleyse "genişlemiş genetik" konusunda çalışan genetikçi Bruce Etkisinin evrimini gözünde nasıl canlandırır? Erkeklerde bulunduğunda dişilerin düşük yapmasına sebep olacak bir fenotipik etki yaratan mutant gen, doğal seçilim tarafından alelleri arasından seçilir. Seçilir çünkü dişinin engellenen gebeliğinden sonra sahip olacağı yavruların vücutlarında taşınma eğiliminde olur. Fakat 4. Bölümdeki alışkanlığı izleyerek, artık dişilerin bu tür yönlendirmelere direnç göstermeden boyun eğmeyeceğini ve o türde bir silahlanma yarışının gelişebileceğini tahmin edebiliriz. Bireysel avantaj dilinde seçilim, erkeklerin feromon aracılığıyla yönlendirmesine direnen mutant dişiler lehinde işler. "Genişlemiş genetik" konusunda çalışan genetikçi direnç hakkında nasıl düşünür? Değiştirici gen kavramını işe karıştırarak düşünür.

Bir kez daha, kendimize bir ilkeyi hatırlatmak ve sonra bu ilkeyi genişlemiş genetik dünyasına taşımak için öncelikle geleneksel beden-içi genetiğe dönmekteyiz. Beden-içi genetikte, belirli bir fenotipik özellikteki çeşitliliği etkileyen birden fazla gen olduğu fikrine oldukça alışkınız. Kimi zaman bir lokusu belirli bir özellik üzerinde "büyük" etkiye sahip olarak diğer lokuslarıysa "değiştirici" etkiye sahip olarak tayin etmek uygun olur. Bazen de hiçbir lokus büyük olarak adlandıracak kadar diğer lokuslar üzerinde baskın olmaz. Tüm genler diğer genlerin etkilerini değiştirici genler olarak düşünülebilir. "Kanun Kaçakları ve Değiştiriciler" adlı bölümde aynı özelliklerle ilgili iki lokusun birbiriyle çatışma içindeki seçilim baskılarına maruz kalabileceğini görmüştük. Bu durum, yenişememe, uzlaşma ya da bir tarafın diğer taraf üzerinde tam bir zaferiyle sonuçlanabilir. Buradaki önemli nokta, geleneksel beden-içi genetiğin, aynı fenotipik özelliğe farklı yönlerde etkisi olan farklı lokuslardaki genlerin doğal seçimini zaten düşünmeye alışkın olmasıdır.

Bu dersi genişlemiş genetik bölümüne uygulayalım. İlgilenilen fenotipik özellik dişi farenin düşük yapmasıdır. Bununla ilgili genler kuşku yok ki dişinin ve erkeğin vücudundaki gen kümeleridir. Erkek genlerine baktığımızda nedensellik zincirindeki bağlantılar uzaktan feromon etkisini içermektedir ve bu

erkek genlerinin etkisini oldukça dolaylı olarak göstermesine neden olur. Fakat dişi genlerine baktığımızda nedensellik zinciri, genler dışının vücudunda bulunmasına karşın yine neredeyse dolaylıdır. Bu genler muhtemelen kan dolaşımında bulunan kimyasal salgıları kullanırken erkek genleri, buna ek olarak, havada uçuşan kimyasal salgıları kullanmaktadır. Burada önemli nokta her iki gen kümesi de, uzun ve dolaylı nedensellik zinciri aracılığıyla, aynı fenotipik özelliklerle, dişilerde düşük yapmayla ilgilidir ve her iki gen kümesi de, her bir kümede bulunan bazı genlerin diğer kümede bulunanların değiştiricisi olduğu gibi, birbirinin değiştiricisi olarak değerlendirilebilir.

Erkeğin genleri dışının fenotipini etkiler. Dışının genleri dışının fenotipini etkiler ve bu genler erkeğin genlerinin etkisini de değiştirir. Tüm bildiğimiz, dışının genlerinin erkek fenotipini karşı-yönlendirme biçiminde etkilediğidir ve bu durumda seçilimin erkeğe ait genler arasından değiştiricileri seçmesini bekleriz.

Bütün bu hikâye 4. Bölümün diliyle, bireysel yönlendirme diliyle, anlatılabilirdi. Genişlemiş genetiğin dili, açık bir şekilde daha doğru değildir. Bu, aynı şeyi farklı biçimde söylemek anlamına gelmektedir. Necker Küpü ters dönmüştür. Okurlar, yeni görünümün eskisinden daha iyi olup olmadığına karar vermek durumundadır. Genişlemiş genetiğin, Bruce Etkisi hikâyesini anlatma biçiminin geleneksel genetiğin anlatma biçiminden daha zarif ve tutumlu olduğunu düşünüyorum. Her iki kampın genetikçileri de potansiyel olarak genden fenotipe giden zorlu biçimde uzun ve karmaşık olan nedensellik zinciriyle uğraşmak zorundadır. Her iki kampın genetikçileri de fenotipik özelliği tayin etmek üzere, zincirdeki seçtikleri bağlantının –zincirin daha önceki konumunda bulunan bağlantılar embriyologlara ayrılmıştır– keyfi olduğunu kabul eder. Geleneksel genetikçiler vücudun dış duvarına ulaştıkları noktada zinciri kopartmak üzere daha da keyfi bir karar verirler.

Genler proteinleri belirler ve proteinler Z'yi belirleyen Y'yi ve onu belirleyen X'i belirler ve sonra o da ilgilenilen fenotipik özelliği belirler. Fakat geleneksel genetikçiler "fenotipik etkiyi,"

X, Y ve Z vücut duvarının içinde sınırlı kalacak biçimde tanımlarlar. Genişlemiş genetikçilerse bu sınırlamayı keyfi bulurlar ve X, Y ve Z'nin iki bireyin vücudu arasında sıçramasına olanak tanımaktan oldukça mutludurlar. Geleneksel genetikçiler bir vücudun içinde bulunan hücreler arasındaki boşlukları birbirine bağlamayı doğal karşılarlar. Örneğin insanda bulunan kırmızı kan hücrelerinin çekirdeği yoktur ve başka hücrelerde bulunan genlerin ortaya koyduğu fenotipleri sergilemek zorundadırlar. Öyleyse durum el verdiğinde neden farklı bedenlerde bulunan hücreler arasındaki boşlukların kapanacağını düşünmeyelim? Durum ne zaman buna el verir? Ne zaman uygun bulursak ve bu zaman, geleneksel dilde, bir organizmanın bir başkasını yönlendirdiği yukarıdaki durumların herhangi biri olacaktır. Genişlemiş genetikçi gözlerini Necker Küpünün yeni yüzüne dikerek 4. Bölümün tümünü yeniden yazmaktan oldukça mutlu olacaktır. Her ne kadar ilginç bir iş olsa da okurlarımı böyle bir yeniden yazma işinden kurtaracağım. Buraya uzaktan genetik etki durumlarına ilişkin örnekleri yığmayacağım fakat daha genel olarak kavramın kendisini ve ortaya çıkardığı sorunları tartışacağım.

Silahlanma yarışı ve yönlendirmeyeyle ilgili bölümde, bir organizmanın uzuvlarının bir başka organizmanın genleri için çalışmak üzere uyarlanabileceğini söylemiştim ve bu fikrin kitabın sonlarına gelmeden tam anlamına kavuşamayacağını belirtmiştim. Bunu söyleyerek, uzaktan genetik etki bağlamında tam anlamına kavuşacağını kastetmiştim. Öyleyse bir dışının kaslarının bir erkeğin genleri için, ebeveynin uzuvlarının yavruların genleri için ya da saz ardıçkuşunun uzuvlarının guguk kuşunun genleri için işlev gördüğünü söylemek ne anlama gelmektedir? Bencil organizmaya ilişkin "merkezi teoremin," bir hayvanın davranışının kendi (dahili) uyumunu en üst düzeye çıkarma eğiliminde olduğunu iddia ettiği hatırlanacaktır. Dahili uyumunu en üst düzeye çıkarmak üzere davranan bir birey hakkında konuşmanın bu davranış örüntüsünden sorumlu gen ya da genlerin kendi varlıklarını sürdürmeyi en üst düzeye çıkarmalarıyla aynı şey olduğunu görmüştük. Şimdi, ayrıca tam

olarak bir davranış örüntüsünden sorumlu olan genden bahsetmenin mümkün olduğu bağlamda, bir organizmada bulunan ve bir başka organizmanın davranış örüntüsünden (ya da başka bir fenotipik özellikten) sorumlu olan bir genden bahsedebildiğimizi de görmekteyiz. Bu üç şeyi bir araya getirdiğimizde genişlemiş fenotipe ilişkin kendi "merkezi teoremimize" varıyoruz: *Bir hayvanın davranışı, bu davranıştan sorumlu genlerin sağkalımını, bu genler davranışı gerçekleştiren hayvanın bedeninde olsun ya da olmasın, en üst düzeye çıkarma eğilimindedir.*

Fenotip ne kadar genişlemiş bir alana yayılabilir? Uzaktan etkinin bir sınırı, keskin bir şekilde sonlanması ya da karesinin tersi gibi kuralı var mıdır? Düşünebildiğim en uzak etki birkaç kilometre düzeyindedir ve bu uzaklık, genlerin varlığını sürdürmesine yönelik bir uyarlanım olan kunduz gölünün sınırlarından genleri ayıran uzaklıktır. Kunduz gölü fosilleşebilseydi ve fosilleri tarihsel sıraya dizseydik muhtemelen artan göl büyüklüğüne doğru bir eğilim görecektik. Büyüklükteki artış, kuşkusuz doğal seçimle ortaya çıkan ve evrimsel eğilimin alel değişimiyle gerçekleştiği çıkarımını yapmamız gereken bir uyarlanımdır. Genişlemiş fenotip bakımından daha büyük göllerle ilgili aleller daha küçük göllerle ilgili alellerin yerini alır. Aynı bakımdan, kunduzların, içlerinde, fenotipik anlatımları kendilerinden kilometrelerce öteye taşan genleri taşıdığı söylenebilir.

Neden yüzlerce ya da binlerce kilometre değil? İngiltere'de kalan bir dış asalak, bir kırlangıca Afrika'ya vardığında davranışlarını etkileyecek bir madde bulaştırabilir mi ve sonra Afrika'da ortaya çıkan sonuçlar İngiltere'deki asalak genlerinin fenotipik anlatımı olarak değerlendirilebilir mi? Genişlemiş fenotipin mantığı bu düşünce lehindedir fakat uygulamada en azından fenotipik anlatımdan *uyarlanım* olarak bahsediyorsak bunun böyle olduğunu düşünmüyorum. Burada kunduz barajlarından önemli bir farklılık söz konusudur. Kunduzda, alelleriyle karşılaştırıldığında, daha büyük bir genin ortaya çıkmasına neden olan bir gen göl aracılığıyla kendine yarar sağlayabilir. Daha küçük boyutta göllerin oluşmasına neden olan alellerin

sağkalım olasılığı, daha küçük fenotiplerinin doğrudan bir sonucu olarak daha düşüktür. Bununla birlikte, İngiliz dış asalağında bir genin, İngiltere'deki alelleri pahasına, Afrika'daki fenotipik anlatımının doğrudan bir sonucu olarak kendine nasıl yarar sağlayabildiğini anlamak zordur. Afrika genin etkinliğinin sonuçlarının geri bildirimi ve genin kendisinin refahını etkilemek için muhtemelen çok uzaktır.

Aynı nedenle, kunduz göllerinin belirli büyüklüğünün ötesinde, daha fazla artışları uyarlanım olarak değerlendirmek zor olur. Bunun nedeni, belirli bir büyüklüğün ötesinde, barajı yapan kunduzların dışındaki kunduzların da büyüklükteki her bir artıştan barajı yapanlar kadar yarar sağlamalarıdır. Büyük bir göl, ister onu inşa etmiş olsun, ister onu bulmuş, ister ondan yararlanıyor olsun bölgedeki bütün kunduzlar için iyidir. Benzer şekilde, İngiltere'deki bir hayvanda bulunan gen, genin "kendi" hayvanının hayatta kalışından doğrudan yarar sağlayan Afrika'da fenotipik bir etkide bulunsa bile İngiltere'deki aynı türde diğer hayvan neredeyse aynı oranda yarar sağlar. Doğal seçilimin tamamen *görelî* başarıyla ilgili olduğunu unutmamalıyız.

Kendi varlığını sürdürmesi o fenotipik anlatımdan etkilenmese bile bir genin belirli bir fenotipik anlatıma sahip olduğundan bahsetmek kuşkusuz olasıdır. Bu bakımdan İngiltere'deki bir gen, gerçekten de, sonuçları İngiltere'deki gen havuzunda ortaya çıkan kendi başarısına etkide bulunmayan uzak bir kıtada fenotipik anlatıma sahip olabilir. Fakat bunun genişlemiş fenotip dünyasında yararlı bir konuşma biçimi olmadığını daha önce ileri sürmüştüm. Çamurdaki ayak izleri örneğini ayak şekline ilişkin fenotipik anlatım olarak kullanmıştım ve ancak ilgilenilen özellik, ilgilenilen gen ya da genlerin çoğalma başarısını olumlu ya da olumsuz yönde etkileyebildiğinde genişlemiş fenotip dilini kullanmak gibi bir amacım olduğunu belirtmiştim.

Bu pek makul değil fakat başka bir kıtaya uzanan fenotipik anlatıma sahip bir genden bahsetmek için işe yarayacak bir düşünce deneyi tasarlırsam önemli noktayı vurgulamama yardımcı olur. Kırlangıçlar her yıl tam olarak aynı yuvaya geri dö-

ner. Buna göre, İngiltere'deki kırlangıç yuvasında uykuda bekleyen bir dış asalağın Afrika'ya yolculuğundan önce ve sonraki aynı kırlangıcı görmeyi bekleyebilir. Eğer asalak, kırlangıcın Afrika'daki davranışlarında bir değişikliğe yol açarsa kırlangıcın İngiltere'ye dönüşünün yararlarından faydalanır. Diyelim bu asalağın İngiltere'de bulunmayan fakat Afrika'daki belirli bir sineğinin yağ dokusunda bulunan nadir bir elemente ihtiyacı var. Normalde kırlangıçlar bu sineği tercih etmez fakat asalak, kırlangıç Afrika'ya gitmeden önce ona bir madde vererek kırlangıcın besin tercihlerini bu sineği yeme olasılığını artıracak şekilde değiştirir. Kırlangıç İngiltere'ye döndüğünde vücudunda yuvada bekleyen söz konusu asalağa (ya da onun yavrularına), asalak türleri içinde bulunan rakipleri pahasına yarar sağlayan yeteri kadar element taşır. Ancak bu koşullarda bir kıtadaki genin diğer bir kıtada fenotipik anlatıma sahip olacağından bahsedebilmeyi isterdim.

Önlem almam gereken ve küresel ölçekte uyarlanımdan bu şekilde bahsetmenin okurların aklına en uç tezahürü Lovelock'un (1979) "Gaia" varsayımı olan ekolojik "ağın" rağbet gören biçimini getiren bir tehlike söz konusudur.

Benim birbirine kenetlenen genişlemiş fenotipik etkiler ağımlı popöler ekoloji yazınında (örn. *The Ecologist*) ve Lovelock'un kitabında büyük yer tutan karşılıklı bağımlılık ve ortakyaşarlık ağlarına yüzeysel bir benzerlik taşır. İkisi arasındaki karşılaştırma pek de yanıltıcı olmaz. Lovelock'un Gaia varsayımı, daha az bilimsel olmayan Margulis (1981) tarafından coşkuyla savunulduğundan ve Mellanby tarafından bir dâhi işi diye abartılı bir övgü aldığından göz ardı edilemez ve kategorik olarak genişlemiş genotiple herhangi bir bağlantısı olduğunu kabul etmemek için konudan ayrılmam gerekiyor.

Lovelock, haklı olarak homeostatik öz-düzenlemeyi yaşayan organizmaların özgün etkinliklerinden biri olarak değerlendirir ve bu ona tüm dünyanın tek bir organizmaya denk olduğu varsayımını ileri sürme cesareti vermiştir. Thomas'ın (1974) dünyayı yaşayan bir hücreye benzetmesi şiirsel bir söz olarak kabul edilebilecekken Lovelock dünya/organizma karşılaştırmasını

tüm bir kitabı ona adayacak kadar ciddiye almıştır. Söylemek istediği şey gerçekten de budur. Atmosferin doğasına ilişkin açıklamaları düşüncelerini temsil etmektedir. Dünya kendisiyle karşılaştırılabilir başka gezegenlere göre çok daha fazla oksijene sahiptir. Yeşil bitkilerin bu yüksek konsantrasyondaki oksijenin neredeyse tamamından sorumlu olduğu uzun bir zamandır yaygın olarak ileri sürülmektedir. İnsanların çoğu, oksijen üretimini bitkilerin etkinliğinin bir yan ürünü olarak görür ve oksijen üretimi oksijen soluyan bizler için bir şanstır (muhtemelen oksijen solumak üzere seçildik çünkü çok fazla oksijen vardı). Lovelock daha da ileri gider ve bitkiler tarafından yapılan oksijen üretimini dünya/organizma ya da "Gaia" (adının bir Yunan tanrıçasından almıştır) adına bir uyarlanım olarak değerlendirir: bitkiler oksijen üretir *çünkü* bu bir bütün olarak yaşamın yararındadır.

Az miktarlarda bulunan diğer gazlar için de benzer bir savı kullanır:

Öyleyse metanın rolü nedir ve onun oksijenle ilgisi nedir? Bariz işlevlerinden biri, kökeni olan oksijensiz bölgelerin bütünlüğünü sürdürmektir [s. 73].

Kafa karıştıran diğer atmosferik gaz nitröz oksittir...Etkin bir biyosfer işe yarar bir işlevi olmadıkça bu tuhaf gazı oluşturmak için enerji harcamaz. Akla iki olası kullanımı geliyor... [s. 74]

Toprakta ve suda bol miktarda üretilen ve havaya salınan diğer azotlu gaz amonyaktır... Biyosfer, metan ve artık, tamamen biyolojik kökene sahip amonyak üretmek için büyük miktarda enerji kullanır. Bunun işlevi, neredeyse kesin olarak çevrenin asitliğini kontrol etmektir... [s. 77].

Lovelock'un varsayımındaki ölümcül hata, dünyanın varsayılan uyarlanımlarını üretmek için gereken doğal seçim sürecinin düzeyini merak etmiş olsaydı bir anda onun da başına gelirdi. Bireylerin bedenindeki homeostatik uyarlanımlar, daha ileri homeostatik aygıta sahip bireyler genlerini daha basit homeostatik aygıta sahip olanlara göre daha etkin bir şekilde aktardığı için evrimleşir. Benzetmeyi tam olarak yapmak için,

farklı gezegenlerde muhtemelen rakip Gaia kümeleri olmuş olmalıydı. Atmosferinde etkin bir homeostatik düzenleme geliştirmeyen biyosferler ortadan kalkma eğilimindedir. Evren, içlerinden biri dünya olan, etrafa dağılmış, az sayıda başarılı olan, iyi düzenlenmiş gezegenle birlikte homeostatik düzenleme sistemleri başarısız olmuş ölü gezegenlerle dolu olmak durumundadır. Bu olasılık dışı senaryo bile Lovelock'un önerdiği gezegen uyarlanmalarının evrimine neden olmak için yeterli değildir. Ayrıca burada, başarılı gezegenlerin kendi yaşam biçimlerini yeni gezegenlere yumurtladığı bir tür üremeden de bahsetmek durumunda kalırdık.

Kuşkusuz Lovelock'un olayların bu şekilde geliştiğine inandığını iddia etmiyorum. O da gezegenler arası seçim düşüncesini benim gibi saçma bulacaktır. Çok açık ki Lovelock, kendi varsayımının, benim içerdığını düşündüğüm gizli varsayımları içerdığını görmemiştir. Bu varsayımları gerçekten içerdiklerine itiraz edebilir ve Darwinci seçilimin bir gezegen üzerine etki eden sıradan süreçleriyle Gaia'nın, kendi küresel uyarlanımlarını evrimleştirebileceğinde ısrar edebilir. Bu tür bir seçim süreci modelinin işleyeceğinden oldukça kuşkuluyum: bu süreç "grup seçiliminin" bütün kötü şöhretli zorluklarına sahip olacaktır. Örneğin bitkilerin biyosferin iyiliği için oksijen ürettiği varsayıldığında, oksijen üretiminin maliyetinden kendini kurtaran mutant bir bitki düşünün. Bu bitki bariz bir biçimde yardımsever arkadaşlarından daha fazla üreyecektir ve yardımseverlik genleri bir süre sonra ortadan kalkacaktır. Oksijen üretiminin maliyeti olması gerekmediğini protesto etmek bir işe yaramaz: eğer maliyeti yoksa, bitkilerdeki oksijen üretiminin en tutumlu açıklaması, bilim dünyasının kabul ettiği, oksijenin bitkilerin kendi bencil çıkarına yaptığı bir şeyin yan ürünü olduğu açıklamasıdır. Kişisel olarak kuşku duysam da birinin günün birinde Gaia'nın evrimine ilişkin işe yarar (muhtemelen aşağıdaki "Model 2'ye benzeyen) bir model ortaya koyabileceğini inkâr etmiyorum. Fakat belki de Lovelock'un aklında ifade etmediği böyle bir model vardır. Gerçekten de burada zor bir sorun olduğuna dair bir belirti vermemektedir.

Gaia varsayımı, şimdi oldukça adaletsiz olmasına rağmen eski günlerin uğruna, benim "BBC Teoremi" olarak adlandıracağım şeyin aşırı bir biçimidir. British Broadcasting Corporation [Britanya Yayın Kuruluşu] doğayla ilgili fotoğraflarının mükemmelliğinden ötürü haklı olarak övgü almaktadır ve genellikle bu hayranlık uyandıran görüntüleri önemli yorumlarla birlikte sunmaktadır. Bazı şeyler artık değişiyor fakat yıllardır bu yorumlardaki baskın mesaj, neredeyse popüler "ekoloji" tarafından bir din konumuna yükseltilenlerden biridir. "Doğanın dengesi" olarak adlandırılan ve bitkilerin, otçulların, etçillerin, asalakların ve leşçillerin her birinin, tümünün iyiliği için belirlenmiş bir rolü oynadığı zarifçe tasarlanmış bir aygıt mevcuttur. Bu hassas dengeyi tehdit eden tek şey çok yoğun gerçekleşen insani ilerlemelerdir,...nın buldozerleridir...vs. Dünyanın sabırlı olmaya, ırgat gibi çalışan gübre böceklerine ve diğer leşçillere ihtiyacı vardır fakat dünyanın sağlık emekçilerinin fedakâr çabaları için...vs. Otçulların kendi avcılarına ihtiyacı vardır fakat medikçe insan popülasyonunun yapacağı gibi popülasyonları kontrolden çıkan ve onları yok olmakla tehdit eden...vs. BBC teoremleri genellikle ağlar ve şebekeler şiiri biçiminde ifade edilir. Bütün dünya ince örülmüş ilişkiler ağı, oluşturulması binlerce yıl sürmüş olan bağlantılar şebekesidir ve eğer buna zarar verirsek sonumuz kötü olacak...vs.

Kuşkusuz BBC Teoreminden akıp gelen ahlaki uyarılarda büyük bir erdem bulunmaktadır fakat bu, onun teorik dayanağının sağlam olduğunu anlamına gelmemektedir. Teoremin zayıflığı, Gaia varsayımında ortaya koyduklarından biridir. Bir iletişim ağı olabilir fakat bu ağ küçük, bencil bileşenlerden oluşmaktadır. Bir bütün olarak ekosistemin refahını ilerletmenin bedelini ödeyen aktörler, kamu yararına çalışan arkadaşlarını sömüren ve genel refaha hiçbir katkı sunmayan rakiplerinden daha az başarılı olarak üreme eğiliminde olacaklardır. Hardin (1968), unutulmaz "Ortakların trajedisi" ifadesiyle ve daha yakın zamandaki "İyi adamlar yaya kalır" aforizmasıyla sorunu özetlemiştir. Kullandığım genişlemiş fenotip ve uzaktan etki dilinin, TV "çevre bilimcilerinin" daha verimli şekilde genişlemiş ağ ve

şebekeleri gibi algılanabilme tehlikesi nedeniyle BBC Teoremi ve Gaia varsayımını konu ettim. Dolayısıyla bunların arasındaki farklılığı vurgulamak için ağ ve şebeke retoriğini genişletmiş fenotip ve uzaktan genetik etki düşüncesini açıklamak için farklı bir şekilde kullanmama izin verin.

Soy hattı kromozomlarındaki lokuslar özel alan savaşlarının ateşli bir şekilde sürdüğü parçalardır. Çarpışanlarsa alelomorfik eşleyicilerdir. Dünyadaki eşleyicilerin çoğu, olası tüm alternatif alelleri yenilgiye uğratarak mevcut yerlerini kazanmışlardır. Kazandıkları savaşlar ve rakiplerinin kaybettiği silahlar kendilerinin fenotipik sonuçlarıdır. Bu fenotipik sonuçlar geleneksel olarak eşleyicinin kendisinin etrafındaki küçük bir alanla sınırlanmış olarak düşünülür. Bu alanın sınırları, eşleyicilerin hücrelerinin içinde bulunduğu bireysel organizmanın vücut duvarlarıyla tanımlanır. Fakat genin fenotip üzerindeki nedensel etkisinin doğası öyledir ki, genin etki alanının bu tesadüfi biçimle sınırlı olduğunu düşünmenin, hücre içi biyokimya ile sınırlı olarak düşünmenin mantığından daha fazla bir mantığı yoktur. Her eşleyiciyi, dünya üzerindeki etki alanının merkezi olarak düşünmek zorundayız. Nedensel etkiler eşleyiciden dışarıya doğru yayılır fakat onun gücü herhangi bir basit matematik kuralına göre uzaklıkla birlikte azalmaz. Uzak ya da yakın, mümkün yollar boyunca, hücre içi biyokimyanın yollarında, hücre içi kimyasal ve fiziksel etkileşimin yollarında, bedensel biçimin ve fizyolojinin yollarında uzanabileceği yere kadar uzanır. Çeşitli fiziksel ve kimyasal kanallar arasından dış dünyadaki nesnelere, cansız yapıntılara ve hatta diğer organizmalara ulaşmak üzere bireysel bedenlerden dışarı taşar.

Her genin dünya üzerinde yapığı etkinin yayılma alanının merkezinde olması gibi her fenotipik özellik, bireyin vücudunun hem içinde hem de dışında bulunan pek çok genin birleşen etkisinin merkezinde durur. Tüm biyosfer, –BBC Teoremiyle yüzeysel yakınlığı hatırlayın– bitki ve hayvanların bütün dünyası, genetik etki alanının girift ağıyla fenotipik etki şebekesiyle sarıp sarmalanmıştır. Televizyonda yapılacak yorumları duyar gibiyim: “Mitokondri boyutuna küçültüldüğümüzü ve insan

zigotunun çekirdek zarının dışında uygun bir gözlem yerinde konuşlandığımızı düşünelim. Milyonlarca mesajcı RNA moleküllerinin fenotipik güç gösterisi işini tamamlamak üzere sitoplazmaya aktığını izliyoruz. Şimdi bir tavuk embriyosunun gelişen uzuv tomurcuğu içindeki bir hücrenin boyutuna çıkıyoruz. Eksenin eğimi boyunca uzanan hafif yokuşlardan yuvarlanırken kimyasal uyarıların sürüklenişini hissedin! Şimdi tekrar kendi boyutunuza dönün ve baharda şafak vakti ağaçlık bir alanın ortasında durun. Kuş cıvıltıları etrafınızı kaplamış. Erkeklerin gırtlığından sesler dökülüyor ve ağaçlığın her tarafındaki dişilerin yumurtalıkları şişiyor. Burada etki, sitoplazmadaki moleküller gibi değil basınç dalgaları şeklinde açık havada ilerliyor fakat ilke aynı. Cüce/devasa boyut düşünce deneyinin üç düzeyinde, eşleyici etkinin sayılamayan ve birbiriyle iç içe geçen alanlarının ortasında durma ayrıcalığına sahipsiniz."

Okurlar eleştirmek istediğim şeyin etkili ifade etme biçimi değil BBC Teoreminin verdiği *mesaj* olduğunu düşünecektir! Bununla birlikte daha sınırlı bir hitabet biçimi genellikle daha etkili olmaktadır. Biyoloji yazınında sınırlı hitabetin ustası Ernst Mayr'dır. Onun "The unity of the genotype" (Mayr 1963) [Genotipin birliği] üzerine olan bölümü beni sıklıkla eşleyici temelli bakışıma derinden karşıt olan bir konuşmayla baş başa bırakır. Tam tersine bu bölümün neredeyse her kelimesini coşkuyla onayladığımdan bir şeyler bir yerlerde yanlış gitmiş olmalı.

Aynı şey Wright'ın (1980) benim benimsediğim gen seçilimini reddeden fakat yine de hiçbir yerine itiraz edemediğim "Gen ve organizma seçilimi" üzerine aynı derecede etkili yayını için de söylenebilir. Görünürdeki amacı "doğal seçim söz konusu olduğunda...seçilim birimi birey ya da grup değil gendir" anlayışına itiraz etmek olsa da bana kalırsa değerli bir yayındır. Wright, "Tamamen gen yerine organizma seçilimi olasılığı Darwin'in karşılaştığı en ciddi doğal seçim karşıtlıklarından birine karşı koymada çok ileri gitmektedir" sonucuna varmaktadır. "Gen seçilimi" düşüncesini Williams, Maynard Smith ve bana mal eder ve doğru biçimde R. A. Fisher'a kadar götürür. Bunların tümü, Medewar'ın (1981) aşağıdaki övgüsünden sonra

kendisini biraz şaşırtmış olabilir: "Modern sentezdeki en önemli yenilik, evrileceği düşünülen popülasyonun, hayvanların ya da hücrelerin popülasyonu olarak değil temel çoğalan birimlerin –genlerin– popülasyonu olarak düşünülebileceğine ilişkin yeni kavrayıştır. Sewall Wright...bu yeni düşünme biçiminin birincil mucididir. Bu, daha az önemli olan R. A. Fisher'ın onu asla affetmeyeceği bir önceliktir."

Bu bölümün kalan kısmında, saf biçimde atomcu ve indirgemeci olarak saldırılabilecek bir "gen seçilimi" görüşünün bir korkuluk olduğunu göstermeyi umuyorum. Bu, benim savunduğum görüş değildir ve genlerin, gen havuzunda yer alan diğer genlerle işbirliği yapma kapasiteleri bakımından seçildiği doğru biçimde anlaşılırsa, Wright ve Mayr'ın kendi bakış açılarıyla tamamen uyumlu olduğunu görecekları gen seçilimi teorisine varırız. İddia edebilirim ki bu onların görüşleriyle yalnızca uyumlu değil onların görüşlerinin daha doğru ve açık bir ifadesidir. Mayr'ın yazdıklarının (s. 295-6) özetinden bunların genişlemiş fenotip dünyasına nasıl uyarlanabileceğini gösteren anahtar önemdeki ifadeleri alıntılacağım.

Fenotip, tüm genlerin uyum içindeki etkileşimlerinin ürünüdür. Genotip, bir genin kendi kimyasal "gen ürününü" yeterli miktarda ve gelişim sırasında gereksinim duyulduğu zamanda uyuma en üst düzeyde katkı yaptığı bir "fizyolojik takımdır" [Mayr 1963].

Bir *genişlemiş* fenotip özelliği, organizmayı hem içten hem de dıştan etkileyen pek çok genin etkileşiminin ürünüdür. Bu etkileşim mutlaka uyum içinde olmak zorunda değildir fakat 8. Bölümde gördüğümüz gibi vücut içinde gerçekleşen gen etkileşimleri mutlaka uyumlu olmak durumunda değildir. Etkileri belirli bir fenotipik özellik üzerinde birleşen genler ancak özel ve üstü kapalı olması anlamında "fizyolojik takım" oluşturur ve bu, Mayr'ın bahsettiği geleneksek vücut içindeki etkileşimler için olduğu kadar genişlemiş etkileşimler için de doğrudur.

Bu özel anlamı daha önce kürek çeken mürettebat benzetimi (Dawkins, 1976a, s. 91–92) ve miyop ve normal görüşe sahip

insanlar benzetimiyle (Dawkins, 1980, s. 22-24) ifade etmeye çalışmıştım. Bu ilke aynı zamanda Jack Sprat ilkesi olarak da adlandırılabilir. Doğal olarak uyumlu olan ortaklıklardan diyelim şişmanlık ve zayıflık gibi birbirini bütünleyen heveslere ya da buğday üretmek ile onu öğütme gibi birbirini bütünleyen yetilere sahip iki bireyi ele alalım. Bir ortaklığı daha üst düzey bir birim olarak değerlendirmek mümkündür. İlginç soru, bu biçimdeki uyumlu birimlerin nasıl meydana geldiğidir. Teoride her ikisi de uyumlu işbirliği ve tamamlayıcılığa yol açan iki seçim süreci modeli arasında genel bir ayrım yapmak istiyorum.

İlk model üst düzey birimler seviyesindeki seçilimi kullanır: üst düzey birimlerin metapopülasyonunda* uyumlu birimler uyumlu olmayan birimlere tercih edilir. Önerdiğim bu ilk modelin bir biçimi Gaia varsayımında (gezegenler arası seçim) mevcuttur. Dünyaya dönersek, birinci model, üyeleri, grupta bulunan diğer üyelerin yeteneklerini (diyelim hem çiftçileri hem de buğday öğütücülerini içeren gruplar) tamamlayan hayvan gruplarının çiftçi gruplardan ya da değirmenci gruplardan daha iyi bir şekilde hayatta kaldığını ileri sürebilir. İkinci model benim daha mantıklı bulduğum modeldir. Burada bir grup metapopülasyonundan bahsetmeye gerek yoktur ve popülasyon genetikçilerinin frekansa dayalı seçim olarak adlandırdığı şeyle ilgilidir. Seçim daha alt bir düzeyde, uyumlu bir birlikte- liğin bileşenleri düzeyinde, sürer. Popülasyon içindeki bileşen- ler, popülasyonda sıklıkla bulunan diğer bileşenlerle uyumlu bir biçimde etkileşirse seçim tarafından tercih edilirler. Değirmencilerin yoğun olarak bulunduğu bir popülasyonda bireysel çiftçilerin durumu iyiye giderken çiftçilerin baskın olduğu bir popülasyonda bedeli değirmenciler öder.

Her iki model de Mayr'ın uyumlu ve ortaklaşa olarak adlan- dıracağı bir sonuca yol açar. Fakat korkarım uyum içinde olma düşüncesi biyologları sıklıkla otomatik olarak iki modelden ilki bağlamında düşünmeye ve ikincisinin akla yatkınlığını unutmama-

* Uzamsal olarak birbirinden ayrılmış olan ve belirli bir düzeyde (örneğin göç eden bireylerle) etkileşen aynı türe ait popülasyonlar -çn.

ya itiyor. Bu, vücut içindeki genler için, bir topluluktaki çiftçi ve değirmenciler için doğru olduğu kadar doğrudur. Genotip, bir "fizyolojik takım" olabilir fakat bu takımın daha az uyumlu olan rakip birime göre mutlaka uyumlu bir birim olarak seçildiğine inanmak durumunda değiliz. Dahası, her gen kendi çevresinde başarılı olduğu için seçilir ve kendi çevresi, gen havuzunda eş-zamanlı olarak başarılı olan diğer genleri de içermek zorundadır. Birbirini tamamlayan "yetilere" sahip olan genler diğerlerinin varlığında başarılı olur.

Birbirini tamamlamak genler için ne anlama gelir? İki gen-den her birinin kendi hayatta kalışı, diğer gen popülasyonda bol miktarda bulunduğunda, alellerine göre artıyorsa bu genlerin birbirini tamamladığı söylenebilir. Bu biçimdeki ortaklaşa yardımlaşmanın bariz nedeni, paylaştıkları bedenin içinde birbirini tamamlayan ortaklaşa bir işlev gerçekleştirmeleridir. Biyolojik öneme sahip kimyasal maddelerin sentezi genellikle bir biyokimyasal yolaktaki her biri belirli bir enzim tarafından yürütülen adımlar zincirine bağlıdır. Bu enzimlerden birinin işe yararlığı zincirde diğer enzimlerin bulunması koşuluna bağlıdır. Bir eksik halka bulunduran belirli bir zincirdeki tüm enzimleri şifreleyen genler bakımından zengin bir gen havuzu zincirdeki kayıp bağlantıdan sorumlu olan gen lehinde bir seçim baskısı oluşturabilir. Aynı biyokimyasal son ürün için farklı alternatif yollar varsa seçim başlangıç koşullarına bağlı olarak yollardan birini (her ikisini değil) tercih edebilir. Alternatif yolları seçilimin tercih ettiği birimler olarak değerlendirilmektense (Model 1) şu şekilde düşünmek daha mantıklıdır (Model 2): seçim, belirli bir enzimi şifreleyen geni, o yolaktaki diğer enzimleri üreten genlerin gen havuzunda bol miktarda bulunduğu ölçüde tercih eder.

Fakat biyokimya düzeyinde kalmak zorunda değiliz. Kanatlarındaki şeritler ağaç kabuğundaki yarıklara benzeyen bir güve türü düşünün. Bazı bireyler enine çizgiliyken farklı bölgede yaşayan bazıları boyuna çizgilere sahip olsun ve bu farklılık tek bir genetik lokusta belirleniyor olsun. Açıktır ki bir güve ağacın kabuğunun üstünde ancak doğru yönde duru-

yorsa kamufle olur (Sargent 1969b). Bazı güveler dikey olarak dururken bazılarının yatay konumda durduğunu ve davranış farklılığının ikinci bir lokustan kontrol edildiğini varsayalım. Bir gözlemci şans eseri bir bölgedeki tüm güvelerin dikine şeride sahip olduğunu ve dikey konumda durduğunu bir başka bölgedeki güvelerinse enine şeritlere sahip olduğunu ve yatay konumlu olarak durduğunu gözlemliyor. Buna bakarak her iki bölgede de şerit düzeniyle ilgili genler ile durma konumuyla ilgili genler arasında "uyumlu bir işbirliği" olduğunu söyleyebiliriz. Bu uyum nasıl ortaya çıkar?

Tekrar iki modelimizi dikkate alıyoruz. Model 1'e göre, birbiriyle uyum içinde olmayan gen birliktelikleri –enine şeritlerle dikey biçimde konumlanma ya da boyuna şeritlerle yatay konum alma– meydana yalnızca uyum içindeki gen birlikteliklerine bırakarak ortadan kalkar. Model 1, gen *birliktelikleri* arasından seçim yapar. Öte yandan Model 2, seçilimi genin bir başka düzeyinde gerçekleştirir. Nedeni her ne olursa olsun enine şerit genleri belirli bir bölgedeki gen havuzunda baskın durumdaysa bu, davranış lokusunda yatay konumlu olarak durma genleri lehinde bir seçim baskısı yaratacaktır. Bu da yatay olarak durma lehinde seçim oluşturacak şeritlenme lokusundaki enine genlerin baskınlığını artıracak bir seçim baskısı oluşturacaktır. Böylece popülasyon hızlı bir şekilde evrimsel olarak kararlı bir birliktelik olan enine şerit/yatay duruş birlikteliği yönünde daralacaktır. Bunun aksine, farklı başlangıç koşulları popülasyonu, evrimsel olarak kararlı diğer durum olan boyuna şerit/dikey duruş durumuna götürecektir. İki lokustaki herhangi bir başlangıç frekans bileşimi, seçimden sonra iki kararlı durumdan birine doğru daralacaktır.

Model 1, ancak işbirliği içinde olan gen çiftleri ya da kümeleri özellikle birbirlerini bedenlerde bulursa, örneğin bir kromozom üzerindeki bir "süper genle" yakın bağlantılıysa, uygulanabilir. Gerçekten de bu şekilde bağlantılı olabilirler (Ford, 1975), fakat Model 2 özellikle ilginçtir çünkü bu şekilde bağlantılı olmayan birbiriyle uyumlu gen birlikteliklerinin evrimini görsel hale getirmemize olanak sağlar. Model 2'ye göre,

işbirliği içindeki genler farklı kromozomlar üzerinde bulunabilir ve frekansa dayalı seçim, popülasyondaki diğer genlerle uyum içinde etkileşimde bulunan genlerin baskın olduğu popülasyonların oluşmasına şu ya da bu evrimsel olarak kararlı duruma varan evrimin bir sonucu olarak yol açabilir (Lawlor ve Maynard Smith, 1976). Aynı şekilde akıl yürütme, ilkesel olarak, üç lokuslu (arka kanatta bulunan şeritlerin, ön kanattaki şeritlerinkinden farklı bir lokusla kontrol edildiğini varsayın), dört lokuslu... n lokuslu gruplara uygulanabilir. Etkileşimlerdeki ayrıntıları modellemeye çalışırsak bunun matematiği zor bir hale gelir fakat bu, belirtmek istediğim nokta bakımından sorun oluşturmaz. Söylediğim tek şey, uyum içindeki işbirliğini ortaya çıkaracak iki genel yol olduğudur. Bunlardan biri, seçilimin uyum içinde olmayan birlikteliklerdense uyum içindeki birliktelikleri tercih etmesidir. İkincisi, birlikteliklerin *ayrı* kısımlarının, popülasyonda uyum içinde oldukları diğer kısımların varlığında seçilmesidir.

Mayr'ın aklında olan tipteki vücut-içi gen uyumu için Model 2'yi kullanarak onu bedenler-arası, "genişlemiş" gen etkileşimleri olarak genişletmiş oluyoruz. Bir önceki bölümün konusu olan uzaktan fenotipik etki hakkında değil uzaktan genetik *etkileşim* hakkında konuşacağız. Frekansa dayalı seçim, Fisher'ın (1930) cinsiyet oranı teorisinden beri, klasik olarak bedenler-arası etkileşimlere uygulandığından bunu yapmak kolaydır. Popülasyonlarda neden dengeli cinsiyet oranı vardır? Model 1 bunun nedeninin dengeli cinsiyet oranına sahip olmayan popülasyonların ortadan kalkacak olması olarak açıklar. Fisher'ın kendi varsayımı kuşkusuz Model 2'nin değişik bir biçimidir. Bir popülasyonda dengeli olmayan cinsiyet oranı söz konusuysa, bu popülasyon içindeki *seçilim* dengeyi yeniden oluşturacak genler lehinde işler. Model 1'de olduğu gibi popülasyonların meta-popülasyonunu ileri sürmeye gerek yoktur.

Frekansa dayalı avantaja ilişkin diğer örnekler genetikçiler tarafından iyi bilinmektedir (*örn.* Clarke, 1979) ve ben de daha önce bunların "dengeli işbirliği" üzerindeki tartışmalarla ilişkisine yer vermiştim (Dawkins, 1980, s. 22-4). Burada vurgulamak

istediğim nokta, her çoğalan varlığın bakış açısından, onun genomların *içindeki* uyum, işbirliği ve tamamlayıcılık ilişkisinin, ilkesel olarak, farklı genomlardaki genler arası ilişkiden farklı olmadığıdır. Ağaç kabuğunda dikey olarak konumlanma geni, boylamasına şerit genleri bakımından zengin olan bir gen havuzunda seçilir. Bunun tam tersi de geçerlidir. Enzimler zincirine ilişkin biyokimyasal örnekte olduğu gibi burada işbirliği bedenlerin içinde gerçekleşmektedir: gen havuzunun boyuna şerit genleri bakımından zengin olmasının önemi, ağaç üzerinde konumlanmayı belirleyen lokusta bulunan herhangi bir genin istatistiksel olarak boyuna şeritli bir bireyde bulunma olasılığının daha fazla olmasıdır. Genlerin, öncelikle gen havuzunda sıklıkla bulunan diğer genlerin bulunduğu bir arka planda seçildiğini düşünmemiz gerektiğini ve ancak ikincil olarak genler arası çarpıcı etkileşimlerin bireylerin içinde mi yoksa onların arasında mı gerçekleştiği ayrımının yapılması gerektiğini ileri sürüyorum.

Wickler (1968), hayvanlarda taklit etmeye (mimikri) ilişkin olağanüstü derlemesinde bireylerin kimi zaman taklit ederek benzemek için işbirliği yaptığına işaret etmektedir. Burada, Koenig'in bir akvaryumda denizşakayığı gibi görünen şeye ilişkin gözlemlerini aktarmaktadır. Ertesi gün akvaryumda her biri orijinal olanın yarısı kadar büyüklükte iki denizşakayığı vardır ve bundan sonraki gün, ilk ve büyük şakayık kendisini yeniden yapılandırmıştır. Bunun gerçekleşmesinin olanaksızlığı Koenig'i durumu ayrıntılı olarak incelemeye sevk etmiş ve Koenig, "şakayığın," sayısız halkalı solucanın bir araya gelmesiyle oluşan taklit bir yapı olduğunu fark etmiştir. Her bir kurt, bir vücut uzantısını temsil etmektedir ve kurtlar, kum üzerinde halka oluşturacak şekilde bir araya gelmektedir. Balıklar da tıpkı Koenig gibi bu taklide aldanmış ve sahte şakayığa, gerçek olana bıraktıkları aynı boşluğu bırakmışlardır. Her halkalı kurt, ortaklaşa taklit halkasına katılarak muhtemelen avcı balıklardan korunmuştur. Halka oluşturmayanlardan halka oluşturan halkalı kurt *gruplarının* seçildiğini söylemek pek bir şey ifade etmeyecektir. Halkaya katılan bireylerin, halkaya katı-

lanların oluşturduğu popülasyonda tercih edildiğini söylemek daha doğrudur.

Pek çok böcek türünde her bir birey, pek çok çiçeklenmiş bitkideki çiçeği taklit eder ve tüm çiçeklenmiş yapılar ikna edici biçimde taklit edilmeden önce bunların işbirliği yapan birlikteliğine ihtiyaç vardır. "Doğu Afrika'da, oldukça güzel çiçekli yapılara sahip bitkiler bulmak mümkündür... çiçekler, yaklaşık olarak yarım santimetre boyundadır, daha çok katırtırnağına benzemektedir ve acı bakla çiçeklerine benzer şekilde dik bir gövde etrafında dizilirler. Deneyimli botanikçiler bu bitkiyi *Tinnaea* ya da *Sesamopteris* bitkileri sanarak aldılar ve "çiçekleri" yolduktan sonra ellerinde çıplak gövde kaldığını gördüler. Çiçek yere düşmemiş, uçup gitmişti! "Çiçek," *Ityraea gregorii* ya da *Oyarina nigritarsus* türüne ait ağustosböceklerinden oluşmaktaydı" (Wickler 1968, s. 61).

Savımı geliştirmek için bazı ayrıntılı varsayımlarda bulunmak durumundayım. Bu özel ağustosböcekleri türleri üzerinde etkili olan seçim baskısına dair ayrıntılar bilinmediğinden, *Ityraea* ve *Oyarina*'yla aynı grup taklitçiliğini uygulayan varsayımsal bir ağustosböceği icat etmek en güvenli yoldur. İcat ettiğim türün pembe ve mavi renkli olmak üzere iki biçimi vardır ve bu iki biçim acı baklanın farklı renkteki varyetelerini taklit etmektedir. Pembe ve mavi acı baklaların ağustosböceklerinin olduğu her yerde eşit dağılım gösterdiğini fakat belirli bir bölgede ya mavi ya da pembe renklilerin bulunduğu varsayılmaktadır. "İşbirliği," bireylerin bitki gövdelerinin uçlarında toplanarak acı baklanın çiçekli yapısına benzemesiyle gerçekleşmektedir. Karışık renkli kısımların oluşmaması bakımından "uyumlu bir birliktelik" söz konusudur: Gerçek acı baklalarda iki renkli çiçek yapısı olmadığından karışık rengin avcılar tarafından sahte olarak belirleneceğini varsayıyorum.

Birliktelik uyumu, Model 2'nin frekansa dayalı seçilimi aracılığıyla şu şekilde ortaya çıkabilir. Belirli bir bölgedeki tarihsel bir tesadüf belirli bir renk tipinin diğerine tercih edildiği bir başlangıç çoğunluğu sağlamıştır. Pembe renkli ağustosböceklerinin baskın olduğu bir bölgede maviler cezalıdır. Mavi renkli

ağustosböceklerinin baskın olduğu bir bölgedeysen pembe renkliler cezalıdır. Her iki durumda da, azınlıkta kalan tipin üyesinin, olasılık kuralları gereğince, kendisini çoğunluk tipi üyesine göre karışık küme içinde bulma olasılığı daha yüksek olduğundan azınlıkta olanlar tercih edilmez. Gen düzeyinde pembelik genlerinin, pembelik genlerinin baskın olduğu gen havuzunda ve mavilik genlerinin, mavilik geninin baskın olduğu gen havuzunda tercih edilebileceğini söyleyebiliriz.

Şimdi acı bakladaki tek bir çiçek yerine tüm bir çiçek yapısını taklit edecek kadar büyük olan bir başka böceği, diyelim bir tırtılı, icat ediyoruz. Tırtılın her bir bölmesi, çiçek yapısındaki farklı bir çiçeği taklit eder. Her bir bölmenin rengi, alternatifleri pembe ve mavi olan farklı lokuslarla kontrol edilir. Tamamen mavi ya da tamamen pembe renkli olan bir tırtıl karışık renkli tırtıla göre daha başarılıdır çünkü bir kez daha, avcılar karışık renkli acı baklanın gerçek olmadığını öğrenmişlerdir. İki renkli tırtılların neden olmaması gerektiğinin teorik bir açıklaması yoktur fakat seçilimin sonucu olarak, bu tırtıllar yoktur: belirli bir bölgede bulunan tırtıllar ya tamamen pembe ya da tamamen mavi renklidir. Yine "uyumlu bir işbirliği" söz konusudur.

Uyum içindeki işbirliği nasıl ortaya çıkar? Tanım gereği, ancak tırtılın farklı bölmelerinin renginden sorumlu genler bir süper gen halinde sıkı bir şekilde bağlantılıysa Model 1 uygulanabilir. Bununla birlikte bu varsayımsal türlerde ilgili genler yaygın olarak farklı kromozomlara dağılmıştır ve Model 2'yi uygulayabiliriz. Belirli bir bölgede, bir kere bir gen lokusların çoğunluğunda baskın hale gelmeye başlamışsa seçim bu rengin frekansını tüm lokuslarda artırmak üzere işler. Belirli bir bölgede biri hariç tüm lokuslarda pembe renk genleri baskınsa, seçim, mavi rengin baskın olduğu bu lokusa haddini bildirecektir. Varsayımsal ağustosböcekleri örneğinde olduğu gibi, farklı bölgelerdeki tarihsel tesadüfler seçim baskısını otomatik olarak evrimsel olarak iki kararlı stratejiden birini tercih edecek şekilde kuracaktır.

Bu düşünce deneyinin önemi, Model 2'nin hem bireyler arasına hem de bireyler içinde uygulanabilmesinden kaynaklanır.

Hem tırtıl hem de ağustosböcekleri örneğinde pembe genler, pembe genlerin baskın olduğu gen havuzunda, mavi genlerse mavi genlerin baskın olduğu gen havuzunda seçilirler. Tırtıl örneğinde bunun nedeni, her genin bir *bedeni* kendisiyle aynı rengi üreten genlerle paylaşıyorsa bundan yarar sağlıyor olmasıdır. Ağustosböcekleri örneğinde bunun nedeni her genin, onu taşıyan beden kendisiyle aynı rengi üreten geni taşıyan *bir başka* bedenle karşılaşırsa bundan yarar sağlamasıdır. Tırtıl örneğinde, işbirliği halindeki genler aynı bireyde farklı lokuslarda bulunurlar. Ağustosböcekleri örneğinde, işbirliği yapan genler farklı bireylerdeki aynı lokusta bulunur. Benim amacım, uzaktan genetik etkileşimin bir bireydeki genetik etkileşimden ilkel olarak farklı olmadığını ortaya koyarak bu iki türdeki gen etkileşimi arasındaki kavramsal boşluğu kapatmaktır.

Mayr'dan yaptığım alıntılara devam edersek:

Birlikte uyarlayıcı seçilimin sonucu, uyumlu olarak bütünleşmiş gen birlikteliğidir. Genlerin birlikte işleyişi kromozom, hücre çekirdeği, hücre, doku, organ ve bütün organizma gibi pek çok düzeyde gerçekleşebilir.

Okurlar şimdiye dek Mayr'ın listesinin nasıl genişletileceğini tahmin etmekte zorluk yaşamayacaklardır. Farklı organizmalarda birlikte işleyen genler, aynı organizmada birlikte işleyen genlerden temelde farklı değildir. Her gen, diğer genlerin fenotipik sonuçlarının dünyasında işler. Diğer genlerden bazıları aynı genomun üyeleri olacaktır. Diğerleri, diğer bireylerin bedeninde işleyen aynı gen havuzunun üyeleri olacaktır. Başkaları da farklı gen havuzlarının, farklı türlerin ve farklı şubelerin üyeleri olabilir.

Fizyolojik etkileşimin işlevsel mekanizmalarının doğası [aynen böyle yazılmış] ilgilendiği temel konu nihai ürünün, fenotipin, yaşama gücü olan evrimciler için çok az önem arz eder.

Mayr bir kez daha taşı gediğine koyuyor fakat onun "fenotipi" nihai değildir: bireyin bedeninin dışına genişleyebilir.

Pek çok araç nicel ve nitel olarak gen havuzlarının mevcut durumunu korumaya eğilimlidir. Genetik çeşitliliğin alt sınırı, he-

terozigotluğun olağan avantajı tarafından belirlenir...üst sınır, uyum içinde "birlikte uyarlanabilen" genlerin dahil edilebileceği gerçeği tarafından belirlenir. Hiçbir genin sabit seçim değeri yoktur; aynı gen belirli bir genetik arka planda yüksek uyum sağlayabilir ve bir başkasında tamamen ölümcül olabilir.

Mükemmel fakat "genetik arka planın" aynı organizmadaki genler kadar başka organizmadaki genleri de kapsayabileceğini hatırlayın.

Bir gen havuzunda bulunan tüm genlerin karşılıklı bağımlılığının sonucu, sıkı bir bağlantılı olma durumudur. Bir bütün olarak genotipe ve böylece dolaylı olarak diğer genlerin seçim değerine etki etmeksizin gen havuzunda hiçbir genin frekansı değişemez ve havuza hiçbir gen eklenemez.

Mayr'ın kendisi, konuşmayı, zarif bir biçimde, birlikte uyarlanmış genomdan birlikte uyarlanmış gen havuzuna kaydırılmaktadır. Bu, doğru yönde atılmış büyük bir adımdır fakat bir adım daha atmalıyız. Mayr burada, içinde bulundukları bedenden bağımsız olarak, gen havuzunda bulunan tüm genler arasındaki etkileşimlerden bahsetmektedir. Genişlemiş fenotip ilkesi nihai olarak, farklı gen havuzlarında, farklı şubelerde ve farklı âlemlerdeki genlerde aynı türde etkileşimler olduğunun farkında olmamamızı talep eder.

Aynı gen havuzunda bulunan bir çift genin etkileşebilme yollarını, daha özel olarak gen havuzunda bulunan her birinin frekansının diğerinin varlığını sürdürmesini etkileyebilme yollarını bir kez daha gözden geçirelim. Mayr'ın da aklında bulunduğundan kuşku duyduğum ilk yol aynı bedeni paylaşmak aracılığıyla olandır. *A* geninin sağkalımdaki başarı şansı popülasyondaki *B* geni frekansı tarafından etkilenir çünkü *B*'nin frekansı, *A*'nın *B* ile bir bedeni paylaşma olasılığını etkiler. Güvenin şerit yönü ile ağaç kabuğu üzerindeki konumunu belirleyen lokuslar arasındaki etkileşim buna örnektir. Acı baklayı taklit eden varsayımsal tırtıllar ve gerekli bir maddeyi sentezleyen özel bir yolaktaki ardışık basamakların gerçekleşmesi için gereken enzimleri şifreleyen bir çift gen de buna

örnek teşkil eder. Bu tip etkileşimleri “beden-içi” etkileşim olarak adlandıralım.

Popülasyondaki *B* geninin frekansının *A* geninin sağkalım başarısını etkileyebildiği ikinci yol “bedenler-arası” etkileşimdir. Buradaki hayati etki, *A*’nın içinde bulunduğu herhangi bir bireyin bedeninin *B*’nin içinde bulunduğu başka bir bireyin bedeniyle karşılaşma olasılığıdır. Varsayımsal ağustosböceği-miz buna bir örnek oluşturur. Fisher’ın cinsiyet oranı teorisi de buna örnektir. Daha önce belirttiğim gibi, beden-içi ve bedenler-arası olmak üzere iki türdeki gen etkileşimi arasındaki ayrımı azaltmak bu bölümdeki amaçlarımdan biridir.

Şimdi farklı gen havuzlarında ve farklı türlerde bulunan genler arasındaki etkileşimleri değerlendirelim. Türler arası gen etkileşimi ile tür içinde bireylerin genleri arasındaki etkileşim arasında daha az bir farklılık söz konusu olduğu görülecektir. İki durumda da etkileşen genler aynı bedende bulunmamaktadır. Her iki durumda da, her birinin sağkalım başarısı, kendi gen havuzunda, diğer genin frekansına bağlı olacaktır. Durumu acı bakla düşünce deneyini tekrar kullanarak açıklamama izin verin. Tıpkı ağustosböcekleri gibi polimorfik olan bir böcek türü olduğunu düşünelim. Belirli bölgelerde her iki türün, ağustosböceklerinin ve diğer böceğin, pembe biçimi baskınken diğer bölgelerde her iki türün mavi biçimi baskındır. İki tür vücut büyüklüğü açısından farklılık göstermektedir. Daha küçük olan ağustosböcekleri, küçük çiçeklerin çıkmasının beklendiği gövde uçları yakınında bulunmaya eğilimli olmak ve daha büyük olan diğer böcek türü her sahte çiçek yapısının kaidesine yakın durmak suretiyle sahte çiçek yapısı ortaya koymak üzere “işbirliği” yapmaktadır. Ağustosböceği/diğer böcek birlikteliğinin ortaya koyduğu “çiçek yapısı,” kuşları sadece ağustosböceği ya da sadece diğer böceği aldattığından daha etkin olarak aldatacaktır.

Model 2’nin frekansa dayalı seçilimi, daha önceki gibi fakat şimdi iki türün de dahil olduğu, evrimsel olarak kararlı iki durumdan birinin evrimleşmesine yol açacaktır. Tarihsel rastlantı (türlerden bağımsız olarak) pembe çeşitlerin baskın olduğu bir bölgenin ortaya çıkmasına neden olmuşsa her iki türdeki se-

çilim mavilerdense pembeleri tercih edecektir ve tersi için de aynısı geçerlidir. Eğer böcek türleri, ağustosböceklerinin istila ettiği bölgeye görece yakın bir zamanda girmişse, böcekler içindeki seçilimin yönü, yerel olarak baskın olan ağustosböceği tipinin rengine bağlı olacaktır. Dolayısıyla farklı iki gen havuzunda (çiftleşemeyen türlerin bulunduğu iki farklı gen havuzu) bulunan genler arasında frekansa dayalı bir etkileşim olacaktır. Ağustosböcekleri, bir acı baklanın çiçek yapısını taklit ederken, örümceklerle ya da yılanlarla, diğer böceklerle ya da bir başka türe ait ağustosböcekleriyle olduğu kadar etkin bir işbirliği yapabilirler. Model 2, türler ve şubelerde geçerli olduğu kadar bireylerde ve bireylerin içinde de geçerlidir.

Hatta âlemler için de geçerlidir. İşbirliğindense düşmanca bir etkileşim söz konusu olsa da keten (*Linum usitissimum*) ile pas mantarı (*Melampsora lini*) arasındaki etkileşimi düşünelim. "Burada, ketendeki özel bir alelin pas mantarındaki özel bir alele karşı direnç sağladığı tam bir eşleşme söz konusudur. Bu "gene karşı gen" sistemi çok sayıda başka bitki türünde de keşfedilmiştir... Genetik sistemlerin doğası gereği, gene karşı gen etkileşimlerine ilişkin modeller çevresel parametrelerle formüle edilmemişti. Bu, türler arasındaki genetik etkileşimlerin fenotipe değinmeden anlaşılabilirdiği bir durumdur. Gene karşı gen sistemine ilişkin bir model, mutlaka türler arası frekansa dayalıdır... (Slatkin ve Maynard Smith, 1979; s. 255-6).

Diğer bölümlerde olduğu gibi bu bölümde de net bir açıklama sunmak için kurmaca düşünce deneyleri kullandım. Eğer çok zorlama geliyorsa, en azından benimkiler kadar zorlama olan gerçek ağustosböcekleri örneği için tekrar Wickler'a dönmeme izin verin. *I. gregorii* gibi *Ityraea nigrocincta* da acı bakladaki çiçeklenmeyi işbirliği içinde taklit eder fakat "iki cinsiyetinin, biri yeşil diğeri sarı olmak üzere iki farklı biçim göstermesi gibi bir garipliğe sahiptir. Bu iki biçim bir araya gelir ve sarı renkliler aşağıda kalırken yeşil renkliler gövdenin üstünde, özellikle uç kısımlarda bulunma eğilimindedir. Ortaya çıkan görüntü "çiçeklenmeye" ilişkin oldukça ikna edici bir görüntüdür çünkü

bitkideki gerçek çiçekler, taban açılmış çiçeklerle kaplıyken uçlarda yeşil tomurcuklar olacak şekilde, genellikle taban kısmından tepeye doğru açarlar" (Wickler 1968).

Bu üç bölüm, genlerin fenotipik anlatımı kavramını anlaşılabilir aşamalarla açıklamıştır. Önce genin fenotip üzerindeki kontrolünün organizmanın bedeninin içinde dahi farklı uzaklıklardan gerçekleştiğini gördük. Hücre çekirdeğinde bulunan bir gen için içinde bulunduğu hücrenin şeklini kontrol etmek bir başka hücrenin ya da o hücrenin içinde yer aldığı tüm bir bedenin şeklini kontrol etmekten daha kolaydır. Bununla birlikte, geleneksel olarak bu üçünü bir araya getirip tümünü fenotipin genetik kontrolü olarak adlandırmaktayız. Benim savım, genin hemen çevresindeki bedenin dışına atılan küçük bir kavramsal adımın görece önemsiz olduğudur. Yine de bu pek alışıldık bir düşünce değildir ve ben de bu fikri cansız yapıntılardan kalkıp ev sahibinin davranışlarını kontrol eden iç asalaklara kadar giderek aşamalar halinde geliştirmeye çalıştım. İç asalaklardan da guguk kuşları örneği üzerinden uzaktan etkiye vardık. Teorik olarak uzaktan genetik etki, aynı ya da farklı türlerin bireyleri arasındaki neredeyse tüm etkileşimleri kapsar. Yaşayan dünya, eşleyici güçlerin birbirinin içine geçen alanlarının ağları olarak görülebilir.

Ayrıntıları anlamanın er ya da geç gerektireceği türde matematiği tasavvur etmek benim için zordur. Evrimsel bir uzamda, seçim altındaki eşleyiciler tarafından farklı yönlerde çekiştirilen fenotipik özelliklere ilişkin bakışım pek net değil. Benim yaklaşımımın özü, herhangi bir fenotipik özelliği belirli yönlerde çekiştiren eşleyiciler arasında organizmanın bedeninin içinden olanlar olabileceği gibi dışarıdan bazılarının da bulunabileceğidir. Bazıları bariz bir şekilde diğerlerinden daha güçlü çekecektir ve böylece gücün okları tıpkı yön okları gibi farklı büyüklüklere işaret edecektir. Silahlanma yarışı teorisi –nadir-düşman etkisi, hayat/yemek ilkesi vb– bu büyüklüklerin yerine konmasında büyük olasılıkla önemli rol oynayacaktır. Salt fiziksel yakınlık da muhtemelen rol oynayacaktır: başka şeyler eşit

kalmak kaydıyla genler uzak fenotipik özelliklere göre yakındakilere daha büyük etkide bulunuyor gibi görünmektedir. Buna ilişkin önemli ve özel bir örnek olarak hücreler kendi içlerinde bulunan genlerden uzaktaki genlere göre nicel olarak daha ağır biçimde etkilenirler. Aynı şey organizmaların bedenleri için de geçerlidir. Fakat bunlar, silahlanma yarışı teorisine ilişkin diğer hususlarla dengelenecek nicel etkiler olacaktır. Bazen diğer bedenlerde bulunan genler, fenotipin belirli bir özelliği üzerinde, diyelim nadir-düşman etkisi nedeniyle, organizmanın "kendi" genlerinden daha fazla etkide bulunurlar. Ben, neredeyse tüm fenotipik özelliklerin, içeride ve dışarıda bulunan eşleyicilerin kendi arasındaki uzlaşmanın izlerini taşıdığının ortaya çıkacağını öngörmekteyim.

Belirli bir fenotipik özellik üzerinde etkili olan seçim baskıları arasında çatışma ve uzlaşma olduğu düşüncesi kuşkusuz genel biyoloji bilgisinden aşına olduğumuz bir şeydir. Örneğin kuşların kuyruklarının büyüklüğünün genellikle aerodinamiğin gereklilikleri ile eşeysel çekiciliğin gereklilikleri arasındaki uzlaşmayla ilgili olduğundan bahsederiz. Organizmanın bedeninin içindeki bu tip çatışma ve uzlaşmayı tanımlamak için ne tür bir matematik uygun olur bilmiyorum fakat bu her neyse uzaktan genetik etki ve genişlemiş fenotipin benzer problemleriyle başa çıkacak şekilde genişletilmelidir.

Fakat matematik semalarında uçacak kanatlarım yok. Saha da hayvanlar üzerinde çalışanlar için sözlü mesajlar olmalıdır. Genişlemiş fenotip ilkesi hayvanları nasıl gördüğümüze ilişkin nasıl bir fark yaratacaktır? Sahada çalışan ciddi biyologların çoğu, büyük oranda Hamilton nedeniyle, hayvanların, kendilerinde bulunan genlerin sağkalım şansını en üst düzeye çıkarmak şeklinde davranmaları gerektiği teorisini desteklemektedir. Ben bunu genişlemiş fenotipin yeni merkezi teorisine yönelik olarak değiştirdim: Bir hayvanın davranışı, genler bu davranışı gerçekleştiren hayvanda bulunsun ya da bulunmasın, bu davranıştan sorumlu genlerin sağkalımını en üst düzey çıkarma eğilimindedir. Hayvan fenotipleri katıksız biçimde kendi geno-

tiplerinin kontrolü altındaysa ve diğer organizmaların genleri tarafından etkilenmiyorsa iki teori aynı anlama gelecektir. Bir-biriyle çatışan baskılar arasındaki nicel etkileşimleri ele alacak bir matematik teorisinin öncesinde belki de en basit niteliksel sonuç, ilgilendiğimiz davranışın, en azından kısmen, bazı başka hayvanlardaki ya da bitkilerdeki genlerin korunmasına yönelik bir uyarlanım olduğudur. Bu nedenle bu, belirtilen davranışı gerçekleştiren organizma için olumlu yönde uygunsuz bir davranış olabilir.

Bir keresinde bir meslektaşımı –kendisinin Darwinci seçilimin gücüne sağlam bir inancı vardı ve bu alanda iyi bir araştırmacıydı– buna ikna etmeye kalktığımda uyarlanımcı karşıtı bir şeyden bahsettiğimi sandı. Beni insanların hayvan davranışlarının ya da morfolojilerinin bazı tuhafliklarını işlevsiz ya da uyumsuzluk olarak yazmalarına karşı defalarca uyardı ancak bunu tamamen anlamadıklarını keşfetmek gerekiyordu. Haklıydı fakat benim anlatmak istediğim başka bir şeydi. Burada bir davranışın uygunsuz olduğunu söylediğimde yalnızca bunun bu davranışı gerçekleştiren *hayvan bireyi* için uygunsuz olduğunu kastediyorum. Davranışı gerçekleştiren bireyin bu davranışın yarar sağladığı varlık olmadığını ileri sürüyorum. Uyarlanımlar kendilerinden sorumlu olan eşleyicilere yarar sağlar ve ancak tesadüfen organizmalar buna dahil olur.

Bu, bu kitabın sonu olabilirdi. Fenotipi gidebildiği yere kadar genişlettik. Son üç bölüm bir tür doruk noktası olarak tasarlandı ve biz bununla yetinebilirdik. Fakat deneme niteliğinde yeni bir merak uyandırmak için iyimser bir tavırla sonlandırmayı tercih ediyorum. En başta bir savunuyu yaptığımı itiraf etmişim ve herhangi bir savunuyu için kolay yol karşıdakine saldırmaktır. Bu nedenle, etkin bir soy-hattı eşleyicisinin genişlemiş fenotipi ilkesini savunmadan önce okurlarda bulunan, bireysel organizmaların uyarlanımsal yararın birimi olduğu inancını çürütmeye çalıştım. Fakat şimdi genişlemiş fenotipin kendisini tartışmışken organizmanın varlığını, yaşamın hiyerarşisi içindeki belirgin önemine ilişkin soruyu yeniden açmanın ve bunu genişlemiş

fenotip ışığı altında daha iyi bir şekilde görüp görmediğimize bakmanın zamanıdır. Yaşam farklı organizmalar içinde paketlenmek zorunda olmadığına ve organizmalar daima tamamen birbirinden ayrık olmadığına göre etkin soy-hattı eşleyicileri bunları yapmak için neden açık bir şekilde organizma yöntemini tercih etmiştir?

ORGANİZMAYI YENİDEN KEŞFETMEK

Bu kitabın büyük bir kısmını organizmaların bireylerinin önemini azaltmaya adanmış olduktan ve kendi alelleri pahasına kendi hayat mücadelesini veren, sanki duvarları saydammışçasına bireyin bedeninden önünde engel olmaksızın dışarıya erişen, organizmaların sınırı olmaksızın dünyayla ve birbiriyle etkileşen bencil eşleyicilerin alternatif karmaşık tanımını oluşturduktan sonra şimdi duraksıyoruz. Organizmaların bireyleriyle ilgili gerçekten de oldukça etkili bir şey var. Vücutları saydamlaştıran ve yalnızca DNA'yı görünür kılan gözlükler takabilseydik DNA'nın dünyada göreceğimiz dağılımı büyük bir çoğunlukla rastgele olmayacaktı. Hücre çekirdeği yıldızlar gibi parlasaydı ve diğer her şey görünmez olsaydı, çok hücreli organizmalar aralarında geniş boşluklar bulunan sıkı sıkıya istiflenmiş galaksiler halinde görünürdü. Birbiriyle ahenk içinde hareket eden fakat bu tür diğer galaksilerin üyeleriyle uyumlu olmayan milyarlarca nokta.

Organizma, genellikle kendisi gibi aygıtlardan sınırlarla ayrılmış, fiziksel olarak ayrı duran bir aygıttır. Genellikle hayranlık veren bir iç düzene sahiptir ve Lulian Huxley'nin (1912) "bireysellik" –tam olarak bölünmezlik– diye adlandırdığı yüksek seviyede bir niteliğe sahiptir. Bu nitelik, yarısı ortadan kaldırıldığında işlevsiz olacak kadar düzensiz bir yapıdadır. Genetik anlamda söylersek kendi hücreleri birbiriyle aynı genlere sahipken başka organizmalardaki hücrelerin genleriyle aynı genlere sahip olmayan organizma bireyleri açık bir şekilde tanımlanabilen birimlerdir. Bir bağışıklık uzmanı için organizma bireyleri özel türde bir "eşsizliğe" sahiptir (Medawar 1957). Buna göre, başka organizmaların vücutlarından gelen parçaları yabancı sayarken kendi vücudunun diğer kısımlarından gelen

parçaları kabul eder. Bir hayvan davranışları uzmanına göre – ve bu gerçekten de Huxley'nin bölünmezliğinin bir özelliğidir– organizma, örneğin iki organizmadan ya da bir organizmanın bir uzvundan çok daha güçlü anlamda bir davranışsal eylem birimidir. Organizma eş güdüm içinde bir merkezi sinir sistemine sahiptir. Bir birim olarak “kararlar” alır (Dawkins ve Dawkins, 1973). Tüm uzuvları belirli bir zamanda belirli bir sonuca ulaşmak için uyum içinde hareket eder. Bir aslan sürüsünün avı birlikte takip etmesinde olduğu gibi, iki ya da daha fazla organizmanın birlikte hareket etmeye çalıştığı durumlarda bireyler arasındaki eşgüdüm verimi, her bir bireydeki yüksek uzamsal ve zamansal kesinliğe sahip yüzlerce kasın karmaşık düzenine göre düşüktür. Tüpsü ayakları özerk bir şekilde hareket eden ve ağız çevresi siniri kesildiğinde iki parçaya ayrılabilen bir denizyıldızı bile tek bir varlık gibi görünmekte ve doğada tek bir amacı varmış gibi davranmaktadır.

Dr J. P. Hailman'a bu kitabın kısa bir ön denemesi olan yayına (Dawkins, 1978a) bir meslektaşımın alaylı yorumunu benden esirgemediği için minnettarım: “Richard Dawkins organizmayı yeniden keşfetmiş.” Bu ironi beni etkilememiş değildi fakat işin içinde başka bir iş var. Yaşamın hiyerarşisi içinde bir düzey olarak organizma bireylerinde özel bir şey olduğu konusunda aynı fikirdeyiz fakat bu, soru sormaksızın kabul edilecek açık bir şey değildir. Umarım bu kitap Necker Küpünün ikinci yüzünü açığa çıkarmıştır. Fakat Necker Küpünün eski konumuna geri dönmek ve sonra değişmeye devam etmek gibi bir alışkanlığı vardır. Yaşam birimi olarak organizma bireylerinde özel olan şey her neyse Necker Küpünün diğer yüzüne bakmış olduğumuzdan, gözlerimizi vücut duvarlarını delip eşleyiciler dünyasını ve onların genişlemiş fenotiplerinin dışını ve ötesini görmek üzere eğittiğimizden, onu en azından daha net bir şekilde görmeliyiz.

O zaman organizmaların bireyleriyle ilgili bu özel olan şey nedir? Yaşam varlığını sürdürmeye ilişkin genişlemiş fenotipik araçları olan eşleyicilerden oluşan bir şey olarak görülebileceği göz önünde bulundurulduğunda neden eşleyiciler hücreler içinde yüzlercesi ve binlercesi bir araya gelmek üzere gruplaşmış-

lardır ve neden bu hücreleri organizma içinde milyonlarca ve milyarlarca sayıda klonlayacak şekilde etkilemişlerdir?

Buna bir yanıt karmaşık sistemlerin mantığı vermektedir. Simon (1962), biyolojik ya da yapay herhangi bir türde karmaşık düzenin tekrarlı alt birimler hiyerarşisi halinde düzenlenmeye eğilimli olduğunun genel işlevsel nedenini (daha sonra iyi tanınan iki saat tamircisi olan Tempus ve Hora'nın hikâyesini kullanarak) ortaya koyan "Karmaşıklığın mimarisi" üzerine ufuk açıcı bir deneme yazmıştı. Simon'ın savını davranış bilimi bağlamında geliştirdim ve eğer kararlı ara alt grupların ardışıklığı söz konusuysa istatistiksel olarak olası olmayan grupların evriminin daha hızlı bir şekilde ilerlediği sonucuna vardım. Bu sav her alt gruba uyarlanabileceğinden, buradan dünyada var olan oldukça karmaşık sistemlerin hiyerarşik mimariye sahip olma olasılığı çıkar (Dawkins, 1976b). Mevcut bağlamda hiyerarşi hücreler içindeki genlerden ve organizmalar içindeki hücrelerden oluşmaktadır. Margulis (1981), hiyerarşinin bir başka ara düzey barındırdığına ilişkin eski düşünce için ikna edici ve etkileyici bir örnek sunar: ökaryotik "hücrelerin" kendileri, bir bakıma, çok hücreli kümelerdir, prokaroytik hücrelere homolog olan ve onlardan türevlenen mitokondri, plastid ve siller gibi yapıların ortak birliktelikleridir. Buradaki meseleyi daha fazla uzatmayacağım. Simon'ın işaret ettiği şey oldukça geneldir ve eşleyicilerin neden kendi fenotiplerini özellikle hücre ve çok hücreli organizmalar olacak şekilde iki düzeyde işlevsel birimlerde organize etmeyi seçtiğine ilişkin daha özel bir yanıt vermiyoruz.

Dünyanın neden böyle olduğu hakkında sorular sormak için başka nasıl olabileceğini düşünmek durumundayız. Yaşamın başka bir düzene sahip olduğu olası dünyalar icat etmeli ve bu durumda ortaya ne çıkacağını sormalıyız. Öyleyse hangi öğretici alternatifleri tasavvur edebiliriz? İlk olarak, çoğalan moleküllerin neden hücrelerde toplandığını görmek için çoğalan moleküllerin serbest bir şekilde suda yüzdüğü bir dünya hayal edelim. Farklı türde eşleyiciler mevcuttur ve kendi kopyalarını oluşturmak için gereken yer ve kimyasal kaynaklar için birbir-

leriyle rekabet etmektedirler fakat kromozom ya da hücre çekirdeğinde gruplaşmazlar. Her tekil eşleyici, kendi kopyalarını yapmak için fenotipik etkisini ortaya koyar ve seçim en etkin fenotipik etki lehinde işler. Bu biçimdeki bir yaşamın kararlı olmayacağına inanmak kolaydır. Böyle bir çevre "birlik oluşturan" mutant eşleyiciler tarafından işgal edilecektir. Bazı eşleyiciler diğer eşleyicilerin tamamlayıcısı olan kimyasal etkilere sahip olacaktır. Bu eşleyicileri, iki kimyasal etki bir araya getirildiğinde her ikisinin çoğalmasının kolaylaşacağı biçimde tamamlayacaktır (Önceki bölümdeki Model 2). Daha önce bir biyokimyasal zincir tepkimesinin ardışık aşamalarını katalize eden enzimleri şifreleyen genler örneğini vermiştim. Aynı ilke ortaklaşa ve tamamlayıcı biçimde çoğalan moleküllerin büyük gruplarına da uygulanabilir. Gerçekten de dünyaya özgü biyokimya en küçük çoğalma biriminin, tüm bir asalağın besin bakımından zengin çevresi haricinde, yaklaşık beş sistron uzunluğunda olduğunu ortaya koymaktadır (Margulis, 1981). Bu sav açısından yeni genlerin eskilerin ikilenerek çoğalıp çoğalmadığının ve birlikte yan yana kalıp kalmadığının ya da önceden bağımsız olan genlerin bir araya gelip gelmediğinin bir önemi yoktur. Hâlâ "birlik oluşturma" durumunun evrimsel kararlılığını tartışabiliriz.

Öyleyse genlerin hücre içinde bir araya toplanması kolayca anlaşılabilir fakat hücreler çok hücreli klonlar halinde bir araya gelmiştir. Bu durumda, tek hücreli ya da hücresiz organizmalar dünyada bol miktarda bulunduğundan düşünce deneyi icat etmemize gerek yoktur. Fakat bunların hepsi küçüktür ve büyük, karmaşık tek hücreli ya da tek çekirdekli organizmaların olduğu olası bir dünya hayal etmek işe yarayabilir. Merkezdeki tek bir çekirdeğe kurulmuş, karmaşık organlara sahip büyük ölçekli bir bedendeki, tek bir devasa "hücredeki" ya da bir hücre hariç tüm hücrelerin genomun kendilerine özel kopyasından yoksun olduğu çok hücreli bir organizmadaki biyokimyasal olayları yönlendirdiği tek bir gen kümesinin söz konusu olduğu bir yaşam biçimi olabilir mi? Bana kalırsa böyle bir yaşam biçimi ancak embriyoloji, bildiğimiz embriyolojiden oldukça farkı

ilkelere uyarsa var olabilir. Bildiğimiz embriyolojide belirli bir zamanda, farklılaşan herhangi tipteki bir dokuda genlerin ancak küçük bir azınlığı "açık konumdadır" (Gurdon, 1974). Kuşkusuz bu aşamada zayıf bir sav fakat tüm bir vücutta tek bir gen kümesi olsaydı uygun gen ürünlerinin vücutun uygun zamanda farklılaşan farklı kısımlarına nasıl taşındığını görmek kolay olmazdı.

Fakat neden gelişen bir vücutun her hücresinde *tam* bir gen kümesi olmak zorundadır? Genomun belirli parçalarının, karaciğer ya da böbrek gibi doku tiplerinin yalnızca ihtiyacı olan genlere sahip olacak şekilde ayrıldığı bir yaşam biçimi hayal etmek kuşkusuz kolaydır. Öyle görünüyor ki bu durumda yalnızca soy-hattı hücreleri gerçekten tüm genomu korumak durumunda olurdu. Bunun nedeni genomun parçalarını fiziksel olarak ayırmanın kolay bir yolunun olmaması olabilir. Her şeyden önce, gelişmekte olan vücutun herhangi bir kısmı için gerekli olan genlerin hepsinin bir kromozom üzerinde bulunduğu doğru değildir. Sanıyorum şimdi *bunun* neden böyle olması gerektiğini kendimize sorabiliriz. Durum böyle olduğuna göre, hücre her bölündüğünde tüm genomun tam olarak bölünmesi, işleri yapmanın en kolay ve en ekonomik yolu olabilir. Fakat benim verdiğim dünyaya pembe gözlüklerle bakan Marslı hikâyemin (Bölüm 9) ve alaycılık ihtiyacının ışığında okurlar daha da fazla yorum yapmak isteyebilir. Mitoz bölünme sırasında genomun bir kısmının değil de tümünün ikilenmesi (duplikasyonu), kendilerini, benzerleri arasındaki sözde kanun kaçaklarını gözleyecek ve engelleyecek bir konuma getiren genler tarafından sağlanan bir uyarlanım olabilir mi? Kişisel olarak, bu düşünce doğası gereği zorlama olduğu için değil, örneğin karaciğerdeki bir gen, bir kanun kaçağı olmaktan ve böbrek ya da dalaktaki genlerin zararına olacak şekilde karaciğeri yönlendirmekten nasıl yarar sağlayabileceğini görmek zor olduğundan bundan kuşku duyarım. Asalaklarla ilgili bölümü izleyerek gidersek, "karaciğer genlerinin" ve "böbrek genlerinin" çıkarları, mevcut bedenin aynı soy-hattını paylaştıkları ve aynı eşey hücresi rotasına sahip oldukları için örtüşecektir.

Organizmanın ayrıntılı bir tanımını yapmadım. Organizmanın, tam da tatmin edici biçimde tanımlamak zor olduğundan, işe yararlığı kuşkuyla bir kavram olduğu gerçekten de tartışmaya açıktır. Bağışıklık bilimi ya da genetik bakış açısından, bir çift tek yumurta ikizi tek bir organizma olarak sayılmalıdır fakat fizyolog, davranış bilimci ya da Huxley'nin bölünmezlik ölçütü bakımından böyle nitelendirilemezler. Koloni halinde yaşayan sifonoforlar ya da yosun hayvancıkları (Bryzoa) söz konusu olduğunda "birey" nedir? Botanikçilerin "bireysel organizma" ifadesine zoologlardan daha az düşkün olmalarının iyi bir nedeni var: "meyve sineği, un kurdu, tavşan, bağırsak solucanı ya da fil bireyi daha yüksek düzeyde değil hücresel düzeyde bir popülasyondur. Açlık, bir hayvanın bacak, kalp ya da akciğer sayısını değiştirmez fakat bir bitki üzerindeki stres yeni yaprakların oluşumunu ve eskilerinin ölüm oranını değiştirir: bir bitki strese kendi parçalarının sayısını değiştirerek yanıt verebilir" (Harper 1977, s. 20-1). Bitki popülasyonları üzerine çalışan bir biyolog olan Harper'a göre, yaprak "bitkiden" daha dikkat çekici bir "bireydir" çünkü üremesi, bir zoologun mutlu bir şekilde "çoğalma" olarak adlandıracağı şeyden ayırt etmesi zor olabilecek başıboş ve anlaşılması güç bir varlıktır. Harper botanikte yer alan farklı türdeki "bireyler" için iki yeni terim bulma zorunluluğu duyar. "Ramet" klonal çoğalmanın birimidir ve ana bitkidен ayrılırsa genellikle bağımsız bir varoluş sergileyen parçadır." Ramet bazen, çileklerde görüldüğü gibi, bizim sıradan bir şekilde "bitki" diye adlandırdığımız birimdir. Üçgül bitkisi gibi başka örneklerde ramet tek bir yaprak olabilir. Öte yandan "genet" tek hücreli zigottan doğar ve incelediği hayvanlar eşeyssel olarak üreyen bir zoologun anladığı anlamda "bireydir."

Janzen de (1977) karahindibanın bir klonunun "evrimsel birey" (Harper'ın geneti) olarak değerlendirilmesi gerektiğini ve bunun her ne kadar bir kütük üzerinde havaya doğru büyümek-tense yerde yayılsa ve ayrı fiziksel "bitkilere" (Harper'ın rameti) ayrılabilir bir ağacın eşdeğeri olduğunu ileri sürerken aynı zorlukla karşılaşır. Bu bakış açısına göre tüm Kuzey Amerika toprakları için birbiriyle rekabet halinde olan dört kadar az sa-

yıda karahindiba bireyi olabilir. Janzen yaprak biti klonunu da aynı şekilde değerlendirir. Makalesinde hiç atıf yoktur fakat bu bakış açısı yeni bir bakış açısı değildir. T. H. Huxley'nin "cinsiyet olayından tek bir birim olarak cinsiyet olayının tüm ürünlerine dek her bir yaşam döngüsünü birey olarak değerlendirdiği" 1854 kadar eski bir yıla gider. "Huxley, yaprak bitlerinin eşeysiz soyunu bile bir birey olarak değerlendirir" (Ghiselin, 1981). Bu düşünce biçiminin bir değeri vardır fakat önemli bir şeyi dışladığını göstereceğim.

Huxley/Janzen düşüncesini yeniden ifade etmenin bir yolu şudur. Tipik bir organizmanın, örneğin insanın, soy hattı her bir mayoz bölünme arasında belki birkaç düzine mitotik bölünme geçirir. 5. Bölümdeki "bir genin geçmiş deneyimine" "tersten bakmak" yöntemini kullanırsak, yaşayan bir insandaki herhangi bir genin hücre bölünme tarihi şu şekildedir: mayoz mitoz mitoz...mitoz mayoz. Birbirini izleyen her bedende, soy-hattının mitotik bölünmesiyle paralel olarak, diğer mitoz bölünmeler soy-hattını büyük bir "yardımcı" hücre klonuyla donatır ve soy-hattına ev oluşturan bir beden içinde onları bir araya toplar. Her nesilde soy-hattı tek hücreli bir "darboğaza" doğru gider (bir eşey hücresini bir zigot takip eder), sonra çok hücreli bir vücuda doğru genişleme gösterir, sonra yeni bir darboğaza doğru gider vb (Bonner 1974).

Çok hücreli vücut, tek hücreli üreme yapılarını üreten bir makinedir. Fil vücudu gibi büyük vücutlar daha sonraki üreme yapılarının üretimini iyileştirmek üzere yatırım yapılan, en iyi biçimde ağır sanayi tesisi ve makine aksamı ve geçici bir kaynak tahliyesi olarak görülebilir (Southwood, 1976). Bir bakıma soy-hattı, ağır makinelere ilişkin sermaye yatırımını, döngünün çoğalma kısmındaki hücre bölünme sayısını döngünün üreme kısmının tekrarları arasındaki zaman aralığını kısaltmak üzere azaltmak "ister." Fakat bu tekrar aralıkları yaşamın farklı biçimleri için farklı olan en uygun uzunluğa sahiptir. Fillerin daha çok genç ve küçükken üremesine neden olan genler kendilerini en uygun tekrar aralığını üretme eğiliminde olan alellerden daha az etkin olarak yayacaktır. Kendilerini bir filin gen havu-

zunda bulan genlerin en uygun tekrar aralığı, farenin gen havuzundaki genlerin en uygun tekrar aralığından çok daha uzun olacaktır. Fil örneğinde, yatırım getirileri aranmadan önce daha fazla sermaye yatırımı yapılmalıdır. Bir tek hücreli, döngünün çoğalma aşamasını büyük oranda atlar ve onun hücre bölünmeleri tamamen "üreyebilen" nitelikteki hücre bölünmeleridir.

Organizmalara bu biçimde bakmanın sonucundan, son ürünün, döngünün çoğalma aşamasının "amacının," üreme olduğu ortaya çıkar. Bir fili bir araya getiren mitotik hücre bölünmeleri, soy-hattını sürdürmeyi başaran canlı eşey hücrelerini yaymayı sonlandırmak üzere yönlendirilmiştir. Şimdi bunu akılda tutarak yaprak bitlerine bakalım. Yaz boyunca eşeysiz üreyen dişiler, döngüyü yeniden başlatan tek bir eşeyli nesille sonuçlanacak nesiller boyu tekrarlı eşeysiz üreme gösterirler. Fillerle benzerlik kurarsak, yaz dönemindeki eşeysiz nesillerin hepsinin sonbaharda eşeyli üreme sonucuna varacak şekilde yönlendiğini görerek Janzen'i izlemek kolaydır. Bu bakış açısına göre eşeysiz üreme hiçbir şekilde gerçek bir üreme değildir. Bu tıpkı tek bir filin vücudunun çoğalıp büyümesi gibi bir çoğalmadır. Janzen için dişi yaprak bitlerinin tüm klonu tek bir evrimsel bireydir çünkü tek eşeyssel kaynaşmanın ürünüdür. Fiziksel olarak ayrı sayısız birime bölünmesi bakımından sıra dışı bir bireydir fakat böyleyse ne olmuş? Bu fiziksel birimin her biri kendi soy-hattı parçasını taşır fakat dişi filin sol ve sağ yumurtalığını oluşturur. Yaprak biti örneğinde soy-hattı parçaları ince havayla birbirinden ayrılırken filin iki yumurtalığı birbirinden bağırsaklarla ayrılır fakat bir kez daha, böyleyse ne olmuş?

Bu sav dizisi ikna edici olsa da daha önce önemli bir noktayı gözden kaçırdığını ifade etmiştim. Mitotik hücre bölünmelerinin çoğunu "çoğalma" olarak değerlendirmek, üremenin nihai amacını "hedeflediğini" düşünmek ve organizma bireyini bir üreme olayının ürünü olarak değerlendirmek doğrudur fakat Janzen, üreme/çoğalma ayrımını eşeyli/eşeysiz ayrımıyla eş tutmak konusunda yanılmaktadır. Kuşkusuz burada gizlenmiş önemli bir ayrım vardır fakat bu, eşeyli olan ile olmayan ya da mayoz ile mitoz arasındaki ayrım değildir.

Benim vurgulamak istediğim ayrım, soy-hattı hücre bölünmesi (üreme) ile somatik ya da "çıkılmaz yol" hücre bölünmesi (çoğalma) arasındaki ayrımdır. Soy-hattı hücre bölünmesi, ikilenen genlerin, bu genlerin aslında 5. Bölümdeki anlamda gerçek soy-hattı eşleyicileri olduğu, sonsuz biçimde uzayıp giden torunların ataları olma şansına sahip olduğu bölünmedir. Soy-hattı hücre bölünmesi mitoz ya da mayoz bölünme olabilir. Eğer hücre bölünmesine mikroskop altında bakarsak bunun soy-hattı bölünmesi olup olmadığını söylemenin bir yolu yoktur. Soy-hattı ve somatik hücre bölünmelerinin her ikisi de aynı görünüme sahip mitoz bölünme olabilir.

Yaşayan bir organizmadaki herhangi bir hücrede bulunan bir gene bakarsak ve onun tarihini evrimsel zamanda geriye giderek takip edersek, en yakın zaman önceki hücre bölünme "deneyimleri" somatik olabilir fakat geriye doğru giderken bir kez soy-hattı hücre bölünmesine ulaştığımızda genin tarihinde yer alan önceki bölünmelerin hepsi soy-hattı bölünmesi olmak zorundadır. Soy-hattı hücre bölünmelerinin evrimsel zamanda ileri doğru gittiği buna karşın somatik hücre bölünmelerinin yana doğru gittiği düşünülebilir. Somatik hücre bölünmeleri, "amacı" soy-hattı hücre bölünmelerini teşvik etmek olan ölümlü dokuları, organları ve araçları yapmak için kullanılır. Dünya, kendilerinin somatik hücrelerdeki tam kopyalarından sağladıkları yardımın bir sonucu olarak soy-hatlarında hayatta kalmış olan genlerle doludur. Çoğalma, çıkılmaz yol somatik hücrelerinin yayılmasıyla ortaya çıkarken üreme soy-hattı hücrelerinin yayılma aracıdır.

Harper (1977), bitkilerde üreme ile çoğalma arasında, normalde benim soy hattı ve somatik hücre bölünmesi arasında yaptığım ayrımla aynı anlama gelecek bir ayrım yapar: "Burada, "üreme" ile "çoğalma" arasında yapılan ayrımda, üreme, tek bir hücreden oluşan yeni bir bireyin oluşmasını içerir: bu genellikle (daima değil; *örn.* apomiksiyle üreyen organizmalar) bir zigottur. Bu süreçte, yeni birey hücrede şifrelenmiş olan bilgiyle "üretilir." Bunun aksine çoğalma düzenli meristemin gelişmesiyle ortaya çıkar" (Harper 1977, s. 27'deki dipnot). Burada

önemli olan, çoğalma ile üreme arasında gerçekten de, mitoz ile mayoz + eşey arasındaki ayrımla aynı olmayan önemli bir biyolojik ayrım olup olmadığıdır. Bir tarafta iki yaprak biti oluşturmak üzere üreme ile diğer tarafta bir yaprak bitini iki adet yapan “çoğalma” arasında temel bir ayrım gerçekten de var mıdır? Janzen buna muhtemelen hayır diye, Harper ise evet diye yanıt verirdi. Ben, Harper’la aynı fikirdeyim fakat J. T. Bonner’ın (1974) ilham verici *On Development* [Gelişim Üzerine] adlı kitabını okuyana kadar bunun gerekçesini söyleyemezdim. Gerekçe, en iyi biçimde, düşünce deneyinin yardımıyla oluşturulur.

Düz, yastık biçimli talluslardan oluşan, denizin üzerinde yüzen, besin emilimini alt yüzeyinden gerçekleştirirken güneş ışığını üst yüzeyinden alan ilkel bir bitki düşünelim. Bu bitki “üremek” (örn. başka yerde çoğalmak üzere tek hücreli üreme yapılarını etrafa dağıtmak) yerine basitçe uç kısımlarından büyümekte, kilometrelerce genişlikte olan ve hâlâ büyümeye devam eden azman bir nilüfer yaprağı gibi halkasal yapıli yeşil bir halı oluşturmak üzere yayılmaktadır. Tallusun yaşlı kısımları belki de ölebilir ve böylece gerçek bir nilüfer yaprağı gibi içi dolu bir daireden oluşmak yerine genişleyen bir halkadan oluşmaktadır. Belki de tallusun bazı parçaları buzullardan kopup okyanusun farklı yönlerine sürüklenen ayrı buz kütleleri gibi günden güne ayrılmaktadır. Bu tür bir bölünmeyi varsaysak bile bunun ilginç bir üreme olmadığını göstereceğim.

Şimdi önemli bir özelliğı bakımından farklılık gösteren benzer türde bir bitkiyi düşünelim. Bu bitki 30 cm çapa ulaşınca büyümeyi durdurmakta ve bundan sonra üremeye başlamaktadır. Eşeyli ya da eşeysiz olan tek hücreli üreme yapılarını üretir ve bunları rüzgârla uzaklara taşıyacak havaya bırakır. Bu üreme yapılarından biri su yüzeyine konduğunda 30 cm genişliğe varana kadar büyüyünce yeniden üreyecek olan yeni bir tallusu oluşturur. Bu iki türden ilkinin B (Büyüme) diğerini de Ü (Üreme) olarak adlandırıyorum.

Janzen’in yayınındaki mantığı izlersek, ikinci tür olan Ü’nün üremesi eşeyliyse, iki tür arasında temel bir fark olduğunu görmemiz gerekir. Eğer Ü’nün üremesi eşeysizse, havaya bırakılan

üreme yapıları ebeveyn tallusun hücrelerinin genetik bakımdan tıpkısı olan mitoz ürünleri olduğundan, Janzen için, iki tür arasında önemli bir fark yoktur. Ü'deki ayrı "bireyler," artık B'deki tallusun farklı bölgelerinden genetik olarak farklı değildir. Her iki türde de mutasyonlar hücrelerin yeni bir klonunu oluşturabilir. Ü'de, üreme yapısı oluşumunda, tallus büyümesinden neden daha fazla mutasyon gerçekleşmesi gerektiğinin belirli bir nedeni yoktur. Tıpkı karahindibanın parçalı bir ağaç olması gibi Ü de B'nin daha parçalı bir biçimidir. Fakat benim düşünce deneyi yapmamın amacı, üreme eşeysiz olsa bile büyüme ile çoğalma arasındaki farklı gösteren iki varsayımsal türdeki önemli farkı açığa çıkarmaktır.

Ü büyüyüp ürerken B yalnızca büyümektedir. Bu ayrım neden önemlidir? Yanıt basit anlamıyla genetik olamaz çünkü daha önce gördüğümüz gibi mutasyonlar üreme sırasındaki mitozda olduğu kadar büyüme sırasındaki mitozda da genetik değişime yol açabilir. İki tür arasındaki önemli ayrımın, Ü soyunun, G'nin gerçekleştiremeyeceği karmaşık uyarlanımlar evrimleştirebilmek olduğunu ileri sürüyorum. Bunun nedeni aşağıdaki gibidir.

Ü'nün bir hücresinde bulunan bir genin geçmiş tarihini düşünelim. Bu gen, tekrar tekrar bir "araçtan" diğerine geçtiği bir tarihe sahiptir. İçinde bulunduğu birbiri ardına gelen her vücut tek hücreli bir üreme yapısı olarak başlar, sabit bir döngüyle büyür, sonra gen yeni bir tek hücreli üreme yapısına ve böylece yeni birçok hücreli vücuda aktarılır. Genin tarihi bir döngü şeklindedir ve burada önemli nokta şudur: birbiri ardından gelen uzun vücutlar dizisinin her biri tek hücreli bir başlangıçtan geliştiğinden bu vücutların kendilerini önceleyenden bir miktar farklı gelişmeleri olasıdır. Böcek yakalayacak karmaşık bir aygıt taşıyan sinekkapan gibi organlara sahip karmaşık vücutların evrimi ancak evrimleşecek döngüsel gelişim süreçleri mevcutsa mümkündür. Bu konuya tekrar döneceğim.

Bu sırada B'nin dev tallusunun kenarında büyüyen bir genç hücre içinde bulunan bir genin tarihi döngüsel değildir ya da ancak hücre düzeyinde döngüseldir. Mevcut hücrenin atası bir başka hücredir ve iki hücrenin kariyeri birbirine çok benzer. Bu-

nun aksine, bir $\bar{U}$ bitkisinin her bir hücresi büyüme sürecinde kesin bir yere sahiptir. Ya 30 cm'lik tallusun merkezindedir ya kenardadır ya da ikisinin arasında bir yerde bulunur. Böylece bitkinin bir organındaki belirli bir yerdeki özel rolünü gerçekleştirmek üzere farklılaşabilir. B'nin bir hücresinin böylesi bir gelişimsel kimliği yoktur. Tüm hücreler ilk olarak büyüyen kenarda bulunur ve sonra kendilerini genç hücreler tarafından çevrelenmiş olarak bulur. Döngüsellik ancak hücresel düzeyde vardır ve bu da B'nin evrimsel değişiminin ancak hücresel düzeyde gerçekleşebileceği anlamına gelir. Hücreler, hücre soyu boyunca kendilerini önceleyenlere göre gelişme gösterebilir, sözgelimi daha karmaşık bir organel yapı ortaya çıkarabilirler. Fakat organların evrimi ve çok hücreli düzeydeki uyarlanımlar gerçekleşemez çünkü tüm hücre gruplarının tekrarlayan döngüsü gerçekleşmemektedir. B'deki hücrelerin ve bunların atalarının diğer hücrelerle temas içinde olduğu ve bu bakımdan çok hücreli bir "yapı" ortaya koyduğu kuşkusuz doğrudur. Fakat karmaşık çok hücreli organları bir araya getirmek söz konusu olduğu müddetçe serbestçe yüzen tek hücreliler olabilirler.

Karmaşık ve çok hücreli bir organı bir araya getirmek için karmaşık bir gelişim seyrine ihtiyaç vardır. Karmaşık gelişim seyri bir miktar daha az karmaşık olan daha eski bir gelişim seyrinden evrimleşmek durumundadır. Her biri kendisini önceleyen bir miktar daha gelişmiş olan gelişim evrelerinin evrimsel ilerleyişi söz konusu olmalıdır. B, tek hücre düzeyindeki yüksek frekanslı gelişim döngüsünden başka tekrarlayan gelişim seyrine sahip değildir. Bu nedenle çok hücreli farklılaşma ve organ düzeyinde karmaşıklığı evrimleştiremez. Gelişimin jeolojik zaman boyunca döngüsel olmadan sürdüğü ölçüde bunun çok hücreli gelişim sürecine sahip olduğu söylenebilir: türler büyüme zaman ölçeği ile sözde evrimsel zaman ölçeği arasında ayırım yapmazlar. Mümkün olan tek yüksek frekanslı gelişim döngüsü hücre döngüsüdür. Öte yandan $\bar{U}$, evrimsel zamanla karşılaştırılacak çok hücreli gelişim döngüsüne sahiptir. Böylece çağlar geçtikçe, sonraki gelişim döngüleri öncekilerden farklı olabilir ve çok hücreli karmaşıklık evrimleşebilir. Organizma-

nın, *üremenin*, tek hücreli gelişimsel "darboğaz" aracı olarak, yeni bir eylemiyle başlatılan bir birim olduğu tanımına doğru gitmekteyiz.

Büyüme ve üreme arasındaki farkın önemi, *üremenin* her bir ediminin yeni bir gelişimsel döngü içermesinden kaynaklanır. Büyüme yalnızca var olan vücudun genişlemesini içerir. Bir yaprak biti partenogenetik üremeyle yeni bir yaprak biti oluşturduğunda, eğer bu bir mutantsa, kendi atasından çarpıcı biçimde farklı olabilir. Öte yandan bir yaprak biti, kendi vücut ölçüsünü iki katına çıkarıyorsa sahip olduğu tüm organlar ve karmaşık yapılar yalnızca genişler. Somatik mutasyonların büyümekte olan yaprak bitinin hücre soylarında gerçekleşebileceği söylenebilir. Bu doğrudur fakat örneğin kalpte bulunan somatik hücre hattı içindeki bir mutasyon, kalbin yapısını çarpıcı biçimde yeniden düzenleyemez. Omurgalılardaki örneğe geçerseniz, mevcut kalp iki odacıklıyken ve bir kulakçık bir karıncığı besliyorken, kalbin büyüyen kenarlarındaki mitotik hücrelerinde gerçekleşen yeni mutasyonla kalbi, geri kalan kısımdan ayrı bir akciğer dolaşımına sahip dört odacıklı olacak şekilde çarpıcı bir yeniden yapılanmaya götürmek çok düşük bir olasılıktır. Yeni karmaşıklığı bir araya getirmek için yeni gelişimsel başlangıçlara ihtiyaç vardır. Yeni bir embriyo, ortada hiç kalp yokken, sıfırdan başlamalıdır. Daha sonra bir mutasyon kalbin yeni bir temel yapısını meydana getirmek üzere gelişimin erken aşamalarındaki duyarlı noktalara etki edebilir. Gelişimsel döngü her nesilde "çizim tahtasına" (aşağıya bakınız) geri dönmeyi sağlar.

Bu bölüme eşleyicilerin neden organizma adı verilen büyük ve çok hücreli klonlar içinde toplandığını sorarak başladık ve başlangıçta pek de tatmin edici olmayan bir yanıt verdik. Şimdi daha tatmin edici bir yanıt ortaya çıkmaya başlamaktadır. Bir organizma tek bir yaşam döngüsüyle ilişkili fiziksel bir birimdir. Çok hücreli organizmalar içinde toplanan eşleyiciler düzenli bir döngüsel yaşam tarihine ve evrimsel zaman boyunca ilerledikçe bunların korunması için karmaşık uyarlanımlara sahip olurlar.

Bazı hayvanlar birden fazla ayrı vücudu kapsayan bir yaşam döngüsüne sahip olurlar. Bir kelebek onu önceleyen tırtıldan tamamen farklıdır. Bir kelebeğin yavaş ve organ içi değişimlerle tırtıldan geliştiğini hayal etmek zordur. Bunun yerine olan şey, tırtılın karmaşık organ yapısı büyük oranda yok edilir ve tırtılın dokuları yeni vücudun gelişmesi için yakıt olarak kullanılır. Yeni kelebek vücudunun tek bir hücreden başlamasına gerek yoktur fakat ilke aynıdır. Burada basit, görece farklılaşmamış imago disklerinden* farklı bir yeni vücut yapısı ortaya çıkar. Burada çizim tahtasına kısmi bir dönüş vardır.

Büyüme/üreme ayrımının kendisine dönersek, Janzen gerçekte hatalı değildi. Ayrımlar belirli amaçlar için önemsizken bazı amaçlar için önemli olabilir. Belirli türdeki çevresel ve ekonomik sorunları tartışırken büyüme ve eşeysiz üreme arasında önemli bir ayrım olmayabilir. Yaprak bitlerinin kardeşliği gerçekten de tek bir ayıyla benzerlik taşıyabilir. Fakat başka amaçlar söz konusu olduğunda, karmaşık düzenin evrimsel olarak bir araya getirilmesi tartışılırken, ayrım hayati önemdedir. Belirli tipteki bir çevrebilimci karahindibalarla dolu bir alanı tek bir ağaçla karşılaştırmakla bir şeyler öğrenebilir. Fakat başka amaçlar söz konusu olduğunda farklılıkları anlamak ve tek bir karahindibametinin ağaca benzer olduğunu görmek önemlidir.

Fakat Janzen'in tutumu, her durumda, azınlıktadır. Daha tipik bir biyolog, yaprak bitlerindeki eşeysiz üremeyi büyüme olarak değerlendirmeyi Janzen'deki, çok hücreli dağıtıcılar tarafından yapılan vejetatif yayılımı da üreme değil büyüme olarak değerlendiren ben ve Harper'daki bir sapma olduğunu düşünebilir. Bizim kararımız, dağıtıcının tek hücreli üreme yapısından- sa çok hücreli bir meristem olduğu varsayımına dayanmaktadır fakat bunu neden önemli bir nokta olarak değerlendirelim? Bir kez daha, bunun yanıtı iki varsayımsal bitki türünün bulunduğu bir düşünce deneyinde görülebilir. Bu kez örneğimiz, çileğe benzer bitkiler olan ve M ve T olarak adlandırılan bitkilerdir.

* Bazı böceklerin larvalarında bulunan ve daha sonra kanat, bacak ve diğer organların gelişeceği farklılaşmamış hücre yığınları -çn.

Çileğe benzeyen iki tür de dağıtıcı yapı aracılığıyla vejetatif olarak yayılır. Her ikisi de, bir dağıtıcı yapılar ağıyla birbirine bağlı olan ayrı ve tanımlanabilir "bitkiler" olarak görünen popülasyonlar oluşturur. Her iki türde de her "bitki" (örn. ramet) birden fazla yavru bitki verir ve böylece "popülasyonun" üssel büyümesi (ya da bakış açınıza göre "vücudun" büyümesi) olasılığına sahip oluruz. Cinsiyet olmasa da mitotik hücre bölünmelerinde kimi zaman mutasyonlar ortaya çıkabileceğinden evrim gerçekleşebilir (Whitham ve Slobodchikoff, baskıda). Şimdi iki tür arasındaki temel farklılığa bakalım. M türünde (çok hücreli meristem anlamında) dağıtıcı yapı, geniş ve çok hücreli bir meristemdir. Bu, herhangi bir "bitkideki" iki hücrenin ebeveyn bitkideki iki farklı hücrenin mitotik yavruları olabileceği anlamına gelir. Mitotik yavru anlamında bit hücre bir başka "bitkide" bulunan hücrenin yakın kuzeni olabilir ve bu da kendi bitkisindeki bir başka hücrenin kuzenidir. Eğer mutasyon hücre popülasyonunda genetik heterojenlik oluşmasına neden olursa bu, bitki bireylerinin, başka bitkilerde kendisinden daha yakın akrabaları olan hücrelere sahip olmak suretiyle, genetik olarak mozaik olabileceği anlamına gelir. Bunun evrime ilişkin sonuçlarına değineceğiz. Bu arada diğer varsayımsal türe bir bakalım.

T türü (T, tek kelimesinin baş harfini temsil etmektedir), her dağıtıcı yapının tek bir uç hücreyle neticelenmesi dışında M ile tamamen aynıdır. Bu hücre yeni yavru bitkinin tüm hücrelerinin temel mitotik atası olarak davranır. Bu da, belirli bir bitkideki tüm hücrelerin başka bitkilerdekilerden çok daha yakın kuzenler olduğu anlamına gelir. Eğer mutasyon hücre popülasyonuna genetik çeşitlilik sokarsa görece az mozaik bitki ortaya çıkacaktır. Her bitki genetik olarak birbirinin aynı olacaktır fakat başka bitkilerin genetik anlamda tıpkısıyken bazı başka bitkilerden farklı olabilir. Her biri kendisine ait tüm hücrelerin genotip özelliğine sahip *bitkilerden* oluşan bir popülasyon oluşacaktır. Böylece benim "araç seçilimi" adını verdiğim anlamda ve tüm bitki düzeyinde işleyen bir seçim tasavvur etmek olasıdır. Bazı bitkiler genetik üstünlükleri nedeniyle diğerlerinden daha iyi durumda olabilir.

Bir genetikçi, M türünde, özellikle dağıtıcılar geniş yapılı meristemlere sahipse, bir bitki popülasyonu ayırt etmeyecektir. Her biri kendi genotipine sahip bir hücre popülasyonu görecektir. Bazı hücreler genetik olarak birbirinin tıpkısıyken bazıları farklı genotipe sahip olacaktır. Belirli türdeki bir doğal seçim hücreler arasında işleyebilir fakat "bitki" kendi özgün özelliklerine sahip bir birim olarak ayırt edilemeyeceğinden seçilimin "bitkiler" arasında işlediğini düşünmek zordur. Dağınık haldeki vejetasyon, herhangi bir genotipteki hücrelerin farklı "bitkiler" arasında düzensiz olarak serpiştirildiği hücre popülasyonları olarak değerlendirilmek durumunda olacaktır. Benim "gen aracı" Janzen'in ise "evrimsel birey" olarak adlandırdığı birim böyle bir durumda hücreden daha büyük olmayacaktır. Birbirinin genetik rakibi olacak şey *hücrelerdir*. Evrim hücre yapısındaki ve fizyolojisindeki gelişmeler biçiminde karşımıza çıkabilir fakat onun karşımıza bitki bireyleri ya da organlarındaki gelişmeler biçiminde nasıl çıkacağını görmek zordur.

Bitkinin farklı yerlerinde bulunan hücrelerin belirli bir alt grubu devamlı olarak tek bir mitotik atadan gelen klon olsaydı organ yapısındaki gelişmelerin evrimleşebileceği düşünülebilirdi. Örneğin yeni "bitkiyi" veren dağıtıcı yapı geniş yapılı bir meristem olabilirdi fakat yine de her yaprak kendi yerinde duran tek bir hücreden oluşabilirdi. Dolayısıyla bir yaprak, birbirine, bitkinin diğer yerlerinde bulunan hücrelerden çok daha yakın akraba olan bir hücreler klonu olabilirdi. Somatik mutasyonların bitkilerde yaygın olarak görüldüğü düşünüldüğünde (Whitham ve Slobodchikoff, baskıda), tüm bir bitki düzeyinde değilse de yaprak düzeyinde gelişmiş karmaşık uyarlanımın evrimi tasavvur edilebilir mi? Bir genetikçi şimdi, her biri genetik olarak birbirinin aynı hücrelerden yapılmış olan genetik olarak heterojen yaprak popülasyonunu ayırt edebilir. Öyleyse doğal seçim başarılı ve başarısız yapraklar arasında işleyebilir mi? Bu sorunun yanıtı evet olsaydı, bir birimdeki hücrelerin, aynı düzeydeki diğer birimlerde yer alan hücrelerle karşılaştırıldığında genetik olarak birörnek olmaya eğilimli olması şartıyla araç seçiliminin çok hücreli birimler hiyerarşisindeki herhangi

bir düzeyde işleyeceğini ileri sürebilseydik, iyi olurdu. Fakat ne yazık ki mantık dışı olan bir şey var.

Eşleyicileri, soy-hattı eşleyicileri ve çıkmaz yol eşleyicileri olarak sınıflandırdığım hatırlanacaktır. Doğal seçilim bazı eşleyicilerin diğer eşleyiciler pahasına çok sayıda bulunacağı bir şekilde sonuçlanır fakat bu, eşleyiciler ancak soy-hattı eşleyicisiyse evrimsel değişime yol açar. Birçok hücreli birim, ancak onun en azından bazı hücreleri soy-hattı eşleyicisi taşıyorsa, evrimsel olarak ilginç anlamda, araç olarak nitelendirilir. Yapraklar normalde böyle değerlendirilmez çünkü hücre çekirdekleri yalnızca çıkmaz yol eşleyicisi taşırlar. Yapraktaki hücreler, yapraklara kendi özgün karakterini sağlayan yaprak genlerinin soy-hattı kopyalarını taşıyan diğer hücrelere nihai olarak yarar sağlayan kimyasal maddeleri sentezlerler. Fakat önceki paragraftaki, yapraklar arası araç seçilimin ve genel olarak organlar arası seçiliminin ancak bir organ içinde bulunan hücrelerin farklı organlarda bulunan hücrelerden daha yakın kuzense işleyebileceği sonucunu kabul edemeyiz. Yapraklar ancak yavru yaprakları doğrudan ortaya çıkarıyorsa yapraklar arası seçilimin evrimsel sonuçları olabilir. Yapraklar organizma değil organdır. Organlar arası seçilimin olması için ilgilenilen organların kendi soy-hattına sahip olması, kendi özel üremesini sağlaması ve normalde yapmadıkları şeyleri yapması gerekir. Organlar organizmaların kısımlarıdır ve üreme de organizmaların bir ayrıcalığıdır.

Daha net olmak için biraz aşırılığa kaçacağım. Örnek verdiğim çilek benzeri iki tür arasında ara durumlar olabilir. M türünün dağıtıcı yapısı geniş yapılı bir meristemken S türünün dağıtıcı yapısının her yeni bitkinin tabanındaki tek hücreli darboğaz kadar küçük olduğu söylenebilir. Fakat ya her yeni bitkinin tabanında iki hücreli darboğaz bir ara tür varsa? Eğer gelişim örüntüsü yavru bitkideki hangi hücrelerin iki kök hücrenin hangisinden kökenleneceği tahmin edilemeyecek şekildeyse, gelişim darboğazıyla ilgili olarak işaret ettiğim nokta nicel olarak zayıflayacaktır: genetik mozaik bitki popülasyonlarında görülebilir fakat hücreler için aynı bitkinin kardeş üyelerindeki hücrelere

başka bitkilerdeki hücrelerden genetik anlamda istatistiksel olarak daha yakın olma eğilimi söz konusudur. Dolayısıyla bitki popülasyonundaki bitkiler arasındaki araç seçiliminden bahsetmek hâlâ anlamlıdır fakat bitkiler arası seçim baskısı bitki içindeki hücreler arasındaki seçilimi geride bırakacak kadar güçlü olmak durumunda olabilir. Bu, tesadüf eseri, "akraba-grup seçiliminin" (Hamilton, 1975a) işlemesi için gerekli koşullardan birinin benzeridir. Bu benzerliği kurmak için yalnızca bitkileri bir hücre "grubu" olarak görmemiz gerekmektedir.

Her bir bitkinin tabanındaki iki hücreli darboğaz varsayımı kabulünden doğan ikinci olasılık, türlerin gelişim örüntüsünün, bitkinin belirli organlarının daima iki hücreden belirlenmiş olanın mitotik torunları olacak şekilde ortaya çıkmasıdır. Örneğin kök sistemine ait hücreler dağıtıcı yapının alt kısmındaki hücrelerden gelişirken bitkinin geri kalan kısmı dağıtıcının üst kısmındaki hücreden gelişebilir. Alt kısımdaki hücre daima ata bitkinin kökündeki hücreden gelirken yukarıdaki hücre ata bitkinin toprak üstünde kalan hücrelerinden geliyorsa tuhaf bir durumla karşı karşıya kalmış olurduk. Kökteki hücreler, bitki popülasyonda yer alan diğer kök kısmındaki hücrelerin "kendi" bitkisinde bulunan sap ve yaprak hücrelerine göre daha yakın kuzenleridir. Mutasyon evrimsel değişim olasılığını sağlayabilir fakat bu bölünme düzeyinde bir evrim olur. Toprağın altındaki genotip farklı "bitkilerdeki" ortak üyelikten bağımsız olarak toprağın üstündeki genotipten farklı şekilde evrimleşebilir. Teorik olarak bir tür organizma içi "türleşmeden" bahsedebiliriz.

Tekrarlamak gerekirse, büyüme ile çoğalma arasındaki farkın önemi, üremenin yeni bir başlangıca, yeni bir gelişimsel döngüye ve karmaşık yapının temel düzeni anlamında, kendi atasına göre bir gelişme olarak değerlendirilebilecek yeni bir organizmaya olanak sağlamasıdır. Elbette bu bir gelişme *olmayabilir* ve bu durumda bunun genetik temeli doğal seçim tarafından elenir. Fakat üreme olmaksızın büyüme, organ düzeyinde, gelişme yönünde ya da bunun tersi yönde, radikal bir değişiklik *olasılığına* bile izin vermez. Ancak yüzeysel bir düzeltmeye olanak sağlar. Yapılmakta olan Bentley marka oto-

mobili, yalnızca radyatörün monte edildiği son montaj işlemini değiştirerek tam bir Rolls Royce'a çevirebilirsiniz. Fakat Ford marka otomobili Rolls Royce'a çevirmek isterseniz işe, araba montaj hattında "oluşturulmadan" önce çizim tahtasında başlamalısınız. Tekrarlayan üreme döngüsüyle ve dolaylı olarak organizmalarla ilgili mesele bunların evrimsel zaman boyunca sürekli olarak çizim tahtasına dönmeye izin vermeleridir.

Burada "biyotik" uyarlanımcılık sapmasına dikkat etmeliyiz (Williams, 1966). Tekrarlı üremeye sahip yaşam döngülerinin, başka bir deyişle "organizmaların," karmaşık organların evrimi olanaklı kıldığını görmüştük. Bunu, karmaşık organların, biraz belirsiz anlamda, iyi bir fikir olmasına dayanarak, organizmaların yaşam döngülerinin varlığına yönelik yeterli bir uyarlanımsal açıklama olarak ele almak kolaydır. Bununla ilişkili husus, tekrarlı üremenin ancak bireyler ölürse olası olacaktır (Maynard Smith, 1969) fakat bununla bireylerin evrimin devam etmesi için öldüğünü kastetmek istememeliyiz! Aynı şey mutasyon için de söylenebilir: mutasyonun varlığı evrimin gerçekleşmesi için bir ön koşuldur fakat doğal seçilimin mutasyon oranının sıfır olduğu bir yöne giden evrim lehinde işleme olasılığı fazladır; neyse ki bu hiçbir zaman gerçekleşmez (Williams, 1966). Büyü/üre/öl tipindeki yaşam döngüsü (çok hücreli klonal "organizma" tipindeki yaşam döngüsü), çok geniş bir kapsama sahiptir ve muhtemelen uyarlanımsal karmaşıklık için elzemdir fakat bu, bu tipteki yaşam döngüsünün varlığına yönelik uyarlanımsal bir açıklamayla aynı şey değildir. Darwinci bir kimse, kendi alelleri pahasına bu tür bir yaşam döngüsünü teşvik eden genlerin yararına olan şeyleri araştırarak işe başlamalıdır. Başka düzeylerde seçim olasılığını, örneğin farklılık gösteren soyun ortadan kalkmasını kabul etmek üzere çalışmalarına devam edebilir. Fakat Fisher (1930a), Williams (1975) ve Maynard Smith'in (1978a), eşeysel üremenin evrimi hızlandırdığı için var olduğuna dair benzer önerilerde gösterdiği ihtiyatlılığı bu zorlu teorik alanda da göstermelidir.

Organizma şu özelliklere sahip olmalıdır. Tek hücreli ya da çok hücreli olsun, buradaki hücreler birbiriyle yakın genetik

akrabalığa sahip olmalıdır: tek bir kök hücreden türevlenmelidirler ve bu da onların birbiriyle, başka bir organizmanın hücrelerine göre, daha yakın zamanda var olmuş bir ortak atayı paylaştıkları anlamına gelir. Organizma, ne kadar karmaşık olursa olsun, önceki yaşam döngülerinin temel özelliklerini tekrarlayan ve belki de önceki yaşam döngülerinin gelişmiş bir hali olan yaşam döngüsüne sahip bir birimdir. Organizma, soy-hattı hücrelerinden oluşabildiği gibi kendi hücrelerinin bir altkütlesi olarak soy-hattı hücrelerini içerebilir ya da sosyal böceklerin kısır işçileri örneğinde olduğu gibi, yakın akraba organizmalardaki soy-hattı hücrelerinin refahı için çalışır durumdadır.

Bu son bölümde neden çok hücreli büyük organizmalar var sorusuna tamamen tatmin edici bir yanıt vermeye heves etmedim. Bu soru hakkında yeni bir merak doğurabilmişsem memnun olacağım. Organizmaların var olduğunu kabul etmek ve uyarlanımların onu gösteren organizmalara nasıl yarar sağladığı sorusunu sormak yerine, organizmaların varlığının başlı başına açıklamayı hak eden bir olgu olarak değerlendirilmesi gerektiğini ortaya koymaya çalıştım. Eşleyiciler vardır. Bu temel ilkedir. Bunların genişlemiş fenotipi de içerecek şekilde kendilerini fenotipte göstermesinin, eşleyicilerin varlığını sürdürmeyi sağlayacak bir araç olarak işlev görmesi beklenebilir. Organizmalar böyle araçların büyük ve karmaşık bir toplamıdır. Bu toplam, ilkesel olarak birlikte hareket etmeye ihtiyaç duymayan fakat gerçekte birlikte hareket eden ve organizmanın sağkalımı ve üremesinde ortak bir çıkarı paylaşan eşleyici toplulukları tarafından paylaşılmaktadır. Dikkati, açıklanması gereken organizma olgusuna çektiğim gibi, bu son bölümde bir açıklama ararışı içindeyken izleyebileceğimiz genel doğrultunun taslağını çizmeye çalıştım. Bu yalnızca başlangıç aşamasında olan bir taslaktır fakat ne olursa olsun burada ona ilişkin bir özet sunmaya çalıştım.

Mevcut eşleyiciler, dünyayı kendi avantajları doğrultusunda yönlendirme konusunda iyi olma eğilimindeki eşleyicilerdir. Bunu yaparken çevre tarafından sunulan fırsatları kullanırlar ve bir eşleyicinin çevresinin önemli bir bileşeni diğer eşleyiciler ve onların fenotipik tezahürleridir. Bu eşleyiciler, yararlı

fenotipik etkileri yaygın olarak görülen diğer eşleyicilerin varlığına bağlı olan başarılı eşleyicilerdir. Bu diğer eşleyiciler de başarılıdır, aksi halde yaygın olmazlardı. Bu nedenle dünya, karşılıklı olarak uyumlu olan başarılı eşleyici kümeleriyle, birlikte iyi geçinen eşleyicilerle, doludur. Bu ilkesel olarak farklı gen havuzlarındaki, farklı türlerdeki, sınıflardaki, şubelerdeki ve âlemlerdeki eşleyiciler için geçerlidir. Fakat özel yakınlıktaki ortaklaşa uyum ilişkisi, hücre çekirdeğini ve eşeyssel üremenin anlatımı anlamlı kıldığı gen havuzunu paylaşan eşleyici altkümeleri arasında ortaya çıkar.

Eşleyicilerin kolay olmayan bir şekilde birlikte işgal ettiği hücre çekirdeği, başlı başına dikkat çekici bir olgudur. Bunun kadar dikkat çeken ve oldukça farklı olan olgu çok hücreli klonlama ya da çok hücreli organizma olgusudur. Kendi etkileri, diğer eşleyicilerin etkileriyle çok hücreli organizmaları üretmek üzere etkileşime giren eşleyiciler, kendileri için, karmaşık organlara ve davranış örüntülerine sahip araçlar edinirler. Karmaşık organlar ve davranış örüntüleri silahlanma yarışlarında tercih edilir. Organizma, her birinin tek bir hücreyle başladığı tekrarlı yaşam döngüsüne sahip bir varlık olduğundan karmaşık organların ve davranış örüntülerinin evrimi mümkündür. Her döngünün, her nesilde tek bir hücreden başladığı gerçeği, mutasyonların, embriyolojik mühendisliğin "çizim tahtasına geri dönmek" suretiyle çarpıcı evrimsel değişimlere yol açmasına olanak sağlar. Ayrıca organizmadaki tüm hücrelerin emeğini dar ve ortak soy-hattında yoğunlaştırarak kanun kaçaklarının aynı soy-hattında payı olan diğer eşleyiciler pahasına kendi yararına işleme "dürtüsünü" kısmen ortadan kaldırır. Bütünleşik haldeki çok hücreli organizma, birbirinden ilkel bir şekilde bağımsız olan bencil eşleyiciler üzerinde işleyen doğal seçilimin bir sonucu olarak ortaya çıkan bir olgudur. Toplu halde davranmak üzere eşleyicilere bir bedel öder. Kendi varlıklarını sürdürmelerinden emin oldukları fenotipik etki ilkesel olarak genişletilmiştir ve sınırsızdır. Gerçekte organizma, kısmen sınırlanmış bir yerel toplasıklık ve eşleyici gücün ortak topluluğu olarak ortaya çıkar.

DANIEL DENNETT'IN SONSÖZÜ

Bir felsefeci neden bu kitaba bir son söz yazar? *Genişlemiş Fenotip* bilim midir yoksa felsefe mi? Her ikisi de doğrudur: kesinlikle bilimdir fakat aynı zamanda felsefenin olması gerektiği ve zaman zaman olabildiği şeydir: gözlerimizi yeni bir perspektife açan, yanlış anlaşılanı ve anlaşılması güç olanı açıklığa kavuşturan ve zaten anladığımızı sandığımız konular hakkında *yeni bir düşünme yöntemi sağlayan* titizlikle ortaya konmuş bir savdır. Richard Dawkins'in kitabın başında söylediği gibi, "Genişlemiş fenotip ifadesinin kendisi sınanabilir bir varsayım oluşturmayabilir fakat hayvanlara ve bitkilere bakışımızı, diğer türlü asla hayal bile edemeyeceğimiz nitelikte sınanabilir varsayımları düşünmemize neden olacak şekilde değiştirmektedir" (s. 14). Bu yeni düşünme biçimi nedir? Bu yalnızca, Dawkins'in 1976 tarihli *Gen Bencildir* isimli kitabıyla meşhur hale gelmiş olan "genin bakış açısından perspektifi" değildir. Dawkins bu temel üzerinde yükselerek organizmalar hakkındaki geleneksel düşünme biçimimizin, organizma ile çevre arasındaki sınırın önce dağıldığı ve sonra daha derin bir temel üzerinde (kısmen) yeniden kurulduğu daha zengin bir düşünme biçimiyle değiştirilmesi gerektiğini ortaya koyuyor. "Genetik terminolojinin sıradan mantığının, kaçınılmaz bir biçimde, genlerin herhangi belirli bir araç düzeyinde ifade edilmeye ihtiyaç duymayan *genişlemiş* fenotipik etkilere sahip olduğunun söylenebileceği sonucuna götürdüğünü göstereceğim" (s. 290). Dawkins bir devrimden bahsetmiyor; biyolojinin çarpıcı içeriğinin zaten güvenli bir biçimde elimizde olduğunu ve yeni bir "merkezi teoremi" kanıtlamak üzere "genetik terminolojinin sıradan mantığını" kullanıyor: "*Bir hayvanın davranışı, bu davranıştan sorumlu genlerin sağkalımını, bu genler davranışı gerçekleştiren hay-*

vanın bedeninde olsun ya da olmasın, en üst düzeye çıkarmaya eğilimindedir" (s. 343). Dawkins'in, bir biyoloğun genin bakış açısı perspektifini benimsemesi gerektiğine dair daha önceki ufuk açıcı önerisi de devrimci bir yenilik olarak değil 1976'da biyolojide hızla yayılmaya başlayan odak kaymasını netleştirme olarak sunulmuştu. Dawkins'in bu önceki fikrine ilişkin epey kaygılı ve yanlış yönlendirilmiş eleştiriler söz konusuydu. Öyle ki, meslekten olmayan insanlar ve hatta bazı biyologlar bile bu odak kaymasının ne kadar zengin bir içeriğe sahip olduğunu takdir edemedi. Artık insan genomu gibi bir genomun nefes kesici ölçüde karmaşık ve hünerli mekanizmalardan oluştuğu ve onlara dayalı olduğunu biliyoruz. Bunlar yalnızca moleküller kopyacılar ve hata düzeltici editörler değil aynı zamanda bunlarla savaşan kanun kaçakları ve eşkıyalar, eşlik edenler ve zincirden kurtulma gösterisi yapan sanatçılar, koruma şantajcıları, bağımlılar ve ayrıca robotik çatışmaları ve planları görünen doğanın mucizelerini ortaya çıkaran diğer karmaşık nano ölçekli aktörlerdir. Bu yeni bakışın meyveleri, DNA'nın tek bir parçası hakkındaki çarpıcı keşiflerle ilgili gündelik başlıkların çok ötesine geçmiştir. Neden ve nasıl yaşlarız? Neden hasta oluruz? HIV virüsü nasıl çalışır? Beyin embriyolojik gelişme sırasında nasıl yapılır? Tarımda zarar verici böcekleri kontrol etmek için ilaçlar yerine asalakları kullanabilir miyiz? Hangi koşullarda işbirliği yalnızca olasılık olarak kalmayıp ortaya çıkar ve varlığını sürdürmeye devam eder? Tüm bu hayati sorular ve bunların daha pek çoğu, meseleleri, eşleyicilerin çoğalma olasılıklarının ve bununla ilgili yarar ve zararların ortaya çıktığı süreçler bağlamında yeniden düşünerek aydınlatılmıştır.

Dawkins, tıpkı bir felsefeci gibi, öncelikle bu süreçleri izah etmek ve bu süreçlerin sonuçlarını öngörmek için geliştirdiğimiz açıklamaların mantığıyla ilgilenmektedir. Fakat bu açıklamalar bilimsel açıklamalardır ve Dawkins, (başka pek çoklarıyla birlikte) bunların sonuçlarının yalnızca ilginç ve savunulabilir bir felsefenin öğretileri olmadığını bunların bilimsel nitelikte sonuçlar olduğunu ileri sürme arzusundadır. Çok fazla risk söz konusu olduğundan bunun iyi bir bilim olup olmadığını anla-

mamız gerekmekte ve bunun için de, verilerin toplandığı, ayrıntıların önem kazandığı ve ele alınabilir bir olgu hakkındaki küçük ölçekli varsayımların gerçekten sınanabildiği yerlerdeki mantığı gözden geçirmemiz gerekiyor. *Gen Bencildir* meslekten olmayan iyi eğitilmiş okurlar için yazılmıştı ve sağlam bir bilimsel değerlendirme gerektiren karmaşıklıklar ve teknik konular üzerinden şöyle bir geçiyordu. *Genişlemiş Fenotip* ise uzman biyologlar için yazılmıştır fakat Dawkins öyle zarif ve açık bir şekilde yazmıştır ki beynini sıkı bir şekilde çalıştırmaya hazır meslekten olmayan kişiler bile kitaptaki savları takip edebilir ve meselelerdeki inceliği takdir edebilir.

Uzman felsefeciler içinse, belirtmeden geçemeyeceğim, bir ziyafet söz konusu: burada şimdiye dek gördüğüm en ustalık ve sağlam savlar zinciri (Bölüm 5 ve son dört bölüme bakınız) ve birçok yaratıcı ve canlı düşünce deneyi var (başkalarının yanı sıra s. 216 ve s. 354'e bakınız). Hatta Dawkins akla hayale gelmedik felsefi tartışmalara dolaylı ama azımsanmayacak katkılar sunmaktadır. Örneğin termitlerde çamur biriktirmenin genetik kontrolü hakkındaki düşünce deneyini amaçlılık teorisine ilişkin işe yarar bir bakış sağlamak için ve özellikle Fodor, Dretske ve diğerleriyle içeriğin mekanizmalarla ilişkilendirilebileceği koşullar hakkındaki tartışmalarım ile ilgili olarak kullandım. Felsefi jargonda genetik konusunda saf uzanımsallık (*extensionality*) egemendir ve bu, fenotipik özelliklere ilişkin herhangi bir sınıflandırmayı "keyfi uygunluk meselesi" haline getirir fakat bu nedenle dikkati, durumla ilgili en çok dile getirilen olgulara çekmeye ilişkin ilgimiz nedeniyle gerekçesiz kılmaz.

Bilim insanları için bol miktarda sınanabilir tahminler mevcuttur. Bunlara, yabanarılarındaki çiftleşme stratejileri (s. 125-6), sperm büyüklüğünün evrimi (s. 216), güvelerin avcılara karşı davranışları (s. 221) ve böcekler ile tatlı su karideslerinin üzerindeki asalakların etkileri (s. 219) örnek olarak verilebilir. Ayrıca cinsiyetin evrimi, genom-îçi çatışmaların koşulları (ya da genomik asalaklar) ve öncelikli olarak sezgisel olmayan başka pek çok başlıkla ilgili sorunların açık ve net biçimde incelenmesi söz konusudur. Yeşil sakal etkisi ve onunla ilgili konular

hakkında düşünürken dikkat edilmesi gereken tuzaklara ilişkin yaptığı titiz derleme bu karmaşık konulara girmeye cesaret edenler için vazgeçilmez bir *rehberdir*.

Bu kitap basıldığı 1982 yılından beri her ciddi yeni-Darwinci evrim teorisi taraftarının okuması gereken bir kitaptır ve bugün tekrar okunmasının çarpıcı etkilerinden biri eleştirelliğin yavaşlığının hızlandırılmış bir fotoğrafını sunmasıdır. ABD'den Stephen Jay Gould ve Richard Lewontin ve Birleşik Krallık'tan Steven Rose dünyayı uzun zamandır Dawkins'in gen bakış açısı biyolojisinden tehditkâr bir şekilde geliştiği söylenen "genetik belirlenimcilik" konusunda uyarmaktadır ve burada, 2. Bölümde onların yakın zaman önce getirdikleri *tüm* eleştirilerin aksinin ortaya konduğunu görmekteyiz. Dawkins'in rakiplerinin neredeyse yirmi yıldır yeni bir bakış açısı getireceğini, bozgunculuklarında yeni bir çatlak oluşturacağını düşünebilirsiniz fakat Dawkins'in evrimle ilgili olmayan başka bir bağlamda belirttiği gibi düşünme biçimlerinde "ilerlemeye yönelik bir çeşitlilik yoktur." En ateşli eleştirmenlerinize yanıt verme yükümlülüğüyle karşılaştığınızda konu üzerine yıllar önce söylediğiniz şeyleri yeniden yayımlamak daha ne kadar tatmin edici olabilir!

Bu korkunç "genetik belirlenimcilik" nedir? Dawkins, Gould'un 1978 yılında yaptığı tanıma atıf yapar: "Eğer olduğumuz şey olmak üzere programlandıysak, bu özellikler kaçınılmazdır. Bunları en iyi ihtimalle yönlendirebiliriz fakat irade, eğitim ya da kültürle değiştiremeyiz." Eğer genetik belirlenimcilik buysa –eleştirmenlerin ciddi biçimde gözden geçirdiği bir tanım görmedim– Dawkins (ve E. O. Wilson ya da bilebildiğim kadarıyla, herhangi bir tanınmış sosyobiolog ya da evrimsel psikolog) genetik belirlenimci değildir. Dawkins'in kusursuz bir felsefi incelemesinde gösterdiği gibi, "genetik" (ya da herhangi başka bir tür) belirlenimcilik "tehdidi" bu terimi kullananlar tarafından öyle dayanaksız bir şekilde tasarlanmıştır ki bu skandal değilse bile kötü bir şakadır. Dawkins kendisine yöneltilen suçlamaları 2. Bölümde çürütmekle kalmaz bu şekildeki cazip bir suçlamayı yöneltecek kafa karışıklığının olası kaynaklarını

da teşhis eder ve "Yanlış anlamak için kötü niyetli bir heves söz konusudur" diye ekler. Dawkins ne yazık ki haklıdır.

Yeni-Darwinci düşünceye ilişkin tüm eleştiriler bu biçimde gayrimeşru değildir. Eleştirmenler uyarlanımcı düşüncenin baştan çıkarıcı olduğunu söyler; evrime ilişkin ciddi bir sav söz konusu olduğunda dayanaksız açıklama yanılıgına düşmek çok kolaydır. Bu doğrudur ve Dawkins bu kitapta gerçeği şu ya da bu şekilde çarpıtan cazip düşünce biçimini defalarca ve ustalıkla ifşa etmektedir. (Birkaç çarpıcı örnek için bkz. s. 116, 122, 234, 386.) Dawkins, 67. sayfada, çevredeki değişimin bir fenotipik etkinin yalnızca başarı oranını değil fenotipik etkinin tamamını değiştirebileceğine işaret etmektedir! Standart suçlamaya göre ve sıkıcı biçimde yanlış olarak, genin gözünden bakış açısı, seçilimin gerçekleştiği bir çevrede ("büyük ölçekte rastlantısal" değişimleri de içeren) değişikliklerin katkısını göz ardı etmek ya da küçümsemek *zorundadır* fakat uyarlanımcılar genellikle bu (ve başka) karmaşıklıkları gerçekten de göz ardı ederler. Bu kitap bu nedenle bir derinliği olmayan uyarlanımcı akıl yürütmeye karşı uyarılarla doludur.

Genin bakış açısına uygulanan bir başka standart yakıştırma olan "indirgemecilik" suçlamasının Dawkins'e yöneltilmesi kötü niyetle yapılmaktadır ve doğru değildir. Daha yüksek düzeydeki açıklamaların mucizelerine gözümüzü kapatmak şöyle dursun genişlemiş fenotip düşüncesi, sakat yanılıgıları ortadan kaldırarak bu açıklamaların gücünü artırmaktadır. Dawkins'in söylediği gibi bu, organizmayı *yeniden keşfetmemize* olanak sağlar. Fenotipik etkiler organizma ve "dış" dünya arasındaki sınıra bağlı kalmak zorunda değilse (çok hücreli) organizmalar neden vardır? Bu oldukça iyi bir sorudur ve Dawkins'in önerdiği bakış açısı olmasaydı muhtemelen kimse sormazdı (ya da iyi biçimde dile getiremezdi). Her birimiz hücre çekirdeklerinde bulunan kendi DNA'mızın yanında *binlerce* soyun (içimizde bulunan asalakların ya da bağırsak florasının) DNA'sını taşıyarak dolanıp duruyoruz ve bu genomlar çoğu koşulda birbiriyle iyi geçinmektedir. Her şeyden öte, hepsi için aynı koşullar geçerlidir. Bir antilop sürüsü, bir termit kolonisi, çiftleşen bir çift

kuş ve onların yumurtaları, bir insan topluluğu vs, grup oluşturmaya yatkın bu varlıklar artık sonuç olarak grubun yolculuğunu başlatan anne ve baba hücresinin torunları olan trilyonlarca hücresiyle bir insan bireyinden daha fazla grubumsu varlıklar değildir. "Herhangi bir düzeydeki bir araç yok edilirse onun içinde bulunan tüm eşleyiciler de yok olur. Dolayısıyla doğal seçim, en azından bir ölçüye kadar, araçlarının yok edilmeye direnmesine neden olacak eşleyiciler lehinde işleyecektir. İlkesel olarak bu tekil organizmalara olduğu kadar organizma gruplarına da uygulanabilir. Bir grup yok edilirse içindeki tüm genler de yok edilmiş olur" (s. 175). Öyleyse bütün sorun genler mi? Hiç değil. "Genetik bakımından Darwinci uyum kavramının sihirli bir yanı yoktur. En üst seviyeye çıkarılan bir temel nicelik olarak ona öncelik veren bir yasa yoktur... Bir mem çoğalmaya yönelik kendi fırsatlarına sahiptir ve mem'in başarısının genetik başarıyla bir bağlantısı olması gerektiğine ilişkin bir neden yoktur" (s. 169).

Darwinci düşünmenin mantığı yalnızca genlerle ilgili değildir. Giderek daha fazla düşünür, evrimsel iktisatçı, evrimsel etikçi ve sosyal bilimlerdeki ve hatta doğa bilimleri ile sanat alanındaki pek çok başkası bunu kabul etmeye başlıyor. Ben bunu *felsefi* bir keşif olarak değerlendiriyorum ve bu, inkâr edilmez bir şekilde parmak ısırtan bir durumdur. Elinizde tuttuğunuz kitap yeni kavrayış dünyası için en iyi nitelikteki rehber kitaptır.

SÖZLÜK

Bu kitap öncelikli olarak sözlük kullanmaya ihtiyaç duymayacak biyologlar için yazılmıştır fakat kitabın daha geniş bir kitleye ulaşabilmesi için bazı teknik terimleri açıklamamın önemli olacağı önerisi getirildi. Terimlerin pek çoğu başka yerlerde gayet iyi bir biçimde tanımlanmıştır (örn. Wilson, 1975; Bodmer ve Cavalli-Sforza, 1976). Burada verdiğim tanımlar, var olan tanımların geliştirilmesini içermez fakat tartışmalı sözcükler olduğunda ya da bu kitabın teziyle özellikle ilişkili olan sözcükler söz konusu olduğunda kendi yorumumu da kattım. Sözlüğü çok sayıda çapraz göndermeyle doldurmaktan kaçınmaya çalıştım ama tanımlarda kullanılan sözcüklerin çoğunun kendi tanımları sözlüğün başka yerlerinde bulunabilir.

akraba seçilimi Bireylerin yakın akrabaları tercih etmesine neden olan genlerin seçilimi. Akrabaların bu genler bakımından büyük olasılıkla ortaklaşmasından kaynaklanmaktadır. Daha kesin konuşmak gerekirse, "akrabalık" birinci kuşak yavruları içerir fakat ne yazık ki pek çok biyoloğun özellikle yavruların dışındaki akrabalarından bahsederken "akraba seçilimi" ifadesini kullandığını inkâr edemeyiz. Her ne kadar türlerin ayrı akraba grupları etrafında toplandığı yerde –akraba grup seçilimi– ikisi aynı anlama gelse de, akraba seçilimi kimi zaman, mantıksal olarak kendisinden farklı olan grup seçilimiyle karıştırılmaktadır.

aleller (alelomorfun kısaltması) Her gen kromozomun belirli bir bölgesi olan lokusları işgal eder. Bir popülasyonda belirli bir lokusta genin alternatif biçimleri bulunabilir. Bu alternatifler birbirlerinin alelleri olarak adlandırılır. Bu kitap, başarılı aleller evrimsel zaman boyunca, popülasyondaki tüm kromozomlarda aynı lokusta bulunan diğer alellerden sayısal olarak üstün olacağından, alellerin birbirinin rakibi olduğu bir bağlam bulunduğunu vurgulamaktadır.

allometri Vücudun bir kısmı ile vücudun tümünün boyut bakımından orantısız olması. Karşılaştırma, bireyler ya da aynı bireyin

farklı yaşam dönemleri arasında yapılabilir. Örneğin büyük karcılar (fakat küçük insanlar) görece büyük bir kafaya sahip olma eğilimindedir; kafa, vücudun bütününden farklı bir oranda büyür. Matematiksel olarak, parçanın büyüklüğü genellikle, bütünün boyutuna bağlı olarak, kesirli olabilen bir üsle ifade edilir.

anafaz Hücre bölünmesi çevriminde eşleşmiş kromozomların birbirinden ayrıldığı aşama. Mayoz bölünme (metne bakınız) sırasında birbiri ardından gelen iki bölünme ve buna uygun iki anafaz evresi vardır.

anizogami Büyük (dişi) ve küçük (erkek) eşey hücreleri arasındaki döllenme sırasında gerçekleşen kaynaşmanın söz konusu olduğu eşeyssel bir sistem. Eşeyssel kaynaşmanın olduğu fakat erkek/dişi ayrımının bulunmadığı *izogamiden* farklıdır. Burada tüm eşey hücreleri aynı boyuttadır.

antijen Antikorların üretilmesini teşvik eden yabancı etken maddeler, genellikle protein molekülleri.

antikor Yabancı etkenleri (antijenleri) etkisiz hale getiren ve hayvanlarda bağışıklık cevabı olarak üretilen protein molekülleri.

aposematizm Yabanarıları gibi zararlı ya da tehlikeli organizmaların düşmanlarını parlak renkler ya da buna eşdeğer güçlü uyarılarla "uyarması" olgusu. Bunun düşmanların kendilerinden kaçınmaları gerektiğini anlamalarını kolaylaştırarak işlediği varsayılmaktadır fakat bu olgunun nasıl evrimleşmiş olabileceğine ilişkin (aşılabilir) teorik sorunlar söz konusudur.

araç Bu kitapta araç, örneğin bir organizma bireyi gibi, eşleyicilere ev sahipliği yapan (metne bakınız) ve bu eşleyicileri korumaya ve yaymaya programlanan bir makine olarak değerlendirilebilecek görece ayrıık herhangi bir varlık için kullanılmıştır.

aşamacılık (*gradualism*) Evrimsel değişimin yavaş aşamalarla gerçekleştiğine ve sıçramalarla sürmediğine ilişkin ilke. Modern paleontolojide, fosil kayıtlarındaki boşlukların gerçek mi yoksa doğal olmayan bir durum mu olduğuna ilişkin ilginç tartışmaların konusudur (*bkz.* Bölüm 6). Yayıncılar bunu aşamacı bir teori olduğunu söyledikleri Darwinciliğin doğruluğuyla ilgili bir tartışmaymış gibi yansıtmışlardır. Akli başında tüm Darwincilerin, çok karmaşık ve bu nedenle istatistiksel olarak olanaksız olan (örneğin göz gibi) yeni uyarlanımların hiç yoktan ortaya çıkmayacağını düşünmeleri anlamında aşamacı olduğu doğrudur.

Darwin'in "Doğa sıçrama yapmaz" aforizmasından anladığı da budur. Fakat bu anlamda aşamacılık yelpazesi içinde, evrimsel değişimin düz bir şekilde mi yoksa uzun durağanlık dönemlerinin kesintiye uğradığı sıçramalarla mı gerçekleştiği konusunda tartışmalara yer vardır. Çağdaş tartışmalara konu olan şey budur ve şu ya da bu şekilde Darwinciliğin geçerliliğine dair tartışmalar değildir.

bağlantı Bir çift (ya da bir grup) lokusun aynı kromozom üzerinde bulunma durumu. Bağlantı genellikle, bağlantılı lokuslardaki alellerin istatistiksel olarak birlikte kalıtılma eğilimiyle tanımlanır. Örneğin saç rengi ile göz rengi bağlantılıysa, sizden göz rengini alacak bir çocuk aynı zamanda saç rengini de alacaktır. Aynı şekilde göz rengini almayan bir çocuk saç rengini de sizden almayacaktır. Çocukların bir özelliği alıp diğerini almaması görece düşük bir olasılıktır. Fakat bu, gerçekleşme olasılığı lokusların kromozomdaki uzaklığıyla ilişkili olarak parça-değişimi sonucunda ortaya çıkabilir (metne bakınız). Bu, kromozom haritalaması tekniğinin temelini oluşturmaktadır.

bağlantı dengesizliği Bir popülasyondaki bireylerde ya da eşey hücrelerindeki alellerin, belirli aleller başka lokuslarda olmak üzere, istatistiksel olarak birlikte bulunma eğilimidir. Örneğin sarı saçlı bireylerde mavi gözlü olma eğilimi gözlemliyorsak bu, bağlantı dengesizliği olduğunu gösterebilir. Farklı lokuslardaki alel kombinasyonlarının frekansının, alellerin kendisinin popülasyondaki beklenen toplam frekansından ayrılma eğilimi olarak tanımlanır.

Baldwin/Waddington Etkisi İlk kez Spalding tarafından 1853'te ortaya atılmıştır. Doğal seçilimin kazanılmış karakterlerin kalıtıldığı yanılsamasını yaratabildiği büyük oranda varsayımsal olan (genetik asimilasyon olarak da adlandırılan) süreç. Çevresel uyartıya yanıtta genetik olarak bir özellik kazanma lehinde işleyen seçim, aynı çevresel uyartıya artmış bir hassasiyetin evrimine ve bunlara ihtiyaç duymaktan nihai olarak özgürleşmeye yol açar. 75. sayfada ardışık nesillerin erkek bireylerine dişi hormonlarıyla muamele ederek ve dişi hormonlarına karşı artan bir duyarlılık gösterenleri seçerek kendiliğinden süt üreten erkek memeli ırkını üretmeyi önermiştim. Hormonların ya da diğer çevresel uygulamaların rolü, diğer türlü edilgen kalacak genetik çeşitliliği açığa çıkarmaktır.

bencil *Bkz.* fedakârlık.

Cope Kuralı Daha büyük vücuda doğru giden genel bir evrimsel eğilim olduğuna ilişkin denysel bir genelleme.

çekiniklik Baskınlığın karşısı (metne bakınız).

eşleyici Evrende kopyaları yapılabilecek herhangi bir varlık. 5. Bölümde eşleyiciler ve eşleyicilerin etken/edilgen ve soy-hattı/çık-maz yol sınıflandırmaları geniş bir biçimde tartışılmıştır.

D'Arcy Thompson dönüşümleri Bir hayvanın şeklinin matematiksel olarak belirlenebilen bir değişimle ilişkili bir hayvana dönüşmesini gösteren bir grafik tekniği. D'Arcy Thompson, sıradan bir grafik kâğıdına şekillerden birini çizer ve koordinat sistemi belirli bir biçimde değiştirilirse bu şekil yaklaşık olarak diğer şekle dönüşür.

dağılım bozucu Fenotipik etkisi mayoz bölünmeyi kendisinin başarılı bir eşey hücresine ulaşma şansını % 50'den fazla olacak şekilde değiştiren bir gen. *Bkz.* mayotik yönlendirme.

değiştirici gen Kendi fenotipik etkisi, bir başka genin etkisini değiştiren gendir. Genetikçiler artık "temel genler" ve "değiştiriciler" biçiminde bir ayırım yapmamaktadırlar fakat pek çok genin (genlerin çoğunun) başka pek çok genin (yine genlerin çoğunun) etkilerini değiştirdiğinin farkındadırlar.

diploit Eşeysellığın söz konusu olduğu durumda her biri ebeveynlerden gelen çiftler halinde kromozomları olduğunda bir hücrenin diploit olduğu söylenir. Eşeyssel olarak üreyen organizmaların çoğu diploittir.

dominans (baskınlık) Bir gen alellerinden birinin (çekinik olan) fenotipteki etkisini baskılıyorsa bu genin baksın olduğu söylenir. Örneğin kahverengi göz mavi göz üzerinde baskınsa, yalnızca iki adet mavi göz genine sahip olan bireyler (homozigot çekinik) gerçekten mavi gözlü olacaktır; bir kahverengi bir mavi göz genine sahip olan bireyler (heterozigotlar), iki kahverengi göz genine sahip olan bireylerden (homozigot dominant) ayırt edilemez. Heterozigotların arada bir fenotipi sergilediği durumlarda baskınlık eksik olabilir. Baskınlığın zıddı, çekiniklik (resesif). Baskınlık/çekiniklik genin değil fenotipik etkinin bir özelliğidir: dolayısıyla bir gen bir fenotipik etkisinde baskın olabilirken başka bir etkisinde çekinik olabilir (*bkz.* pleiotropi)

epigenez Embriyolojide uzun zamandır tartışmalı olan bir sözcük. Öneluşçuluğun (metne bakınız) aksine, vücut karmaşıklığının

yumurtada tamamen taslak olarak bulunmadığını, görece basit bir zigottan gen/çevre etkileşiminin gelişimsel süreci sonucunda ortaya çıktığını ileri sürer. Bu kitapta benim de tercih ettiğim, genetik şifrenin şablondan ziyade bir reçete olduğu fikri kullanılmıştır. Kimi zaman epigenez/önoluşçuluk ayrımının modern moleküler biyolojiyle geçersizleştirildiği vurgulanmaktadır. Ben buna katılmıyorum ve önoluşçuluğun değil de epigenezin embriyonik gelişimin esasen ve ilkesel olarak geri dönüşsüz olduğuna işaret ettiğini iddia ettiğim 9. Bölümde bu ayrımı yaptım (*bkz.* merkezi kural).

epistazi Gen çiftleri arasında, bunların fenotipik etkileri bakımından gerçekleşen etkileşimler. Bu etkileşimler teknik olarak eklemeli değildir ve bu da kabaca iki genin birleşik etkisinin bunların ayrı ayrı etkilerinin toplamı olmadığı anlamına gelmektedir. Sözcük genellikle farklı lokuslarda bulunan genler için kullanılır fakat bazı yazarlar baskınlık/çekinikliğin özel bir durum olduğu örneklerde aynı lokusta bulunan genler arası etkileşim için de bu sözcüğü kullanmaktadır. Ayrıca *bkz.* dominans (baskınlık).

eşey kromozomu Eşeyin belirlenmesiyle ilgili özel bir kromozom. Memelilerde X ve Y olarak adlandırılan iki eşey kromozomu vardır. Erkekler XY genotipine sahipken dişilerin genotipi XX'tir. Dolayısıyla tüm yumurtalar bir X kromozomuna sahiptir fakat spermelerde bir X (bu durumda sperm dişi yavru verecektir) ve bir Y (bu durumda sperm bir erkek yavru verecektir) bulunabilir. Bu nedenle erkek cinsiyeti heterogametik, dişilerse homogametik olarak adlandırılır. Kuşlar da aynı sisteme sahiptir fakat erkekler homogametikken (XX'in eşdeğeri) dişiler heterogametiktir (XY'nin eşdeğeri). Eşey kromozomlarında taşınan genler "eşeye bağlı" olarak adlandırılır. Bu bazen bir cinsiyette ya da diğerinde (eşey kromozomlarında taşınmak zorunluluğu olmadan) anlatım yapan anlamına gelen "eşeyle sınırlı" ifadesiyle karıştırılır (*bkz.* s. 26).

evrimsel olarak kararlı strateji (EKS) ["Evrimsel" değil "evrimsel olarak." İlki bu bağlamda gramatik bir hata barındırır.] Aynı stratejinin egemen olduğu bir popülasyonda iyi sonuçlar veren bir stratejidir. Bu tanım, fikrin sezgisel esasını yakalar (*bkz.* Bölüm 7) fakat bir şekilde belirsizdir; matematiksel tanımı için *bkz.* Maynard Smith, 1974.

fedakârlık Biyologlar bu terimi ortak kullanımla ancak yüzeysel biçimde ilişkili olacak şekilde sınırlı bir anlamda (bazıları bunun yanıltıcı olduğunu söyleyebilir) kullanırlar. Babun ya da gen gibi bir varlığın, bir başka varlığın refahını kendi zararına olacak şekilde genişletme etkisine sahipse fedakâr olduğu söylenir. "Fedakârlığın" farklı tonlara sahip anlamı "refahın" çeşitlilik arz eden anlamlarından kaynaklanır (*bkz.* s. 93). Bencil kavramı tam olarak bunun zıt anlamında kullanılır.

fenotip Bir organizmanın kendini gösteren özellikleri, ontogeni sırasında bu organizmanın genlerinin ve çevresinin ortak ürünü. Bir genin, örneğin göz rengi gibi, fenotipik anlatıma sahip olduğu söylenebilir. Bu kitapta fenotip kavramı, genlerin içinde bulunduğu organizmanın dışında, gen farklılıklarının önem arz eden sonuçlarını içerecek şekilde genişletilmiştir.

feromon Bir birey tarafından salgılanan ve diğer bireylerin sinir sistemini etkilemek üzere uyarlanan kimyasal madde. Feromonlar genellikle kimyasal "sinyaller" ya da "mesajlar" ve hormonların bireyler arası benzerleri olarak düşünülür. Bu kitapta daha çok yönlendirici madde benzeri maddeler olarak ele alınmıştır.

filojeni Atalara ilişkin, evrimsel zaman ölçeğindeki tarih.

gamet Eşeyssel üreme birleşen eşey hücrelerinden biri. Sperm ve yumurtanın her biri gamettir.

gemül Kazanılmış karakterlerin kalıtımına ilişkin "pangenez" teorisinde Darwin tarafından ortaya konan artık geçerliliği olmayan kavram. Muhtemelen kendisinin yaptığı tek ciddi bilimsel hatadır ve yakın zaman önce övgü aldığı "çoğulculuğa" ilişkin bir örnektir. Gemüllerin, vücudun tüm kısımlarının bilgisini üreme hücrelerine taşıyan küçük kalıtsal parçacıklar olduğu varsayılmıştır.

gen havuzu Çoğalan bir popülasyondaki tüm gen kümeleri. Terimin dayandığı benzetme bu kitap özelinde mutlu bir benzetmedir çünkü genlerin ayrı varlıklar olarak bulunduğu ilişkin inkâr edilmeyen gerçeğin önemini azaltmakta ve genlerin dünyada bir sıvı gibi aktığı düşüncesini vurgulamaktadır.

gen Kalıtım birimi. Farklı amaçlara yönelik olarak farklı şekillerde tanımlanabilir (*bkz.* s. 134). Moleküler biyologlar geni sistron anlamında kullanırlar (metne bakınız). Popülasyon biyologları bunu bazen daha soyut bir anlamda kullanır. Williams'ı (1966, s. 24) izleyerek bazen gen terimini "ayrışan ve kayda değer bir

frekansla bir araya gelen" ve (s. 25) "içsel değişim oranının pek çok katına eşit tercih edilebilir olan ya da olmayan seçilim eğiliminin bulunduğu herhangi bir kalıtım bilgisini" ifade etmek üzere kullandım.

genetik sürüklenme Gen frekansında nesiller boyunca seçilimden çok şansa bağlı olarak gerçekleşen değişimler.

genişlemiş fenotip Bir genin dünya üzerindeki tüm etkileri. Bir genin "etkisi" daima alelleriyle karşılaştırmalı olarak anlaşılır. Klasik fenotip, genin etkileri genin içinde bulunduğu bireyin vücuduyla sınırlı olan özel durumdur. "Genişlemiş fenotipi," genin sağkalım şansına olumlu ya da olumsuz yönde etki eden durumlarla sınırlamak doğru olur.

genom Bir organizmanın sahip olduğu tüm genler toplamı.

genotip Bir organizmanın belirli bir lokus ya da lokus kümesindeki genetik yapısı. Bazen daha genel olarak fenotipin tüm genetik karşılığı olarak kullanılır (metne bakınız).

gens (çoğulu, gentler) Bir ev sahibi türe asalaklık yapan dişi guguk kuşu "ırkı." Gentler arasında genetik farklılıklar olmalıdır ve bunların Y kromozomunda olduğu varsayılır. Erkeklerde Y kromozomu yoktur ve gentlere dahil değildir. Latince erkek soyundan türemenin izini süren klana atıfta bulunduğundan kötü bir kelime seçimidir.

gerçek sosyallik Böcekbilimciler tarafından tanımlanan sosyalliğin en gelişmiş düzeyi. En önemlisi, uzun ömürlü anneleri olan kraliçenin üremesine yardım eden kısır "işçilerin" bulunduğu bir kalenin varlığı olan karmaşık özelliklerle ayırt edilir. Genellikle eşekarıları, balarıları, karıncalar ve termitlerle sınırlandırılır fakat farklı türdeki hayvanlar gerçek sosyalliği ilginç şekillerde yaşar.

grup seçilimi Organizma grupları arasında gerçekleşen varsayımsal doğal seçilim süreci. Genellikle fedakârlığın evrimini açıklamak için kullanılır (metne bakınız). Bazen grup seçilimiyle karıştırılır (metne bakınız). 6. Bölümde fedakârlık özelliklerinin grup seçilimini büyük ölçekli evrimsel eğilimlerle sonuçlanan tür seçiliminden ayırmak için eşleyici/araç ayırımını kullandım.

haplodiploit Erkeklerin döllenmemiş yumurtadan geliştiği ve haploit olduğu ve dişilerin döllenmiş yumurtadan geliştiği ve diploit olduğu genetik sistem. Böylece erkeklerin babası ve erkek yavrusu yoktur. Erkekler tüm genlerini dişi yavrularına geçirirken

dişiler genlerinin yarısını babasından alır. Haplodiploitlik, tüm sosyal olan ve olmayan zar kanatlılarda (karıncalar, balarıları, eşekarıları vb) ve birkaç böcek türü, akar ve tekerlekli kurtlarda görülür. Haplodiploitliğin genetik hısımlıktaki yakınlık ilişkisine getirdiği zorluklar, zar kanatlılarda gerçek sosyalliğin evrimine (metne bakınız) ilişkin teorilerde ustalıkla kullanılmıştır.

haploit Bir hücrede tek bir kromozom kümesi bulunuyorsa bu hücreye haploit hücre denir. Eşey hücreleri haploittir ve döllenme sırasında birleştiklerinde bir diploit hücre ortaya çıkar (metne bakınız). Bazı organizmaların (örn. mantarlar ve erkek balarısı) tüm hücreleri haploittir ve haploit organizma olarak adlandırılırlar.

heterozigotluk Bir kromozom lokusunda birbirinin aynı olmayan alel bulunması durumu. Genellikle verili bir lokusta iki alelin bulunduğu organizma bireyleri için geçerlidir. Daha genel olarak, alellerin lokus içindeki toplam istatistiksel heterojenliğinin bir bireydeki ya da popülasyondaki tüm lokusların ortalamasının üstünde olduğu duruma işaret edebilir.

homeotik mutasyon Vücudun bir kısmının bir başka kısmına uygun olacak biçimde gelişmesine neden olan mutasyondur. Örneğin *Drosophila*'daki homeotik mutasyon olan "antennopedia" normalde anten olması gereken yerde bacağın çıkmasına neden olur. Bu, tek bir mutasyonun gücünün ancak değişecek nitelikte incelikli bir karmaşıklığın zaten mevcut olduğunda incelikli ve karmaşık etkilere sahip olacağını göstermesi bakımından ilginçtir.

homozigotluk Bir kromozom lokusunda birbirinin aynı olan alellerin bulunduğu durumdur. Genellikle tek bir organizma bireyi için geçerlidir, bu durumda bireyin bu lokusta birbirinin aynı iki aleli vardır. Daha genel olarak, alellerin lokus içindeki toplam istatistiksel homojenliğinin bir bireydeki ya da popülasyondaki tüm lokusların ortalamasının üstünde olduğu duruma işaret edebilir.

kanun kaçığı geni İçinde bulunduğu organizmada bulunan diğer genler üzerinde zararlı etkileri olmasına rağmen seçim tarafından kendi lokusunda tercih edilen gen. Mayotik yönlendirme (metne bakınız) buna iyi bir örnek oluşturmaktadır.

klon Hücre biyolojisinde, tümü aynı atasal hücreden köken alan ve genetik olarak birbirinin kopyası olan hücreler kümesi. İnsan

vücudu 10^{15} hücrenin devasa bir klonudur. Sözcük aynı zamanda, tüm hücreleri aynı klonun üyeleri olan bir organizma kümesi için de kullanılır. Dolayısıyla birbirinin aynı olan ikiz çiftinin aynı klonun üyeleri olduğu söylenebilir.

kodon Genetik şifrede, bir protein zincirindeki tek bir birimin (aminoasitin) sentezini belirleyen üçlü birimler (nükleotidler).

kromozom Hücrelerde bulunan gen zincirlerinden biri. DNA'nın kendisine ek olarak, proteinlerin karmaşık bir destekleyici yapısı vardır. Kromozomlar ancak hücre döngüsünün belirli zamanlarında ışık mikroskobunda görünür hale gelebilirler fakat sayıları ve doğrusallıkları yalnızca kalıtıma ilişkin olgulardan istatistiksel çıkarımla yorumlanabilir (bağlantı maddesine bakınız). Her ne kadar pek azı bir hücrede etkin durumda olsa da kromozomlar genellikle vücudun tüm hücrelerinde bulunur. Her diploit hücrede iki eşey kromozomu ve çok sayıda otozom bulunur (insanda 44 adet).

krossing-over (parça değişimi) Mayoz bölünme sırasında kromozomların genetik materyallerini değiş tokuş ettiği karmaşık bir süreç. Bunun sonucunda neredeyse sınırsız çeşitlilikteki gametlerin permütasyonu ortaya çıkar.

K-seçilimi Habitatın el verebileceği en üst düzeye yakın popülasyon büyüklüğünde, rekabet edecek iyi donanıma sahip bireyler arasında sınırlı kaynaklar için zorlu bir rekabet bulunma olasılığı olan kararlı ve öngörülebilir çevrelerde başarılı olmak için gereken niteliklerin seçilimi. Büyük boyut, uzun ömür ve özenle bakılabilecek az sayıda yavru gibi çeşitli özelliklerin K-seçilimi tarafından tercih edildiği düşünülmektedir. r-seçiliminden oldukça farklıdır (metne bakınız). "K" ve "r" popülasyon biyologlarının kullandığı klasik cebir sembolleridir.

Lamarckçılık Lamarck'ın gerçekte ne söylediğinden bağımsız olarak, Lamarckçılık günümüzde sonradan kazanılan özelliklerin kalıtılabileceği varsayımına dayanan evrim teorisine verilen isimdir. Bu kitabın bakış açısından Lamarckçılığın önemli bir özelliği, yeni genetik çeşitliliğin, Darwinci teoride olduğu gibi "rastgele" olmaktan çok (örn. yönlendirilmeyen) uyarlanımsal olarak yönlendirilmeye eğilimli olduğu düşüncesidir. Bugünkü geleneksel bakış açısına göre Lamarckçı teori tamamen yanlıştır.

lokus Bir genin (ya da alternatif alel kümesinin) kromozom üzerinde işgal ettiği yer. Örneğin alternatif alellerin yeşil, kahve-

rengi ve kırmızı rengi şifrelediği bir göz rengi lokusu olabilir. Genellikle sistron düzeyinde geçerlidir (metne bakınız). Lokus kavramı, kromozomun daha büyük ya da daha küçük parçaları-na yönelik olarak genellenebilir.

makroevrim Çok büyük zaman dilimlerinde gerçekleşen evrimsel değişimler üzerinde çalışan alan. Mikroevrimden farklı olarak popülasyonlardaki evrimsel değişiklikler üzerinde çalışır. Mikroevrimsel değişimler popülasyonlardaki gen frekansında gerçekleşen değişimlerdir. Makroevrimsel değişimler genellikle bir dizi fosildeki belirli morfolojik değişimler olarak tanımlanır. Makroevrimsel değişimlerin temel olarak mikroevrimsel değişimlerin birikimi mi olduğu yoksa ikisinin "bir arada" mı yürüdüğü ve temel olarak farklı süreçlerle mi yürütüldüğü konusunda tartışmalar sürmektedir. Makroevrimci ismi kimi zaman yanıltıcı olacak şekilde bu tartışmadaki taraflardan biri olarak algılanır fakat büyük zaman dilimlerinde gerçekleşen evrimle ilgili çalışan herhangi bir kimseye verilen yansız bir isim olmalıdır.

mayotik yönlendirme Alellerin, mayoz bölünmeyi, kendilerini yüzde 50'den fazla bir olasılıkla başarılı bir eşey hücresinde bulmayı garanti altına alacağı şekilde etkilemeleridir. Organizmaya verecekleri zararlı etkilere rağmen popülasyonda yayılma eğiliminde olduklarından böyle genlerin "yönlendirdiği" söylenir. Ayrıca bkz. dağılım bozukluğu.

mayoz Bir hücrenin kromozom sayısının yarısı kadar kromozom taşıyan (genellikle haploit) yavru hücreler oluşturduğu hücre bölünme türüdür. Mayoz bölünme, normal eşeyssel üremenin asıl kısmını oluşturur. Daha sonra orijinal kromozom sayısına ulaşmak üzere birleşecek eşey hücrelerini verir.

mem Kültürel kalıtım birimi. Gene benzerliği üzerinden ve kültürel çevrede kendi "fenotipik" sonuçlarının kendi varlığını sürdürmesi ve çoğalması üzerindeki etkilerinden dolayı doğal olarak seçildiğinden bir varsayım olarak ileri sürülmüştür.

Mendel kalıtımı Şimdi gen olarak tanımlanan, her çiftteki bir üye her bir ebeveyninden gelen kalıtım faktörleri aracılığıyla birbirine karışmadan gerçekleşen kalıtım. Bunun teorik alternatifi "karışımın gerçekleştiği kalıttır." Mendel kalıtımında genler vücuda etkileri bakımından birbirine karışabilir fakat kendileri birbirine karışmaz ve sonraki nesillere bozulmamış halde aktarılır.

merkezi kural moleküler biyolojide nükleik asitlerin proteinlerin sentezi için kalıp görevi gördüğünü ve bunun asla ters yönde işlemeyeceğini ifade eden kural. Daha genel olarak, genlerin vücudun biçimi üzerinde etkisi olduğunu fakat vücudun biçiminin asla genetik şifreye çevrilemeyeceğini ifade eden bir kuraldır: kazanılmış özellikler kalıtılmaz.

mikroevrim *Bkz.* makroevrim

mitokondri Ökaryotik hücrelerde bulunan, membranlardan yapılmış olan ve hücrede enerji salınımının söz konusu olduğu biyokimyasal olayların çoğunun gerçekleştiği küçük, karmaşık organellerdir. Mitokondrilerin kendi DNA'ları vardır, hücrede bağımsız olarak çoğalırlar ve bir teoriye göre evrimsel süreçte ortakyaşar prokaryotlar olarak ortaya çıkmışlardır (metne bakınız).

mitoz Bir hücrenin kendi kromozomlarının tamamında sahip olan yavruları verdiği, hücre bölünme türüdür. Mitoz bölünme vücudun büyümesi için gerekli olan genel hücre bölünmesidir. Mayozdan farklıdır.

monofiletik Bir organizma gurubu, grubun üyesi olarak da sınıflandırılan ortak bir atadan geliyorsa monofiletik olarak adlandırılır. Örneğin kuşlar, tüm kuşların en yakın ortak atası bir kuş olarak sınıflandırılmış olduğundan muhtemelen monofiletik bir gruptur. Fakat sürüngenler, tüm sürüngenlerin son ortak atası bir sürüngen olarak sınıflandırılmadığından *polifiletiktir*. Bazıları polifiletik grupların bir ismi hak etmediğini ve sürüngenler sınıfının kabul edilmemesi gerektiğini ileri sürmektedir.

mutasyon Genetik materyaldeki kalıtsal değişim. Darwinci teoride mutasyonların rastgele olarak gerçekleştiği söylenir. Bu, belirli yasalara göre ortaya çıkmadıkları anlamına gelmemektedir fakat mutasyonları gelişmiş uyarlanımlar yönünde yönlendiren özel bir eğilim yoktur. Gelişmiş uyarlanımlar ancak seçim aracılığıyla ortaya çıkar fakat seçilimin gerçekleşeceği çeşitliliğin nihai kaynağı olarak mutasyonlara ihtiyaç vardır.

muton Mutasyonla gerçekleşen değişimin en küçük birimi. Genin (sistron ve rekonla birlikte) pek çok farklı tanımından biri.

neoteni Vücut gelişiminin evrimsel olarak eşeysel olgunluğa göre daha yavaş seyretmesi ve sonuçta üremenin, ataların genç dönemdeki haline benzeyen organizmalar tarafından deneyimlenmesidir. Evrim sürecinde gerçekleşen bazı büyük adımların,

örneğin omurgalıların ortaya çıkışının, neoteniyle meydana geldiği ileri sürülmektedir.

nötral mutasyon Aleliyle karşılaştırıldığında seçilim avantajı ya da dezavantajı sağlamayan bir mutasyon. Teorik olarak bir nötral mutasyon sayısız nesilden sonra "sabitlenebilir" (örn. popülasyonda, kendi lokusunda sayısal olarak baskın olabilir). Evrim sürecinde bu tür rastgele sabitlenmelerin önemine ilişkin meşru tartışmalar mevcuttur fakat uyarlanımın doğrudan üretimine ilişkin bu tür bir tartışma olmamalıdır: bunun önemi sıfırdır.

nükleotid DNA ve RNA'nın yapı taşları olarak önem arz eden bir biyokimyasal molekül. DNA ve RNA uzun nükleotid zincirlerinden oluşan çoklu nükleotidlerdir. Nükleotidler her biri kodon olarak bilinen üçlü birimler (triplet) halinde "okunur."

ontogeni Bireysel gelişim süreci. Gelişim genellikle ergin bireyin ortaya çıkmasıyla sonuçlanır fakat kesin olarak yaşlanma (senesens) gibi sonraki aşamaları da içerir. Genişlemiş fenotip ilkesi "ontogeniyi" vücudun dışında kalan uyarlanımların "gelişimini" de (örneğin kunduzların yaptığı barajlar gibi yapılar) kapsayacak biçimde genişletir.

optimon Kendi yararına olan uyarlanımların var olduğunun söylenebilmesi anlamında doğal seçilim birimidir. Bu kitabın tezine göre optimon ne bireydir ne bireyler grubudur. Optimon, gen ya da genetik eşleyicidir. Buradaki tartışma kısmen kelime anlamıyla ilgilidir ve açıklaması kitabın 5 ve 6. Bölümünde yapılmıştır.

ortakyaşarlık (simbiyoz) Farklı türlerin üyelerinin (karşılıklı bağımlılıkla) yakın biçimde bir arada yaşaması. Bazı kitaplarda karşılıklı bağımlılık koşulu dikkate alınmamaktadır ve ortakyaşarlığa asalaklık da dahil edilmektedir (asalaklıkta sadece bir taraf, asalak, diğer taraf olan ve asalak olmaksızın daha iyi bir durumda olacak olan ev sahibine bağımlıdır). Bu ve benzeri kitaplar, yukarıda tanımlanan şekliyle ortakyaşarlık yerine mutualizm (karşılıklı yararlılık) sözcüğünü kullanmaktadır.

ortoseleksiyon Belirli bir yönde seyreden sürekli evrimle sonuçlanan, belirli bir soyun üyeleri üzerindeki uzun süreli seçilim. Evrimsel eğilimlerde bir "ivme" ya da "durağanlık" görünümüne neden olabilir.

otozom Eşey kromozomlarından olmayan bir kromozom.

oyun teorisi Orijinal olarak insanların oynadığı oyunlar için geliştirilmiş olan fakat ekonomiye, askeri stratejiye ve evrimsel olarak kararlı strateji teorisinin evrimine (metne bakınız) genişletilen bir matematik teorisidir. Oyun teorisi, en uygunluk tutumunun sağlanmadığı fakat rakipler tarafından benimsenmesi istatistiksel olarak en olası tutuma bağlı olduğu durumlarda kendisini ortaya koyar.

ökaryotlar Tüm hayvanları, bitkileri protoza ve mantarları kapsayan dünyada bulunan iki büyük organizma grubundan biri. Ayırt edici özelliği, hücre çekirdeğine ve mitokondri gibi zarla çevrili diğer hücresel organellere (hücre içindeki "organ" analogları) sahip olmaktır. Prokaryotlardan açık biçimde farklıdır (metne bakınız). Prokaryot/ökaryot ayrımı hayvan/bitki ayırımından (görece yok sayılabilecek insan/"hayvan" ayırımından bahsetmiyorum bile!) çok daha temeldir.

Paley'in saati William Paley'in (1743–1805) Tanrı'nın varlığına ilişkin en iyi bilinen savı. Bir saat tesadüfen meydana gelmek için fazla karmaşık ve fazla işlevseldir. Bu sav, bir saatten çok daha karmaşık olan bir canlı organizma için çok daha uygun gibi görünmektedir. Genç Darwin bundan derin bir şekilde etkilendi. Daha sonra doğal seçilimin yaşayan organizmalar için bir saatçi gibi işlediğini göstererek işin Tanrı kısmını ortadan kaldırırsa da işin temel kısmı olan –hâlâ yeterince değerlendirilmemiş– karmaşık tasarımın gerektirdiği oldukça özel açıklama ihtiyacını ortadan kaldırmamıştır. Tanrı bir yana, kalıtılan küçük çeşitliliklerin doğal seçilimi muhtemelen bu işi yapabilen tek aktördür.

plazmit Hücrelerde bulunan fakat kromozomun dışında yer alan genetik materyalin küçük ve kendi kendini eşleyebilen parçaları için kullanılan eşanlamlı sözcük kümesi.

pleiotropi Bir genetik lokustaki değişimin birbiriyle ilişkisiz görünen fenotipik değişimleri meydana getirmesi olgusu. Örneğin belirli bir mutasyon aynı zamanda göz rengini, ayak başparmak uzunluğunu ve süt verimini etkileyebilir. Pleiotropi bir istisna olmaktan ziyade kural olabilir ve gelişimin karmaşık bir şekilde gerçekleşmesinden anladığımız kadarıyla bu tamamen beklenen bir durumdur.

plüralizm (çoğulculuk) Modern Darwinci dilde evrimin yalnızca doğal seçilimle değil pek çok aktörle biçimlendirildiğine ilişkin

düşünce. Çoğulculuk taraftarları bazen evrim (gen frekansında çoğulcu aktörlerin neden olabileceği herhangi bir değişim) ile uyarlanım (bildiğimiz kadarıyla yalnızca doğal seçilimin ortaya çıkarabileceği) arasındaki ayrımı gözden kaçırmaktadır.

polifiletik Bkz. monofiletik

poligen Nicel bir özellik üzerinde küçük ve birikimli bir etki yaratan gen kümesinden biri.

polimorfizm Bir türün süresiz biçimlerinden bir ya da ikisinin, aynı bölgede en nadir olanının yalnızca tekerrür eden mutasyonla varlığını sürdüremeyeceği kadar oranlarla bulunması. Polimorfizm, evrimsel bir değişimin geçiş döneminde mutlaka gerçekleşir. Polimorfizm aynı zamanda doğal seçilimin çeşitli özel türleriyle kararlı bir dengede tutulabilir.

preformasyonizm (önoluşçuluk) Epigenezin aksine (metne bakınız) yetişkin bedeninin bir bakıma zigotta haritalanmış olarak bulunduğuna ilişkin ilke. Erken dönem taraftarlarından biri kıvrılıp bükülerek spermin baş kısmında toplanmış bir küçük insanı mikroskopla görebileceğini düşünmüştür. 9. Bölümde genetik şifrenin bir tarif olmaktan ziyade bir taslak olduğu düşüncesine yönelik olarak kullanılmıştır. Buna göre, embriyonik gelişim süreci, ilksel olarak, tıpkı bir eve bakarak onun taslağını oluşturabileceğiniz şekilde geri çevrilebilir niteliktedir.

prokaryotlar Bakterileri ve mavi-yeşil algleri içeren dünyada bulunan iki temel gruptan (ökaryotların aksine) biri. Hücre çekirdekleri ve mitokondri gibi zarlarla çevrili organelleri yoktur: bir teoriye göre, ökaryotlarda bulunan mitokondri ve bunun gibi organeller başlangıçta ortakyaşar prokaryotlardır.

propagul Herhangi bir türde üreme parçacığı. Eşeyli ya da eşeysiz üreme, eşey hücreleri ya da sporlar vb hakkında konuşup konuşmadığımıza bağlı kalmak istemediğimizde bu sözcük özellikle kullanılır.

rekon Rekombinasyonun en küçük birimi. Genin pek çok tanımından biridir fakat muton gibi başka bir tanıma ihtiyaç duymadan kullanılabilecek bir değere ulaşmamıştır.

r-seçilimi Hızlı ve fırsatçı biçimde üreme rağbette olduğunda ve rekabette başarılı olmak için uyarlanım daha az değerli olduğunda, kararsız ve öngörülemez çevrelerde gerekli olan özelliklerin seçilimi. Yüksek doğurganlık, küçük boyut ve uzak mesafelere yayılma uyarlanımı gibi çeşitli özelliklerin r-seçilimiyle

seçildiği düşünülmektedir. Yabani otlar ve bunların hayvanlardaki eşdeğerleri örnek olarak verilebilir. K-seçiliminden tamamen farklıdır (metne bakınız). Genel olarak K ve r-seçilimlerinin bir sürekliliğin iki ucunda bulunduğu vurgulanır fakat gerçek durumların çoğu bu ikisinin arasında yer alır. Çevrebilimciler, bir yandan bunu zaruri bulurken genellikle kabul etmiyormuş gibi yaparak r/K kavramıyla ilgili tuhaf bir aşk/nefret ilişkisi yaşarlar.

sağkalım değeri (*survival value*) Doğal seçim tarafından tercih edilen özelliklere ilişkin nitelik.

sınıflandırıcı eşleşme Bireylerin kendilerine benzeyen (pozitif sınıflandırıcı eşleşme ya da homogami) ya da özellikle benzemeyen (negatif sınıflandırıcı eşleşme) bireylerle eşleşme eğilimi.

simfilik madde Sosyal böcek koloni asalakları (*örn.* böcekler) tarafından ev sahiplerinin davranışını etkilemek üzere kullanılan kimyasal madde.

sistron Geni tanımlamanın bir yolu. Moleküler genetikte sistron belirli deneysel testlerde kesin bir tanıma sahiptir. Daha genel olarak, bir proteinde bulunan bir aminoasit zincirini şifrelemekten sorumlu olan kromozom parçasını tanımlamak için kullanılır.

soy-hattı Çoğalan kopyalar biçiminde potansiyel olarak ölümsüz olan vücut kısımları: eşey hücrelerinin ve eşey hücrelerini veren hücrelerin genetik içerikleri. Ölümlü olan ve soy-hattındaki genlerin korunmasından sorumlu olan somadan farklıdır.

stazis Evrim teorisinde, herhangi bir evrimsel değişimin gerçekleşmediği durağanlık dönemi. Ayrıca *bkz.* aşamacılık.

strateji Hayvan davranış bilimcilerinin özel anlamda kullandığı "fedakârlık" gibi genel kullanımına yanıltıcı biçimde uzaktan ilişkilidir. Biyolojiye, oyun teorisinden, bilgisayarlardaki "programla" temel olarak eşanlamlı olan ve hayvanların uyduğu programlı kural anlamına gelen evrimsel olarak kararlı strateji teorisiyle gelmiştir (metne bakınız). Bu anlam nettir fakat ne yazık ki strateji, fazlaca istismar edilen bir moda sözcük olmuştur ve "davranış örüntüsünün" eşanlamlısı olarak kullanılmaktadır. Bir popülasyondaki tüm bireyler "Büyükler kovalarsa küçükler kaçır" stratejisini izleyebilir. Burada bir gözlemci kovalamak ve kaçmak olmak üzere iki davranış örüntüsü gözlemler fakat bunları iki strateji olarak değerlendirirse hata yapar: her iki davranış örüntüsü de aynı koşullu davranışın tezahürüdür.

teleonomi Uyarlanım bilimi. Aslında teleonomi Darwin tarafından saygın hale getirilmiş olan teleolojidir fakat biyologlar Latince gramerde yanlış bir yapıymışçasına "teleolojiyi" kullanmaktan nesiller boyunca kaçınacak şekilde eğitildiler ve bunların pek çoğu öfemizmi tercih etmektedir. Teleonomi biliminin içeriğinin ne olacağına ilişkin pek fazla kafa yorulmamıştır fakat bunun temel konusu muhtemelen seçim birimi ve mükemmellik üzerindeki kısıtlar ve bunun maliyetleriyle ilgili sorular olacaktır. Bu kitap teleonomiye ilişkin bir denemedir.

tetraploit Daha genel olarak görülen iki (diploit) ya da bir (haploit) kromozom tipindense her kromozom tipinden dört tanesine sahip olunmasıdır. Bazen yeni bitki türleri kromozomlarını tetraploit olacak şekilde iki katına çıkararak oluşur fakat daha sonra bu türler yakın akraba türlerin kromozomlarının iki katı kadar kromozoma sahip sıradan diploit organizma gibi davranır ve bunları çoğu amaç için diploit olarak değerlendirmek uygundur. 11. Bölümde, orijinal termitler diploit olsa da, tüm bir termit yuvasının tetraploit genotipin genişlemiş fenotipik ürünü olarak değerlendirilebileceği ileri sürülmektedir.

tür seçilimi Bazı evrimsel değişimlerin bir doğal seçim biçimiyle tür ya da soy düzeyinde gerçekleştiğine ilişkin teori. Belirli özelliklere sahip türlerin ortadan kalkma olasılığı diğer özelliklere sahip türlerden daha fazlaysa bu durum geniş ölçekli evrimsel eğilimlerin tercih edilen yönde gelişmesiyle sonuçlanabilir. Tür düzeyinde tercih edilen bu özelliklerin tür içinde seçim tarafından tercih edilen özelliklerle hiçbir ilgisi olmayabilir. 6. Bölümde, tür seçilimi bazı temel eğilimlerden sorumlu olsa da karmaşık uyarlanımın evrimini açıklayamayacağını ileri sürülmektedir (*bkz.* Paley'in ve makroevrim). Bu anlamda tür seçilimi teorisi, fedakârlık özelliklerinin grup seçilimi teorisine ilişkin farklı tarihsel eğilimlerden kaynaklanır ve bu ikisi 6. Bölümde birbirinden ayrılmıştır.

türleşme İki türün bir atasal türden türediği evrimsel ayrılma süreci.

türleşmenin allopatrik teorisi Yaygın kabul gören görüşe göre popülasyonların evrimsel olarak (artık çiftleşemeyecek şekilde) birbirinden farklı türlere ayrılmasının farklı coğrafi bölgelerde gerçekleşmesi. Bunun alternatifi olan simpatrik teori, yeni tür olmaya giden türler sürekli olarak birbiriyle eşleşecek ve böyle-

ce gen havuzlarını karıştıracak durumdaysa nasıl ayrılacağına ilişkin sorunlar ortaya çıkarmaktadır (metne bakınız).

uyarlanım (adaptasyon) Değişimin (modifikasyon) eşanlamlısına yakın genel bir kullanımdan bir miktar evrimleşmiş olan teknik terim. "Çekirge kanatları ses çıkarmaya uyarlanmıştır (temel uçuş işlevi değişmiştir ve ses çıkarmak üzere yapılanmıştır)" gibi cümlelerden hareketle "bir uyarlanım," bir organizmanın bir şeye yarayan özelliği anlamına gelmektedir. Hangi anlamda işe yarayan ve ne ya da kim için işe yarayan gibi sorular bu kitap boyunca tartışılan zorlu sorulardır.

uyum Kitabın bir bölümünü tartışmaya ayırdığım pek çok kafa karıştırıcı anlamı olan teknik bir terim (Bölüm 10).

üreme Değeri bir bireyin gelecekte vereceği (dişi) yavruların beklenen sayısına dair demografik ve teknik bir terim.

Weismanncılık Ölümsüz soy-hattı ile bunları barındıran ve peşi sıra gelen ölümlü organizma bedenleri arasında katı bir ayrım yapan ilke. Daha özel olarak, soy hattı vücudun biçimini belirlerken tersi geçerli değildir. Ayrıca *bkz.* merkezi kural

yeni-Darwincilik Yirminci yüzyılın ortalarında ortaya atılan (çok farklı evrimci grupların 1880'lerde kullanması nedeniyle aslında yeniden ortaya atılmış olan) bir terim. Terimin kullanılması'nın amacı 1920 ve 30'larda ortaya konan Darwinciliğin modern sentezi ve Mendel genetiği ile Darwin'in kendi evrim anlayışı arasındaki ayrımı vurgulamak, bana kalırsa abartmaktı). Bence "yeni" ekine ihtiyaç ortadan kalkmakta ve Darwin'in "doğa ekonomisine" yaklaşımı artık oldukça çağdaş görünmektedir.

zigot İki eşey hücresi arasındaki eşeyssel birleşme ürünü olan hücre.

KAYNAKÇA

- Alcock, J. (1979). *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 325–383.
- Alexander, R. D. (1980). *Darwinism and Human Affairs*. London: Pitman.
- Alexander, R. D. & Borgia, G. (1978). Group selection, altruism, and the levels of organization of life. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 449–474.
- Alexander, R. D. & Borgia, G. (1979). On the origin and basis of the male–female phenomenon. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* içinde (ed. M. S. Blum & N. A. Blum), s. 417–440. New York: Academic Yayınları.
- Alexander, R. D. & Sherman, P. W. (1977). Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 96, 494–500.
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K. P. (1949). *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390–1396.
- Bacon, P. J. & Macdonald, D. W. (1980). To control rabies: vaccinate foxes. *New Scientist* 87, 640–645.
- Baerends, G. P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. *Tijdschrift voor Entomologie* 84, 68–275.
- Barash, D. P. (1977). *Sociobiology and Behavior*. New York: Elsevier.
- Barash, D. P. (1978). *The Whisperings Within*. New York: Harper & Row.
- Barash, D. P. (1980). Predictive sociobiology: mate selection in damselfishes and brood defense in white-crowned sparrows. In *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* (ed. G. W. Barlow & J. Silverberg), s. 209–226. Boulder: Westview Yayınları.
- Barlow, H. B. (1961). The coding of sensory messages. In *Current Problems in Animal Behaviour* (ed. W. H. Thorpe & O. L. Zangwill), s. 331–360. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Bartz, S. H. (1979). Evolution of eusociality in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 76, 5764–5768.

- Bateson, P. P. G. (1978). Book review: The Selfish Gene. *Animal Behaviour* 26, 316–318.
- Bateson, P. P. G. (1982). Behavioural development and evolutionary processes. In *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group), s. 133–151. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Bateson, P. P. G. (1983) Optimal Outbreeding. In *Mate Choice* (ed. P. Bateson), s. 257–277. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Baudoin, M. (1975). Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* 29, 335–352.
- Beatty, R. A. & Gluecksohn-Waelsch, S. (1972). *The Genetics of the Spermatozoon*. Edinburgh: Genetik Bölümü
- Bennet-Clark, H. C. (1971). Acoustics of insect song. *Nature* 234, 255–259.
- Benzer, S. (1957). The elementary units of heredity. In *The Chemical Basis of Heredity* (ed. W. D. McElroy & B. Glass), s. 70–93. Baltimore: Johns Hopkins Yayınları.
- Bertram, B. C. R. (1978). *Pride of Lions*. London: Dent.
- Bethel, W. M. & Holmes, J. C. (1973). Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *Journal of Parasitology* 59, 945–956.
- Bethel, W. M. & Holmes, J. C. (1977). Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans. *Canadian Journal of Zoology* 55, 110–115.
- Bethell, T. (1978). Burning Darwin to save Marx. *Harpers* 257 (Dec.), 31–38 & 91–92.
- Bishop, D. T. & Cannings, C. (1978). A generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* 70, 85–124.
- Blick, J. (1977). Selection for traits which lower individual reproduction. *Journal of Theoretical Biology* 67, 597–601.
- Boden, M. (1977). *Artificial Intelligence and Natural Man*. Brighton: Harvester Yayınları.
- Bodmer, W. F. & Cavalli-Sforza, L. L. (1976). *Genetics, Evolution, and Man*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Bonner, J. T. (1958). *The Evolution of Development*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Bonner, J. T. (1974). *On Development*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Bonner, J. T. (1980). *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.

- Boorman, S. A. & Levitt, P. R. (1980). *The Genetics of Altruism*. New York: Academic Yayınları.
- Brenner, S. (1974). The genetics of *Caenorhabditis elegans*. *Genetics* 77, 71–94.
- Brent, L., Rayfield, L. S., Chandler, P., Fierz, W., Medawar, P. B. & Simpson, E. (1981). Supposed lamarckian inheritance of immunological tolerance. *Nature* 290, 508–512.
- Brockmann, H. J. (1980). Diversity in the nesting behavior of mud-daubers (*Trypoxylon politum* Say; Sphecidae). *Florida Entomologist* 63, 53–64.
- Brockmann, H. J. & Dawkins, R. (1979). Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. *Behaviour* 71, 203–245.
- Brockmann, H. J., Grafen, A. & Dawkins, R. (1979). Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. *Journal of Theoretical Biology* 77, 473–496.
- Broda, P. (1979). *Plasmids*. Oxford: W. H. Freeman.
- Brown, J. L. (1975). *The Evolution of Behavior*. New York: W. W. Norton.
- Brown, J. L. & Brown, E. R. (1981). Extended family system in a communal bird. *Science* 211, 959–960.
- Bruinsma, O. & Leuthold, R. H. (1977). Pheromones involved in the building behaviour of *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *Proceedings of the 8th International Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, Wageningen, 257–258.
- Burnet, F. M. (1969). *Cellular Immunology*. Melbourne: Melbourne Üniversitesi Yayınları.
- Bygott, J. D., Bertram, B. C. R. & Hanby, J. P. (1979). Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature* 282, 839–841.
- Cain, A. J. (1964). The perfection of animals. In *Viewpoints in Biology*, 3 (ed. J. D. Carthy & C. L. Duddington), s. 36–63. London: Butterworths.
- Cain, A. J. (1979). Introduction to general discussion. In *The Evolution of Adaptation by Natural Selection* (ed. J. Maynard Smith & R. Holliday). *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205, 599–604.
- Cairns, J. (1975). Mutation selection and the natural selection of cancer. *Nature* 255, 197–200.
- Cannon, H. G. (1959). *Lamarck and Modern Genetics*. Manchester: Manchester Üniversitesi Yayınları.

- Caryl, P. G. (1982). Animal signals: a reply to Hinde. *Animal Behaviour* 30, 240–244.
- Cassidy, J. (1978). Philosophical aspects of the group selection controversy. *Philosophy of Science* 45, 575–594.
- Cavalier-Smith, T. (1978). Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA C-value paradox. *Journal of Cell Science* 34, 247–278.
- Cavalier-Smith, T. (1980). How selfish is DNA? *Nature* 285, 617–618.
- Cavalli-Sforza, L. & Feldman, M. (1973). Cultural versus biological inheritance: phenotypic transmission from parents to children. *Human Genetics* 25, 618–637.
- Cavalli-Sforza, L. & Feldman, M. (1981). *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Charlesworth, B. (1979). Evidence against Fisher's theory of dominance. *Nature* 278, 848–849.
- Charnov, E. L. (1977). An elementary treatment of the genetical theory of kin-selection. *Journal of Theoretical Biology* 66, 541–550.
- Charnov, E. L. (1978). Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? *Journal of Theoretical Biology* 75, 451–465.
- Cheng, T. C. (1973). *General Parasitology*. New York: Academic Yayınları.
- Clarke, B. C. (1979). The evolution of genetic diversity. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205, 453–474.
- Clegg, M. T. (1978). Dynamics of correlated genetic systems. II. Simulation studies of chromosomal segments under selection. *Theoretical Population Biology* 3, 1–23.
- Cloak, F. T. (1975). Is a cultural ethology possible? *Human Ecology* 3, 161–182.
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. (1979). Comparison and adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205, 547–565.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. (1982). *Red Deer: The Ecology of Two Sexes*. Chicago: Chicago Üniversitesi Yayınları.
- Cohen, J. (1977). *Reproduction*. London: Butterworths.
- Cohen, S. N. (1976). Transposable genetic elements and plasmid evolution. *Nature* 263, 731–738.
- Cosmides, L. M. & Tooby, J. (1981). Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *Journal of Theoretical Biology* 89, 83–129.

- Craig, R. (1980). Sex investment ratios in social Hymenoptera. *American Naturalist* 116, 311-323.
- Crick, F. H. C. (1979). Split genes and RNA splicing. *Science* 204, 264-271.
- Croll, N. A. (1966). *Ecology of Parasites*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Crow, J. F. (1979). Genes that violate Mendel's rules. *Scientific American* 240 (2), 104-113.
- Crowden, A. E. & Broom, D. M. (1980). Effects of the eye-fluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*). *Animal Behaviour* 28, 287-294.
- Crozier, R. H. (1970). Coefficients of relationship and the identity by descent of genes in Hymenoptera. *American Naturalist* 104, 216-217.
- Curio, E. (1973). Towards a methodology of teleonomy. *Experientia* 29, 1045-1058.
- Daly, M. (1979). Why don't male mammals lactate? *Journal of Theoretical Biology* 78, 325-345.
- Daly, M. (1980). Contentious genes. *Journal of Social and Biological Structures* 3, 77-81.
- Darwin, C. R. (1859). *The Origin of Species*. 1. Baskı, yeniden basım 1968. Harmondsworth, Middx: Penguin. [Türlerin Kökeni, çev. Bahar Kılıç, Alfa Bilim, 2017]
- Darwin, C. R. (1866). Letter to A. R. Wallace, dated 5 July. In *James Marchant (1916), Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences*, Vol. 1, s. 174-176. London: Cassell.
- Davies, N. B. (1982). Alternative strategies and competition for scarce resources. In *Current problems in sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group), s. 363-380. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Dawkins, R. (1968). The ontogeny of a pecking preference in domestic chicks. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 25, 170-186.
- Dawkins, R. (1969). Bees are easily distracted. *Science* 165, 751.
- Dawkins, R. (1971). Selective neurone death as a possible memory mechanism. *Nature* 229, 118-119.
- Dawkins, R. (1976a). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları [Gen Bencildir, çev. Asuman Müftüoğlu, TÜBİTAK Yayınları, 2007]
- Dawkins, R. (1976b). Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. In *Growing Points in Ethology* (ed. P. P. G. Ba-

- teson & R. A. Hinde), s. 7–54. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Dawkins, R. (1978a). Replicator selection and the extended phenotype. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47, 61–76.
- Dawkins, R. (1978b). What is the optimon? Washington Üniversitesi, Seattle, Jessie & John Danz Semineri, yayımlanmadı.
- Dawkins, R. (1979a). Twelve misunderstandings of kin selection. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51, 184–200.
- Dawkins, R. (1979b). Defining sociobiology. *Nature* 280, 427–428.
- Dawkins, R. (1980). Good strategy or evolutionarily stable strategy? In *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* (ed. G. W. Barlow & J. Silverberg), s. 331–367. Boulder: Westview Yayınları.
- Dawkins, R. (1981). In defence of selfish genes. *Philosophy*, October.
- Dawkins, R. (1982). Replicators and vehicles. In *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group), s. 45–64. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları
- Dawkins, R. & Brockmann, H. J. (1980). Do digger wasps commit the Concorde fallacy? *Animal Behaviour* 28, 892–896.
- Dawkins, R. & Carlisle, T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262, 131–133.
- Dawkins, R. & Dawkins, M. (1973). Decisions and the uncertainty of behaviour. *Behaviour* 45, 83–103.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: information or manipulation? In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), s. 282–309. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205, 489–511.
- Dilger, W. C. (1962). The behavior of lovebirds. *Scientific American* 206 (1), 89–98.
- Doolittle, W. F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601–603.
- Dover, G. (1980). Ignorant DNA? *Nature* 285, 618–619.
- Eaton, R. L. (1978). Why some felids copulate so much: a model for the evolution of copulation frequency. *Carnivore* 1, 42–51.
- Eberhard, W. G. (1980). Evolutionary consequences of intracellular organelle competition. *Quarterly Review of Biology* 55, 231–249.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia Üniversitesi Yayınları.

- Eldredge, N. & Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology* (ed. T. J. M. Schopf), s. 82–115. San Francisco: Freeman Cooper.
- Emerson, A. E. (1960). The evolution of adaptation in population systems. In *Evolution after Darwin* (ed. S. Tax), s. 307–348. Chicago: Chicago Üniversitesi Yayınları.
- Evans, C. (1979). *The Mighty Micro*. London: Gollancz.
- Ewald, P. W. (1980). Evolutionary biology and the treatment of signs and symptoms of infectious disease. *Journal of Theoretical Biology* 86, 169–171.
- Falconer, D. S. (1960). *Introduction to Quantitative Genetics*. London: Longman.
- Fisher, R. A. (1930a). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Yayınları.
- Fisher, R. A. (1930b). The distribution of gene ratios for rare mutations. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 50, 204–219.
- Fisher, R. A. & Ford, E. B. (1950). The Sewall Wright effect. *Heredity* 4, 47–49.
- Ford, E. B. (1975). *Ecological Genetics*. London: Chapman and Hall.
- Fraenkel, G. S. & Gunn, D. L. (1940). *The Orientation of Animals*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Frisch, K. von (1967). *A Biologist Remembers*. Oxford: Pergamon Yayınları.
- Frisch, K. von (1975). *Animal Architecture*. London: Butterworths.
- Futuyma, D. J., Lewontin, R. C., Mayer, G. C., Seger, J. & Stubblefield, J. W. (1981). Macroevolution conference. *Science* 211, 770.
- Ghiselin, M. T. (1974a). *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley: California Üniversitesi Yayınları.
- Ghiselin, M. T. (1974b). A radical solution to the species problem. *Systematic zoology* 23, 536–544.
- Ghiselin, M. T. (1981). Categories, life and thinking. *Behavioral and Brain Sciences* 4, 269–313.
- Gilliard, E. T. (1963). The evolution of bowerbirds. *Scientific American* 209 (2), 38–46.
- Gilpin, M. E. (1975). *Group Selection in Predator-Prey Communities*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Gingerich, P. D. (1976). Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. *American Journal of Science* 276, 1–28.
- Glover, J. (ed.) (1976). *The Philosophy of Mind*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.

- Goodwin, B. C. (1979). Spoken remark in *Theoria to Theory* 13, 87–107.
- Gorczynski, R. M. & Steele, E. J. (1980). Inheritance of acquired immunological tolerance to foreign histocompatibility antigens in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 77, 2871–2875.
- Gorczynski, R. M. & Steele, E. J. (1981). Simultaneous yet independent inheritance of somatically acquired tolerance to two distinct H-2 antigenic haplotype determinants in mice. *Nature* 289, 678–681.
- Gould, J. L. (1976). The dance language controversy. *Quarterly Review of Biology* 51, 211–244.
- Gould, S. J. (1977a). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Gould, S. J. (1977b). Caring groups and selfish genes. *Natural History* 86 (12), 20–24.
- Gould, S. J. (1977c). Eternal metaphors of palaeontology. In *Patterns of Evolution* (ed. A. Hallam), s. 1–26. Amsterdam: Elsevier.
- Gould, S. J. (1978). *Ever Since Darwin*. London: Burnett. [*Darwin ve Sonrası*, çev. Ceyhan Temürcü, Say Yayınları, 2013]
- Gould, S. J. (1979). Shades of Lamarck. *Natural History* 88 (8), 22–28.
- Gould, S. J. (1980a). The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology* 6, 96–118.
- Gould, S. J. (1980b). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6, 119–130.
- Gould, S. J. & Calloway, C. B. (1980). Clams and brachiopods—ships that pass in the night. *Paleobiology* 6, 383–396.
- Gould, S. J. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3, 115–151.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205, 581–598.
- Grafen, A. (1979). The hawk-dove game played between relatives. *Animal Behaviour* 27, 905–907.
- Grafen, A. (1980). Models of r and d. *Nature* 284, 494–495.
- Grant, V. (1978). Kin selection: a critique. *Biologisches Zentralblatt* 97, 385–392.
- Grassé, P. P. (1959). La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubiter-*

mes sp. La théorie de la stigmergie: essai d'interpretation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux* 6, 41-80.

Greenberg, L. (1979). Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* 206, 1095-1097.

Greene, P. J. (1978). From genes to memes? *Contemporary Sociology* 7, 706-709.

Gregory, R. L. (1961). The brain as an engineering problem. In *Current Problems in Animal Behaviour* (ed. W. H. Thorpe & O. L. Zangwill), s. 307-330. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.

Grey Walter, W. (1953). *The Living Brain*. London: Duckworth.

Grun, P. (1976). *Cytoplasmic Genetics and Evolution*. New York: Columbia Üniversitesi Yayınları.

Gurdon, J. B. (1974). *The Control of Gene Expression in Animal Development*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.

Hailman, J. P. (1977). *Optical Signals*. Bloomington: Indiana Üniversitesi Yayınları.

Haldane, J. B. S. (1932a). *The Causes of Evolution*. London: Longman's Green.

Haldane, J. B. S. (1932b). The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. *American Naturalist* 66, 5-24.

Haldane, J. B. S. (1955). Population genetics. *New Biology* 18, 34-51.

Hallam, A. (1975). Evolutionary size increase and longevity in Jurassic bivalves and ammonites. *Nature* 258, 493-496.

Hallam, A. (1978). How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? *Paleobiology* 4, 16-25.

Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist* 97, 31-33.

Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16.

Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-32.

Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science* 156, 477-488.

Hamilton, W. D. (1970). Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* 228, 1218-1220.

Hamilton, W. D. (1971a). Selection of selfish and altruistic behavior in some extreme models. In *Man and Beast: Comparative Social Behavior* (ed. J. F. Eisenberg & W. S. Dillon), s. 59-91. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.

- Hamilton, W. D. (1971b). Addendum. In *Group selection* (ed. G. C. Williams), s. 87–89. Chicago: Aldine, Atherton.
- Hamilton, W. D. (1972). Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 193–232.
- Hamilton, W. D. (1975a) Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics. In *Biosocial Anthropology* (ed. R. Fox), s. 133–155. London: Malaby Yayınları.
- Hamilton, W. D. (1975b). Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Quarterly Review of Biology* 50, 175–180.
- Hamilton, W. D. (1977). The play by nature. *Science* 196, 757–759.
- Hamilton, W. D. & May R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature* 269, 578–581.
- Hamilton, W. J. & Orians, G. H. (1965). Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor* 67, 361–382.
- Hansell M. H. (1984). *Animal architecture and building behaviour*. London: Longman.
- Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons. *Science* 162, 1243–1248.
- Hardin, G. (1978). Nice guys finish last. In *Sociobiology and Human Nature* (ed. M. S. Gregory et al.). s. 183–194. San Francisco: Jossey-Bass.
- Hardy, A. C. (1954). Escape from specialization. In *Evolution as a Process* (ed. J. S. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford), s. 122–140. London: Allen & Unwin.
- Harley, C. B. (1981). Learning the evolutionarily stable strategy. *Journal of Theoretical Biology*, 89, 611–633.
- Harpending, H. C. (1979). The population genetics of interaction. *American Naturalist* 113, 622–630.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Yayınları.
- Hartung, J. (in Yayınları). Transfer RNA, genome parliaments, and sex with the red queen. In *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory* (ed. R. D. Alexander & D. W. Tinkle). New York: Chiron.
- Harvey, P. H. & Mace, G. M. (1982) Comparisons-between taxa and adaptive trends: problems of methodology. In *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College).
- Heinrich, B. (1979). *Bumblebee Economics*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.

- Hickey, W. A. & Craig, G. B. (1966). Genetic distortion of sex ratio in a mosquito, *Aedes aegypti*. *Genetics* 53, 1177–1196.
- Hinde, R. A. (1975). The concept of function. In *Function and Evolution of Behaviour* (ed. G. Baerends, C. Beer & A. Manning), s. 3–15. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Hinde, R. A. (1981). Animal signals: ethological and game theory approaches are not incompatible. *Animal Behaviour* 29, 535–542.
- Hinde, R. A. & Steele, E. (1978). The influence of daylength and male vocalizations on the estrogen-dependent behavior of female canaries and budgerigars, with discussion of data from other species. In *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 8 (ed. J. S. Rosenblatt et al.), s. 39–73. New York: Academic Yayınları.
- Hines, W. G. S. & Maynard Smith, J. (1979). Games between relatives. *Journal of Theoretical Biology* 79, 19–30.
- Hofstadter, D. R. (1979). *Gödel, Escher, Bach: An Eternal Golden Braid*. Brighton: Harvester Press [*Gödel, Escher, Bach*, çev. Ergün Akça, Pinhan Yayıncılık, 2011]
- Hölldobler, B. & Michener, C. D. (1980). Methods of identification and discrimination in social Hymenoptera. In *Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests* (ed. H. Markl), s. 35–57. Weinheim: Verlag Chemie.
- Holmes, J. C. & Bethel, W. M. (1972). Modification of intermediate host behaviour by parasites. In *Behavioural Aspects of Parasite Transmission* (ed. E. U. Canning & C. A. Wright), s. 123–149. London: Academic Yayınları.
- Howard, J. C. (1981). A tropical volute shell and the Icarus syndrome. *Nature* 290, 441–442.
- Hoyle, F. (1964). *Man in the Universe*. New York: Columbia Üniversitesi Yayınları.
- Hull, D. L. (1976). Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25, 174–191.
- Hull, D. L. (1980a). The units of evolution: a metaphysical essay. In *Studies in the Concept of Evolution* (ed. U. J. Jensen & R. Harré). Brighton: Harvester Yayınları.
- Hull, D. L. (1980b). Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 311–332.
- Huxley, J. S. (1912). *The Individual in the Animal Kingdom*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of Relative Growth*. London: McVeagh.

- Jacob, F. (1977). Evolution and tinkering. *Science* 196, 1161–1166.
- Janzen, D. H. (1977). What are dandelions and aphids? *American Naturalist* 111, 586–589.
- Jensen, D. (1961). Operationism and the question 'Is this behavior learned or innate?' *Behaviour* 17, 1–8.
- Jeon, K. W. & Danielli, J. F. (1971). Micrurgical studies with large free-living amebas. *International Reviews of Cytology* 30, 49–89.
- Judson, H. F. (1979). *The Eighth Day of Creation*. London: Cape.
- Kalmus, H. (1955). The discrimination by the nose of the dog of individual human odours. *British Journal of Animal Behaviour* 3, 25–31.
- Keeton, W. T. (1980). *Biological Science*, 3rd edn. New York: W. W. Norton.
- Kempthorne, O. (1978). Logical, epistemological and statistical aspects of nature-nurture data interpretation. *Biometrics* 34, 1–23.
- Kerr, A. (1978). The Ti plasmid of *Agrobacterium*. *Proceedings of the 4th International Conference, Plant Pathology and Bacteriology*, Angers, 101–108.
- Kettlewell, H. B. D. (1955). Recognition of appropriate backgrounds by the pale and dark phases of *Lepidoptera*. *Nature* 175, 943–944.
- Kettlewell, H. B. D. (1973). *The Evolution of Melanism*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Kirk, D. L. (1980). *Biology Today*. New York: Random House.
- Kirkwood, T. B. L. & Holliday, R. (1979). The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205, 531–546.
- Knowlton, N. & Parker, G. A. (1979). An evolutionarily stable strategy approach to indiscriminate spite. *Nature* 279, 419–421.
- Koestler, A. (1967). *The Ghost in the Machine*. London: Hutchinson.
- Krebs, J. R. (1977). Simplifying sociobiology. *Nature* 267, 869.
- Krebs, J. R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), s. 23–63. Oxford: Blackwell Scientific.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1978). *Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Kuhn, T. S. (1970). *The Structure of Scientific Revolutions*, 2. Baskın Chicago: Chicago Üniversitesi Yayınları. [Bilimsel Devrimlerin Yapısı, çev. Nilüfer Kuyaş, Kırmızı Yayınları 2011]
- Kurland, J. A. (1979). Can sociality have a favorite sex chromosome? *American Naturalist* 114, 810–817.

- Kurland, J. A. (1980). Kin selection theory: a review and selective bibliography. *Ethology & Sociobiology* 1, 255-274.
- Lack, D. (1966). *Population Studies of Birds*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Lack, D. (1968). *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen.
- Lacy, R. C. (1980). The evolution of eusociality in termites: a haplo-diploid analogy? *American Naturalist* 116, 449-451.
- Lande, R. (1976). Natural selection and random genetic drift. *Evolution* 30, 314-334.
- Lawlor, L. R. & Maynard Smith, J. (1976). The coevolution and stability of competing species. *American Naturalist* 110, 79-99.
- Lehrman, D. S. (1970). Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In *Development and Evolution of Behavior* (ed. L. R. Aronson et al.), s. 17-52. San Francisco: W. H. Freeman.
- Leigh, E. (1971). *Adaptation and Diversity*. San Francisco: Freeman Cooper.
- Leigh, E. (1977). How does selection reconcile individual advantage with the good of the group? *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 74, 4542-4546.
- Levinton, J. S. & Simon, C. M. (1980). A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record. *Systematic Zoology* 29, 130-142.
- Levy, D. (1978). Computers are now chess masters. *New Scientist* 79, 256-258.
- Lewontin, R. C. (1967). *Spoken remark in Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution* (ed. P. S. Moorhead & M. Kaplan). *Wistar Institute Symposium Monograph* 5, 79.
- Lewontin, R. C. (1970a). The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 1-18.
- Lewontin, R. C. (1970b). On the irrelevance of genes. In *Towards a Theoretical Biology*, 3: Drafts (ed. C. H. Waddington), s. 63-72. Edinburgh: Edinburgh Üniversitesi Yayınları.
- Lewontin, R. C. (1974). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York and London: Columbia Üniversitesi Yayınları.
- Lewontin, R. C. (1977). Caricature of Darwinism. *Nature* 266, 283-284.
- Lewontin, R. C. (1978). Adaptation. *Scientific American* 239 (3), 156-169.

- Lewontin, R. C. (1979a). Fitness, survival and optimality. In *Analysis of Ecological Systems* (ed. D. J. Horn, G. R. Stairs & R. D. Mitchell), s. 3-21. Columbus: Ohio State Üniversitesi Yayınları.
- Lewontin, R. C. (1979b). Sociobiology as an adaptationist program. *Behavioral Science* 24, 5-14.
- Lindauer, M. (1961). *Communication among Social Bees*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Lindauer, M. (1971). The functional significance of the honeybee waggle dance. *American Naturalist* 105, 89-96.
- Linsenmair, K. E. (1972). Die Bedeutung familienspezifischer "Abzeichen" für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wustenassel *Hemilepistus reamuri* Audouin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 31, 131-162.
- Lloyd, J. E. (1975). Aggressive mimicry in *Photuris*: signal repertoires by femmes fatales. *Science* 187, 452-453.
- Lloyd, J. E. (1979). Mating behavior and natural selection. *Florida Entomologist* 62 (1), 17-23.
- Lloyd, J. E. (1981). Firefly mate-rivals mimic predators and vice versa. *Nature* 290, 498-500.
- Lloyd, M. & Dybas, H. S. (1966). The periodical cicada problem. II. Evolution. *Evolution* 20, 466-505.
- Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes. *Die Naturwissenschaften* 25, 289-300.
- Lorenz, K. (1966). *Evolution and Modification of Behavior*. London: Methuen.
- Love, M. (1980). The alien strategy. *Natural History* 89 (5), 30-32.
- Lovelock, J. E. (1979). *Gaia*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Lumsden, C. J. & Wilson, E. O. (1980). Translation of epigenetic rules of individual behavior into ethnographic patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 77, 4382-4386.
- Lyttle, T. W. (1977). Experimental population genetics of meiotic drive systems. I. Pseudo-Y chromosomal drive as a means of eliminating cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 86, 413-445.
- McCleery, R. H. (1978). Optimal behaviour sequences and decision making. In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), s. 377-410. Oxford: Blackwell Scientific.
- McFarland, D. J. & Houston, A. I. (1981). *Quantitative Ethology*. London: Pitman.

- McLaren, A., Chandler, P., Buehr, M., Fierz, W. & Simpson, E. (1981). Immune reactivity of progeny of tetraparental male mice. *Nature* 290, 513–514.
- Manning, A. (1971). Evolution of behavior. In *Psychobiology* (ed. J. L. McGaugh), s. 1–52. New York: Academic Yayınları.
- Margulis, L. (1970). *Origin of Eukaryotic Cells*. New Haven: Yale Üniversitesi Yayınları.
- Margulis, L. (1976). Genetic and evolutionary consequences of symbiosis. *Experimental Parasitology* 39, 277–349.
- Margulis, L. (1981). *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Maynard Smith, J. (1969). The status of neo-Darwinism. In *Towards a Theoretical Biology, 2: Sketches* (ed. C. H. Waddington), s. 82–89. Edinburgh: Edinburgh Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1972). *On Evolution*. Edinburgh: Edinburgh Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47, 209–221.
- Maynard Smith, J. (1976a). Group Selection. *Quarterly Review of Biology* 51, 277–283.
- Maynard Smith, J. (1976b). What determines the rate of evolution? *American Naturalist* 110, 331–338.
- Maynard Smith, J. (1977). Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25, 1–9.
- Maynard Smith, J. (1978a). *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1978b). Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 31–56.
- Maynard Smith, J. (1979). Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205, 475–488.
- Maynard Smith, J. (1980). Regenerating Lamarck. *Times Literary Supplement* No. 4047, 1195.
- Maynard Smith, J. (1981). Macroevolution. *Nature* 289, 13–14.
- Maynard Smith, J. (1982) The evolution of social behaviour—a classification of models. In *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group), s. 29–44. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159–175.
- Maynard Smith, J. & Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18.

- Maynard Smith, J. & Ridpath, M. G. (1972). Wife sharing in the Tasmanian native hen, *Tribonyx mortierii*: a case of kin selection? *American Naturalist* 106, 447-452.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Medawar, P. B. (1952). *An Unsolved Problem in Biology*. London: H. K. Lewis.
- Medawar, P. B. (1957). *The Uniqueness of the Individual*. London: Methuen.
- Medawar, P. B. (1960). *The Future of Man*. London: Methuen.
- Medawar, P. B. (1967). *The Art of the Soluble*. London: Methuen.
- Medawar, P. B. (1981). *Back to evolution*. New York Review of Books 28 (2), 34-36.
- Mellanby, K. (1979). Living with the Earth Mother. *New Scientist* 84, 41.
- Midgley, M. (1979). Gene-juggling. *Philosophy* 54, 439-458.
- Murray, J. & Clarke, B. (1966). The inheritance of polymorphic shell characters in *Partula* (Gastropoda). *Genetics* 54, 1261-1277.
- 'Nabi, I.' (1981). Ethics of genes. *Nature* 290, 183.
- Old, R. W. & Primrose, S. B. (1980). *Principles of Gene Manipulation*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Orgel, L. E. (1979). Selection in vitro. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205, 435-442.
- Orgel, L. E. & Crick, F. H. C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-607.
- Orlove, M. J. (1975). A model of kin selection not invoking coefficients of relationship. *Journal of Theoretical Biology* 49, 289-310.
- Orlove, M. J. (1979). Putting the diluting effect into inclusive fitness. *Journal of Theoretical Biology* 78, 449-450.
- Oster, G. F. & Wilson, E. O. (1978). *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Packard, V. (1957). *The Hidden Persuaders*. London: Penguin.
- Parker, G. A. (1978a). Searching for mates. In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), s. 214-244. Oxford: Blackwell Scientific.
- Parker, G. A. (1978b). Selection on non-random fusion of gametes during the evolution of anisogamy. *Journal of Theoretical Biology* 73, 1-28.
- Parker, G. A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. In *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (ed. M. S. Blum & N. A. Blum), s. 123-166. New York: Academic Yayınları.

- Parker, G. A. & Macnair, M. R. (1978). Models of parent-offspring conflict. I. Monogamy. *Animal Behaviour* 26, 97-110.
- Partridge, L. & Nunney, L. (1977). Three-generation family conflict. *Animal Behaviour* 25, 785-786.
- Peleg, B. & Norris, D. M. (1972). Symbiotic interrelationships between microbes and Ambrosia beetles. VII. *Journal of Invertebrate Pathology* 20, 59-65.
- Pittendrigh, C. S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In *Behavior and Evolution* (ed. A. Roe & G. G. Simpson), s. 390-416. New Haven: Yale Üniversitesi Yayınları.
- Pribram, K. H. (1974). How is it that sensing so much we can do so little? In *The Neurosciences, Third Study Program* (ed. F. O. Schmitt & F. G. Worden), s. 249-261. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- Pringle, J. W. S. (1951). On the parallel between learning and evolution. *Behaviour* 3, 90-110.
- Pugh, G. E. (1980). Behavioral science and the teaching of human values. *UNESCO Review of Education* 26 (2), 103-120.
- Pulliam, H. R. & Dunford, C. (1980). *Programmed to Learn*. New York: Columbia Üniversitesi Yayınları.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52, 137-154.
- Raup, D. M., Gould, S. J., Schopf, T. J. M. & Simberloff, D. S. (1973). Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *Journal of Geology* 81, 525-542.
- Reinhard, E. G. (1956). Parasitic castration of crustacea. *Experimental Parasitology* 5, 79-107.
- Richmond, M. H. (1979). 'Cells' and 'organisms' as a habitat for DNA. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 204, 235-250.
- Richmond, M. H. & Smith, D. C. (1979). *The Cell as a Habitat*. London: Royal Society.
- Ridley, M. (1980a). Konrad Lorenz and Humpty Dumpty: some ethology for Donald Symons. *Behavioral and Brain Sciences* 3, 196.
- Ridley, M. (1982). Coadaptation and the inadequacy of natural selection. *British Journal for the History of Science* 15, 45-68.
- Ridley, M. & Dawkins, R. (1981). The natural selection of altruism. In *Altruism and Helping Behavior* (ed. J. P. Rushton & R. M. Sorrentino), s. 19-39. Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Ridley, M. & Grafen, A. (1981). Are green beard genes outlaws? *Animal Behaviour* 29, 954-955.

- Ridley, M. & Grafen, A. (in Yayınları). Are green beard genes out-laws? *Animal Behaviour*.
- Rose, S. (1978). Pre-Copernican sociobiology? *New Scientist* 80, 45–46.
- Rothenbuhler, W. C. (1964). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4, 111–123.
- Rothstein, S. I. (1980). The preening invitation or head-down display of parasitic cowbirds. II. Experimental analysis and evidence for behavioural mimicry. *Behaviour* 75, 148–184.
- Rothstein, S. I. (1981). Reciprocal altruism and kin selection are not clearly separable phenomena. *Journal of Theoretical Biology* 87, 255–261.
- Sahlins, M. (1977). *The Use and Abuse of Biology*. London: Tavistock.
- Sargent, T. D. (1968). Cryptic moths: effects on background selection of painting the circumocular scales. *Science* 159, 100–101.
- Sargent, T. D. (1969a). Background selections of the pale and melanic forms of the cryptic moth *Phigalia titea* (Cramer). *Nature* 222, 585–586.
- Sargent, T. D. (1969b). Behavioural adaptations of cryptic moths. III. Resting attitudes of two bark-like species, *Melanolophia canadaria* and *Catocala ultronia*. *Animal Behaviour*, 17, 670–672.
- Schaller, G. B. (1972). *The Serengeti Lion*. Chicago: Chicago Üniversitesi Yayınları.
- Schell, J. + 13 others (1979). Interactions and DNA transfer between *Agrobacterium tumefaciens*, the Ti-plasmid and the plant host. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 204, 251–266.
- Schleidt, W. M. (1973). Tonic communication: continual effects of discrete signs in animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology* 42, 359–386.
- Schmidt, R. S. (1955). Termite (*Apicotermes*) nests—important ethological material. *Behaviour* 8, 344–356.
- Schuster, P. & Sigmund, K. (1981). Coyness, philandering and stable strategies. *Animal Behaviour* 29, 186–192.
- Schwagmeyer, P. L. (1980). The Bruce effect: an evaluation of male/female advantages. *American Naturalist* 114, 932–938.
- Seger, J. A. (1980). Models for the evolution of phenotypic responses to genotypic correlations that arise in finite populations. PhD tezi, Harvard Üniversitesi, Cambridge, Mass.
- Shaw, G. B. (1921). *Back to Methuselah*. Reprinted 1977. Harmondsworth, Middx: Penguin.

- Sherman, P. W. (1978). Why are people? *Human Biology* 50, 87–95.
- Sherman, P. W. (1979). Insect chromosome numbers and eusociality. *American Naturalist* 113, 925–935.
- Simon, C. (1979). Debut of the seventeen year cicada. *Natural History* 88 (5), 38–45.
- Simon, H. A. (1962). The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, 467–482.
- Simpson, G. G. (1953). *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia Üniversitesi Yayınları.
- Sivinski, J. (1980). Sexual selection and insect sperm. *Florida Entomologist* 63, 99–111.
- Slatkin, M. (1972). On treating the chromosome as the unit of selection. *Genetics* 72, 157–168.
- Slatkin, M. & Maynard Smith, J. (1979). Models of coevolution. *Quarterly Review of Biology* 54, 233–263.
- Smith, D. C. (1979). From extracellular to intracellular: the establishment of a symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 204, 115–130.
- Southwood, T. R. E. (1976). Bionomic strategies and population parameters. In *Theoretical Ecology* (ed. R. M. May), s. 26–48. Oxford: Blackwell Scientific.
- Spencer, H. (1864). *The Principles of Biology*, Vol. 1. London and Edinburgh: Williams and Norgate.
- Staddon, J. E. R. (1981). On a possible relation between cultural transmission and genetical evolution. In *Perspectives in Ethology*, Vol. 4 (ed. P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer), s. 135–145. New York: Plenum Yayınları.
- Stamps, J. & Metcalf, R. A. (1980). Parent-offspring conflict. In *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* (ed. G. W. Barlow & J. Silverberg), s. 589–618. Boulder: Westview Yayınları.
- Stanley, S. M. (1975). A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 72, 646–650.
- Stanley, S. M. (1979). *Macroevolution, Pattern and Process*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Stebbins, G. L. (1977). In defense of evolution: tautology or theory? *American Naturalist* 111, 386–390.
- Steele, E. J. (1979). *Somatic Selection and Adaptive Evolution*. Toronto: Williams and Wallace.
- Stent, G. (1977). You can take the ethics out of altruism but you can't

- take the altruism out of ethics. *Hastings Center Report* 7 (6), 33-36.
- Symons, D. (1979). *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Syren, R. M. & Luyckx, P. (1977). Permanent segmental interchange complex in the termite *Incisitermes schwarzi*. *Nature* 266, 167-168.
- Taylor, A. J. P. (1963). *The First World War*. London: Hamish Hamilton.
- Temin, H. M. (1974). On the origin of RNA tumor viruses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 155-177.
- Templeton, A. R., Sing, C. F. & Brokaw, B. (1976). The unit of selection in *Drosophila mercatorum*. I. The interaction of selection and meiosis in parthenogenetic strains. *Genetics* 82, 349-376.
- Thoday, J. M. (1953). Components of fitness. *Society for Experimental Biology Symposium* 7, 96-113.
- Thomas, L. (1974). *The Lives of a Cell*. London: Futura.
- Thompson, D'A. W. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Tinbergen, N. (1954). The origin and evolution of courtship and threat display. In *Evolution as a Process* (ed. J. S. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford), s. 233-250. London: Allen & Unwin.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20, 410-433.
- Tinbergen, N. (1964). The evolution of signaling devices. In *Social Behavior and Organization among Vertebrates* (ed. W. Etkin), s. 206-230. Chicago: Chicago Üniversitesi Yayınları.
- Tinbergen, N. (1965). Behaviour and natural selection. In *Ideas in Modern Biology* (ed. J. A. Moore), s. 519-542. New York: Natural History Yayınları.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., Feekes, F., Houghton, J. C. W., Kruk, H. & Szulc, E. (1962). Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus*, L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour* 19, 74-117.
- Trevor-Roper, H. R. (1972). *The Last Days of Hitler*. London: Pan.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. B. Campbell), s. 136-179. Chicago: Aldine.

- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14, 249–264.
- Trivers, R. L. & Hare, H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191, 249–263.
- Turing, A. (1950). Computing machinery and intelligence. *Mind* 59, 433–460.
- Turnbull, C. (1961). *The Forest People*. London: Cape.
- Turner, J. R. G. (1977). Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. In *Evolutionary Biology*, Vol. 10 (ed. M. K. Hecht et al.), s. 163–206. New York: Plenum Yayınları.
- Vermeij, G. J. (1973). Adaptation, versatility and evolution. *Systematic Zoology* 22, 466–477.
- Vidal, G. (1955). *Messiah*. London: Heinemann.
- Waddington, C. H. (1957). *The Strategy of the Genes*. London: Allen & Unwin.
- Wade, M. J. (1978). A critical review of the models of group selection. *Quarterly Review of Biology* 53, 101–114.
- Waldman, B. & Adler, K. (1979). Toad tadpoles associate preferentially with siblings. *Nature* 282, 611–613.
- Wallace, A. R. (1866). Letter to Charles Darwin dated 2 July. In *J. Marchant (1916) Alfred Russel Wallace Letters and Reminiscences*, Vol. 1, s. 170–174. London: Cassell.
- Watson, J. D. (1976). *Molecular Biology of the Gene*. Menlo Park: Benjamin.
- Weinrich, J. D. (1976). Human reproductive strategy: the importance of income unpredictability, and the evolution of non-reproduction. PhD tezi, Harvard Üniversitesi, Cambridge, Mass.
- Weizenbaum, J. (1976). *Computer Power and Human Reason*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Wenner, A. M. (1971). The Bee Language Controversy: An Experience in Science. *Boulder: Educational Programs Improvement Corporation*.
- Werren, J. H., Skinner, S. K. & Charnov, E. L. (1981). Paternal inheritance of a daughterless sex ratio factor. *Nature* 293, 467–468.
- West-Eberhard, M. J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology* 50, 1–33.
- West-Eberhard, M. J. (1979). Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123, 222–234.

- White, M. J. D. (1978). *Modes of Speciation*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Whitham, T. G. & Slobodchikoff, C. N. Evolution of individuals, plant-herbivore interactions, and mosaics of genetic variability: the adaptive significance of somatic mutations in plants. *Oecologia* 49(3):287-292.
- Whitney, G. (1976). Genetic substrates for the initial evolution of human sociality. I. Sex chromosome mechanisms. *American Naturalist* 110, 867-875.
- Wickler, W. (1968). *Mimicry*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Wickler, W. (1976). Evolution-oriented ethology, kin selection, and altruistic parasites. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 42, 206-214.
- Wickler, W. (1977). Sex-linked altruism. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 43, 106-107.
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11, 398-411.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Williams, G. C. (1975). *Sex and Evolution*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Williams, G. C. (1979). The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205, 567-580.
- Williams, G. C. (1980). Kin selection and the paradox of sexuality. In *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* (ed. G. W. Barlow & J. Silverberg), s. 371-384. Boulder: Westview Yayınları.
- Wilson, D. S. (1980). *The Natural Selection of Populations and Communities*. Menlo Park: Benjamin/Cummings.
- Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the New Synthesis*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Wilson, E. O. (1978). *On Human Nature*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Winograd, T. (1972). *Understanding Natural Language*. Edinburgh: Edinburgh Üniversitesi Yayınları.
- Witt, P. N., Reed, C. F. & Peakall, D. B. (1968). *A Spider's Web*. New York: Springer Verlag.
- Wolpert, L. (1970). Positional information and pattern formation. In *Towards a Theoretical Biology*, 3: Drafts (ed. C. H. Waddington), s. 198-230. Edinburgh: Edinburgh Üniversitesi Yayınları.

- Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the 6th International Congress of Genetics* 1, 356–368.
- Wright, S. (1951). Fisher and Ford on the Sewall Wright effect. *American Science Monthly* 39, 452–458.
- Wright, S. (1980). Genic and organismic selection. *Evolution* 34, 825–843.
- Wu, H. M. H., Holmes, W. G., Medina, S. R. & Sackett, G. P. (1980). Kin preference in infant *Macaca nemestrina*. *Nature* 285, 225–227.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Young, J. Z. (1957). *The Life of Mammals*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Young, R. M. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? *The Monist* 55, 442–503.
- Zahavi, A. (1979). Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *American Naturalist* 113, 157–159.
- İleri Okumalar
- Allaby, M. (1982). *Animal Artisans*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Barkow, J. H., Cosmides, L. & Tooby, J. (1992). *The Adapted Mind*. New York: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Basalla, G. (1988). *The Evolution of Technology*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Blackmore, S. (1999). *The Meme Machine*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları. [*Mem Makinesi*, çev. Nil Şimşek Alfa Bilim Dizisi, 2011]
- Bonner, J. T. (1988). *The Evolution of Complexity*. Princeton: N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Brandon, R. N. (1990). *Adaptation and Environment*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Brandon, R. N. & Burian, R. M. (1984). *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the Units of Selection*. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- Buss, L. W. (1987). *The Evolution of Individuality*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Clayton, D. & Harvey, P. (1993). Hanging nests on a phylogenetic tree. *Current Biology* 3, 882–883.
- Cronin, H. (1991). *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Cziko, G. (1995). *Without Miracles*. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.

- Davies, N. B. (1992). *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Davis, B. D. (1986). *Storm over Biology*. Buffalo: Prometheus Books.
- Dawkins, R. (1982). Universal Darwinism. In *Evolution from Molecules to Men* (ed. D. S. Bendall), s. 403–425. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Dawkins, R. (1985). Review of Not in our Genes (S. Rose, L. J. Kamin & R. C. Lewontin). *New Scientist* 105, 59–60.
- Dawkins, R. (1987). Universal parasitism and the extended phenotype. In *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities* (ed. S. Kawano, J. H. Connell & T. Hidaka), s. 183–197. Tokyo: Tokyo Üniversitesi Yayınları.
- Dawkins, R. (1989a). The evolution of evolvability. In *Artificial Life* (ed. C. Langton). Santa Fe, N.M.: Addison Wesley.
- Dawkins, R. (1989b). The Selfish Gene, 2nd edn. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları. [*Gen Bencildir*, çev. Asuman Müftüoğlu, TUBITAK Yayınları, 2007]
- Dawkins, R. (1990). Parasites, desiderata lists, and the paradox of the organism. In *The Evolutionary Biology of Parasitism* (ed. A. E. Keymer & A. F. Read). Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Dawkins, R. (1991). Darwin triumphant: Darwinism as a universal truth. In *Man and Beast Revisited* (ed. M. H. Robinson & L. Tiger), s. 23–39. Washington: Smithsonian Institution.
- Dawkins, R. (1996). Climbing Mount Improbable. New York: Norton. [*Olasılıksız Dağına Tırmanmak*, çev. Fahri Yılmaz, B. Duygu Özpolat, Mutlu Demirkan, Kuzey Yayınları, 2011]
- Dawkins, R. (1998). Unweaving the Rainbow. London: Penguin. [*Gökkuşağını Çözmek*, Çev. Gül Greenslade, Kuzey Yayınları, 2012]
- Dennett, D. (1995). Darwin's Dangerous Idea. New York: Simon & Schuster. [*Darwin'in Tehlikeli Fikri*, çev. Aybey Eper ve Bahar Kılıç, Alfa Bilim Dizisi, 2014]
- Depew, D. J. & Weber, B. H. (1996). *Darwinism Evolving*. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- de Winter, W. (1997). The beanbag genetics controversy: towards a synthesis of opposing views of natural selection. *Biology and Philosophy* 12, 149–184.
- Durham, W. H. (1991). *Coevolution: Genes, Culture and Human Diversity*. Stanford, Calif.: Stanford Üniversitesi Yayınları.
- Eldredge, N. (1995). Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory. New York: John Wiley.

- Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Ewald, P. (1993). *Evolution of Infectious Diseases*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Fletcher, D. J. C. & Michener, C. D. (1987). *Kin Recognition in Humans*. New York: Wiley.
- Fox Keller, E. and Lloyd, E. A. (1992). *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary Biology*, 3rd edn. Sunderland, Mass.: Sinauer. [Evrin, çev. Aykut Kence, Ali Nihat Bozcuk, Palme Yayınevi, 2008]
- Goodwin, B. and Dawkins, R. (1995). What is an organism? A discussion. *Perspectives in Ethology* 2, 47–60.
- Gould, S. J. & Eldredge, N. (1993). Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366, 222–227.
- Grafen, A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Grafen, A. (1985). A geometric view of relatedness. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 2, 28–89.
- Grafen, A. (1990a). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144, 517–546.
- Grafen, A. (1990b). Do animals really recognize kin? *Animal Behaviour* 39, 42–54.
- Grafen, A. (1991). Modelling in behavioural ecology. In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Guilford, T. & Dawkins, M. S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42, 1–14.
- Haig, D. (1993). Genetic conflicts in human pregnancy. *Quarterly Review of Biology* 68, 495–532.
- Hamilton, W. D. (1996). *Narrow Roads of Gene Land: The Collected Papers of W. D. Hamilton, i: Evolution of Social Behaviour*. Oxford: W. H. Freeman/Spektrum.
- Hansell, M. H. (1984). *Animal Architecture and Building Behaviour*. London: Longman.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D. (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Hecht, M. K. & Hoffman, A. (1986). Why not neo-Darwinism? A critique of paleobiological challenges. In *Oxford Surveys in Evolu-*

- tionary Biology* 3, 1–47. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Hepper, P. G. (1986). Kin recognition: functions and mechanisms. A review. *Biological Reviews* 61, 63–93.
- Hoffman, A. (1989). *Arguments on Evolution*. New York: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hull, D. L. (1988a). Interactors versus vehicles. In *The Role of Behaviour in Evolution* (ed. H. C. Plotkin), s. 19–50. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- Hull, D. L. (1988b). *Science as a Process*. Chicago: Chicago
- Keymer, A. & Read, A. (1989). Behavioural ecology: the impact of parasitism. In *Parasitism: Coexistence or Conflict?* (ed. C. A. Toft & A. Aeschlimann). Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Kimura, M. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Kitcher, P. (1985). *Vaulting Ambition*. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- Koch, W. A. (1986). *Genes vs. memes*. Hagen: Druck Thiebes.
- Krebs, J. R. & Dawkins, R. (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Lloyd, E. A. (1988). *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. New York: Greenwood Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1986a). *The Problems of Biology*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Maynard Smith, J. (1986b). Structuralism versus selection: is Darwinism enough? In *Science and Beyond* (ed. S. Rose & L. Appignanesi). Oxford: Basil Blackwell.
- Maynard Smith, J. (1988). *Did Darwin Get it Right?* London: Penguin.
- Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. & Wolpert, L. (1985). Developmental constraints and evolution. *Quarterly Review of Biology* 60, 265–287.
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: W. H. Freeman/Spektrum.

- Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program. *American Naturalist* 121, 324–334.
- Minchella, D. J. (1985). Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology* 90, 205–216.
- Nesse, R. & Williams, G. C. (1995). *Evolution and Healing: The New Science of Darwinian Medicine*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Nunney, L. (1985). Group selection, altruism, and structured-deme models. *American Naturalist* 126, 212–229.
- Otte, D. & Endler, J. A. (ed.) (1989). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Oyama, S. (1985). *The Ontogeny of Information*. Cambridge: Cambridge Üniversitesi Yayınları.
- Parker, G. A. & Maynard Smith, J. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, 27–33.
- Pinker, S. (1997). *How the Mind Works*. London: Allen Lane, Penguin Yayınları. [Zihin Nasıl Çalışır, çev. Sabri Gürses, Alfa Yayınları, 2017]
- Queller, D. C. (1992). Quantitative genetics, inclusive fitness, and group selection. *American Naturalist* 139, 540–558.
- Ridley, M. (1986). *The Problems of Evolution*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Ridley, M. (1996). *Evolution*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Ruse, M. (1996). *Taking Darwin Seriously*. Oxford: Basil Blackwell.
- Seegerstråle, U. (1999). Defenders of the Truth. The Battle for 'Good Science' in the *Sociobiology Debate and Beyond*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M. & Alexander, R. D. (1991). *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*. Cambridge, Mass.: MIT Yayınları.
- Sober, E. & Wilson, D. S. (1998). *Unto Others*. Cambridge, Mass.: Harvard Üniversitesi Yayınları.
- Sterelny, K. & Kitcher, P. (1988). The return of the gene. *Journal of Philosophy* 85, 339–361.
- Sterelny, K., Smith, K. C. & Dickison, M. (1996). The extended replicator. *Biology and Philosophy* 11, 377–403.
- Stone, G. N. & Cook, J. M. (1998). The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265, 979–988.

- Trivers, R. L. (1985). *Social Evolution*. Menlo Park, N.J.: Benjamin/Cummings.
- Vermeij, G. J. (1987). *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton, N.J.: Princeton Üniversitesi Yayınları.
- Vollrath, F. (1988). Untangling the spider's web. *Trends in Ecology and Evolution* 3, 331-335.
- Weiner, J. (1994). *The Beak of the Finch*. London: Cape.
- Werren, J. H., Nur, U. & Wu, C.-I. (1988). Selfish genetic elements. *Trends in Ecology & Evolution* 3, 297-302.
- Williams, G. C. (1985). A defence of reductionism in evolutionary biology. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (ed. R. Dawkins & M. Ridley), s. 1-27. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Williams, G. C. (1992). *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.
- Williams, G. C. (1997). *Plan and Purpose in Nature*. London: Weidenfeld & Nicolson.
- Wills, C. (1990). *The Wisdom of the Genes*. New York: Basic Books.
- Zahavi, A. & Zahavi, A. (1997). *The Handicap Principle*. Oxford: Oxford Üniversitesi Yayınları.

Dizin

- Adler, K. 227, 431
 Albon, S. D. 414
 Alcock, J. 93, 411
 Alexander, R. D. 64, 92, 93, 94, 95,
 100, 120, 121, 129, 156, 169,
 201, 202, 208, 209, 215, 218,
 223, 269, 411, 420, 437
 Allee, W. C. 411
 Axelrod, R. 234, 411
 Bacon, P. J. 324, 411
 Baerends, G. P. 83, 411, 421
 Baldwin, J. M. 75, 254, 258, 396
 Barash, D. P. 19, 134, 276, 411
 Barlow, H. B. 57, 262, 411, 416,
 429, 432
 Bartz, S. H. 299, 411
 Bateson, P. P. G. 144, 145, 152,
 153, 154, 221, 227, 412, 415,
 429
 Baudoin, M. 315, 316, 319, 412
 Beatty, R. A. 205, 215, 412
 Bennet-Clark, H. C. 102, 412
 Benzer, S. 14, 31, 43, 45, 53, 119,
 124, 129, 135, 141, 152, 167,
 227, 307, 336, 337, 344, 412
 Bertram, B. C. R. 104, 412, 413
 Bethell, T. 268, 412
 Bethel, W. M. 314, 315, 319, 320,
 321, 412, 421
 Bishop, D. T. 82, 412
 Blick, J. 94, 412
 Boden, M. 35, 36, 412
 Bodmer, W. F. 394, 412
 Bonner, J. T. 21, 170, 264, 265,
 373, 376, 412, 433
 Boorman, S. A. 176, 413
 Borgia, G. 129, 156, 201, 202, 208,
 209, 215, 218, 223, 411
 Boulton, A. 96
 Brenner, S. 68, 339, 413
 Brent, L. 248, 251, 413
 Brockmann, H. J. 11, 79, 81, 83,
 125, 126, 127, 180, 184, 187,
 188, 189, 191, 195, 196, 199,
 413, 416
 Broda, P. 240, 413
 Brokaw, B. 430
 Broom, D. M. 320, 415
 Bruinsma, O. 301, 413
 Buehr, M. 425
 Bulmer, M. G. 123
 Burnet, F. M. 249, 250, 253, 255,
 256, 413
 Bygott, J. D. 276, 413
 Cain, A. J. 55, 56, 62, 64, 70, 413
 Cairns, J. 246, 413
 Calloway, C. B. 418
 Cannings, C. 82, 412
 Cannon, H. G. 178, 253, 263, 413
 Carlisle, T. R. 81, 416
 Caryl, P. G. 95, 414
 Cassidy, J. 278, 414
 Cavalier-Smith, T. 237, 238, 245,
 414
 Cavalli-Sforza, L. 171, 394, 412,
 414
 Chandler, P. 413, 425
 Charnov, E. L. 10, 120, 121, 122,
 180, 212, 280, 414, 427, 431
 Cheng, T. C. 309, 317, 414
 Clarke, B. C. 336, 355, 414, 426
 Clegg, M. T. 140, 414

- Cloak, F. T. 167, 168, 414
 Clutton-Brock, T. H. 60, 196, 272, 414
 Cosmides, L. M. 211, 266, 330, 414, 433
 Cracraft, J. 166, 416
 Crick, F. H. C. 135, 136, 236, 241, 243, 245, 252, 260, 261, 415, 426
 Croll, N. A. 319, 415
 Crowden, A. E. 320, 415
 Crow, J. F. 205, 206, 213, 415
 Crozier, R. H. 285, 415
 Curio, E. 40, 62, 129, 415
 Currey, J. D. 68

 Daly, M. 75, 94, 415
 Danielli, J. F. 240, 422
 Darwin, C. R. 1, 19, 20, 39, 56, 70, 72, 73, 130, 156, 157, 160, 178, 247, 251, 253, 258, 259, 267, 268, 269, 270, 350, 396, 399, 406, 409, 410, 412, 415, 417, 418, 431, 433, 434, 436, 437
 Davies, N. B. 94, 180, 196, 415, 416, 422, 424, 426, 434, 435, 436
 Dawkins, R. 438
 Dilger, W. C. 306, 416
 Doolittle, W. F. 11, 235, 236, 245, 416
 Dover, G. 245, 416
 Dunford, C. 171, 427
 Dybas, H. S. 104, 105, 424

 Eaton, R. L. 103, 416
 Eberhard, W. G. 93, 98, 266, 276, 330, 416, 431
 Eldredge, N. 156, 157, 158, 159, 160, 161, 163, 166, 167, 175, 416, 417, 418, 434, 435
 Emerson, A. E. 273, 274, 287, 411, 417
 Evans, C. 25, 35, 36, 417

 Ewald, P. W. 325, 417, 435
 Falconer, D. S. 42, 271, 272, 417
 Feldman, M. 171, 414
 Fierz, W. 413, 425
 Fisher, R. A. 15, 59, 61, 62, 72, 73, 85, 119, 187, 207, 227, 231, 274, 275, 350, 351, 355, 361, 385, 414, 417, 433
 Ford, E. B. 11, 59, 177, 337, 354, 385, 417, 420, 430, 433
 Fraenkel, G. 64, 417
 Frisch, K. von 56, 57, 297, 303, 417
 Futuyma, D. J. 157, 417, 435
 Ghiselin, M. T. 20, 92, 93, 155, 373, 417
 Gilliard, E. T. 296, 417
 Gilpin, M. E. 176, 417
 Gingerich, P. D. 158, 417
 Glover, J. 16, 417
 Gluecksohn-Waelsch, S. 205, 215, 412
 Goldberg, R. 68
 Goodwin, B. C. 43, 44, 418, 435, 436
 Gorczynski, R. M. 247, 250, 251, 418
 Gould, J. L. 57
 Grafen, A. 10, 82, 83, 121, 122, 123, 124, 127, 176, 180, 188, 195, 199, 218, 223, 224, 276, 278, 413, 418, 427, 428, 435
 Grant, V. 288, 418
 Grassé, P. P. 302, 418
 Greenberg, L. 226, 419
 Greene, P. J. 169, 419
 Gregory, R. L. 48, 419, 420
 Grey Walter, W. 101, 419
 Grun, P. 265, 419
 Guinness, F. E. 414
 Gunn, D. L. 64, 417
 Gurdon, J. B. 371, 419

- Hailman, J. P. 58, 368, 419
 Haldane, J. B. S. 59, 84, 233, 275, 337, 419
 Hallam, A. 11, 155, 158, 163, 418, 419
 Hamilton, W. D. 19, 20, 33, 62, 92, 109, 110, 116, 119, 120, 126, 127, 203, 204, 207, 210, 211, 212, 215, 216, 217, 218, 219, 221, 231, 233, 234, 271, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 283, 284, 285, 286, 288, 299, 325, 364, 384, 411, 419, 420, 430, 435
 Hanby, J. P. 413
 Hansell, M. H. 11, 292, 293, 302, 306, 420, 435
 Hardin, G. 348, 420
 Hardy, A. C. 70, 420, 430
 Hare, H. 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 204, 229, 431
 Harley, C. B. 199, 420
 Harpending, H. C. 94, 420
 Harper, J. L. 372, 375, 376, 380, 411, 420
 Hartung, J. 208, 420
 Harvey, P. H. 10, 60, 228, 237, 414, 420, 433, 435
 Heath Robinson, W. 68
 Heinrich, B. 98, 420
 Hess, C. von 56
 Hickey, W. A. 208, 210, 421
 Hinde, R. A. 95, 96, 102, 290, 414, 416, 421
 Hines, W. G. S. 278, 421
 Hodgkin, A. L. 44
 Hofstadter, D. 1, 35, 36, 421
 Holliday, R. 207, 413, 422
 Houston, A. I. 80, 424
 Howard, J. C. 248, 421
 Hoyle, F. 36, 421
 Hölldobler, B. 226, 421, 436
 Hull, D. L. 129, 131, 133, 134, 156, 421, 436
 Huxley, J. S. 420, 430
 Huxley, T. H. 373
 Jacob, F. 69, 422
 James, W. 107, 415
 Jensen, D. 290, 421, 422
 Jeon, K. W. 240, 422
 Judson, H. F. 143, 422
 Kalmus, H. 220, 422
 Keats, J. 101, 102
 Keeton, W. T. 135, 422
 Kempthorne, O. 30, 422
 Kennedy, J. S. 10, 80
 Kerr, A. 322, 323, 422
 Kettlewell, H. B. D. 145, 221, 222, 422
 Kipling, R. 35
 Kirk, D. L. 134, 422
 Kirkwood, T. B. L. 207, 422
 Knowlton, N. 116, 422
 Koenig, O. 356
 Koestler, A. 253, 422
 Krebs, J. R. 10, 94, 95, 97, 99, 100, 105, 134, 180, 416, 422, 424, 426, 435, 436
 Kuhn, T. S. 266, 422
 Kurland, J. A. 208, 422, 423
 Lack, D. 63, 110, 147, 423
 Lacy, R. C. 217, 423
 Lamarck, J. B. 39, 247, 251, 259, 402, 413, 418, 425
 Lande, R. 69, 423, 436
 Lawlor, L. R. 355, 423
 Lawrence, P. O. 11, 316
 Lehrman, D. S. 292, 423
 Leigh, E. 11, 129, 155, 202, 208, 209, 423
 Leuthold, R. H. 301, 413
 Levinton, J. S. 156, 162, 423
 Levitt, P. R. 176, 413
 Levy, D. 35, 423
 Lewontin, R. C. 39, 40, 42, 55, 60,

- 61, 62, 63, 64, 65, 66, 69, 71,
72, 73, 74, 75, 84, 129, 136,
140, 141, 154, 206, 391, 417,
418, 423, 424, 434
- Lindauer, M. 57, 303, 304, 424
- Linsenmair, K. E. 227, 424
- Lorenz, K. 14, 259, 424, 427
- Lovelock, J. E. 345, 346, 347, 424
- Love, M. 315, 322, 424
- Lucas, J. 41
- Lumsden, C. J. 167, 424
- Luyckx, P. 217, 430
- Lyttle, T. W. 210, 424
- Macdonald, D. W. 324, 411
- Mace, G. M. 228, 237, 420
- Macnair, M. R. 94, 427
- Manning, A. 294, 421, 425
- Manton, S. M. 56
- Margulis, L. 240, 329, 345, 369,
370, 425
- Mayer, G. C. 417
- Maynard Smith, J. 10, 15, 26, 44,
51, 58, 62, 63, 72, 73, 75, 78,
82, 108, 119, 155, 157, 158,
176, 180, 182, 183, 184, 185,
204, 215, 229, 241, 254, 269,
271, 278, 350, 355, 362, 385,
398, 413, 421, 423, 425, 426,
429, 436, 437
- Mayr, E. 129, 177, 207, 323, 324,
350, 351, 352, 355, 359, 360,
426, 437
- May, R. M. 325, 420, 429
- McCleery, R. H. 77, 81, 424
- McFarland, D. J. 77, 80, 424
- McLaren, A. 248, 425
- Medawar, P. B. 62, 207, 248, 250,
273, 367, 413, 426
- Medina, S. R. 433
- Mellanby, K. 345, 426
- Mendel, G. 45, 47, 136, 178, 205,
292, 293, 299, 300, 303, 336,
337, 403, 410, 415
- Metcalf, R. A. 94, 429
- Michener, C. D. 226, 421, 435
- Midgley, M. 426
- Murphy, J. J. 257
- Murray, J. 336, 426
- Nabi, I. 33, 426
- Nelson, K. 101
- Norris, D. M. 328, 427
- Nunney, L. 229, 427, 437
- Old, R. W. 240, 426
- Orgel, L. E. 132, 236, 241, 243,
245, 426
- Orians, G. H. 109, 110, 420
- Orlove, M. J. 278, 426
- Oster, G. F. 62, 80, 122, 426
- Owen, R. 56
- Packard, V. 101, 426
- Parker, G. A. 72, 94, 98, 116, 180,
184, 215, 422, 425, 426, 427,
437
- Partridge, L. 229, 427
- Peakall, D. B. 294, 432
- Peleg, B. 328, 427
- Pittendrigh, C. S. 69, 80, 129, 427
- Pribram, K. H. 168, 427
- Price, G. R. 184, 425
- Primrose, S. B. 240, 426
- Pringle, J. W. S. 252, 427
- Pugh, G. E. 295, 427
- Pulliam, H. R. 171, 180, 427
- Pyke, G. H. 180, 427
- Raup, D. M. 165, 427, 436
- Rayfield, L. S. 413
- Reed, C. F. 432
- Reinbard, E. G. 315, 427
- Richmond, M. H. 238, 328, 329,
427
- Ridley, M. 10, 36, 66, 93, 141, 218,
223, 224, 251, 254, 257, 258,
427, 428, 437, 438

- Ridpath, M. G. 51, 426
 Rose, S. 26, 27, 33, 391, 428, 434, 436
 Rothenbuhler, W. C. 47, 48, 428
 Rothstein, S. I. 113, 233, 428
 Roux, W. 254, 258
- Sackett, G. P. 433
 Sahlins, M. 234, 428
 Sapienza, C. 236, 245, 416
 Sargent, T. D. 221, 222, 354, 428
 Schaller, G. B. 103, 428
 Schell, J. 322, 428
 Schleidt, W. M. 103, 428
 Schopf, T. J. M. 417, 427
 Schuster, P. 27, 428, 434
 Schwagmeyer, P. L. 338, 428
 Seger, J. 226, 228, 229, 417, 428
 Shakespeare, W. 214, 263
 Shaw, G. B. 253, 428
 Shelley, P. B. 102
 Sheppard, P. M. 56
 Sherman, P. W. 94, 120, 227, 228, 229, 230, 411, 429, 437
 Sigmund, K. 428
 Simberloff, D. S. 427
 Simon, H. A. 77
 Simpson, G. G. 427
 Sing, C. F. 430
 Sivinski, J. 215, 429
 Skinner, S. K. 212, 431
 Slatkin, M. 105, 108, 141, 362, 429
 Slobodchikoff, C. N. 381, 382, 432
 Smith, D. C. 10, 15, 26, 44, 51, 58, 62, 63, 72, 73, 75, 78, 82, 108, 119, 155, 157, 158, 176, 180, 182, 183, 184, 185, 204, 215, 229, 237, 238, 241, 245, 254, 269, 271, 278, 328, 329, 350, 355, 362, 385, 398, 413, 414, 421, 423, 425, 426, 427, 429, 436, 437
 Sonneborn, T. M. 264
 Southwood, T. R. E. 373, 429
- Spencer, H. 267, 268, 270, 429
 Staddon, J. E. R. 107, 169, 429
 Stamps, J. 94, 429
 Stanley, S. M. 156, 162, 429
 Stebbins, G. L. 269, 429
 Steele, E. J. 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 256, 257, 258, 259, 260, 265, 418, 429
 Stent, G. 135, 136, 429
 Stubblefield, J. W. 417
 Symons, D. 34, 35, 36, 427, 430
 Syren, R. M. 217, 430
- Taylor, A. J. P. 25, 123, 430
 Temin, H. M. 249, 250, 430
 Templeton, A. R. 141, 430
 Thoday, J. M. 287, 430
 Thomas, L. 345, 430
 Thompson, D'A rcy 14, 15, 17, 165, 397, 430
 Tinbergen, N. 1, 46, 63, 74, 80, 96, 430
 Tooby, J. 266, 330, 414, 433
 Trevor-Roper, H. 25, 430
 Trivers, R. L. 66, 92, 100, 104, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 204, 229, 233, 430, 431, 438
 Turing, A. M. 36, 431
 Turnbull, C. 22, 431
 Turner, J. R. G. 70, 71, 431
- Vermeij, G. 77, 431, 438
 Vidal, G. 78, 170, 431
- Waddington, C. H. 75, 153, 273, 274, 396, 423, 425, 431, 432
 Wade, M. J. 176, 431
 Waldman, B. 227, 431
 Wallace, A. R. 267, 268, 269, 270, 415, 429, 431
 Watson, J. D. 141, 431
 Weinrich 66
 Weinrich, J. D. 66, 431
 Weismann, A. 32, 254, 258

- Weizenbaum, J. 36, 431
 Wenner, A. M. 57, 431
 Werren, J. H. 212, 431, 438
 West-Eberhard, M. J. 93, 98, 276, 431
 White, M. J. D. 117, 432
 Whitham, T. G. 381, 382, 432
 Whitney, G. 217, 432
 Wickler, W. 111, 217, 314, 322, 356, 357, 362, 363, 432
 Williams, G. C. 15, 20, 40, 60, 62, 87, 92, 97, 129, 135, 140, 155, 162, 163, 192, 204, 207, 241, 273, 275, 279, 287, 305, 350, 385, 399, 420, 429, 432, 437, 438
 Wilson, D. S. 176
 Wilson, E. O. 40, 176, 391
 Wimsatt, W. 129
 Winograd, T. 35, 432
 Witt, P. N. 294, 432
 Wolpert, L. 301, 432, 436
 Wright, S. 59, 61, 69, 70, 77, 78, 129, 161, 162, 164, 166, 350, 351, 417, 421, 433
 Wu, H. M. H. 225, 226, 433, 438
 Wynne-Edwards, V. C. 129, 130, 433
 Young, J. Z. 39, 259, 268, 433
 Zahavi, A. 433, 438



BEYİN YAŞLANIR MI?
Vücut Yaşlanırken Beyin Hücreleri Ölür mü?
André Aleman /
çev. Gül Özen



HERŞEYİN NEDENİ
Dünya'daki Yaşamın Mucizesi
John Gribbin /
çev. Şule Çivi



GERÇEĞİN YOLLARI
Evren Yasalarının Eksiksiz Bir Rehberi
Roger Penrose /
çev. Mahir Akkaya



BEYNİN YAŞAMLARI
İnsan Beyninin ve Zihninin Evrimi
John S. Allen/
çev. Devin Keleş



EVRENİN YAŞAMI
Geçmişten Geleceğe Evrenin Evrimi
Lee Smolin /
çev. Ömür Akyüz



POLİTİK FİZİK
Nükleer Santrallerden Küresel Isınmaya, Manşetlerin Arkasındaki Fizik
Richard A. Muller/
çev. Tuncay İncesu



KARINCALAR ARASINDA SERÜVENLER
İnsanlardan 100 milyon yıl daha eski bir uygarlığın ayak izleri
Mark W. Moffett/ çev. Aypey Eper



YAŞAM, EVRİM VE BİZ
İçimizdeki İzler
Tamer Kaya



EVREN: BİR BİYOGRAFI
Konu Hakkında edinilebilecek en güzel bilgilere dair en açık özet
John Gribbin /
çev. Kerem Kaynar



MODERN BİLİMİN OLUŞUMU

Richard S. Westfall/
çev. İsmail Hakkı Duru



ZAMAN DÖNGÜLERİ
Kuantum Evreninin Olağanüstü Macerası
Roger Penrose /
çev. Kerem Cankocak-Murat Metehan Türkoğlu



DİNAZORLARIN DESTANSI YOLCULUĞU
Yaşam Ağındaki Fosil İplikler
Scott D. Sampson/
çev. Tufan Göbekçin



GÜZELLİK NEDEN GERÇEKLİKTİR
Sümerlerden Kuantum Fiziğine Simetrinin Öyküsü
Ian Stewart /
çev. Zekeriya Aydın



TEMEL PARÇACIKLAR VE FİZİK YASALARI
Richard Feynman/Steven Weinberg
çev. Zekeriya Aydın



**BEN BİR GARİP
DÖNGÜYÜM**

Douglas Hofstadter / çev.
İlkay Alptekin Demir



**ŞEMPANZELERDE MADDİ
KÜLTÜR**

*İnsan Evrimine Yönelik
Çıkarımlar*
Prof. Dr. W. C. McGrew / Dilek
Eylül Dizdaroğlu



BATI BİLİMİNİN ÖYKÜSÜ

çev. Mehmet Morali



**İKLİM DEĞİŞİKLİĞİ
KONUSUNDA NEDEN
ANLAŞAMIYORUZ?**

çev. Merve Özenç



TEMSİL VE MÜDAHALE

çev. Ozan Altan Altınok



**CENNETİN KAPISINI
ÇALMAK**

çev. Murat Alev



KEŞFETMENİN HAZZI

çev. Murat Metehan
Türkdoğan



EVREN KAÇ YAŞINDA?
*Büyük Patlamadan
Günümüze Ne Kadar Zaman
Geçti?*
David A. Weintraub / Ulaş
Apak



ÖZGÜRLÜĞÜN EVRİMİ

çev. Çağatay Tarhan



**BENİM SÖZLERİMLE
DÜNYA**

çev. Ozan Karakaş



İNSANLIK 2.0

çev. Mine Şengel



OLASILIĞIN DOĞUŞU

çev. İrfan Özdebak



ZİHNİN GÖLGELERİ

çev. Barış Gönülşen



BÜKÜLMÜŞ GEÇİTLER

çev. Ali Behzat Diriker



FİZİK DERSLERİ

Cilt 1-2-3

Feynman-Leighton-Sands
çev. Zekeriya Aydın, Kerem
Kaynar, Murat Metehan
Türkoğlu



HER ŞEYİN ANLAMI

Richard P. Feynman

çev. Osman Çeviktay



MATEMATİĞİN KISA TARİHİ

IAN STEWART

çev. Sibel Sevinç



BİLİNÇ AÇIKLANIYOR

DANIEL C. DENNETT

çev. Sibel Kibar



GAIA: DÜNYADAKİ YAŞAMA YENİ BİR BAKIŞ

JAMES LOVELOCK

çev. Ozan Karakaş



BEYİNDEKİ AYNALAR

GIACOMO RIZZOLATTI/
CORRADO SINIGAGLIA

çev. Devin Keleş



KUANTUM FELSEFESİ

ROLAND OMNES

çev. Ercüment Akat



KUANTUM MEKANİĞİ

LEONARD SUSSİND/ART
FRIEDMAN

çev. Zekeriya Aydın



ZİHİN ÇERÇEVESİ

çev. Ebru Kılıç/Güneş
Tunçgenç



FEYNMAN FİZİK DERSLERİ ALİŞTIRMALAR

RICHARD FEYNMAN

çev. Serhat Atay



PLATONUN KAMERASI

PAUL M. CHURCHLAND

çev. Murat Can Mutlu



ZİHİN NASIL ÇALIŞIR

STEVEN PINKER

çev. Sabri Gürses



TÜRLERİN KÖKENİ

CHARLES DARWIN

çev. Bahar Kılıç



KURAMSAL BAŞLANGIÇ

LEONARD SUSSİND/
GEORGE HRABOVSKY

çev. Zekeriya Aydın



**KARA DELİKLER-BBC
REITH DERSLERİ
STEPHEN HAWKING**

çev. Kerem Cankoçak



**EVRENLER KİTABI
JOHN D. BARROW**

çev. Raşit Gürdilek



**ZAMANIN KOZMOLOJİK
TARİHİ
SEAN CARROLL**

çev. Mehmet Moralı



**DÜŞÜNCENİN MADDESİ
STEVEN PINKER**

çev. Mehmet Doğan



**FİZİĞİN KRİZİ
LEE SMOLIN**

çev. Tonguç Rador



**KUANTUM ADAM
LAWRENCE M. KRAUSS**

çev. Mehmet Moralı



**AFEKTİF NÖROBİLİM
JAAK PANKSEPP**

çev. Prof. Süheyla Ünal
Dr. Vuslat Kara Ölmeztoprak



**KARANLIK MADDE VE
DİNOZORLAR
LISA RANDALL**

çev. Zekeriya Aydın



İNSAN ÇEŞİTLİLİĞİ

Barış Özener



**GÖDELİN
TAMAMLANMAMIŞLIK
KURAMI
REBECCA GOLDSTEIN**

çev. Sevcin Seçkin



**BİLİNÇ VE BEYİN
STANISLAS DEHAENE**

çev. Sibel Sevinç

Dawkins, çok satan kitabı *Gen Bencildir*'in devamı olarak altı yıl sonra yazdığı bu kitabında, evrim konusundaki görüşlerini netleştirmekte ve "Seçilim Birimi Olarak Gen" kavramını bilimsel argümanlarla desteklemekte. Kendi sözleriyle "Bu, ne bir ders kitabıdır ne de özel bir alana yönelik giriş mahiyetindeki bir kitaptır. Bu kitap, yaşamın evrimine, özellikle doğal seçilimin mantığına ve doğal seçilimin etkide bulunduğu yaşamın hiyerarşik düzenine ilişkin kişisel bir bakışı içermektedir." Dawkins kitabın hedef kitlesini, tüm branşlardaki lisans ve yüksek lisans öğrencileri dahil olmak üzere, uzman zoologlar, evrimsel biyologlar, hayvan davranışçılar, sosyobiologlar çevre bilimciler, felsefeciler ve evrenbilimiyle ilgilenen hümanistler olarak tanımlıyor. *Genişlemiş Fenotip* dünyadaki canlı yaşamın kapsamlı bir materyalist tarihini sunuyor.

"*Genişlemiş Fenotip* o kadar açıkça yazılmış ki çaba gösterebilen herkes tarafından anlaşılabilir."

John Maynard Smith, *London Review of Books*

"Son on ila yirmi yıldır evrimsel biyoloji konusunda yazılmış en önemli kitap olabilir."

Profesör Antoni Hoffman

"Bu keyifli ve düşünmeyi kışkırtan kitap, evrim konusunda çalışmanın günümüzde neden bu kadar heyecan verici olduğunu mükemmel bir şekilde ortaya koyuyor."

Science

"Dawkins'in yazar olarak açıklığı ve canlılığı kiskanılacak düzeyde. Baştan sona orijinal, kışkırtıcı ve son derece keyifli."

G.A. Parker, *Heredity*



ALFA

alfakitap

alfakitap

alfakitap

www.alfakitap.com



BİLİM

- 29.