

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>

JOHN MAYNARD SMITH - EÖRS SZATHMÁRY

TÜRKÇESİ: AVNİ UYSAL - GİZEM UYSAL

YAŞAMIN KÖKENLERİ



YAŞAMIN DOĞUŞUNDAN
DİLİN ORTAYA
ÇIKIŞINA

JOHN MAYNARD SMITH

Sussex Üniversitesi Biyolojik Bilimler Okulu'nda Emeritus Profesör olan John Maynard Smith biyoloji alanında uluslararası çapta bir üne sahip, fikirlerinin özgünlüğüne ve düşünme tarzına büyük saygı duyulan bir isimdir. Smith yaşayan en etkili evrimsel biyologlardan biri kabul edilmektedir.

EÖRS SZATHMÁRY

Eörs Szathmáry, Budapeşte'de bulunan Eötvös Loránd Üniversitesi Bitki Taksonomisi ve Ekolojisi Bölümü'nde biyoloji profesörüdür. Esas ilgi alanı teorik evrimsel biyoloji olan Szathmáry; evrimdeki başlıca basamakların ortak ilkeleri, yaşamın kökeni, hücrelerin ortaya çıkışı, hayvan topluluklarının kökeni ve insan dilinin ortaya çıkışı gibi konulara odaklanmaktadır.

AVNİ UYSAL

Çanakkale Fen Lisesi'ni bitirdikten sonra 2002 yılında Boğaziçi Üniversitesi Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü'nden mezun oldu. Yine aynı bölümde lisansüstü çalışmasını tamamladıktan sonra özel sektördeki Ar-Ge çalışmaları için bir biyoteknoloji firmasında çalışmaya başladı. Daha sonra yazılım alanında kendisini geliştirerek bu sektöre adını attı. Son yıllarda çalışmalarını ofisten uzakta devam ettirmektedir. Bilim, teknoloji, psikoloji ve eğitim alanlarıyla ilgili çeşitli çeviri ve düzelti işleri yapmıştır. En son, *Yaratıcılığın Sinirbilimi* (ed. Oshin Vartanian) ve *Doğanın Doğası* (Lynn Margulis & Dorion Sagan, Ginko Bilim, 2018) kitaplarını Türkçeye kazandırmıştır.

GİZEM UYSAL

Beşiktaş Atatürk Anadolu Lisesi'ndeki eğitiminin ardından 2004 yılında İstanbul Üniversitesi İktisat Fakültesi'nden mezun oldu. Dil eğitimi için gittiği Kanada'dan döndükten sonra özel sektörde çeşitli kurumların finans ve insan kaynakları departmanlarında çalıştı. Yazılım sektörüyle ilgili aldığı eğitim üzerine bu alandaki çalışmalarına başladı. Halen serbest olarak yazılım işleriyle meşgul olurken bir yandan da merak duyduğu doğa, yaşam ve bilim alanlarında çeşitli çeviri işleriyle uğraşmaktadır. En son, *Yaratıcılığın Sinirbilimi* (ed. Oshin Vartanian) ve *Doğanın Doğası* (Lynn Margulis & Dorion Sagan, Ginko Bilim, 2018) kitaplarını Türkçeye kazandırmıştır.

Kitabın özgün adı: The Origins of Life: From the Birth of Life to the Origin of Language

GINKO BİLİM - 27

BİLİM KURULU

KEREM CANKOÇAK • GÜNSELİ BAYRAM AKÇAPINAR • FERNAT SARI

YAŞAMIN KÖKENLERİ JOHN MAYNARD SMITH - EÖRS SZATHMÁRY

- yaşamın doğuşundan dilin ortaya çıkışına -

© John Maynard Smith ve Eors Szathmáry, 1999

Yaşamın Doğuşundan Dilin Ortaya Çıkışına kitabı ilk olarak 2014 yılında İngilizce yayımlanmıştır. Bu çeviri Oxford University Press ile yapılan anlaşma doğrultusunda basıma hazırlanmıştır.

Ginko Kitap orijinal çalışmadan gerçekleştirilen çeviriden tek taraflı yükümlüdür. Oxford University Press'in olası herhangi bir çeviri hatası veya eksikliğinde sorumluluğu yoktur.

TÜRKÇESİ • AVNİ UYSAL - GİZEM UYSAL

KAPAK ve İÇ TASARIM • DEVRİM KOÇLAN

ISBN 978-605-80231-0-9

Birinci Basım Kasım 2019

© Ginko Kitap Ltd. Şti. 2019

Baskı: Mutlu Basım Yayın - Bahri Mutlu
Davutpaşa Cad. Güven İş Merkezi C Blok No. 256 Topkapı / İst.
Sertifika No: 18569

Ginko: Osmanağa Mah. Ali Suavi Sk. No: 10 D. 3 Kadıköy / İstanbul • Sertifika No: 35054
T: 0216 449 20 99 • F: 0216 449 21 00
www.ginkokitap.com • posta@ginkokitap.com



JOHN MAYNARD SMITH - EÖRS SZATHMÁRY

YAŞAMIN KÖKENLERİ

yaşamın doğuşundan dilin ortaya çıkışına

TÜRKÇESİ: AVNİ UYSAL - GİZEM UYSAL



GINKGO BİLİM

İÇİNDEKİLER

ÖNS ÖZ	9
BÖLÜM 1 / YAŞAM VE BİLGİ	11
BÖLÜM 2 / ANA GEÇİŞLER	29
BÖLÜM 3 / KİMYADAN KALITIMA	49
BÖLÜM 4 / RNA DÜNYASINDAN MODERN DÜNYAYA	57
BÖLÜM 5 / KALITIMDAN BASİT HÜCRELERE	69
BÖLÜM 6 / KARYOTİK HÜCRELERİN KÖKENİ	83
BÖLÜM 7 / CİNSİYETİN KÖKENİ	107
BÖLÜM 8 / GENETİK UYUŞMAZLIK	127
BÖLÜM 9 / BERABER YAŞAMAK	135
BÖLÜM 10 / ÇOK HÜCRELİ ORGANİZMALARIN EVRİMİ	145
BÖLÜM 11 / HAYVAN TOPLULUKLARI	167
BÖLÜM 12 / HAYVAN TOPLULUKLARINDAN İNSAN TOPLULUKLARINA	183
BÖLÜM 13 / DİLİN KÖKENİ	201
İLERİ OKUMALAR	231
SÖZLÜK	233
DİZİN	235

Edina ve Sheila'ya

ÖNSÖZ

1995 yılında, evrime yeni bir bakış açısı sunan *The Major Transitions in Evolution [Evrimdeki Ana Geçişler]* isimli bir kitap yayımladık. Ana fikrimiz, evrimin nesiller arasında aktarılan bilgideki değişikliklere bağlı olması ve kendilerini çoğaltan ilk moleküllerden başlayıp dilin ortaya çıkışıyla sonlanan, bilginin saklanma ve aktarılma şeklinde “ana geçişlerin” meydana gelmesiydi. Amacımız, bu geçişleri Darwinci anlayışa uygun bir biçimde açıklamaktır.

Bahsetmiş olduğumuz bu kitabın hedef kitlesi uzman biyologlardı ve okurun belirli bir bilgi birikimine sahip olduğunu varsaymıştık. Elinizde bulunan kitapta ise, aynı fikirleri daha genel bir okur kitlesine sunuyoruz. Okurun biyolojiyle ilgili bazı temel bilgilere sahip olduğunu düşünsek bile yine de çok kolay bir okuma olmayacaktır. Bu kitap, birçok olgusal gerçeği ve oldukça fazla yeni fikri barındırmaktadır. Buna rağmen çaba göstermeye istekli kişilerin, biyolojideki en temel fikirlerin birçoğunu anlayacağına inanıyoruz.

Bu süreç boyunca pek çok yardım aldık. E.S., kitap yazılırken gösterdikleri destek için Budapeşte Kolejine, kolejin eski rektörü Lajos Vékás’a ve fikirleriyle katkıda bulunan, özellikle de 1994-1995 ve 1996-1997 yıllarında enstitüye gelen birçok ziyaretçiye teşekkür borçludur. J.M.S. de benzer şekilde, Sussex Üniversitesindeki Biyoloji Bilimleri Okuluna ve Falmer köyündeki Swan’a minnettardır. Özellikle, bir fikri açıklamada başarısız olduğumuzda bunu bize söylediği ve Helena Cronin, Mark Ridley ve Colin Tudge’ın taslak üzerinde yorum yapmalarını sağladığı için Oxford Üniversitesi Yayınlarından editörümüz Michael Rodgers’a çok şey borçluyuz. Böyle bir projeye danışmanlık yapabilecek daha iyi bir üçlü hayal etmek zordur: Hepsine minnettarız. Son olarak,

yaşamın kökeni

yanlışlarımızı ve hatalı ifadelerimizi titizlikle düzelttiği için Sally Bunney'e teşekkürlerimizi sunarız. Böylesi bir destekle, hedeflediğimiz kitabı yazmayı başaramamamızın pek bir mazereti olamaz.

Kasım 1998
J.M.S. / E.S.

BÖLÜM 1

YAŞAM VE BİLGİ

Organizmalar inanılmaz derecede karmaşıktır. Onlar –biyokimyaları, anatomileri, davranışları– hakkında bildiklerimiz ne kadar fazlalaşırsa keşfettiğimiz ayrıntılı adaptasyonlar da o kadar şaşırtıcı hale gelmektedir. Bütün bu karmaşıklık nasıl ortaya çıkmış olabilir? Bir çiftçinin en fazla sütü veren ineklerini çiftleştirdiğinde ineklerin süt üretimlerinin zamanla artacağını hepimiz anlayabiliriz. Bu durum yavruların ebeveynlerine benzemesi gerçeğine –yani, kalıtıma– dayanır ve bunu ilk bakışta hiç de zorluk çekmeden görürüz: Günlük yaşantımızda çocukların anne ve babalarına benzediği gerçeğine alışkınsınız. Darwin’in doğal seçilimle evrim kuramı, doğada en iyi hayatta kalabilen ve çoğalabilen bireylerin, bunu yapmalarını sağlayan özelliklerini yavrularına aktararak, besiciye olan yararından ziyade organizmanın kendisi için yararlı özelliklerin onun evrimine yol açtığı fikrinden başka bir anlama gelmez. Bu, belki de hepimizin rahatlıkla anlayabildiği bilimdeki tek büyük fikirdir.

Darwin’in düşüncesi basit olsa da –belki de çok basit *olduğundan*– bu düşüncenin, çevremizde gördüğümüz karmaşıklığı gerçekten açıklayabildiğine inanmak zordur. Daha çok süt veren inekler yetiştirebiliyor olabiliriz ama uçan domuzlar ya da konuşan atlar yetiştiremeyiz: Seçip çoğaltabileceğimiz umut verici hiçbir varyant bulunmaz. Peki, sürekli artan karmaşıklıkta evrimi mümkün kılan bu varyasyon nereden gelmektedir? Biyoloji ders kitapları mutasyonların –yani, kalıtsal olan yeni varyantların– rastlantısal olduğunu söylemekle yükümlüdür. “Rastlantısal” her ne kadar herkesin dilinde, tanımını zor bir kelime olsa da bu ifade gerçeğe oldukça yakındır: Genel olarak yeni

mutasyonların, varlığın sürdürülmesine uyum sağlamaktan ziyade zarar verdiğini söylemek daha doğru olacaktır. Öyleyse, özlerinde uyarlanımsal olmayan mutasyonların etrafımızda gördüğümüz, mükemmel bir biçimde uyum sağlamış organizmaların evrimine yol açtığı gerçekten doğru olabilir mi? Elinizdeki kitap bu soruya bir cevap bulma girişimidir. Bunu yapmaya çalışırken de modern biyolojinin büyük bir bölümünü gözden geçireceğiz.

Kalıtım mekanizmasını anlamak bu anlamda can alıcı bir adımdır çünkü tüm doğal seçimle evrim süreci ona dayanmaktadır: Çocuklar anne ve babalarına benzemeselerdi, Darwinci mekanizma işlemezdi. Peki, yapılar nasıl kopyalanabilmektedir? En basit yolu “şablon üretimi” yöntemidir. Eğer metal bir heykeli kopyalamak isteseydiniz, önce heykelin kilden bir kalıbını yapar, sonra erimiş metali kalıbın içine dökerdiniz ve böylece orijinalin bir kopyasını elde etmiş olurdunuz. Bu, dış yüzeyi kopyalamak için etkili bir yoldur ancak kopyalanacak nesne, hücre ve molekül seviyesine kadar inen karmaşık bir iç yapıya sahip canlı bir organizmaya benzeseydi, işe yaramazdı. Gerçekten de karmaşık bir organizma çoğalırken önce, daha sonradan gelişerek yetişkine dönüşecek basit bir yumurta üretir. Yumurta, karmaşık molekülleri barındırır ancak yetişkindekine benzer morfolojik yapılara sahip değildir: Spermin içinde minyatür bir insan yoktur.

O zaman nasıl oluyor da bir yumurta, onu üreten türe bağlı olarak bir fareye, bir file ya da bir meyve sineğine dönüşüyor? Bu soruya verilecek kısa cevap şudur: Her yumurtanın genlerinde, hangi yetişkinin geliştirileceğiyle ilgili birtakım talimatlar bulunmaktadır. Elbette, yumurtanın elverişli bir ortamda olması ve yumurtada genetik talimatları yorumlaması gereken yapıların da bulunması gerekir ancak bu yetişkin formunu belirleyen şey genlerdeki bilgidir. Genlerin kendileri şablon üretimiyle kopyalanabilir: Bir fil şablon üretimiyle doğrudan kopyalanamaz ama bir filin üretim talimatları kopyalanabilir ve bir sonraki nesle aktarılabilir. Bu fikir, Darwin’e tuhaf –belki de akıl almaz– gelirdi, oysa bizim için çok da garip değildir. Bizler, manyetik bir bant üzerindeki manyetizma örüntülerinin bir senfoniye oluşturmak için bilgi taşıyabildiği ya da elektromanyetik dalgaların

televizyon ekranı üzerindeki bir görüntüye dönüştürülebildiği fikrine aşinayız. (TV görüntüsünün üç boyutlu değil de iki boyutlu olduğu doğrudur ancak bu durum, bilginin aktarılmasındaki zorluktan değil, üç boyutlu ekran yapımındaki zorluktan kaynaklanmaktadır.)

Öyleyse karmaşık organizmaların gelişimi temelde, kalıp üretim yoluyla kopyalanabilen genetik bilginin varlığına bağlıdır. Evrim, bu genetik bilgi üzerinde gerçekleşen rastlantısal değişikliklere ve en başarılı organizmaları belirleyen talimat kümelerinin doğal seçilimine bağlıdır. Ancak bunun işe yaraması için talimatların yorumlanması gerekmektedir. Kompakt diskin bir CD çalara, elektromanyetik dalgayla taşınan bilginin hareket eden görsellere dönüştürülmesi için de bir televizyona ihtiyacı vardır. Modern biyolojinin büyük bir bölümü genetik bilginin bir forma nasıl dönüştürüldüğüyle ilgilenmektedir: Bu sonuçların bazılarını aşağıda anlatıyoruz.

Nesilden nesile aktarılan şey yetişkin yapısı değil, o yapıyı oluşturmayı sağlayan talimatlar listesidir. Balıklar amfibilere ya da sürüngenler kuşlara ve memelilere evrimleştikçe bu talimatlar da özünde rastlantısal mutasyonlar ve seçim yoluyla değişti ama talimatların yazıldığı araç ve bu talimatların yapıya çevrilme şekli temel olarak aynı kaldı. Bu süreçler Darwin için tamamıyla bilinmezdi: Bunları ilerleyen bölümlerde, özellikle Bölüm 4 ve Bölüm 10'da anlatacağız.

Ne var ki, bu kitapta asıl olarak üzerinde durduğumuz konu farklıdır. Yaşam daha karmaşık bir hale geldikçe, onun sayesinde bilginin saklanma ve aktarılma araçları da değişmiştir: Yeni kodlama yöntemleri daha karmaşık organizmaları mümkün kılmıştır. Yani aslında, balıkların kullandığı kodlama yöntemleri kuşların ya da memelerin kullandığı kodlama yöntemlerinden çok da farklı değildir: Mesajın yazıldığı dil ya da onu deşifre etmek için kullanılan araçlar yerine sadece mesaj değişmiştir. Ancak yaşama, kendi kendine çoğalan ilk moleküllerden basit hücrelere, çok hücreli organizmalara ve oradan da insan topluluklarına kadar uzanan daha geniş bir açıdan baktığımızda, bilginin aktarılma şeklinin değişmiş olduğunu görürüz. “Ana geçişler” olarak adlandırdığımız şey işte bu değişikliklerdir: Nihayetinde, karmaşıklığın evrimini mümkün kılanlar onlardır.

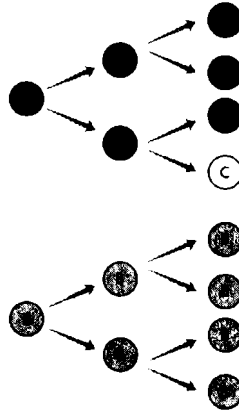
Bu kitap, karmaşıklığın evriminin bir açıklamasıdır. Bu açıklama esasen Darwinci olsa da genetik bilgi ve bu bilginin saklanma, aktarılma ve deşifre edilme şekli üzerinden ifade edildiği için Darwin'e çok garip gelebilirdi. Bu evrim yaklaşımı, yaşamın kökeniyle başlayıp insan dilinin –bilginin nesiller arasında aktarılma şeklinde gerçekleşen en son değişiklik– ortaya çıkışıyla son bulan birkaç “ana geçişi” fark etmemize yol açmıştır. Belki de bu, gerçekleşen değişikliklerin en sonuncusu değildir: Günümüzde, tahmin edilemez sonuçlarıyla birlikte, bir başka ana geçiş yaşıyor olabiliriz.

Yaşam nedir?

Yaşamı tanımlamanın iki yolu vardır. İlki, Dünya üzerinde yaşayan varlıklarla ilişkilendirdiğimiz belirli özelliklere –örneğin büyümek ya da uyarıcılara tepki göstermek gibi– sahip bir şeyin canlı olduğunu söylemektir. Bu yaklaşımdaki sorun hangi özelliklerin önemli olduğuna karar vermektir. Mars'a ayak basan ilk astronotlar, ön tarafında iki lensi, uydu çanağına benzeyen bir biçimi ve keskin sivri uçlarla çevrelenmiş bir deliği olan altı bacaklı bir nesnenin kendilerine doğru yürüdüğünü görürlerse, onun canlı olduğunu ya da canlı yaratıklar tarafından yapılmış bir şey olabileceğini varsayacaklardır. Oysa mor bir balçıkla kaplanmış kaya parçaları bulurlarsa, bundan o kadar da emin olmayacaklardır. Bir biyolog ise, eğer balçığın bir metabolizması olsaydı –yani, onu oluşturan atomlar, onun yapısının daimi bir parçası değil de etrafını saran yaşam alanından içeri alınan, çeşitli kimyasal bileşikler oluşturmak üzere birleşen ve daha sonra tekrar yaşam alanına boşaltılan şeyler olsaydı– muhtemelen onun canlı olduğu sonucuna varırdı. Dünya üzerindeki çoğunlukla canlı olarak düşünülen şeylerin tümü bu metabolizma özelliğine sahip olsa da hepsinin bacakları, gözleri, kulakları ya da bir ağzı yoktur. Bu yüzden yaşamı metabolizmaya dayanarak tanımlamak mantıklı görünür. Ancak burada da bazı pürüzler vardır. Canlı olmayan bazı şeylerin biraz önce belirttiğimiz şekliyle bir metabolizması varken canlı olarak düşünmek isteyebileceğimiz bazı şeylerin ise yoktur. Bu konuya daha sonra döneceğiz.

Alternatif olarak, popülasyonun doğal seçilimle evrimleşmesi durumunda ihtiyaç duyulacak özelliklere sahip herhangi bir

varlık popülasyonu, canlı olarak tanımlanır. Yani, varlıklar eğer çoğalma, varyasyon ve kalıtım özelliklerine sahipse (ya da böyle varlıklardan türediyse; örneğin bir katır çoğalamaz ama çoğalabilen bir anne ve babaya sahiptir) canlıdır. İlk ikisinin anlaşılması kolaydır. Bir varlık, eğer iki ya da daha çok benzer varlık üretebiliyorsa çoğalıyor demektir. Varlıklar, benzer olmalarına rağmen eğer tamamıyla aynı değillerse farklılık gösterirler. Kalıtım ise çok daha zordur (Şekil 1.1). Eğer varlıklar farklı türlerdeyse –A’lar, B’ler, C’ler vb– ve çoğaldıkları zaman A’lar A’ları, B’ler B’leri vb doğuruyorsa, yani, benzerler benzerleri yaratıyorsa o zaman bu varlıkların kalıtıma sahip olduklarını söylemek şimdilik yeterlidir. Kalıtımın zaman zaman bozulması (mutasyon) varyasyona neden olmaktadır.



Şekil 1.1 Yaşamın tanımlayıcı özellikleri. Çoğalma, bir bireyin iki birey üretmesi anlamına gelir. Kalıtım için farklı türlerde bireylerin, A, B vb olması ve kendilerine benzer yavrular üretmesi gerekmektedir. Varyasyon için kalıtımın mükemmel olmaması ve bu nedenle de zaman zaman, örneğin yukarıda gösterildiği gibi, bir A’nın bir C doğurması gerekmektedir. Bu üç özellikte birlikte uygun bir çevre de varsa, doğal seçilimle evrim, canlıların metabolizma gibi diğer tipik özelliklerine sahip organizmalar oluşturacaktır.

Peki, bu üç önemli özelliğe neden yaşamı tanımlayan şeyler gözüyle bakmalıyız? Çünkü bunlar, bir popülasyonun yaşamla ilişkilendirdiğimiz diğer bütün özellikleri evrimleştirmesi için ihtiyaç duyduğu şeylerdir. Çoğalma, varyasyon ve kalıtım kendi

başlarına, karmaşık organizmaların evrimini güvence altına almak için yeterli değildir. Aynı zamanda buna elverişli bir çevrenin de olması gerekmektedir. Örneğin eğer ortamda kullanılabılır enerji olmasaydı ya da ortam katı yapıların varlığına izin vermeyecek derecede sıcak olsaydı ya da yerçekimi çok kuvvetli olsaydı, yürüyebilen organizmalar evrimleşmezdi. Diğer bir deyişle, belirli yapıların evrimleşmesi çevreye, daha da genel anlamıyla fizik ve kimya kanunlarına bağlıdır. Ancak çoğalma, varyasyon ve kalıtım, evrimin gerçekleşmesini garantilemeseler bile en azından onun için gereklidirler.

Bu bölümde, yaşamla ilgili bu iki kavram –metabolik ve genetik– arasındaki ilişkiyi daha ayrıntılı inceleyeceğiz. Son kısımdaysa, esasen birbirini tamamlayan bu iki görüşün sentezine geri döneceğiz.

Bir nesnenin metabolizması olsa da canlı olmayabileceğini daha önce söylemiştik. Bunu ifade ederken aklımızdaki nesne bir alevdi. Yakıt ya da oksijen kaynağındaki atomlar sürekli olarak alevlere dahil olur, bir dizi kimyasal değişim geçirir ve çoğunlukla karbondioksit ve su molekülleri şeklinde alevi terk ederler. Bir alevde tüm bunlar meydana gelirken alev yine de merkezi mavi ve kenarları sarı renkteki ispirto ocağı alevi gibi, sabit bir formu koruyabilir. Üstelik alevler çoğalabilirler de. Bir kibrit kullanarak ispirto ocağı yakılabilir ya da bir laboratuvarı kundaklamak için ispirto ocağı kullanılabilir. Alevler aynı zamanda boyut, şekil ve renk olarak da çeşitlilik gösterir. Peki, o zaman neden onları canlı olarak düşünmeyiz?

Olası cevaplardan birisi, ateşe durmadan yakıt sağlamanın gerekli olduğu, aksi takdirde alevin söneceği yönünde olurdu. Bunun doğru bir cevap olmayacağı açıktır: Bir hayvan da beslenmediği takdirde ölecektir. Alevin canlı olmadığının düşünülmesinin bir sebebi de onun yeterince karmaşık olmaması, özellikle de hayatta kalmasını ve üremesini sağlayacak organların yokluğudur. Astronotlarımızın yürüyen nesneyi canlı olarak tanımlamaları bu yüzdendir çünkü onun bacaklar, gözler, kulaklar, ağız gibi işlevli parçaları vardı.

Öyleyse alev fazlaca basit olduğu, yaşamını devam ettirmesini ve üremesini sağlayacak parçalardan yoksun olduğu için onun canlı olmadığına, ancak Mars'taki yürüyen nesnenin canlı oldu-

ğuna karar verirdik. Peki ya Mars kayaları üzerindeki mor balçık? Balçıktan alınan örneğin bir metabolizmaya sahip olduğunu zaten farz etmiştik ancak alevin de bir metabolizması vardır. Öte yandan, bu balçık örneği Dünya üzerinde yaşayan diğer canlılar gibiyse, metabolizmadan daha fazlasına sahiptir. Canlı metabolizmalarındaki çoğu aşama enzimlere bağlı gerçekleşmektedir. Enzimlerden ayrıntılı olarak daha sonra bahsedeceğiz ama şimdilik onların, kendileri değişmeden kalırken, belirli kimyasal tepkimelerin gerçekleşmesine yardımcı olan büyük karmaşık moleküller olduğunu söylemek yeterlidir. Enzimler bizi, yürüyen nesnenin canlı olduğuna inandıran ayakların ve gözlerin kimyasal eşdeğerleridir. Sistemin bir bütün olarak büyümesini sağlamaya çalışan organlardır. Belirli enzimler, en az bacaklar ve gözler kadar, doğal seçim olmadan var olamazlardı.

Canlıların, büyümelerini, hayatta kalmalarını ve üremelerini sağlayan organlara sahip olmalarını bekleriz. Bir alevi, bu tip organlara sahip olmadığı için canlı olarak düşünmeyiz. Alevlerin kalıtımla geçen özelliklerden yoksun olmaları bu yüzdendir ve dolayısıyla doğal seçimle evrimleşemezler. Alevler çeşitlilik gösterir ancak alevin nitelikleri, bir kibritle ya da bir çakmakla yakılıp yakılmadığına değil, sadece o sırada var olan yakıt ve oksijen kaynağına bağlıdır. Kalıtım özelliğinin yoksunluğundan dolayı alev evrimleşmez ve bu nedenle de sadece doğal seçilimin sunabileceği uyarlanımsal karmaşıklıktan yoksundur.

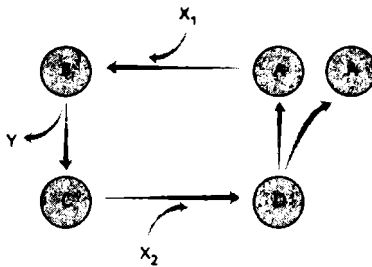
Nesnenin, zeki varlıklar tarafından tasarlanmış bir yapıt olabileceği de doğrudur. İlginçtir ki, canlı bir organizma ile bir akıllı tasarım ürünü arasındaki farkı basitçe nesnenin kendisine bakarak söylemek prensipte mümkün değildir. Eğer canlı bir varlık ile bir yapıtı birbirinden ayırt edeceksek, bunu ancak onun tarihini bilerek yapabiliriz. Gerçek hücreden farkı olmayan canlı bir hücre, bir test tüpünde üretildiğinde bunu ayırt etmekte güçlük yaşayacak olsak da eğer istersek, bir nesnenin (bir otomobil ya da bir termit tepciği) kendisine benzemeyen varlıklar tarafından (insanlar, termitler) üretildiyse bir yapıt, evrimin bir ürünüyse canlı bir organizma olduğunu söyleyebilirdik.

Öyleyse yaşamın kökeni problemi, ilkel Dünya'nın kimyasal ortamından başlayarak çoğalma, varyasyon ve kalıtım özelliklerine sahip varlıkların nasıl ortaya çıkabildiği meselesidir. Bu üç özelliğin bulunduğu durumlarda canlı varlıklardan beklediğimiz

diğer özellikler de evrimleşecektir. Yaşamın kökenini Bölüm 3'te tartışıyoruz. Bu bölümde, büyüme ve kalıtımla ilgili bazı genel noktalara değineceğiz ama öncelikle yaşamın, rastlantı ya da dünya dışı zeki varlıkların kasıtlı bir eylemi sonucu, Evrenin başka bir yerinde başlamış olma olasılığı hakkında bir şeyler söylememiz gerekiyor. Bu olasılığın göz ardı edilemeyeceğini düşünüyoruz. Eğer böyle bir şey olmuşsa, hâlâ yaşamın nihai kökenini açıklama problemiyle karşı karşıyayız ki bu da yaşamın Dünya üzerindeki kökenini açıklamaktan çok da farklı değildir. Dünya dışı bir kökeni destekleyen herhangi bir kanıt olmadığından problemi Dünya'ya aitmiş gibi ele almak mantıklı görülmektedir.

Otokataliz

Kalıtımın olabilmesi için üreme ve ondan önce de büyüme olmalıdır. Büyümenin temeli otokatalizdir (Şekil 1.2). Otokatalitik bir süreçte, A kimyasal bileşiği bir dizi dönüşüm ($A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ vb) geçirir. Dizinin son elemanının, diyelim ki D, iki adet A molekülü üretmesi bu sürecin kritik noktasıdır. Böylece her A molekülü, yeni bir döngünün başlangıç noktası olarak yeni bir D ve dolayısıyla iki yeni A oluşturur. Bunun sonucunda döngünün tüm unsurlarının derişimleri artar. Kimyasal sistemin büyüdüğü söylenebilir. Pratikte ise bu tür bir döngünün yan zincirleri olacaktır: Bir C, her zaman bir D üretmeyecek yerine başka bir şey meydana getirecektir. Her bir döngü için çoğalma katsayısı ikiden az olacaktır ancak yan zincirlere akış çok fazla olmadığından sistem büyüyecektir.



Şekil 1.2 Otokataliz. Tek bir A molekülü, bir dizi kimyasal tepkime sonucunda iki A molekülü üretir. X_1 ve X_2 hammadde, Y ise yan üründür. Otokataliz büyümenin temelidir ancak sadece tek tip bir molekül çoğaltıldığından dolayı bir kalıtım mekanizması teşkil etmez.

Otokatalitik döngüler doğada mevcuttur; yani, sadece soyut kavramlar değildir. Üstelik bu döngüler canlı organizmaların dışında bulunurlar ki bu da yaşamın kökeninden bahsettiğimiz zaman önemli olacak bir konudur. 1861 gibi eski bir tarihte, Rus kimyager Alexander Butlerov, formaldehit ve şekerlerden oluşan bir çözeltinin artan hızda ilave şekerler meydana getirdiği bir tepkimeyi, formoz tepkimesini, tanımlamıştı. Hem şeker hem de formaldehit, Bölüm 3'te anlatılan “ilkel çorba” deneylerinde kolaylıkla oluşturulan basit organik bileşiklerdir. İkinci bir konuya, Şekil 1.2'de gösterilen türdeki herhangi bir döngünün enerji girdisine, bahsedilen durumda kimyasal enerjiye gereksinimi vardır. Nasıl ki mekanik bir devridaim makinesi¹ olamazsa, kimyasal bir devridaim mekanizması da olamaz. Ancak yine de ilkel Dünya üzerinde bu, bir sorun değildir. Güneş ışınımının Dünya atmosferi üzerindeki etkisi, döngüye güç sağlamak için, formaldehit de dahil olmak üzere, ihtiyaç duyulan yakıtı rahatlıkla üretirdi.

Otokatalitik döngüler yaşamın kökeni için önemlidir çünkü ilkel Dünya üzerinde zengin ve çeşitlenmiş bir kimyasal ortam yaratmış olurlardı. Ancak bu tip döngüler kendi içlerinde bir kalıtım mekanizması barındırmaz. Bir A'nın iki A oluşturması kalıtım için yeterli değildir. Bunun yanında diyelim ki, bir A rastlantı sonucu A_1 'e dönüştüğünde, yeni döngünün de $A_1 \rightarrow B_1 \rightarrow C_1 \rightarrow D_1 \rightarrow 2A_1$ şeklinde sonuçlanması gerekmektedir. Eğer bu gerçekleşseydi, o zaman her biri kendisini üretebilen iki molekül, A ve A_1 , olmuş olurdu: Bu da kesinlikle kalıtım anlamına gelirdi. Ama genelde durum böyle olmayacaktır. Bunun yerine A_1 , daha fazla A_1 üretmeyen ve hatta A üretmeyen bir yan zincirin başlangıcı olacaktır. Değişim kalıtıma değil, dejenerasyona yol açacaktır.

Yine de nadiren, alternatif otokatalitik döngüler, $A \rightarrow 2A$ ve $A_1 \rightarrow 2A_1$ mümkün olabilir ve biri diğerini rastlantısal bir değişimle ya da “mutasyonla” oluşturabilirdi. Bu durumda da bir döngü ortamdaki kaynakları kullanmada diğerinden daha verim-

1 Bir devridaim makinesi, enerji kaynağı olmadan sınırsız bir şekilde çalışabilen varsayımsal bir makinedir. -ç.n.

li olacağından, neredeyse kaçınılmaz bir şekilde, “doğal olarak seçilmiş” olurdu: Doğal seçimle evrim gerçekleşirdi. Ama A'dan A₁'e ya da A₁'den A'ya geçiş oldukça sıkıcı ve sınırlı türde bir evrim olurdu. Bu da bizi kalıtımın, sınırlı ve sınırsız kalıtım olarak adlandırdığımız iki türü arasındaki çok önemli bir ayrıma getirmektedir.

Sınırlı ve sınırsız kalıtım

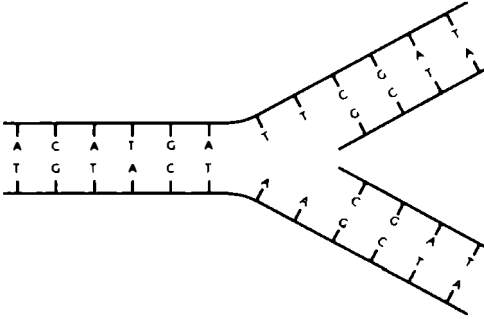
Biraz önce bahsettiğimiz birbiriyle yarışan iki otokatalitik döngü, sınırlı kalıtımın örneklerinden biridir. Kendi kopyalarını yapabilen farklı türde varlıklar, A ve A₁, olmasına rağmen, olası türlerin sayısı sadece ölçülebilir değil, aynı zamanda oldukça küçüktür. Bu durum, tek tip bir varlığın sayıca arttığı basit bir çoğalma işleminin gelişmesidir ama evrim için yeterli değildir. Evrimin devam etmesi için, her biri eşlenme yeteneğine sahip sınırsız sayıdaki yapının içinde bulunduğu sınırsız bir kalıtım sistemine ihtiyaç vardır. Günümüzde var olan tüm organizmalar-daki kalıtım, nükleik asitlerdeki –genellikle DNA'daki– “homolog baz eşleşmesine”² dayanmaktadır. Eşlenmenin kökeni hakkındaki çalışmalarda bir öncü olan Leslie Orgel bir keresinde, yaşamın kökenlerine doğru inildikçe özelliklerin teker teker yok olduğuna ve bunun, tıpkı Cheshire Kedisi'nin³ yüzündeki sırtmanın kalması gibi, homolog baz eşleşmesi kalana kadar devam ettiğine dikkat çekmişti. Yaşamı anlayabilmek açısından oldukça önemli olan bu süreç, her ne kadar okurların çoğunun zaten aşına olduğu bir şey olsa da Şekil 1.3'te tarif edilmektedir. Baz eşleşmesi sınırsız bir kalıtım mekanizmasıdır. Bir milyon baz çiftini dikkate alırsak, dördün bir milyonuncu kuvveti kadar ya da evrende bulunan atomların katbekat fazlası kadar olası kopyalanabilecek yapı bulunur. Bu da böylece, evrimin devam etmesi için yeterli bir temel sağlamaktadır.

Kalıtım mekanizması türleri arasındaki ikinci bir ayırım da birimsel (modüler) kalıtım ve bütüncül kalıtım arasındaki

2 pairing –ç.n.

3 Cheshire Kedisi, “Alice Harikalar Diyarında” masalındaki, sürekli olarak Alice'in karşısına çıkan ve mantığı temsil eden kedidir. Kedi kaybolurken bütün her yeri yavaş yavaş gözden silinirken son kalan büyük gülümsemesidir. –ç.n.

ayrımdır. DNA'ya dayalı olan kalıtım, birimsel kalıttır. Bir DNA molekülü birçok "modülden" (baz çiftinden) oluşmaktadır. Eğer bunlardan herhangi birisi değişir ve diğerleri aynı kalırsa onun soyundan gelen moleküller sadece o modülde değişmiş olur. Buna karşılık, alternatif otokatalitik döngüler sınırlı kalıtımın birer örneğidir ve bütüncüdür. Kopyalanan sistemin bütünü değişirmeden değiştirilebilen hiçbir parçası yoktur. Otokatalitik döngü örneğinde olduğu gibi, değişim sadece A'nın A₁'e değişmesi değil aynı zamanda tüm ara ürünlerin de (B'nin B₁'e, C'nin C₁'e vb) değişmesidir. Bu yüzden bütüncül bir sistem göreceli olarak sadece birkaç halde kopyalanabilir.



Şekil 1.3 Homolog baz eşleşmesi ve eşlenme. DNA'da dört çeşit baz –adenin (A), sitozin (C), guanin (G) ve timin (T)– bulunmaktadır; RNA'da timin yerine urasil vardır. Solda yer alan çift zincirli molekülde A, T ile ve G de C ile eşleşir: Kalıtımın ve dolayısıyla da tüm yaşamın temelini oluşturan şey bu eşleşmedeki belirliliktir. Eşlenme esnasında molekülün iki zinciri şekilde gösterildiği gibi ayrılır ve eşleşme kurallarına uyarak, her biri orijinaliyle tıpatıp aynı olan, iki yeni molekül oluşturulur.

Sınırsız kalıtım sistemlerinin tümünün birimsel olacağına inanıyoruz. Bu söylem sadece DNA'ya dayalı genetik sistem için değil, aynı zamanda sınırsız kalıtımın bilinen tek diğer doğal sistemi, yani, insan dili için de doğrudur. Bu doğal sistem, az sayıda fonemin (sesbirimleri; kabaca, alfabenin harfleriyle gösterilen seslere karşılık gelir) sınırsız sayıda farklı anlamı ifade etmek için farklı düzenlerde bir araya getirilebildiği bir sistemdir. Tek bir harfi değiştirmek bütünü anlamını değiştirir: Tanrı'nın kanunuyla [God's law] Sod kanunu [Sod's law] aynı değildir, gerçi insan

zaman zaman bundan şüphe etmiyor da değil!⁴ (Dil konusundan Bölüm 13'te tekrar bahsedeceğiz.) Sınırsız kalıtım sistemlerinin hepsinin birimsel olduğu iddiası Mors alfabesi ve ASCII kodu⁵ gibi birçok yapay sistem için de geçerlidir.

İnsan dilinden ya da ASCII kodundan bahsetmek kafalarda bir soru işareti yaratır. Yapıların eşlenmesi hakkında konuşmaya başlayıp bilgiyi aktaran sistemlere gönderme yaparak sonlandırdık. Bu kitabın büyük bir kısmı bilginin saklanması ve aktarımı üzerinedir. Peki, yapıların eşlenmesi ile bilginin aktarımı arasındaki bağlantı nedir? Bütün yapılar bilgi taşır mı? Bütün bilgi aktarımı, yapıların eşlenmesine mi bağlıdır? Bilgi kavramı, amacımız için o kadar merkezi bir yerdedir ki daha ayrıntılı olarak ele alınmalıdır.

Bilgi ve yaşam

On dokuzuncu yüzyılda toplum, bir enerji formunu başka bir enerji formuna dönüştüren makinelerin etkisiyle değişim geçirmişti. Buharlı makineler kimyasal enerjiyi mekanik enerjiye, elektrik motorları elektrik enerjisini mekanik enerjiye ve aynı şekilde dinamolar da mekanik enerjiyi elektrik enerjisine dönüştürmektedir. Bu mühendislik buluşları teorik bilim, termodinamik ve elektromanyetizma alanlarındaki gelişmeler eşliğinde gerçekleşmişti. Bazen, pratik uygulamalar önce geldi: Buhar motoru, uygun bir termodinamik teorisi geliştirilmeden önce icat edilmişti. Bazen de tam tersi oldu: Michael Faraday'ın elektrik ile manyetizma arasındaki ilişkiyi açıklığa kavuşturması elektrik endüstrisinin temeli olmuştur.

Günümüz toplumu ise enerji formlarını değil, bilgi formlarını dönüştüren makineler tarafından değiştirilmektedir. Bir arkadaşınızla telefonda konuşurken zihninizdeki bilgi, önce havanın içinde bir ses dalgası desenine ve sonra telefon telinde alçalıp

4 Burada tek bir harf değiştirilerek (G → S) önceki cümlede anlatılan ifade için örnek verilmek istenmiştir. Sod kanunu aynı zamanda Murphy kanunu olarak da bilinir ki bu kanuna göre “bir şeyin ters gitme ihtimali varsa o şey ters gidecektir”.

5 ASCII (American Standart Code for Information Interchange) kodu harf, sayı ve sembol gibi görsel karakterlerin bilgisayar dilindeki karşılıklarıdır.

yükselen bir elektrik akımına dönüşür. Eğer bu telefon görüşmesi Atlantik ötesi bir görüşmeyse, alıcı tarafında bir dizi ters dönüşüm işlemi gerçekleşip de arkadaşınız, zihninizde başlayan bilgiyi almadan önce, bu alçalma ve yükselmeler elektromanyetik dalgalara (radyo dalgalarına) dönüştürülür. Ses dalgalarından alçalıp yükselen elektrik akımına ve daha sonra da radyo dalgalarına uzanan bu maddesel formdaki değişikliklere rağmen, süreç boyunca korunan bir şey vardır ve bu şey bilgidir. Sadece telefonlar değil, aynı zamanda kasetçalarlar, kayıt cihazları, radyolar, televizyon setleri ve bilgisayarlar da bilgiyi bir formdan başka bir forma çeviren makinelerdir.

Mühendislik uygulamalarının genellikle başı çektiği muhtemelen doğru olsa da bu mühendislik gelişmelerine matematiksel bilgi teorisi eşlik etmiş ve bu gelişmeler bir dereceye kadar ondan etkilenmek zorunda kalmıştır. Ancak bilgi teknolojisinin kuramsal bilim üzerindeki belki de en önemli etkisi biyoloji, özellikle de genetik alanında olmuştur. Bu etki, genetik terminolojisinden açıkça belli olmaktadır. Kod, translayon, transkripsiyon, mesaj, düzenleme, hata okuma, kütüphane, eşanlamlı: Bu kelimelerin tümü moleküler genetikte oldukça kesin anlamları olan teknik terimlerdir. Bilgi teorisinin biyoloji üzerindeki etkisi, matematiksel araçlar temin etmekten ziyade, olaylara bakmanın bir yolunu üretebilmek yönünde olmuştur. Eğer dört çeşit bazla yazılmış bir kod 20 farklı amino asidi belirliyorsa, bunun en azından üçlü bir kod olması gerektiğini (ikili bir kod sadece $4 \times 4 = 16$ amino asit belirleyebilirdi) bulabilmek için bir matematikçi olmaya gerek yoktur. Ancak olaylara bakış şekli çok önemlidir.

Geni –yani, bir DNA molekülünü– kopyalanan bir yapı olarak mı, yoksa kopyalanıp deşifre edilen bir bilgi olarak mı düşünmeliyiz? Günümüz organizmalarında ikisi de doğrudur: Bir genin iki rolü vardır. Gen eşlenmesinde kalıp işlevi görür, böylece tek bir modelden birbirinin aynı iki kopya yapılır. DNA molekülünün işlevi bununla kalsaydı, sadece kopyalanan bir yapı olurdu. Oysa genler aynı zamanda bir hücrenin yapabileceği protein çeşitlerini belirlemede de rol alır. Bölüm 4’te bu süreç ayrıntılı olarak anlatılmaktadır. Şimdilik, bir gendeki baz dizisinin, genetik kod aracılığıyla, bir proteindeki amino asit dizisini (proteinin “birincil yapısını”); bu amino asit dizisinin, kimya kanunlarına göre, prote-

inin üç boyutlu bir yapı haline gelme şeklini (proteinin “üçüncül yapısını”); ve son olarak da bu üç boyutlu yapının, proteinin işlevini belirlediğini söylemek yeterlidir.

Kasetçalarla yapacağımız birebir bir benzetmede, tıpkı kaset üzerindeki manyetik motifin kasetçalardan çıkan sesi belirlemesi gibi, gende bulunan baz dizisinin de bir proteinin yapısını belirleyen bilgiyi taşıdığını söyleyebiliriz. Üzerinde durulmaya değer iki nokta vardır. Birincisi, süreç tersine çevrilemez. Bunda herhangi bir gariplik yoktur. Bazı bilgi-dönüştürücü makineler çift yönlüdür. Bir kasetçalar, sesi kaset üzerindeki manyetizma motiflerine dönüştürmek ya da tam tersi için kullanılabilir. Bazı makineler ise tek yönlüdür –bir pikaba bağırarak bir plak kaydedemezsiniz. Baz dizisinin protein yapısına çevrildiği süreç geri dönüştürülemez. Sonradan edinilmiş özelliklerin neden kalıtım yoluyla aktarıldığının açıklaması budur. Bu ilke, kimyasal açıklamasının ortaya çıkmasından önceki 50 yıl boyunca biyologlarca kabul görmüştür. Bu soruna Bölüm 10’da tekrar geri döneceğiz.

İkinci nokta, translasyonun bir translasyon mekanizmasına ihtiyacı olmasıdır. Manyetik kaset bir kasetçalar olmadan ses çıkaramaz ve bir gen de hücrenin translasyon mekanizması olmadan protein üretemez. Bölüm 4’te bu mekanizmanın ayrıntılarına değineceğiz. Peki ama bu mekanizma nasıl oluştu? Mekanizma, yapısı genler tarafından belirlenen proteinlerden (ve aynı zamanda RNA moleküllerinden) meydana gelmektedir. Ne yazık ki bu cevap, sonsuz gerilemeye yol açar: Translasyon mekanizması daha önceden var olan bir translasyon mekanizmasına ve o da aynı şekilde bir öncekine bağlıdır ve bu sonsuza kadar devam eder. Filozoflar sonsuz gerilemeleri sevmezler; oysa biyologlar bu tarz sonsuz gerilemelere –klasik tavuk ve yumurta problemi– alışkındır. Translasyon mekanizmasının nasıl ortaya çıkmış olabileceğini Bölüm 4’te irdedeceğiz.

Bahsi geçen olayların günümüzde nasıl gerçekleştiğini anlatıyor olsak da Bölüm 3 ve Bölüm 4’te de açıkladığımız gibi bu olaylar her zaman böyle değillerdi. İlk kopyalanan moleküller, bunlar ister nükleik asitler ister daha basit moleküller olsun, hiçbir şey belirleyemezdi ve bu yüzden onların bilgi taşıdıkları söylenemezdi. Onlar, en iyi ihtimalle sadece kopyalanan yapılar olarak düşünülmektedir. Ancak translasyon mekanizmasının ve

genler tarafından bu mekanizma için kodlanan spesifik proteinlerin evriminden sonra, genlerin bilgi taşıdığını söylemek mantıklı olur. Bilgi kuramcıları, “bilgi eşittir veri artı anlam” tabirini kullanır. Biyolojide, nükleik asitlerin baz dizisi veriyi, proteinlerin yapısı ve işlevi ise anlamı ifade etmektedir.

Yaşamın ikili doğası

Yaşamı tanımlamanın iki yolu olduğunu söylemiştik: Birincisi, canlı organizmaların karmaşık yapıları ve özellikle de hayatta kalmayı ve üremeyi garantilemek için uyum sağlamış organlara sahip olmaları; ikincisi ise, kalıtım başta olmak üzere bu özelliklere sahip olmanın doğal seçimle evrimleşme için gerekli olmasıdır. Şimdi bu iki yaklaşımı sentezlemeye çalışalım. Aristoteles, yaşamın ikili bir doğası olduğunu ileri sürmüştü: yumurta tarafından sağlanan materyal ve spermin biçimlendirici gücü (*entelecheia*). Bu düşüncesini, kadınlara ikinci sınıf insan muamelesi yapılmasına zemin sağlayabilecek şekilde ifade etmesi bir talihsizliktir (üstelik bu ifade, yeri de gelmişken, iki cinsiyetin de genetik katkısı söz konusu olduğundan dolayı, yanlışır). Ancak, yaşamın iki yönünü –metabolik ve enformasyonel– vurgulama konusunda haklıydı. Amerikalı genetikçi Hermann Muller’in iki bin yıl sonra dikkat çektiği gibi, Aristoteles’in iç görüşü, her ne kadar tam anlamıyla doğru olmasa da bir Nobel Ödülü’ne layık olurdu.

René Descartes ise canlı varlıkların birer makine olduklarını ve bu şekilde anlaşılabileceklerini savunmuştur. Bu düşünce on yedinci yüzyılın bir karakteristiği olup biyolojinin büyük zaferlerinden birisiyle resmedilmektedir: kalbin çalıştırdığı kan dolaşımı mekanizmasının William Harvey tarafından keşfi. Günümüzdeki biyokimyacıların ve moleküler biyologların tümü “mekanik materyalistler”dir. Ama araştırma yaptıkları makineler Descartes’in hayal ettiklerinden farklıdır. Filozof ve matematikçi Gottfried Leibniz’in de ilk kez belirttiği gibi, doğal (ya da “ilahi”) makineler sonsuza kadar parçalarına ayrılabilirler. Canlı bir organizmayı incelersek, onun mikro-makinelerden (metabolik döngüler, enzimler) oluştuğunu görürüz; oysa bir buhar motoru parçalara sahip olsa da bu tarz mikro-makinelerden oluşmaz.

Leibniz'in yapay şeyler ile canlı makineler arasında dikkat çektiği bir diğer fark da birtakım *entelechia*'nın, yani yaşam gücünün, her zaman ikincisiyle ilişkili olduğuydu. Bu yaşam gücünün doğası henüz ayrıntılarıyla belirtilmemişti ama sistem üzerinde bir çeşit kontrol uyguladığı Leibniz için açıktı. Çok daha sonraları, fizikçi Erwin Schrödinger, ünlü *What Is Life?* (1944) [*Yaşam Nedir?* Pan Yayıncılık], adlı kitabında yaşamın bu yönünün üstünde durmuştu. Kitapta, genin (genetik materyalin bilgi-taşıyan biriminin) bir “aperiyodik⁶ kristal” olması gerektiğiyle ilgili meşhur bir görüş bulunmaktadır. Genetik materyal kararlı ve nispeten durağan olması açısından bir kristale benzemeli ama aynı zamanda, tuz kristali gibi sadece tek bir tür yerine birçok farklı türde birimden oluşması açısından da “aperiyodik” olmalıydı. Bunun sebebi, eş birimlerden oluşan bir dizi –örneğin AAAAA– bilgiyi iletmezken farklı birimlerden oluşan bir dizinin iletebilmesidir. Ama Schrödinger canlı organizmaların çalışmaları gerektiğini de biliyordu. Günümüzde yaşamın bu yönünü, sürekli bir madde ve enerji akışı olmadan canlı sistemlerin aktif durumlarını koruyamadıklarını söyleyerek ifade ederdik.

Çağdaş matematiksel fizikçi Freeman Dyson, *Origins of Life* (1985) [*Yaşamın Kökenleri*] adlı cep kitabında, Schrödinger tarafından ortaya atılan problemleri tekrar ele almıştır. Yaşamın iki şeye gereksinimi olduğunu fark etmiştir: kendi kendine devam eden bir metabolik sistem ve genetik materyal. İkincisi üzerine yoğunlaşmanın, yaşamın kökenine dair pek fazla bir fikir vermemiş olduğunu düşünmüş ve onun yerine ilki üzerinde yoğunlaşılmasını tavsiye etmiştir. Peki ama, kendi kendine devam edebilme ne anlama gelmektedir? Canlı sistem sürekli bir değişim içindedir ve bu değişimlerden bazıları bozulmaya yol açar (biyokimyacıların, bileşiklerini dondurucularda saklamalarının sebebi budur). Dolayısıyla eğer bir sistem kendisini devam ettirecekse, kendi materyalini gereğinden fazla üretebilmelidir. Bu yüzden de metabolik sistem otokatalitik olmalıdır: Büyüme ve üreme şöyle dursun, kendi kendine devam etme için bile otokatalize ihtiyaç vardır.

6 düzensiz –ç.n., periyodik olmayan –e.n.

Bu fikirlerin bazıları, sonradan kuramsal biyolog olan, Macar kimya mühendisi Tibor Gánti tarafından daha önceleri ifade edilmişti. Gánti, 1966 yılı gibi erken bir zamanda, yaşamın iki alt-sistemden oluştuğunu ileri sürmüştü: homeostatik-metabolik sistem ve bilgisel kontrolü kastettiği “ana döngü”. 1971 yılında yayımlanan *The Principles of Life [Yaşamın İlkeleri]* adlı kitabında, yaşamın tüm özelliklerini gösteren olası en küçük kimyasal sistemin temel tasarımını, “kemoton”u tanımlamıştı. Oldukça basit haliyle kemoton, otokatalitik bir kimyasal döngü ve bilgisel bir molekülden oluşmaktaydı (bu molekül bir kese içindedir, böylece sistemin içeriği çözeltinin içinde dağılıp gidemez). Bu görüşe göre virüsler canlı değildir. Bilgisayar biliminden bir benzetme yapacak olursak virüsler, kendilerinin mümkün olduğunca çok kopya halinde çıktısını alması için (süreç esnasında bilgisayar bozulsa bile) bilgisayara talimat veren programlar gibidir. Burada bilgisayara benzeyen virüs değil, hücredir. Canlı bir varlık, her ne kadar altsistem olarak kendine ait bir programa sahip olsa da sadece bir program olmak yerine daha çok bir bilgisayara benzer.

Gánti aynı zamanda yaşamın kriterlerinden söz etmektedir. Kriterlerle, yaşam için esas olan deneysel olarak belirlenmiş özellikleri kastetmektedir. Bazı özelliklerin, Dünya üzerindeki canlıların tümünde bulunabileceği ama yine de bunun rastlantısal olabileceği yönünde itiraz edilebilir. Örneğin Dünya üzerindeki tüm organizmaların açık mavi olduğu bir durum gerçekleşebilirdi. Maviliğin yaşam için gerekli mi yoksa rastlantısal mı olduğunu nasıl bilebilirdik? Dolayısıyla, yaşamın tanımına yönelik bu deneysel yaklaşım bazı rastlantısal özelliklerin esas olarak kabul edilme riskini taşımaktadır. Bu durum bizi çok fazla endişelendirmemelidir. Bütün doğa bilimlerinin deneysel bir temeli vardır ve bundan dolayı yeni veriler keşfedildikçe değişime maruz kalırlar.

Bunun üzerine Gánti, yaşamın tanımlayıcı kriterlerini belirlemek adına deneysel bir yaklaşım benimsemiştir. “Mutlak” ve “potansiyel” olmak üzere iki çeşit kriter ayırımı yapmıştır. Mutlak bir kriterle, tüm canlı yaratıklarda mevcut olması gereken kriteri kastetmiştir. Potansiyel kriterse, tüm canlılarda mutlaka olması gerekmeyen ancak organizmaların üremeleri ve

evrimleşmeleri için gerekli olan bir kriter anlamına gelir (“potansiyel” yerine “etkinleştiren” terimi, ayrımı daha iyi ifade edebilir). Örneğin katırlar canlıdır ama üreyemezler. Dolayısıyla, üreme yeteneği yaşamın mutlak bir kriteri değil, potansiyel bir kriteridir. İddiasının ayrıntılarına girmeden, Gánti’nin hem metabolizmanın hem de bilgisel kontrolün gerekliliğini oldukça erken fark etmiş olması etkileyicidir. Sadece bireylerin hayatta kalmasıyla değil, aynı zamanda evrimle de ilgilendiğimiz için potansiyel kriterler üzerine, özellikle de çoğalma ve kalıtım üzerine yoğunlaşacağız.

BÖLÜM 2

ANA GEÇİŞLER

Doğal seçilimle evrim kuramı, organizmaların daha “karmaşık” hale geleceğini öngörmez. Sadece, mevcut ortamda hayatta kalma ve üreme konusunda daha iyiye gideceklerini ya da en azından daha kötü olmayacaklarını öngörür. Gözlem ve deneyler, birçok türün, hatta belki de çoğu türün milyonlarca yıl boyunca çok az değiştiğini gösterir. İçimizden birisine zoolojiyi öğretmiş olan D. M. S. Watson’ın da bir keresinde dikkat çektiği gibi, tim-sahlar Kretase Döneminden beri, dallı bacaklılar ve atkuyrukları da onlardan daha uzun süredir varlıklarını sürdürmüştür.

Yine de bazı türler, daha karmaşık bir hal almıştır. Ne anlam-da olduğunu söylemek zor olsa bile, filler cıvık mantarlardan ve meşe ağaçları da yeşil alglerden bir anlamda daha karmaşıktır. Bu karmaşıklığı tanımlamak için kullanılabilecek bir yaklaşım, organizmayı oluşturan parçaların sayısı ya da organizmanın olası davranışlarının sayısıdır. Bir cıvık mantarda çok az sayıda farklı hücre türü bulunurken filde bulunan farklı hücre sayısı oldukça fazladır. Ayrıca fil birçok hareketi yapabilme –yürüme, çamurda yuvarlanma, yavrusunu besleme, ağaçları kökünden sökme, trompet çalma– kapasitesine sahipken bir cıvık mantarın hareket kapasitesi çok azdır. Bu yaklaşım doğru olmasına rağmen pek yardımcı olduğu söylenemez çünkü hem ölçülmesi zordur hem de ek sorulara kolayca yol açmaz.

Karmaşıklığı ölçmeye yönelik daha faydalı bir yaklaşım matematikten gelir. Amerikalı matematikçi G. J. Chaitin, bir yapının karmaşıklığını, onu oluşturacak talimatların en kısa listesinin uzunluğuyla ölçebileceğimizi ileri sürmüştür: Bir kekin karmaşıklığı onun nasıl yapılacağını söyleyen tarifi uzunluğuyla ölçülür. Bir proteini ya da bir grup proteini üretmek

için gerekli olan talimatların (yani, DNA'daki bazların) listesinin uzunluğunu tam olarak söyleyebilirsek de ne yazık ki bir filin yapılabilmesi için gerekli olan minimum baz çifti sayısı hakkında bir fikrimiz yoktur. Ancak, yaklaşık olarak gerçekte ne kadar baz çiftinin kullanıldığını söyleyebiliriz. Daha basit olan bu soru bile pek anlaşılır değildir. Bir filin döllenmiş yumurtasının çekirdeğindeki DNA içeriğini tamı tamına ölçemeyiz (ki onun da yarısını almalıyız çünkü yumurtada aynı bilginin, biri anneden diğeri babadan gelen, neredeyse birebir aynı iki kopyası bulunmaktadır ve bir mesajın iki kopyası birinin taşıdığından daha fazla bilgi taşımaz). Buradaki engel, yüksek yapılı herhangi bir organizma DNA'sının çoğunun işe yarar bir bilgi taşımamasıdır: DNA'nın çoğu tıpkı zayıf bir telsiz mesajındaki parazit gibidir. Bu tarz, bilgi taşımayan DNA'dan Bölüm 8'de kısaca bahsedeceğiz ancak bu DNA gerekli değilse, elbette ki herhangi bir karmaşıklık ölçümüne dahil edilmemelidir.

Tablo 2.1 Çeşitli organizmalardaki gen sayıları

Tür	Class	Yaklaşık gen sayısı
Prokaryotlar		
<i>Escherichia coli</i>	Bakteri	4.000
Ökaryotlar (omurgalılar dışındaki)		
<i>Oxytricha similis</i>	Silli protozoa	12.000 – 15.000
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Maya	7.000
<i>Diclostelium discoideum</i>	Civik mantar	12.500
<i>Caenorhabditis elegans</i>	İpliksi solucan (nematod)	17.800
<i>Drosophila melanogaster</i>	Böcek	12.000 – 16.000
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Derisi dikenli (ekinoderm)	< 25.000
Omurgalılar		
<i>Fugu rubripes</i>	Balık	50.000 – 100.000
<i>Mus musculus</i>	Memeli	80.000
<i>Homo sapiens</i>	Memeli	60.000 – 80.000

Tablo 2.1, bariz karmaşıklıklarıyla farklılık gösteren organizmaların bilgi taşıyan DNA miktarlarıyla ilgili kabaca bir fikir vermektedir. Prokaryotlar (özellikle bakteriler) ile ökaryotlar (diğer bütün organizmalar) arasında meydana gelen geçiş, bilgi taşıyan DNA'daki azımsanmayacak artışın nedenleriyle birlikte Bölüm 6'da anlatılmaktadır. Omurgalı hayvanların bilgi taşıyan DNA sayısının neden omurgasız hayvanlarınkinden fazla olduğu daha belirsizdir. Omurgalılar olarak bizler, bu fark karşısında belki de olmamız gere-

kenden daha az şaşkınyızdır: Bacakları ve kanatları olan bir böcek neden bir balıktan daha az DNA'ya ihtiyaç duymalıdır ki?

Evrimin, daha karmaşık bir yapıya yön vermesi için genel bir sebep olmamasına karşın görünen o ki bazı durumlarda yaptığı şey tam olarak buydu. Bir sonraki kısımda bu artışın, bilginin saklanma, aktarılma ve tercüme edilme şeklinde gerçekleşen az sayıdaki büyük değişikliklere bağlı olduğunu iddia ediyoruz. Biz bu değişiklikleri ana geçişler olarak adlandırmaktayız.

Ana geçişler

Ana geçişler olarak neyi kastettiğimizi açıklamanın en kolay yolu onları listelemektir (Tablo 2.2). Şimdi yapacak olduğumuz bu listenin kısa açıklaması aslında kitabın geri kalanının bir özetidir: Eğer bazı ifadeler anlaşılmasa gelirse, umarız ki onları ilgili bölümlerde daha net bir şekilde açıklayabiliriz.

Tablo 2.2 Ana geçişler

Kendini kopyalayan moleküller	Proto-hücrelerdeki molekül popülasyonları
Bağımsız eşleyiciler	Kromozomlar
Gen ve enzim olarak RNA	DNA genleri, protein enzimleri
Bakteriyel hücreler (prokaryotlar)	Çekirdekleri ve organelleri olan hücreler (ökaryotlar)
Eşeysiz klonlar	Eşeyli popülasyonlar
Tek hücreli organizmalar	Hayvanlar, bitkiler ve mantarlar
Yalnız yaşayan bireyler	Öremeyen sınıflara sahip koloniler (karıncalar, arılar ve termitler)
Primat toplulukları	İnsan toplulukları (dil)

1. Kendini kopyalayan moleküller→kompartıman içindeki molekül popülasyonları. Çoğalma, varyasyon ve kalıtım özelliklerine sahip ilk nesnelerin, RNA'ya benzer ama belki daha basit, eşlenme yapabilen ama başka yapıları tanımlamadıkları için bilgi taşımayan moleküller olduğunu düşünmekteyiz. Evrimin daha ileri gitmesi için her biri diğerlerinin eşlenmesine yardımcı olacak etkiler üreten, kendi kendini kopyalayan farklı türlerdeki moleküllerin birbirleriyle işbirliği yapması gerekmektedir. Eğer böyle olduysa, molekül popülasyonlarının bir çeşit zar ya da “kompartıman” içinde çevrelenmiş olmaları gerektiğini iddia ediyoruz.

2. Bağımsız eşleyiciler→kromozomlar. Günümüzde var olan organizmalarda, kendi kendini kopyalayan moleküller ya da

genler, kromozomları (en basit organizmalarda hücre başına tek bir kromozom) oluşturmak adına uç uca birbirlerine bağlıdır. Bu şekilde, bir gen kopyalandığında hepsi kopyalanmış olur. Bu eşgüdümlü eşlenme bir kompartıman içindeki genler arasında rekabet olmasını engeller ve onları işbirliğine zorlar. Hepsi aynı kaderi paylaşır. Bu geçişi Bölüm 5'te tartışacağız.

3. Gen ve enzim olarak RNA → DNA ve protein. Günümüzde, iki molekül türü arasında bir iş bölümü bulunmaktadır: bilgiyi saklayan ve aktaran nükleik asitler (DNA ve RNA) ile kimyasal reaksiyonları katalize eden ve vücut yapısının büyük çoğunluğunu (örneğin kas, tendon, saç) oluşturan proteinler. Başlangıçta böyle bir iş bölümünün olmadığı ve RNA moleküllerinin her iki fonksiyonu da yerine getirdiği fikri gittikçe daha olası gelmektedir. "RNA dünyası"ndan DNA ve protein dünyasına geçiş, baz sırasının protein yapısını belirlediği genetik kod evrimini gerekli kılmıştır. Bu da Bölüm 4'ün konusudur.

4. Prokaryot → ökaryot. Hücreler iki ana türe ayrılabilir: bakterileri ve siyanobakterileri (mavi-yeşil algler) kapsayan, çekirdeği olmayan ve (genellikle) çember şeklinde tek bir kromozoma sahip prokaryotlar ile çubuk-şekilli kromozomları içeren bir çekirdeğe ve genellikle, 6. Bölümde tanımlanan mitokondriler ve kloroplastlar da dahil olmak üzere, "organel" adı verilen diğer hücre içi yapılara sahip ökaryotlar. Ökaryotlar, tek hücreli *Amoeba* ve *Chlamydomonas*'tan insanlara kadar tüm diğer hücreli organizmaları kapsamaktadır. Prokaryotlardan ökaryotlara doğru gerçekleşen bu geçişi Bölüm 6'da ele alacağız.

5. Eşeysiz klonlar → eşeyli popülasyonlar. Prokaryotlarda ve bazı ökaryotlarda, yeni bireyler sadece tek bir hücrenin ikiye bölünmesiyle ortaya çıkmaktadır. Buna karşılık çoğu ökaryotta hücre bölünmesiyle çoğalma süreci, bazen farklı bireyler tarafından üretilmiş iki eşey hücresinin (gametin) birleşmesiyle yeni bir bireyin ortaya çıktığı bir süreçle sekteye uğrar. Her ne kadar bilinen bir geçiş olsa da bu geçiş en kafa karıştırıcı olanlardan birisidir; bu konuyu Bölüm 7'de inceleyeceğiz.

6. Protistler → hayvanlar, bitkiler ve mantarlar. Hayvanlar çok farklı türde hücreden –kas hücreleri, sinir hücreleri, epitel hücreleri vb– meydana gelmektedir. Aynı şey bitkiler ve mantarlar için de geçerlidir. Bu yüzden, her birey genetik bilginin tek

bir kopyasını (diploitte iki kopya) değil, milyonlarca kopyasını taşımaktadır. Buradaki problem, tüm hücrelerin aynı bilgiyi içermelerine rağmen şekil, içerik ve işlev bakımından çok farklı olmalarıdır. Öte yandan protistler, ya tek hücreli olarak ya da sadece bir veya birkaç türdeki hücreden meydana gelen koloniler olarak yaşarlar. Peki, aynı bilgiye sahip hücreler nasıl oluyor da farklı hale geliyorlar? Farklı türlerdeki hücreler yetişkin yapısını oluşturmak üzere nasıl bir araya geliyor? Hayvanların ve bitkilerin evrimleşebilmesinden önce ne gibi problemlerin çözülmesi gerekmişti? Bu soruları Bölüm 10'da tartışacağız.

7. Yalnız yaşayan bireyler→koloniler. Başta karıncalar, arılar ve termitler olmak üzere bazı hayvanlar, içlerinden sadece birkaç bireyin yavruladığı kolonilerde yaşarlar. Bu tarz bir koloni, çok hücreli organizmayı andıran bir süper-organizmaya benzetilmektedir. Kısır işçiler bir bireyin vücut hücrelerini, yavru-layan bireyler de eşey hücre öncüllerini anımsatır. Bu tarz kolonilerin ortaya çıkış noktası önemlidir; Amazon yağmur ormanlarındaki hayvan biyokütlesinin üçte birinin karıncalardan ve termitlerden oluştuğu tahmin edilmektedir ve bu, diğer yaşam alanları için de büyük ihtimalle benzerdir. Bu durum, insan topluluklarının kökenine ışık tuttuğu için de ayrıca ilginçtir. Bu kökenlerden Bölüm 11'de bahsedeceğiz.

8. Primat toplulukları→insan toplulukları ve dilin ortaya çıkışı. Bölüm 12'de, insansı maymundan insan topluluğuna geçişteki belirleyici adımın dilin başlangıcı olduğunu öne sürüyoruz. Şimdiden, insan dili ile genetik kod arasındaki benzerlikleri vurguladık. Bu ikisi, sınırsız kalıtımı sağlayan doğal sistemlerdir. İnsan topluluklarının doğası ve kökenini Bölüm 12'de, dilin kökenini ise Bölüm 13'te tartışacağız.

Bilgiyle ilgilendiğimiz için bu listemize belki de dış dünya hakkında bilgi toplama ve topladığı bilgiyi davranışları şekillendirmede kullanma becerisine sahip sinir sisteminin evrimini de dahil etmeliydik. Şüphesiz ki bir sinir sistemine sahip olmak, dilin onu takip eden evrimi için gerekli bir ön koşuldur. Onu dahil etmememizin tek sebebi bu konudaki yetersizliğimizdir!

Listelemiş olduğumuz sekiz geçişten ikisi dışında hepsinin, tek bir nesilde sadece bir kez meydana gelmesi nedeniyle eşsiz olduklarını düşünüyoruz. Bu iki istisna, üç kez gerçekleşen, çok hücreli

organizmaların ortaya çıkışı ve birçok kez gerçekleşmiş olan, kısır sınıfa sahip koloni halinde yaşayan hayvanların ortaya çıkışıdır. Eşsiz bir olaylar dizisine sahip olduğunu düşündüğümüz yaşamın kendisinin başlangıcıyla birlikte, altı eşsiz geçişin meydana gelmesi ilginç anlamlar içermektedir. İçlerinden herhangi biri gerçekleşmemiş olabilirdi ve gerçekleşmemiş olsaydı, ne biz ne de bize benzer herhangi bir organizma var olurdu.

Ortak bir problem

Genetik kodun, cinsiyetin ve dilin kökeni gibi birbirinden farklı olayları tek bir kitapta ele almamızın sebebi, farklı geçişler arasında benzerlikler olduğunu düşünmemizdir. Bu yüzden, içlerinden birisini anlamak diğerlerini anlamamıza ışık tutabilir. Bilhassa bir özellik, tekrar tekrar beklenmedik anlarda ortaya çıkmaktadır. Geçiş öncesinde bağımsız olarak çoğalabilen varlıklar, geçiş sonrasında sadece daha büyük bir bütünün bir parçası olarak çoğalabiliyorlardı. Örneğin:

1. Günümüzde, ökaryotların ortaya çıkmasında, bir zamanlar bağımsız olarak çoğalabilirken şimdiye sadece hücrenin tümü kendisini kopyaladığında çoğalabilen, iki ya da daha fazla türdeki prokaryotun ortakyaşarlığı gibi önemli bir olayın gerçekleştiği genel olarak kabul görmektedir.
2. Cinsiyetin ortaya çıkmasından sonra bireyler sadece eşeyli bir popülasyonun üyeleri olarak üreyebilirken öncesinde eşeysiz olarak, kendi başlarına üreyebiliyorlardı.
3. Yüksek yapıli bir organizmanın (bitki ya da hayvanın) hücreleri büyüme esnasında bölünebilir ancak onların uzun vadedeki gelecekleri (ya da daha ziyade onların genlerinin uzun vadedeki gelecekleri) çok hücreli bir organizmanın bir parçası olmalarına bağlıdır.
4. Karıncalar, üreyebilen sınıfları bile, sadece büyük bir koloninin üyeleri olarak çoğalabilirler, oysa onların ataları bir eşey çiftinin üyeleri olarak üreyebilirlerdi. İnsanların da sadece daha büyük bir sosyal grubun parçası olarak üreyebilmeleri etkileyici bir biçimde doğrudur.

Geçişlerin çoğunun bu ortak özelliği ortak bir problemi doğurur. Neden basit yapıli varlıklar arasındaki (yukarıdaki örnekler-

de prokaryotik hücreler, eşeysiz bireyler, tekil protist hücreleri, tekil karıncalar arasındaki) seçim, yüksek yapıli varlıklardaki (ökaryotik hücredeki, eşeyli popölasyondaki, çok hücreli orga-nizmadaki, karınca kolonisindeki) bütünleşmeyi bozmadı? Bu soruyu cevaplamaya çalışırken, yüksek yapıli varlığın sahip olduđu avantajlara dikkati çekmek yeterli olmaz. Bir karınca kolonisi çevresinden faydalanma konusunda çok becerikli olabi-lir ancak bu, tek bir karıncanın koloniye yardım etmek için neden kendi üreme şansını feda etmesi gerektiğini açıklamaz. Yeterli bir açıklama olması için yüksek yapıli varlığın ortaya çıkışını basit yapıli varlıklar üzerinde etki gösteren seçim bakı-mından açıklamamız gerekir.

Bu, yeni bir problem değildir ve ondan çođu kez “seçilim seviyeleri” problemi olarak bahsedilir. Bu problem Darwin’den beri ortada olsa da bugünkü tartışma, kuşbilimci V. C. Wynne-Edwards tarafından 1962’de yayımlanan *Animal Dispersion [Hayvan Dağılımı]* isimli kitapla başlamıştır. Wynne-Edwards’ın sorduđu soru şuydu: Hayvanların çoğundaki muazzam üreme kapasitesi dikkate alındığında, nasıl oluyor da bu hayvanların sayıları, besin tükenene ve onlar açlıktan ölene kadar artmaya devam etmiyor? Bu soruya vermiş olduđu cevap, hayvanlar açlıktan ölmeye başlamadan önce hayvanların sayılarındaki artışın, genellikle davranışları tarafından sınırlandırıldığı yönünde olmuştı. Wynne-Edwards, bir kuşbilimci olarak, kendi-lerine ait bir bölge belirlemeyen bireylerin üremekten kaçındık-ları gerçeğine dikkat çekmişti (büyüleyici doğa tarihiyle dolu kitabındaki tek örnek bu değildi). Bu tarz bir davranış her ne kadar açlıktan ölmelerini engelleyerek popölasyonun yararına olsa da bu davranışın çiftleşmeyen bireyler için zararlı olduğunu belirtmişti. Bu nedenle böyle bir fedakârlığın “grup-seçilimi” gerektirdiğini savunmuştu: Bencil bireylerden oluşan popölasyonlar yok olurken üyeleri bu tarz davranış gösteren popölasyonlar hayatta kalmaya devam ettiğı için evrim gerçekleşir. Başka bir deyişle, bu tarz davranışlar evrimleşir çünkü seçim, bazı popölasyonları bazı bireyler pahasına değil, diğer popölasyonlar pahasına destekler.

Wynne-Edwards’ın kitabının büyük başarısı şu fikri belirgin hale getirmiş olmasındadır: Eğer bir özelliğın, bir grubun ya da

türün yararına var olduğu iddia ediliyorsa, o zaman seçilimin bireyler arasında değil, türler arasında gerçekleştiği varsayılmaktadır. Buradaki zorluk şudur; eğer bazı özelliklere sahip bireyler seçimle destekleniyor ve seçim o özelliğe sahip bireylerden oluşmuş grupların aleyhine işliyorsa, o zaman çoğu durumda bireysel seviyedeki seçim kazanacaktır: Besin tükenmeye başladığında bazı bireyler çiftleşmeye devam ederken diğerleri çiftleşmekten kaçınırsa, uzun vadede bu, popülasyonun yok olmasıyla sonuçlansa bile, genlerini bir sonraki nesillere aktaracak olanlar, çiftleşenler olacaktır. Aslında Wynne-Edwards tarafından verilen örneklerin çoğu bireyler üzerinde etki gösteren seçim yoluyla açıklanabilir. Örneğin kendilerine bir bölge belirlememiş olan ve çiftleşmeyen bireyler, kendilerini popülasyonun iyiliği için feda etmezler: Kötü bir durumu en iyi şekilde değerlendirirler. Grup seçiliminin devreye girmesine gerek kalmaz.

“Seçilim seviyeleri” argümanı ilk kez, seçilimin tekil organizmalar arasında mı yoksa organizma popülasyonları arasında mı etki ettiği hakkında yapılan bir tartışmayla ön plana çıkmıştır. Bizler bu kitapta birkaç seviyeyle ilgileniyoruz: genler, kromozomlar, hücreler, organizmalar, eşeyli popülasyonlar ve topluluklar. Bu nedenle de farklı seçim seviyeleri arasındaki çekişme bizim için oldukça önemlidir. Bizler, bencil davranışları destekleyen unsurlar arasındaki seçilime rağmen karmaşık varlıkların nasıl evrimleştiğini açıklamak zorundayız.

Bir bileşik varlık mevcudiyetini çok uzun süredir devam ettiriyorsa, artık onun bileşenlerinin geçmişteki bağımsız durumlarına, evrimsel anlamda, geri dönme ihtimalleri mümkün olmayabilir. Bir kanser hücresi, iyi-huyulu komşularına göre kısa vadede bir seçim avantajı elde edebilir ve buna bağlı olarak çoğalabilir ancak özgür yaşayan bir protist olarak uzun vadeli bir geleceğe sahip değildir. Her biri kendi genetik bilgisine sahip bileşik varlıkların kökenini açıklamadaki zorluk tek bir organizmanın farklı bileşenleri arasındaki, günümüzde hâlâ devam eden, çekişmelere işaret ederek gösterilebilir. Aşağıda yer alan dört örnek üzerinde düşünelim:

1. Genler kromozomların birer parçası olduğu ve kromozomlar da Mendel kanunlarına uyduğu için, genlerin

gametlere ve dolayısıyla da bir sonraki nesle aktarılma şanslarının eşit olduğu ve bir genin, organizmanın uyum başarısı pahasına kendisinin aktarılma şansını diğer genlere oranla arttırmak için yapabileceği bir şey olmadığı varsayılabilir. Böyle bir varsayım oldukça yanlış olurdu. Genlerin, sonraki nesillerde daha fazla temsil edilebilmelerini sağlamak için başvurdukları çeşitli hileleri Bölüm 8'de tanımlayacağız.

2. İşçi arıların koloninin iyiliği için kendilerini feda ettikleri herkes tarafından bilinmektedir. Ancak bu her zaman doğru değildir: Bölüm 11'de bundan kaçınmak için başvurdukları çeşitli yolları tanımlayacağız.
3. Bölüm 7'de hücre içi organellerin, bazen organizmanın uyum başarısı pahasına, gelecek nesillerde daha fazla temsil edilmelerini sağlamak için başvurdukları çeşitli yolları tanımlayacağız.
4. Hem Britanya'da hem de Macaristan'da, insanların birçoğu yasadışı olarak vergi kaçırmaktadır.

Eğer bu tarz çekişmeler, uzun süreler boyunca bir arada var olmanın ardından bile değişmeden kalıyorsa, bileşik varlıkların evrimsel kökenleri esnasında çok daha belirgin olmalıdır. Şimdi bu ana geçişlerin, zor olmakla beraber, neden imkânsız olmadıklarının üç sebebini inceleyeceğiz.

Bazı olası çözümler.

Genetik benzerlik

Çok hücreli organizmaların, neredeyse her zaman, tek bir hücreden meydana geldiği, bilinen ama aynı zamanda ilginç olan bir gerçektir. Bunun gerçekleşebilmesi için hücre farklılaşmasının her nesilde tekrar tekrar meydana gelmesi gerekmektedir. Bu, bir mühendisin izleyeceği bir yol değildir. Bunun yerine, halihazırda farklılaşmış hücre gruplarını uygun bir şekilde bir araya getirerek küçük bir homunkülüs¹ yarattı. Oysa bilinen yöntemin çok önemli bir sonucu bulunmaktadır. Bir bireyin

1 Minyatür boyutlarda organlara sahip bir insancık, minyatür insan. -ç.n.

sahip olduğu tüm hücrelerdeki genlerin, döllenmiş yumurta oluştuktan sonra meydana gelen somatik mutasyonlar haricinde, birebir aynı olmasını garanti altına alır.

Bir organizma içindeki genlerin bu şekilde özdeş olması doğal seçilimin, çıkarıcı davranışlardan ziyade işbirlikçi davranışlara yol açan genleri destekleme ihtimalini artırmaktadır. Örneğin bir böbrek hücresinde olabilecek iki alternatif gen düşünelim. Kolaylık olması açısından onlara işbirlikçi ve bencil diyelim. Normal olan işbirlikçi gen, böbrek hücresinin boşaltımdaki olağan işlevini yerine getirmesini sağlarken bencil gen, hücrenin dediferansiye olmasına² ve kan dolaşımına katılarak –böbreğin etkinliğini ve dolayısıyla da bireyin hayatta kalma ya da doğurganlık şansını azaltma pahasına– bir sonraki nesile aktarılma şansının olduğu yere, yani gonadlara³ yolculuk etmesine sebep olur. Peki, hangi genin gen frekansı artacaktır? “Gen frekansının artması” dediğimizde kastettiğimiz şey aynı bilgiyi taşıyan gen kopyasının daha fazla olmasıdır. Önemli olan fiziksel nesne değil, bilgidir. İşbirlikçi gene sahip bir organizma, hepsi (ya da eğer her hücrede iki set genin var olmasına izin verirse yarısı) işbirlikçi genin birer kopyasını alan daha fazla yavruya sahip olacağı için, işbirlikçi genin daha fazla kopyası aktarılacaktır.

Bu aslında, Oxford Üniversitesi’nde zoolog olan William D. Hamilton tarafından, sosyal davranışın evrimini açıklamak üzere öne sürülen bir argümandır. Hamilton daha zor bir sorunu, genetik olarak özdeş olmayan ancak akraba olan bireyler arasındaki işbirliğinin evrimini ele almıştı. Elde etmiş olduğu sonuçlar, $rb > c$ olduğunda işbirliğinin yayılacağını gösteren meşhur eşitsizlikle özetlenebilir. Bu eşitsizlikte r akrabalık derecesini, b sunulan faydayı ve c de iyiliğin bireye maliyetini belirtmektedir. Tek bir bireyin hücreleri için $r = 1$ ’dir.

Öyleyse, başlangıçta bağımsız olan eşleyiciler arasındaki işbirliğinin evrimine olanak sağlayan ilk koşul akrabalıktır. Birbirleriyle etkileşim içinde bulunan bireylerin yakın zaman içinde tek bir atadan gelmesi (ve böylece aynı genetik bilgiye

2 Dediferansiye olma [*to de-differentiate*], hücrenin farklılaşmadan önceki haline geri dönerek özelleşmiş işlevlerini kaybetmesi anlamına gelmektedir. –ç.n.

3 Yumurtalık ya da erbezi gibi eşeylik organları –e.n.

sahip olması) ya da küçük bir ata grubundan gelmesi bu akrabalık durumunu meydana getirir. Büyük dönüşümlerle bağlantılı iki örnekten daha önce bahsetmiştik. Listemizdeki altıncı geçiş, yani çok hücreli organizmaların ortaya çıkışı, muhtemelen her yeni bireyin tek bir hücreden gelişmiş olmasını gerektirmekteydi. Hayvan topluluklarının ortaya çıkışıysa, yeni bir koloninin birkaç birey tarafından kurulmasını gerektirmekteydi: Günümüzde çoğu böcek kolonisi tekil dişiler tarafından kurulmaktadır. Bir diğerinden daha bahsedecek olursak: Dördüncü geçiş boyunca, yani ökaryotların ortaya çıkışında, hücreler bir zamanlar serbest yaşayan bakterilerden türemiş ve hâlâ orijinal bakteriyel genlerin bazılarını sahip olan yeni organelleri (mitokondrileri) içermeye başlamıştı. Tek bir hücre içindeki mitokondriler arasındaki rekabet ve bunun sonucunda da bencil mitokondrilerin evrimi, büyük oranda, bireyin sahip olduğu tüm mitokondrilerin genetik olarak birebir aynı olması nedeniyle baskılanmıştır. Bu durum, eşeyli üremede mitokondrilerin sadece bir ebeveynden –hayvanlarda, anneden– miras alınması ve yumurtada sadece birkaç adet olması nedeniyle gerçekleşir. Böylece bencil mitokondrilerin evrimleşme tehlikesi azalmış olsa da daha sonra göreceğimiz gibi, tamamen yok olmaz.

Sinerji (Birliktelik)

İşbirliği yarar sağlamadıkça evrimleşmez. İşbirliği içindeki bireylerin birlikteyken, tek başlarına hareket ettiklerinde yaptıklarından daha iyi bir iş çıkarmaları gerekmektedir. Böceklerin toplu halde yaşamaya başlamalarının bir nedeni, işbirliği içinde yuvalanmış bir dişi grubundaki dişilerin bazılarının yuvalarını larva döneminde önemli bir ölüm sebebi olan parazitlere karşı korurken diğerlerinin yiyecek arayabilmesidir. Eşleşmiş bir kuş çiftinin kuluçkaya ortaklaşa yatması da benzer bir açıklamaya sahiptir: Birisi yiyecek ararken diğeri kuluçkaya yatabilir. Gerçekten de buradaki prensip iş bölümüdür. Davranışsal örneklerin akla gelmesi kolaydır, halbuki buradaki prensip tüm seviyelerde geçerlidir. RNA dünyasında aynı türdeki moleküller hem enzim olarak hem de kalıtım taşıyıcısı olarak görev almıştır: Bu işlevleri sırasıyla proteinler ve DNA arasında bölüşmek daha verimli olduğu için üçüncü geçiş gerçekleşmiştir. Çok hücreli

organizmalarda hücreler farklı görevleri yerine getirmek üzere özelleşebilirler.

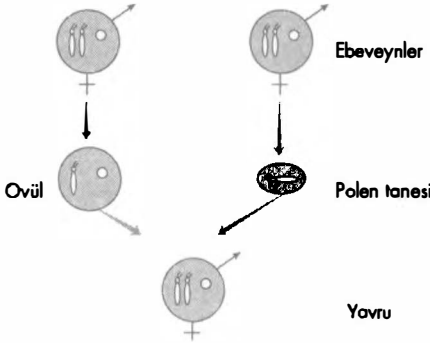
Amerikalı bilgisayar bilimcisi Peter Corning, 1983 yılında yayımlanan *The Synergism Hypothesis* [Sinerjizm Hipotezi] isimli kitabında, sinerjinin sosyal ve biyolojik evrimdeki rolünü gözden geçirmişti. *The Major Transitions in Evolution* [Evrimdeki Ana Geçişler] isimli kitabımızı yazarken, Corning'in bu kitabını görmemiştik ama çoğunlukla da aynı örnekleri kullanarak argümanımızın bu kısmının önceden habercisi olduğunu görmekten mutluluk duyuyoruz.

Merkezi kontrol

İnsan topluluklarında işbirliği, çoğu kez bir tür merkezi otorite tarafından zorla uygulanmaktadır. İngilizlerin ve Macarların çoğu vergilerini öderler çünkü ödemezlerse cezalandırılırlar. Peki buna benzer bir sürecin mevcut olduğu herhangi bir biyolojik sistem var mıdır?

Bu tarz bir merkezi kontrol iki olası şekil alabilir. Birincisi Şekil 2.1'de resmedilmiştir. Yüksek yapılı bitkiler hermafroditler, yani hem tohum hem de polen üretirler. Tıpkı hayvanlarda olduğu gibi, mitokondriler yalnızca yumurta hücreleriyle aktarılırlar. Bir genin bakış açısıyla bakarsak, mitokondrideki bir gen olsaydınız ne yapardınız? Bir gen olarak, yapmak isteyeceğiniz şey (yani, genin yapmak için seçileceği şey) gelecek nesillerde kendinizden daha fazla kopya olmasına yol açmak olurdu. Eğer mümkün olsaydı, çiçeğin erkeklik organlarının gelişmesine engel olabilirdiniz çünkü kaynaklarını polen yapımı için harcamayan bir bitki daha fazla tohum ve böylece de sizden daha fazla kopya üretmiş olurdu. Aslına bakılırsa, mitokondrilerdeki genlerin erkek bitkilerde kısırlığa sebep olduğu birkaç durum bilinmektedir ve bunlardan biri *Thymus vulgaris*'te yani, yaban kekiğinde yoğun olarak incelenen bir vakadır. Şimdi durumu bir de tohumla ya da polenle aktarılabilen kromozomal bir gen bakış açısıyla ele alalım. Erkek kısırlığı bu tarz bir genin çıkarına olmazdı. Bu nedenle, *Thymus*'ta mitokondriyal genlerin etkilerini baskılayan ve erkek doğurganlığını tekrar sağlayan kromozomal genlerin bulunması anlaşılabilir.

Bu, sadece genler arasındaki uyumsuzluğun bir örneği olarak görülebilse de aynı zamanda merkezi kontrolün bir örneği olarak da görülebilir. Kromozomal genlerin sayısı mitokondriyal genlerin sayısından çok daha fazladır bu yüzden kısırlığa sebep olacak şekilde mutasyona uğrayabilecek her mitokondriyal gen için onu baskılayabilecek en azından bir kromozomal genin var olması pek şaşırtıcı değildir. Amerikalı biyolog Egbert Leigh bu etkiyi “genler parlamentosu” olarak adlandırmıştır. Parlamentolar oy çokluğu ilkesiyle yönetilirler. Leigh’in düşüncesine göre, en olası bencil gen türleri için bile, bencil davranışın baskılanmasının çıkarlarına olacağı çok daha fazla gen olacaktır. Elbette hiçbir oylama yapılmaz: Bu sadece olası mutasyon türlerinin sayısı ile ilgili bir durumdur. Bu konuya Bölüm 8’de geri döneceğiz.



Şekil 2.1 Hermafrodit bir bitkide üreme. Yavru, anne ve babadaki her bir kromozom türünden (şekilde sadece bir tür gösterilmiştir) bir kopya alır ama çember şeklinde bir kromozoma sahip mitokondrilerini sadece ovülü oluşturan ebeveynden alır. Mitokondrinin içindeki bir gen sadece ovüllerde aktarıldığı için borcunu ödemek için polen üretimini baskılamak üzere çalışır ve böylece ovüller için daha fazla kaynak ayrılmış olur. *Thymus* gibi bazı bitkilerde, mitokondrideki genler gerçekten de polen üretimini baskılar ancak onların bu eylemleri de çoğu zaman çekirdek kromozomları üzerindeki genler tarafından baskılanır. Bu durum, çekirdek genleri tarafından yapılan bir tür “merkezi kontrol” ya da “denetleme” mekanizması olarak görülebilir.

Merkezi kontrol olarak görülebilecek oldukça farklı başka bir fenomen daha vardır. Bunu da yine bir örnekle açıklayacağız. Likenler, bir mantar ile bir alg türünün ortakyaşar birlikteliğidir.

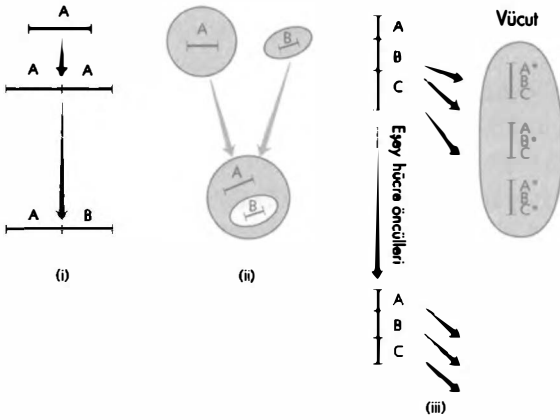
İlgili alg türleri bağımsız olarak yaşayabilirler ya da bir liken birliği oluşturmak için mantarlar tarafından yutulabilirler. Bunu bir kölelik örneği olarak mı düşünmeliyiz yoksa bir işbirliği örneği olarak mı? Nasıl karar verebiliriz? Eğer bunu bir işbirliği örneği olarak düşünürsek, o zaman her iki tarafın bundan yarar sağlamasını ve dolayısıyla ortakyaşar birlikteliğini destekleyici özelliklere sahip olmalarını beklerdik. Liken birliklerinin çoğunda, alglerin mantar ile birlikteliklerini desteklemek üzere evrimleşmiş özelliklerini göstermeyi başaran kimse olmamıştır. Emin olmak zor olsa da buradaki uygun görüntü işbirliğinden ziyade kölelik olabilir; ortakyaşar birlikteliklerin bu soruyu akılda tutarak dikkatlice incelenmesi gerekir.

Sonraki bölümlerde, bağımsız varlıkların birlikte var olmaya başladıkları çeşitli geçişleri ayrıntılı olarak ele alacağız. Bu geçişler için hem akrabalık hem de sinerji önemliydi. Zaman zaman merkezi kontrolün de konuyla bağlantılı olabildiği görülmüştür.

Öngörü de yok geri dönüş de

Geçişlerin, üzerinde durulması gereken iki özelliği daha vardır. İlki, doğal seçimle evrimin öngöründen yoksun olmasıdır. Bir geçiş, gelecekte gerçekleşecek evrimler için yeni olasılıklar yaratabilse de gerçekleşme nedeni bu değildir. Örneğin ökaryotların prokaryotlardan ortaya çıkma süreci, kromozom yapısındaki ve her bir kromozom kopyasının hücre bölündüğünde yavru hücreye aktarılma şeklindeki büyük değişiklikleri kapsıyordu. Bu değişiklikleri bazı ayrıntılarıyla birlikte Bölüm 6'da anlatıyoruz. Değişiklikler gerçekleşmeden önce, kopyalanabilen toplam DNA miktarı üzerinde ciddi bir kısıtlama olduğunu (ki bunun da prokaryotlardaki maksimum DNA içeriğini sınırlandırdığını) iddia ediyoruz. Değişikliklerden sonra bu kısıtlama kalkmış ve karmaşıklığın daha fazla artmasına izin verilmiştir. Ancak değişiklikler, kısıtlamayı kaldırdıkları için gerçekleşmemiştir. Eğer yanılmıyorsak prokaryotların sert, dış hücre duvarları yok olduğu için ilk ökaryotlar bu değişiklikleri yapmak zorunda kalmışlardı. Bu kalıp, yani bir değişikliğin bir sebep yüzünden gerçekleşirken başka sebepler yüzünden çok önemli etkilere sahip olması, sıklıkla tekrarlanmaktadır.

Bir diğer özellik, geçişler bir kez meydana geldikten sonra onları tersine çevirmekteki zorluktur. Bu özellik cinsiyet örneğiyle çok iyi bir şekilde açıklanabilir. Açık tohumlu bitkilerden (iğne yapraklı ağaç) hiçbirinin eşeyli üremeden partenogeneze geri dönmemiş olması şaşırtıcı bir gerçektir. Bunun açıklaması gayet basittir. Hücre içi organellerin eşeyli üremede genellikle sadece tek bir ebeveyn tarafından aktarıldığını daha önce ifade etmiştik. Açık tohumlu bitkilerde, kloroplastlar (fotosentez yapan organeller) yalnızca polenle aktarılırlar. Bundan dolayı, partenogenetik olarak üretilmiş tohumlar büyüyemeyen renksiz fideler meydana getirirdi.



Şekil 2.2 Tek bir bireyde genetik bilgiyi artırmanın üç yolu. (i) Duplikasyon ve iraksama: Tek bir gen duplike olur (ikilenir) ve ardından bu iki kopya DNA dizisi bakımından farklılaşır. (ii) Ortak yaşam: Farklı atalara ve genetik bilgiye sahip olan iki birey (genellikle birinin diğerini yutmasıyla) birleşir. (iii) Epigenез: Çok hücreli organizmalarda, genetik mesajın tamamı (ABC, vb), döllenmiş yumurtadan bir sonraki nesli oluşturmak üzere birleşecek olan gametlere (eşey hücrelerine), "eşey hücre öncülleri" içinde aktarılır. Gelişim esnasında mesajın tamamı bütün vücut hücrelerine aktarılır, ne var ki farklı hücrelerde mesajın farklı kısımları aktiftir (* aktif olan genleri belirtmektedir).

Eşeyli bir organizmanın partenogeneze geri dönebilmesi için üstesinden gelmesi gereken buna benzer birçok engel olduğu ortaya çıkmıştır. Eşey bir kez oluşunca birçok ikincil uyarlanım onunla ilişkili hale gelmiş ve böylece de ondan kopmak güçleşmiştir. Öyle ki hiçbir memeli yumurtası, vahşi doğada ya da laboratuvarında, döllenme olmadan gelişmeyecektir. Bunun sebebi anlaşılabilir ancak

karmaşıktır: Her şeyden önce bunun, eşeyin evrimleşmesine yol açan sebeplerle hiçbir ilgisi yoktur. Ancak eşeyli popülasyonlar kimi zaman partenogenetik yavrulara sahip olabilmektedir. Gerçekten de doğada, birçok çiçekli bitkinin ve kertenkeleler gibi karmaşık hayvanların da dahil olduğu, oldukça çok partenogen bulunmaktadır. Öte yandan diğer geçişlerin çoğunda geri dönüşmezliğe kesin gözüyle bakılmaktadır. Hiçbir zaman çok hücreli organizmalar tek hücreli yavrulara; ökaryotlar prokaryotik yavrulara sahip olamaz; kısır kaslara sahip koloni halinde yaşayan böceklerin yalnız başına yaşayan yavruları olup olmadığıysa belirsizdir.

Genetik bilgi nasıl arttı?

Bir fili nitelendirmek için tam olarak ne kadar DNA gerektiğini söylemek güç olsa da bu miktar kesinlikle bir bakteriyi nitelendirmek için gerekli olandan fazladır. Şekil 2.2, bilginin bir nesil boyunca artabileceği üç yolu göstermektedir: duplikasyon ve farklılaşma, ortakyaşam ve epigenez.

Duplikasyon ve ıraksama

Genetik bilgi artışının en kolay süreci, uzunluğu tek bir gen-den tam bir kromozom setine kadar değişiklik gösterebilen bir DNA parçasının duplikasyonudur. Bu tarz rastlantısal olaylar pek de nadir değildir. Bir duplikasyon, kendi içinde, mevcut toplam bilgi miktarına bir şey katmaz: Bir mesajın iki kopyası tek kopyanın içerdiğinden daha fazla bilgi içermez. Tek yaptığı, daha sonradan seçilim tarafından programlanabilecek ilave DNA üretmektir. Ancak bu işlemin, bilgisayara bellek eklemekten oldukça farklı bir işlem olduğuna dikkat etmek gerekir. Bilgisayara eklenen ilave bellek başlangıçta (önceden programlanmış bir çip eklenmediği sürece) boş olurdu. Evrimde, yeni DNA, gereğinden fazla olsa da halihazırda bir mesaj taşımaktadır. Yeni bilginin ortaya çıkması için bu mesajın adım adım değiştirilmesi gerekmektedir.

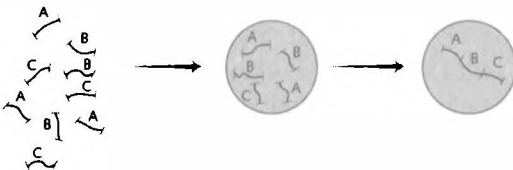
Gen duplikasyonunun önemli olduğunu biliyoruz. Kanda oksijen taşıyan protein, yani hemoglobin bunun klasik bir örneğidir. Bu protein, her biri farklı bir gen tarafından kodlanan iki çeşitten oluşmuş dört alt-birimli bir bileşiktir. İki gen, ardından küçük bir

farklılaşmanın gerçekleştiği bir duplikasyonla ortaya çıkmıştır. Memeli fetüsünde de ilave bir duplikasyon ve ıraksama süreci farklı bir hemoglobini ortaya çıkarmıştır. Gen duplikasyonu yaygın olsa da her zaman bilgide bir artışa yol açmaz: Doğal seçim birinin yeterli olması durumunda iki kopyayı da korumaz bu yüzden çoğu zaman iki kopyadan birisi bozulur. Kromozomlarımız bu tarz psödogen (yalancı gen) denilen fosil genlerle doludur. İkinci kopyanın yeni bir işlev kazandığı durumlar nadirdir.

Buradaki önemli nokta, tek bir gen duplikasyonunun ya da tüm genom duplikasyonunun kendi içinde önemli bir yenilik üretmemesidir. Duplikasyon süreci sadece, ihtiyaç duyulmayan ve böylece yeni fonksiyonlar yerine getirmesi için programlanabilecek ilave DNA ortaya çıkarır. Karmaşıklıkta bir artışa sebep olmaz ama böyle bir artışın daha sonra gerçekleşmesi için hammaddeyi sağlamış olur.

Ortakyaşam

Ortakyaşam, farklı türlerde iki bireyin birlikte yaşamaya başladığı süreçtir. Çoğu ortakyaşar, doğası bakımından parazittir; birey, bir diğerinin zarar görmesi pahasına bu ortaklıktan yarar sağlar. Ancak biz burada, her iki tarafın da karşılıklı yarar sağladığı ortakyaşamla ilgileniyoruz. Ortakyaşamın ökaryotik hücrelerin kökeniyle olan ilişkisini Bölüm 9'da tartışıyoruz. Şekil 2.3'te, ortakyaşamın, bağımsız olarak replike olan farklı moleküllerin önce bir hücre zarıyla çevrildiği ve daha sonra bir kromozomu oluşturmak üzere uç uca eklendiği önceki iki geçişteki rolünü resmetmekteyiz. Ortakyaşam, bir birey içerisindeki genetik bilgide ani bir artışa yol açması nedeniyle duplikasyondan farklıdır. Her ne kadar bilginin bir kısmının gereksiz olduğu ve sonradan kaybolduğu kanıtlanabilir olsa da yeni birey, iki ortakyaşarda bulunan tüm bilginin toplamına sahiptir.



Şekil 2.3 Yaşamın erken dönem evrimindeki ortakyaşam. Başlangıçta, A, B ve C gibi kendini kopyalayan farklı moleküller çözelti içinde serbestti ya da belki

bir yüzeye bağlıydı. “Hammaddeler” için, yani oluştukları küçük moleküller için rekabet ederlerdi. Daha sonra, farklı eşleyiciler bir zarla çevrenir ya da proto-hücre içinde hapsedilirdi. Eğer bir proto-hücrenin büyümesi ve bölünmesi, içerdiği moleküllerin sayısına bağlı olsaydı, o zaman bir dereceye kadar işbirliği yapanlar lehine bir seçim gerçekleşirdi. Son olarak, farklı moleküller bir “kromozomu” oluşturmak üzere uç uca birleşirdi. Böylece, bir molekül ancak hepsi birlikte replike olduğu zaman kopyalanabilirdi ve işbirliği de daha kuvvetli bir biçimde seçilmiş olurdu.

Epigenez

Fibroblastlar, karaciğer hücreleri ve epitel hücreleri farklı hücrelerdir ve bu farklılıkları kalıtsaldır. Eğer fibroblastlardan bir doku kültürü oluşturulursa, hücreler birçok kez bölünecektir ama yavruları hâlâ fibroblast olacaktır. Aynı şekilde, epitel hücrelerinin yavruları da hâlâ epitel hücreleridir ve bu diğerleri için de geçerlidir. Peki, bu tarz bir kalıtsallık nasıl işlemektedir?

Kalıtımın bilgi içerdiğini açık bir biçimde anlayan ilk biyolog August Weismann’dı. Weismann, yaygın olarak kabul gören sonradan edinilmiş özelliklerin kalıtsal olduğu fikrini reddetmişti çünkü bir demir ustasının kaslarının nasıl olup da spermelerini etkileyerek onun çocuklarının da kaslı bir yapılarının olmasını sağlayabileceğini anlayamıyordu. *The Evolution Theory* [Evrin Teorisi] (1902; 1904’teki İngilizce çevirisinden alıntı yapıyoruz) isimli kitabında, böyle bir varsayımın “Çin’e gönderilen İngilizce bir telgrafın Çin’e ulaştığında Çince olacağını varsaymaya çok benzediğini” söylemişti. Bu yüzden, vücut hücrelerinin birbirlerinden nasıl bu kadar farklı olabileceği konusunda şaşkındı. İki olası açıklamanın bulunduğunu düşünmüştü. Desteklemiş olduğu fikir, döllenmiş yumurtanın tam bir gen setini (onlara kimlikler demişti) içerdiği ancak gelişim esnasında böbrek hücrelerinin sadece böbrekte gerekli olan kimlikleri, epitel hücrelerinin epitel dokuda gerekli olan kimlikleri ve benzeri şekilde diğer hücrelerin ilgili kimlikleri aldığıydı. Sadece eşey hücre öncülleri tam bir kimlik setini koruyordu. Bununla birlikte Weismann, alternatif bir açıklamanın da mümkün olabileceğini görmüştü. Her bir hücre türü, tam bir gen setini alıyordu ama farklı genleri aktive eden farklı harici uyarıcılar aldıkları için farklılaşıyorlardı. Bugün doğru olarak kabul ettiğimiz bu fikri, çok sayıda özel uyarıcı gerektirmesinden dolayı reddetmişti. Hoş görülebilir bir

hataydı. Bu uyarıcıların doğasını günümüzde, bir yüzyıl sonra, daha yeni anlamaya başlıyoruz.

Çok hücreli organizmaların birçoğunda gerçekleşen şey budur. Birkaç istisna dışında, her hücre tam bir gen setini alır ama farklı hücrelerde farklı genler aktiftir. Bir hücre bölündüğünde bu aktivasyon koşulu yavru hücrelere aktarılmaktadır. Bu, yeni tür bir kalıtım, epigenetik kalıttır ve DNA baz dizisindeki farklılara bağlı değildir. Bu mekanizma, Bölüm 9'da daha ayrıntılı olarak tanımlanmaktadır.

Öyleyse bir embriyo, biri DNA baz dizilerinin kopyalanması, diğeri de gen aktivitesi koşullarının kopyalanmasına bağlı olan ikili bir kalıtım sistemine sahiptir. Hayvan vücudunda bulunan farklılaşmış hücreler, karınca kolonisindeki farklı kast sistemleri ve insan topluluklarındaki farklı iş ve meslekler arasında bariz bir benzerlik vardır. İsrailli biyolog Eva Jablonka, hayvan vücudu ile toplum arasındaki benzerliğin, sadece farklılaşmış bölümlerin var olmasından çok daha derin olduğuna dikkat çekmiştir. İnsan toplumu da DNA'ya ve dile dayalı olan ikili bir kalıtım sistemine bağlıdır.

BÖLÜM 3

KİMYADAN KALITIMA

Darwin'in *Türlerin Kökeni* eserinin son cümlesi şöyle der: "Yaratıcının başlangıçta bütün özünü birkaç ya da bir biçime nefes verdiği yaşamı böyle anlayan ve bu gezegen, değişmez çekim yasasına göre dönüp dururken, böylesine basit bir başlangıçtan en güzel, en olağanüstü biçimlerin evrimleşmiş ve evrimleşmekte olduğunu kavrayan bu yaşam görüşünde gerçekten ihtişam vardır". "Yaratıcı" ifadesine ilk baskıda yer verilmeyip bu ifadenin sadece ikinci baskıda belirtilmiş olması ilginçtir. Darwin'in, ilerleme kaydetme umudunun çok az olduğu bir problemi, yaşamın başlangıcı problemini, belki de eşi Emma'yı memnun etmek için dini bir yorumlama meselesi olarak bırakmaya istekli olduğu görülüyor. Buna karşılık, insanlığın kökeni problemi yararlı bir şekilde düşünebildiğine inandığı bir problemdi.

İlkel Çorba

Yaşamın kökeni aleyhine yapılan ilk ciddi bilimsel saldırılar 1924 yılında Rus biyokimyacı A. I. Oparin ve 1929 yılında J. B. S Haldane'den geldi. İlkel atmosferde serbest oksijenin bulunmadığı koşullarda, morötesi ışıklarda ve yıldırım boşalmalarındaki enerji kullanılarak çok çeşitli organik bileşiklerin sentezlenebileceğini savundular. Oksijenin yoksunluğu çok önemliydi çünkü aksi takdirde oluşan herhangi bir organik bileşen hızla karbondioksit (CO_2) ve suya (H_2O) oksitlenirdi. Haldane, organik bileşiklerle beslenen canlı organizmaların yokluğunda denizin, seyretilik sıcak bir çorba kıvamına ulaşacağını öne sürdü.

1953 yılında Harold Urey'in tavsiyesi üzerine Stanley Miller su, metan (CH_4) ve amonyak (NH_3) içeren bir hazneden elektrik akımı geçirerek bu fikri test etti. Sonuçlar şaşırtıcıydı. Bu ve benzeri deneylerde, proteinleri meydana getiren amino asitlerin birçoğu, çeşitli şekerler, çeşitli pürin ve pirimidinler (RNA ve DNA'yı oluşturan nükleotidlerin bileşenleri) de dahil olmak üzere çok farklı türde organik bileşik üretilmiştir.

Bu deneyler çok cesaret verici olsalar da bazı engeller vardı. Bazı temel moleküller ya düşük hacimlerde mevcuttu ya da tamamen noksandı. RNA ve DNA'nın omurgasını oluşturan riboz şekeri üretiliyordu ama miktarı düşüktü. Biyolojik zarları oluşturmak için gerekli olan uzun zincirli yağ asitleri yoktu. Belki de daha önemli olan, bu basit organik moleküllerin biyolojik polimerler oluşturmak için nasıl birbirine bağlanabildiği idi. Örneğin proteinler, belirli bir kimyasal bağla (peptit bağı) birleştirilen amino asit zincirlerinden oluşur. Kimyager olmayanlar proteini, farklı türlerde boncukların özel bir çeşit bağla belirli bir sıraya göre birleştirildiği bir kolye olarak düşünebilir. Sidney Fox, bir amino asit karışımının ısıtıp kurutulması ve sonra suda çözülmesi yoluyla, zayıf katalitik aktivite sergileyen amino asit zincirler elde edebileceğini keşfetti. Bununla birlikte amino asitler, ne yazık ki sadece peptit bağlarıyla değil, çok farklı şekillerde birbirine bağlanmaktaydı. İkinci bir polimer sınıfı olan nükleik asitler için de benzer durumlar ortaya çıkmaktaydı. RNA ve DNA, nükleotidlerden oluşan polimerlerdir ve Miller tipi deneylerde sentezlenebilir olsalar da, ki bu hiç kolay değildir, uygun bir şekilde nasıl bağlanabildikleri net değildir. Bu bağlardan birkaçının yanlış türde olması eşlenmeyi engellerdi.

Özetlersek, modern organizmalardaki önemli bileşiklerin birçoğunun da dahil olduğu çok sayıdaki organik bileşiğin abiyotik olarak nasıl oluşturulduğunu görmekte bir zorluk yoktur. Ancak oluşan reaksiyonların özgülükleri bulunmamaktadır ve belirli kimyasal bağlarla bağlanmış polimerlerin (proteinler, nükleik asitler) nasıl oluşabileceğini anlamakta ayrı bir güçlük bulunmaktadır.

İlkel Pizza

Yakın bir geçmişte, karşılaşılan bu zorluklardan kurtulmaya imkân sağlayacak bir yol, bu alana bir anlamda alışılmadık kat-

kılarda bulunan Günter Wächtershäuser tarafından önerilmiştir. Kimya alanında doktora yapmış olmasına rağmen, bir kurumda ya da üniversitede çalışmayan Wächtershäuser, Münih'te kimya patentleri için patent avukatlığı yapmaktadır. (Einstein'ın da özel görelilik teorisini geliştirdiği sırada bir patent bürosunda çalışıyor olması tuhaftır.) Wächtershäuser, 1980'lerin sonlarında yaşamın kökeni hakkındaki ilk yayımlanmış eserinden önce, Karl Popper'ın felsefesinden fazlasıyla etkilenmişti. Bu etki onu, test edilebilir hipotezler fikrini ciddiye almaya ve pek de geleceksel olmayan bu alandaki, ne yazık ki oldukça yaygın, kuramsal baştan savmacılıktan nefret etmeye itmişti.

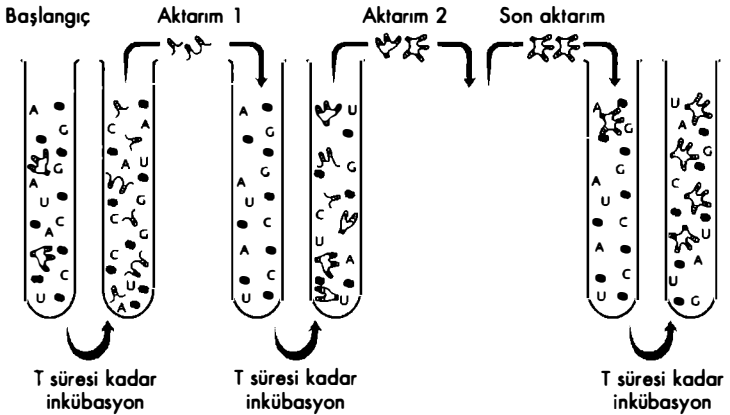
Düşündüğü şey, yüklü bir yüzeye bağlanmış iyonlar arasında reaksiyonların oluşabileceği fikriydi (kimyager olmayanlar için belirtirsek eğer bir iyon, elektrik yüklü bir atom ya da moleküldür). Örneğin katı haldeki sıradan tuz elektrik yüklü değildir ancak moleküller suyun içinde eriyik haldeyken pozitif yüklü sodyum ve negatif yüklü klor iyonlarına ayrılır. Pek çok önemli organik bileşik, eriyik haldeyken iyonlaşır: Hem nükleik asitlerde hem de enerji metabolizmasında önemli olan fosfat iyonu, PO_4^{-3} , buna bir örnektir. Zıt yüklerin birbirini çekmesi nedeniyle, çözelti içindeki iyonlar yüklü yüzeylere bağlanmaya başlarlar. Sonrasında, sabit bir doğrultuyu koruyarak yüzey boyunca yavaş ve serbest bir şekilde hareket ederler. Bu durum, meydana gelen kimyasal reaksiyonların hem hızını hem de özgüllüğünü büyük ölçüde artırır. Fosfat iyonu gibi, negatif yüklü iyonların biyokimyadaki önemi nedeniyle, Wächtershäuser, ilgili yüzeyin pozitif yüklü demir piritler ya da aptal altını, olduğunu ileri sürmektedir.

Wächtershäuser, gerçekleşmiş olabilecek, çok belirli bazı kimyasal reaksiyonlar öne sürmüştür; artık onun fikirlerinin deneysel olarak test edilmesi gerekmektedir. Yüzey bağlanması'nın önemli olmasının bir sebebi, moleküllerin belirli bir doğrultuda tutunmaları ve sadece tek bir boyutta hareket etmekte serbest olmalarıdır. Eğer bir kısmı ters yönde tutunmuş ya da hepsi üç boyutta da hareket etmek özgüllüğüne sahip olmuş olsaydı, asla birbirlerine bağlanamazlardı. Bir yüzeye bağlanma aynı zamanda, etkileşime giren moleküllerin yerel derişimini artırır ve böylece reaksiyonu hızlandırır. Bu durum, eşit derecede

önemli olarak, reaksiyona giren moleküllerin birbirlerine göre belirli bir doğrultuda tutunmalarını sağlar ve bu da reaksiyonların özgüllüğünü artırır.

Eşlenmenin kökeni

Kendi eşlenmesi için enzime ihtiyaç duymayan ilk yapay replikatör, 1986 yılında K. von Kiedrowski tarafından sentezlenmişti. Kopyalanan molekül, altı baz çiftinden oluşan küçük bir DNA parçasıydı: Yeni kopyaların yapıldığı “birimler”, her biri birbirine uç uca bağlı üç bazdan oluşan iki tek-zincirli moleküldü. Bu, önemli bir başarı olmasına rağmen sorunumuza henüz bir çözüm sağlamıyordu. Bizim sınırsız bir kalıtım sistemine ihtiyacımız varken bu sistem sınırlı bir kalıtıma sahiptir. Ne olursa olsun bu, homolog baz eşleşmesiyle kopyalanan bir sistem anlamına gelmektedir. Canlı organizmaların yokluğunda ortaya çıkabilen ve enzim olmadan kopyalanabilen monomerlerden oluşmuş böyle bir sistemi şimdiye kadar geliştirebilen olmamıştır.



Şekil 3.1 Test tüpünde evrim. İlk tüp, RNA'nın sentezi için kullanılan dört nükleotidi, RNA'yı kopyalayan bir replikaz enzimini ve bir RNA “primer” molekülünü¹ içerir. Bu primer molekülü, bazı hatalarla birlikte birçok kez kopyalanır. T süresi kadar bir inkübasyon döneminin ardından bir damla çözelti, nükleotid ve enzim içeren (ama, elbette, herhangi bir primer içermeyen) yeni bir

1 Primer (öncül) moleküller, DNA ya da RNA sentezinin başlamasını sağlayan nükleik asit dizileridir. -ç.n.

tüpe aktarılır. İnkübasyon ve aktarım işlemi süresiz olarak tekrarlanabilir ve RNA molekülü popülasyonundaki evrimsel değişiklikler gözlenebilir.

Var olan en basit eşlenme sistemi Şekil 3.1'de gösterilmektedir. Bu, hiçbir hücrenin bulunmadığı bir test tüpü içinde gerçekleşen evrimin gerçek bir örneğidir. RNA moleküllerinin, bu ortamda kendilerini kopyalamada gittikçe daha iyi hale geldikleri görülmektedir. Tek başına rastlantıyla hiçbir zaman ortaya çıkmayacak olan uyarlanımlar üretmek, doğal seçilimin gücünün güzel bir göstergesidir. Doğru koşullar altında evrimin bitiş noktası, başlangıç dizisine bakılmaksızın, 235 baz uzunluğunda benzersiz bir RNA molekülüdür. Ancak bu örnek, doğal seçilimin alışılmadık uyarlanımlar üretme gücünü gösterse de eğer ilk eşleyicilerin kökenini aydınlatmak istiyorsak, bir anlamda aldatmaca sayılır. Sistem, sadece doğru monomerler ve daha da önemlisi, karmaşık bir enzim olan Q_ϕ replikazı sağlandığı için çalışmaktadır. İlkel Dünya'da, yaşamın başlangıcından önce, böyle bir enzim bulunamazdı.

Nükleik asit benzeri bir molekülün, enzimatik olmayan kopyalanmasının anlaşılmasındaki zorluk, birimlerin, yani monomerlerin birbirine bağlanmasındaki spesifikliği açıklamakta yatar. Eğer yanlış kimyasal bağlar oluşursa eşlenme engellenecektir. Şu an için en iyi umudumuz, RNA'ya göre kimyasal olarak daha basit bir omurgaya sahip ve dolayısıyla monomerlerin bağlanabileceği yer sayısı az olan bir polimer aramak gibi gözüküyor. Bir yüzey üzerindeki metabolizmadan elde edilecek ilave özgüllük de yardımcı olabilir. Şimdilik, sınırsız kalıtım içeren moleküllerin kökenini çözülmemiş bir problem olarak kabul etmek zorundayız. Yine de hızla gelişme kaydedilmektedir. Yaratılışçılara, *Türlerin Kökeni*'nin son cümlesine rağmen, sınırsız kalıtıma sahip bir molekülü ancak Tanrı'nın oluşturabileceği fikrine inanmalarını tavsiye edemeyiz.

Eşlenmenin hassasiyeti ve hata eşiği

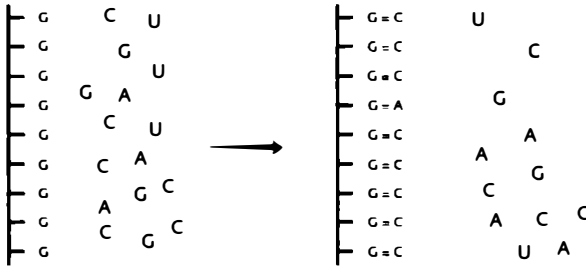
Eşlenme mükemmel değildir. Eğer mükemmel olsaydı, seçilimin üzerinde etki göstereceği bir çeşitlilik olmazdı. Ancak ilk başlarda sorun, mutasyonun çok az olması değil çok fazla olması olurdu. Çoğu mutasyon uyum başarısını azaltır. Bu nedenle

anlamalı bir mesajı devam ettirmek için seçilime ihtiyaç vardır. Eski bir oyun olan kulaktan kulağa, seçim olmadığında sonucun kaos olduğunu gösterir. Peki, eşlenme ne kadar hatasız olmalıdır? Kendisinden iki kopya üretmek için kendini eşleyen bir mesaj –örneğin bir DNA molekülü– hayal edin. Bu iki kopya da dört kopya üretmek için kendini eşler ve bu böyle devam eder. Eşlenme sırasında yanlış kopyalar oluşur ve sonuçta ortaya çıkan hatalı kopyalar seçimle elenir. Sadece mükemmel kopyalar hayatta kalır. Her bir kopyalamanın ardından ortalama olarak en az bir kopyanın mükemmel olması gerektiği açıktır. Aksi takdirde seçim, mesajın bütünlüğünü koruyamaz. Bu durum, kopyalanan her bir baz için müsaade edilebilir mutasyon oranına bir üst sınır ya da eşdeğer biçimde, belirli bir mutasyon oranı için mesaj uzunluğuna bir üst sınır koyar.

Genom büyüklüğü ya da sembol (baz) başına mutasyon oranı bu kritik üst sınırın üzerine çıktığında, mutasyona uğramış mesajlar birikir. Manfred Eigen ve Peter Schuster'ın "hata eşiği" olarak adlandırdıkları olay budur. Bu üst sınırın kabaca nerede olduğunu görmek kolaydır. Uyulması gereken koşul, her eşlenmede ortalama olarak en az bir kusursuz kopyanın yapılması gerektiğidir. Eğer n adet sembol varsa bu, bir sembolün kopyalanması sırasında, yaklaşık olarak, gerçekleşecek hata olasılığının $1/n$ 'den büyük olmaması gerektiği anlamına gelir. Başka bir deyişle, eğer genom 1.000 baz içeriyorsa, bir eşlenmede baz başına mutasyon oranı $1/1.000$ 'den büyük olmamalıdır.

Şekil 3.1'de gösterilen türde deneylerde hata oranı $1/1.000$ ila $1/10.000$ aralığındadır. Bu, 1.000 ila 10.000 baz aralığında bir genomun oluşmasına izin verirdi. Yalnız bu deneylerdeki eşlenmeler bir enzim sayesinde gerçekleştirilmektedir; eğer bir enzim yoksa, hata oranı çok daha yüksek olur. Şekil 3.2, Leslie Orgel tarafından yapılmış bir deneyi göstermektedir. Bu deneyde 'hata', şablonda G'nin C dışında bir baz ile eşleştirilmesiyle meydana gelir. Hata oranı ortama, sıcaklığa ve benzeri değişkenlere bağlıdır ama oldukça kabaca bir şekilde, yanlış bazın 20'de bir kez G ile eşleştiği söylenebilir. Bu sonuçlar, spesifik enzimler

olmadan önce, genomun maksimum boyutunun yaklaşık 20 baz olduğu anlamına gelmektedir.



Şekil 3.2 Baz eşleşmesi üzerine bir deney. Tümü G dizilerinden oluşan bir RNA zinciri, RNA'yı oluşturan dört bazı da –yani A, C, G ve U– içeren bir çözeltiye koyulur. Beklendiği üzere, C'ler G'lerle eşleşir ancak arada rastlantısal bir hata meydana gelir: Şekilde bir A'nın, G'lerden biriyle eşleştiği gösterilmektedir. Bu eşleşme, herhangi bir spesifik enzimin varlığına bağlı değildir. Bununla birlikte, C'ler yeni bir zincir oluşturmak için birbirlerine bağlı değildir: Bu işlem için bir enzim gereklidir.

Bunun oldukça ciddi bir sıkıntı olduğu ilk bakışta bellidir ve dolayısıyla uzun zamandır da bu gözle bakılmaktaydı. Yaşamın kökeniyle ilgili *Catch 22*² gibi bir çeşit içinden çıkılmaz bir durum meydana getirmektedir. Belirli bir enzim olmadan, genom büyüklüğü yaklaşık 20 bazla sınırlı kalır; ama sadece 20 baz, baz dizisini belirli bir proteine dönüştürmek için gerekli olan transkripsiyon mekanizmaları şöyle dursun, bir enzim bile kodlayamaz.

Bu ikilemden kurtuluşu beklenmedik bir kaynak sağladı. Enzimlerin oluşturulması için proteinlere ve transkripsiyon mekanizmalarına ihtiyaç duyulmadığı ortaya çıktı: RNA moleküllerinin kendileri enzim olabilirler. Bu keşfin önemi bir sonraki bölümde ele alınmıştır. Esas itibarıyla, ilk RNA moleküllerinin çoğalmak için bir protein polimerazına ihtiyacı yoktu; onlar kendilerini kopyaladılar. Ama eşleşmenin hassasiyeti problemini terk etmeden önce, cevaplanması gereken başka bir soru vardır. Bir enzimin varlığında, hata oranının 1/1.000 – 1/10.000'e düşürülebileceğini

2 Bu deyim, 1961 yılında Joseph Heller'in *Catch 22* romanında ilk defa kullanılmıştır ve çelişen kurallar ya da kısıtlamalar nedeniyle kişilerin kaçınmayacağı paradoksal durumları tasvir eder. –e.n.

söylemiştik. Bu da genom büyüklüğünde yaklaşık 10.000 bazlık bir üst sınır olduğu izlenimi verir. Oysaki, ‘anlamsız DNA’³ önemsenmediğinde bile, hayvanlar ve bitkiler 10^9 ila 10^{10} baz uzunluğunda genomlara sahiptir. Peki, bu nasıl olabiliyor?

Bu kitabın hazırlığı esnasında, şüphesiz ki bazı yazım hataları yapılacaktır. Sonrasında bir düzelti kopyası gönderilecek ve hataların çoğunu bularak düzeltmelerini isteyeceğiz. Ne kadar düzelti okuması yapılırsa yapılsın, eski hatalar düzeltilirken yenileri de meydana gelebileceği için, son versiyonda hatalar sıfıra inmeyecektir; ancak hataların, ilk versiyonda olduğundan daha az olacağını umuyoruz. Tam olarak aynı şey yüksek yapılı organizmalardaki (bakterilerden başlayıp yukarı doğru tüm organizmalardaki) DNA eşlenmesi için de geçerlidir. İlk enzim-katalizli eşlenmenin ardından, gerçekten de hata okuması ve yanlış eşleşme onarımı olarak makul bir şekilde adlandırılmış iki hata-düzeltilme aşaması bulunmaktadır. Her DNA kopyası bir orijinal ve bir yeni (kopyalanmış) zincirden oluştuğundan dolayı bu onarım mümkündür. Hücredeki enzimler, yeni ve eski zincirler arasındaki baz eşleşmesini kontrol eder ve eğer bir yanlış eşleşme (yani birbiriyle uyumsuz bir çift) varsa, yeni zinciri eski zincirle eşleşecek şekilde değiştirirler. İki hata düzeltme aşamasından sonra, hata oranı 10^9 ’da bire ya da bundan daha düşük bir değere düşer. Biyologlar halen, bu oranın doğal seçilimin ona pahalıya patlamadan yapabileceği en düşük seviye olup olmadığı konusunda ya da zararlı mutasyonların frekansını azaltma ihtiyacı ile arada sırada iyi bir mutasyon üretme isteği arasında optimal bir uzlaşma olup olmadığı konusunda tartışmaktadırlar.

3 *Anlamsız DNA [nonsense DNA]*, genomda herhangi bir protein kodlamayan, genlere ait olmayan DNA parçalarına verilen isimdir. –ç.n.

BÖLÜM 4

RNA DÜNYASINDAN MODERN DÜNYAYA

Son bölümde, yaşamın kökeninde çok bariz bir “Catch 22” sorunu olduğundan bahsettik. Karmaşık protein enzimler, onları kodlayacak muazzam uzunluktaki DNA olmadan var olamazlar; öte yandan enzimler olmadan, daha ziyade kısa DNA parçaları hatasız bir şekilde kopyalanabilir: Kısacası, uzun DNA molekülleri olmadan enzimler ve enzimler olmadan da uzun DNA molekülleri olmaz. Yaşamın kökenindeki bu çıkmazdan kurtuluş, RNA moleküllerinin kopyalamada sadece şablonlar olarak değil, aynı zamanda enzimler olarak da davranabildiğinin keşfiyle sağlandı.

RNA dünyası

Öncelikle, RNA ve DNA arasındaki farklar hakkında bir şeyler söylenmelidir. Kimyasal farklılıkları azdır; omurgalarının kimyası biraz farklıdır ve DNA’daki bazlardan birinin, timidinin yerine RNA’da urasil bulunur. Bununla birlikte, baz eşleşmesinde urasil, adeninin eşleştiği baz olarak timidinin yerine geçebilir ve böylece bilgi, transkripsiyon adı verilen bir süreçle DNA’dan RNA’ya (ve daha az yaygın olarak “ters transkripsiyonla” RNA’dan DNA’ya) aktarılabilir. Bu farklılıklar bizim için önemli değildir.

Çok daha önemli bir fark, DNA hücrede genellikle meşhur çift sarmal formunda tamamlayıcı iki zincir olarak bulunurken RNA’nın genellikle tek bir zincir halinde bulunmasıdır. Bu farkın iki sonucu vardır. İlki, 3. Bölümün sonunda bahsedilen hata oku-

1 Çıkmaz durumu ifade etmek için kullanılmıştır –e.n.

ması süreçleri RNA eşlenmelerinde gerçekleşmez çünkü yeni ve eski zincirler anında birbirinden ayrıldığı için baz eşleşmesinin doğru olup olmadığını kontrol etmek imkânsızdır. Dolayısıyla, RNA eşlenmesindeki hata oranı 1/1.000 ila 1/10.000 aralığındadır. Bu yüzden RNA, yalnızca çok küçük genomlu organizmalarda, yani virüslerde, genetik materyal olmaya uygundur.

RNA'nın tek zincirli yapısının ikinci sonucuysa, RNA moleküllerinin dizilerine bağlı olarak çeşitli ikincil yapılara sahip olabilmeleridir. Şekil 4.1'in yer aldığı kısımda tarif edildiği gibi, bir test tüpündeki evrimin bitiş noktası olan bir RNA molekülünü göstermektedir. Molekül, saç tokası şeklinde birkaç kez kendi üstüne geri kıvrılır. Saç tokalarının gövde yapısı baz eşleşmesiyle sağlanır ve bu nedenle molekül içindeki pozisyonları baz dizisi tarafından belirlenir. Eşleşmenin zincir arasında her zaman ters yönde olduğuna dikkat edin. DNA ve RNA zincirleri bir kutupsallığa sahiptir ve eşleşme sadece zıt yönleri gösteren zincirler arasında gerçekleşebilir. Şekil 4.1, sadece molekülün "ikincil yapısı" olarak adlandırılan şeyi, yani saç tokalarının pozisyonlarını gösterir. Ardından başka bir katlanma süreci üç boyutlu bir üçüncül yapıya yol açar. Bu nedenle, tüm DNA molekülleri çoğunlukla aynı çift sarmal formunda bulunurken RNA molekülleri üç boyutlu yapı çeşitliliğine sahiptir.

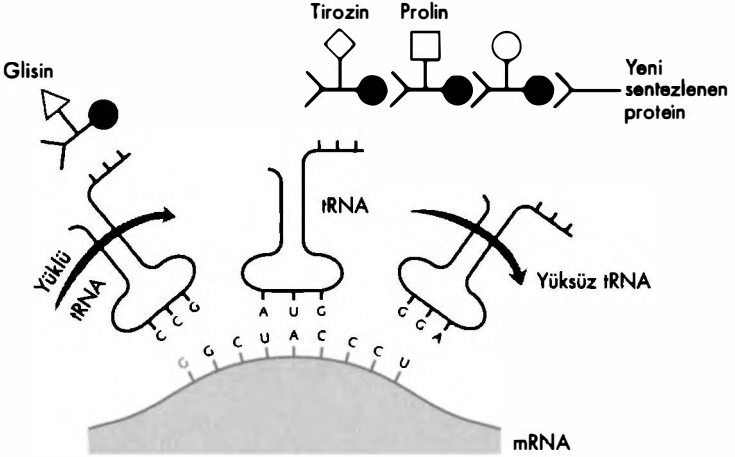
Burada anlatılmak istenen, tıpkı protein moleküllerinin amino asit dizileri tarafından belirlenen üç boyutlu bir yapıya sahip olmaları gibi RNA moleküllerinin de baz dizileri tarafından belirlenen üç boyutlu bir yapıya sahip olabilmeleridir. Bu gözlem, 1967 yılında Carl Woese, Francis Crick ve Leslie Orgel'in RNA moleküllerinin, proteinler gibi, enzim şeklinde davranmaları gerektiğini düşünmelerine neden oldu. O zamandan beri, 1980'lerin başındaki Thomas Cech ve Sydney Altman'ın keşifleriyle başlayarak –bu keşifleriyle 1989 yılında kimya alanında Nobel ödülünü almışlardır–, oldukça zengin bir RNA enzim listesi ortaya çıkartılmıştır. Canlı organizmalar üzerinde keşfedilen ilk ribozimler –RNA enzimlerine verilen isim– substrat olarak nükleik asitleri kullanmakta ve etkileşimlerini de baz eşleşmesi aracılığıyla sağlamaktadırlar. Ribozimlerde enzimatik aktivitenin ne kadar geniş bir yelpazede olabileceğini keşfetmek amacıyla, Şekil 3.1'de gösterilen "deney tüpündeki evrim" in değiştirilmiş versiyonları kullanılarak yapılan deneyler halen devam etmektedir.

Ribozimlerin yaşamın kökeniyle çok büyük bir bağlantısı bulunmaktadır. İlk olarak Walter Gilbert tarafından iddia edildiği gibi, nükleik asitlerin bilgi taşıyıcısı ve proteinlerin de enzim olarak görev aldığı mevcut iş bölümü yerine, RNA moleküllerinin her iki işlevi de gerçekleştirdiği bir dünya hayal edebiliriz. Bu RNA dünyasında karmaşık bir biyokimya gelişmiş olabilirdi. Yine de iş bölümünün sonradan nasıl ortaya çıkmış olabileceği konusu hâlâ devam etmektedir. Esasında bu, baz dizilerinin amino asit dizilerini belirlediği genetik kodun kökeniyle ilgili bir problemdir. Bu problem hâlâ zor bir problem olsa da ribozimlerin keşfinin de izin verdiği gibi, kodun ortaya çıkmasından bile önce, bir dizi kimyasal reaksiyonu katalize edebilecek ribozimlerin bulunduğunu varsaydığımızda çok daha kolaydır. Aşağıda, bu kodun kökeniyle ilgili bir senaryo sunuyoruz ama öncesinde translasyonun günümüzde nasıl çalıştığını açıklayacağız. Moleküler biyolojinin elemanlarına aşına olanlar bir sonraki kısmı atlayabilirler.

Translasyonun günümüzdeki çalışma şekli

Şekil 4.2’de translasyon mekanizmasının temel özellikleri gösterilmektedir. Aşağıda bir “mesajcı RNA” (kısaca mRNA) molekülü gösterilmektedir. Bu molekülün baz dizisi bir proteini belirleyen bilgiyi taşır; bu diziyi standart bir tamamlayıcı baz eşleşme prosedürüyle bir DNA geninin bir zincirinden elde etmiştir. mRNA, tercüme edildiği yere, yani ribozom denilen bir yapıya ulaşır; ribozomu bir kasetçalar olarak düşünebilirsiniz. Şekilde, yeni bir amino asidin büyüyen zincire eklenmesi gösterilmektedir. Tam olarak ifade etmek gerekirse, şekilde gerçekleşen şey, mRNA’daki bir 3’lü bazın (UAC), tirozin amino asidi olarak “tercüme” edilmesidir. Peki, bu nasıl olur? Uygun amino asit, bu durumda tirozin, hâlihazırda bir “taşıyıcı RNA molekülüne” ya da tRNA’ya bağlıdır. tRNA molekülü, üzerinde 3’lü bazın (şekilde bu 3’lü baz AUG’dur) açığa çıktığı ve böylece bir ‘anti-kodon’un oluştuğu bir halkaya sahiptir. Bu anti-kodon, tamamlayıcı bir biçimde, mRNA’daki 3’lü bazla (şekildeki UAC ile; A’nın U ile ve G’nin C ile eşleştiğini hatırlayın) eşleşir. Bu 3’lü baz grubuna (UAC) ise kodon adı verilir. Şekildeki bu kodonun tirozin amino asidini ‘kodladığı’ söylenir. Bu kodlama işle-

mi, tirozin amino asidinin de AUG anti-kodonuna sahip tRNA molekülüne bağlı olması sayesinde gerçekleşir. Ribozom ya da kasetçalar, amino asidi tRNA'dan ayıran, ayrılan amino asidi büyüyen amino asit zincirine bağlayan ve artık tekrar kullanılabilir olan tRNA'yı serbest bırakan enzimlere sahiptir.



Şekil 4.2 Translasyon süreci. Mesajcı RNA'daki (mRNA) baz dizisi çekirdekteki bir DNA geninin transkripsiyonuyla elde edilmiştir. mRNA'daki 3'lü baz grubu (UAC), tirozin amino asidinin bağlı olduğu bir taşıyıcı RNA (tRNA) molekülünün "anti-kodonuyla" eşleşirken gösterilmektedir. Bu eşleşmenin sonucunda tirozin artık büyüyen proteine eklenmiş olur. UAC'nin tirozini kodladığı söylendiğinde kastedilen budur. Bu olay, şekilde gösterilmeyen ribozomun yüzeyinde gerçekleşir. Ribozom, reaksiyona giren molekülleri olması gereken pozisyonlarda tutar ve amino asitleri birbirine bağlayan peptit bağlarını oluşturur. Kullanılmış olan son tRNA bir prolin yerleştirmiştir: tRNA sağ tarafta, ribozomu terk ederken gösterilmektedir. Sol tarafta gösterilen, glisin taşıyan bir sonraki tRNA ribozoma henüz ulaşmaktadır. Bu tRNA'nın anti-kodonu bir sonraki kodon olan GGC ile eşleşecektir. (Bu şeklin yanıltıcı olduğu önemli bir nokta vardır. Diyagram, sadece tek bir tRNA'nın, doğru olanın varmakta olduğunu gösterir. Gerçekte, birçok farklı tRNA pozisyon için birbiriyle itişip kakışır ama sadece doğru olan anti-kodonla eşleşebilir ve amino asidini iletebilirdi. Bu tıpkı, aynı park yeri için 20 araç yarışmış gibidir: Sırayla boş alana girerler ancak "doğru" anti-kodonlara sahip olmadıkları sürece reddedilip geri çıkmak zorunda kalır ve başkasının denemesine izin verirler. Bundan dolayı, protein sentezinin canlı organizmaların büyümesindeki hız-sınırlayıcı adım olması şaşırtıcı değildir.)

Şekil, serbest bırakılmış son tRNA molekülünü ve bir sonraki kodonla (GGC) eşleşmeye hazır olan, ayrıca GGC'nin kodladığı glisin amino asidini taşıyan CCG anti-kodonuna sahip sıradaki tRNA'yı göstermektedir. Yine de bir sonraki eşleşme, UAC kodonu deşifre edilene, tRNA serbest kalana ve mRNA ribozom boyunca hareket edip de GGC kodonu bir "olukta" açığa çıkana kadar gerçekleşemez. Ayrıca GGC kodonunun bu şekilde açığa çıktığında, genelde ilk gelen tRNA'nın uygun anti-kodona (CCG) sahip bir tRNA olmayacağını da dikkate alın. Doğru tRNA gele- ne kadar rastgele çarpışmalar meydana gelecektir. tRNA mole- küllerini, motor kapağında semboller olan otomobiller olarak hayal edin. Bir park yerine girebilmek için sıralarını beklemele- ri gereklidir. Eğer aracın sembolü doğru değilse tekrar geri çık- malıdır: Sadece, tesadüfen, doğru sembole sahipse taşıdığı yükü teslim edebilir. Teslimatın başarılı olması yavaş bir süreç ola- caktır. Bu benzetme makul bir benzetmedir, öyleyse tüm ortam koşulları uygun olduğunda, canlı hücrelerin büyüyebilme hızını sınırlayan sürecin bu protein sentezi süreci olduğunun ortaya çıkması şaşırtıcı değildir.

Amino asitler ve kodonlar arasındaki ilişki –örneğin UAC ile tirozin arasındaki ilişki– genetik kod olarak adlandırılmaktadır. Olası 64 kodondan 3'ü bir amino asit kodlamaz; bu kodonlar "dur" kodonlarıdır ve translasyonu durdururlar. Böyle bir dur kodonuna ulaşıldığında, ribozomdan tamamlanmış bir protein olarak serbest bırakılan zincire daha fazla amino asit eklenmez. Kalan 61 kodon 20 farklı amino asidi belirler, yani kod gereğİN- den fazladır: Bu, birçok amino asidin birden fazla kodon tarafın- dan kodlandığını gösterir.

Kodun anlamının –UAC'nin başka bir amino asidi değil de tirozini tanımlamasının– AUG anti-kodonlu tRNA'nın aynı zamanda tirozin amino asidine bağlandığı gerçeğine dayandığı nettir. Günümüzdeki tRNA'larda, amino asidin bağlanma bölge- si anti-kodondan uzaktadır. Uygun amino asidin bağlanma işle- mi, atama enzimi olarak adlandıracağımız (çünkü gerçekte, bu tarz enzimlerin her biri belirli bir amino aside belirli bir kodon atar) belirli bir enzim tarafından gerçekleştirilir. Bu nedenle kod, kimyasal olarak rastlantısaldır. Bir tRNA dizisi ya da bir atama enziminin özgülüğü değiştirilince kod da değiştirilmiş olacak-

tır. Kodları bu şekilde değiştirdiği bilinen ve genellikle öldürücü olan mutasyonlar mevcuttur. Kodun her zaman rastlantısal olup olmadığı ya da UAC'nin neden tirozini tanımladığının bir zamanlar iyi bir kimyasal nedeni olup olmadığı halen cevaplanmamış bir sorudur.

Yaşayan tüm organizmalar, öncelikli olarak bu sisteme sahiptir. Yalnızca hücrelerin içinde büyüeyebilen virüslerse, translasyon sistemini (yani ribozomları, tRNA'ları ve atama enzimlerini) kodlamaz ama kodladıkları proteinleri sentezlemek için enfekte ettikleri hücrelerin translasyon sistemlerine bağlı kalırlar. Dolayısıyla, translasyonun evrimini tahmin etmemize yol gösterecek, eksiksiz bir sistem ile sistemsizlik arasında hiçbir orta aşamaya sahip değiliz. Yine de açıklanması gereken merkezi bir özelliği –belirli bir amino asidin belirli bir RNA baz dizisine bağlanması özelliğini– tanımlayabiliriz. Bu özellik, kodun kökeni için bir ipucu niteliğindedir.

Kodun kökeni ve doğası

Evrım sürecinde, belirli fonksiyonlar için adapte olmuş karmaşık organlar genellikle farklı bir fonksiyona sahip olarak daha basit bir formda ortaya çıkarlar. Buna klasik bir örnek olarak, tüylerin ilk önce değiştirilmiş, gösterişli pullar olarak günümüzde kuş tüylerinin yaptığı gibi, vücut ısını koruma amacıyla evrimleştiği ve ancak daha sonra uçmayı kolaylaştıran tüylerin özel şekillerini ve ağ-benzeri yapısını edindiği düşüncesi gösterilebilir. Kodun kökeninde de bu türden bir değişimin olduğunu düşünüyoruz. Son kısımda açıklandığı gibi, belirli amino asitlerin, belirli baz dizilerine sahip küçük RNA moleküllerine kimyasal olarak bağlanması önemli bir adımdı. Bize göre, kod ilk başta protein sentezleme aparatının bir parçası olarak değil, ribozimlerin çeşitliliğini ve verimliliğini artırmak amacıyla ortaya çıkmıştı.

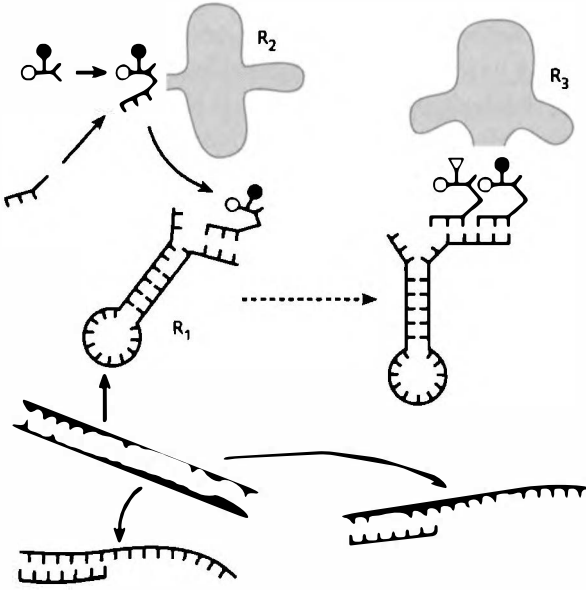
Buradaki düşünce, ribozimlerin amino asitleri “kofaktörler” olarak kullanmış olmalarıdır: Yani, bir amino asit ribozime bağlanmış ve onu daha verimli bir katalizör haline getirilmiştir. Protein enzimleri, günümüzde genellikle, enzimin aktif bölgesindeki yüzeyine bağlanan ve reaksiyona katılan kofaktörlere

(elbette bunlar, zaten sahip oldukları amino asitler değildir) sahiptir. Kofaktörler kullanılarak, katalitik aktivitenin çeşitliliği ve özgülüğü artırılabilir. Ribozimler, protein enzimlerinden daha fazla kofaktör gereksinimine sahip olurdu çünkü kofaktör-süz katalize edebildikleri reaksiyon çeşitliliği muhtemelen çok daha azdır –kimyasal olarak birbirinden farklı yirmi monomer yerine sadece dört farklı monomerden oluşurlar. Amino asitler bunun için en bariz adaylar olurdu çünkü Stanley Miller'ın deneylerinin de gösterdiği üzere ilkel Dünya'da onlardan bol miktarda bulunurdu.

Bir amino asidin, bir ribozim yüzeyindeki belirli bir noktaya bağlanmasının bir yolu, Şekil 4.3'te de gösterilen, tamamlayıcı baz eşleşmesidir. Amino asit bir oligonükleotide (yani, sadece birkaç –şekilde üç adet– nükleotitten oluşan bir RNA molekülüne) bağlanır ve oligonükleotit de baz eşleşmesiyle ribozim yüzeyine bağlanır. Söz konusu ribozim –buna R1 diyelim– birtakım kimyasal reaksiyonları katalize eder. Modern organizmalarda, aynı reaksiyon bir protein enzimi tarafından katalize edilir. Protein enziminin, yönetimi ele almaya hazır olana kadar, ribozimden tamamen bağımsız olarak geliştiğini ve daha sonra bu ribozimin ortadan kaybolduğunu varsaymak mantıklı değildir. 1980'lerde H. B. White'ın öne sürdüğü gibi, ribozimin bir dizi ara hibrit enzim üzerinden kademe kademe bir protein enzimine dönüştüğü fikri daha akla yatkındır. Başlangıçta, bu enzim belki de bir amino asit kofaktörü olan RNA'dan oluşuyordu: Günümüzdeyse, belki de RNA kökenli izini temsilen bir nükleotit kofaktörüne sahip amino asitlerden oluşmaktadır.

Öyleyse, iki temel fikrimiz bulunmaktadır. Birincisi, bir amino asidin bir oligonükleotide ilk kez bağlanmasının kofaktörlerin yapımında meydana geldiği; ikincisiyse, ribozimlerin kademe kademe protein enzimlerine dönüştüğüdür. Şekil 4.3, bu fikirlerin kodun kökeniyle ilgili senaryonun nasıl temeli olabileceklerini göstermektedir. İlk konu, bir amino asidin bir oligonükleotide rastlantı sonucu bağlanmamasıdır; bağlanmanın bir enzimle (Şekil 4.3'teki R₂) katalize edilmesi gerekirdi. R₂ riboziminin varlığı göz önünde tutulduğunda, her biri bir amino aside bağlanmış oligonükleotitten oluşan birçok özdeş kofaktör sentezlenebilir ve farklı ribozimler tarafından kullanılabilirdi.

Başlangıçta yalnızca tek tip amino asit ve tek tip oligonükleotit kullanılırdı. Daha sonra, farklı bir ribozim tarafından farklı bir oligonükleotide bağlanmış ikinci bir amino asit eklenir ve bu böyle devam ederdi.



Şekil 4.3 Genetik kodun kökeni.

Son kısımda açıklandığı gibi genetik kodun en önemli özelliği, atama enzimleri tarafından yürütülen bir adım olan, belirli amino asitlerin tRNA moleküllerine bağlanmasıdır. Biz, bu bağlanmanın ilk olarak kofaktörleri meydana getirmek için ortaya çıktığını ve ribozimler tarafından yürütüldüğünü öne sürmekteyiz. Şekil 4.3'te saklı olan anlam, bu ribozimlerin –örneğin R_2 – günümüz atama enzimlerinin ve kofaktörlerin oligonükleotit bileşenlerinin de günümüz tRNA moleküllerinin ataları olduğudur.

Peki, böyle bir sistem günümüz protein-sentezleme mekanizmasına nasıl evrimleşebildi? Bu soruya ancak Şekil 4.3'te gösterildiği gibi kesin olmayan, ana hatlarıyla belirtilen bir cevap verebiliriz. Muhtemelen ilk adım, iki ya da daha fazla amino asit

kofaktörünün tek bir ribozim tarafından kullanılmasıydı. Bu amino asitler peptit bağlarıyla birbirine bağlandılarsa, o zaman bir protein enzimi oluşturma yolunda ilerlenebilir. Şekilde, üçüncü bir ribozim olan R_3 tarafından oluşturulan peptit bağı gösterilmektedir. Modern translasyon mekanizmasının çeşitli bileşenlerinin atalarını, puslu bir biçimde de olsa, artık görebiliyoruz. Biraz önce de belirttiğimiz gibi, R_2 benzeri ribozimler atama enzimlerinin ve kofaktörlerin oligonükleotit kısmıysa tRNA'nın atalarıydı. Başlangıçta kofaktörleri yakalayan bir ribozim olan R_1 , zaman içerisinde orijinal fonksiyonunu kendi yüzeyine bağlı olan peptite aktarır ve tRNA'ların karşısında sıralandığı mesajcı RNA'ya dönüştürdü. Son olarak, peptit bağı oluşturulan R_3 ribozimi de günümüz ribozomunun gelişmemiş ilk halidir. Günümüzde peptit bağlarının oluşumunu katalize eden ribozomal enzimin bir ribozim olması da ilgi çekicidir.

Bu ana hatlarını çizdiğimiz fikir ister istemez kurgusaldır. Ancak, RNA dünyası ile mevcut sistem arasında bir dizi fonksiyonel ara ürün önerme avantajına sahiptir. Bir oligonükleotide bağlanmış amino asitten oluşan bir kofaktöre bile sahip olmaya değerdı ve yeni amino asitler teker teker eklenebilirdi. Bu model aynı zamanda, proteinin yönetimi devralıncaya kadar bağımsız bir şekilde evrimleşmesine gerek kalmadan, bir ribozimin bir protein enzimiyle kademe kademe nasıl yer değiştirilebileceğini de ortaya koymaktadır.

Genetik kodun nasıl evrimleşmiş olabileceğini gösterdik ama bu kodun neden gördüğümüz şekliyle olduğundan bahsetmedik. Neden belirli 3'lü gruplar belirli amino asitleri temsil etmektedir; örneğin UUU neden fenilalanini kodlamaktadır? Değınmemiz gereken ilk nokta, kodun neredeyse evrensel olduğudur. Birkaç varyasyon bulunmaktadır; örneğin evrensel kodda lizini belirleyen AAA, yassı solucanların ve ekinodermilerin mitokondrilerinde asparajini belirler. Bu oldukça şaşırtıcıdır çünkü kod bir kez oluşturulduktan sonra onun nasıl evrimleşebileceğini görmek zordur. Bunun için, AAA'yı tamamlayan tRNA'ya lizini bağlayan atama enziminin, lizin yerine asparajin bağlamak üzere mutasyona uğradığını hayal edin. Bu, birçok farklı proteinde lizinin yerine asparajinin geçmesine neden olurdu ve kesinlikle bu değişikliklerin bir kısmı zarar verici ya da

öldürücü olurdu. Ancak bu problem çözümsüz değildir. Bunun açıklaması belirtilen kodun gereğinden fazla olduğu gerçeğine dayanır. Lizin sadece AAA tarafından değil, aynı zamanda AAG tarafından da kodlanır. Bazı nesillerde, tüm lizinler AAG tarafından kodlanmış ve AAA kodunu kullanılmamış hale geldiyse, AAA asparajini kodlamak üzere tekrar atanmış olabilirdi; yani, asparajinin tamamlayıcı tRNA'ya bağlanmasına neden olan mutasyon zararlı etkilere yol açmadan ortaya çıkabilirdi.

Bu türden bazı değişiklikler gerçekleşmiş olsa da bunlar çok azdır. Kod, neredeyse o kadar evrenseldir ki bu da Dünya'daki tüm yaşamın tek bir kökene sahip olduğuna dair güçlü bir kanıttır. Tek alternatif, kodon atamalarının oldukları gibi olmaları gerektikleridir; yani, neden AAA'nın lizini, AUG'nin metiyonini, vb kodlaması gerektiğinin bazı kimyasal nedenleri vardır. Gözlemlenen belirli atamalarda herhangi bir kimyasal mantık bulunup bulunmadığı konusunda hâlâ tartışmalar devam etmektedir ancak az sayıda kişi herhangi bir mantığın gereklilikle aynı anlama geldiğini savunurdu. Evrensellik ortak bir kökene işaret etmektedir.

Kodon bazı özellikleri ortaya çıkışındaki bazı rastlantısallıkları yansıtırsa da uyarlanımsal görünen başka özellikleri de vardır ve bu özellikler kodon atamalarının seçiminden etkilendiğini akla getirir. Özellikle de:

1. Benzer kodonlar aynı amino asidi belirtir; örneğin, GUU, GUC, GUA ve GUG kodonlarının tümü valini belirtir.

2. Benzer kodonlar kimyasal olarak benzer amino asitleri belirtir; GAU ve GAC aspartik asidi belirtir ve GAA ve GAG kimyasal olarak benzer glutamik asidi belirtir.

3. Proteinlerde daha sık kullanılan amino asitler daha fazla sayıda farklı kodon tarafından belirtilir; örneğin en yaygın amino asit olan lösin altı kodon tarafından ve nispeten nadir olan triptofansa sadece bir kodon tarafından kodlanır.

İlk iki özellik, mutasyonun zararlı etkilerini azaltır çünkü mutasyonların birçoğu ya proteini hiç değiştirmeyecek ya da bir amino asidi kimyasal olarak benzer başka bir amino asitle değiştirecektir. Eğer, daha önce savunduğumuz üzere, kod çok nadir değişiyorsa, bu kadar açık biçimde adaptif olan bir özellik nasıl

evrimleşebilmiştir? Doğal seçim değişiklik göstermeyen bir şeyi adapte edemez.

Bu sorunun cevabı, kodun görünüşte uyarlanımsal olan bu özelliklerinin, farklı kodlar arasındaki doğal seçimle değil de farklı yollarla ortaya çıkmış olması olabilir. Kod ilk evrimleştiği zaman şu anda olduğundan daha az spesifikti. Atama enzimi benzer kodon gruplarını birbirinden ayırt edemeyebileceği için, benzer kodon grupları benzer amino asit gruplarından herhangi birini belirlemiş olabilir. Eğer kod, böyle belirsiz bir atama dizisinden başlayarak yavaş yavaş daha kesin bir hale geldiyse, bu durum ilk iki özelliğin ortaya çıkmasını açıklardı. Üçüncü özellikse, daha verimli bir sentezi sağlayan bir adaptasyon olabilir gibi görünmektedir. Ne var ki bu özelliğin tamamıyla uyarlanımsal olmayan bir açıklaması da olabilir. Kod bir kez sabitlendikten sonra, lösini belirten bir kodondaki rastlantısal mutasyonlar, triptofanı belirleyen tek kodondaki mutasyonlardan altı kat daha yaygın olmuştur. En azından bazı amino asit değişiklikleri önemli olmadıkları için meydana geliyorsa, bu durum lösünün neden proteinlerde triptofandan daha yaygın görüldüğünü açıklardı. Dolayısıyla gerçek, lösün için daha fazla kodon bulunması sebebinin lösine daha fazla ihtiyaç duyulması değil de daha fazla lösün kodonu olduğu için proteinlerde daha fazla lösün bulunması olabilir. Gerçek, bu ikisinin arasında bir yerde yatıyor olabilir.

Dünya hakkında bildiğimiz en hayret verici şeylerden birisi genetik kodun doğasıdır. Güneş Sistemi'nin yapısı ya da Dmitri Mendeleyev'in kimyasal elementler tablosu hakkındaki bilgilerimizle paralel derecede önem arz eder. Onun kökenini ve evrimini açıklamak, yeni karşılaşmaya başlanan büyük bir zorluktur.

BÖLÜM 5

KALITIMDAN BASİT HÜCRELERE

Kodun kökeniyle ilgili son bölümde ana hatlarını çizdiğimiz senaryo, eşleyiciler arasında işbirlikçi etkileşimlerin olduğunu varsaymaktaydı. Örneğin bir ribozim, ikinci bir ribozimin verimliliğini artıracak bir kofaktörün üretiminde rol alıyordu. Bahsettiğimiz bu hipotezin hatalı olduğu ortaya çıksa bile, yaşamın, kendini kopyalayan basit moleküllerin bulunduğu bir evrenden daha karmaşık bir şeye doğru gelişmesi için, genler arasında işbirlikçi bir etkileşim ağının evrimleşmesi gerektiği açıktır. Bu bölümde, bunun nasıl gerçekleşmiş olabileceğini tartışacağız.

Ekolojiden bireyselliğe

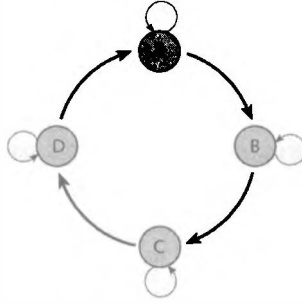
Başlangıç noktası olarak, kendini kopyalayan birkaç farklı türde molekülün içinde bulunduğu bir sistem hayal edin. Bu moleküller birbirleriyle çeşitli şekillerde etkileşimde bulunurlardı. En bariz etkileşimleri, kendilerini oluşturan kısıtlı miktardaki monomerler için birbirleriyle rekabet etmeleri olurdu ve bu durumda, bir ekosistem içinde birbirleriyle rekabet eden organizmalara benzerlerdi. Farklı türde etkileşimlerin gerçekleşmesi de mümkündür. Örneğin bir molekül türü, ikinci türde bir molekülün eşlenmesine yardımcı olabilir, karşılığında o da ilkinin eşlenmesine yardımcı olabilirdi: bir moleküler mutualizm örneği. Ya da enzimatik işlevi sayesinde bir molekül, farklı türdeki bir moleküle saldırabilir ve onu parçalara bölebilirdi ki böylelikle onun kendini kopyalamasına engel olup yapı taşlarını kendi eşlenmesi için kullanabilirdi: bir yırtıcılık örneği. Son olarak, bir molekül kendi eşlenmesi için bir başkasının yardımından fayda-

lanabilir ve karşılığında hiçbir şey yapmayabilirdi: bir parazitlik örneği. Aslına bakılırsa, kendini kopyalayan moleküller basit bir ekosistem yaratırdı.

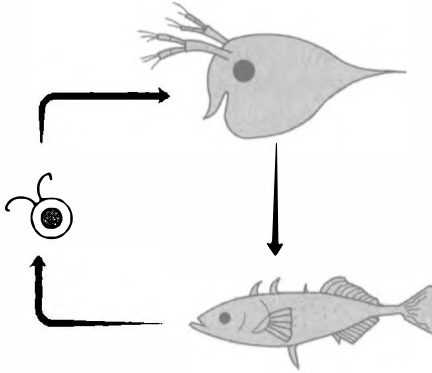
İlk replikatör popülasyonlar ile ekosistem arasındaki bu paralelliğin üzerinde durmak gerekir. Günümüz ekosistemlerinden birini, örneğin bir ormanı ya da bir gölü gözünüzde canlandırın. Her organizma türünün bireyleri birer replikatördür; her biri kendi türünü üretir. Bireyler arasında hem tür içi hem de türler arası etkileşimler gerçekleşir ve bu etkileşimler onların hayatta kalma ve çoğalma şanslarını etkiler. Sistemde muazzam miktarda bilgi vardır ama bu bilgi bireylere özgüdür. Sistemin bir bütün olarak düzenlenmesiyle ilgili ek bir bilgi bulunmaz. Dolayısıyla, ekosistemi bir süper-organizma olarak düşünmek yanıltıcı olur. Özellikle organizmaların ya da türlerin, tek başlarına, tüm ekosistemin varlığının sürdürülmesini sağlamak üzere evrimleşmiş özelliklere (bir bireyin hayatta kalmasını sağlamak üzere evrimleşmiş parçalar, örneğin gözler ya da yapraklar gibi) sahip olmasını beklemek yanlıştır. Çünkü bir ekosistemin varlığını, bir diğerinin varlığı pahasına, devam ettirmesini destekleyen bir doğal seçim olmamıştır. Bu durum gün gibi ortada olmalıyken bazen de kavranamamaktadır. Örnek vermek gerekirse; Dünya'yı ve biyosferi bir organizmaya benzeten Gaia hipotezi, insanları biyosfere değer vermeye yönlendirirse yararlıdır ve yaşayan organizmaların, Dünya'daki okyanusların ve Dünya atmosferinin iklimini ve kimyasal bileşimlerini değiştirmedeki rolünü vurgulama açısından bilimsel olarak doğrudur. Ancak insanların, tıpkı bir hayvanın ya da bitkinin kendisini koruyacağı gibi, Dünya'nın kendisini korumasını beklemesine sebep olursa, bu yanıltıcı olur.

Günümüz ekosistemleri için geçerli olan, kendini kopyalayan moleküllerden oluşmuş ilkel ekosistemler için de geçerliydi. Belirli eşleyicilerin, neden bütünün varlığını sürdürmesini sağlayacak özellikler evrimleştirmesi ya da rekabetçi etkileşimler yerine işbirlikçi etkileşimlerde bulunması gerektiğine dair genel bir sebep yoktu. Elbette bazı işbirlikçi etkileşimler rastlantısal olarak meydana gelirdi. Manfred Eigen ve Peter Schuster, Şekil 5.1'de resmedilen, hiperdöngü adını verdikleri özel bir işbirlikçi ağ türünün önemini savunmuştur. Bu hiperdöngüde, A, B, C ve

D gibi çeşitli türlerde replikatör bulunur. Her bir türün eşlenme oranı, döngü içinde o türden hemen önce gelen replikatör konsantrasyonunun artan bir fonksiyonudur. Yani, B'nin eşlenme oranı A'nın konsantrasyonu ile birlikte artar ve döngü boyunca bu şekilde devam eder: A'nın eşlenme oranı D'nin konsantrasyonu ile arttığı için de döngü tamamlanır.



Şekil 5.1 Hiperdöngü. Her bir A, B, C ve D birimi birer replikatördür. Her birimin eşlenme oranı ondan hemen önce gelen birimin konsantrasyonunun artan bir fonksiyonudur. Böylece, B'nin eşlenme oranı A'nın konsantrasyonunun artan bir fonksiyonu olur ve aynı şekilde bu, döngü boyunca devam eder.



Şekil 5.2 Ekolojik hiperdöngü. Üç replikatör: *Daphnia* (su piresi), *Chlamydomonas* (tek hücreli yeşil alg) ve dikenli balık. *Daphnia* alglerle beslenir ve ortamda bol miktarda alg olduğunda daha hızlı çoğalır: Aynı şey *Daphnia*'yla beslenen dikenli balık için de geçerlidir. Alglerin büyüme oranı da başka şeylerle birlikte sudaki nitrat miktarına bağlıdır ve dikenli balıklar nitrat salgılar. Böylece döngünün her bir üyesi bir sonrakinin üremesini destekler.

İlgi çekici olan taraf, bu dört replikatör türü aynı kaynaklar için rekabet ediyor olsa bile (örneğin hepsi aynı monomerlerden oluşmuşsa), hiperdöngünün ekolojik açıdan dengeli olmasıdır. Buna karşılık, eğer Şekil 5.1’de gösterilen türde bir etkileşim hiç olmasaydı, türlerden birinin kaynak rekabetini kazanması ve böylece hayatta kalan tek tür olması kaçınılmaz olurdu. Şekil 5.1’de resmedilen sistem çok teorik görünebilir ama ekosistemler gerçekten de hiperdöngülerle doludur. Bunlardan birisi Şekil 5.2’de resmedilmiştir. Algler, *Daphnia* ve dikenli balıkların hepsi birer replikatördür. *Daphnia*’nın üreme oranı alglerin derişimiyle ve dikenli balıkların üreme oranı da *Daphnia*’ların sayısıyla artar. Balıklar da alglerin büyümesini hızlandıran azotlu bileşikler suya boşalttıkları için döngü tamamlanır.

Hiperdöngüler ekosistemleri dengede tutmaya ve büyümeyi desteklemeye yardımcı olabilir. Bu, modern ekosistemlerde olduğu gibi kendini kopyalayan moleküllerden oluşmuş sistemler için de geçerli olurdu. Ancak, bileşenleri arasındaki işbirliğini artıran bir hiperdöngünün evrimleşmesini bekleyemeyiz. Hatta, evrimin bu döngüyü bozması oldukça olasıdır. Örneğin *Daphnia*’nın algleri yeme konusunda daha iyi hale gelmesini sağlayacak evrimsel değişiklikler bekleyebiliriz ama balığın *Daphnia*’yı yemesini kolaylaştıracak değişikliklerin *Daphnia*’da meydana gelmesini bekleyemeyiz. Gerçekten de *Daphnia*, balıkların ortamdaki varlığına, yenebilmesini zor hale getiren iğneleri çıkartarak cevap verme becerisini evrimleştirmiştir. Bir moleküler döngü durumundaysa, her replikatörü döngünün bir sonraki üyesinin kopyalanmasında rol alan bir “replikaz” olarak düşünürsek, o zaman döngüyü geliştirebilecek iki mutasyon tipi bulunur: bir molekülü daha iyi replikaz haline getiren mutasyonlar ve onu eşlenme için daha iyi bir hedef haline getiren mutasyonlar. Seçilim ilkinden değil, ikinci tip mutasyondan yana olacaktır.

Ancak iki mutasyon tipinin de seçimle desteklenebileceği bir durum vardır. Tüm moleküllerin “kompartımanların” ya da hücrelerin içinde bulunduğunu düşünelim. Eğer kendini kopyalayan molekül sayısının en hızlı arttığı hücrelerin aynı zamanda en hızlı bölündüğünü varsayarsak, en hızlı replike olan hiperdöngülere sahip hücreler diğerlerine oranla sayıca artardı. Aslına bakılırsa, molekül gruplarını hücrelerin içine hapsederek yeni bir seçim

seviyesi daha ortaya çıkarmış olduk: Hücre içinde moleküller arasında bir seçim olduğu gibi artık hücreler arasında da bir seçim vardır. Bir sonraki kısımda, molekül popülasyonlarının hücrelerin içine hapsedilmesinin etkisini inceleyeceğiz. Ondan sonra da hücrelerin nasıl ortaya çıkmış olabileceğini ele alacağız.

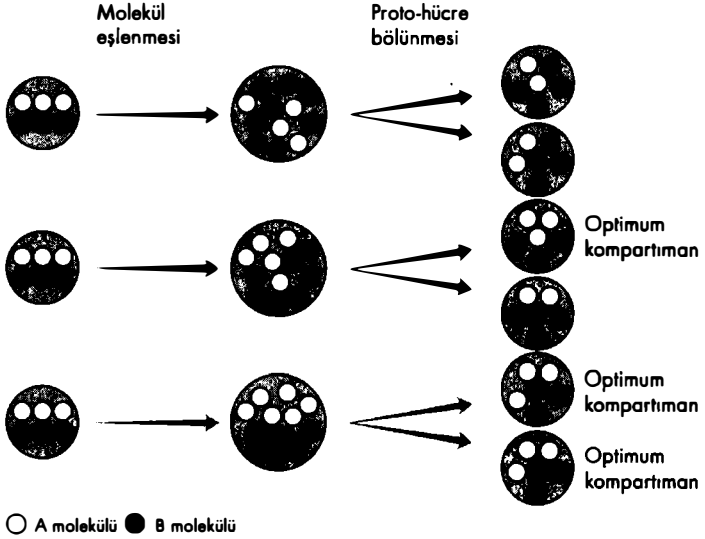
Neden hücreler? Stokastik (Olasılıksal) Düzeltici Model

İlkel bir hücrede neye ihtiyaç duyarız? Hücre, onunla birlikte büyümesi gereken bir kese ya da zarla çevrelenmiş olmalıdır. Zar, içinden besinlerin geçmesine izin vermeli ama makromoleküllere ve metabolizmada yer alan daha küçük moleküllere karşı geçirgen olmamalıdır. Metabolizmanın çıktısı, metabolik ağın kendine ait ilave bileşenleri için olduğu kadar, yeni zar ve yeni genetik materyal için de yapı taşı kaynağı olmalıdır. Son olarak, süreçler genetik materyalin (ki bu materyal de, hücre öncesi evrim aşamasının bir mirası olarak, birbirine fiziksel bir şekilde bağlı olmayan bir gen yığındır) kontrolü altında olmalıdır. Genler, büyük olasılıkla, özellikle metabolizmayla ilgili olan çeşitli hücresel süreçlerin katalisti olarak görev alan RNA benzeri moleküllerdir. Bölüm 1’de bahsedilen kemoton, evrimin bu aşaması için uygun bir model teşkil etmektedir. Her ne kadar böyle bir sistemi laboratuvarında yapay olarak oluşturmaktan uzak olsak da bu, birkaç on yıllık dönemde gerçekleşebilir.

Şimdi bahsedeceğimiz model –stokastik (olasılıksal) düzeltici model– bilgisayar simülasyonu ve matematiksel analizle çalışılmıştır. Ama modelin kendisi basittir ve davranışı da matematiğe başvurmadan anlaşılabilir (Şekil 5.3). Model şu varsayımları yapar:

1. İki tür replikatör, A ve B, bulunmaktadır. Bir tür, A, diğerinden daha hızlı kopyalanır, bu yüzden eğer hiç hücre olmasaydı B seçimle elenirdi.
2. Eşleyiciler, hücrelerin içinde ve her bir hücrede sadece birkaç molekül olacak şekilde bulunurlar. Bir hücre içindeki molekül sayısı belirli bir kritik seviyeye ulaştığında hücre ikiye bölünür. Bölünme esnasında moleküller yavru hücrelere rastgele dağıtılırlar. Eğer bir yavru hücre içinde, hiç replikatör bulunmazsa o hücre ölür: Aksi takdirde eşlenme devam eder.

3. Bir hücre içinde, A molekülleri B moleküllerinden daha hızlı kopyalanmasına rağmen, iki türün eşlenme oranı A ve B molekülleri eşit sayıda bulunduğu durumda en yüksek seviyesindedir ve türlerden birisinin yokluğu durumunda en düşük seviyesindedir. Bu demektir ki iki tür arasında sinerjik bir etkileşim vardır, yani, A ve B işbirliği yapar.



Şekil 5.3 Stokastik düzeltici model. Başlangıç kompartımanlarının her biri üç kopya A molekülü ve üç kopya B molekülü içermektedir. Eşlenme sırasında, “siyah” moleküllerin “beyaz” olanlardan daha çok kopyalanma eğilimi vardır ama molekül sayılarının az olmasından dolayı rastlantısal varyasyonlar da gerçekleşir. Aynı zamanda her iki molekül türüne sahip proto-hücrelerin sadece bir molekül türüne sahip hücrelerden daha hızlı büyüdükleri varsayılmaktadır. Proto-hücreler bölündüğü zaman, moleküller yavru hücelere rastgele dağıtılırlar. Matematiksel analiz göstermektedir ki, popülasyon sabit bir optimum proto-hücre (her türden üç moleküle sahip hücre) oranıyla birlikte dengeye ulaşır. Bu modelde, her iki tür moleküle sahip proto-hücreleri destekleyen “grup seçilimi” ve her hücre içinde “siyah” molekülleri destekleyen “birey seçilimi” vardır. Hücre başına düşen molekül sayısının az olmasından ve bundan kaynaklanan rastlantısal varyasyondan dolayı grup seçilimi sonuçta galip çıkabilir.

Bu varsayımlar dikkate alındığında, ara sıra rastlantısal olarak sadece-A hücresinin ya da sadece-B hücresinin meydana gelmesine rağmen her iki türde moleküle, yani A ve B'ye sahip hücrelerin varlığını devam ettirdiği sonucu ortaya çıkmaktadır. Bu sonuç – işbirlikçilerin hayatta kalması– hücre başına düşen molekül sayısının az olmasına bağlıdır. Bunun nedeni şudur: Eğer sayılar küçük olursa, rastlantısal olaylar ve özellikle hücre bölündüğü zaman molekülün rastlantısal olarak ayrılması, hücreler arasında içerdikleri molekül sayıları bakımından farklar yaratır ve böylece hücreler arasındaki seçilimi etkili hale getirir. Rastlantısal olayların öneminden dolayı bu model “stokastik” düzeltici olarak adlandırılmıştır.

Sadece iki tür replikatörün olduğu en basit model tipini tanımladık ama hücreler olduktan sonra herhangi bir işbirlikçi sistem tercih edilebilirdi. Dolayısıyla verimli olan hiperdöngülerin evrimleşeceği gibi başka herhangi bir işbirlikçi sistem de evrimleşirdi. Ancak, modelin yapacaklarının bir limiti vardır. Hücre başına düşen toplam replikatör sayısının küçük olması gerektiğini vurguladık. Öyleyse, sadece küçük sayıda farklı türlerde replikatör bulunan, oldukça basit sistemler kalıcı hale gelebilir. Hücre bölündüğünde türlerden birinin kaybolma riski yüzünden, çok sayıda farklı türe dayanan bir sistem kısa süre içinde çökecektir. Modern hücrelerde bu problem, genlerin kromozomlar üzerinde birbirlerine bağlanmasıyla çözülmüştür.

Kromozomların kökeni

Genlerin kromozomlar üzerinde bağlanmasının iki avantajı vardır. Birincisi, bir gen kopyalandığında hepsinin kopyalanması garantilenmiş olur: Hiçbiri hile yapamaz. İkincisi, hücre bölündüğü zaman her genden bir kopyanın her bir yavru hücreye aktarımını düzenlemek daha kolay hale gelir. Bu iki avantaj aynı anda elde edilmemiştir. Eş zamanlı eşlenmeyi garantileyen bağlantı, hücre bölünmesi esnasındaki düzenli ayrılmadan önce evrimleşmiştir. Bağlantının kökeni, stokastik düzeltici modelin bir uzantısı kullanılarak araştırılabilir. Önceki gibi, sadece iki tür replikatörün, A ve B'nin olduğu bir durumu düşünün. Nadir bir mutasyonla, A ve B'nin uç uca bağlanarak oluşturduğu yeni bir birleşik molekülün ortaya çıktığını hayal edin. Böyle bir “ilkel-kromozom” doğal

seçilimle yayılır mıydı? Buradaki sorun, iki kat uzunlukta olan A-B molekülünün tek olan A ve B moleküllerinden daha yavaş kopyalanacak olması ve bundan dolayı da hücre içindeki seçilimin yeni A-B moleküllerini ortadan kaldırma eğiliminde bulunacak olmasıdır. Yine de bilgisayar simülasyonu göstermektedir ki, iki türdeki moleküllerin birlikte var olması için gereken koşullar aynı tutulduğu sürece A-B kromozomları yayılabilmektedir. Hücre başına birkaç molekül olmalı ve bu iki tür, işbirliği yapmalıdır: Yani, her iki türü içeren hücreler sadece tek türü içeren hücrelerden daha hızlı çoğalmalıdır.

Simülasyonları yapmadan, A-B kromozomlarının neden başarılı olduğunu öngörmenin iki yolu vardır. Birisi, bir kromozoma sahip herhangi bir hücrenin aslında iki türü de içerdiğini ve bu yüzden daha hızlı çoğaldığını dikkate almaktır: Ayrı olan eşleyicileri destekleyici hücre-içi seçilimi karşılıklı olarak dengeleyebilen kromozomu destekleyici hücreler-arası seçim vardır. Diğer bir yol da bir genin bakış açısını kullanmaktır. Bir A geni ya tek olabilir ki bu durumda hücre içinde daha hızlı kopyalanır ya da bir B genine bağlı olabilir ki bu durumda da daha yavaş kopyalanır ama hücre bölündükten sonra hem A hem de B işlevlerine sahip “elverişli” bir hücrede olacağı garantidir. Hücre başına düşen replikatör sayısının küçük ve işbirliğinin avantajlarının önemli olması koşuluyla kromozomların yayılabildiği sonucu ortaya çıkar.

Eğer birbirine bağlı iki gen tek genlerin yerini alabilirse o zaman, C, D, vb de bağlantı grubuna eklenebilir. Bu durum, bir kromozomun her bir yavru hücreye geçişini garantileyen ayrılma mekanizması yokken bile gerçekleşebilir. Bölüm 6’da, iki ana hücre tipinde, yani, prokaryotlarda ve ökaryotlarda günümüzde mevcut olan birbirinden çok farklı ayrılma mekanizmalarını açıklayıp ikincisinin birincisinden nasıl evrimleşmiş olabileceğini tartışacağız. Ancak, prokaryot mekanizması bile ilkel olmayacak kadar çok karmaşıktır. En eski ayrılma mekanizmasının doğası hakkında halen hiçbir fikrimiz yoktur.

Zarlar ve hücreler

Kendini kopyalayan molekül popülasyonlarının zarlarla çevrelenmiş olduklarını varsayıp duruyoruz. Peki, bu nasıl gerçek-

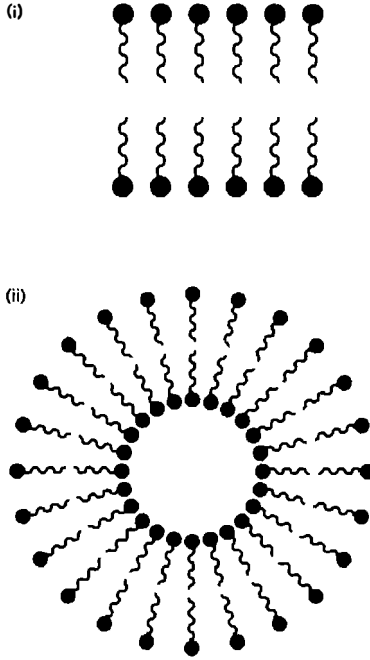
leşmiş olabilirdi? Her zaman olduğu gibi, önce olayların günümüzde nasıl olduğunu tanımlayıp daha sonra kökenlerini sorgulayacağız.

Günümüz zarları (Şekil 5.4), uzun zincirli yağ asitlerinden oluşmuş bir çift lipit tabakasından meydana gelmektedir. Kulağa karmaşık gibi gelse de aslında değildir. Bir yağ asidi, iki ucu kimyasal olarak farklı düz bir moleküldür. Bir ucu “hidrofobiktir”: Yağ ve petrol gibi, suyla karışmaz. Diğer ucu –asit olan ucu– hidrofiliktir: Suyla kolayca karışır. Eğer yağ asidi molekülleri suda çalkalanırlarsa, çift lipit tabakaları kendiliğinden oluşur. Hidrofobik uçlar sudan kaçır ve çift tabakanın merkezini oluşturmak üzere bir diğeriyle birleşir. Hidrofilik uçlarsa çift tabakanın suyla temas halinde olan dış yüzeylerini oluştururlar. Bu arada sadece çift tabakalar değil, aynı zamanda yuvarlak kesecikler de kendiliğinden oluşur. Bu tabakalar düz katmanlar halinde olursa, katmanların kenarlarındaki hidrofobik uçlar hâlâ suyla temas halinde olacakları için bu durum gerçekleşir. Tüm hidrofobik moleküller, ancak bir küre şeklinde katlanarak birbirleriyle temas kurabilir ve sudan kaçınabilir.

Öyleyse ilk bakışta, hücrelerin ortaya çıkması hiç de zor değilmiş gibi görünebilir. Maalesef, durum böyle değildir. Üç engel vardır. Birincisinden zaten bahsettik. Uzun zincirli yağ asitleri nereden geldi? Bunlar Miller-benzeri ilkel çorba deneylerinde oluşmazlar. Umudumuz, yüklü yüzeylerin üzerinde – ilkel bir çorbadan ziyade ilkel bir pizzada– oluşmalarının daha akla yatkın olduğunun ispatlanmasıdır ama sürecin deneysel olarak çalışılmasına hâlâ ihtiyaç duyulmaktadır. Diğer iki engel, maddelerin ilkel keseciklerin içine ve dışına taşınmasıyla ve bölünme mekanizmasıyla ilgilidir.

Günümüz organizmalarında, hücre zarı içine gömülmüş, moleküllerin giriş ve çıkışını sağlayan karmaşık proteinler bulunmaktadır. Bu proteinler iki ana türdedir: küçük moleküllerin geçişine izin veren, küçük deliklere ya da gözeneklere sahip proteinler ve belirli molekülleri bir derişim farkına karşı zar içinden aktif bir şekilde enerji kullanarak pompalayan, “permeaz” adı verilen proteinler. Bu tarz proteinlerin ilkel olamayacağı çok açıktır. Böyle proteinlerin yokluğunda sadece birkaç çeşit inorganik molekül, örneğin karbondioksit ve hidrojen sülfid içeri

girebilirdi. Birçok önemli molekül, özellikle fosfat iyonu gibi iyonlar ya da yüklü moleküller içeri girmeyi başaramazdı.



Şekil 5.4 Uzun zincirli yağ asitlerinin suda oluşturduğu yapılar. Her molekülün, sevinçle suyla karışan bir “başı” ve sudan uzak duran bir “kuyruğu” vardır. (i) Başların suyla temasta olduğu ve kuyrukların da katmanın kenarları dışında sudan kaçınarak diğer bir kuyrukla temasta olduğu çift tabakalı bir zar. (ii) Kuyruklar bir kesecik oluşturarak sudan tamamıyla uzak durabilir. Keseciğin içinde su bulunduğuna dikkat edin.

Öncelikle, ilk hücre zarları neden küçük moleküllerin geçişini sağlamak zorundaydı ki? Ne de olsa, ilk zarların olayı eşleyicilerin girişini ya da çıkışını engellemek değil miydi? Elbette öyleydi ama bu zarlar bazı küçük moleküllerin de geçmesine izin vermiş olmalıydı. Neden böyle olması gerektiğini açıklamak için, bu ilk hücrelerin enerjilerini nereden aldığından bahsetmemiz gerekmektedir. Daha önce de vurguladığımız gibi, hücreler kimyasal makinelerdir ve makineler enerjiye ihtiyaç duyar.

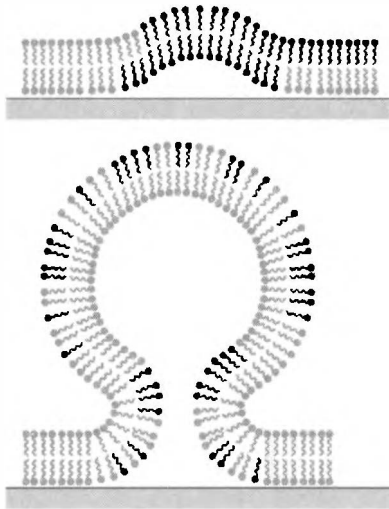
Günümüzde, hücreler enerjilerini üç yolla karşılamaktadır:

1. *Fotosentez*. Hem prokaryotik siyanobakteriler (mavi-yeşil algler) hem de ökaryotik algler ve yüksek yapılı bitkiler enerjilerini doğrudan güneş ışığından alır. Bu canlılar, güneş ışığında bulunan enerjiyi yakalama ve onu enerji bakımından zengin organik bileşikler, özellikle şekerleri sentezlemek için kullanma becerisine sahiptir. Sentezlenen bu bileşikler de hücre metabolizmasının diğer kalan işlerine güç sağlamak için yakıt olarak kullanılır.
2. *Heterotrofi*. Hayvanlar, mantarlar ve genel olarak fotosentez olmayan hücreler, besin olarak enerji bakımından zengin bileşikler kullanır. Bu tarz bileşiklerin nihai kaynağı fotosentezdir. Hayvanlar, bitkileri ya da bitkileri yemiş olan hayvanları yer. Mantarlar ve birçok bakteri, çürümekte olan hayvanların ve bitkilerin üstünde yaşar. (Buradaki “hetero” kökü, bir organizmanın kendi enerji kaynağı için başka bir organizmaya bağımlı olduğu anlamına gelmektedir.)
3. *Ototrofi*. Bazı bakteriler organik materyallerini yalnızca, karbondioksit gibi sadece tek karbon atomu olan bileşiklerden sentezler. Bu sentez işlemi için gereken enerji, ya güneş ışığından (fotosentez) ya da inorganik kaynaklardan elde edilir. Örneğin hidrojen sülfid, derin denizlerdeki hidrotermal yarıklarda ve volkanik sızıntılarda mevcuttur; onu oksitleyerek enerji elde edilebilir. Günümüzde, derin deniz yarıklarındaki ekosistemler, ana enerji kaynağı olarak fotosentezden ziyade büyük oranda bu reaksiyona bağımlıdır.

Peki ya ilk hücreler? Karmaşık ve oldukça gelişmiş proteinler gerektirdiği için fotosentez akla yatkın bir cevap değildir. Doğası gereği, ilk organizmalar ototrofik olmak zorundadır: Enerjilerini başka organizmalardan sağlamış olamazlardı. Öte yandan ilkel okyanus, Stanley Miller’ın deneylerinde sentezlenenlere benzer, abiyotik şekilde sentezlenmiş organik bileşikler bakımından zengin olmuş olabilir. Bu bileşiklerdeki enerji kaynağı güneş ışığıydı. Oluşumlarındaki verimlilik –yani, ortaya çıkan bileşiklerdeki enerji miktarının, kullanılan güneş ışığındaki enerjinin çok küçük bir bölümü olması– fotosentezin verimliliğiyle karşılaştırıldığında çok düşük olurdu ama fark etmezdi. Buradaki sıkıntı, bu enerji kaynağının ilk hücrelere nasıl girmiş olabileceğidir. Şekerler, özelleşmiş protein pompalarının yardımı olmadan bir çift lipit tabakanın içinden geçemez. Görünen o

ki, ilk hücrelerin enerji kaynağı olarak geriye, inorganik bileşikler arasındaki reaksiyonlara dayanan ototrofi kalmaktadır.

Bileşiklerin hücre içine taşınması sorununa olası bir çözümse, gerçek hücrelerden önce, mineral yüzeylerde küçük kabartılar şeklinde oluşmuş “yarı-hücrelerden” gelir (Şekil 5.5). Yağ asitlerinin neden ilk olarak bu tarz yüzeylerde sentezlenmiş olabileceğine ve bir yağ asidi derişiminin neden yarı-hücrelerin oluşumuna yol açabileceğine ilişkin uygun kimyasal sebepler bulunmaktadır. Bu tarz yarı-hücrelerin, mineralin kendi bileşenleri olan ya da mineralin yüzeyine bağlı olan çeşitli moleküllere erişimi olurdu. Bu durum bir yarı-hücreye, sadece kendi bileşen moleküllerini sentezlemek için kullanabileceği elementleri sağlamakla kalmaz, aynı zamanda enerji kaynağı da sağlamış olurdu. Böyle bir yarı-hücresel aşama süresince, zarın, onu çevreleyen suda mevcut olan arzu edilir bileşiklere karşı geçirgenliği, bu bileşiklerin geçişine izin verecek zar moleküllerinin ona eklenmesiyle kademeli bir şekilde artmış olabilirdi. Her zaman olduğu gibi, yeniliğin evrimini açıklarken hayatta kalmak için yeterince iyi işleyecek (ki böylece doğal seçilimin kademeli iyileştirmesi için bir fırsat sağlayacak) bir ara aşama arayışı içinde oluruz. Yapı maddeleri için mineral yüzeylere bağlı olan bu yarı-hücre bize, böyle bir ara aşamayı temin etmektedir.



Şekil 5.5 Mineral bir yüzey üzerinde bir yarı-hücre oluşumu.

Geriye, ilk hücrelerin nasıl bölünebildiği problemi kalmaktadır. Problem, ilk bakışta görüldüğü kadar zor olmayabilir. İçinde, eşleyiciler ve ribozimler gibi diğer dahili bileşenlerle aynı oranda yeni zarı oluşturan yağ asitlerinin de sentezlendiği küre şeklinde bir kesecik düşünün. Yağ asitleri sentezlendikçe kendilerini otomatik olarak zarın içine yerleştirecek ve böylece zar da alansal olarak büyüyecektir. Hem zarda hem de dahili olan tüm bileşenlerin, küre şeklinde bir kesecikten başlayarak iki kat arttığını varsayın. Eğer yüzey alanı iki katına çıkıp küresel şekil de muhafaza edildiyse, her ne kadar dahili bileşenler miktar olarak sadece iki kat artmış olsa da hacimdeki artış iki kattan daha fazla olacaktır. Peki, sonra ne olur? Bunun doğal sonucu olarak, zar çökmeye başlayacak ve kesecik ikiye bölünecektir. Bu sonuç, kendini kopyalayan bir kalıbı bir zar alt sistemiyle birleştirmeyi başarmış olan Pier Luigi Luisi'nin deneyleriyle güzel bir şekilde doğrulanmıştır. Genetik materyal kopyalanırken mikrosfer bölünmüş ve iki bileşenden belirli oranlarda muhafaza etmiştir. Bu daha şimdiden kemotona doğru atılan büyük bir adımdır.

Kesecik bölündüğü zaman, eşleyiciler de dahil olmak üzere keseciğin bileşenleri, yavru kesecikler arasında rastgele paylaşılacaktır. Bu durum, bizim daha önce eşleyiciler arasındaki işbirliğinin evrimini ve kromozomların kökenini anlatırken varsaydığımız bir şeydi. Ancak daha sonra kromozomların ayrılmasını sağlayacak ve böylece her bir yavru keseciğin tam bir replikatör ya da gen setini almasını garanti altına alacak bir mekanizma evrimleşecektir. Bu adım da atılmış olduğunda, gerçek hücreler var olmaya başlamış olurdu.

BÖLÜM 6

ÖKARYOTİK HÜCRELERİN KÖKENİ

Hücrelerimiz bakterilerinkinden çok daha karmaşıktır. Bizler, yaşayan diğer birçok türle birlikte, daha büyük bir ökaryot grubunun (ya da taksonomistler bu gruba en üst kategori dedikleri için, imparatorluğunun) üyesiyizdir. Ökaryot kelimesi Yunanca kökenlidir ve çift zarla sitoplazmadan ayrılmış ve hücrenin merkezi bölümü olan “düzgün” bir çekirdeğe sahip organizmaları ifade etmektedir¹. Çekirdekler, bir ışık mikroskobu aracılığıyla kolaylıkla görülür. Fiziksel olarak birbirine bağlı genlerin proteinlerle sarmal yapılar halinde paketlenildiği kromozomları barındırırlar. Buna karşılık genellikle bakteriler, benzer bir sarmal yapıdan yoksun sadece tek bir kromozoma sahiptir. Ayrıca, bakteriyel kromozom her ne kadar hücre duvarına bağlı olsa da sitoplazma içinde serbest halde bulunmaktadır. Bu yüzden, daha çok mavi-yeşil algler olarak adlandırılan siyanobakteriler de dahil olmak üzere, tüm bakteriler prokaryot olarak sınıflandırılmaktadır: Düzgün bir çekirdekleri yoktur. Karakteristik olarak ökaryotik hücreler prokaryotik hücrelerden çok daha büyüktür: Ortalama olarak 10.000 kat daha fazla hacme sahiptirler.

Peki, bir çekirdeğe sahip olmanın dışında, ökaryotik hücreleri prokaryotik hücrelerden ayıran başka ne vardır?

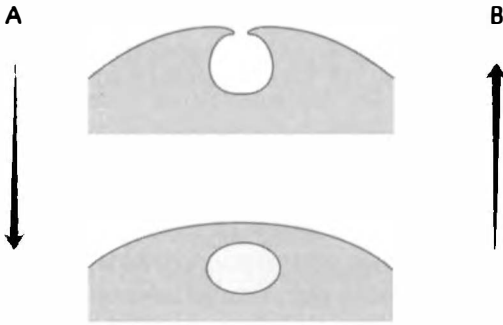
1 Ökaryot (*eukaryote*) kelimesi Yunanca εὖ (*eu*, “iyi” ya da “gerçek”) ve κάρυον (*karyon*, “öz” ya da “çekirdek”) sözcüklerinden oluşur. Prokaryot (*prokaryote*) kelimesi ise çekirdekten önceki yapıyı ifade etmek üzere Yunanca “önce” anlamına gelen πρὸ (*pro*) ve yine κάρυον (*karyon*, “öz” ya da “çekirdek”) sözcüklerinden oluşur.

Ökaryotik hücrelerde, prokaryotik hücrelerde bulunmayan birçok organel (“küçük organ”) bulunur. Bu organlar arasında, enerji metabolizmasında önemli bir rolü olan mitokondriler de yer almaktadır. Mitokondrilerin çift zarı vardır ve hücre içinde ikiye bölünerek çoğalırlar. Fotosentetik ökaryotlar (bitkiler, yeşil ve kırmızı algler ve aşağıda bahsedilen, kromist adı verilen ilginç bir grup) mitokondrilere ilaveten, kısmen benzer bir organel olan plastide de sahiplerdir. Plastidler, enerjiyi yakalayan özel fotosentetik pigmentler kullanarak, bu yakaladıkları enerjiyle inorganik bileşiklerden organik bileşikler sentezlerler. Plastidlerin de etrafında çift zar bulunur ve ikiye bölünerek çoğalırlar.

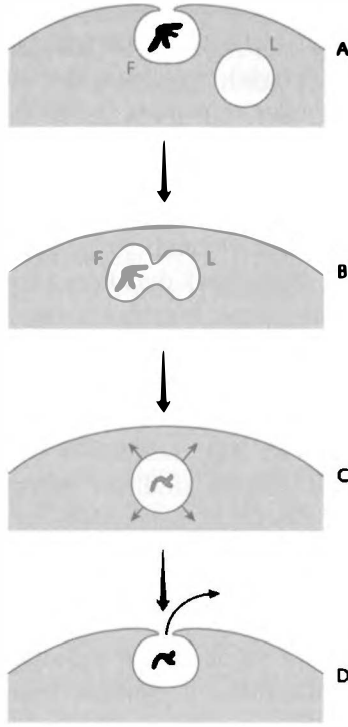
Plastidlerin ve mitokondrilerin kendilerine özgü yapısı ve otonom bölünmeleri, yaklaşık bir yüzyıl önce bazı bilim insanlarının, bu organellerin, benzer metabolik kapasitelere sahip önceden serbest-yaşayan bakterilerin soyundan gelmiş olabileceklerini düşünmelerine sebep olmuştu. Bu düşünceler çok ciddiye alınmamış, hatta çoğu kez alay konusu olmuşlardı. Genetik alanındaki gelişmelerin ardından, mitokondrileri ve plastidleri etkileyen bazı mutasyonların çekirdekte yer almadığı keşfedildi. Genler, daha ziyade, organellerin kendileriyle ilişkiliydi. Daha sonra moleküler biyoloji, organellerin içinde bulunan, her ikisi de bakterilerinkine benzer, küçük, çember şeklindeki kromozomların ve küçük ribozomların keşfini mümkün hale getirdi. 1970’li yılların başında Lynn Margulis, plastidlerin ve mitokondrilerin ortakyaşar kökenleriyle ilgili fikri kuvvetli bir şekilde tekrar canlandırdı. Bütün biyoloji topluluğu artık bu görüşü savunmaktadır.

Organellerin kökenine dair ortakyaşar teorisini kabul etsek bile, bu, ökaryotik hücrenin kendisinin kökenini açıklamaz. Öncelikle, bir çekirdeği vardır: Bu çekirdek nereden gelmiştir? O da bazılarının ileri sürdüğü gibi, eski bir ortakyaşarın soyundan mı gelmiştir, yoksa daha olası olduğunu düşündüğümüz gibi, ortakyaşam olmadan mı evrimleşmiştir? Ökaryotların sitoplazmasında prokaryotlarda olmayan başka yapılar da bulunmaktadır. Özellikle, kökeni ve önemi açıklamaya gerektiren ve endoplazmik retikulum olarak bilinen bir zar sistemi vardır.

Ökaryotik hücrelerin kökeniyle ilgili olarak, prokaryotik ile ökaryotik hücreler arasındaki belki de en önemli fark, prokaryotik olanlar sert bir hücre duvarıyla (ya da en azından çok sert bir hücre zarıyla) çevrelenmişken birçok ökaryotik hücrenin hücre duvarının olmaması ve şekillerini dinamik bir şekilde değiştirmeleridir. Bir hücre duvarının olmaması, Şekil 6.1’de resmedilen ve “sitoz” olarak adlandırılan bir süreci mümkün kılar. Hücre içindeki zarla çevrili bir kesecik hücre zarıyla birleşebilir ve onun bir parçası haline gelebilir ya da bunun tersini düşünürsek dış hücre zarından bir kesecik oluşturulabilir. Sitoz birçok hücresel süreçte yer almaktadır ama orijinal olarak, ökaryotik bir hücrenin katı parçacıklarla beslenebildiği bir süreç olan “fagositoz”da rol oynar (Şekil 6.2). Bakteriler besinleri hücre zarından geçirerek tek tek molekül halinde yutar. Katı nesnelerle beslenebilmek için önce çevrelerindeki ortama sindirim enzimleri salgılar ve sonra parçalanarak üretilmiş molekülleri yutarlar; bu, şüphesiz oldukça savurgan bir süreçtir. Ökaryotlar ise bir besin parçasını, sindirim enzimleri içeren bir lizozom ile sonradan sitoz aracılığıyla birleşebilen bir besin kofulu içine alabilir: Bu yolla, hiçbir besin ya da enzim boşa harcanmamış olur. Muhtemelen, ilk ökaryotların ekolojik başarılarının sebebi fagositozun keşfiydi.



Şekil 6.1 Sitoz. Hücre zarının içe doğru kıvrılması bir hücre içi koful oluşturur (A) ya da bir koful, hücre zarıyla birleşir ve onun bir parçası haline gelir (B).



Şekil 6.2 Fagositöz. (A) Katı bir besin parçası, yeni oluşmakta olan bir besin kofulunun içine çekiliyor (F); sindirim enzimlerini içeren bir lizozom (L) halihazırda hücre içinde oluşturulmuştur. **(B)** Besin kofulu ve lizozom birleşir. **(C)** Besin parçası sindirilir ve küçük moleküller kofuldan dışarı, hücre sitoplazmasının içine geçer. **(D)** Besin parçasının sindirilmemiş artıkları hücreden dışarı atılır.

Eğer dış hücre duvarının yok olmasının ve fagositözün evriminin, ökaryotların ortaya çıkışındaki ilk adımlar olduklarını kabul edersek, bunun ortakyaşar organellerin evrimine nasıl yol açmış olabileceğini anlamak kolay olur. Yutulan bakteriler sindirilmedikleri için (yani, bir tür “hücre sel sindirim güçlüğü”nden dolayı) ortaya çıkmış olabilirler. Ortakyaşar ediniminin ikincil olduğu görüşüne dair destek, günümüzde var olan protistlerle ilgili yapılan çalışmalardan gelmektedir. En eski ökaryotlardan hayatta kaldığı bilinen tek organizma türü Arkezoa adı verilen canlılardır. Bir çekir-

dekleri ve çubuk şeklinde kromozomları vardır ama hiç çok-hücreli olmamışlardır ve mitokondrileri ve plastidleri yoktur. Tipik ökaryotik ribozomlardan daha küçük olan ribozomları bakterilerinkine benzerdir. Moleküler filogeni, günümüz arkezoalarının ilk ökaryotlarla akraba olduklarını doğrulamaktadır.

Prokaryottan ökaryota geçişi şimdi biraz daha ayrıntılı açıklayalım. Hikâye, kaçınılmaz olarak, bilinmeyen yapıları ve bilinmeyen teknik terimleri içerdiğinden dolayı karmaşıktır. Bununla birlikte, izlenebilecek kolay anlaşılır bir sıra vardır. Tetikleyici olayın, bakterilerin karakteristiği olan dıştaki sert hücre duvarının yok olması olduğu düşünülmektedir. Buna neyin sebep olduğu bilinmemektedir ama aşağıda buna dair, canıgönülden, bir tahminde bulunuyoruz. Hücre, “dış iskeletini” kaybetmekle beraber bunu telafi etmek için çeşitli şeyler yapmaya zorlanmıştı. Filamentlerden ve mikrotübüllerden oluşan yeni bir “iç iskelet” icat etmeliydi. Aynı zamanda, mitoz olarak adlandırılan, kromozomunun (ya da kromozomlarının) bir kopyasının hücre bölünmesinde her bir yavru hücreye aktarıldığı yeni bir mekanizma icat etmeliydi çünkü bakteriyel olan eski kromozom ayrılma mekanizması, kromozomun hücre duvarına bağlanmasına dayanmaktaydı ve bu yüzden artık işe yaramazdı.

Hücre duvarı kaybından meydana gelen problemlere rağmen, bunu denkleştirici avantajlar ve fırsatlar da bulunmaktaydı. Biraz önce açıklandığı gibi, bu durum katı maddelerin yutulmasını sağlayan yeni bir beslenme şeklini mümkün kıldı. Bu yeni beslenme şekli de büyük olasılıkla ilk ökaryotların hayatta kalmasını sağlayan birincil avantajdı ve aynı zamanda, yutulup da sindirilmeyen bakterilerden türemiş yeni hücre içi yapıların, yani “organellerin” evrimleşmesine yol açtı. Yeni kromozom ayrılma yöntemi de beraberinde beklenmeyen ama önemli bir avantaj getirmişti: Bakterilerde kromozom eşlenmesinin tek bir noktadan başlaması gerektiğinden dolayı kısıtlı olan bir hücrenin sahip olabileceği toplam genetik bilgi miktarı, birçok kat artabilirdi. Şimdi bu değişikliklere daha ayrıntılı bakalım.

Katastrofik hücre duvarı kaybı

Dış hücre duvarının kaybedilmesi, hem yeni bir beslenme şeklini mümkün kılması açısından hem de beraberinde getirmiş

olduğu diğer değişiklikler açısından önemlidir. Artık, parçaları bir araya getirerek daha ayrıntılı bir geçmiş oluşturmak mümkündür. Sıradan bakterilerin, daha önce de söylediğimiz gibi, sert bir hücre duvarı vardır. Arkebakteriler olarak adlandırılan, bir hücre duvarı yerine çok sert türde bir hücre zarına sahip başka bir prokaryot grubu daha vardır. Sıcak ve asidik kükürt kaynakları, tam anlamıyla anaerobik olan yerler vs gibi, olağandışı ortamlarda yaşarlar ve çok çeşitli sıradışı metabolik sistemlere sahiptirler. 1977 yılında, Carl Woese arkebakterilerin gen dizilerinin sıradan bakterilerinkinden çok farklı olduklarını keşfetmişti. Yaşamın başlamış olabileceği ortamlara bir dereceye kadar benzer olan aşırı uç ortamlarda yaşadıkları için onlara “arke”-bakteriler denilmiştir.

Birçok araştırmacı ilk başlarda, arkebakterilerin gerçekten de en eski yaşayan canlılar oldukları, doğrudan ilk canlı hücrelerin soyundan geldikleri görüşünü desteklemişti. Ancak yakın zamanda yapılan çalışmalar, onların öbakteriler olarak adlandırılan sıradan bakterilerden türediklerini ortaya koymaktadır. Bu henüz bilinmiyorken, İngiliz biyolog Tom Cavalier-Smith hem arkebakterilerin hem de ökaryotların, katastrofik bir hücre duvarı kaybı yaşamış öbakterilerden türedikleri varsayımında bulunmuştu. Neden böyle bir şey gerçekleşmiş olmalıydı ki? Bir grup bakterinin, daha sonra onların fagositozu evrimleştirmelerine imkân sağlayacağı için hücre duvarlarını kaybettiklerini iddia edemeyiz: Bu durum, evrimin öngörü sahibi olmasını gerektirirdi. Olası ama kurgusal bir iddiaysa, bir bakterinin rekabet aracı olarak, başka bir bakterinin hücre duvarı sentezini engelleyen bir antibiyotik evrimleştirmesiydi: Bazı modern antibiyotikler (örneğin penisilin) bakterileri bu şekilde öldürmektedir. Bu durum nasıl gerçekleşmiş olursa olsun, esas fikir şudur ki, arkasından gelecek olan her şeyi tetikleyen, hücre duvarının yok olmasıydı.

Laboratuvar deneylerinin bize gösterdiğine göre, duvarı olmayan bakteriler oldukça hassastır. Bu tarz kayıplar evrimde birkaç kez gerçekleşmiş olabilir. Zehire karşı bir antidot keşfetmedikleri sürece o soydan gelen bakteri türleri büyük ihtimalle ortadan kalkmış olurdu. Ancak birbirleriyle akraba olan iki soy, felakete karşı eşi benzeri görülmemiş çareler buldu: Biri zar-o-

luşturan yeni molekül türleri kullanarak sert bir hücre zarı geliştirip arkebakterileri ortaya çıkarırken, bizim atamız olan diğeryse dahili bir moleküler iskelet olan sitoskeletonu geliştirdi.

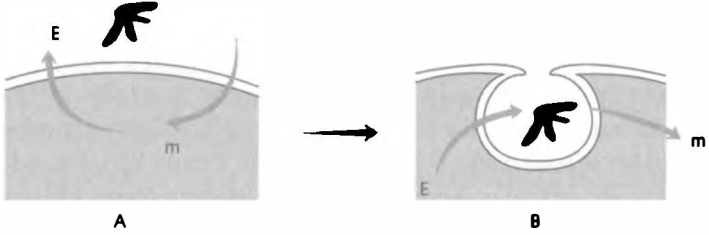
Bir sitoskeletonun ortaya çıkışı

Sitoskeleton iki ana molekül sınıfından oluşur; aktin filamentleri ve mikrotübüller. Bu moleküller, bütünleyici faaliyetlerde bulunurlar: Aktin filamentleri çekme kuvvetlerine karşı koyar ve mikrotübüller de sıkıştırma ve kesme kuvvetlerine karşı koyar. Bu özellikler, sert bir hücre duvarı yokluğunda, sitoskeletonun hücre şeklini korumasını sağlar. Ama sitoskeleton aynı zamanda hücrenin şeklini değiştirebilir ve hücre içindeki şeyleri bir yerden başka bir yere taşıyabilir. Bunun için, hücre içi partikül ve vezikül ulaşımında mikrotübüller ray olarak kullanılırlar. Mikrotübüller, ayrıca hücre bölünmesinde kromozomları birbirlerinden ayırırlar ve sillerin –sıvı bir ortam içerisinde hücreleri yönlendiren kamçı benzeri karmaşık yapılar (sperm hücreleri siller tarafından yönlendirilir)– ve onlara benzer diğer hareket organlarının bileşenleridirler. Aktin filamentleriye, hücre bölünmesinde ve fagositozda etkindir. Moleküllerin bir şeyleri etrafta hareket ettirmeleri için, mekanokimyasal bir güç uygulamaları gerekmektedir; yani, kimyasal bir aktiviteyi mekanik bir harekete dönüştürmelidirler. Bunun için de protein moleküllerinin aktif olarak şekillerini değiştirebiliyor olmalarına ihtiyaç vardır: Aslına bakılırsa, bir “kol” uzatıp bir şeyi tutup çekebiliyor olmaları gerekmektedir.

Peki, bu beceri nereden gelmiştir? Bu becerinin ilkel bir formu, öbakterilerde zaten mevcuttur. Bir bakteri bölündüğünde hücre zarında bir oluk oluşur. Bunun için mekanik olarak aktif bir moleküle ihtiyaç vardır. Bazı ökaryotik mekanokimyasal proteinlerin gen dizileri, bu bakteriyel moleküle bir parça benzerlik göstermektedir. Nitekim, bu “bölünmeye-yardımcı” proteinin sitoskeletal bir işleve ön uyumlu olduğu ortaya çıkmıştır.

Modern ökaryotik hücrelerde birkaç farklı türde zar vardır. Bir sonraki konumuz bunların nasıl evrimleşmiş olabileceğidir. Ancak, hücre zarından sitozla tomurcuklanan besin kofulunun ilk evrimi büyük bir zorluk çıkarmamıştır. Bakterilerde, salgıla-

nacak olan sindirim enzimleri hücre zarına bağlı ribozomlar tarafından sentezlenmektedir. Eğer ilk ökaryotlarda, bir besin kofulu, ilkel sitoskeletonun (oluk-oluşturan bakteriyel moleküller) yardımı sayesinde bir besin parçacığının yanlışlıkla yutulmasıyla oluşmuşsa, daha sonra kofulun içindeki besinin sindirilmesi ve besin maddelerinin hücre içine alınması orijinal bakteriyel mekanizmalar tarafından gerçekleştirilirdi (Şekil 6.3).

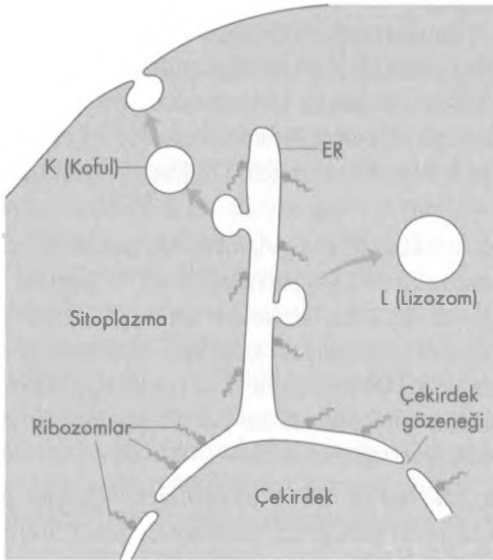


Şekil 6.3 Fagositozun kökeni. Prokaryotlarda(A), katı besin parçacıkları sadece, sindirim enzimlerinin (E) organizmayı çevreleyen ortama salınıp sindirim sonrası oluşan küçük moleküllerin (m) içeri alınmasıyla sindirilebilmektedir. Fagositoz (B), basit bir şekilde bir koful oluşumuyla ortaya çıkmış olabilir çünkü zar halihazırda kofulun içine enzimler salmaya ve sindirim ürünlerini de absorbe etmeye adapte olmuştu. Şekil 6.2'de gösterilen, besin kofulları ile lizozomlar arasında işbirliğine dayanan mevcut mekanizma daha sonraları evrimleşmiş olabilir.

Endomembran (iç zar) sistemi

Ökaryotik hücre çok farklı türde zar içermektedir. Hepsini burada tanımlayamayız ama neyle ilgili oldukları hakkında bir fikir vermesi için yeterince şey söyleyeceğiz. Bir besin kofulu, başlamak için uygun bir noktadır. Bakterilerde, zarın bazı bölümlerini oluşturan proteinleri (örneğin besinlerin ve atık maddelerin zar içinden geçişlerinde rol oynayan proteinleri) ve aynı zamanda çevredeki ortama salgılanan sindirim enzimlerini sentezleyen, dış hücre zarına bağlı ribozomlar bulunmaktadır. Bir önceki kısmın sonunda ve Şekil 6.3'te, ilkel bir ökaryotta bir besin kofulu olduğu zaman, bu besin kofulunun sindirim enzimlerini sentezleme ve besinleri absorbe etme bakımından hücre zarına benzediğini varsaydık. Bu, günümüz ökaryotları için artık geçerli değildir; hücre zarına bağlı ribozomlar yoktur.

Dolısıyla, hücre zarından oluşmuş bir besin kofulu içerdiği besini sindiremez. Besinin sindirilebilmesi için kofulun önce, Şekil 6.2’de gösterildiği gibi sindirim enzimleri içeren bir lizozomla birleşmesi gerekmektedir.



Şekil 6.4 Endoplazmik retikulum (ER) ve çekirdek zarı. ER'nin, çekirdeği saran iki zardan dıştakinin devamı olduğuna dikkat edin: İkisinde de onlara bağlı ribozomlar bulunur ve ikisi de protein sentezi yapar. K, hücre zarıyla birleşecek ve onun büyümesine katkıda bulunacak olan, ER'den tomurcuklanmış bir kofuldur. L de aynı şekilde ER'den tomurcuklanmış bir lizozomdur.

Peki, hücre zarı ribozomlardan ve buna bağlı olarak protein sentezleme becerisinden yoksunsa nasıl büyür? Esasında, bir besin kofulunun oluşma sürecinin tersi bir süreçle büyür (Şekil 6.1'deki A süreci yerine B süreci): Hücre içinde oluşan bir vezikül dış zarla birleşir. Bu veziküller endoplazmik retikulum ya da ER olarak da bilinen bir yapıdan meydana gelmektedir (Şekil 6.4). ER, hücre içindeki bir çift zar sistemidir. Birbirine basılmış iki zardan meydana gelmektedir çünkü küre şeklindeki veziküllerin yassılaşımasıyla oluşurlar. Ribozomlar ER'ye bağlıdır, böylece proteinler sentezlenebilir. Çeşitli vezikül türleri, uygun

proteinlerle bütünleşik bir halde ER'den tomurcuklanır. Bu veziküllerin arasında, dış zarla birleşerek zarın büyümesine katkıda bulunanlar ile lizozomlar da bulunmaktadır.

Öyleyse, ökaryotlarda ribozomlardan yoksun hücre zarı ile ribozomları olan ve bundan dolayı yeni hücre zarı materyalini sentezleyebilen ER arasında bir farklılaşma vardır. Bu, evrimleşecek olan zarlar arasındaki ilk fark olabilir ancak bunu, birçok başka fark da izlemiştir. Çekirdeği saran zarf, ER gibi, yassılaşmış veziküllerden oluşur ve birbirine basılı iki zardan meydana gelir. İçteki zarda ribozom bulunmaz (çekirdeğin içinde protein sentezi yoktur); dıştaki zarsa Şekil 6.4'te gösterildiği gibi ER ile birlikte devam eder.

Çekirdek zarının oluşmasıyla birlikte, transkripsiyonun, yani mRNA üretiminin olduğu çekirdeğin içi ile protein sentezinin gerçekleştiği sitoplazma arasında bir iş bölümü yapılmıştı. Bunun için de çekirdek zarının üzerinde, mRNA'nın sitoplazmaya çıkabileceği ve DNA eşlenmesi ve transkripsiyon için gerekli olan enzimlerin sitoplazmadan çekirdeğin içine girebileceği gözeneklere ihtiyaç vardır.

Hücre içinde, farklı türde proteinlerin içlerine gömüldüğü farklı türde zarların varlığı bir problem doğurur. Belirli proteinler, gitmeleri gereken doğru yerlere yollarını nasıl bulur? Örneğin çekirdek içinde ihtiyaç duyulan proteinler çekirdek gözeneklerine nasıl gider? Genel cevap, bu tarz proteinlerde, ilgili zarlar üzerindeki tanıma bölgelerine karşı bir çekime sahip özel "sinyal" peptit dizileri bulunmasıdır. Bu problemi organelerin evrimini tartıştığımız zaman tekrar ele alacağız çünkü onun için de belli proteinlerin doğru yerlerde olması gerekmektedir.

Mitozun kökeni

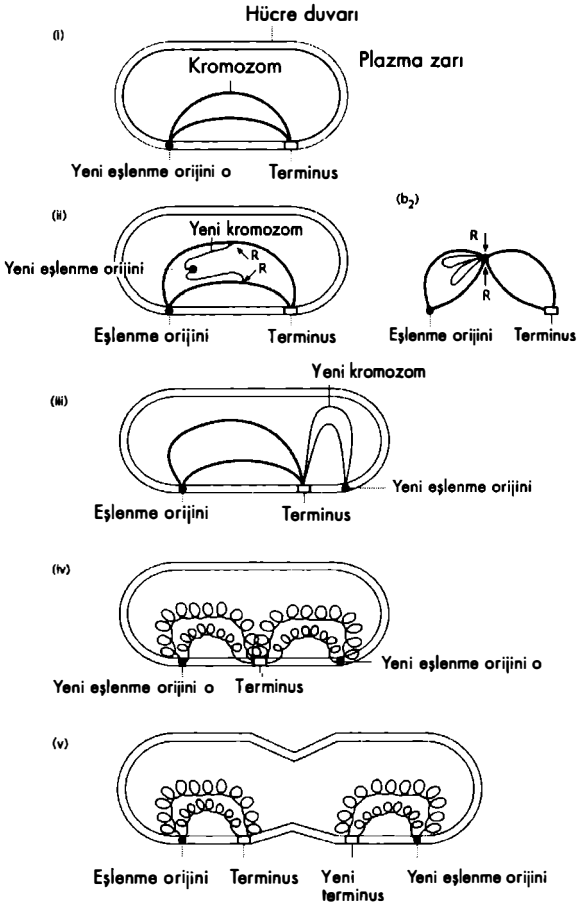
Bir hücre bölündüğü zaman, genetik materyalin bir kopyasının her bir yavru hücreye aktarılması çok önemlidir. Bu "kromozom ayrılması"nın gerçekleştiği mekanizmalar prokaryotlarda ve ökaryotlarda çok farklıdır. Mitozun prokaryotik mekanizması Şekil 6.5'te ve daha iyi bilinen ökaryotik süreci de Şekil 6.6'da gösterilmiştir. O kadar farklıdır ki onların arasında bir geçiş olduğunu hayal etmek güçtür. Ancak Tom Cavalier-Smith, Şekil

6.6'da özetlenen akla yatkın bir senaryo ileri sürmüştür. Ayrıntıları karmaşık olduğundan, önce esas noktalarını ana hatlarıyla belirteceğiz.

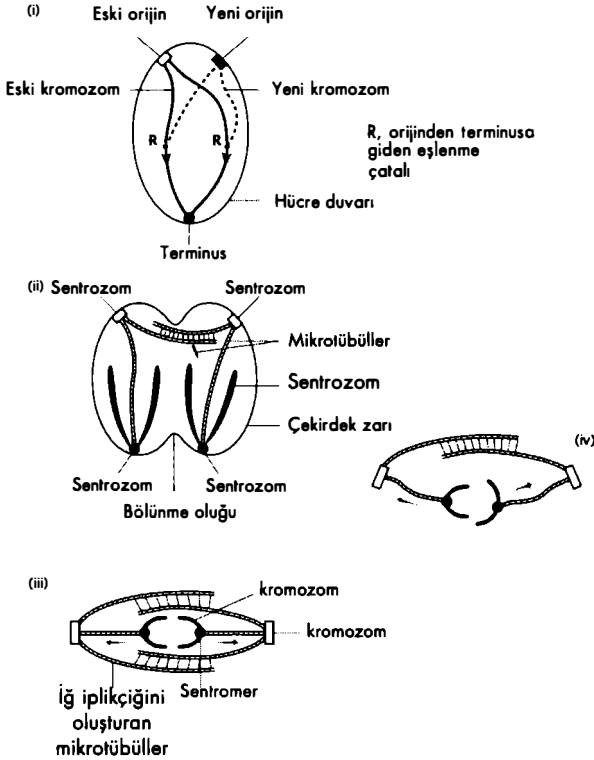
Prokaryotlarda, kromozom ayrılması kritik bir biçimde, eşlenme başlangıç noktasının (orijin) ve bitiş noktasının (terminus) hücre duvarına bağlanmasına dayanmaktadır. Özellikle, eşlenmenin yeni orijininin (Şekil 6.5'teki "O") eskisinin karşısında olacak şekilde konumlanmasına bağlıdır. Bu yüzden, aynı kromozom üzerinde birkaç eşlenme orijini bulunması imkânsızdır. Bütün kromozom, dolayısıyla, tek bir eşlenme birimi ya da replikondur. Bu durum, hücre bölünme hızı için bir üst limit belirler. Koşulların en uygun olduğu zamanda replizomun (eşlenme kompleksi), orijinden terminusa gitmesi yaklaşık 40 dakika sürer. Eğer bir seferde sadece tek bir replizom aktifse bu, çoğalma hızına her 40 dakikada bir olacak şekilde bir üst limit koyacaktır. Bakteriler, kromozom boyunca bir seferde birden fazla replizoma sahip olarak bundan daha iyisini –işin doğrusu, yaklaşık iki kat daha iyisini– yapabilir. Ancak, "gen dozajı" yüzünden bu şekilde elde edilebilecek hızın bir sınırı vardır. Eğer aynı anda iki replizom aktif olursa bu durumda, O'ya yakın dört ama terminusa yakın sadece tek bir gen kopyası bulunur. Ancak gen dozajının metabolizma üzerinde önemli etkileri vardır, o yüzden bir bakteri çok fazla replizomun aynı anda aktif olmasına izin veremez. Bu, belirli bir büyüklükteki genomun eşlenme hızına ya da evrim açısından, hızlı bir hücre bölünmesiyle bağdaşabilir olan genom büyüklüğüne bir limit koyar.

Sert hücre duvarının kaybedilmesi geçmişteki ökaryotları, kromozomlarını ayırmaları için yeni bir yol evrimleştirmeye zorlamıştı. Bu yeni mekanizmada, yani mitozda, kromozomlar bağlı oldukları mikrotübüller tarafından çekip ayrılır. Mikrotübüller prokaryotlarda bulunmaz; bu mikrotübüller hücre duvarı kaybını telafi etmek için evrimleşmiş olan sitoskeletonun birer parçasıdır. Bu sebeple mitoz bir bakıma, eski prokaryotik mekanizma artık işe yaramadığı için, ökaryotların yapmak zorunda oldukları bir şey olarak görülebilir. Bununla birlikte mitoz, ökaryotlar için yeni olasılıklar da açmıştı. Bir kromozomun her bir yavru hücreye geçmesini garantileyen mekanizma artık, bakterilerde olduğu gibi eşlenme orijininin ve terminusu-

nun hücre duvarına bağlanmasına dayanmadığı için, tek bir kromozom üzerinde bulunan eşlenme orijinlerinin sayısı üzerindeki kısıtlama kalkmıştı. Ökaryotlarda her kromozomun birçok eşlenme orijini bulunur. Bu yüzden, genom başına düşen DNA miktarı üzerinde, en azından eşlenme hızı tarafından belirlenen bir limit yoktur. Ökaryotlardaki DNA içeriği, bakterilerde mevcut olanın birkaç kat büyüklük derecesi üstüne çıkabilir: İnsan genomu, bir koli basili bakterisindeki 10^6 baz çiftiyle karşılaştırıldığında, yaklaşık 10^9 (yaklaşık 1.000 kat daha fazla) baz çifti içermektedir.



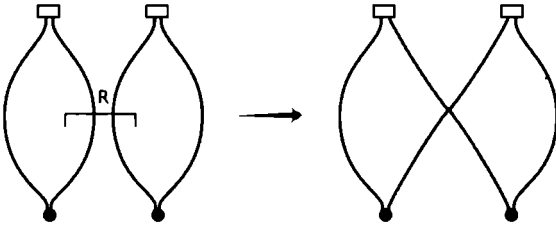
Şekil 6.5 Bakteriyel hücre bölünmesi. (i) Hücre duvarı-hücre zarı kompleksine orijinden ve terminustan bağlı olan çember kromozomla birlikte bölünme öncesi hücre. (ii) İki yönde ilerleyen eşlenme: Yeni orijin ve eşlenme kompleksleri (R) patlamış olarak gösterilmiştir, ama (b2)'de gösterildiği gibi yeni orijin replikazlara bağlıdır ve bu yüzden terminusa taşınmaktadır. (iii) Eşlenme tamamlanmıştır ve yeni orijin hücre duvarına bağlanmıştır. (iv) Terminus, iki orijinin ortasında olacak şekilde tekrar hücre duvarına bağlanır: Kromozomların sarmal hale gelmesi bu hareketi beraberinde getirir. (v) Terminus bölünür ve bir septumun oluşumu hücre bölünmesine yol açar.



Şekil 6.6 Mitozun evrimi: (iii) günümüzde mevcut olan çoğu ökaryottaki mitoz mekanizmasını göstermektedir. Gerçekte her ne kadar değişen sayılarda bulunsalar da şekilde kolaylık olması adına sadece bir kromozom gösterilmiştir. Kromozomlar, mikrotübüllerden oluşmuş bir yapı olan mitotik iğ iplikçisi tarafından birbirlerinden ayrılır. Her bir kromozom iğ iplikçisine, sentromer adı verilen bir yapıyla bağlıdır. Sentromer kopyalandığı zaman, bu iki kopya iğ iplikçinin zıt kutuplarına çekilir: Bu kutuplara sentrozom denir. Yan yana olan iki tübülün birisi diğeri üzerinde aktif bir şekilde kayarak ilerleyebildiği için bu hareket ortaya çıkar. Peki bu mekanizma,

Şekil 6.5'te gösterilen bakteriyel mekanizmadan nasıl evrimleşmiş olabilir? (i) ve (ii)'deki diyagramlar olası ara aşamaları göstermektedir: (ii) plöromitoz adı verilen ve günümüzde yaşayan bazı protistlerde görülen bir bölünme şekli; (i) varsayımsal. Olası bir senaryo şöyledir: Varsayımsal aşamada (i), kromozom hâlâ çember şeklindedir ve orijin ve terminus, bakterilerde olduğu gibi, hâlâ hücre duvarına bağlıdır. Esas yenilik, eşlenme orijininin bölünmesi ve eski ile yeni orijinlerin kromozom eşlenmesi devam ederken birbirlerinden ayrılmasıdır. Plöromitoz (ii) birkaç önemli açıdan farklılık gösterir. Kromozom çember şeklinde değil, doğrusaldır. Bakteriyel eşlenme orijini sentrozoma ve terminus da sentromere evrimleşmiştir. Bölünme mekanizması da artık hücre duvarına değil, mikrotübüllere dayalıdır. Modern mitozda olduğu gibi, iki sentrozom mikrotübüller tarafından uzaklaştırılır ve her sentromer kendi sentrozomuna doğru mikrotübüller aracılığıyla çekilir. Bu durumda, plöromitozdan tipik mitoz olan evrimi anlamak kolay hale gelir: Topolojik benzerlik (iv)'de gösterilmiştir.

Bunun, artan karmaşıklığın evrimi açısından oldukça ilginç sonuçları bulunmaktadır. Bölünme mekanizmasındaki değişikliğin beraberinde getirdiği izin verilen genom büyüklüğündeki artış, çok hücreli karmaşık organizmaların evrimi için yeterli olmasa bile gerekli bir koşuldu. Ama bölünme mekanizmasındaki değişiklik, gelecekte gerçekleşecek olan böyle bir evrimsel potansiyele izin verdiği için evrimleşmemiştir: Evrimin böyle bir öngörüsü yoktur. Belirttiğimiz gibi, yeni bölünme mekanizması ilk ökaryotlara dayatılmıştı ama bir kez evrimleşince artmış karmaşıklığın evrimi mümkün hale gelmişti.



Şekil 6.7 Çember kromozomlar arasındaki crossing-over. İki çember kromozom arasındaki bir rekombinasyon (R) hücre bölünmesini engeller.

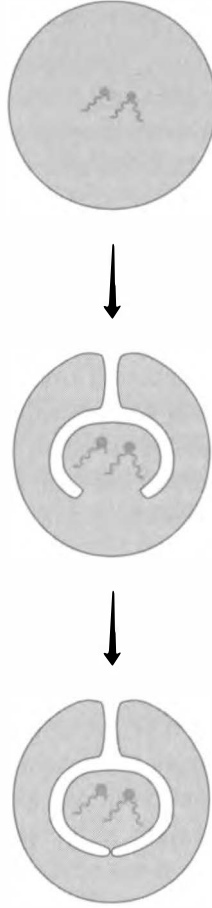
Peki ama çember kromozomlar neden çubuk şeklindeki kromozomlarla yer değiştirmişti? İki çember kromozom arasında rekombinasyon gerçekleştiğinde, bu durumun, hücre bölünmesinde onların düzgün bir şekilde ayrılmasını engellemesi muhtemel bir

açıklama olacaktır (Şekil 6.7). Peki, neden rekombinasyon gerçekleşmiş olmalıydı? Normalde, rekombinasyonun yeni genetik türler oluşturması bakımından, eşeyli üreme sürecinde önemli olduğunu düşünürüz. Peki o zaman, rekombinasyonun mitozdaki amacı nedir? Hücrenin kendisiyle eşeyli üreme yapmasının hiçbir anlamı yoktur. Cevap mitotik rekombinasyonun, DNA onarımının muhtemelen istenmeyen bir yan ürünü olmasıydı. Bazen, yüksek enerjili olaylar DNA molekülünün her iki zincirine de zarar verir. Bu tarzda bir zarar onarılırken, kromozomun zarar gören kısmı zarar görmemiş homolog kromozomdan kopyalanan yeni bir DNA parçasıyla onarılır. Bu onarım için gerekli olan enzimler ökaryotlarda olduğu gibi bakterilerde de bulunmaktadır. Buradaki pürüz şudur ki, böyle bir onarım yapıldığında bazen iki kromozom arasında rekombinasyon gerçekleşir. Yukarıda da açıklandığı gibi, eğer kromozomlar çember şeklinde olsaydı bu durumun feci sonuçları olurdu ama çubuk şeklinde olsalardı fark etmezdi. Bu olaya eşeyin (cinsiyetin) kökeninden bahsederken tekrar geri döneceğiz.

Geriye çekirdek zarının nasıl ortaya çıktığı sorusu kalmaktadır. Olası bir cevap Şekil 6.8'de resmedilmiştir.

Ortakyaşarlardan organellere

Şimdi, moleküler dizi verilerine dayanılarak sırasıyla ortakyaşar mor bakterilerden ve siyanobakterilerden türemiş olduklarına inanılan mitokondrilerin ve kloroplastların kökeninden bahsedelim. İç ortakyaşam hiçbir şekilde nadir olan bir şey değildir. Örneğin derin deniz yarıklarında yaşayan hayvanlar, yarıklardan sızan hidrojen sülfid oksitlenmesiyle elde edilen enerjiyi kullanarak karbondioksitten organik madde üreten ortakyaşar bakterilere sahiptir. Bu tarz ortakyaşamların evriminden Bölüm 9'da bahsedilmektedir. Ancak, eski organeller daha yakın geçmişteki bu ortakyaşam örneklerinden bir önemli açıdan farklılık göstermektedir: Bir zamanlar mitokondrilerde ve kloroplastlarda mevcut olan genler hücre çekirdeğine aktarılmıştır. İki soruyu ele alacağız: Birincisi, ökaryotlar mitokondrilerin ve kloroplastların atalarıyla kurdukları ortakyaşam sayesinde ne elde ettiler? İkincisi, genlerin organellerden çekirdeğe transfer edilmelerinin sebepleri ve sonuçları nelerdi?



Şekil 6.8 Çekirdek zarı: dış hücre zarının içe doğru kıvrılmasıyla gerçekleşen olası bir ortaya çıkma şekli. Bu senaryo, çekirdek zarının çift ve dış çekirdek zarının da Şekil 6.4'te gösterildiği gibi, endoplazmik retikulumla kesintisiz bir şekilde bağlantılı olması gerçeğiyle uyumludur.

Organellerin rolü

Peki, ökaryotik hücreler organellerinden ne elde eder? Bu soruyu cevaplamak için, kimyasal enerjiyle ilgili bir şeyler (nereden geldiğini ve ne için kullanıldığını) bilmemiz gerekmektedir.

Modern toplumda, enerjimizi başlıca fosil yakıtlarından, kömürden (karbondan) ve benzinden (karbon ve hidrojenle oluşan bir bileşik) elde ederiz. Bunlar, karbondioksit (CO_2) ve hidrojene (H_2) yakıldığında (oksitlendiğinde) makineleri çalıştırmak için kullanılabilecek enerji açığa çıkar: Kömür yakmak buhar makinelerini, petrolü yakmak motorlu arabaları çalıştırır. Hemen hemen aynısı bizim için de geçerlidir. Biz de şekerleri ve diğer karbonhidratları yakarak enerji elde ederiz. İlk önce, bu enerjiyi ATP moleküllerini sentezlemek için kullanırız. ATP molekülünü, kutudan fırlayan yaylı bir kukla gibi hayal etmek yardımcı olabilir. Bu kutu hücre içinde etrafta taşınır; ne zaman enerjiye ihtiyaç duyulsa kukla kutudan fırlar ve yay uzadığında açığa çıkan enerji diğer bazı süreçlere güç sağlamak için kullanılır. Sonra tekrar kuklayı kutuya geri koymak için, şekerlerin oksitlenmesiyle elde edilen enerjiye ihtiyaç duyulur. ATP, hücrenin “serbest enerji” kaynağıdır denildiğinde anlatılmak istenen şey genel hatlarıyla budur. Bu enerji, hücre içinde enerji gereksinimi olan birçok süreç –örneğin sentezleme süreçleri, hücre hareketi, moleküllerin zardan pompalanması vs– güç sağlamak için kullanılabilir.

Yaşamın evriminin ilk başlarında, şekerler de dahil olmak üzere organik bileşikler abiyotik olarak sentezlenmişlerdi (bkz. 3. Bölüm). Ama o zamanlarda serbest oksijen yoktu ve bu yüzden bu organik bileşiklerin oksitlenmesiyle enerji elde edilemezdi. Ancak, şekerlerin alkole dönüştürüldüğü fermentasyon denilen bir süreç sayesinde de oksijen olmadan şekerlerden biraz enerji elde etmek mümkündür. Örneğin üzümde bulunan şeker, maya hücreleriyle alkole dönüştürülür. Süreç enerji üretir ama bu enerji çok azdır; sadece, aynı miktarda şekerin oksitlenmesiyle elde edilebilecek olan enerjinin yaklaşık onda biri kadardır.

Günümüzde yaşam, abiyotik olarak üretilmiş bileşiklere bağımlı değildir. Onun yerine, yeşil bitkiler güneş ışığındaki enerjiyi yakalayıp bu enerjiyi, suyu hidrojene ve oksijene bölmek için kullanmaktadır. Oksijen atmosfere salınır ve serbest hidrojenle bulunan kullanılabilir enerji şekerleri sentezlemek için kullanılır.

Bu iki süreç de –şekerleri sentezlemek için güneş ışığının yakalanması ve ATP sentezlemek için şekerlerin oksitlenmesi– prokaryotik dünyada zaten mevcuttu. Ökaryotlarda, bu süreçler organellerde yapılmaktadır. ATP sentezi, moleküler kanıtlar

sayesinde mor kükürtsüz bakterilerden türemiş oldukları bilinen mitokondrilerde ve fotosentez de siyanobakterilerden türemiş olan kloroplastlarda gerçekleştirilmektedir. Burada şaşırtıcı bir durum vardır. İki bakteriyel ata da yani hem mor bakteriler hem de siyanobakteriler, iki fonksiyonu da yerine getirebilmektedir. Peki, neden bu iki ortakyaşarlık durumuna ihtiyaç duyulmuştu? Cevap göreceli verimliliklerde yatmaktadır. Mor bakteriler fotosentezin verimsiz bir versiyonuna sahipti ve sadece belirli kükürt bileşeklerini içeren ortamlarda yaşayabilirlerdi. Siyanobakteriler ise, fotosentezde verimli olmalarına rağmen solunumda o kadar verimli değillerdi.

Peki, bu organeller hücreye nasıl fayda sağlamaktadır? Herhangi bir işe yaramaları için, ürünlerinin organellerden dışarı çıkması, yani hücre sitoplazmasının içine nakledilmesi gerekmektedir. Böyle bir şey serbest yaşayan atalarında gerçekleşmiş olamazdı: Mor bakteriler için ATP'yi ya da siyanobakteriler için organik bileşikleri dış ortama salmak savurganlık olurdu. Günümüzde enerjinin ve organik bileşiklerin taşınması, organel zarında belirli taşıyıcı proteinlerin bulunmasına bağlıdır. Bu durum, henüz tamamıyla çözülmemiş olan, ürünleri kullanılabilir hale getiren özel taşıyıcı proteinlerin evriminden önce iç ortakyaşarların geçmişteki ökaryotlara nasıl yarar sağladıkları sorusunu doğurmaktadır.

Ortakyaşardan organelle evrimleşme, birçok genin hücre çekirdeğine transfer edilmesini ve ardından bu genlerin organelin genomundan kaybolmasını kapsamaktadır. Günümüzde mitokondriyal genomlar yaklaşık bir düzine gen ve plastid genomları da yüz ila iki yüz arası kadar gen içermektedir. Açıkça görülmektedir ki binlerce gen, fonksiyonların çekirdeğe transferi tamamlanmadan önce kaybedilmiş olamaz; yoksa, ortakyaşar ve dolayısıyla tüm hücre verimsiz ya da yaşayamaz hale gelirdi. Genin çekirdeğe transfer edilmiş olması, onun ortakyaşardan kaybedilmesi için yeterli değildi. Doğrusunu söylemek gerekirse, bu tarz transferler çok da zor gerçekleşmemiş olabilir: DNA'nın hücre içindeki kompartımanlar (çekirdek, plastidler, mitokondriler) arasında oldukça kolay bir şekilde hareket ettiğine dair kanıtlar bulunmaktadır. Ancak, bu genler tarafından üretilen proteinlerin aynı zamanda uygun organellere

geri dönüş yollarını bulmaları da gerekliydi. Proteinlerin ucundaki özel bir amino asit dizisi, organel zarı tarafından tanınan bir “geçiş sinyali” oluşturarak bunu sağlamakta ve proteinlerin zarıdan geçirilmesine yardımcı olmaktadır.

Bu şekilde içeri alınan her protein, ucunda, sentez sırasında ribozomdan ilk önce çıkan bu sinyal dizisini taşımaktadır. Bu dizilerin kökenine yönelik ipucu şu gözlemden gelmektedir: Aynı reseptör tarafından tanınmaya yetecek kadar benzer olmalarına rağmen, farklı proteinlerde aynı değildirler. Bu da her proteinin kendi sinyal dizisini bağımsız olarak evrimleştirdiğini akla getirmektedir. Elbette, her organel sadece kendi proteinlerini tanır ve içeri alır.

Bölüm 1’de, DNA tarafından sahip olunan “sınırsız” kalıtımla, bir replikatörün, her birinin kendi türünü ürettiği nispeten küçük sayıda bir durumda var olabildiği “sınırlı” kalıtımı birbirinden ayırmıştık. Hücre zarlarının da bu anlamda sınırlı kalıtıma sahip olmaları etkileyici bir gerçektir. Örneğin mitokondriyal zarlar, reseptör ve taşıyıcı proteinlerin kendileri de olmak üzere, tüm uygun proteinlerin sitoplazmadan içeri alınmasını kataliz eden proteinleri içermektedir. Aynı şey diğer zarlar için de geçerlidir. Bu durum, Tom Cavalier-Smith’in zar kalıtımı kavramını ortaya atmasına sebep olmuştu: Mitokondriyal zarlar daha çok mitokondriyal zarın sentezlenmesine, plastid zarları daha çok plastid zarının sentezlenmesine vb olanak sağlamaktadır. Bu kalıtsal potansiyel, şu düşünce deneyinden de hak verilebileceği gibi hem çekirdek zarından hem de organel zarlarından bağımsızdır: Bir mitokondrideki mitokondriyal reseptör kanalının, onun benzeri plastid moleküllerle yer değiştirildiğini varsayalım. Bu işlem, plastid proteinlerinin mitokondrinin içine alınmasına sebep olurdu. Ne organel ne de çekirdek genomu değişmemiş olmasına rağmen, mitokondri bu durumda kalıtsal bozukluğa uğradı. Zar kalıtımı sınırlıdır ama ökaryotik hücre fonksiyonu için sınırsız bir öneme sahiptir.

Bu organel evrimi açıklamasını, sonuçların ne kadar karmaşık olabildiğini göstermek adına garip bir alg grubu olan Kromistlerdeki durumu tanımlayarak bitiriyoruz. Bu algler günümüzde, dört farklı atadan elde edilmiş genetik materyale sahiptir ve bu durum da en kolay, genetik materyallerin evrimsel

geçmişleri tanımlanarak açıklanabilir. Görünüşe bakılırsa önce, bir yeşil alg hücresi kloroplastlarını ve dolayısıyla fotosentez becerisini kaybetmişti. Onun yavrularıysa daha sonra, yeni bir ortakyaşar (bu sefer bir prokaryotik siyanobakteri değil, onun yerine bir ökaryotik kırmızı alg) yutarak bu beceriyi geri kazanmışlardı. Böylece, günümüzde dört farklı genoma sahip hücreler meydana gelmişti. Esas çekirdek genomu, orijinal olarak bir yeşil alg olan ve aynı zamanda mor bakterilerden türemiş mitokondrilere sahip bir konak hücreye aittir. Bu hücrelerin içinde ayrıca, yutulmuş kırmızı algden elde edilmiş bazı kromozomlar ile son olarak da orijinal olarak serbest yaşayan bir siyanobakteriden türemiş ama kırmızı alg tarafından sunulmuş kloroplastın kromozomları da hâlâ barınmaktadır.

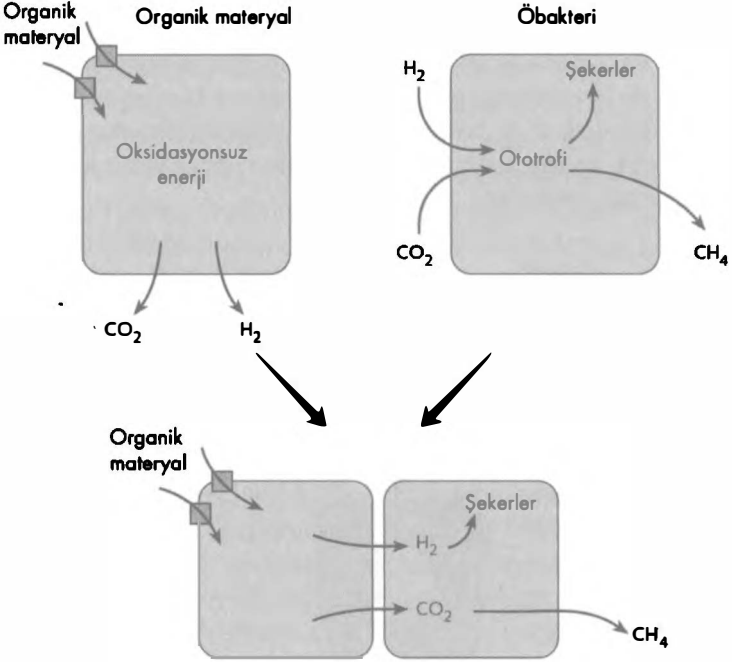
Ökaryotik evrimin değişen resmi

En eski ökaryotlarla ve mitokondrilerin edinimiyle ilgili çizmiş olduğumuz resmin, bu kitabın neredeyse tamamlandığında yayımlanan son keşiflerin ışığında değiştirilmesi gerekebilir. Bu kanıtlar hâlâ belirsiz oldukları için bu fikirleri bu kısımda sunuyoruz. Neyse ki, bu kanıtların doğru oldukları ispatlansa bile yukarıda bahsedilen noktaların çoğu değişmeden kalacaktır.

Açıkladığımız gibi, mevcut ökaryotlar iki gruba ayrılabilir: mitokondrilere sahip tipik ökaryotlar ve onlara sahip olmayan ikinci bir grup, arkezoalar. Açıklamamızda, en azından bazı arkezoaların mitokondrilere hiç sahip olmamış atalardan türediğini varsaydık: Onlar, sert bir hücre duvarı olmayan, bir sitoskeletona ve bir çekirdeğe sahip, fagositozla beslenen ve mitokondrileri ya da diğer organelleri bulunmayan bir hücrenin ilkel ökaryotik durumunu temsil etmektedirler. Son araştırmalar, mevcut olan tüm arkezoaların bir zamanlar mitokondrilere sahip olmuş ve sonrasında oksijen bulunmayan ortamlarda (örneğin parazit olarak) yaşadıkları için mitokondrilerini kaybetmiş olabileceklerini iddia etmektedir. Bu düşüncenin sebebi, çekirdeklerinde akla yatkın tek kökenin mitokondri-benzeri ortakyaşarlar olduğu bazı genlerin bulunmasıdır.

Kendi başına bu gözlemin, tanımladığımız senaryoyu değiştirmesi gerekmez. İlk ökaryotlar gerçekten de organellere sahip

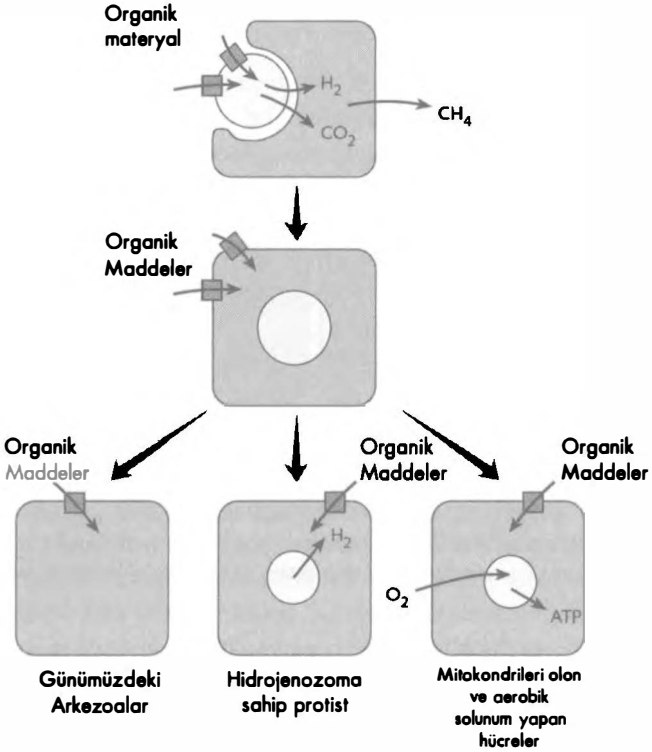
olmamış ve hiç yaşayan yavru bırakmamış olabilirler. Ancak alternatif bir senaryo daha vardır: Çok farklı iki bakteriyel hücre tipi olan bir arkebakteri ile bir öbakteri arasında en başından beri yakın bir ilişki olmuş ama ilişkinin metabolik önemi bizim yukarıda tanımladığımızdan farklı gerçekleşmiş olabilir.



Şekil 6.9 Bir öbakteri (solda) ile bir metanojenik bakteri (sağda) arasındaki, Miklós Müller tarafından öne sürülen orijinal ilişki. Diyagram, oksijen bulunmayan bir ortamda gerçekleşmiş olabilecek kimyasal bir işbirliğini göstermektedir; ama öbakteri aerobik koşullarda da solunum yapabilirdi. Açık kareler, organik bileşiklerin zarın bir tarafından diğer tarafına taşıyan bir proteini belirtmektedir.

Rockefeller Üniversitesi'nden Miklós Müller özgün bir yaklaşım ileri sürmüştü (Şekil 6.9). Öncelikle, –diğerlerinin ardından– ökaryotik çekirdek genlerinin çift kökene sahip görüldüğünü vurgulamaktadır. DNA eşlenmesiyle ve protein senteziyle ilgili olan genler arkebakterilerinkine benzerken, fermentasyon enzimlerini kodlayan genler de dahil olmak üzere, birçok metabolik gen

öbakterilerinkine benzemektedir. Müller, iki ortakyaşardan birisinin bir “metanojenik” arkebakteri olduğunu düşünmektedir. Bir metanojen oksijene ihtiyaç duymaz ve enerjisini, içine hidrojen ve karbondioksidi alıp dışarı metan (CH_4) çıkartarak –o yüzden ismi metanojendir– elde eder. Öne sürdüğü diğer ortakyaşar ise, oksijen yokluğunda enerjisini şekerleri fermente ederek temin edebilen bir öbakteriydi (ortakyaşarın şekerleri oksitleyerek enerji elde etme becerisi sağladığı önceki senaryoyla arasındaki önemli fark budur). Peki öbakteri, arkebakteriyel ortağı için ne yapmıştı? Şekil 6.10’da da resmedildiği gibi, metabolizmasının bir yan ürünü olarak karbondioksit ve hidrojen ürettiği düşünülmektedir. Bunlar tam olarak, metanojenin organik bileşikleri sentezlemek için ihtiyaç duyduğu şeylerdir.



Şekil 6.10 İki bakteri arasındaki orijinal ilişkinin daha sonraki evrimi. Şekil 6.9’da olduğu gibi açık kareler bir taşıyıcı zar proteinini belirtmektedir.

Bu fikir, *The Major Transitions in Evolution*'daki [*Evrimdeki Ana Geçişler*] açıklamamızda bahsettiğimiz zorluklardan birisini ortadan kaldırmaktadır. ATP üreten bir ortakyaşarın, konakçısı için herhangi bir işe yaraması için, öncesinde ATP'nin bir şekilde ortakyaşarın zarından taşınmasına ihtiyaç duyulacağına dikkati çekmiştik. Müller'in görüşünde böyle bir problem bulunmamaktadır. Ancak, yeni öneri, bir güçlüğü ortadan kaldırırken bir diğerini de doğurmaktadır. Eğer, daha önce ileri sürdüğümüz gibi, orijinal konak hücre fagositozla bir şeyleri yutma alışkanlığını evrimleştirmiş olsaydı bu, ortakyaşarın konakçısının içine nasıl girdiğini açıklardı. Ancak, bir metanojenin bir şeyler yutma ihtiyacı yoktur: Hidrojen ve karbondioksit hücre zarından geçer. O yüzden, ortakyaşamın iki hücre arasında basit bir temas olarak başladığını, ardından arkebakteriyel konakçının şeklinde kademeli bir değişiklik meydana gelerek ortakyaşarın içe çekilmesine yol açtığını varsaymamız gerekmektedir (Şekil 6.10). Böylece materyal transferi daha verimli olurdu (hücre kabuğu şeklindeki bu tarz değişiklikler bazı spor üreten bakterilerde meydana gelmektedir).

Öbakteriyel ortakyaşar, farklı evrimsel soylarda farklı kadelere sahip olmuştu (Şekil 6.10). Bazı durumlarda tamamıyla yok olup günümüzde yaşayan arkebakterileri ortaya çıkarmıştı. Diğerlerinde, DNA'sı olmayan ve hidrojen üreten, hidrojenozom olarak adlandırılan bir organele evrimleşmişti (mitokondrileri olmayan ama hidrojenozomları bulunan protistler mevcuttur). Nihayetinde bir soyda da oksijeni kullanma becerisini evrimleştirmişti; yani, bir mitokondriye evrimleşmişti.

Bu yeni fikirler, ökaryotik genlerin ikili soyu üzerindeki son gözlemleri açıklamaktadır ve önceki açıklamamızdaki bazı zorlukları aşmaktadır. Ama bunu yaparken de sitoskeletonun ve fagositozun kökenini karmaşık hale getirir. Hangi senaryonun gerçeğe daha yakın olduğunu bilmiyoruz. İngiliz genetikçi Laurence Hurst bir keresinde, ona bir dilek hakkı verilseydi tüm bilinen organizmaların gerçek filogenisini bilmek isteyeceğini söylemişti. Ne yazık ki, "Filogeni Kitabı"na sahip değiliz ve onu yanılabilir yöntemlerle anlandırmamız gerekiyor. Ökaryotik kökenler sorunuyla karşı karşıya kaldığımızda, Hurst'ün görüşüne sempati duymamak elde değildir.

Sonuçlar

Her ne kadar ökaryotların kökenini “ana geçişlerden” biri olarak yazmış olsak da, aslında o, bir olaylar dizisidir: sert hücre duvarı kaybı ve katı parçacıklarla beslenmede yeni yolların edini mi; dahili sitoskeletonun ve hücre hareketinde yeni yöntemlerin ortaya çıkması; çekirdek zarı da dahil olmak üzere, yeni bir dahili hücre zarı sisteminin belirmesi; transkripsiyon ve translasyonun bölgesel ayrımı; çoklu eşlenme orijinine sahip çubuk şeklinde kromozomların evrimi ve bunun, genom büyüklüğü üzerindeki kısıtlamayı kaldırması; ve son olarak, hücre organellerinin, özellikle mitokondrinin ve algler ile bitkilerde bulunan plastidin kökeni. Bu olaylardan en azından son ikisi, genetik bilginin saklanması ve aktarılması bakımından ana geçişler olarak nitelendirilebilir.

Bu hikâyeye ilgili etkileyici olan şey ise, ortamı tüm sonraki evrim için hazırlayan ve bağlantısız görünen birçok değişikliğin bir bakıma hücreye, o zaman önemsiz ve geriletici görülebilecek bir olayla, yani, hücre duvarının kaybedilmesiyle dayatılmış olma şeklidir.

BÖLÜM 7

CİNSİYETİN KÖKENİ

Hayvanlarda, bitkilerde ve genel olarak ökaryotlarda eşeyssel sürecin özü yeni bireyin, iki eşey hücresinin, yani “gametlerin” birleşimiyle oluşan tek bir hücreden, “zigottan” ortaya çıkmasıdır. Tipik olarak, gametler sadece tek bir kromozom setine sahiptir (yani, “haploit”tir) ve dolayısıyla zigot da iki kromozom seti içerir (yani, “diploit”tir). Bunun sonucu olarak, yeni birey anne ve babanın genetik bilgisini taşır ve uzun vadede her birey birçok atadan gen almıştır ve birçok nesile gen katkısında bulunabilir. Bu durum, şimdi ayrı bireylerde bulunabilen, ama ataları geçmişte aynı bireyde beraber bulunmuş olabilen ve yavruları da gelecekte tekrar bir araya gelebilecek olan genlerden oluşan bir “gen havuzu” kavramına yol açmıştır. Böylelikle türler ya da potansiyel olarak melezlenebilen birey grupları, ortak bir gen havuzuna sahip evrimleşen bir birim oluşturmaktadırlar.

Değinilecek ilk nokta şudur ki, her ne kadar biyologlar çoğu zaman “eşeyli üreme” deseler de eşeyssel süreç aslında üremenin tam zıttıdır. Üremede bir hücre ikiye bölünür; eşeyssel süreçte ise iki hücre bir hücre oluşturmak üzere birleşir. Eşey, üremenin devam etmesi için gerekli bile değildir. Birçok tek hücreli organizma, bazı hayvanlar ve bazı bitkiler, eşey olmadan sınırsız bir şekilde üremektedir. Döllenme olmadan gelişen yumurtaların üretilmesine partonegenez ya da bakire doğumu denir. Birçok böcek türü sadece partonegenetik olarak üreyen dişilerden oluşmaktadır. Sürüngenler arasında, tamamıyla, genetik olarak kendilerinin aynısı yavrular üreten dişilerden oluşmuş partonegenetik türler bulunmaktadır. Amerika kamçı kuyruk kertenkelelerinden birisi, *Cnemidophorus uniparens*, böyle bir türdür. Bu

türün, nispeten yakın bir zamanda, milyonlarca yıldan ziyade belki binlerce yıl önce ortaya çıktığı ve büyük olasılıkla iki cinsel türün arasında melez olan bir dişiden türediği düşünülmektedir. Partonegenez bitkilerde daha da yaygındır. Örneğin birçok karahindiba, böğürtlen ve aslanpençesi cinsiyet olmadan ürerler. Memelilerin partonegenetik olarak hiç ürememesi ve her ne kadar evcil çeşitlerinde partonegenez biliniyor olsa da hiç partonegenetik kuş türü olmaması ilginçtir. Dolayısıyla, cinsiyetin açıklaması ne olursa olsun, cinsiyet olmadan üremenin devam etmesinin imkânsız olduğu söylenemez.

Sorun

Cinsiyeti cinsel farklılaşmayla –yani, erkekler ile dişiler arasındaki farkla– ilişkilendirmeye alışkınsızdır. Hayvanlarda ve yüksek yapılı bitkilerde bu makuldur. Hayvanlarda, erkekler hareketli küçük gametler (sperm) ve dişiler de hareketsiz büyük gametler (yumurtalar) üretir. Hermafrodit türlerde –örneğin birçok salyangozda ve yassı solucanda– aynı birey hem yumurta hem de sperm üretir. Ancak gametlerin ve dolayısıyla erkeklerin ve dişilerin farklılaşması, eşeyli üremenin evrensel bir özelliği değildir. Tek hücreli ökaryotların çoğu, sadece tek bir büyüklükte gamet üretir; anizogamöz hayvanlara ve yüksek yapılı bitkilere karşılık onlar “izogamöz”dür.

Sorunumuz, cinsiyetin neden ortaya çıktığını ve neden günümüzde bu kadar yaygın olduğunu açıklamaktır. Peki madem gerekli değil, neden cinsiyet vardır? Sorun, “cinsiyetin iki-kat bedeli” olarak adlandırılan olguyla daha da zor hale gelmektedir. Bu bedeli anlamak için, tipik bir eşeyli kertenkele türü hayal edin. Bir dişi, hayatı boyunca belki yüz adet yumurta yumurtlayabilir ama ortalama olarak, kertenkelelerin sayısı aynı kaldığından, onlardan sadece ikisi, bir erkek ve bir dişi, üremek üzere hayatta kalır. Dolayısıyla, her bir dişi ortalama olarak bir kız çocuğu üretecektir. Şimdi, mutant bir genin bir partonegenetik dişiye sebep olduğunu ve genetik olarak kendisiyle aynı yavrular

1 Cinsiyetin iki-kat bedeli [*two-fold cost of sex* ya da *cost of meiosis*], kısaca, gamet oluşumunda yarıya düşen gen miktarının yaklaşık iki kat yavru yaparak dengelenebildiğini belirtmek için kullanılan bir ifadedir. –ç.n.

üreteceğini hayal edin. O da ortalama olarak, ikisinin hayatta kalacağı yüz yumurta yumurtlayacaktır. Ama ikisi de partonegenetik dişi olacaktır. Başlangıçta, ve tesadüfler haricinde, popülasyondaki partonegenetik dişi sayısı her nesilde iki katına çıkacaktır. Nispeten hızlı bir şekilde, partonegenler eşeyli üreyenlerin yerini alacaktır. Bundan dolayı, partonegenlerle bağlantılı iki-kat avantaj ya da aynı şekilde cinsiyetin iki-kat bedeli vardır. Elbette, bu iddiada cinsiyetin sağlamış olabileceği herhangi bir dengeleyici avantajı hesaba katmadık. Cinsiyetin evrimiyle ilgili sorunun bir bölümü bu dengeleyici avantajları tanımlamaktır.

Bir sonraki kısımda bu avantajların neler olabileceğinden bahsediyoruz. Ama, önce, iki-kat bedelle ilgili üzerinde durulması gereken önemli bir nokta vardır. Yukarıda, bir partonegenetik dişinin, bir eşeyli dişi kadar çok yavru ürettiğini varsaydık. Bu varsayım, ebeveyn bakımının olmadığı kertenkeleler için mantıklı olabilir ama hem annenin hem de babanın yavrusuyla ilgilendiği tüneyen ötücü kuşlar için pek makul olmazdı. Söylemek istediğimiz şey, erkeğin döllenmiş yumurta için hiçbir besin katkısında bulunmaması ve dolayısıyla baba bakımı olmadığından erkeğin feda edilebilir olmasıdır. İki gametin yeni bireye, genler bakımından olduğu kadar besin bakımından da eşit oranda katkıda bulunduğu izogamöz türlerde durum çok farklıdır. İzogamöz bir türde, bir partonegenin her bir yumurta için, eğer o yumurtanın da eşeyli üretilen bir yumurtanın yaşama başladığı gibi iyi başlaması istenirse, iki kat daha fazla katkıda bulunması gerekirdi. Bundan dolayı, izogamöz türlerde cinsiyetin iki-kat bedeli olması gerekmez.

İlk eşeyli ökaryotlar kesinlikle izogamöz olduğu için iki-kat bedel, cinsiyetin kökenini tartışırken değil, sadece cinsiyetin daha sonra, anizogamöz organizmalarda sürdürülmesini açıklamaya çalışırken sorun olur. Yine de izogamöz organizmalarda bile cinsiyetle ilişkili birtakım bedeller olmalıdır. Bir gametin birleşeceği bir eş bulma gerekliliğinin yanı sıra, büyüme ve üreme de, kromozom sayısının yarısına sahip gametlerin üretildiği karmaşık mayoz süreciyle bölünmektedir.

Gametlerin üretimi, biyoloji ders kitaplarında mayoz anlatımlarına aşina olan herkesin de bileceği gibi, kromozomların düzgün dağılımını garantilemek adına karmaşık olan bir süreçtir. Bu kar-

maşıklıklar ve onlarla ilişkili bariz dezavantajlar yüzünden, cinsiyetin kökeninin ve sürdürülmesinin biyologlar arasında bir tartışma konusu olmaya devam etmesi şaşırtıcı değildir.

Cinsiyetin avantajları

Şimdi, gametlerin üretimi için büyümenin sekteye uğramasıyla, birleşilecek bir eş bulunmasıyla ve daha yüksek yapıli organizmalarda erkek üretmenin dişilere iki-kat bedeli olmasıyla ilişkili dezavantajları dengeleyebilecek, cinsiyetin sahip olduđu seçilim avantajlarını araştıralım. Bununla ilgili birçok öneride bulunulmuştur. Bunların birbirlerini karşılıklı olarak dışlamasına gerek yoktur; ne de olsa, cinsiyet birden fazla yarar sağlayabilir. Hepsini burada listelemeyeceğiz ama eğer tek bir cevap üzerinde yoğunlaşsaydık, bugünkü anlayışın yanıltıcı bir resmini çizmiş olurduk. Eğer hikâyeyi kafa karıştırıcı bulursanız aramıza hoş geldiniz.

Başlıca zorluk, seçilimin etkin olduđu seviyeyle ilgilidir. Seçilim, bireyler arasında mı yoksa popülasyonlar arasında mı rol oynar? Bu tartışmadan 2. Bölümün sonlarında bahsetmiştik: Sonuç, çoğu biyolođu, bireyler-arası seçilimin popülasyonlar-arası seçilime karşı genellikle galip geleceğine ve popülasyonlar-arası seçilime herhangi bir durumda çok az ihtiyaç duyulacağına ikna etmek olmuştur. Ancak, geleneksel olarak popülasyonlar üzerinde sağladığı avantajlarla açıklanmış olan cinsiyet sorunu devam etmekteydi. Yakın geçmişte, cinsiyetin evrimini grup-seviyesi seçilime başvurmadan açıklamak için çok çaba sarfedilmiştir. Aslında, olaylar bizim düşünmüş olduğumuzdan çok daha karmaşıktır. Seçilim, şu üç seviyeden herhangi birisi üzerinde etkili olabilir:

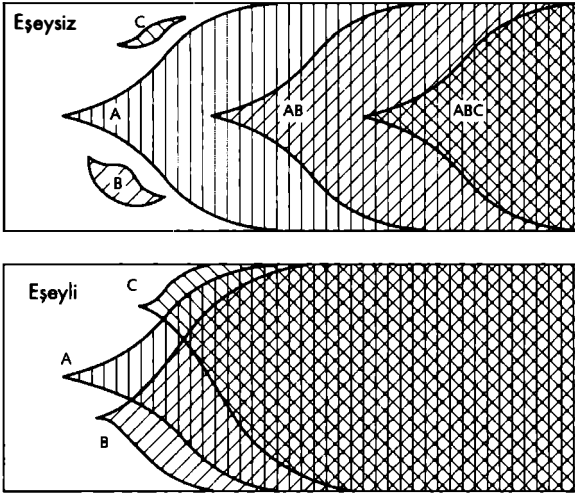
1. Cinsiyet, popülasyon içinde bir eşeyli bireye eşeysiz olana oranla bir avantaj vermemesine rağmen, diğer popülasyonların pahasına bazı popülasyonlara yarar sağlayabilir. Örneğin evrimi hızlandırabilir ya da zararlı mutasyon miktarını azaltabilir. Bu tarz avantajlar uzun vadeli olanlardır.

2. Cinsiyet, bireylere de yarar sağlayabilir. Örneğin bir eşeyli dişi birbirine benzemeyen yavrular üretebilir: Eğer rekabet yoğunsa ve sadece bazı genotiplerin hayatta kalma şansı varsa, bu durum, eşeyli bireye yarar sağlayabilir. Böyle bir avantaj kısa vadede, bir ya da iki nesilde etkili olurdu.

3. Cinsiyet, aynı birey içinde diğer genlerin pahasına bazı genlere de yarar sağlayabilir. Bu düşünceyi aşağıda açıklayacağız.

Cinsiyet popülasyonlara yarar sağlar

Cinsiyet popülasyonlara iki şekilde yararlı olabilir. Birincisi, eşeyli bir popülasyon değişen bir ortamın ihtiyaçlarını karşılamak üzere daha hızlı evrimleşebilir. Sebebi Şekil 7.1'de resmedilmiştir. İki mutasyonun da $a \rightarrow A$ ve $b \rightarrow B$, seçilimsel olarak avantajlı olduğunu varsayalım. Tipik olarak, iki mutasyon farklı bireylerde görülecektir. Tesadüfler haricinde, iki mutasyonun da görülme frekansı artacaktır. Eşeyli bir popülasyonda rekombinasyon, bu iki mutasyonu tek bir bireyde bir araya getirebilir: Kısa sürede de tüm popülasyon AB olacaktır. Eşeysiz bir popülasyondaysa bu gerçekleşemez. Bir AB bireyi ancak hâlihazırda A olan bir bireyde $b \rightarrow B$ mutasyonu ya da tam tersi gerçekleşirse ortaya çıkabilir. Hesaplamalar, evrim hızındaki etkinin azımsanmayacak derecede olabileceğini göstermektedir.



Şekil 7.1 Eşeysiz ve eşeyli popülasyonlardaki evrim.

Ancak bu açıklama, ortamın sürekli değişerek, türleri beliren ihtiyaçlara karşılık vermek üzere evrimleşmeye zorlamasını

gerektirmektedir. Peki, gerçekten de ortam o kadar hızlı değişmekte midir? Bir düşünceye göre her türün “ortamı” diğer türlerden oluşmaktadır: rekabetçileri, avcıları ve parazitleri. Herhangi bir tür değiştiği zaman, bu diğer türler tarafından bir ortam değişikliği olarak algılanarak onların değişimlerini tetiklemekte ve aynı şekilde bu diğer türler için de böyle devam etmektedir. Sonuç ise bir silahlanma yarışıdır.

Cinsiyetin ikinci bir olası avantajı da popülasyondaki zararlı mutasyon miktarını azaltabilmesidir. İki bireyin farklı mutasyonlardan, m_1 ve m_2 , zarar gördüklerini varsayalım. Eğer çiftleşirlerse rekombinasyon sayesinde mutasyona sahip olmayan normal bir yavru üretebilirler: Cinsiyet olmadan bunu ancak, pek mümkün olmayan bir geri mutasyonla gerçekleştirebilirler. Buna “motor-ve-şanzıman” teorisi diyeceğiz. Biri bozuk şanzımanlı ve diğeri de bozuk motorlu iki külüstür araba satın alınıp çalışır bir araba yapılabilir. Buradaki problem, farklı mutasyonlara sahip bireylerin çiftleşmesinden ortaya çıkan çocuğun mutasyonların hiçbirine sahip olmamasından ziyade ikisine birden sahip olabilmesidir. Tıpkı Bernard Shaw’ın, kendisine kadının güzelliğine ve Shaw’un zekâsına sahip olacak bir çocuk yapmalarını öneren aktrise verdiği cevap gibi: “Evet bayan, peki ya o, benim güzelliğime ve sizin zekânıza sahip olsaydı?”

Bu probleme rağmen, eşeyli bir popülasyonun eşeysiz bir popülasyona oranla daha az bir zararlı mutasyon yükü taşıyacağı durumlar bulunmaktadır. Eğer bunu doğru olarak kabul etmekten memnunsanız, bu paragrafın geri kalanını ve bir sonraki paragrafı atlamalısınız. Bu ifadenin doğru olduğu iki durum vardır. Birincisi için, devamlı bir şekilde hafif zararlı mutasyonlara maruz kalan sınırlı bir popülasyon düşünün. Bireyler, 0, 1, 2 vb zararlı mutasyona sahip olarak sınıflandırılabilir. Zararlı mutasyonlara sahip olmayanlar ise “optimal” sınıfa girerler. Sınırlı bir popülasyonda, özellikle popülasyon çok küçükse, her nesille birlikte hiçbir bireyin bu optimal sınıfa girmeme ihtimali vardır. Eğer cinsiyet yoksa da bu sınıf tekrar oluşturulamaz: Bu yüzden artık, bir zararlı mutasyona sahip, yeni bir optimal sınıf mevcut olabilir. O da rastlantısal olarak kaybedilebilir ve bu böyle devam eder. Bu süreç, onu ileri süren ilk kişi olan Amerikalı genetikçi Hermann J. Muller’in ardından, “Muller’in

lokma anahtarı²” olarak bilinmektedir. Elbette cinsiyet, bu anahtarı durdurabilir ve bozulmanın devam etmesini engelleyebilir.

Cinsiyet, zararlı mutasyonların “sinerjik olarak” davranması şartıyla, yani, m_1 ya da m_2 mutasyonları tek başlarına sahip OLUNABİLİR ama beraber sahip olunabilir değilse (ya da daha genel bir ifadeyle, eğer mutasyonların birlikte oldukları zaman gösterdikleri etki tek başlarına oldukları zaman gösterdikleri etkilerin beklenen toplamından daha kötüyse), sınırsız bir popülasyonda bile yardımcı olabilir. Birtakım matematik işlemi yapmadan bunun neden böyle olması gerektiğini görmek zordur. Ancak, kimsenin şu sonuçla ilgili bir şüphesi yoktur: Eğer zararlı mutasyonlar sinerjik olarak davranırsa, cinsiyet ve rekombinasyon zararlı mutasyon miktarını azaltır. Peki zararlı mutasyonlar sinerjik olarak mı davranır? Öyle olduğunu düşünmek için hem teorik hem de deneysel sebepler bulunmaktadır ama daha fazla kanıt fena olmazdı.

Öyleyse, cinsiyet ve rekombinasyonun popülasyona neden fayda sağlamış olabileceğini düşünürken zorlanmayız. Zorluk, avantajların uzun vadeli olmalarından ve dolayısıyla, cinsiyetin korunmasını açıklamaya yardımcı olabilseler bile onun *kökenlerini* açıklayamamalarından kaynaklanmaktadır. Eğer partonegenetik dişiler kısa vadeli bir avantaja sahiplerse, eşeyli dişilerin yerini alarak eşeysiz bir popülasyona yol açma ihtimalleri daha yüksektir, her ne kadar bu durum uzun vadede popülasyon için zararlı olsa bile. Sorun özellikle, cinsiyetin iki-kat bedeli olduğu yüksek yapıli organizmalarda ciddidir. Bu, “grup seçilimi” açıklamalarının klasik zorluğudur: Bireyin lehine olan kısa vadeli avantajların popülasyon lehine olan uzun vadeli avantajlara ağır basması muhtemeldir. Yine de eşeyli popülasyonların yanında olan grup seçiliminin, cinsiyetin korunumunda önemli olmuş olabileceğine inanmak için bir sebep vardır. Bu sebep, partone-

- 2 Lokma anahtarı (ya da cırcır anahtarı), anahtar somundan ayrılmadan bir yönde dönerek somunun sıkılmasını ya da gevşetilmesini sağlarken diğer yönde boşa dönerek hiçbir iş yapmamaktadır. Buradaki süreç de işleyiş bakımından bu anahtarın işleyiş şekline benzemektedir: Mutasyonlar her geçen nesilde artarak ilerler (anahtarın ileri döndürülmesi) ve hiç azalmaz (anahtarın geri, yani boşa döndürülmesi). Bu benzetmeden dolayı bu sürece Muller’in lokma anahtarı (*Muller’s ratchet*) denmiştir. –ç.n.

genlerin taksonomik dağılımından gelmektedir. Birçok partonegenetik varyeteler³ ve türler, birtakım partonegenetik cinsler bulunmaktadır ama tamamıyla partonegenetik olan daha üst bir taksonomik grup (aileler, takımlar) neredeyse hiç yoktur. Bu durum tam da eğer arada sırada meydana gelen yeni partonegenetik varyeteler, daha üst bir takson oluşturmamadan gruplar arası seçilimle yok olurlarsa, gerçekleşmesini beklediğimiz şeydir.

Dolayısıyla grup seçilimi, yüksek yapılı organizmalarda cinsiyetin devam ettirilmesi için önemliymiş gibi görülmektedir. Ancak bazı ayrımların yapılması gerekmektedir. Birincisi, tamamıyla partonegenetik olan üst seviye birkaç takson bulunmaktadır. Bunlardan en ünlüsü, hiç erkeğine rastlanılmamış, tam bir takım olan bdelloid rotiferlerdir. Bu istisnai durumlarla ilgili eğer özel bir şey varsa, o şeyin ne olduğunu bulmak önemlidir. İkincisi, grup seçilimi açıklaması, sadece yeni bir partonegenetik varyetenin ortaya çıkmasının nadir bir olay olması durumunda işe yarar. Bu, büyük olasılıkla doğrudur. Daha önce de bahsettiğimiz gibi, memeliler hiç partonegenetik olmamıştır. Bunun sebebi aslında önemsizdir. “Genomik damgalama” olarak adlandırılan ilginç bir olay vardır. Memelilerde bazı genler, anneden mi yoksa babadan mı miras alındıklarını “hatırlar”. Bazı dokularda sadece babadan gelen genler aktif ve bazılarında sadece anneden gelenler aktiftir. Bu genler vazgeçilemez oldukları için, her çocuğun kesinlikle bir annesi ve bir babası olmalıdır: Bu durum da partonegenezi hükümsüz kılar. Bu örneklerle söylenmek istenen şey ikinci bir adaptasyonun, yani genlerin damgalanmasının eşeyli üreme sürecinin üzerine inşa edilmiş olması ve partonegeneze geri dönüşü zor ya da imkânsız hale getirmiş olmasıdır. Bu tarz “eşeyssel bağımlılıkların” başka örneklerini de verebilirdik.

Üçüncü bir ayrım ise, bazı türlerde aynı bireyin hem eşeyli hem de eşeysiz olarak yavru üretmesidir. Bunun bir örneği, bileşikgiller ailesinden kediyağıdır (*Antennaria*); aynı çiçek başı, eşeysiz tohumlar üretebildiği gibi, bir polen tanesi tarafın-

3 Varyant ya da varyete (*variety*) özellikle botanikte türün ve alt türün altında ama formun üstünde yer alan bir taksondur. –ç.n.

4 Genomik damgalama (*genomic imprinting*), bazı kaynaklarda genomik mühürleme olarak da geçmektedir. –ç.n.

dan döllenmesi gereken tohum taslakları da üretebilir. Bu gibi durumlarda cinsiyeti muhafaza etmenin kısa vadeli bazı avantajları olması gerekir ki bunların neler olduğu araştırılmaya değerdir.

Son bir ayrım ise kökenlerle ilgili olan bir kitapta oldukça önemlidir. Cinsiyet bir kez ortaya çıktıktan sonra, grup seçilimin cinsiyetin devam ettirilmesiyle bir bağlantısı olabilir ama kısa vadeli avantajlara gereksinimi olan cinsiyetin kökeniyle bir bağlantısı olamaz.

Cinsiyetin bireylere yararı

Eşeyli üreyen bir birey neden daha fazla hayatta kalan yavru bırakmalıdır? Olası bir cevaptan zaten bahsettik. Eşeyli olarak üretilen yavruların hepsi farklıyken, partonegenetik olarak üretilen yavrular genetik olarak genellikle özdeştir. Amerikalı George Williams'ın da belirttiği gibi, bir partonegenetik dişi, bir piyango için 100 bilet satın alıp sonra hepsinin aynı numara olduğunu öğrenen birisi gibidir. Bir eşeyli dişi gibi, hepsi birbirinden farklı sadece 50 bilet satın almak daha iyi olurdu. "Piyango-bilet" modeli olarak adlandıracağımız bu sürecin modelleri, cinsiyeti desteklemek üzere yapılabilir ama seçilimin çok yoğun ve oldukça tahmin edilemez olmasını gerektirirler. Burada yapılan açıklamanın sadece oldukça istisnai durumlarda işe yarayacağını düşünüyoruz.

Cinsiyet, bireysel seviyede başka sebepler yüzünden seçilmiş olabilir. Son kısımda, cinsiyetin bir popülasyona iki şekilde avantaj sağlayabileceğini ileri sürmüştük. Eşeyli bir popülasyon daha hızlı evrimleşebilir ve zararlı mutasyonlar eşeysiz bir popülasyonda birikebilir. Benzer avantajlar bireyler için de geçerli olabilir. Hızlı değişen bir ortamda eşeyli olarak üretilen yavruların, yeni koşullara uyum sağlamalarına yarayacak karakteristiklere sahip olmaları daha olasıdır: Koşullardaki zorluk özellikle hızla evrimleşen parazitlerden gelirse bunun olması çok daha mümkündür. Aynı zamanda eşeyli olarak üretilen bireylerde daha az zararlı mutasyon olabilir. Bu tarz birey seviyesindeki avantajların, özellikle de erkekleri iki-kat bedelle üretme karşısında cinsiyeti devam ettirmek için yeterli olup olmadığı hâlâ tartışılmaktadır.

Moleküler biyologlar arasında popüler olan, oldukça farklı türde başka bir cinsiyet açıklaması daha vardır. Bir yanlış anlamaya dayandığını düşünmemize rağmen, cinsiyetin kökeninde önemli olmuş olabilecek bir sürece dikkat ettiği için açıklamaya değerdir. Buradaki fikir, cinsiyetin DNA onarımını mümkün kılmak için var olduğudur. Öncelikle, DNA “mutasyonu” ile DNA “hasarını” birbirinden ayırmalıyız. DNA mutasyonu, bir DNA molekülünün farklı bir baz dizisine sahip başka bir DNA molekülüne değişmesi demektir. Bu değişiklik bizim şimdi ele alacağımız değişiklik *değildir*. DNA “hasarı” ise, bir DNA molekülünün hiçbir şekilde DNA olmayan bir şeye değişmesidir. Böyle bir hasar eğer onarılmazsa ölümcül olabilir: Hasar görmüş molekül kopyalanamaz, böylece tüm bilgi kaybolur. Sorun, onun nasıl onarıldığıdır. Enzimler hasar görmüş parçayı tespit eder ve onu kesip çıkarır ama o parçayı orijinal mesajı taşıyan yeni DNA parçasıyla, yani orijinal baz dizisiyle nasıl değiştirebilirler? Çift sarmalın eğer sadece bir zinciri hasar görmüşse, o parça hasar görmemiş zincirdeki bilgi kullanılarak yenilenebilir. Peki ya iki zincir de hasar görmüşse? O zaman onarım ancak aynı mesaja sahip hasar görmemiş DNA molekülünün kopyalanmasıyla mümkün olur. Eğer hücre kendi DNA’sından iki kopya barındırıyorsa, o zaman çift-zincir hasarı, hasar görmemiş zincirin kopyalanmasıyla onarılabilir.

Bu tarz çift-zincir onarımları sadece ökaryotlarda değil, aynı zamanda bakterilerde de gözlemlenir. Peki bu, eğer bakterilerin sadece tek bir kromozomu varsa nasıl olabilir ki? Cevabı şöyle ki, bakterilerin sadece bir kromozomu vardır denildiğinde onların, sadece tek bir genetik mesajı olan sadece tek bir *tür* kromozoma sahip oldukları anlatılmak istenir. Ancak çoğu zaman, bir bakteriyel hücrede iki özdeş kromozom bulunur. Birisi hasar gördüğünde, hasar gören kromozom diğerindeki bilgi kullanılarak onarılabilir. Esas fikir, çift-zincir onarımının cinsiyet değil, diploitlik –iki kopya genetik mesaj– gerektirmesidir. Çift-zincir onarımı çok eskidir ve önemlidir. Bir sonraki kısımdaki cinsiyetin kökeni senaryomuzda ona başvuracağız. Ancak, onu cinsiyetin bir açıklaması olarak değil, diploitliğin bir açıklaması olarak görüyoruz.

Cinsiyet ve bencil genler

Çoğu gen, sadece hücre kopyalandığı zaman kopyalanır. Öte yandan, orijinal kopyayı arkalarında bırakarak genom içinde yeni bir bölgeye sıçrayan ya da yer değiştiren, transpoze olabilir elementler, yani “transpozonlar” bulunmaktadır. Öyle bir transpozonu bir eşeysiz organizmada düşünün. Transpoze olarak, içinde bulunduğu organizmanın sayısını değil, ama organizma içinde kendi kopya sayısını artırabilir. Onun uzun vadede hayatta kalması, tamamıyla, konakçı organizmanın yavru üretip üretmemesine bağlıdır. Ama böyle bir transpozonun konak hücrenin başka bir hücreyle birleşmesine sebep olduğunu varsayalım. Sonrasında, diğer hücreden elde edilmiş kromozomlara transpoze olabilirdi. Ardından hücre bölünürse transpozonlar, her ne kadar sadece bir ebeveynden gelmiş olsalar da iki yavru hücrede de mevcut olurdu. Başka bir deyişle, transpozon hücre birleşmesine sebep olarak kendisine ilave bir artış yolu sağlamış olurdu. Böyle bir element, bekleneneği gibi konakçısının uyum başarısını bir şekilde azaltmış olsa da bir popülasyon içinde yayılabilirdi. Peki, bunun cinsiyetle ne ilgisi var? Donal Hickey ve Michael Rose 1998 yılında, eşeyli birleşmenin, birleşen hücrelere herhangi bir yarar sağladığı için değil, sadece iki hücreden birinde mevcut olan ama bu iki hücrenin tüm birleştiği yavrulara da aktarılan bir transpozona yarar sağladığı için ortaya çıktığını ileri sürmüştü.

Bu fikir, iki sebepten dolayı çekicidir. Bu durum, eşeyli birleşme için gecikmesiz bir seçim avantajı sağlar: Popülasyona sağlayacağı uzun vadeli avantajdan medet ummaya gerek yoktur. Ayrıca, bakterilerde bunun gibi genetik elementlerin örneği bulunmaktadır. Plasmidler, çoğu bakteride mevcut olan ve genellikle sadece birkaç gen taşıyan yardımcı genetik elementlerdir. Sert bir hücre duvarına sahip bir hücre için birleşme zor olduğundan plasmidler, konakçı hücrelerinin birleşmelerine sebep olamaz ama bazıları içinde bulundukları hücrelerin başka bir bakteriye bağlanmalarına sebep olur. Bu gerçekleştiğinde plasmid DNA'sının bir kopyası diğer hücreye geçer. Zaman zaman, bakteriyel kromozom DNA'sı da alıcı hücreye aktarılabilir. O yüzden Hickey ve Rose tarafından öne sürülen senaryo çok da ihtimal dışı değildir. Eğer haklılarsa, fikirleri kısmen paradoksal bir

sonuca yol açar. Eşeyli birleşme, konakçı hücrenin pahasına bir transpozona yarar sağladığı için ortaya çıkmıştır. Uzun vadede cinsiyet devam ettirilir çünkü, her ne kadar bireyin kısa vade amaçlarına partonegenez daha iyi hizmet etse de cinsiyet popülasyona yarar sağlar.

Bir sonraki kısımda, eşeyli birleşmenin nasıl çıkmış olabileceğine dair bir yol öneriyoruz. Önerimiz, transpoze olabilen bencil elementlere dayanmamaktadır ama açıklayacağımız gibi, bu tarz elementler bir rol oynamış olabilir.

Cinsiyetle ilgili bu kısımda ileri sürdüğümüz çeşitli avantajlar Tablo 7.1'de özetlenmiştir.

Tablo 7.1 Cinsiyetin evrimine dair teoriler

1. Seçilim, eşeyli popülasyonları destekler

- (a) Eşeyli popülasyonlar daha hızlı evrimleşebilir
- (b) Eşeysiz popülasyonlarda zararlı mutasyonlar birikir

1. Seçilim, eşeyli üreme yapan bireyleri destekler

- (a) Değişken bir nesil üreten bir birey, karşılığını görür (piyango modeli)
- (b) Cinsiyet, hasar görmüş DNA'nın daha kolay onarılmasını sağlar
- (c) Seçilim, bir popülasyon içinde bile, yukarıdaki (1)'in altındaki sebeplerden dolayı eşeyli bireyleri destekleyebilir: Onların yavruları, değişen bir ortamda yeni koşullara daha iyi uyum sağlayabilirler ya da değişmeyen bir ortamda daha az zararlı mutasyona sahip olabilir

2. Seçilim, bireylerin eşeyli birleşme yapmasına (ya da birleşecek gametler üretmesine) sebep olan genleri destekler çünkü öyle olduğunda birleşen hücrelerin birinde mevcut olan bir gen, diğerine aktarılabilir
-

Cinsiyetin kökeni için bir teori

Şekil 7.2, cinsiyetin kökeni için olası bir senaryo göstermektedir. İlk aşamada, haploit-diploit yaşam döngüsüne sahip tek hücreli bir organizma gösterilmektedir. Organizma, yaşamının bir kısmında tek bir kromozom setine sahip haploit olarak ve diğer zamanlardaysa diploit olarak büyür. Dolayısıyla popülasyon da haploit ve diploit durumlar arasında devir yapar. Bu

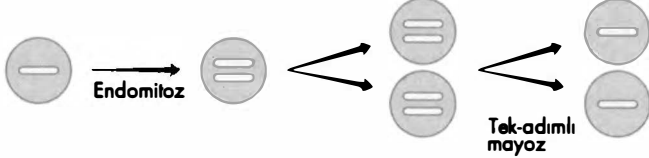
bakımdan, bazı modern eşeyli organizmalara (örneğin bazı deniz yosunlarına) benzer, ama haploitten diploite ve diploitten haploite geçiş yolları farklıdır. Haploit, başka bir haploitle birleşerek değil, iki hücreye bölünmeden basitçe her kromozomunu kopyalarak diploit hale gelir. “Endomitoz” olarak da bilinen bu basit süreç günümüzde bazı hücrelerde gerçekleşmektedir.

Diploit hücreyse mayozun basitleştirilmiş bir versiyonuyla haploite dönüştürülür. Bize göre açıklaması zor olan şey mayozun kökeni olduğu için, problemi ele almak üzere kısa bir parantez açıyoruz. Mayozdan önce her hücrede her kromozom türünden iki kopya –iki A, iki B vs– vardır. Mayozdan sonraysa her hücrede her türden bir kopya olur. Peki, bu nasıl başarılı? Cevabı anlamak için, bir öğretmen olduğunuzu ve sınıfınızda iki Aslı, iki Bora, İki Ceren ve alfabenin sonuna kadar bu şekilde devam edecek şekilde diğer öğrencilerin olduğunu düşünün. Bir oyun organize etmek için sınıfı, her biri bir Aslı, bir Bora, bir Ceren vb içerecek şekilde ikiye bölmek istiyorsunuz. Duvara soyadlarıyla birlikte iki takım listesi asabilir ve çocuklara, listeyi okumalarını ve ona göre toplanmalarını söyleyebilirsiniz. Ama daha kolay bir yol vardır. Her çocuğa aynı isimdeki arkadaşını bulmasını ve ardından, onları ayırmak için, her çiftin birisinin bir toplanma noktasına, diğerinin de diğer noktaya gitmesini söylersiniz. Mayozda olan şey tam olarak budur: Her kromozom kendi benzeriyle, yani “homolog” olanıyla eşleşir ve ardından her çiftin üyeleri, biri iğ iplikçığının bir kutbuna diğeri diğer kutbuna doğru olacak şekilde çekilerek birbirlerinden ayrılır. Etkili bir mayoz, homologlar arasındaki eşleşmeye bağlıdır. İlginç bir şekilde, türler arasındaki melezler çoğu zaman kısırdır çünkü iki ebeveynin kromozomları eşleşemeyecek kadar birbirlerinden farklıdır.

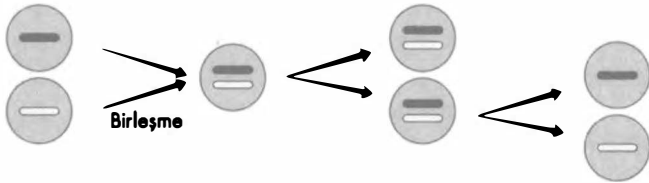
Şekil 7.2’de de resmedilmiş olan ilk aşamada, kromozomların önceden kopyalanmadığı ve krossing-overin olmadığı (bunlar, aşağıda tartıştığımız aşılması gereken zorluklardır) bir “tek-adımlı mayoz” hayal ediyoruz. Tüm olup biten, her kromozomun kendi iploitlerd eşleşmesi, çiftlerin ayrılması ve hücrenin bölünmesidir. Krossing-overin bir anlamı olmazdı çünkü iki homolog kromozom, birkaç hücre jenerasyonu önce endomitozla meydana gelmiş olduğundan ya birbirinin aynısıdır ya da neredeyse aynı-

sıdır. Böyle bir tek-adımlı mayoz tamamen kuramsal bir hipotez değildir. Günümüzde bazı tek hücreli protistlerde gerçekleştiği açıklanmıştır. Bu protistlerin mayozunda krossing-over gerçekleşip gerçekleşmediğini bilmiyoruz; bunu ortaya çıkarmak için genetik çalışmalara ihtiyaç vardır.

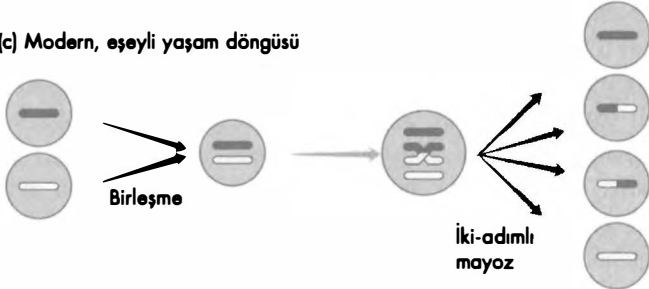
(a) Birleşme olmadan haplodiploit yaşam döngüsü



(b) Singami ve tek-adımlı mayoz olan yaşam döngüsü



(c) Modern, eşeyli yaşam döngüsü



Şekil 7.2 Mayozun ve gamet birleşiminin evrimindeki aşamalar.

Bu yüzden, geçmişe ait bir durum olarak ileri sürdüğümüz haploit-diploit döngüsü oldukça akla yatkındır. Hem endomitoz hem de tek-adımlı mayoz şu an yaşamakta olan organizmalarda görülmektedir. Peki ama böyle bir döngü, ne gibi seçilim avantajları sunabilirdi ki? Bu avantajlar, büyük olasılıkla, değişen bir ortama, belki de yıllık döngüye bir uyum sağlamayla ilgiliydi. Bazı ortamlarda, bir diploit olmanın neden daha avantajlı olacağına dair iyi sebepler

bulunmaktadır. Önceden açıkladığımız gibi, hasar görmüş DNA ancak kopyalanacak olan, hasar görmemiş bir molekül varsa onarılabilir: Yani, DNA onarımı diploit olmayı gerektirir. Eğer oksijen derişimi daha fazlaysa DNA hasarı daha sık gerçekleşir ve bu yüzden, diploitlik yüksek oksijen dönemlerine bir uyum sağlama olarak açıklanabilir. Peki buna karşılık gelen haploitlik avantajları nelerdi? Haploit hücreler daha küçüktür ve dolayısıyla yüzey alanlarının hacimlerine oranı daha yüksektir. Bu sebepten, haploit maya hücreleri düşük besin derişimlerinde diploitlerden daha hızlı çoğalırlar. Ancak bu açıklamada bir sıkıntı vardır. Maya hücreleri, moleküllerin yüzeylerinden difüzyon edilmesiyle beslenirler. Ama son bölümde ilk ökaryotların, parçacıkları yutarak beslendiklerini iddia etmiştik. Öyleyse bir problemle karşı karşıyayız. Belki de en büyük umut, bir haploit-diploit döngüye sahip günümüz protistleriyle ilgili bir çalışmada yatmaktadır.

Bir bakıma, varsayımda bulunduğumuz ilk aşamanın, farklı atalardan gelen DNA'nın tek bir yavruda bir araya getirilmesini gerektiren cinsiyetle bir ilgisi yoktur. Böyle bir aşamayı önermenin yararı, basit bir mayoz formunun kökenini açıklamaya yardımcı olmasıdır.

Şekil 7.2'deki ikinci aşamada, diploitliği tekrar sağlamak adına endomitozun yerine hücre birleşmesi gelmiştir. Bu gerçek bir eşey döngüsüdür. Değişiklik için iki sebep ileri sürebiliriz. Bariz olan sebep, birleşme sayesinde zararlı çekinik mutasyonların etkilerinin telafi edilmesidir. Haploit olan iki farklı hücre farklı mutasyonlar taşırdı. Eğer mutasyonlar çekinik olsaydı, bu tarz hücrelerin birleşmesiyle oluşan bir diploit, iki mutasyonun da kötü etkilerinden zarar görmezdi. Soy içi üreyen nesiller arasındaki melezlerin ebeveynlerinden daha güçlü oldukları “melez canlılığı” olgusunun altında yatan mekanizma budur. Bunun etkisi, soy içi üreyen diploitlerin günümüzde çaprazlandığında meydana gelen etkiden daha az çarpıcı olurdu çünkü ciddi ölçüde zararlı olan mutasyonlar haploit hücre hattından seçimle elenmiş olurdu. Ama yine de birleşmenin endomitoz karşısındaki avantajları oldukça önemli olabilirdi. Hücre birleşmesi için ikinci bir olası sebep de 7. Bölümde bahsedilmişti: Bencil bir transpozon, kendi yayılımını sağlama aracı olarak hücre birleşmesine neden olmuş olabilirdi.

Diploitlik durumu endomitozdan ziyade hücre birleşmesiyle bir kez tekrar sağlandı mı, iki homolog kromozom, her ne kadar benzer olsalar da bir parça farklı olacaklar ve böylece krossing-over da yeni genotipler üretecektir. Şekil 7.2'deki üçüncü aşamada, krossing-over olmayan tek-adımlı basit mayozun yerini, rekombinasyona sahip iki-adımlı bir mayoz almıştır. Bu durum iki soruyu beraberinde getirir. Rekombinasyonun avantajları nelerdir? Modern mayozda, her kromozom neden başlangıçta kopyalanmaktadır ki ardından haploitliği sağlamak için iki hücre bölünmesi gerekli olsun?

Rekombinasyonun avantajları artık oldukça iyi anlaşılmıştır. 7. Bölümde eşeyli bir popülasyonun eşeysiz olanın karşısında iki potansiyel avantajı olduğunu açıklamıştık. Daha hızlı evrimleşebilir ve daha az bir zararlı mutasyon yüküne sahip olabilir. Şimdi, hücre birleşmesine ve mayoza sahip bir eşeyli popülasyonumuzun olduğunu ve aynı zamanda rekombinasyon oranını değiştiren genlerin bulunduğunu varsayın. İkinci varsayımımız makuldür çünkü ayrıntılı olarak çalışılan her eşeyli popülasyonun, rekombinasyon oranında genetik değişkenliğe sahip olduğu bulunmuştur. Eşeysiz popülasyonların yerine eşeyli popülasyonları destekleyen koşulların, eşeyli bir popülasyon içinde rekombinasyon oranını arttıran genleri de desteklediği ortaya çıkmaktadır. Eğer ortam hızlı bir şekilde değişiyorsa ya da zararlı mutasyonlar sinerjik olarak etki gösteriyorlarsa, seçim, yüksek rekombinasyon oranlarını destekleyecektir.

İkinci soruyu cevaplamak daha zordur. Neden iki-adımlı mayoz? Bütün temel ders kitapları, önce kromozomların kopyalanarak her kromozom türünden dört kopya elde edildiği bu ilginç süreci anlatmaktadır. Sonra, homolog zincirler arasında krossing-over gerçekleşir ki böylece farklı ebeveynlerden alınan genler aynı yavruya aktarılabilir ve ardından iki hücre bölünmesi haploit gametleri üretir. Ama aynı kitaplar, bu sürecin ne kadar garip olduğu üzerine nadiren yorum yapar. Mayozun ana işlevi kromozom sayısını yarıya düşürmektir. Peki o zaman, kromozom sayısı başlangıçta niye iki katına çıkartılır? Rekombinasyonun dört-zincirli bir aşama gerektirip gerektirmediği belli değildir. Yukarıda da bahsedildiği gibi, krossing-overin, arkezoaların tek-adımlı mayozunda gerçekleşip gerçekleşmediğini bilmiyo-

ruz ama neden olmaması gerektiğini anlamak zordur. Mayozun iki-adımlı doğasına dair önerilen iki açıklama biliyoruz. Burada açıklanmayacak derecede karmaşıktırlar ama *The Major Transitions in Evolution [Evrimdeki Ana Geçişler]* adlı kitabımızın 9. Bölümünde kısaca anlatılmaktadırlar.

Mayozla ilgili son bir nokta önemlidir. Rekombinasyon süreci karmaşıktır; iki DNA zincirinin tam olarak hizaya gelmeleri, tam olarak aynı noktalarından kesilmeleri ve eş değiştirilerek tekrar birleştirilmeleri gerekmektedir. Bu süreç, enzimlere ihtiyaç duyar. Böyle karmaşık bir sistem, son haline gelene kadar işe yaramaz bir durumdan daha da kötü olacağı için, nasıl evrimleşmiş olabilirdi ki? Her zaman olduğu gibi cevap, sistem bileşenlerinin öncesinde farklı bir fonksiyonu yerine getirmek üzere evrimleştikleridir. Rekombinasyonda kullanılan enzimler, DNA moleküllerinin doğru bir şekilde kesilmesini ve birleştirilmesini gerektiren bir süreç olan hasarlı DNA'nın onarımında kullanılan enzimlerle aynıdır. Mayoz ökaryotlara özgüdür ama bu sürece dahil olan birçok enzim, farklı bir fonksiyon icra ederek prokaryotlarda da bulunmaktadır.

Şekil 7.2'de özetlenen teorinin akla yatkın olduğunu düşünüyoruz. Cevaplanmamış sorular vardır ama bu soruların cevapları mevcut organizmalarla yapılan çalışmalardan gelebilir. Özellikle, dönüşümlü olarak haploit ve diploit evreleri olan organizmaların ekolojisiyle ve Arkezoaların genetiğiyle ilgili daha fazla şey bilmemiz gerekmektedir.

Çiftleşme tipleri ve cinsiyet farklılaşması

Neredeyse tüm eşeyli protistlerin '+' ve '-' olmak üzere iki "çiftleşme tipi" vardır. '+' tipinin gametleri sadece '-' olanlarla birleşir ve '-' olanlarınkı de sadece '+' olanlarla. Bu, bir gametin kendisine çok benzer başka bir gametle birleşmeyeceği izlenimi verir ve bunu anlamak kolaydır. Eğer, önerdiğimiz gibi, gamet birleşiminin işlevi melez canlılığı sağlamaksa, birbirinin aynı gametlerin ve özellikle tek bir hücrenin mayotik bölünmesiyle henüz ortaya çıkmış gametlerin birleşiminden kaçınılmalıdır. Ama sadece iki çiftleşme tipinin bulunması ilk bakışta kafa karıştırıcıdır. Neden, her biri diğeriyle birleşebilecek birçok tip

yoktur? Bu, herhangi bir gametle birleşebilecek olan gametlerin oranını artırır. Kısa bir parantez açarsak eğer, buna benzer bir şey çiçekli bitkilerde yaşanmaktadır. Çoğu, hermafrodit olarak hem tohum hem de polen üretir ama bunlar kendi-uyuşmazdır: Yani, aynı bitkinin polenleri kendi tohumlarını dölleyemez. Genellikle, çok fazla kendi-uyuşmaz tip bulunmaktadır ve bunlardan herhangi birinin poleni herhangi bir diğerini dölleyebilir. Beklenen şey zaten tam olarak da budur. Peki, neden sadece iki çiftleşme tipi vardır?

Olası bir cevap, birçok yerine iki çiftleşme tipi olan bir sistem tasarlanmasının daha kolay olmasıdır ama evrim, hayal gücünden genelde o kadar da yoksun değildir. İlk eşeyli organizmalarda durum ne olursa olsun (çiftleşme tipinin iki çeşit olması ilkel de olabilir) günümüzdeki açıklama mitokondrilerin ve kloroplastların, sadece tek bir ebeveyninden geldikleri yönündedir. Örneğin üzerinde çok fazla araştırma yapılmış olan yeşil algde (*Chlamydomonas*), mitokondriler sadece – çiftleşme tipinden ve kloroplastlar da + tipinden gelmektedir. Bu, hücre içi organellerin tek-ebeveynli kalıtım kuralı neredeyse evrenseldir. Hayvanlarda mitokondriler anneden gelmektedir. Bitkilerdeyse, kloroplast genellikle polende değil, tohum taslağında aktarılmakta ama istisnalar da bulunmaktadır: Kozalaklı ağaçlarda kloroplastlar polende aktarılır. Bu yüzden, çiçekli bitkilerin aksine kozalaklı ağaçların da memeliler gibi hiç partonegenetik olmamaları şaşırtıcı değildir; cinsiyetten partonegeneze geri dönmedeki zorluğun başka bir örneği.

Peki, organellerin tek-ebeveynli kalıtımı neden bu kadar evrensel olmalıdır? Eğer mitokondriler, diyelim ki, hem anneden hem babadan gelseydi o zaman ortam, “bencil” organellerin evrimi için hazırlanmış olurdu. Hücre bölünmesinde, mitokondriler iki yavru hücreye rastlantısal olarak dağıtılmaktadır: Kromozomlar için olduğu gibi, mitokondrilerin her bir kopyasının her bir yavru hücreye geçmesini sağlayan bir mekanizma yoktur. Bu yüzden, hücre içinde daha hızlı çoğalan ama ATP yapımında daha az etkili olan bir mitokondri popülasyon genelinde daha yaygın olurdu. Bu tarz mitokondriyal mutantlar meydana gelmektedir ama tek-ebeveynli kalıtım yüzünden yayılmazlar, buna karşılık içinde bulundukları hücreyi öldürebilirler.

Organellerin tek-ebeveynli kalıtıma olan gereksinimi göz önüne alındığında, biri organeli sağlayan ve diğeri sağlamayan iki çiftleşme tipinden daha fazla tipin evrimleşmesi zordur. Laurence Hurst ve William Hamilton 1992 yılında, bunun gerçekten de doğru bir açıklama olduğunu gösteren dikkat çekici bir gözlem seti yayımladı. Silli protozoalarda (örneğin terliksi hayvan, *Paramecium*), genellikle gamet birleşimi olmaz. Onun yerine, iki hücre yan yana gelir, yani “konjuge” olur ve sitoplazmik bir karışma meydana gelmeden her biri diğerine bir haploit çekirdek geçirir. Ardından konjuge olan hücreler ayrılır. Her biri, iki ebeveyn den gelen bir kromozom setine ama aynı zamanda kendi mitokondrilerine sahip bir diploit haline gelir. Bu sillilerde, beklenildiği gibi birden çok uyumsuzluk tipi vardır çünkü bencil organellerin yayılma riski yoktur. Kanıtlar daha da devam etmektedir. Başka bir silli grubunda, hypotrichlerde, iki alternatif eşeysel süreç bulunur; konjugasyon ve gamet birleşimi. Konjugasyon için birden çok çiftleşme tipi vardır ama gamet birleşimini iki tip belirler. Bunlar gibi tuhaf ve farklı bir şekilde kafa karıştırıcı gerçekler, onların bilinmezliğinde geliştirilmiş bir teori bakımından bir anlam ifade ettikleri zaman keyif verici olmaktadır.

Hayvanlarda ve bitkilerde, hareketli bir gamet ile büyük bir yetişkinin gelişimi için gerekli besin depolarını taşıyan bir gamet arasında bir iş bölümü vardır. Böyle bir iş bölümünün karşılığını vereceği koşulları gösteren matematiksel modeller bulunmaktadır ve bu modeller, yetişkin büyüklüğünün anizogamiyi destekleyici önemli bir değişken olduğunu onaylarlar. Bu teoriyle ilgili yine birtakım destek, ilgili izogamöz ve anizogamöz türlerin karşılaştırılmasıyla elde edilmektedir. *Chlamydomonas* ile akraba olan ama çok-hücreli koloniler – yeşil silli hücrelerden oluşmuş içi boş küreler– oluşturan *Volvox*, yeşil alglerin bir cinsidir. Küçük kolonili türlerde, gametlerin hepsi hareketli ve aynı büyüklüktedir. Orta büyüklükte kolonilerde, gametler yine hareketli ama farklı büyüklükte dirler. En büyük kolonili türlerdeyse, büyük, hareketsiz olanlarla birlikte küçük, hareketli gametler bulunmaktadır. Bir zamanlar hayvanların ve bitkilerin ataları tarafından izlenmiş olan evrimsel yolun küçük bir ölçeğini *Volvox*’ta görebiliriz.

Kutsal kitabın bunu doğru belirtmiş olması ilginçtir. Erkekler ilk cinsiyetti; dişiler ise ikincildi.

Anizogami dikkate alındığında, ikincil eşey karakterleri evrimleşebilir. Buradaki esas mantık, yumurtaların üretiminin maliyetli ve spermlerin üretiminin ise ucuz olmasıdır. Bundan dolayı, tekrar tekrar çiftleşme sayesinde erkeklerin elde edecekleri şeyler dişilerin elde edeceklerinden daha fazla olabilir. Bu asimetri, çoğu zaman cinsiyetler arasında büyüklük, silah ve aksesuar farklılıklarına yol açar. Bu, karmaşık bir konunun fena halde basitleştirilmiş bir özetidir. Örneğin yavrulara yatırım yapmanın, gametlere besin sağlamaktan başka yolları da vardır. Deniz atlarında olduğu gibi, eğer erkekler kuluçkaya yatarsa erkeklerin dişiler için rekabet etmesinden ziyade dişiler erkekler için rekabet edebilir.

Özetlemek gerekirse, cinsiyet farklılaşmasının geçmişinde üç aşama tespit edebiliriz. İlki, hücre içi organellerin tek-ebeveynli kalıtım gereksinimi doğrultusunda, iki çiftleşme tipinin (+ ve -) evrimidir. İkincisi, sırasıyla hareketli ve besin depolayan gametleri üreten erkeklerin ve dişilerin evrimidir. Üçüncüsüyse, kısmen eş rekabeti ve kısmen de yavru yetiştirmedeki iş bölümü doğrultusunda, cinsiyetler arasındaki bazı ikinci derece farklılıkların evrimidir.

BÖLÜM 8

GENETİK UYUŞMAZLIK

Ana geçişleri ele alırken dikkat çektiğimiz türde problemler günümüz organizmalarında gözlemlenebilir. Bu ve bir sonraki bölümde, günümüzde incelenebilecek uyuşmazlık ve işbirliği örneklerine göz atmak için bu geçişlerin kendi geçmişimizdeki kısmında duracağız. Böylelikle, yaptığımız önerilere bir gerçekçilik ekleyebileceğimizi umut ediyoruz. Özellikle, organizma içerisinde yer alan eşleyiciler arasındaki uyuşmazlığı ortadan kaldırmanın ne kadar zor olabileceğini ama yine de olağanüstü işbirliği örneklerinin gerçekten de var olduğunu göstermek istiyoruz. Bu bölümde, aynı organizmada ya da yakın akraba organizmalarda bulunan genler veya gen grupları arasında ortaya çıkabilecek çıkar uyuşmazlıklarını anlatıyoruz. Bir sonraki bölümdeyse farklı evrimsel geçmişlere sahip organizmalar arasındaki işbirliği örneklerini ele alacağız.

Genom içi uyuşmazlık

Bir organizmaya baktığımızda, o organizmanın parçalarının, organizmanın bir bütün olarak hayatta kalmasını sağlamak üzere işbirliği içinde çalışması bizi fazlasıyla etkiler. Bu, organizmanın genomundaki binlerce genin, doğal seçilim tarafından, işbirliği yapmak için programlandığı anlamına gelir: Teknik olarak söylersek, bu genler “birlikte adapte olmuştur”. Nispeten yakın bir zamana kadar bu sonuç kanıksanmıştı ve tek bir organizmadaki genlerin işbirliği içinde çalışmadığı durumlar az rastlanan istisnalar olarak görülüyordu. Bu tutum, geçtiğimiz 10 yıl boyunca, git gide daha fazla sayıda işbirliği yapmayan gen örneğinin ortaya

çıkmasıyla birlikte çarpıcı bir biçimde değişmiştir. Bazı vakalarda, bu keşifler hemen hemen tesadüfidir. Diğer durumlardaki keşiflerse –örneğin aşağıda anlatılan anne ve fetüs arasındaki uyumsuzluğun keşfi– gen-merkezli bir evrim yaklaşımından esinlenilmiş planlı araştırmalar sayesinde ortaya çıkmıştır.

Öncelikle, hiçbir eşeyli birleşmenin olmadığı ve bugün bir hücrede bulunan bir genin, kendi kopyalarını sadece doğrudan doğruya bu hücrenin soyundan gelenlere iletebileceği bir hücre popülasyonu düşünün. Böyle bir genin çıkarları, aynı hücrede bulunan herhangi başka bir genin çıkarlarıyla özdeştir. Bir gen (ya da daha doğrusu, bir genin kopyaları), aynı hücrede bulunan herhangi başka bir genin gelecekte hayatta kalma şansıyla aynı şansa sahiptir. Eğer bir gen, hücre içinde diğer genlerden daha hızlı çoğalabilmesini sağlayan bir mutasyon geçirirse, bu onun hayatta kalmasını sağlamak için hiçbir işe yaramaz: Hatta bu durum, neredeyse kesin olarak hücrenin uyum başarısını ve dolayısıyla da genin hayatta kalma şansını azaltır. Eğer böyle bir mutasyon meydana gelseydi, tıpkı hücrenin uyum başarısını azaltan diğer mutasyonlar gibi, o da seçim tarafından ortadan kaldırılırdı. Böyle bir popülasyonda, genler arasındaki işbirliği gerçekten de bir kural olmalıydı.

Ancak organizmalar eşeysiz değildir. Çoğu ökaryotta, eşeyli birleşme ve mayoz gerçekleşmektedir. Prokaryotlarda hücre birleşmesi olmamasına rağmen, genlerin bir hücreden diğerine yatay olarak aktarılabilceği birçok yol vardır. Eşeyli üreme ya da bakterilerdeki çeşitli paraseksüel süreçler göz önüne alındığında, bir gen yalnızca içinde bulunduğu hücrenin uyum başarısını artırarak değil, diğer hücrelere bulaşma şansını artırarak da (her ne kadar bu durum, mevcut “konak” hücrenin uyum başarısını azaltsa bile) kendi gen frekansını artırabilir. İşbirliği artık kaçınılmaz bir kural değildir. Bazı örnekler bu sonucu daha açık bir hale getirecektir.

Genom içi uyumsuzluklara bazı örnekler

Mayotik güdü

Genellikle diploit bir bireyin bir lokusunda iki farklı alel varsa¹, bunlara *A* ve *a* diyelim, o bireyin ürettiği gametlerin yarı-

1 Lokus [*locus*], homolog kromozomlar üzerinde aynı yere denk gelen bölgeyi

sı A' 'yı yarısı da a' 'yı taşır. Mayoz bölünmenin “adil” olduğu söylenildiğinde kastedilen şey budur. Ancak mayoz, zaman zaman adaletsizce davranır. Örneğin meyve sineğinde (*Drosophila melanogaster*) “ayrılma bozucu” ya da kısaca SD^2 olarak bilinen bir gen bulunmaktadır. Bir ebeveyden SD 'yi ve diğerinden normal aleli, +, alan bir meyve sineği, yavrularının %95'ine ya da daha fazlasına SD 'yi aktarır. (Aslında, SD tek bir gen değildir; biri SD taşımayan gametleri öldüren bir toksin üreten, diğeri de SD 'ye sahip gametleri toksinlere karşı koruyan birbiriyle yakın bağlantılı iki gendir.) Bu tür mayotik güdülü birçok gen örneği artık bilinmektedir. Öte yandan, genomun başka yerlerinde bulunan genler mayotik güdüyü baskılamaya çalışır çünkü mayotik güdü genellikle doğurganlığı azaltır. Bu nedenle mayotik güdüye sahip genler ile genomun başka yerlerinde bulunan genler arasında bir uyumsuzluk vardır. Genomun geri kalanının genellikle bu uyumsuzluğu kazandığı görülmektedir ki bu, Egbert Leigh'i “genler parlamentosu” söylemini türetmeye itmiş bir gerçektir.

Erkek kısırılığı

Hermafrodit bitkilerin mitokondrilerinde bulunan genlerin erkek kısırılığına neden olduğu ve kromozomal genlerin de bu etkileri bastırarak erkek doğurganlığını geri kazandığı bir genom içi uyumsuzluk örneğini aslında zaten açıklamıştık. Burada dikkat edilmesi gereken önemli nokta, uyumsuzluğun, iki gen türünün farklı kalıtım biçimlerine sahip olmaları ve dolayısıyla dişi ve erkek işlevlerine farklı kaynak tahsis edilmesini desteklemeleri yüzünden ortaya çıkmasıdır.

Transpozonal (yer değiştirebilir) elementler

Hem prokaryot hem de ökaryot kromozomlarında, bir bütün olarak kromozomla aynı anda kopyalanmayan genetik elementler bulunmaktadır. Bu eşlenmenin moleküler mekanizmaları karmaşık ve çeşitlidir ve burada bahsedilmelerine gerek yoktur. Böyle bir eşlenme sonucunda bir elementin ilave bir kopyası ya

ifade etmek için kullanılan bir terimdir. Alel [*allele*] de belirli bir genin bilinen farklı varyasyonlarına verilen isimdir. –ç.n.

2 SD , *segregation distorter* geninin kısaltmasıdır. –ç.n.

da kopyaları, kromozomun herhangi bir yerinde, belki de farklı bir kromozomda ortaya çıkar. Kesin surette eşeysiz çoğalan bir organizmada bu tarz bir yer değişikliği, daha önce açıklanan sebeplerden dolayı, uzun vadeli bir hayatta kalma sağlamayacaktır. Oysa eşeyin olduğu durumlarda olay daha farklıdır çünkü bir birey tarafından ebeveynlerin birinden miras alınan bir element, eğer genomda yeni bölgelere kopyalanırsa, bu element o bireyin yavrularının yarısından daha fazlasına aktarılacaktır. Sonuç olarak transpozonal elementler, ya da “transpozonlar” bir popülasyon genelinde hızla yayılabilirler. Örneğin yaklaşık 3.000 baz uzunluğundaki, P elementi olarak bilinen bir transpozonun *D. Melanogaster* türünde geçtiğimiz 50 yıl süresince yayıldığını biliyoruz. *D. Melanogaster*, o dönemdeki yoğun genetik çalışmaların konusu olmasaydı, bundan haberimizin olmayacağını belirtmekte fayda var: Yeni transpozonal elementlerin yayılması bildiğimizden çok daha sıradan bir olay olabilir.

Kapsamlı bir şekilde incelenen tüm organizmaların çeşitli türlerde transpozonal elementlere sahip olduğu bulunmuştur ve bunlar toplam kromozomal DNA'nın yarısından fazlasını meydana getiriyor olabilirler. Örneğin insanlarda *Alu* olarak bilinen, 282 baz uzunluğunda, 300.000–500.000 kopya halinde genoma dağılmış olan ve genomik DNA'nın yaklaşık %5'ini oluşturan bir element bulunmaktadır. Bununla akraba olan elementler diğer maymunlarda da görülmektedir. Bilindiği kadarıyla bu *Alu* elementleri organizmanın yararına hiçbir şey yapmazlar ve insan genomunda tekrar eden birçok element türünden sadece birine aittirler. Birçok organizmada, kromozomlardaki DNA'nın çoğunun, gerekli oldukları için değil ama kromozomun, bir bencil DNA elementinin yaşaması ve kendini kopyalatması için güzel bir yer olduğu için, orada var olması ironik gelebilir; oysa gen merkezli bakış açısına göre bu tam da beklememiz gereken şeydir.

Ebeveyn–yavru uyumsuzluğu

Mayotik güdü, erkek kısırlığı ve transpozonal elementler, aynı birey içerisindeki genetik elementler arasında yaşanan genom içi uyumsuzluklara birer örnektir. 1974 yılında Robert Trivers, akrabalık ilişkisi bulunan bireylerdeki genler arasında doğabilecek uyumsuzlukları araştırmıştı. Örneğin, kardeşlerde bulunan genler

ve dolayısıyla da kardeşler, ebeveynlerindeki kaynaklar için rekabete girebilir. Trivers da özellikle ebeveynler ve yavruları arasındaki uyumsuzluklarla ilgilenmişti. İlk bakışta böyle bir uyumsuzluk olmaması gerekliliği gibi gözükabilir. Annedeki bir genin %50 oranında çocukta bulunma olasılığı vardır ve bu sebeple bu gen, çocuğun ve dolayısıyla, elbette ki, çocuktaki genlerin hayatta kalmasını sağlamak üzere seçilecektir. O zaman uyumsuzluk nerededir? Cevap “%50 oranında” yatmaktadır. Çocuğun hayatta kalması her iki genin de çıkarınadır ancak bunu sağlamak için yapılması gereken fedakârlık ya da kaynakların tahsisi bakımından farklılaşabilirler. İnsanlardan örnek verirse eğer, annenin çocuğunu süttten kesene kadar büyük olasılıkla tekrar hamile kalmaya çağı göz önünde bulundurularak, bir çocuk ne zaman süttten kesilmelidir? Çocukta bulunan bir gen aktarılma olasılığını, süttten kesilme diyelim ki 2 yaşındayken meydana geldiğinde maksimuma çıkartıyor olabilirken, çocukta bulunma şansı sadece %50 olan ve bu yüzden sonraki çocukların daha çıkarına geldiği annedeki bir gen 18 aylıkken çocuğu süttten kesmeyi tercih edebilir. Bu durum, süttten kesme konusunda anne ve çocuk arasında bir uyumsuzluğa yol açabilir.

Trivers bu fikirleri ilk ortaya attığı zaman, bu fikirler birçok kişiye kurgusal ve test edilmesi zor görünmüştü. Bununla birlikte David Haig ve arkadaşlarının son birkaç yılda yapmış olduğu çalışmalar, hamileliğin başka türlü açıklanamayan bazı özellikleri için yapılacak en uygun açıklamanın maternal-fetal uyumsuzluğu olabileceğini göstermiştir. Biz, sadece bir örnekten bahsedeceğiz. Preeklampsi (böbreklere zarar verebilecek kan basıncındaki bir artış) hamilelik sırasında anne için büyük bir risk teşkil eder. Normal hamileliklerde, kan basıncında oluşabilecek ortalama bir artışta fetüsün hayatta kalma ihtimali yüksektir. Fetal hücreler (ya da daha iyi bir ifadeyle, plasentadaki fetal kökenli hücreler) plasentaya gelen kan akışını artırmayı iki yolla sağlar: plasentayı besleyen kan damarlarının duvarlarındaki sinirleri ve kasları parçalayarak ve diğer organları besleyen anneye ait arterlerde bir daralmaya sebep olarak. Özellikle ikinci değişim, maternal kan basıncının artmasına yol açabilir. Normal gebeliklerde bu, anneye zarar vermeden fetüse yarar sağlar ama istisnai durumlarda annenin hayatını tehdit edebilir.

Nasıl oluyor da buradayız?

Farklı seviyelerdeki genetik uyumsuzluğu ve genomda bulunan bencil genetik elementlerin ne kadar yaygın olduğunu gösteren, son zamanlarda elde edilen bir sürü kanıt, karmaşık organizmaların, varoluşlarının devam etmesine yönelik bunca tehdide rağmen, nasıl hayatta kalmayı başarabildikleri sorusunu akla getirebilir. Bunun sebeplerinden birisini zaten açıklamıştık: Genomdaki genlerin çoğunun bencil elementlerin kötü etkilerini bastırmak konusunda ortak bir çıkarı vardır. Diğer iki seçilimsel baskı da bencil elementlerin yönetimi ele geçirmesinin önlenmesine yardımcı olmuş olabilir.

Daha küçük pireler

Şu şiirde doğruluk payı vardır:

*Büyük pirelerin sırtlarında
Onları ısırarak küçük pireler vardır,
Ve küçük pirelerin sırtında daha küçük pireler,
Ve bu böyle sonsuza kadar devam eder.*

Şüphesiz bu dizi sonsuza kadar devam edemez ancak düşünülebilenen daha ileri gider. Örneğin, yukarıda bahsedilen *Drosophila*'nın P elementi 3.000 bazdan oluşur ve sadece iki proteini kodlar. Bu, bir parazitin indirgenebileceği en son nokta olarak görülebilir oysaki böyle bir düşünce yanlış olurdu. Günümüzde *Drosophila*'nın genomu sadece işlevsel P elementlerini değil, aynı zamanda yer değişimini sağlayan enzimi, yani "transpozaz"ı kodlamayan kusurlu elementleri de içerir. Bu tip kusurlu elementler işlevsel P elementlerinin sırtındaki bir çeşit parazit gibidirler. Kendi başlarına kopyalanamazlar ama hücrenin içinde işlevsel elementler varsa ve böylece transpozaz üretiyorsa, kusursuz elementler de yeni bölgelere kopyalanabilirler.

Birçok bencil element ve aynı zamanda birçok virüs, bencil elementlerin kendilerinin çoğalma kabiliyetini azaltan bu tarz kusurlu, parazitik elementlerle bağlantılıdır: Bir ölçüde, bu ultra-parazitler konak organizmaya yardım ederler. Belki de nihai bencil replikatör, her biri hücrenin eşlenme enzimleri için "kop-

yalamaya buradan başla” sinyali olan kısa dizilerden oluşmuş bir DNA çemberidir.

Tavuğu kesme

Bencil DNA’yı sınırlayan daha önemli bir mekanizmayla organizma seviyesindeki seçilimdir. Hücre içinde çok başarılı bir şekilde çoğalabilen bencil bir element, konağını ve aynı zamanda da kendisini öldürür: Altın yumurtlayan tavuğu kesmiş olur. Bu durum, bencil elementlerin kendi artışlarını sınırlayan mekanizmalar evrimleştirmelerine sebep olabilir. Bu süreç de P elementiyle örneklendirilebilir. Element iki proteini kodlar: transpozaz ve yer değişimini sınırlayan düzenleyici protein. Düzenleyici yokluğunda yer değişimi o kadar sık gerçekleşir ki sineği ya öldürür ya da kısırlaştırır ve bunu yaparak sineğin taşıdığı P elementlerini yok eder.

Göz önünde bulundurulması gereken bir diğer olasılıksa, bir birey olarak organizmadan daha yüksek seviyede gerçekleşen bir seçilimin bağlantılı olabileceğidir. Bazı bencil genetik davranış tarzlarına imkân vermeyen mekanizmaları (örneğin organellerin tek ebeveynli kalıtsallığı, erkek gametinde genlerin etkisizleştirilmesi gibi) evrimleştirmiş türlerin tür olarak hayatta kalmaları, bu tip mekanizmalara sahip olmayanlara göre daha olasıdır.

Bencil genetik elementlerin ve genom içi uyumsuzlukların bu dünyası, yeni keşfetmeye başladığımız bir dünyadır. Bu, genleri rekabet etmek yerine işbirliği yapan karmaşık organizmaların evrimleşmesinin ne kadar zor olduğunu görmemizi sağlıyor.

BÖLÜM 9

BERABER YAŞAMAK

Bu kitabın ana konularından birisi, karmaşık organizmaların kendi parçaları arasındaki iş bölümüne bağlı olmalarıdır. Ancak bu son durum birbirinden çok farklı iki şekilde evrimleşebilir. Örneğin, bir fil ve bir bitki hücrelerini karşılaştırın. Bir filin varlığı epitel hücreleri, kas hücreleri, nöronlar vb gibi farklı türdeki hücreler arasında bir işbirliği olmasına dayanır. Bu hücreler temelde aynı genlere sahiptir; döllenmiş tek bir yu murtanın gelişim esnasında bölünmesiyle türemişlerdir. Evrimsel geçmiş bakımından, bunların hepsi aynı tek hücreli atanın soyundan gelmektedir. Aralarındaki farklar, farklı genlere sahip olmalarından değil, hücre dışı etmenlerin farklı hücrelerde farklı genlerin aktive edilmesine sebep olmasından kaynaklanır. İnsan topluluklarındaki iş bölümü ya da böcek kolonilerinde bulunan sınıflar bu duruma benzerlik gösterir. İnsanlar genetik olarak birbirlerinin aynısı olmasalar da oldukça benzerdirler ve yakın zamanlı ortak bir ataya sahiptirler. Bir marangoz ile bir elektrik teknisyeni arasındaki fark genlerinden değil eğitimlerinden kaynaklanır. Bu tür sistemlerin –çok hücreli organizmalar ile hayvan ve insan topluluklarının– evrimini bu bölümde ele almıyoruz: Bu, kitabın geri kalanının konusudur.

Buna karşılık bir bitki hücresinin varlığı, genetik olarak farklı üç oluşuma; çekirdek genomlarına, mitokondriye ve kloroplasta dayanır. Bölüm 6'da konu edildiği gibi, mitokondrilerin ve kloroplastların, ilkel bir ökaryotik hücre tarafından yutulmuş, bir zamanlar serbest yaşayan prokaryotların torunları olduğu düşünülmektedir. Benzer şekilde, bir zamanların bağımsız eşle-yicilerinin bir araya gelişinin ilk hücrelerin kendini kopyalayan

molekül popülasyonlarından ortaya çıkmasında da gerçekleştiğini düşünürüz.

Bir zamanlar bağımsız olan eşleyicilerin samimi bir birlikte-lik içinde bir arada yaşamaya başladıkları süreç “ortakyaşam” olarak adlandırılır. Bu kelime, her ne kadar çoğunlukla ortakla-rın işbirliği içinde olduğu durumları ifade etmek için kullanılsa da, hem ortakların gerçekten işbirliği içinde olduğu “mutualizm” durumlarını hem de bir ortağın diğerinin yaşamı pahasına hayat-ta kaldığı “parazitlik” durumlarını uygun bir şekilde ifade eder: “Ortakçılık” ise ne işbirliğinin ne de sömürünün olduğu durum-ları ifade eder. İleride de göreceğimiz gibi, belirli bir ilişkinin hangi kategoriye ait olduğuna karar vermek her zaman kolay olmaz ve biri bir diğerine kolaylıkla evrimleşebilir. Önce bazı örnekleri ele alacağız ve daha sonra onların evriminden sorumlu olan seçici mekanizmaları inceleyeceğiz.

Ortakyaşamın geçmişi

Bakteriler ile ökaryotlar arasındaki ortakyaşımlar

Yaprak bitlerinin antibiyotiklerle öldürülebilmesi ilginç bir gerçektir. Güllerdeki yaprak bitlerini kontrol altına almak için tavsiye edilmese de bu hassasiyet bize yaprak bitlerinin bakteri-yel ortakyaşırlarına bağlı olduklarını göstermektedir. Yaprak bitleri saldırdıkları bitkilerin sirküle edilen sıvılarında yaşarlar. Bu sıvı, yaprak bitlerinin ihtiyaç duyduğu ama kendilerinin sen-tezleyemediği (özellikle amino asitlerin birçoğu) bazı maddeler-den –böcek vitaminlerinden– yoksundur. Bakterilerse, yaprak bitlerinin bu maddeleri sentezlemesine yardımcı olurlar ve bit yumurtalarının içinde yeni nesle aktarılırlar: Kendi başlarına hayatta kalamazlar. Bu ortakyaşam çok eskidir: Farklı yaprak biti aileleri ve onların ortakyaşırları üzerinde yapılan moleküler bir araştırma, bakterilerin, 50 milyon yıldan uzun bir süredir, anne yaprak bitinden yavru yaprak bitine dikey gen transferiyle aktarıldığını göstermektedir.

Bu örnekte ortakyaşar, konak organizma için imkânsız olan bir biyokimyasal sentezi gerçekleştirdiği için konak bu ilişkiden fayda sağlamaktadır. Bu, bakteriler ile ökaryotlar arasındaki

uzun dönemli ortakyaşamın alışlagelmiş temelidir. Bitkiler azotu “fikse edemezler”: Yani azota, amonyak ve diğer azot bileşikleri formunda ihtiyaç duyarlar ve atmosferde bolca bulunan moleküler azotu kullanamazlar. Bununla birlikte baklagiller atmosferik azotun fiksasyonunu yapan *Rhizobium* isimli bir bakteriyle ortakyaşar bir birliktelik oluştururlar. Otlaklarımıza üç yapraklı yonca, ekilebilir alanlara da yabani yonca (alfalfa) ekmemizin sebebi budur.

Derin deniz yarıklarındaki ekosistemin varlığı tamamen ortakyaşama bağlıdır. Ekosistemlerin çoğu, en nihayetinde enerjileri için fotosenteze bağımlıdır. Bitkiler güneş ışığını hapseder ve bu enerjiyi şekerleri ve diğer organik bileşiklerini sentezlemek için kullanır: Sistemde bulunan diğer organizmaların tümü bitkilere bağımlıdır. Aynısı derin deniz organizmalarının birçoğu için de geçerlidir: Ortam fotosentez yapabilmek için çok karanlık olduğu için, fotosenteze bağımlı olan organizmaların yüzey katmanlarından gelen ölü atıklarına bağımlıdırlar. Ancak derin deniz yarıklarının bulunduğu yerlerde alternatif bir enerji kaynağı daha –yarıklardan çıkan sülfür– vardır. Bu yarıklarda yaşayan büyük solucan *Riftia* bir erişkin olarak ağız ya da anüse sahip değildir ve sülfürü oksitleyen özel bir organda yuvalanmış ortakyaşar bakterilere bağımlı olarak yaşar. Hem oksijen hem de sülfür bu organlara özel bir hemoglobin aracılığıyla taşınır. Aslında derin deniz yarıkları, enerji için fotosenteze değil ancak onun yerine hayvanlar ile kükürdü metabolize eden bakteriler arasındaki ortakyaşama bağımlı olan benzersiz bir ekosistem tarafından mesken tutulmuşlardır.

Hayvanlar ile tek hücreli algler arasındaki ortakyaşamlar

Bretonya plajlarında *Convoluta* adı verilen benzersiz bir yassı solucan bulunmaktadır. Bir erişkin olarak, hem ağzının hem de anüsünün bulunmamasıyla *Riftia*’ya benzer ama içinde ortakyaşar olarak yeşil algler vardır. Deniz geri çekildiğinde kumun üzerinde kalırlar ve ortakyaşarları fotosentez yapar. Gelen akıntıyla birlikte sarsılınca *Convoluta* yüzeyin hemen altına kazdığı oyukta gizlenerek denize sürüklenmekten kurtulur. Bunun şaşırtıcı bir etkisi vardır: Deniz çekildiğinde kum yeşil renkteyken birisi hafifçe kuma vurduğunda kum altın rengine döner.

Convoluta nadir gözlemlenen bir şey olabilir ancak suda yaşayan hayvanlar ile algler arasındaki ortakyaşam çok yaygındır ve ekolojik açıdan önemli olabilir: Mercan resiflerini inşa eden hayvanlar bunu sadece ortakyaşar ateş rengi alglerin (dinoflagellatların) yardımıyla yapabilmektedirler.

Mantarların dahil olduğu ortakyaşamlar

Belki de en bilinen ortakyaşam örneği likenlerdir. Çıplak kayalara koloni kurma konusunda çok etkilidirler. Bir liken, ortakyaşar “algleri” (bunlar ya ortakyaşar yeşil algler ya da prokaryotik siyanobakteriler olabilir) içeren konakçı bir mantardan oluşur. Çok fazla türde mantar bulunmaktadır ve liken birlikliklerinin birçok kez evrimleşmiş olduğu açıktır. Bu birlikliklerde bulunan alglerin hemen hepsi doğada özgür olarak yaşarlar. Bu birliklikten mantarların kesinlikle fayda sağladığı bilinirken alglerin ne elde ettiği daha belirsizdir.

Karada yaşayan bitki topluluklarının çoğu, mikoriza mantarları ile bitki kökleri arasındaki ilişkiye bağlıdır. Bu mantarlar, toprağın bitkiler tarafından ilk kolonize edildiği dönem olan Devoniyen Döneminden beri bilinmektedirler. O zamanlar toprak, organik bileşenlerden yoksun bir mineral karışımı olmalıydı. Büyük ihtimalle mantarlar, mineralleri bitkiler için kullanılabilir hale getirme konusunda önemli etkiye sahipti. Günümüzde mikoriza mantarları, mineralli topraklarda, özellikle tropikal bölgelerde önemlidirler. Mantarlardan bitkilere doğru net bir mineral akışı ve bitkilerden mantarlara doğru net bir organik bileşen akışı vardır ki böylece her iki ortağın da bu ilişkiden fayda sağladığı görülmektedir. Daha yakın bir zamanda evrimleşmiş bir grup mikoriza mantarıysa yüksek organik içeriğe (turba) sahip asidik topraklarda yetişen fundagiller ailesindeki bitkilerle (şifalı bitkiler, orman gülleri vb) birlikte yaşamaktadır. Bu fundagil mantarları bitkilere sadece mineral değil, aynı zamanda bitkilerin kendi başlarına elde edemeyecekleri organik bileşenleri de sağlamaktadır.

Son bir örnek olarak, yaprak kesen karıncalar ile mantarlar arasındaki ortakyaşamı anlatmadan geçemeyiz. Bitki yaprakları, hatta çiçeklerin taç yaprakları, işçi karıncalar tarafından kesilir ve minyatür bir politik gösterinin pankartları gibi, ormanın

zemini boyunca yuvalarına taşınır. Orada, tıpkı bizim mantar yetiştirmemiz gibi karıncaların yetiştirdiği özel mantarlar tarafından bu yapraklar sindirilir. Kendilerine besin sağlanan mantarlar, karşılığında karıncalara besin sağlamış olur. Bu ortakyaşarlık, selülozu kendisi sindiremeyen hayvanların bu işi yapması için başka organizmaları kullandığı birçok örnek arasından en çarpıcı olanıdır.

Ortakyaşamın evrimi: Mutualizm mi parazitlik mi?

Bir önceki kısımda her iki ortağın da ya da en azından konak organizmanın fayda sağladığı örnekler verdik. Ancak konakçılara zarar veren ya da onları öldüren birçok ortakyaşar örneği de bulunmaktadır. Evrimin nasıl ilerleyeceği konusunda bir tahmin yapabilir miyiz?

Nispeten yakın bir zamana kadar, belirli bir konakçı türle uzun süre birlikte yaşamış olan ortakyaşarların kısmen daha zararsız oldukları yönünde yaygın bir inanış vardı. Bu görüş, 1965 yılında René Dubos'un *Man Adapting* [*Adapte Olan İnsan*] isimli kitabında çok güzel ifade edilmiştir: "Yeterli zaman verildiğinde, konak organizma ile parazit arasında eninde sonunda barış içinde bir arada yaşama durumu ortaya çıkar." Bu görüşe göre, parazitlerin yeni bir konakçı türünü ilk defa istila etmesi ciddi bir hastalığa neden olur. Bunun zaman zaman doğru olduğuna dair çok az şüphe vardır. Yakın zamanlı bir örnekse, insan bağışıklık yetmezliği virüsünün (HIV) hemen her zaman insanlar için ölümcül olurken, HIV'in çok yakın zamanda ondan evrimleştiği ve Afrika yeşil maymunlarının büyük bir bölümünde bulunan, HIV'in maymun eşleniği virüsün (SIV) görünüşe göre maymunlara herhangi bir zarar vermediği gerçeğidir.

Ancak durum her zaman bu şekilde değildir. Örneğin tifoya sadece insanlarda bulunan *Salmonella typhi* bakterisi neden olur. Onunla akraba olan *S. typhimurium* bakterisiyse normal konakçısını öldürürken insanlar için zararsızdır. Elbette zaman içinde bu bakteriler ve onların konakçıları arasında barışçıl bir birliktelik durumu gelişecektir ama zaman ölçeği binlerce yıl yerine milyonlarca yıl olacaktır.

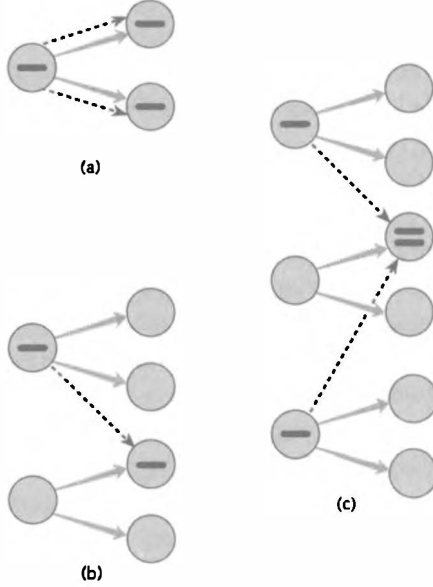
Konak-parazit sistemlerinin çoğunlukla ortakçılığa doğru evrimleşmesinin nedenleri vardır. Temelde, son bölümde de irdelenmiş olan bencil genetik elementlerin tüm karmaşık organizmaları yok etmeme nedenleriyle aynıdır. Konak organizma paraziti kontrol edebilecek şekilde ve parazit de kendi geleceğinin bağlı olduğu, üzerinde yaşadığı konakçı organizmaya zarar vermeyecek şekilde evrimleşmek üzere seçilecektir.

Bu konakların, parazitlerin zarar verici etkilerini azaltmak üzere seçileceği açıktır. Konak-parazit sistemleriyle ilgili yapılan çalışmalar genellikle, geçmişte aralarında yaşanmış bir silahlanma yarışının izlerini ortaya çıkarır. Nitekim omurgalı konakların parazitik mikroplara karşı asıl silahı bağışıklık sistemleridir: Parazitlerine karşı, özellikle parazitlerin yüzey proteinlerine karşı antikor yapmayı öğrenirler. Bu yüzey proteinleri, bağışıklık sisteminden kaçmak için, diğerlerinden çok daha hızlı evrimleşir. Bazı parazitler yüzeylerindeki açıkta bulunan proteinleri düzenli olarak değiştirmek üzere özel mekanizmalar geliştirmişlerdir. Elbette bu tarz silahlanma yarışlarının ortakçılığa sebep olması gerekmez: Parazit hep bir adım önde olabilir.

Bazı parazitlerin, ortakçılık onlara daha kârlı geldiği için, ortakçılığa doğru evrimleşme olasılığının bulunması çok daha ilginçtir. Bunun gerçekleşip gerçekleşmeyeceği, başka şeylerin yanı sıra, parazitlerin yeni konaklarına erişme yöntemlerine bağlıdır. Eğer dikey bir aktarım varsa (Şekil 9.1a), konakçıyı canlı ve fertil tutmak ortakyaşarın yararınadır: yaprak bitleriyle ortakyaşar olan bakterilerin sadece yaprak biti yumurtalarıyla aktarılabilmesi örneği gibi. Bakterideki mutasyonlar, sadece yaprak bitinin yararınaysa seçilirler. Ortakyaşarların konakçı yumurtaları yoluyla aktarılması alışılmadık bir durumdur ancak dikey aktarımın başka yolları da vardır. Termitler odunla beslenirler; bu odun termit bağırsağındaki çeşitli ortakyaşar popülasyonları tarafından sindirilir. Termit larvaları, annelerinin anüsünü yalayıp bu ortakyaşarlara sahip olurlar.

Bununla birlikte, dikey aktarım mutualistik ortakyaşarların ortak bir özelliği olmak zorunda değildir. Daha önce bahsedilen örneklerle geri dönersek eğer, derin deniz solucanı, *Riftia*, bir erişkin olarak bir ağızdan yoksun olmasına rağmen bir ağız olan planktonik bir larvası vardır ve bu larva, kükürdü metabolize

eden bakterilere, onları yutarak sahip olur. Yassı solucan *Convoluta*'da erişkin olmadan önce bir ağza sahiptir ve ortakyaşarı olan algleri yutar. Topraktaki mikorizanın ise bitki köklerini bulması gerekmektedir, tıpkı azotu fikse eden *Rhizobium* bakterisinin de bulması gerektiği gibi.



Şekil 9.1 Ortakyaşarların yatay ve dikey aktarımı. (a) Dikey aktarım: Ortakyaşarlar konakçının tüm yavrularına doğrudan aktarılır. (b) Yatay aktarım: Bir konak, ortakyaşarlarını ebeveynlerinden değil, akrabalarının bulunmadığı bir bireyden elde eder. (c) Çifte enfeksiyonlu yatay aktarım: Bir konak, ortakyaşarlarını akrabası olmayan iki ya da daha fazla bireyden elde eder.

Yatay olarak aktarılan parazitin (Şekil 9.1b) evrimi üzerine yapılmış en iyi çalışma örneği tavşanlardaki miksuma virüsüyle ilgilidir. Bu virüs aslen, tavşanın Güney Amerika'lı bir akrabasında ortakçıydı ve bir kontrol ölçütü olarak tavşanlara yerleştirilmişti. İlk başlarda virüs tavşanları, enfeksiyon sonrasındaki bir ya da iki hafta içinde öldürüyordu; günümüzdeyse sadece bazen öldürmektedir ve eğer öldürürse de virüsün bunu yapması haftalar değil, aylar sürer. Bu değişimin tavşanların direncindeki

evrime ek olarak, virüslerin daha az öldürücü olması nedeniyle gerçekleştiği bilinmektedir. Popülasyon biyologları Robert May ve Roy Anderson bu vakayı analiz etmişlerdir. Parazitin konakçısını öldürmemesine mal olsa da kendisini etkili bir biçimde yeni konakçılara aktarmayı sağlayacağından, bu durumun parazit için kârlı olacağını savunmuşlardır. Parazitler ancak konakçıya zarar vererek bulaşıcılıklarını artırmayı başarabiliyorlarsa, onların zararsız bir ortakçılığa doğru evrimleşmelerini beklemeliyiz. Soğuk algınlığına yakalanmış birinin çok da iyi bileceği gibi, parazitler konakçılarındaki bulaşıcılıklarını artıran semptomlara sebep olurlar.

Parazitlerin ortakçılığa doğru evrimleşmemesinin bir sebebi daha vardır. Bir konakçının, tipik bir biçimde, iki kaynaktan gelen parazitler tarafından aynı anda enfekte olduğunu varsayalım (Şekil 9.1c). Böyle olduğunda, parazit üzerindeki seçim, konakçının hayatı pahasına, bulaşıcılığı artırmayı destekleyecektir. Tavuğu zaten bir başkası kesecekse onu hayatta tutmanın bir anlamı olmaz.

Farklı konak-ortakyaşar sistemleri karşılaştırıldığı zaman, ortaya çıkan sonucun aktarım yönteminden etkilendiği görülmektedir. Yine de aktarımın yatay olarak gerçekleştiği mutualizm vakaları, en önemli unsurun karşılıklı yarar sağlama fırsatı olduğunu gösterecek kadar yaygındır.

İşbirliği mi yoksa kölelik mi?

Bazı ortakyaşam vakaları, işbirliğinin mi yoksa köleliğin mi daha yerinde bir benzetme olacağı sorusunu akla getirmektedir. Örneğin liken birlikteliklerine dahil olmuş alglerin çoğunun aynı zamanda serbest olarak yaşadığı görülür. Onları mantarların kölesi olarak mı, yoksa gönüllü işbirlikçileri olarak mı kabul etmek daha iyi olur? Bu cevabını verebileceğimiz bir soru değildir. Bu tarz benzetmeler yapılmasındaki amaç bu benzetmelerin doğru olmaları değil, sorulacak sorular ve test edilebilecek tahminler meydana çıkarmalarıdır. Örneğin bu vakada, “Konakçının (mantar) ya da ortakyaşarın (alg), ortakyaşamın kurulmasına yardım ettikleri için evrimleşen özellikleri var mı?” sorusunu sorabiliriz. Bazı çok eski ortakyaşam vakalarında –ökaryotik hücreler ile

onların organelleri arasındaki gibi– bu iki benzetme arasında seçim yapmanın gerçekten imkânı yok diyemeyiz. Ancak daha yakın geçmişteki örneklerin bazılarında daha iyi sorular sorabiliriz. Örneğin, yaprak kesen karıncalar tarafından yetiştirilen mantarları köle olarak mı yoksa ortak olarak mı görmeliyiz? Cevap ikincisi gibi gözükmemektedir çünkü mantarlar sadece karıncaları cezbedecek özelliklere sahiptir: Mantarların ipliksi iplikçikleri (hifleri) karıncalar için besin görevi gören ve diğer mantarlarda bulunmayan şişirilmiş uçlara sahiptir ve bunlar başka herhangi bir amaca hizmet ediyor gibi görünmemektedir.

Mutualistik ortakyaşıların çoğunda bulunan bir başka özellik de onların eşeysiz hale gelmiş olmalarıdır: Bunu az sayıda parazit de gerçekleştirmiştir. Açıklama olarak, muhtemelen, mutualistlerin sürekli olarak konakçılarının savunma sistemlerinin üstesinden gelmek için evrimleşmek zorunda kalmamalarını gösterebiliriz: Bunun yerine ortakyaşılar, hayatlarını kolaylaştıracak konakçı türler seçerler. Eğer bu açıklama doğruysa, bundan enteresan çıkarımlar yapılabilir. 7. Bölümde eşeyin yaygınlığına dair iki karşıt açıklama olduğunu ileri sürmüştük: İlki, evrimi hızlandırması ve ikincisi de mutasyon yükünü azaltmasıdır. Mutualistlerin çoğunun cinsiyetlerini kaybetmesi, bu açıklamalardan ilkinin en azından bir miktar doğru olması gerektiğini düşündürmektedir.

Mutualizmin önemi

Anlattığımız mutualizm örneklerinin birçoğu ortakyaşarın, konakçı için imkânsız olan bazı biyokimyasal süreçleri gerçekleştirmesi sebebiyle vardır: Bir ortakyaşar fotosentez yapabilir, azotu fikse edebilir, kükürtü metabolize edebilir, selülozu sindirebilir ya da amino asitleri sentezleyebilir. Bu tarz ortakyaşımlar ekolojik olarak önem arz etmişlerdir. Günümüzde onlar, derin deniz yarıklarındaki, mercan resiflerindeki, tropikal ormanlardaki ve asit bozkırlarındaki ekosistemin temelidirler. Bitkiler ile hayvanlar arasındaki ortakyaşam, kurak toprakların fethedilmesinde de oldukça önemli olmuş olabilir.

Öyleyse ortakyaşam, ana geçişlerimizin üçünde –ilk hücrelerin, kromozomların ve ökaryotik hücrelerin ortaya çıkışında– ve

konakçı organizmaların zorlu çevre koşullarına adapte olmalarına yardımcı olmada bir rol oynamıştır. Bununla birlikte, ortak yaşamın rolünü yanlış anlamamak ve gözümüzde büyütmemek önemlidir. Biyologları mitokondrilerin ve kloroplastların bir zamanlar ortakyaşar olduklarına ikna eden kanıtları sıralayan Lynn Margulis, zaman zaman, ortakyaşamın evrimsel yeniliklerin ana kaynağı ve doğal seçilimin de ikincil derecede önemi olduğunu savunmuştur. Bu bakış açısı, işe yaramaz. Ortakyaşam, her iki ortak da bir şeye katkıda bulunduğu için önemlidir. Örneğin azotu fikse eden ortakyaşamlarda, *Rhizobium* azotu fikse ederek katkıda bulunurken bitki de fotosentez yaparak ve karada yaşayabilmek için gerekli olan kök ve sürgün anatomisinin tümünü sağlayarak katkıda bulunur. Bunlar yalnızca doğal seçim yoluyla geliştirilebilecek karmaşık adaptasyonlardır. Motorsiklet, bisiklet ile içten yanmalı motor arasında gerçekleşen bir ortakyaşamdır. Böyle bir şeyi seviyorsanız gayet işe yaramaktadır ancak bunun için birisinin bisikleti ve içten yanmalı motoru icat etmesi gerekmişti. Ortakyaşam, doğal seçilime bir alternatif değildir. Biz, daha ziyade, ortakyaşamın Darwinci bir açıklamasına ihtiyaç duymaktayız.

Akılda tutulması gereken bir diğer önemli konu da bu bölümün başında bahsedilendir. Parçalar arasında gerçekleşen iş bölümünün hepsi ortakyaşamla ortaya çıkmamıştır. Hatta, farklı işlevler için uzmanlaşmış parçalar arasındaki işbirliğinin en karmaşık örnekleri, genetik olarak özdeş ya da en azından benzer varlıklar arasında ortaya çıkan farklılaşma sürecinin bir ürünüdür. Artık odağımızı bu süreçlere, çok hücreli organizmaların ve toplulukların kökenlerine çeviriyoruz.

ÇOK HÜCRELİ ORGANİZMALARIN EVRİMİ

Bir hayvan vücudu, pek çok farklı türdeki milyonlarca hücre-den (kas hücresi, sinir hücresi, çeşitli türdeki kan hücreleri vb) meydana gelmektedir. Bu tür organizmalar hayvanların, bitkilerin ve mantarların ortaya çıkmasına sebep olan üç özel olayla bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bu gruptakilerden üçüncüsü, yani mantarlar, diğer ikisine göre daha az karmaşıktır ama yine de oldukça ayrıntılı bir yapıya sahiptir. Bunlara ilave olarak sadece birkaç farklı hücre tipine sahip birçok basit, çok hücreli organizma türü de bulunmaktadır: İçinde eşey hücreleri bulunan ve içi boş yeşil bir silli hücre çemberi olan *Volvox*, buna etkileyici bir örnektir.

Çok hücreli bir varoluş halinin bu çokça bulunan bağımsız kökenlerinin, örneğin genetik kodun, ökaryotik hücrelerin ve mayoz bölünmenin benzersiz kökenleriyle oluşturduğu tezat, bu adımın belki de düşünüldüğü kadar zor bir adım olmadığını akla getirmektedir. Bununla birlikte, yapılan bir gözlem bunun tersini işaret etmektedir. Bu, çok önemli bir keşfin bir kez gerçekleşmesinin ardından hayvanların hızla, birçok farklı tipte vücut tasarımı evrimleştirdiği, hareket etmenin, beslenmenin ve kendilerini korumanın farklı yollarını bulduğu izlenimi vermekte olan yaklaşık 540 milyon yıl önce Kambriyen Dönemin başlangıcında, hayvanların yayılımındaki görünürde gerçekleşen patlamadır. Bu iki soruyu doğurur. Kambriyen patlaması ne kadar şiddetliydi? Eğer böyle bir keşif olduysa, bu keşif neydi?

Yaklaşık 540 milyon yaşındaki kayaların, ilk defa ortaya çıkan muazzam çeşitlilikteki deniz canlılarına ait fosillerle dolu

olduğu şüphe götürmez. Bu hayvanlar bizim bulabileceğimiz fosiller bırakmışlardı çünkü büyüklerdi ve kabukları ya da yumuşak kısımları çürüyüp yok olduğunda geride bırakacakları bir dış iskeletleri vardı. Kambriyen Dönem öncesinde kabukları olan büyük hayvan sayısı, varsa da çok az olduğu bellidir ama belki de küçük yumuşak gövdeli hayvanlar bulunmaktaydı. Böyle hayvanların hiç fosil bırakmadan var olabildiklerini biliyoruz; hâlâ var olan bazı hayvan türlerinin hiç fosil kaydı yoktur. Bu, yalnızca nadir görülen ve pek bilmediğimiz yaratıklar için değil, aynı zamanda bildiğimiz ve bolca bulunan bazıları, örneğin dünyada en bol bulunan hayvanlardan birisi olan yuvarlak solucanlar (nematodlar) için de geçerlidir.

Kambriyen zamanlarından önce yaşamış olan hayvanların varlığına yönelik direkt bazı kanıtlar vardır. Kambriyen patlamasından yaklaşık 20 milyon yıl önce, dünyanın birçok bölgesindeki kayaların içinde, Edikara faunası olarak da adlandırılan, çeşitli yumuşak gövdeli hayvanların kalıntıları bulunmaktadır. Fosile dönüşecek parçalara sahip olmamalarına rağmen öldükleri zaman çamurun içine bedenlerinin izlerini bırakmışlardır. Bu fosillerin nasıl yorumlanması gerektiğiyle ilgili bir tartışma vardır ancak modern şubelerin temsilcilerine –kesinlikle koelenteratlara (anemonlar ve denizaneleri) ile muhtemelen annelidlere (halkalı solucanlar), eklem bacaklılara (artropodlar, yani eklemli uzuvları olan hayvanlar) ve ekinodermilere (deniz yıldızı ve deniz kestanesi)– dahil edilmeleri düşünülmektedir. Ancak bu bizi Kambriyen'den sadece 20 milyon yıl geriye götürmektedir. Belli başlı hayvan gruplarının kökenlerini moleküler yollarla tarihlendirme (farklılaşmadan bu yana geçen zamanı ölçmek için gen dizileri arasındaki farklılıkları kullanma) girişimleri, çok hücreli hayvanların bir milyar yıl kadar öncesinde ortaya çıkmış olabileceği hissi vermektedir. Eğer öyleyse, fosiller geçmişlerinin yalnızca son yarısına ait bilgileri bize sunmaktadırlar. Ne olmuş olursa olsun bu, yaklaşık 540 milyon yıl önce oldukça çarpıcı bir olayın gerçekleştiği gerçeğini değiştirmez: Birçok hayvan türü birbirlerinden bağımsız olarak büyük boyutlar ve sert parçalar evrimleşirdi.

Bir sonraki kısımda çok hücreli yaşam için hangi biyolojik keşiflere ihtiyaç olduğunu inceleyeceğiz ve bir bulmacayla baş

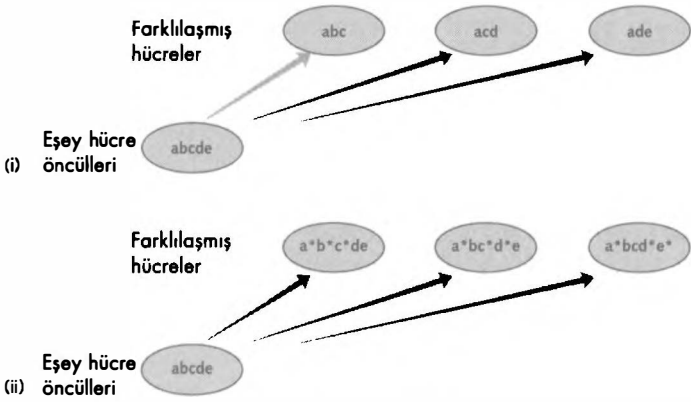
başla kalacağız. En azından, en önemli mekanizmalardan bazıları günümüzdeki tek hücreli ökaryotlarda ve hatta bakterilerde bulunmaktadır. Belki de büyük bir keşfe gerek yoktu: Tek gereken, çok hücreli büyük hayvanların gelişmesine olanak sağlayacak çevresel bir değişimdi. İleri sürülen fikirlerden biri, bu tür canlıların var olmasına olanak sağlayacak oksijen miktarının, yaklaşık 500 milyon yıl öncesine kadar atmosferde ve çözünmüş olarak okyanuslarda çok az olmasıdır. İlk hayvanlar, kan damarlarına ve atan bir kalbe sahip bir dolaşım sistemine sahip olamazlardı: Bu tür yapıların evrimleşmesi zaman alırdı. Bu nedenle ilk başta oksijen dokulara, özellikle de kısmi oksijen basıncı düşükse, yavaş bir süreç olan difüzyon yoluyla ulaşmış olmalıdır. Prekambriyen zamana ait çok hücreli fosillerin hepsi olmasa bile birçoğunun kâğıt inceliğinde olması önemli olabilir. Bu tür yaprak benzeri ve çok küçük olan hayvanlar, kalıntıları Kambriyen Dönemin başlangıcını belirleyen, daha büyük, sert-kabuklu hayvanların ortaya çıkışına sebep olmadan önce, milyonlarca yıl boyunca var olmuş olabilirler. Kambriyen patlamasının, varlığı diğer birçok hayvanın fosil kayıtlarının ana bileşenini oluşturan sert kabuklar geliştirmesini zorunlu kılan bir ya da daha fazla yırtıcı türün ortaya çıkışıyla da desteklenen bir kısmi oksijen basıncındaki artışla tetiklenmiş olması mümkündür.

Keşfedilmesi gereken şey neydi?

Gen düzenlemesi

Genler hakkında anlaşılır bir biçimde fikir üreten ilk kişi olan August Weismann –onları “kimlikler” olarak adlandırmıştı– hücre farklılaşmasının ortaya çıkabileceği iki yol olduğunu fark etmişti (Şekil 10.1). Bir yolu (Weismann’ın da desteklemiş olduğu yol), gelişim esnasında hücre bölündüğü zaman sadece bazı genlerin yavru hücrelere aktarılmasıdır. Böylelikle, sadece beyinde ihtiyaç duyulan genler gelecekteki beyin hücrelerine, sadece karaciğerde ihtiyaç duyulan genler gelecekteki karaciğer hücrelerine aktarılır ve diğer dokular için de bu böyle devam eder. Gametleri meydana getirmek üzere programlanmış olan eşey hücre öncülleriye, bir sonraki neslin başlangıç noktası olacak bir hücrenin olması gerektiği gibi, genlerin tam bir takımını

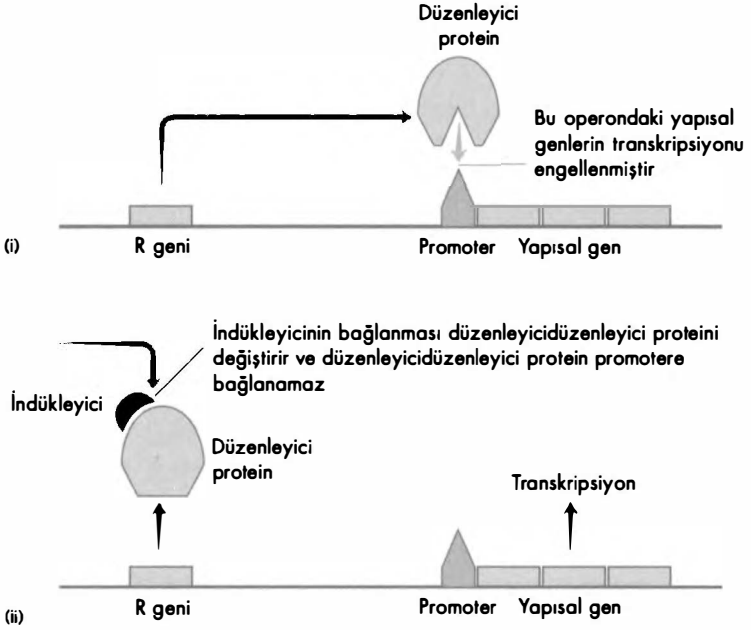
elinde bulunduran tek hücre tipidir. Ancak Weismann başka bir alternatif daha olduğunu görmüştü: Tüm genler tüm hücrelere aktarılır ancak farklı genler farklı hücrelerde aktive olur. Bunun için hücre dışından, belki komşu hücrelerden gelecek bir etkinin uygun genleri aktive etmesi gerekirdi. Weismann, yeterince çeşitli dış etken setinin nasıl ortaya çıkabileceğini göremediği için bu alternatifi mantıklı gerekçelerle reddetmişti. Bununla birlikte, Weismann'ın genleri aktive eden etkileri belirleme sorununun tamamıyla çözememiş olsak bile artık bu alternatifi doğru olduğuna inanıyoruz.



Şekil 10.1 İki gelişim teorisi. (i) Sadece belirli bir dokuda ihtiyaç duyulan genler o dokuya aktarılır: Bazı genlere (örn. a) tüm dokularda ihtiyaç duyulabilir. (ii) Tüm genler tüm hücrelere aktarılır ama farklı genler farklı dokularda aktive edilir (* ile belirtilmiştir). August Weismann her iki olasılığı da kabul etmişti ancak (i) yönteminin daha mümkün olduğunu düşünmüştü: Aslında, tipik olan yöntem (ii)'dir.

Weismann'ın daha az desteklediği ikinci alternatifinin neden artık doğru olduğunu düşündüğümüzü belki de açıklamak önemlidir. Bunun sebebi sadece, mitoz bölünme sürecinin her bir yavru hücreye tam bir gen seti aktarması için tasarlanmış gibi gözüküyor olması değildir. Aynı zamanda hücrelerin bir yapı oluşturmak için programlanmış olduklarını (ve bu nedenle bu hücrelerin, Weismann'ın ilk hipotezine göre, sadece bu yapıyı oluşturmak için ihtiyaç duyulan genleri içermeleri gerekmektedir) ve şartların değişmesi durumunda farklı bir yapı üretebildiklerini de biliyoruz.

Bir bitki sürgünü uçlarından kesilip dibi toprağa ekildiğinde onun büyük bir olasılıkla kök salacağını her bahçıvan bilir. Bu, kökü oluşturmak için gerekli genlerin ancak sürgünde bulunması durumunda mantıklıdır. Weismann bu gibi gerçeklerin ve bunların teorisi üzerinde yarattığı zorlukların farkındaydı: Asla tatmin edici bir şekilde çözemediği bir zorluktu.



Şekil 10.2 François Jacob ve Jacques Monod tarafından keşfedilen gen regülasyon mekanizması. Düzenlenen geni düzenleyici gen den ayırt etmek için, düzenlenen gen den “yapısal” gen olarak bahsedilmektedir. (i) Bir düzenleyici gen (R) yapısal genin başlangıcındaki belirli bir promoter dizisine bağlanan bir düzenleyici protein üretir. (ii) Bir indükleyici düzenleyici proteine bağlanır ve şeklini değiştirir böylece promotere bağlanamaz ve bu da yapısal genin transkripsiyonunu mümkün kılar. Bu mekanizma sayesinde herhangi bir “indükleyici” molekül herhangi bir yapısal geni aktif hale getirebilir.

Öyleyse hücre farklılaşması, farklı hücrelerde aktif olan farklı genlere bağlı olmaktadır. Bunun nasıl olabileceği, Fransız biyologlar François Jacob ve Jacques Monod tarafından 1950’lerde yürütülen, *Escherichia coli* (koli basili) bakterisinin laktoz şekere

rini kullanabilme yeteneğini nasıl kazanabileceği üzerine yaptıkları bir çalışmayla anlaşılmaya başlanmıştır. Bu mekanizma Şekil 10.2’de gösterilmektedir. Buradaki esas nokta bir genin, ikinci bir genin (ya da bazen birbirine bağlı birkaç genin) başlangıcındaki belirli bir DNA dizisini tanıyan ve ona bağlanan bir protein üretmesi ve böylece ikinci genin aktivitesini düzenleyebilmesidir. Jacob ve Monod tarafından çalışılan bu özel durumda regülasyon negatiftir: Düzenleyici protein, “indükleyiciye” (bu çalışmada laktoza) bağlanıp etkisiz hale getirilmediği sürece, ikinci geni kapatır. Öte yandan, başka durumlarda regülasyon pozitiftir: Düzenlenen gen, düzenleyici gen tarafından açılmadığı sürece pasiftir.

Bu regülasyonun canlı hücreler için evrensel olduğu ortaya çıkmıştır. Bir özellikse üzerinde durulmaya değerdir. Daha önce “dış etken” olarak bahsedilen indükleyici, yani laktoz düzenleyici proteine, proteinin düzenlediği gene bağlandığı bölgeden farklı bir bölgeden bağlanır. Bunun bir sonucu olarak, Monod’un *Chance and Necessity* [Rastlantı ve Zorunluluk, Alfa Yayıncılık] isimli kitabında da vurguladığı gibi, prensipte herhangi bir kimyasal madde herhangi bir gene bağlanabilir. Yani, kelimelerin anlamlarının gelişigüzel olması gibi, indükleyici bir sinyalin “anlamı” da gelişigüzeldir. Karmaşık iletişimlerin tümü bu gelişigüzel sinyallere bağlıdır.

Bu gen regülasyonu örneğinin bir bakteriden geldiğine dikkat edin. Çok hücreli hayvanların ve bitkilerin hücrelerinde, genler birçok farklı düzenleyici diziye sahip olma eğilimindedirler ve birçok düzenleyici gen tarafından etkilenirler. Bu nedenle, belirli bir genin, belirli bir hücrede aktive olması farklı kaynakların hem pozitif hem de negatif kontrolü altında olabilir ve gelişim ve hücre döngüsü evresine, hücre dokusu tipine, yakın komşularına vb bağlı olarak değişebilir. Gen regülasyonu karmaşık ve hiyerarşiktir. Yine de en temel mekanizma prokaryotlarda zaten mevcuttur.

Hücre kalıtımı

Eğer bir hayvandan birkaç epitel hücresi alırsanız ve onları doku kültüründe büyütürseniz, çoğalırlar ama epitel hücresi olarak kalırlar. Aynı şekilde, doku kültüründeki fibroblastlar da fibrob-

last olarak kalırlar, diğer farklılaşmış hücreler de. Diğer bir deyişle “hücre kalıtımı” vardır: yaratanına benzeme durumu. Ancak, epitel hücreleri ve fibroblastlar arasındaki fark, genlerinin DNA dizisi arasındaki farklardan değil, gen aktivitesindeki bir farktan kaynaklanır. Burada ikili bir kalıtım sistemi bulunmaktadır. Aşına olduğumuz, nesiller arasındaki kalıtsal aktarımdan sorumlu sistem, eşlenme esnasında DNA dizilerinin kopyalanmasına bağlıdır. Daha az bilinen, hücre kalıtımından sorumlu sistemse, hücre bölünmesi esnasında gen aktivasyon durumlarının kopyalanmasını gerektirmektedir.

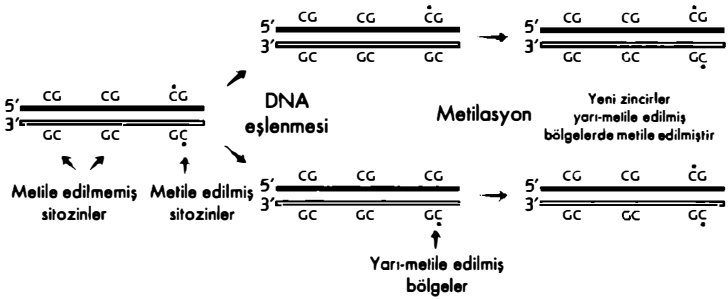
İkinci kalıtım sisteminin çalışma şekli Şekil 10.3'te gösterilmiştir. Bir genin aktivitesi, gene eklenmiş bir ‘etiket’le belirlenir: En iyi anlaşılmış etiketleme sistemi metilasyondur ama başkaları da vardır. Buradaki önemli nokta, hücre bölündüğünde ve DNA kopyalandığında, metilasyon şablonunun da kopyalanmasıdır. Gametler üretildiğinde etiketleme şablonu başlangıç durumuna geri dönmelidir: Eğer bilgisayar dilini kullanırsak, varsayılan ayarlara dönmek için YENİDEN BAŞLAT butonuna basılmalıdır.

Belirli metilasyon şablonlarıyla belirlenen gen aktivasyonunun bakterilerde de bulunuyor olması şaşırtıcı gelebilir. Böylece yine, Kambriyen patlamasını tetikleyen bir buluş keşfedememiş olduk.

Eşey hücre öncülleri ve soma

Neredeyse en basit hayvanların gelişiminin başlangıcında bile iki hücre soyu arasında bir ayrım gerçekleşir: gamet hücrelerini (yumurtaları ve spermeleri) ve dolayısıyla bir sonraki nesli meydana getiren eşey hücre öncülleri ve bedenin geri kalanını oluşturan somatik hücreler (vücut hücreleri). Weismann’a göre, eşey hücre öncüllerinin önceden oluşması bir gereklilikti çünkü farklı somatik hücrelerin sadece belirli bir dokuda gerekli olan genleri (kimlikleri) içerdiklerini düşünüyordu: Sadece eşey hücre öncülleri, gelecek nesli oluşturmaları için gerekli olduklarından dolayı, tüm genleri içeriyordu. Mademki somatik hücrelerin tam bir gen setini taşıdığını biliyoruz, eşey hücre öncülleri ile soma arasında böyle bir ayrımın neden yaşanması gerektiği daha belirsizdir. Bu, çok hücreli karmaşık organizmaların gelişimi

için gerekli bir özellik olamaz çünkü bitki hücrelerindeki eşey hücre öncüllerinde böyle bir ayırım söz konusu değildir: Böyle bir ayırma imkân verilmez çünkü eşey hücrelerinin merkezi bir gonaddan döllenmenin gerçekleştiği çiçeklere ulaşabilmesinin hiçbir yolu yoktur. Peki o zaman, hayvanlar bu eşey hücre öncüllerinin varlığıyla ne gibi bir avantaj elde etmektedirler?



Şekil 10.3 Çok hücreli organizmalardaki hücre kalıtımı. Şekilde, en iyi anlaşılmış mekanizma olan metilasyon mekanizması gösterilmektedir. Sitozin (C) bazı G-C çiftlerinde metile edilmiştir: Metile edilmiş belirli sitozinler gen aktivitesinin durumunu belirler. Hücre kalıtımı, hücre bölünmesi sırasında şablonun kopyalanmasını gerektirir. DNA eşlenmesinin hemen ardından eski zincir metile edilmiş haldeyken yeni zincir değildir. Bir enzim, bu "yarı-metile olmuş bölgeleri" tanıyarak ve metile edilmemiş C'ye bir metil grubu ekler. Protein-DNA bağlanmasına bağlı olarak, daha az anlaşılmış olan, başka hücre kalıtım mekanizmaları da bulunmaktadır.

Bunun en olası açıklaması hücre farklılaşmasının ve hücre kalıtımının doğasında yatmaktadır. Son kısımda, eşey hücrelerinin oluşumunun bir bilgisayardaki YENİDEN BAŞLAT butonuna basmaya benzer bir işlem gerektirdiğini ifade etmiştik. Yani tüm hücreler, "totipotent" yapı olarak adlandırılan bir duruma yeniden ayarlanmalıdır: Bu yapıdaki hücreler vücuttaki özelleşmiş birçok hücreden herhangi birine farklılaşabilir. Eğer bir gamet bir epitel hücresinden meydana gelecek olsaydı, epitel hücresinin tüm gen etiketleme özellikleri eski haline getirilmeliydi. Bitkilerden de görüldüğü üzere prensipte bunun neden olmaması gerektiğine dair hiçbir sebep yoktur. Ancak gametler farklılaşmamış eşey hücre öncüllerinden oluşturulursa, genler üzerindeki etiketleri değiştirmeye daha az ihtiyaç olur ve bu nedenle de daha az hata oluşma ihtimali vardır.

Üç boyutlu modeller yapmanın yolları

Bu noktada, tüm bu gen regülasyonu hakkında yapılan konuşmanın asıl zorluğu iskaladığı konusunda pekâlâ itiraz edilebilir. Nasıl olur da doğru genler doğru yerlerde aktive olmaktadır? Gelişim esnasında üç boyutlu form nasıl meydana gelmektedir?

Bu soruyu hayvanlar ve bitkiler için cevaplamaya çalışmadan önce, biyolojik olmayan formların yapılabildiği üç farklı yolu tanımlamakta fayda vardır. İlk mekanizma “şablon üretimidir”. Bir kâğıt parçasına mühür basarak oluşturulan şablonu buna örnek olarak gösterebiliriz. Burada kritik olan nokta, önceden var olan bir formun yüzey temasıyla kendi kopyasını üretmesidir. Bir kalıp içine dökülen metalle bir heykel oluşturmak da ikinci bir örnek olabilir. Yeni bir form oluşturulmamıştır: Halihazırda var olan bir formdan bir kopya üretilmiştir. Kimse hayvan ve bitki formlarının bu şekilde yapıldığını düşünmez. Hayvanların şekilleri baskıyla oluşturulmaz ya da kalıpları çıkartılmaz. Kalıtımda süreç çok önemlidir ama bununla birlikte DNA eşlenmesi şablon üretimiyle gerçekleşir.

Bir model oluşturmanın ikinci yolu girdaplar, kar taneleri ya da küresel bir nesnenin suya düşmesiyle oluşan taç şeklindeki damla formu gibi yapılarla resmedilir. Bu vakalarda, karmaşık ve düzenli bir yapı fizik kurallarının işleyişiyle oluşur ve genellikle bu forma “kendi kendine organize olan” denir. Suyun özellikleri –sıkıştırılabilirlik, akışkanlık, yüzey gerilimi vb– sayesinde doğal bir biçimde meydana gelir. Bu formun yalnızca bir an için var olduğu ve bu yüzden biyolojik bir form için uygun bir model olamayacağı itirazında bulunulabilir ama bu itiraz çok önemli olmaz. Devamlılık gösteren kendi kendine organize olan şablonlar da vardır: Kar tanesi buna bir örnektir. Öte yandan sıçrayan su damlasının, bir organizmadan farklı olarak, parçalara ya da onun hayatta kalmasına veya çoğalmasına yardımcı olacak organlara sahip olmaması çok daha fazla önem arz edecek bir itirazdır. İlk bölümde, yaşamın temel özelliğinin adaptasyon sağlama olduğundan bahsetmiştik ki bu durumda yapılan bu itiraz gerçekten de önemlidir.

Bununla ilgili ikinci itirazsa bu formun herhangi bir bilgi girdisinden etkilenmemesidir: Gerçekten de kendi kendine orga-

nize olmak teriminden kastedilen şey budur. Bundan da anlaşıldığı gibi, tam anlamıyla kendi kendine organize olan formlar, bilgi girdisini değiştirerek işleyen bir doğal seçimle evrimleşemezler. Sıçrayan su damlasının hayatta kalmasını sağlayacak organlarının olmamasının sebebi budur. Bu zorluğun üstesinden kısmen gelmenin bir yolu vardır. Sıçrayan su damlasının tam olarak aldığı şekil, sıvının yoğunluğu ya da akışkanlığı gibi şeyler, yani, sistem parametreleri olarak adlandırılan şeyler değiştirilerek farklılaştırılabilir. Bazı biyologlar, hayvan gelişimini resmetmenin en iyi yolunun, onu parametreleri genler tarafından kontrol edilen, kısmen kendi kendine organize olan bir dizi dinamik süreç (sıçrayan su damlası gibi) olarak düşünmek olduğunu savunuyordu. Bu fikirde bir gerçeklik payı olduğuna katılıyoruz. Örneğin, bir zebranın çizgilerinin başka herhangi bir şekilde ortaya çıkmış olabileceğini hayal etmek zordur. Ancak bu fikrin aynı zamanda da gelişimin önemli bir yönünü ihmal ettiğini düşünüyoruz. Nasıl oluyor da farklı genler, farklı hücrelerde farklı zamanlarda ve farklı mekânlarda aktive olurlar? Bu soruya daha sonra döneceğiz. Ama öncelikle, bilginin daha açık bir şekilde rol aldığı, biyolojik olmayan bir model yapmanın üçüncü yolunu açıklayalım.

Model oluşturma'nın üçüncü yolu bilgisayar grafikleriyle resmedilir. Resim, bilgisayara bağlı, mürekkep püskürtmeli bir yazıcı tarafından yapılır. Bilgisayardan yazıcıya bir elektriksel uyarı akışı gerçekleşir ve bu uyarılardan her birine cevap olarak kâğıt üzerinde bir siyah nokta oluşur. Böylece kâğıt üzerindeki model, önce bilgisayarda programlanan ve daha sonra da elektriksel uyarı akışı şeklinde aktarılan bilgilerle meydana getirilir. Resimdeki noktalar ile kablodaki uyarılar arasında birebir karşılık vardır. Tıpkı kimsenin, biyolojik formun baskıyla şekillendirildiğini düşünmediği gibi, bir bilgisayar görselinin oluşturulması gibi yapıldığını da kimse düşünmez. Oysa, bir protein molekülünün bu tarz bir görsele benzer bir yöntemle yapıldığı doğrudur. Şöyle ki, proteindeki amino asitler ile onu kodlayan gendeki baz 3'ülere arasında birebir karşılık vardır. Bir baz değiştiğinde bir amino asit de değişecektir. Hikâyenin tamamı bu değildir: Gen, proteindeki baz dizisini belirler ama daha sonra üç boyutlu formun üretilmesi için zincirin katlanması

gerekir. Çoğu durumda zincir kendiliğinden katlanır: Katlanma, programlanması gerekmeyen, fizik kurallarına bağlı, kendi kendine organize olan dinamik bir süreçtir. (Fizik yasalarının doğrusal bir diziyi üç boyutlu bir forma dönüştürmedeki rolü ile bir yazıcının doğrusal bir uyarı akışını resme dönüştürmesi arasında kabaca bir benzetme vardır.)

Bununla birlikte, bir bilgisayar görselinin bir gelişim modeli olmasına yapılacak asıl itiraz farklıdır. Genlerde bulunan baz 3'lüleri ile amino asitler arasında birebir karşılık olsa da vücudun geri kalanı ile genler arasında böyle bir karşılık yoktur. Sol elinizin küçük parmağındaki tırnaktan bir gen ve sağ gözünüzdeki on beşinci kirpikten de başka bir gen sorumlu değildir. Bunun yerine, çoğu yapı birçok genden etkilenir ve çoğu gen de birçok yapıyı etkiler.

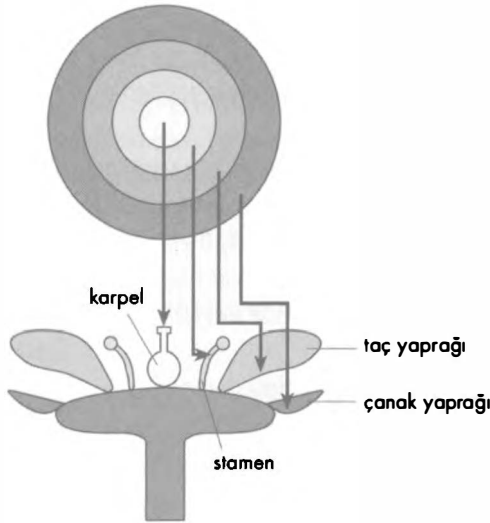
Biyolojik olmayan formlar için verilen bu üç örnek hakkındaki tartışma hayal kırıklığı yaratmış olabilir. Bu örneklerden hiçbirisi tatmin edici bir gelişim modeli değilmiş gibi gözükmektedir. Yine de gerçek bir gelişimi düşünürken, bu tarz basit modellerin akılda olmasının yararlı olduğunu düşünüyoruz.

Organik formun gelişimi

Konuya basit bir örnekle başlamak uygun olacaktır. Çiçekli bitkilerde çiçek, içinde dört eş merkezli hücre halkasının farklılaştığı bir hücre diskinden (Şekil 10.4) oluşur. En dıştaki halka çanak yaprağını (sepal), bir yanındaki taç yaprağını, bir yanındaki stameni (çiçeğin erkek organı) ve diskin merkez hücreleri ise karpelleri meydana getirir. Bu basit modeli değiştiren mutantların, örneğin çanak yapraklarını taç yapraklarına dönüştürenlerin olduğu bilinmektedir. Bahçıvanlar bu tarzda oluşan bazı mutantlara aşına olabilirler: Örneğin çift şakayık çiçeklerinde stamener taç yapraklarına dönüşmüştür. Basit turpgillerde (*Arabidopsis*, farekulağı teresi), bu tarz mutantlar analiz edilmiştir ve sonuçlar Şekil 10.5'te gösterilmektedir.

Bu sonuçların bize anlattığı ya da daha önemlisi, anlatmadığı şey nedir? Tahmin edebileceğimiz gibi, belirli bir yapının –diyeelim ki taç yaprağının– gelişmesi için gerekli olan genlerin belirli kontrol genleri –taç yaprağı örneğinde *a* ve *b* genleri– tarafın-

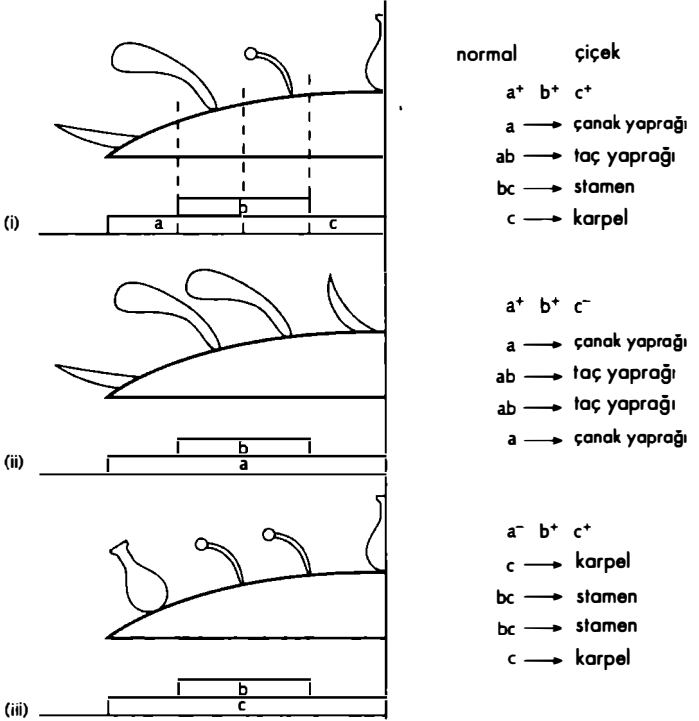
dan aktive edildiklerini göstermektedir. *a*, *b*, ve *c* genleri düzenleyici genler hiyerarşisinde en üst sıradadır. Peki ama bu genlerin, çiçek diskinin doğru bölgelerinde, doğru zamanda aktive edilmesini sağlayan şey nedir? Çiçek gelişimi örneğinde, bunu bilmiyoruz. Böyle bir soruya cevap vermek için dikkatimizi, gelişim genetiği çalışmalarının çok daha uzun zamandır sürdürüldüğü *Drosophila* ve fareye çevirmemiz gerekir. Böyle yaptığımızda konu korkunç derecede karmaşık bir hal alsa da birkaç temel prensibin ortaya çıktığı görülmektedir.



Şekil 10.4 Bir çiçeğin gelişimi Çiçek, her biri farklı bir yapıyı oluşturmaya programlanmış olan dört hücre halkasından meydana gelmiş bir diskten ortaya çıkar.

August Weismann'ın bir yüzyıl önce görmüş olduğu gibi, bir hücre grubunun, tek bir hücrenin ya da nihai olarak tek bir genin bazı belirli dış faktörlerden etkilendiği bir sürece ihtiyacımız vardır. Bunun gerçekleşebilmesinin bir yolu—bu yol, embriyonik indüksiyon olarak adlandırılmaktadır—uzun zamandır bilinmektedir. Örneğin, omurgalı hayvanların gözünde yer alan lens, tipik epitel hücrelerinin farklılaşmasıyla oluşmaktadır. Bu hücreleri, diğer epitel hücrelerinden farklı kılan şey onların, retina ve optik sinir haline gelecek olan, gelişmekte olan beynin bir uzan-

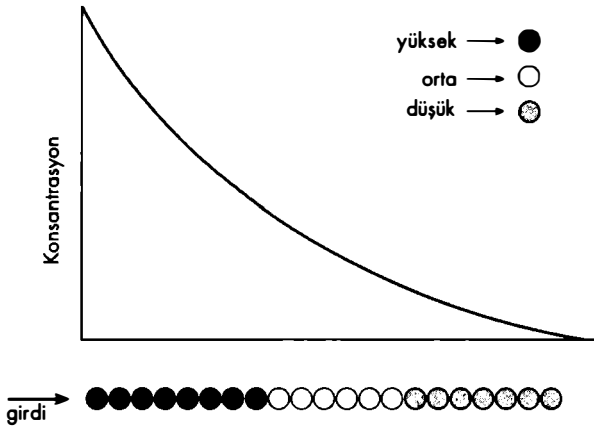
tısı olan göz kadehiyle (optik kadehle) temas etmeleridir. Böylece diğer türlü derinin normal bir bileşeni haline gelecek olan bir grup hücre, göz kadehiyle temas ederek lensi oluşturmak üzere indüklenir. Bu durum arzu edilen sonucu, yani lensin tam olarak retinanın önünde oluşmasını sağlar.



Şekil 10.5 Normal ve anormal çiçek gelişimi. (i) Normal genotipe ($a^+ \ b^+ \ c^+$) sahip bir çiçeğin gelişimi. Aşağıda, çiçek diskindeki gen aktivitesinin dağılımı gösterilmektedir ve yukarıdaysa, sağ tarafta gösterilen kuralları takip ederek bu aktivitelere cevap olarak gelişen yapılar görülmektedir. (ii) c geninin mutasyona uğradığı ve aktif olmadığı bir çiçeğin gelişimi: c geninin yokluğunda a geni tüm disk üzerinde aktiftir. (iii) a geninin aktif olmadığı ve c geninin tüm disk üzerinde aktif olduğu bir çiçeğin gelişimi. Çift mutantların da dahil olduğu diğer mutantlar da aynı kuralları takip eder.

Üç boyutlu modelin ortaya çıkabildiği ikinci mekanizma, önemi ancak son zamanlarda deneysel olarak ispat edilmiş olsa da ilk olarak 30 yıl önce Lewis Wolpert tarafından ortaya atıl-

mıştı. Önce, teori (Şekil 10.6). Bir kimyasal maddenin embriyonun belirli bir noktasında üretildiğini varsayalım. Bu madde, bir konsantrasyon farkına sebep olarak, dışarı doğru yayılır. Hücreler de tıpkı *Escherichia coli*'deki genlerin laktoz konsantrasyonu ile açılması gibi, farklı genlerin açılıp ya da kapanmasıyla bu konsantrasyona yerel olarak tepki verebilir. Örneğin *Drosophila* yumurtası için, dışının yumurtalığındaki hücrelerin ürettiği bir madde sayesinde, yumurta bırakılmadan önce, yumurtanın karşı kutbunda olacak şekilde bir konsantrasyon farkı oluşur. Bu maddenin yüksek konsantrasyonu, embriyonun çekirdeklerindeki belirli genleri açar ve nihayetinde embriyonun o bölgesinin baş tarafı haline gelmesine neden olur.



Şekil 10.6 Lewis Wolpert'in "Fransız Bayrağı" modeli. Yayılabilen kimyasal bir madde, ya da "morfojen", hücre tabakasının bir kenarında üretilir ve bu maddenin difüzyonu bir konsantrasyon farkı oluşturur. Hücreler yerel konsantrasyonlara, üç farklı bölgeye sahip bir model oluşturarak, resimde gösterildiği gibi tepki verirler.

Bu örnek, konsantrasyon farkı kaynağının embriyonun dışında, yani yumurtalıklarda olması açısından olağan dışıdır. Konsantrasyon farkları genellikle embriyonun kendi içinde ortaya çıkar. Prensipde tek bir konsantrasyon farkı, farklı genleri açan farklı konsantrasyonlarla birlikte birçok embriyo bölgesini belirleyebilir. Pratikte ise, tek bir konsantrasyon farkı tarafından

iki ya da en fazla üç bölgenin belirlenmektedir: Wolpert'in, sadece üç bölümü olan Fransız Bayrağı benzetmesini kullanmış olması ilginçtir. Hücrelerin, bir maddenin varlığına ya da yokluğuna, onun konsantrasyon seviyesine verdikleri tepkiden daha kolay ya da daha güvenilir bir tepki verdikleri görünmektedir. Böylece, tek bir adımda sadece ufak bir miktarda üç boyutlu karmaşıklık üretilmiş olur. Embriyonik gelişim, bir adımda aktifleştirilen genlerin bir sonraki adımda sinyallerin kaynağı olduğu bir dizi adıma bağlıdır.

Formun evrimi

Yıllar boyunca, modern popülasyonlardaki kalıtımı ve doğal seçilimi araştıran popülasyon biyologları ile fosil kayıtlarını inceleyen paleontologlar arasında dikkat çekecek derecede az iletişim olmuştur. Popülasyon biyologları genetik değişimi, paleontologlar ise formda yaşanan değişimi gözlemler. Eğer gende yaşanan değişikliklerin formda nasıl değişikliklere sebep olduğunu bilmezsek, iki grubun birbirine söyleyeceği pek bir şey olmaz. Gelişim genetiği alanındaki son keşifler bu uzun süreli ayrılığı belki sona erdirebilir ama bunun henüz gerçekleşmediğini itiraf etmek gerekir.

Gelişim genetiğinde halen devam etmekte olan devrim, moleküler biyolojideki yeni tekniklere bağlıdır. Artık, çeşitli hayvan ve bitkilerde erken gelişim döneminde rol oynayan genleri tanımlamak, bu genlerin DNA baz dizilerini ve hangi protein türlerini kodladıklarını belirlemek, eğer aktive olmazlarsa neyin yanlış gittiğini bulmak, gelişim sırasında ilk ne zaman ve nerede aktif olduklarını keşfetmek ve bazen de onları uzaktan akraba organizmalara transfer ederek bunun yapacağı etkileri gözlemlemek mümkündür. Ayrıca, bu genlerin baz dizilerine bakarak farklı organizmaların genleri arasında gerçekleşen evrimsel ilişkileri ortaya çıkarmak da mümkündür.

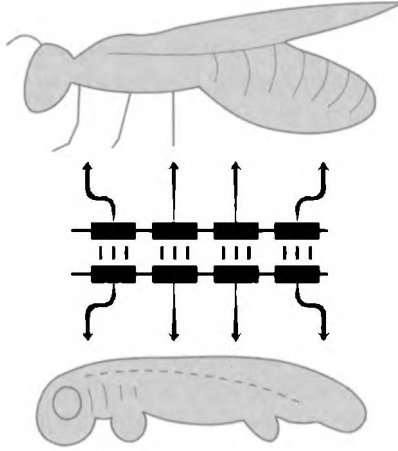
Bu teknikleri kullanarak oldukça fazla miktarda etkileyici bilgi toplanmaktadır. Ancak toplanan bilgilerin yorumlanması her zaman kolay olmaz ve bunun nedenleri en iyi şekilde bir benzetme yaparak açıklanabilir. Bir araba motorunun nasıl çalıştığını bulmaya uğraştığınızı hayal edin ancak bunu yaparken

sadece belirli parçalara bakmaya, onları kırıp döküp neler olacağını görmeye izniniz var. Bujilere giden kabloları söktüğünüzü varsayalım. Motor çalışmayacaktır. Kabloların yapısı size, bunların işlevlerinin bir elektrik sinyali taşımak olduğunu düşündürebilir ama daha fazlasını değil. Peki, bu durumda ne öğrenmiş olurdunuz? Her seferinde bir parçayı söküp bakarak karmaşık bir makinenin nasıl çalıştığını çözmek hiç de kolay değildir. Tüm zorluklarına rağmen ilerlemeler kaydedilmiştir ancak tüm bunların ne anlama geldiğini söylemek için henüz çok erken olabilir.

Şekil 10.7’de heyecan verici ve tamamen beklenmedik bir buluş resmedilmiştir. *Drosophila*’da, her genin başlangıcında 60 amino asit kodlayan bir “homeobox” bölgesinin varlığıyla karakterize edilmiş, *Hox* genleri olarak bilinen bir dizi gen bulunmaktadır. Bu genler önden arkaya doğru embriyonun farklı segmentlerinde aktiftir. Her bir gen, embriyonun o segmentine uygun yapıların gelişmesi için gerekli olan diğer genleri kademe kademe aktive eden bir ana şalter vazifesi yapıyormuş gibi görülmektedir. Bu genlerde meydana gelen mutasyonlar “yanlış” yapıların, ya da daha doğrusu, yanlış segmente ait yapıların ortaya çıkmasına sebep olur. Bu yapılardan sorumlu genlerin izolasyonu ve dizilemeleri daha ancak yapılmış olmasına rağmen bu tür “homeotik” mutasyonlar 50 yıldır bilinmektedir. Klasik örnekler olarak başın üzerinde anten yerine bacak benzeri yapıların görülmesine sebep olan *antennapedia* mutasyonu ve toraksın son segmentinde minik değnek benzeri yuların ikinci bir çift kanatla yer değiştirmesine sebep olan *tetraptera* mutasyonu gösterilebilir.

Benzer gen dizilerinin farelerde ve annelidler ile yumuşakçalar da dahil olmak üzere diğer başlıca hayvan gruplarında da bulunması beklenmedik bir keşifti. Homeobox bölgesinin dizisi evrimsel akrabalıkları keşfetmek için kullanılabilir. *Drosophila*’daki en ön tarafı (anterior) etkileyen genin, *Drosophila*’nın diğer genlerine kıyasla, faredeki (ve diğer hayvanlardaki) en ön tarafı etkileyen gene daha çok benzediği ve bunun önden arkaya doğru diğer gen dizileri için de geçerli olduğu ortaya çıkmıştır. Bu, yaklaşık 500 milyon yıl önce, sineklerin, memelilerin, halkalı solucanların ve aslında iki yönlü simetrik tüm hayvanların ortak atasının zaten, baştan kuyruğa kadar vücudun farklı bölgelerinde etki gösteren ve bu bölgelerde uygun

yapıların gelişmesini kontrol eden bir dizi *Hox* genine sahip olduğu ve bu genlerin o zamandan beri korunmuş olduğu anlamına gelmelidir. Tıpkı bir omurgaya sahip olmanın omurgalı hayvanların belirleyici karakteristiği olması gibi *Hox* genlerine sahip olmanın da hayvanların belirleyici karakteristiği olduğu öne sürülmüştür: Bu belirleyici karakteristik zootip olarak adlandırılmıştır.



Şekil 10.7 *Hox* gen ailesi. Meyve sineği *Drosophila*'nın kromozomu boyunca doğrusal olarak düzenlenmiş bir dizi gen, gelişimin erken dönemlerinde anteroposterior eksen boyunca farklı pozisyonlarda aktiftir ve uygun yapıların gelişimini tetikler. Benzer bir dizi gen fare embriyosunda da aktiftir ve her ne kadar fare ile meyve sineğinde gelişen yapılar, elbette, birbirlerinden oldukça farklı olsa da bu genler farede de uygun yapıların gelişimini tetikler. DNA dizileme çalışmaları faredeki en ön tarafı (anterior) etkileyen genin en çok, meyve sineğindeki en ön tarafı etkileyen gene benzer olduğunu ve bunun baştan kuyruğa kadar gen serisi boyunca devam ettiğini göstermiştir.

Bu keşfin bu kadar beklenmedik olmasının sebebi, *Hox* sinyal sisteminin bu zamana kadar korunmuş olmasına rağmen farklı gruplarda ortaya çıkardığı yapılar arasında hiçbir ortak özelliğin bulunmamasıdır. Örneğin fare ya da toprak solucanlarında, iki çift kanada ve altı bacağa sahip böceklerin gövdesine karşılık gelen hiçbir şey yoktur. Elbette mekanik olarak bunda kafa karıştırıcı bir durum yoktur: Bir televizyonu ya da saç kurutma makinesini açmak için aynı tipte bir düğme kullanılabilir. Kafa karış-

tırıcı olan şey, ortaya çıkardıkları yapılardaki değişikliklere ve dolayısıyla, muhtemelen, hiyerarşide daha altta bulunan, aktive ettikleri genlerdeki değişikliklere rağmen sinyal sisteminin korunmasıdır.

Evrimde bir sinyalin bu şekilde korunması sadece *Hox* genlerine özgü değildir. Benzer derecede şaşırtıcı bir diğer örnek gözün gelişimiyle ilgilidir. Farede “küçük-göz” adı verilen bir gen bulunur ve bu gen mutasyona uğrarsa farenin gözsüz olmasına sebep olur. *Hox* genleri gibi bu genin de bir ana şalter olarak davrandığı görünmektedir: Aktive edildiğinde gözün gelişimi için gerekli diğer genler kademe kademe aktive edilir. Benzer bir DNA dizisine sahip bir gen *Drosophila*’daki göz gelişimini kontrol eder. Şaşırtıcı olan bulguysa, faredeki gen *Drosophila*’ya transfer edildikten sonra gen nerede aktive edilirse edilsin göz oluşumuna sebep olmasıdır. Elbette, ortaya çıkan göz türü bir omurgalı gözü değil, bir petek gözdür. Bu yüzden, genin göz gelişimini “kontrol ettiğini” söylemek oldukça yanıltıcı olur. Genin yaptığı şey, embriyodaki belirli bir bölgede bir dizi olayı başlatarak o bölgede bir göz gelişimine sebep olmaktır: Ne tür bir göz gelişeceğini kontrol eden o değildir. Aslında o sadece, “burada bir göz yap” sinyali verir. Büyük olasılıkla farenin ve *Drosophila*’nın ortak atası ışığa duyarlı basit bir organa sahipti ve bu organın konumu genin aktive edilmesiyle belirleniyordu.

Artık sinyallerin korunması hakkında bilgi sahibi olduğumuza göre, iş işten geçse de bir açıklama sunmak mümkündür. *Drosophila*’daki belirli bir *Hox* geni, başka herhangi bir genin değil, bir dizi genin tamamının kademeli aktivasyonunu başlatır. Sinyali değiştirmek ortaya çıkacak yapının birçok özelliğini değiştirirdi. Böylesine güçlü bir değişimin adaptasyonu iyileştirmesi pek mümkün olmazdı: Bunun yerine değişmeyen bir sinyal tepki veren genler birer birer değiştirilerek gelişmiş bir adaptasyona ulaşıldı. Eğer uyarlanımsal değişim gerçekleşecekse, sinyallerin korunması değişimin yavaş yavaş gerçekleşmesinin kaçınılmazlığından kaynaklanmaktadır.

Morfolojik evrimdeki muhafazakârlığın ikinci bir yönü çok daha uzun zamandır bilinmektedir. Bu, yaşam şeklindeki değişikliklere rağmen sabit bir vücut tasarımının korunmasıdır. Bir insan eli, bir fokun yüzgeci ve bir yarasanın kanadı

arasındaki yapısal benzerliğe uzun zamandır aşinayız: Bu, evrim teorisini kabul etmek için belirleyici sebeplerden birisidir. Belki de daha temel olan şey, belirli bir şubenin (filumun) üyeleri tarafından (şube örnekleri: eklem bacaklılar, kordalılar, akoritler, annelider, ekinodermiler ve yumuşakçalar) “filotip” olarak adlandırılan şeyin korunmasıdır. Bu en iyi, bizim de ait olduğumuz şube olan kordalılarla gösterilebilir. Gelişim esnasında tüm kordalılar bir notokordla (gelişimin sonraki aşamasında omurgaya dönüşen sert bir çubuk), somitlerle (kasları, kaburgaları vb ortaya çıkaracak segmentli doku blokları), notokord sırtında içi boş bir sinir kordonla, bir farinksle (solungaç yarıkları halinde sıralı delikleri olan, yutaktan dışa doğru uzanan yemek borusunun ön kısmı) ve anüsün arkasına uzanan bir kuyrukla karakterize edilen bir “filotipik evre”den (faringula evresi) geçer. Tüm kordalılar, daha sonra ayrışsalar da bu aşamada dikkat çekici bir biçimde benzerdir: Yetişkin insanlarda notokord, solungaç yarığı ve kuyruk bulunmaz. Ayrıca gelişimin ilk evrelerinde de birbirlerinden farklılık gösterebilirler: Örneğin, devasa yumurtalara sahip erken aşamadaki kuş embriyoları ve yağlıtı¹ olmayan küçük yumurtalara sahip morina gibi balıklar birbirinden çok farklıdır. Gelişim, filotipte buluşur ve sonra ayrışır.

Kordalıların filotipiyle ilgili dikkat edilmesi gereken ilk nokta onun, en eski atalarımızın yaşam şeklinin ve yapısının yankıları olduğudur. Notokord, parçalı kaslar ve postanal kuyruk, sinüs eğrisi şeklinde (hâlâ birçok balığın yüzdüğü gibi) yüzebilmek için, farinks ise deniz suyunu yutup su solungaçlardan dışarı atılırken minik organizmaları eleyerek yapılan süzerek beslenmek için gerçekleşmiş bir adaptasyondur. Diğer filumların vücut tasarımlarının bazı temel özelliklerinin, belirli hareket yöntemleri için yapılmış birer adaptasyon olduklarının kolayca algılanması ilginçtir: Bunun için bir örnek vermek gerekirse, annelidlerin (örn. toprak solucanlarının) içi sıvı dolu vücut boşluğu ve halka benzeri segmentleri çukur açmaya yarayan adaptasyonlardır.

1 Yağlıtı (*yolk*), yumurtanın halk arasında “yumurta sarısı” olarak da bilinen, embriyonun gelişimini sağlayan bölümüdür. –ç.n.

Bu, neden farklı filumların vücut tasarımlarının önce evrimleştiğini açıklayabilir ancak bu tasarımların daha sonra neden korunduklarını açıklamaz. Filotipik evreden önceki ve sonraki gelişime bakarsak bunun anlamı daha açık hale gelir. Öncesinde, gelişimsel süreçler tüm embriyo genelindedir ve kapsamlı hücre göçlerini içerir. Filotipte, yetişkin formdaki yerlerine göre düzenlenmiş olan vücudun ana bölümleri, farklılaşmamış hücre bloklarıyla halihazırda temsil edilmektedir. Sonraki gelişim evresi daha yereldir ve belli bir dereceye kadar her parça birbirinden bağımsız olarak gelişir.

Gelişimdeki evrimsel değişikliklerin, farklı nedenlerden dolayı iki farklı şekilde ortaya çıktığı görülmektedir. Gelişimin ilk evrelerindeki, esas olarak filotipik evreden önce gerçekleşen değişiklikler, yumurta büyüklüğündeki ve yağıltısındaki değişikliklerle birlikte bir larva evresinin olup olmamasını içerir. Filotipik evreden sonraki değişikliklerse erişkin yapıdaki değişikliklere yol açar. Zootipin olduğu gibi filotipin korunması da eğer uyarlanımsal bir değişim olacaksa, değişimin kademeli olmasına duyulan ihtiyaç nedeniyle organizmalara dayatılmış olabilir. Farklı parçaların gelişimi bir dereceye kadar bağımsız olursa, mutasyonların ufak morfolojik değişikliklere neden olması daha kolaydır. Yeni yapılar evrimleştirebilen genetik bir program, “Birbiriyle değişmeyen mekânsal ilişkilere sahip değişmeyen bir parça seti kurgula: Daha sonra, eğer bir şey değiştirmek istersen, parçaları teker teker değiştir,” diyen bir program olabilir.

Bu fikirler anlaşılması güç ve kurgusaldır. Bunlar, genetik algoritmaların dahil olduğu çok farklı bir alandaki araştırmalarla bir dereceye kadar canlandırılırlar. Bilgisayar bilimcileri robot tasarımı, demiryolu tarifeleri ve enerji dağıtım şebekeleri gibi problemlere en uygun çözümleri üretmek için uğraşır. Bunu yapmanın bir yolu evrim ve doğal seçilimdir. Örneğin, bir demiryolu tarifi üreten bir “genetik algoritma” tasarlanır ve mutasyonla, rekombinasyonla ve doğal seçilimle evrimleşmesine izin verilir. Bu yöntem çok iyi çalışabilir ama en azından rastgele gerçekleşen bazı değişikliklerin programda iyileşmelere yol açacak şekilde programlanmış olması gerekir. Ancak bu kolay değildir. BASIC ya da PASCAL gibi tanıdık bir dilde prog-

ram yazan herkesin önemini bileceği gibi, rastgele gerçekleşen değişiklikler neredeyse her zaman programın çöküşüne sebep olur. Genetik algoritma öğrencileri programlarını nasıl “evrimleşebilir” yapabilecekleri konusunda çok kafa patlatmıştır. Programın başlıca özelliği, programda gerçekleşecek küçük bir değişikliğin programın performansında genellikle küçük bir değişikliğe yol açması gerektiğidir: Biyoloji dilinde, genotipteki küçük bir değişiklik fenotipte küçük bir değişikliğe neden olmalıdır (bilgisayar bilimcilerinin de programları hakkında konuşurken genotip ve fenotip terimlerini kullanmaları ilginçtir). Bunu başarmanın bir yolu, programı “birimsel” hale getirmektir: Yani, programın her bir bölümü, toplam performansın bir, yalnızca bir, bileşenini belirtmelidir. Vücudumuzun birimsel olması –böbreklerimiz, karaciğerimiz, kalbimiz ve bacaklarımız ayrı işlevleri olan ayrı ayrı yapılardır– ve genetik programımızın da bir dereceye kadar birimsel gibi görünmeye başlaması ilginçtir. En azından embriyolarla yapılan çalışmaların ve zootip ile filotipin korunmasının bize anlatıyor gibi görüldüğü hikâye budur.

BÖLÜM 11

HAYVAN TOPLULUKLARI

Üyeleri arasında karmaşık bir iş bölümü olan hayvan toplulukları üç çeşittir ve üç farklı rotayı takip ederek evrimleşmişlerdir. Bu bölümde böcek kolonilerini (karıncalar, arılar, yaban arıları ve termitler) ve kısaca, farklı rollere sahip özelleşmiş bireylerden meydana gelen bazı deniz omurgasızlarının oluşturduğu kolonileri inceleyeceğiz. Bir sonraki bölümdeyse insan topluluklarını ele alacağız. İş bölümü ve bunu takip eden ekonomik avantajlar dışında, bu üç topluluk çeşidinin başka bir ortak özelliği daha bulunmaktadır. Bunların hepsinde farklı türdeki bireyler genetik olarak benzerdir: Bir arı kolonisindeki işçi arılar ile kraliçe arı arasındaki ya da bir insan topluluğundaki çiftçi, öğretmen ve dükkân sahibi arasındaki farklar genetikten değil, benzer genotiplerin farklı sosyal koşullara verdiği tepkilerden kaynaklanmaktadır. Burada bir biyoloğun açıklaması gereken şey, farklı çevresel etkilere bu kadar farklı tepkiler verebilecek bir genotipin nasıl evrimleşmiş olabileceğidir.

Sosyal böceklerde ve diğer sosyal hayvanların bazılarında, işçiler olarak adlandırılan, kısır sınıfların varlığı evrim teorisinde, Darwin'in de varlığını kabul ettiği, aşılması zor bir problem ortaya koymaktadır. İşçi arılar neden üremekten vazgeçmeliydi? Bu, uyum başarılarını hangi anlamda artırmaktadır?

Cevabın büyük bir kısmı, Darwin'in kendisinin ve sonrasında 1955'te J. B. S. Haldane'in yapmış olduğu ifadelerde bulunabilir: Temel fikirse 1960'larda William D. Hamilton tarafından genel bir hayvan toplulukları teorisi olarak detaylandırılmıştı. Darwin, eğer seçim hedefi olarak birey yerine aile alınırsa teorisinin kurtarılabilceğini ima etmişti. Haldane, iki kardeşini ya da 10

kuzenini kurtarmak için hayatından vazgeçmeye istekli olduğunu söyleyerek bu görüşü güçlendirmişti. Haldane'in gerekçesi bu akrabaların, ortalama olarak, kendisinde bulunan genlerin yarısını ya da sekizde birini paylaşmasıydı. (8 yerine 10 kuzen demesinin nedeni ortak genlerin oranını hesaplayamaması değil –bu tür bir hesaplamada oldukça iyiydi– muhtemelen pazarlıkta avantajlı olmak istemesiydi.)

Peki, paylaşılan genlerin oranı neden önemli olmalıdır? Bu soruya cevap vermek için “bir gen bakış açısını” ele almalıyız. Haldane'nin ölmesine, ancak 10 kuzeninin hayatta kalmasına neden olan bir gen hayatta kalmak için, Haldane'nin yaşamasına ve kuzenlerinin ölmesine izin veren bir genin sebep olacağından daha fazla kendisine özdeş genin ortaya çıkmasına sebep olurdu (aslına bakılırsa, ölecek olan tek bir gene kıyasla, genin ortalama 10/8 kopyası hayatta kalırdı). Aynı şekilde, kız kardeşlerinin büyümesi için kendi taşıyıcılarının üremekten vazgeçmelerine neden olan işçi arılarındaki genler, kooperatif üremenin bireysel üremeden yeterince daha avantajlı olduğu durumlarda, yayılabilir. Böylelikle, bir gen bakış açısını benimsiyor ve bu tür “özgecil (altruistik)” genlerin hangi koşullar altında yayılabileceğini soruyoruz. Göreceğimiz gibi, hayvan sosyalliğinin ortaya çıkmasına olanak sağlayan genetik sistemler bulunmaktadır.

Farklı türlerdeki sosyallik dereceleri bir değişim ölçüsü üzerine yerleştirilebilir. Biyologların çoğu tümtoplumsallık olarak adlandırılan “gerçek sosyal yaşarlık”la ilgilenmektedir. Tanım olarak tümtoplumsal hayvanlar şu üç kriteri karşılamalıdır:

- (1) Üremede iş bölümü (sadece bazı bireyler ürer)
- (2) Koloni içerisinde kesişen nesiller (ebeveynlerle yavruların biraradabulunması)
- (3) Üreyen bireylerin yavrularının bakımında işbirliği.

Bu tanıma göre, çok hücreli bir bireyin hücrelerinin tümtoplumsal olmaları ilginç bir noktadır; daha sonra bu konuya geri döneceğiz. Tümtoplumsallık karıncalarda, arılarda, yaban arılarında ve termitlerde çok iyi bilinmektedir. Çıplak kör farelerinde, benekli sırtlanlarda, Afrika yaban köpeklerinde ve bazı sosyal örümceklerde, özellikle *Anelosimus eximius* türlerinde benzer derecelerde tümtoplumsallık gözlemlenebildiğiye daha az bilinmektedir.

Sosyal hayvan kolonileri, koloni düzeyinde adaptasyonlara (uyum başarısı artırıcı özelliklere) sahip olmaları bakımından, bazı haklı nedenlerle, “süper-organizmalar” olarak kabul edilebilir. Örneğin, termitler tarafından inşa edilen höyükler bir havalandırma işlevi gören, hava kanallarından oluşmuş bir sisteme sahiptir. Bu benzetmede, kraliçe ve doğurgan erkekler, çok hücreli organizmaların eşey hücre öncüllerine benzerler ve kısır bireyler de süper-organizmanın soma hücreleri olurlardı. Ancak bu benzetmede dikkatli olunmalıdır. Birkaç, hatta, birçok kraliçeye sahip verimli koloniler de vardır. Böyle durumlarda, bir koloniden rastgele seçilen bireylerin birbiriyle akraba olma ihtimali, bir bireyden rastgele seçilen somatik hücrelerinkinden çok daha azdır. Tek bir bireyde, farklı ebeveynlerden türemiş farklı somatik hücre soylarının var olduğu hiçbir hayvan türü bilinmemektedir. Bu tür genetik mozaikler nadiren tesadüf eseri ortaya çıkar ya da deneysel olarak üretilebilirler ama asla standart değildirler. Bu gözlem, süper-organizma görüşü için bazı zorluklar çıkartır ve hayvan topluluklarının akrabalığa bağlı olduğu görüşünü güçlendirir.

Tümtoplumsallık sürekliliği ve üreme eğimi¹

Tümtoplumsallık gibi bir olgunun evrimsel kökenini düşünürken, Darwin’in de belirttiği gibi, ara aşamaların neler olabileceğine dair bir ipucu verebilecek, daha az bir dereceye kadar işlevsel özelleşmeye sahip canlı dünya örnekleri olsa güzel olurdu. Gözün kökenini incelemenin dilin kökenini incelemekten çok daha kolay olmasının sebebi budur. Neyse ki, bir “tümtoplumsallık sürekliliği” (davranış bilimci Paul Sherman ve onun Cornell Üniversitesi’nden meslektaşları tarafından yalnızca birkaç yıl önce tanıtılan bir kavram) varmış gibi görünmektedir. Lozan’dan Laurent Keller ve Berne’den Nicolas Perrin de tümtoplumsallık derecesini belirleyen “tümtoplumsallık endeksi” gibi basit bir ölçütü uygulamaya koymuştu. Bu ölçüt, bir kolonideki bazı üyelerin doğrudan üremesinin, koloninin diğer üyelerine yönelik özgecil eylemler lehine azaltılma derecesinin bir ölçütüdür.

-
- 1 Üreme eğimi (*reproductive skew*), işbirliği yaparak yavrulayan hayvan gruplarında, üremenin grup içinde eşit olmayan bir şekilde paylaşılmasına verilen bir terimdir –ç.n.

Bir hayvan ya da bir bitki ürettiğinde yavrularına hem genleriyle hem de diğer materyalleriyle katkıda bulunur. Bu, üremenin her çeşidi için geçerlidir: Bir hücre bölündüğünde yavru hücrelere sadece genlerini değil, sitoplazmasını ve zarlarını da verir. Tümtoplumsal olmayan hayvanlarda, her ne kadar dişiler erkeklerden genellikle daha fazla materyal ve enerji aktarsalar da aktarılan genlerin ve materyallerin oranı, dalgalanmalar haricinde, genetik olarak özdeş tüm bireyler için aynıdır. Öte yandan tümtoplumsal hayvanlar arasında, genetik olarak özdeş olsalar bile, bazı bireyler daha fazla enerji katkısında bulunurken, diğerleri bir sonraki neslin gen havuzuna daha fazla katkıda bulunur.

İşbirlikçi yavrulama durumlarında ilgilendiğimiz şey, “üreme eğiminin” tümtoplumsallık derecesine göre nasıl değiştiğidir. Eğer bir eğim varsa, bazı bireyler yavrulara diğerlerinden daha fazla gen katkısında bulunur. Eğer sadece bazı bireyler tüm genlerini aktarıyorsa eğim 1’dir; eğer üremede bir iş bölümü (cinsiyetler arası hariç) yoksa, eğim sıfırdır. Gerçek hayvanlar bu ölçeğe oldukça doğru bir biçimde yerleştirilebilirler. Örnek verirse bir grup dişinin gençlerini işbirliği içinde yetiştirdiği çizgili kuyruksürende (mongos); bir grup kız kardeşin yumurtalarını aynı yuvaya bıraktıkları bir kuş olan yassı-gagalı anide; ve bazı sosyal örümceklerde bu eğim küçüktür. Buna karşılık birçok yaprak biti, karınca ve termit türü yüksek bir eğime sahiptir. Yavrulayanlar baskın (alfa), diğerleri ise ast (beta) olarak kabul edilebilir. Böyle durumlarda beta hayvanlarının bu durumu kabul etmelerini sağlayan şey nedir?

Öncelikle, en tümtoplumsal böceklerde bile her şeyin güllük gülistanlık olmadığını söylemekte fayda var. Örneğin bal arılarında bazı işçiler işlevsel yumurtalıklara sahiptir. Bu yumurtalıklar döllenmedikleri için, arılara özgü genetik cinsiyet belirleme yöntemi onların sadece oğul üretmesini sağlar. Yine de bir kolonideki dronların (doğurgan erkekler) sadece küçük bir kısmının işçi arılar tarafından üretildiği ortaya çıkmıştır. Bunun sebebi işçilerin yumurtlamasına rağmen bu yumurtaların genellikle diğer işçiler tarafından yok edilmesidir. Bu tam da teorinin öngöreceği şeydir: Dikkatlice yapılan hesaplamalar bir işçinin, kraliçe tarafından bırakılan bir yumurtayla başka bir işçinin bıraktığı yumurtadan daha fazla ortak gene sahip olduğunu gös-

termektedir (bu hesaplamayı kontrol etmek eğer sizi eğlendirecekse, bilmeniz gerekir ki, bal arılarında bir kraliçe koloni kurmadan önce birçok erkekle çiftleşir). Bu örnek, böcek kolonilerinde süregelen uyumsuzlıklardan sadece birisidir.

Bunun gibi uyumsuzlıklara rağmen üreme eğimine sahip koloniler mevcuttur. Bu eğimin derecesini belirleyen faktörler nelerdir? Davranış bilimcileri Laurent Keller ve Ken Reeve'in öne sürmüş oldukları eğimi belirleyen ana faktörler şunlardır:

1. Bir koloniyi terk edip kendi başına yavrulamaya kalkıştığında bir beta hayvanı ne kadar başarılı olurdu? Şüphesiz ki eğer tek başına bunu başarabilseydi terk etmeye değirdi.
2. Bir beta hayvanıyla yapılan işbirliği, koloninin verimliliğini ne kadar artırır?
3. Koloni üyeleri arasındaki genetik akrabalığın yapısı nedir?
4. Bir astın ağır yaralanmadan baskın olanla yaptığı öldürücü bir savaşı kazanma şansı nedir?

Tüm bu faktörleri, ayrıntıları bizi ilgilendirmeyen, matematiksel bir modele koymak mümkündür. Bu matematiksel cihaz kullanılarak, beklenen eğitim derecesi hakkında tahminler yapılabilir. Neyse ki, tahminlerin neden ortaya çıktıkları şekliyle meydana geldiklerine dair sezgisel bir fikir edinmek mümkündür. Bununla birlikte, tahminlerin dünyada gerçekleşen olaylarla uyumlu olması da sevindiricidir. Teori ve gözlem arasındaki bu uyumun bir örneğini vereceğiz.

“Kalma teşviki” kavramını düşünün. Baskın dişi, astlarını onun yanında kalmaları ve ona yardım etmeleri için ikna edebilirse, bu ona yarar sağlar. Bunu yapmak için, astlarının doğrudan üreyebilmesine bir dereceye kadar izin vermek zorunda kalabilir çünkü eğer izin vermezse gideceklerdir. Peki ama ne kadar üremelerine izin vermelidir? Bu, koşullara bağlıdır. Eğer akrabalık yüksekse baskın dişi tarafından sunulan kalma teşviki diğer türlü sunulacak olandan daha az olabilir çünkü bir astın (ya da daha kesin olmak gerekirse, bir astta bulunan bir genin) kalarak kazanacağı şey daha fazladır. Eğer astın ölme ihtimali varsa ya da yavrulamakta başarısızsa, ayrıldığı zaman kalması için sunulan teşvik küçük olabilir. Bu tahminler oldukça işe yaramaktadır. Bazen oldukça ayrıntılı tahminler yapmak mümkündür. Örneğin,

cüce kuyruksürenlerde baskın bireyler, astların üremesini tamamen baskılamaz. Bir astın üreyebilme şansı eğer koloniyi terk ederse yaşla birlikte artar. Model, daha yaşlı astlara baskınlar tarafından gençlere sunulandan daha büyük bir kalma teşviki sunulması gerektiğini öngörür. Tam olarak gerçekleşen şey de budur: Yaşlı astlar daha çok ürer.

Bu eğitim modeli morfolojik sınıfların evriminin açıklanmasına da yardımcı olur. Sınıflar arasında (örn. işçiler ile askerler ya da farklı görevler için uzmanlaşmış işçiler arasında) morfolojik farklılık olan türlerde sınıf üyeliği üremeye yapılacak katkıyı belirler. Bu nedenle eğitim modeli, ekolojik kısıtlamaların yoğun (yalnız üreme çok zordur), akrabalığın yüksek ve astların kavgaları kazanma ihtimalinin düşük olduğu türlerde morfolojik sınıfların bulunması gerektiğini öngörür. İşçiler, beklendiği gibi, kraliçeye göre daha küçüktür.

Akraba seçilimi ve genetik akrabalık

Genetik akrabalık, yalnız üremeden sosyal üremeye geçişte önemli bir rol oynar. Bununla ilgili en temel teori, şu anda Oxford'da bulunan William Hamilton tarafından 30 yıldan daha uzun bir süre önce ortaya atılmıştı. Özgencil genlerin popülasyondaki yayılımını açıklamak için, "kapsayıcı uyum başarısı" olarak adlandırdığı yeni bir kavram ortaya çıkarmıştı. Ana fikir basittir: Taşıyıcısının özgencil bir şekilde davranmasına neden olan bir genin yayılması üzerinde düşünürken, bu durumun sadece taşıyıcı üzerindeki (olumsuz) etkisi değil, aynı zamanda taşıyıcının akrabaları üzerindeki (faydalı) etkisi de ilgili genetik akrabalık derecesiyle çarpımıyla birlikte hesaba katılmalıdır. Örneğin birey, kardeşlerinin üremesi için doğrudan üreme hakkından vazgeçiyorsa, bireyin kendi genlerinin beklenen yayılımının, doğrudan yolla gerçekleşecek olandan daha etkili hale gelecek bir dereceye kadar, kardeşlerinin uyum başarısını yükseltebiliyor olması gerekmektedir: Kardeşlerin, ortalama olarak, genlerinin sadece yarısını paylaştığını akılda tutarsak, bu, J. B. S. Haldane'in sözleriyle, bireyin kendi hayatından (en azından) iki erkek kardeşi için vazgeçmesi anlamına gelmektedir. Bununla birlikte Haldane, özgencil genin popülasyonda nadir bulunduğunu varsaymıştı: Genin nadir olma-

ması durumunda ne olacağını görmek çok daha zordur. Hamilton'un yaptığı şey, özgecil genin popülasyonda halihazırda yaygın olduğunda da aynı oranın geçerli olduğunu göstermek, genel olarak argümanı akrabalığa doğru genişletmek ve sosyalliğin genel bir açıklaması için bu teoriyi baz almaktır.

Birden fazla kraliçe

Eğim ve akraba seçim modellerinden bahsettikten sonra, birden fazla kraliçe paradoksuna geri dönmeliyiz. İşbirliğiyle yavrulayan kuşlarda ve memelilerde genetik akrabalık genellikle yüksektir. Sosyal böceklerin işçileri, yavrular ve işçiler tek bir kraliçenin çocukları olmak kaydıyla, baktıkları ailelerle yakından akrabadırlar. Ama eğer kolonide birden fazla kraliçe varsa, Hamilton'un sistemi parçalanıyor gibi görünmektedir. Üstelik bu tarz koloniler mevcuttur: Bunlara polijinik (*polygynous*; 'gyn' = Yunancada kadın) denir. Yuva başına düşen ortalama kraliçe sayısı 100'e kadar çıkabilir. Kraliçeler birbirleriyle akraba olsalardı bu durumu açıklamak çok zor olmazdı ancak kraliçe-kraliçe akrabalığının fiilen sıfır olduğu durumlar bulunmaktadır. Birden fazla kraliçe olduğu bilindiğine göre, kraliçeler ile işçiler arasında ve işçilerin kendi aralarında koloninin çöküşüne yol açacak uyuşmazlıklar çıkması beklenirdi.

Ortada olan bu paradoksun açıklaması, daha önce eşeyli üremenin sürdürülebilmesini açıklarken başvurduğumuz bir süreçte yatıyor olabilir. O sırada "eşeyssel bağımlılıklar"dan bahsetmiştik: Bir nesil milyonlarca yıl boyunca eşeyli üreme yaparken, eşeyssel sürece bağlı olarak çeşitli ikincil adaptasyonlar ortaya çıkabilir ve böylece eşeyden vazgeçilmesi imkânsız hale gelir. Aynı durum sosyal böcekler için de geçerli olabilir. Birden fazla kraliçeye sahip türler oldukça karmaşık topluluklara sahiptir. Tek bir dişinin kendi başına başarılı bir koloni kurması artık bir seçenek değildir: Yeni koloniler hem kraliçelere hem de işçilere sahip gruplar tarafından kurulur. Yine de işçilerin neden erkek yumurtalar bırakmadıkları sorusu akla gelebilir. Böyle olmasının, işçilerin kraliçenin yumurtalarını büyüttmeyi tercih etmeleri ve diğer işçiler tarafından konulan yumurtaları yok etmeleri nedeniyle önlendiğinin yukarıda altını çizmiştik ancak bu iddia

akrabalığın yeterince düşük olması durumunda yıkılır. Çok kraliçeli kolonilerdeki işçilerin genellikle tamamen kısır oldukları ortaya çıkmıştır ki bu durum tek kraliçeli türlerde nadir görülen bir olgudur. Erkek kısırlığı, daha sonra gerçekleşen çok kraliçeli koloni evrimini desteklemiş gibi görünmektedir.

Birden fazla kraliçe bulunmasına rağmen sosyalliğin korunması “sosyal bağımlılık” (yani, sosyalliğin geri dönüşü olmayacak kadar karmaşık bir hale gelmesi) olarak açıklansa bile, sosyalliğin kökeni kesinlikle bu şekilde açıklanamaz. Hiç şüphe yok ki, ilk tümtoplumsal kolonilerde tek bir kraliçe vardı ve akrabalık son derecede önemliydi. Ayrıca işbirliğine geçecek ekolojik koşullar da olmalıydı. Zarkanatlılardaki (Hymenoptera) toplu yuvalanmanın –yani, dişiler bağımsız, ama yakın komşular olarak yavrular– sosyalleşmeye doğru atılan ilk adım olabileceği düşünülmektedir.

Bu tür toplu yavrualamanın avantajı, dişilerin yuvadan uzakta yiyecek arama zorunluluğundan ortaya çıkmıştır. Günümüzdeki yalnız yaşayan arıların ve yaban arılarının gençlik evrelerindeki en önemli ölüm sebebi parazitoidlerin –yuvaya girip yumurtalarını ev sahibi böceğin vücudunun içine ya da üstüne yerleştiren böcekler– saldırısıdır. Yavruleyen dişilerin oluşturduğu bir toplulukta bazıları yuvaları savunurken, diğerleri de yiyecek arar. Bu, zarkanatlılardaki sosyalliğin evrimini destekleyen ekolojik özellik olabilir. Termit örneğindeyse, kendilerine özgü beslenme biçimleri önemli bir ön adaptasyon olabilir. Genç termitlerin odunu sindirebilmeleri için bağırsaklarında yaşayan özelleşmiş kamçılılara sahip olmaları gereklidir. Bunu da bir yetişkinin anüsünden beslenerek gerçekleştirirler. Bu durum, en azından iki birey arasında –başlangıçta, anne ve yavrusu arasında– yakın teması gerektirir. Annenin yavrusuna bakması, termit sosyalliğine doğru atılan ilk adımdır.

Ayırım gözetmeyen özgecilik paradoksu

Eğer bireyler akrabalarına karşı özgecil bir şekilde davranmak üzere seçiliyorlarsa, hayvanların akrabalarını akraba olmayanlardan ayırt edebiliyor olmaları beklenirdi. Durum her zaman böyle değildir. Örneğin bebek fareler, aileler ara-

sında yer değiştirildiğinde, babalar kendi yavrularıyla diğer yavrular arasında ayırım yapmazlar. Dikkatlerini giderek artan bir şekilde insan davranışının evrimsel açıklamalarına yönelten iki Amerikalı hayvan davranışları bilimi öğrencisi Martin Daly ve Margo Wilson'ın da belirtmiş oldukları gibi, bu hiç de şaşırtıcı değildir. Bir deliğe ya da oyuga yuva yapan hayvanların –fareler bu türde hayvanlardır– kendi yavrularını ayrı ayrı tanımaları gerekmez; kendi yuvalarındaki herhangi bir yavru, büyük olasılıkla kendi yavrusudur. Buna karşılık, yavruları açıklıkta doğup doğumda ya da doğumdan hemen sonra hareketlenen hayvanlar, hangilerinin kendi yavruları olduğunu bilmekte çok başarılıdır. Yine de hayvanların, akrabalarını tanıdıklarında onlara yarar sağlayacak ama buna rağmen, tanımakta başarısız oldukları durumlar vardır. Örneğin bir kolonide birden fazla kraliçe olduğunda işçiler, kardeşleriyle diğer kraliçelerin yavruları arasında her zaman ayrımcılık yapmazlar. Bu neden böyle olmalıdır?

Açıkça nepotizm², tanıma verimliliğine bağlıdır: Akrabalarınızı akraba olmayanlardan ayıramazsanız, iltimaslı davranamazsınız. Aşağıdaki durumlarda tanıma verimliliği yüksek olmalıdır:

- nepotizmin alıcıya yararı düşük olduğu,
- tanıma başarısız olduğunda bunun ayrımcılığa uğrayan akrabalara bedelinin ağır olduğu,
- tanıma maliyetinin yüksek olduğu ve
- potansiyel özgecilerin ve yardım edebilecek bireylerin akrabalıklarındaki farkın az olduğu durumlar.

Bu noktaları göz önünde bulundurduğumuzda, nepotizmin belli durumlarda neden eksik olabileceğinin iki nedeni vardır. Birincisi, yakın akrabalara yardım etmenin avantajlarının, daha az akraba olan bireyleri ihmal etmenin bedelini karşılamamasıdır. Örneğin, akraba ilişkisi olup olmadığının tespiti kendi içinde (örneğin, zaman açısından) o kadar çok maliyetli olabilir ki akrabaları kayırmak bunu karşılayamayabilir. Bu, neden farklı babalardan ve aynı çok-eşli kraliçe anneden olan işçilerin birbirlerine karşı ayrımcılık yapmadıklarını açıklayabilir. Bununla birlikte bu durumun, özgeci ile en azından

2 Akrabalara karşı iyilik yapma durumu, akraba kayırma –ç.n.

potansiyel alıcıların bir kısmı arasında bir akrabalık ilişkisi gerektirdiğine dikkat edin.

Akraba tanımanın yokluğuna dair ikinci bir açıklamaysa, tanıma hatalarının maliyeti olabilir. Örneğin, sadece bir kısmının gerçekten onun yavrusu olduğu bir ailesi olan erkek bir kuşu düşünün. Eğer yanlışlıkla, kendi ailesinden olmayan bir yavruyu beslerse, bunun bir bedeli vardır ama bu bedel o kadar da büyük değildir: Eğer, yine yanlışlıkla, kendi yavrularından birini beslemesse, bu yavru ölebilir ve bunun babaya maliyeti yüksek olurdu. Verimsiz tanıma yarardan çok zarar getireceği için akraba tanıma yeteneği evrimleşmezdi.

Peki ya insan toplumlarındaki özgecilik? Başkalarına vermeye hazır olduğumuz yardım miktarının genellikle akrabalığa bağlı olduğu açıktır. Neredeyse evrensel olan kötü üvey anne efsanesi bu gerçeği göstermektedir. Üvey anne-babaların, biyolojik anne-babalara nazaran çocuklarını daha fazla ihmal ve istismar ettiğine dair net kanıtlar vardır. Ancak bu konuda genetik bir kaçınılmazlık yoktur. Üvey anne-babaların birçoğu iyi ebeveynlerdir ve bu, belli çocuklarla akrabalıklarının farkında oldukları ya da olmadıkları söylenerek açıklanamaz. İnsanlar, akrabası olmayan kişilere karşı çoğu zaman özgecildirler. Gönüllü olarak cinsel temastan kaçınma (örn. dini sebeplerle) ve deli cesareti aşırı uçtaki örnekler arasında gösterilebilir. Bu davranışları, kapsayıcı uyum başarısı bakımından açıklamaya yönelik girişimlerde bulunulmuştur: Örneğin, evlenmeme yemini etmiş bir keşişin akrabalarına verebileceği yardım belki de vazgeçtiği doğrudan üreme hakkını yeterince telafi ediyordur ve belki birinin deli cesaretiyle aldığı ölüm riski de hayatta kalacak derecede şanslıysa, cinsel başarısıyla telafi ediliyordur.

Bu tarz açıklamaları genelde ikna edici bulmayız. Kapsayıcı uyum başarısı teorisinin insan davranışları hakkında çok şey açıklayacağından şüphe duymayız ancak kültürel olarak elde edilen inançların önemli olduğu konusunda da aynı derecede eminizdir. Biyologlar için cevaplanması gereken soru, insanların kapsayıcı uyum başarılarını artırmayacak şeyleri yapma konusunda mitlerden ve ritüellerden neden bu kadar kolay etkilenebildikleridir: Bu, bir sonraki bölümde tekrar geri döneceğimiz bir problemdir.

Böcek kolonilerinde iş bölümü

Doğurgan kraliçeler ile kısır işçiler arasındaki üreme iş bölümü, tümtoplumsallığın belirleyici bir özelliğidir. Bu özelliğin, tek bir organizmadaki eşey hücre öncülleri ile vücut hücreleri arasındaki iş bölümüyle belirgin bir benzerliği vardır. Şimdi, vücut içindeki farklı hücre tipleri arasındaki farklılaşmaya benzeyen ikinci bir tür iş bölümünü ele alalım: Bu iş bölümü, farklı görevleri yerine getiren işçiler arasındaki iş bölümüdür. Bu tarzda bir iş bölümü iki şekilde gerçekleşebilir. İlki, uzmanlaşmamış bireyler aynı anda farklı görevlerle meşgul olabilirler: Örneğin bazıları yiyecek arayabilir ve bazıları da yavrulara bakabilir. Farklı görevlerle uğraşan bireylerin oranı, koloninin ihtiyaçlarına göre değişmektedir ve bizim, bu görev dağılımının nasıl gerçekleştiğini anlamamız gerekir. Diğer durumlardaysa, farklı görevleri yerine getiren işçiler arasında morfolojik bir fark bulunmaktadır. Aradaki fark sadece bir büyüklük meselesi olabilir; daha büyük işçiler yuvayı savunurken daha küçük işçiler de besin ararlar. Başka bir örnekteyse, asker sınıfının özel silahları olabilir. Morfolojik farklılaşmanın uç bir örneği de balın saklandığı bir kavanoz görevi gören muazzam genişlikte karınlara sahip özel bir işçi sınıfının olduğu bal karıncalarında görülmektedir.

Nasıl oluyor da farklı görevleri yerine getiren işçiler bir böcek kolonisinde doğru oranlarda bulunuyor? Eğer kolonide yalnızca yavrulara bakan işçiler olsaydı ama yiyecek toplayıcılar olmasaydı ya da yalnızca askerler olsaydı ama işçiler olmasaydı, bu koloni şüphesiz ki ayakta kalamazdı. Öncelikle, kolonide morfolojik bir farklılaşmanın olmadığı bir iş bölümü düşünün. Uygun bir iş bölümü yapmanın bir yolu, farklı yaşlardaki erişkinlerin farklı görevleri yerine getirmesinden geçer. Örneğin genç bal arısı işçileri yuvada çalışırlar ve yaşlı arılar besin aramaya giderler. Hücre farklılaşmasında benzer bir örneği bulunmayan bu mekanizma, her türlü görevin yerine getirilmesini garanti altına alır ancak koloninin ihtiyaçları değiştikçe farklı görevleri yerine getiren işçilerin sayısının da buna uygun bir şekilde değişmesini garanti altına almada daha az etkindir.

Genellikle, aynı yaş ve morfolojideki işçiler, elbette aynı anda olmasa da iki ya da daha fazla sayıda farklı görevi yerine getirebi-

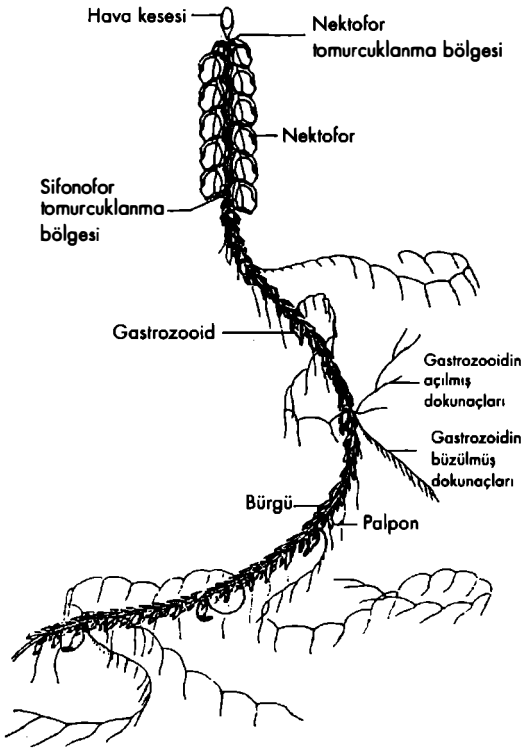
lır. Bu, kořullardaki deęiřikliklere karřı grev daęılımında esnek dzenlemeler yapılmasına izin verir. Aslına bakılırsa iřiler davranıřlarını ortamdaki iřaretlere gre ayarlar. rneęin bir bal arısının besin aramaya ıkıp ıkmayacaęı kovandaki nektar miktarına baęlıdır. Yeni řartlara gre yeniden dzenleme yapan bu tarz mekanizmalara iliřkin kanıtlar, pertrbasyon (dzen bozma) deneylerinden elde edilir; rneęin koloniye ekstra yiyecek verilerek koloninin buna verdięi tepki kaydedilir.

Grevler arasında dzenli geiři saęlamak iin ortamdaki iřaretler yeterli deęildir; bireysel olarak iřilerin birbirleriyle iletiřim kurması gereklidir. Yuva iinde toplu bir iletiřim yolu bulunmaz. Iřilere ne yapacaklarını syleyen bir kralie imajı yanıltıcıdır; arıların ve karıncaların ne yapacaklarını syleyen bir radyo yayını yoktur. Durum daha ziyade, komřu hcreler arasındaki iletiřimin beraberinde getirdięi, tek bir bedenin dzenli bir řekilde bymesine benzer. Kolonideki iřler bireyler arasında gerekleřen yerel iletiřimle dzenlenir. Bu iřaretleřmenin etkinlięi dudak uuklatıcı olabilmektedir. Bu yzyılın en dikkat ekici keřiflerinden birisi, bir besin kaynaęı keřfetmiř olan bal arısı iřisinin, besinin doęasını ve dans ederek kaynaęın mesafesini ve ynn dięer arılara iletebilmesiyle ilgili Karl von Frisch'in yaptığı tanımlamadır.

Grev daęılımı ve koloninin refah dinamiklerini anlamak iin, Stanford niversitesi'nden Deborah Gordon ve meslektařlarının yapmıř olduęu gibi, srecin modelleri oluřturulmalıdır. Modeller tamamen bireyler arasındaki etkileřimlere dayanır ve global dzenin nasıl yerel kurallardan ortaya ıkabileceęini gsterir. Geliřim esnasında morfolojik formun, herhangi bir hcrenin nihai sonu hakkında bir fikre sahip olması gerekmeden, hcreler arasındaki yerel etkileřimden ortaya ıkma řekli ile bu durum arasında gerek bir benzerlik vardır.

Bir de morfolojik olarak farklılařmıř sınıflardan oluřan kolonilere bakalım. Bunu, vcutta bulunan hcre tiplerinin farklılařmasıyla karřılařtırmak faydalı olacaktır. Vcudunuzdaki tm hcreler aynı genetik yapıya sahiptir; aralarındaki farklılara ikincil (epigenetik) bir kalıtım sistemi neden olur. Bir bcek kolonisinde yer alan eřitli sınıfların yeleri de genetik olarak birbirlerine benzerdir ama geliřimleri sırasında farklı ortamlara maruz kaldıkları

için de birbirlerinden farklıdır. Farklı şekillerde gelişmeleri için farklı diyetler ve farklı kimyasal sinyaller tarafından uyarılırlar. Ancak tek bir vücutta bulunan hücrelerin aksine, böcek kolonisinde yaşayan işçiler genetik olarak özdeş değildir. Bu, bir kolonideki farklı genotiplerin, morfolojik açıdan farklı sınıflara dönüşmeye yatkın olma ihtimallerini artırır. Bu, genetik olarak belirlenmiş bir kader değil, olsa olsa, bir yatkınlık olabilir: Aksi takdirde, kolonilerde yalnızca işçiler ya da yalnızca askerler olabilirdi. Ancak genetik yatkınlığın böcek kolonilerindeki rolü henüz, sağlam bir bilgidен ziyade tahminlere dayanmaktadır.



Şekil 11.1 Koloni halinde yaşayan medusa, *Nanomia cara*. Hava kesesi suda batmamayı sağlar, nektoforlar koloniyi ileri doğru hareket ettirir, palponlar ve gastrozoidler avları yakalar ve sindirir, bürgüler koloniyi fiziksel zarara karşı korumaya yardım eder. Eşey zooidleri de geleneksel döllenmeyle birleşen gametler üretir.

Hidroid kolonileri:

Kolonilerden evrimleşmiş organizmalar

Şimdi çok farklı bir koloni türüne göz atacağız. Bir karınca kolonisine baktığımızda, her bir karınca açık bir şekilde bellidir: Biraz işin iç yüzünü anlayınca, bir bütün olarak koloninin, organizmanın bazı özelliklerine sahip olduğu da görülebilir. Bir de Şekil 11.1'de gösterilen hayvanı düşünün. *Nanomia*, deniz anemonlarının ve denizanasının bir akrabası olan bir selenteredir. Onu yüzer halde tutan kesesiyle, suyun içinde gitmesini sağlayan pompalarıyla, avını öldürmesini sağlayan dokunaçlarıyla, sindirim organlarıyla ve gamet üretimine yarayan bölümleriyle tek bir organizmaya benzemektedir. Buna rağmen, bu farklı yapıların hepsinin değişmiş birer birey (zooid) olduğu ortaya çıkmıştır. *Nanomia* oldukça farklılaşmış bireylerden oluşan bir kolonidir.

Nanomia'nın ataları, *Daphnia* gibi küçük, kabuklu deniz hayvanlarıyla beslenen, bir ağız ve ağzının çevresinde halka şeklinde ısırğan dokungaçları olan ama anüsü olmayan küçük, silindirik bir su hayvanı olan günümüz *Hydra*'sına benzer ferdi hayvanlardı. *Hydra*'nın kendisi tatlı sularda yaşar ama çoğu hidroid, deniz canlısıdır. Hidroidlerin birçoğu, kök benzeri bir kolla (stolon) birbirine bağlanmış benzer beslenen bireylerin oluşturduğu basit kolonilerdir. Bu tarz koloniler döllenmiş tek bir yumurtadan gelişir. Stolon, bağlı olduğu kaya üzerinde uzadıkça hidra-benzeri yeni bireyler tomurcuklanır. Artık bir yere bağlı olmayan *Nanomia* da döllenmiş tek bir yumurtadan gelişir ancak her bir zooid farklı işlevleri (şamandıra, pompa, dokungaç, mide ve gamet-üretici) yerine getirmek için farklılaşır.

Bu karmaşık bir yapı oluşturmanın, böcekler ve omurgalılar tarafından benimsenen biçiminden farklı, yeni bir yoldur. Evrim ve bireysel gelişim sırasında, böcekler ve omurgalılar, başlangıçta benzer olan ancak daha sonra farklılaşan bir dizi segment oluştururlar. Karmaşık bir yapıyı bu şekilde oluşturmakla *Nanomia* ve diğer koloni halinde yaşayan selentereler tarafından benimsenen yol arasında temel bir fark vardır. Yüksek yapılı hayvanların segmentleri ve diğer vücut organları, hiçbir zaman özgür yaşayan bireyler olmamıştır, oysa *Nanomia*'nın vücudunda yer alan bölümler bir zamanlar özgür yaşayan birey-

lerden evrimleşmiştir. *Nanomia* bir kolonidir ama bir böcek koloni değildir.

Nanomia'nın, koloni olmasına rağmen karınca ve termit kolonilerinden çok önemli bir farkı vardır. *Nanomia* döllenmiş tek bir yumurtadan gelişir. Vücudunun bölümleri bir böcek kolonisindeki bireylerin olduğundan daha yakın bir biçimde entegre olmuşsa, bu, Edward O. Wilson'un belirttiği gibi, akrabalıklarının azami olmasından (yani birlikten) dolayıdır.

HAYVAN TOPLULUKLARINDAN İNSAN TOPLULUKLARINA

Bir termit höyüğü ile bir insan şehri arasında her ne kadar bariz benzerlikler olsa da iki durumda işbirliğine yol açan mekanizmalar arasında çok büyük farklar vardır. İnsan topluluklarının önemli bir özelliği olan bireyleri tanıma, sosyal memelilerin ve kuşların bazılarında zaten mevcuttur. Böcekler, her ne kadar grup üyeliğini tanıyabilse de bireyleri tanımazlar. Buna karşılık bir maymun, topluluğunun diğer üyelerini birer birey olarak tanır ve onlara karşı farklı davranır. “Gagalama düzeni” kavramının da ima ettiği gibi, bir tavuk sürüsünün üyeleri kendilerini doğrusal bir egemenlik hiyerarşisine göre ayırmaktadır: Bu muhtemelen birey tanımayı gerektirir. Babunları ve diğer maymunları inceleyen araştırmacılar, grubun diğer üyeleriyle yaşanan uyuşmazlıklarda iki ya da daha fazla bireyin birbirini destekleyerek bir ittifak oluşturduğunu gözlemlemişlerdir. Bu gibi ittifaklar genetik akrabalıklara dayanıyor olabilir ancak durum her zaman bundan ibaret değildir.

Buradaki asıl nokta, yüksek yapılı hayvanlarda, bir grup içerisindeki sosyal etkileşimlerin birey tanımına ve bir bireyin

-
- 1 Danimarkalı zoolog Thorleif Schjelderup-Ebbe, gagalama düzeni (*pecking order*) kavramını ilk kez 1921 yılındaki doktora tezinde tanımlamıştı. Bir kümesteki tavuklar üzerinde yaptığı gözlemler sonucunda tavuklardan birisinin bir tavuğu gagaladığı zaman gagalanan tavuğun karşılık vermek yerine gidip başka bir tavuğu gagaladığını görmüştü. Aynı bu şekilde onun gagaladığı tavuk da bir başka tavuğu galamaktaydı. Bu gözlemlerine dayanarak tavuklar arasında hiyerarşi şeklinde bir gagalama sırası olduğunu ileri sürmüştü. -ç.n.

diğerine karşı davranışının da hem genetik akrabalığa hem de o kişiyle olan önceki etkileşim geçmişine bağlı olmasıdır.

İnsan topluluklarının karakteristikleri

Genellikle, insan topluluklarının belirleyici karakteristiğinin kültürel miras olduğu söylenir; yani, bir toplumdaki bireyler inanç ve davranışlarını, bilgi ve becerilerini genetik miras yoluyla değil, önceki nesillerden öğrenerek edinirler. Özellikle bir birey ile başka bir birey ya da bir toplum ile başka bir toplum arasındaki farklılıklardan bahsederken, bu fikrin gerçeklik payı oldukça yüksektir. Bireysel düzeyde, siyasal görüşlerdeki farklılıklar genler arasındaki farklılıklardan kaynaklanmaz. Toplumsal düzeyde, Londra'da günümüzde yaşayan insanlar ile 1098 yılında yaşayanlar arasındaki ya da Londra ve Pekin şehirlerinde günümüzde yaşayan insanlar arasındaki farklılıklar genetik olarak değil, kültürel olarak ortaya çıkarlar. Bununla birlikte, bu konuda yapılması gereken bazı ayrımlar olabilir. Birincisi, hayvanlarda da bir dereceye kadar kültürel miras bulunmaktadır ki bu, insan kültürünün kökenleri hakkında düşünürken önemli olan bir gerçektir. İkincisi, insanların kültürel aktarımlarına bağlı olarak öğrenme ve toplumlar inşa etme yetenekleri genetikdir. İnsan toplulukları şempanze topluluklarından farklıdır çünkü insanlar ve şempanzeler genetik olarak birbirlerinden farklıdır. Üçüncüsü, insanlar bazı şeyleri diğerlerinden daha kolay öğrenir: İnsan zihni, deneyimin ne istiyorsa üzerine yazabileceği boş bir sayfa değildir.

Genç sıçanlar, diğer sıçanların tüylerindeki besinin kokusunu alarak yeni bir besin tercihinde bulunabilirler. Bu bir tür kültürel mirastır: İki grup sıçan farklı yiyeceklerle beslenir ve aralarındaki fark öğrenme yoluyla aktarılır. Bu mekanizma “bölgesel pekiştirme (*local enhancement*)” olarak adlandırılmıştır: Yetişkinler, gençlerin daha kolay öğrenecekleri bir ortam yaratır. Bu, bir hayvanın diğerinin ne yaptığını izlediği ve kopyaladığı “gözlemsel öğrenmeden (*observational learning*)” açık biçimde farklıdır. Örneğin sütün, bazen kapıya parlak metal kapaklı şişelerle dağıtıldığı Britanya'da, büyük baştankaralar süt kaymağına kapakların üstlerini yırtıp açarak ulaşabileceklerini öğrenirler. Baştankaraların bazı bölgelerde, bazı dönemlerde bu davranışı yapmamaları gerçe-

ğinin de gösterdiği gibi, bu alışkanlık kültürel olarak aktarılmaktadır. Aktarım mekanizmasının gözlemsel öğrenme olduğu düşünülebilir: Genç baştankaralar yaşlıların şişeleri açtıklarını görürler ve kopyalarlar. Ancak büyük olasılıkla olay böyle değildir. Çoğu hayvanın gözlemsel öğrenme becerisine sahip olmadığı görülmektedir. Bu mekanizmanın açıklaması, şişe-açma alışkanlığına sahip sürülerde, genç kuşların kapakları yırtılmış şişelerle karşılaşmaları ve bu nedenle de kapakları yırttıklarında süt kaymağını bulacaklarını öğrenmeleri olabilir: Diğer baştankaraların şişeleri açmasını izleyip onları kopyalayamazlar.

Ancak hayvanlardaki, kültürel olarak miras alınan tüm özelliklerin sadece bölgesel pekiştirmeye bağlı olduğuna inanmak zordur. Örneğin Yunanistan'ın bazı bölgelerinde, kaya kartalları çoğunlukla kara kaplumbağalarıyla beslenir. Kaplumbağaların kabuğunu gagalarıyla kırmaları mümkün olmadığından bir kuş, kaplumbağayı alır, kayda değer bir yüksekliğe çıkar ve kaplumbağayı altındaki kayaların üzerine bırakır, böylece kabuğu kırmış olur. Kartallarda görülen bu davranışın yalnızca Yunanistan'da genetik olarak programlandığını söylemek saçma olurdu. Genç bir kartal bölgesel pekiştirme yoluyla kaplumbağa kabuğunun lezzetli bir et barındırdığını öğrenebilirdi. Ancak bir kaplumbağayı yukarıya uçurup oradan aşağıya bırakmayı, bu davranışı kopyalamak dışında, nasıl öğrenebilirlerdi ki? Aşağıda bir de şempanzelerle ilgili ikinci bir örnek veriyoruz.

Bölgesel pekiştirme ile gözlemsel öğrenme arasındaki ayrım önemlidir çünkü yalnızca gözlemsel öğrenme, insanlık tarihinin karakteristik özelliği olan birikimsel kültürel değişime yol açabilir. Gözlemsel öğrenmeyle, genç bireyler yetişkinlerden öğrenebilir ama aynı zamanda eğer bir birey bir işi daha iyi bir şekilde yapmanın bir yolunu bulursa, bu ilerleme kopyalanabilir. Bunun sonucunda, değişim ara sıra olmak yerine devamlı gerçekleşebilir ve bir birey kendi başına asla öğrenemeyeceği bir yeteneği kopyalayarak öğrenebilir.

İnsanların, sözlü anlatımın da dahil olduğu öğretimle pekiştirilen gözlemsel öğrenmeye bağlı olduğu açıktır. Kaya kartallarıyla ilgili örneğin de gösterdiği gibi, gözlemsel öğrenme hayvanların bilmediği bir şey değildir. İsviçreli zoolog Christophe Boesch şempanzelerle ilgili şu örneği vermektedir: Hepsi değil

ama bazı şempanze popülasyonları, çöl karıncalarının yuvalarına çubuklar batırıp bu çubuklara tırmanan karıncalarla beslenir. Tanzanya’da bulunan Gombe Ulusal Parkındaki şempanzeler, Fildişi Sahili’ndeki Taï Ulusal Parkındaki şempanzelerden farklı bir teknik kullanmakta ve dakikada dört kat daha fazla karınca avlamaktadır. Bölgesel pekiştirme, bazı popülasyonların neden karınca yakalamak için çubuk kullanırken diğerlerinin kullanmadığını açıklayabilir, ancak Taï şempanzelerinin daha verimli bir yöntemi benimsememeleri için bir sebep yokken neden daha verimsiz bir tekniği kullanmaya devam ettiklerini açıklayamaz. Ancak, gençler yaşlılarını kopyalayorsa, verimsiz bir tekniğin kullanımına devam edilmesi beklediğimiz bir şeydir.

Eğer yüksek yapılı hayvanlar, en azından bazen, yaşlılarını kopyalayabiliyorsa, peki neden onlarda da insanlarda olduğu gibi, devam eden bir kültürel değişim yaşanmaz? Dolayısıyla, kültürel nedenlerden ötürü bir şempanze popülasyonu diğerinden farklı olabilir ama belirli bir popülasyon sürekli olarak yeni alışkanlıklar edinmez. Bununla ilgili en makul açıklama, insanlarda kültürün aktarılmasını sağlayan ana mekanizmanın dil olmasıdır. Dilin doğası ve kökeni bir sonraki bölümde incelenmiştir. Bu incelemenin iki sonucu, tekrar etme riskini göze alarak, burada özetlenmektedir: Bunlar, bilgi aktarımının genetik ve dilbilimsel yöntemleri arasındaki yakın benzerlik ve dilbiliminin insan zihninin birimsel yapısına dair çıkarımlarıdır.

Hem genetik hem de dilbilimsel sistemler, birkaç farklı birimin doğrusal dizilimiyle sınırsız sayıda mesaj iletebilir. Genetikte bulunan dört bazlı dizi, çok sayıda protein çeşitini mümkün kılar ve bu proteinler, birbirleriyle etkileşimleri sonucu, sonsuz sayıda morfoloji belirleyebilirler. Dilde, yaklaşık 30 ya da 40 farklı fonem birçok kelimeyi belirler ve bu kelimelerin dilbilgisi kurallarıyla düzenlenmesi de sonsuz sayıda anlam taşıyabilir.

Richard Dawkins bu analogiyi, gen benzeri bir kültürel kalıtım birimi olan “mem” kavramını ortaya atarak vurgulamıştır. Bir memin bir replikatör olduğunu iddia eder. Size bir espriyu durup söylesek, siz bunu arkadaşlarınıza ve onlar da kendi arkadaşlarına söyleyebilir: Tek bir orijinal şey –zihnimdeki esprinin ifadesi– tıpkı bir genin kopyalanabileceği gibi kopyalanmıştır. Seçilim için de elbette bir fırsat vardır: Uyduracağımız

komik bir esprinin kopyalanma ihtimali kötü bir espriye nazaran daha yüksek olacaktır. Şüphesiz, bir memnin kopyalanması ya da başarısız olması, insan zihninin doğasına ve kültürel çevreye (yani, popülasyonda bulunan diğer memlere) bağlıdır. Aynı şey bir gen için de geçerlidir: Onun artışı da çevreye ve ortamda hangi genlerin bulunduğuyla bağlıdır.

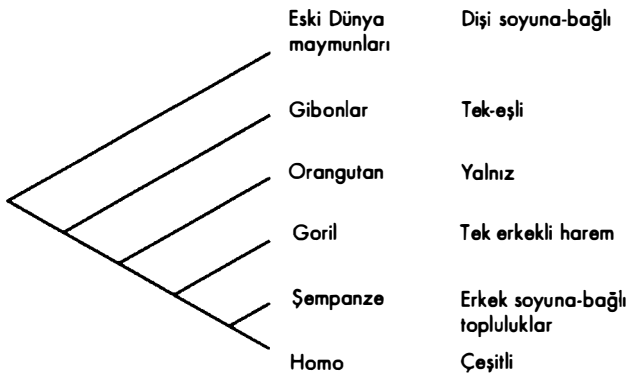
Genler ve memler arasında elbette bazı farklar bulunmaktadır. Genler ebeveynden yavruya aktarılır; memler ise yatay olarak ve hatta bazen yavrulardan ebeveyne aktarılabilir. Bununla birlikte, ikisinin arasında çok daha derin bir fark vardır. Gelişim esnasında, genler yapıları ya da davranışları, yani fenotipleri belirlerler; kalıtımda, fenotip ölür ve sadece genotip aktarılır. Bir memnin aktarılışıysa oldukça farklıdır. Mem aslında bir fenotiptir ve genotip benzeri olan şey, o memi belirleyen beyindeki nöral yapıdır. Bir espri anlatıldığı zaman beynin bir parçası aktarılmaz; aktarılan şey fenotiptir. Öyleyse, genlerin değil ama memlerin kalıtımında, sonradan edinilmiş özellikler de miras alınabilmektedir. Size bir espri söylersem ve siz bu espriyi geliştirebileceğinizi düşünürseniz, espriyi aktarmadan önce bu geliştirmeyi ona dahil edebilirsiniz. Bu anlamda kültürel kalıtım Lamarckçıdır². Bu sebeplerden dolayı kültürel kalıtıma popülasyon genetiği teorisi kolaylıkla uygulanamaz. Ancak, memler ve genler arasındaki benzerlik, niceliksel anlamda olmasa bile, niteliksel olarak anlamlı olabilir. Mem fikrini, anlaşılır olması açısından bir espri örneğiyle göstermiş olsak da Baba-oğul ve kutsal ruh inancı ya da barutun nasıl üretileceği bilgisi gibi daha önemli örneklerle de uyarlanabilir.

Dilbiliminin ikinci bir çıkarımı birimsel bir zihin kavramıdır. Dil ve dil edinimi üzerine yapılan bir araştırma, konuşma yeteneğinin genel zekânın bir yönü değil, özel bir yeterlik olduğunu göstermektedir. Noam Chomsky'nin iddia etmiş olduğu gibi, özel bir "dil organımız" vardır. Bu görüşe ait kanıtları bir sonraki bölümde tartışacağız. Bu kanıtlar, beynin alana özgü başka yeterliklere sahip olabileceğini, şu anki jargonla, beynin "birimsel" olabileceğini akla getirmektedir. Bu fikre de bir sonraki bölümde geri döneceğiz.

2 Fransız doğa bilimci Jean-Baptiste Lamarck, Darwin'in evrim teorisinden önce, sonradan edinilmiş özelliklerin nesilden nesile aktarılabileceğini iddia etmişti. -ç.n.

İnsansı maymundan insana

Tüm Eski Dünya maymunları ve insansı maymunlar sosyal gruplar halinde yaşar; tek bir istisna vardır, o da orangutanlardır. Şekil 12.1 bu hayvanların yeniden yapılandırılmış bir filojenisini (soyağacını) ve sosyal yapılarının doğasını göstermektedir. Eski Dünya maymunlarında dişiler, doğdukları sosyal grupta kalmaya devam eder. Erkeklerse cinsel olgunluğa erişmeden önce doğdukları grubu terk eder ve üremek için başka bir gruba girmek zorunda kalır. Eski Dünya maymunlarının “dişi soyuna-bağlı” oldukları söylenir. Şempanzelerde, durum tam tersidir: Erkekler içine doğdukları gruplarda kalır ve kadınlar yer değiştirir. Şekilde gösterildiği gibi, diğer hominoidler de sosyal sistemlerinde farklılık gösterir ama hiçbiri dişi soyuna-bağlı değildir. Şekil 12.1’in yaratıcısı Robert Foley, erkek soyuna-bağlılığın insanlar ile şempanzelerin ortak atalarında ortaya çıktığını savunmaktadır. Bu görüş, Şekil 12.1’deki filogenetik ağaç göz önüne alındığında, insanlar ile şempanzelerin, gorillerden ziyade birbirlerine daha yakın olduğunu iddia eden en sade varsayımdır. Eğer öyleyse, erkek soyuna-bağlılık, insan ailesinin üyeleri (hominidler) için atalardan kalma bir durumdur. Modern insanların sosyal sistemleri o kadar çeşitlidir ki, varılan bu sonucun doğru olduğundan emin olmak zordur ama karşılaştırmalı kanıtlardan elde edebildiğimiz de en iyisi budur.



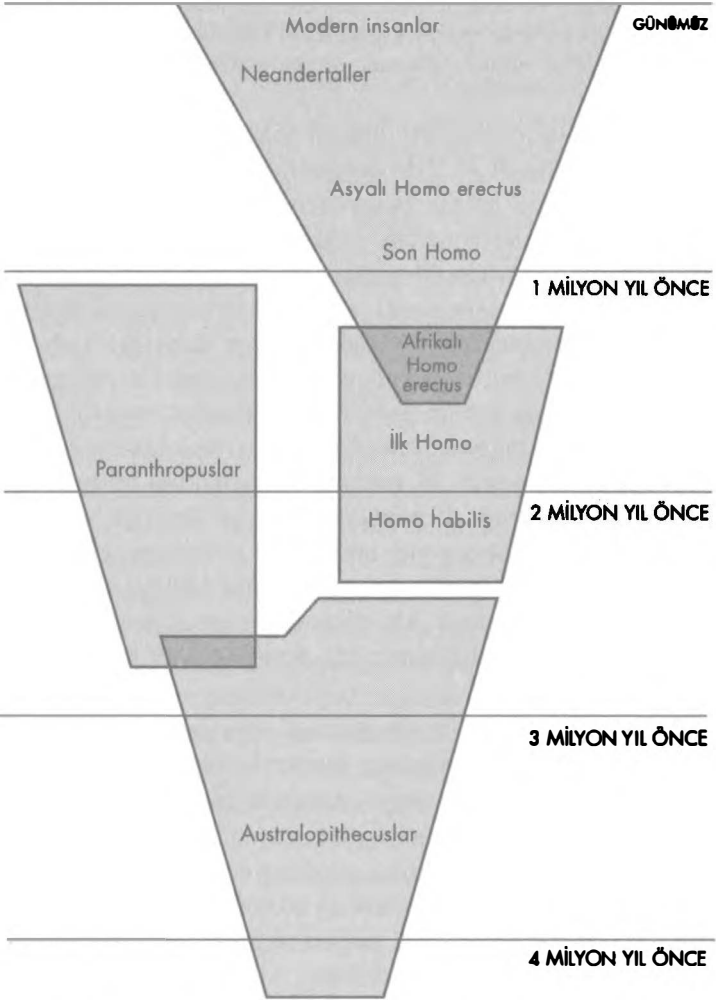
Şekil 12.1 Farklı gruplarla ilişkili sosyal sistemlerin gösterimiyle birlikte bir primat soyağacı, Robert Foley’e izafeten. İnsanların sosyal sistemleri

o kadar çeşitlidir ki, hangi sistemin hominid atalarımızın karakteristiği olduğunu bilmek güçtür. Ancak Foley, erkek soyuna-bağılılığın insanlar ile şempanzelerin ortak atalarında ortaya çıkmış olabileceğini öne sürmektedir.

Fosil kayıtları insanların kökeni hakkında ikinci bir bilgi kaynağıdır ve Şekil 12.2'de özetlenmektedir. Bu kayıtların, insanların bilinen teknik başarılarıyla karşılaştırılması, en azından bu karşılaştırmadan doğan kafa karışıklıkları için aydınlatıcıdır. *Australopithecus*lar iki ayaklıydı ve ağaçlarla kaplı otlaklarda yaşamışlardı. Göreceli beyin büyüklükleri³ insansı maymunlarınkinden sadece biraz daha fazlaydı ve kullandıkları aletler sınırlıydı ve yaratıcı değildi. *Australopithecus*'tan *Homo habilis* ve *H. Erectus*'a kadar uzanan nesilde, beyin büyüklüğünde kademeli bir artış olurken teknik yenilik ona oranla azdı. *H. erectus*'un kullandığı en gelişmiş alet, her iki yüzeyinde de çalışılmış olan ve simetrik bir şekle sahip tek bir blok taştan yapılmış bir el baltasıydı. Bu tür el baltaları ilk kez yaklaşık 1,4 milyon yıl önce ortaya çıkmış ve bir milyon yıldan uzun bir süre değişime direnmişlerdir: Birikimsel kültürel değişimin bir örneği olarak sayılmaları çok zordur.

Göreceli beyin büyüklüğündeki en hızlı artış son 300.000 yılda meydana gelmiş ve yaklaşık 100.000 yıl önce etkili bir şekilde modern olan insanların ortaya çıkmasıyla en yüksek seviyesine ulaşmıştı. Yine de insanların teknik icatlarında gerçekleşen ivmelenme taş, kemik ve boynuzdan yapılmış çeşitli aletlerin ortaya çıkmasıyla birlikte sadece 40.000 ila 50.000 yıl öncesine dayanmaktadır. Ölülerin gömülmesi, mağara resimleri ve müzik enstrümanları formunda gördüğümüz sanat, kişisel takılar ve ticaret hemen hemen aynı zamanlarda ortaya çıkmıştı. Yaklaşık 40.000 yıldan beri devam eden kültürel inovasyonun kanıtlarıyla karşı karşıyayız. Bu durum birçok problemi beraberinde getirir. Anatomik olarak modern ilk insanın ortaya çıkışı ile teknolojik devrim arasındaki 50.000 yıllık gecikme neden olmuştur? 300.000 yıl önce beyin büyüklüğündeki ivmelenmiş artıştan hangi seçici kuvvet sorumluydu? Bizim bildiğimiz gibi bir dil ne zaman ve neden ortaya çıktı?

3 Beyin büyüklüğünün vücut büyüklüğüne oranı -ç.n.



Şekil 12.2 İnsan fosili kayıtları, Chris Stringer ve Clive Gamble'a izafeten. Dört aşama kesin olmayan bir şekilde kabul edilmektedir. Australopithecuslar, küçük beyinli ama iki ayaklı ilk insansılardı. Bu insansılardan, daha sonra iki ana ekolojik tür olacak şekilde bir bölünme gerçekleşti: kuvvetli yapılı ve esasen vejeteryan paranthropuslar ile beyin büyüklüğünde bir artışa sahip olup Neandertallere ve modern insanlara dönüşecek olan daha ince yapılı bir tür, *Homo*. “Zayıf” ve “güçlü” formlar arasındaki ayrım, son Australopithecuslar arasında zaten mevcuttu. İlk *Homo* ve *Paranthropus*, en az 1 milyon yıl bir arada yaşamışlardı. Her bir nesilde bir arada yaşayan türlerin sayısı hakkında hâlâ devam eden bir tartışma vardır.

Bu soruları cevaplamak zordur çünkü bir kafatası fosili bir zamanlar içinde olan beyin hakkında ve taştan yapılmış aletler de onları yaratan toplum hakkında çok az şey açıklar. 1966'da yayımlanan *The prehistory of the mind* [Akıl Tarihöncesi, Dost Kitabevi Yayınları] adlı kitabında İngiliz arkeolog Steven Mithen bir cevap verme girişiminde bulunmuştu. Kitabı, kurgusal olmasına rağmen, bu sorulara ikna edici cevaplar vermek için paleontoloji, arkeoloji ve psikoloji alanlarındaki bilgileri birleştirir. Mithen'in öne sürdüğü görüşlerin özü şöyledir: Dil yeterlikleriyle ilgili çalışmalar tarafından da gösterildiği gibi, insan akli gerçekten de belirli görevlere adapte olmuş modüller içermektedir. İnsan evriminin büyük çoğunluğu boyunca bu modüllerin verimliliği artmış ancak büyük ölçüde birbirlerinden izole kalmışlardır. Dil ilk başta sosyal işlevlere hizmet etmek için evrimleşmiş, ancak dilbilgisi yeterliği bir kez evrimleştikten sonra bu durum modüller arasındaki engellerin aşılabileceği bir araç sağlamıştır. Son 50.000 yılda yaratıcılıkta yaşanan patlamanın sebebi, bu engellerin kırılmasıdır.

Mithen sosyal zekâyla, teknik zekâyla ve doğa bilgisiyle (yani, hızlı ve etkili bir şekilde besin bulmak için gerekli olan hayvan ve bitki bilgisiyle) alakalı üç zihinsel modülün olduğunu varsaymaktadır. Bunları sırayla inceleyelim.

Sosyal zekâ, primatların ortak bir karakteristiğidir. Liverpool'da yaşayan antropolog Robin Dunbar, maymunların ve insansı maymunların beyin büyüklüklerinde yaşanan artışın temel nedeninin bu olduğunu iddia etmiştir: Bir türdeki beyin büyüklüğü ile o türdeki sosyal grupların büyüklüğü arasında çarpıcı bir karşılıklı ilişki olmasını bu iddiasının bir kanıtı olarak görür. İnsansı maymunların ve maymunların "zihin teorisi" olarak adlandırılan şeye ne kadar sahip oldukları sorusu kritik bir sorudur. Bir zihin teorisine sahip olmak demek, benzer isteklerle ve akıl yürütme yetileriyle birlikte kendisindeki gibi bir akli başkalarına da yakıştırabilmek demektir. Maymunların böyle bir yeteneğe sahip olduğuna dair ikna edici bir kanıt bulunmamaktadır. Örneğin bir vervet maymunu bir kartal, bir yılan ya da bir leopar gördüğünde her biri için farklı bir alarm çığlığı atar. Ancak bu maymunları vahşi ortamlarında inceleyen Amerikalı zoologlar Dorothy Cheney ve Robert Seyfarth (şu an Pennsylvania

Üniversitesi'nde çalışmaktadırlar) maymunların, başka bir maymunun kendi çılgınlığını duyabileceği ve buna uygun bir şekilde tepki gösterebileceği kavramına sahip olmadığını savunmaktadır. Örneğin, bir maymun diğer tüm maymunların tepki göstermelerinden sonra da aynı çılgılığa devam edebilir. Şempanzelerin davranışlarıysa, onların sosyal davranışlarını, manipülasyon ve aldatma becerilerini inceleyen araştırmacıların çoğunu, onların gerçekten de bir zihin teorisine sahip olduklarına ikna etmiştir. Sosyal zekâ seçiliminin maymunların, insansı maymunların ve insanların beyin büyüklüklerindeki artış için önemli bir sebep olduğu ve bir zihin teorisinin yaklaşık 5 milyon yıl önce şempanzelerin ve insanların ortak atalarında zaten mevcut olduğu sonucuna varabiliriz.

Şempanzeler vahşi doğada alet kullanırlar; örneğin bazı popülasyonlar fındık kırmak için taş kullanır. Bununla birlikte, esaret altında bile alet yapma kabiliyetleri oldukça ilkelidir. *Australopithecus*lar da alet kullanmışlardı ancak önceden tasarlayarak alet ürettiklerine dair inandırıcı bir kanıt yoktur. Bu becerinin ilk ortaya çıkışı *Homo habilis* kalıntılarıyla ilişkilendirilmiştir ama kullandıkları aletler düzensiz yontulmuş taşlardan çok az daha iyidir. *Homo erectus* ise, aleti yapan kişinin zihninde ulaşmak istediği sonucun bir görüntüsüne ve bunu gerçekleştirecek beceriye sahip olduğunu gösteren simetrik el baltalarının yapısıyla birlikte net bir ilerlemeye işaret etmektedir. Ancak daha önce de belirttiğimiz gibi şaşırtıcı derecede bir muhafazakârlık durumu devam etmiştir. Dolayısıyla, yaratıcılık eksikliğiyle birlikte teknik zekâda sınırlı bir artış olduğuna dair kanıtlar bulunmaktadır.

Modern insanlarda bile sosyal zekâ ile teknik zekânın bir dereceye kadar birbirinden bağımsız olduklarına dair kanıtlar bulunmaktadır. Örneğin otizm öğrencileri, otistik çocukların, diğer insanların davranışlarını ("halk psikolojisini") anlamada yetersiz kaldıklarını oysa cansız nesnelerin davranışlarını ("herkesin bildiği fizik kurallarını") anlamada ortalamadan daha iyi olduklarını öne sürmüşlerdir.

Son olarak, gelişmiş besin arama bulma becerileri için, dolayısıyla hayvanlarla, bitkilerle ve bunların dağılımları ve davranışlarıyla ilgili bilgi birikimi için bariz bir seçim gerçekleşmiş-

ti. Ama bu seçim, genel amaçlı zekâdaki bir artış sonucu mu yoksa özelleşmiş bir doğa bilgisi modülünün evrimiyle mi gerçekleşmişti? İkincisinin lehine olarak, tüm insan topluluklarının canlılar âlemi hakkında belirli fikirler paylaştıkları iddia edilmektedir. Bu fikirlerden birincisi, tüm canlıların bir ve sadece tek bir “doğal türe” ait olduğudur. Bir hayvan ya bir köpek ya bir kedi ya bir porsuk ya da bunun gibi bir şeydir. Yani, bir hayvan herhangi bir “türe” ait olmalıdır; iki türe ait olamaz ya da hiçbir türe ait olmaması mümkün değildir ve türünü de değiştiremez. İkinci olarak, doğal türlerin hiyerarşik olarak daha üst taksonlar altında sınıflandırılabilceği fikrini paylaşırlar; örneğin bir köpek bir et yiyen, bir memeli (bir balığın ya da bir sürüngenin vb’nin aksine) ve bir hayvandır (bir bitki değildir). İnsanların canlılara karşı olan bu evrensel tutumu, doğuştan gelen bir yatkınlığı yansıtıyor olabilir. Alternatif olarak bu fikirler, doğru ya da hemen hemen doğru oldukları için evrensel olarak inanılabilirlerdi ve canlılar âlemine dair bilgilerin önemli olduğu herhangi bir insan topluluğu tarafından öğrenilebilirlerdi. Özel bir doğa bilgisi modülü lehine olan ikinci bir argümana, çocukların bu inançları edinme hızlarıdır. Ancak özel bir modül iddiası henüz kesinlik kazanmamıştır.

Dolayısıyla, insanların sosyal, teknik ve doğa bilgisi zekâsında bir artışla ilgili kesin kanıtlar ve bu becerilerin altında yatan, kanıtların çok daha güçlü olduğu dilsel yeterlikten sorumlu modüle benzeyen, doğuştan gelen ve bir dereceye kadar bağımsız olan zihinsel modüllere dair de özellikle çocuk psikolojisinden elde edilen bazı ipuçları bulunmaktadır. Mithen, bu tür modüllerin varlığı durumunda tarih öncesi insanlığın aşırı muhafazakârlığının daha kolay anlaşılacağına işaret etmektedir. Teknik ve doğa bilgisi modülleri ayrı olsaydı, bu durum Alt Paleolitik araçların birçok özelliğini (örneğin, alet yapımında kemik, boynuz ya da fildişi kullanmadaki yetersizliği ve son 30.000 ila 40.000 yılda yapılan taş mızrak uçlarındaki büyük çeşitliliğin aksine, bu uçlardaki, farklı besin türlerindeki çeşitliliğe rağmen, zamana ve mekâna bağlı tekdüzeliği) açıklamaya yardımcı olurdu. Benzer bir biçimde teknik ve sosyal modüllerin birbirinden ayrı olması da hiçbir sanat formunun ya da hiçbir kişisel takı ya da süslemenin bulunmamasını açıklardı.

O halde iddia edilen fikir, yaklaşık 100.000 yıl kadar önceki modern insanın ortaya çıkışından evvel insan beyninin büyüklüğündeki artışın sosyal, teknik ve doğa bilgisi becerilerindeki artışla ilişkili olması ama bu becerilerin büyük ölçüde birbirinden bağımsız olmasıydı. Kesin bir tarihlendirme yapmanın çok zor olmasına rağmen, Mithen, dilbilgisi de dahil olmak üzere, dil yeterliğinin de bu dönemde evrimleştiğini öne sürmektedir. Yaklaşık 50.000 yıl önce başlayan ve süregelen birikimsel bir kültürel değişime yol açmış olan kültürel patlamayı, zihinsel modüller arasındaki izolasyonun dilin ortaya çıkışıyla birlikte kalkmasına bağlar. Buradaki asıl nokta, bir kez sosyal, teknik ve canlı varlıklar için kelimeler var olmaya başladı mı, aynı dilbilgisinin onlar hakkında bir şeyler söylemek için kullanılabilmesidir. Örneğin:

Taş fındığa çarptı ve kabuğunun ikiye ayrılmasına neden oldu.

John, Mary'yle konuştu ve kendisine yardım etmesi için onu ikna etti.

Başka bir deyişle dil, herkesin bildiği davranışlar, fizik kuralları ve doğa bilgisi arasındaki benzerlikleri görmeyi mümkün kılmaktadır. Bilim ve sanattaki yaratıcılığın benzerlikleri görmeye bağlı olduğu sıklıkla söylenen bir sözdür. Eğer Mithen haklıysa, zihindeki farklı alanlar arasındaki engelleri kaldırarak ve böylece bizi Alt Paleolitiklerin bir milyon yıllık muhafazakârlığından kurtaran ve ardından süregelen bir kültürel evrimi mümkün kılan şey dilin evrimiydi.

İnsan topluluğu modelleri

Platon ve Aristoteles'in zamanından bu yana filozoflar, toplum doğasını ve toplumun uyumlu bir şekilde işlemlerini sağlayacak yasaların nasıl tasarlanabileceğini tartışmaktadırlar. Bu nedenle, iki biyoloğun söyleyecek yeni bir şeyleri olduğunu iddia etmeleri biraz kibirli görünüyor olmalıdır. Yine de bu girişimde bulunmaya niyetliyiz. Öncelikle ne *yapmayacağımızı* açıkça belirtmeliyiz. İnsan topluluklarının, bir böcek topluluğu için uygun olan yöntemlerle (yani, bireylerin davranışlarını, kapsayıcı uyum başarısını –yani, bir bireyin davranışının akrabalarının uyum başarısı üzerinde etkili olmasını sağlayan uyum başarısı– en üst düzeye çıkarma bakımından açıklayarak ve daha sonra,

bir bütün olarak toplumun yapısını da bu bireylerin etkileşimlerinden ortaya çıkıyormuş gibi açıklayarak) analiz edilebileceğini savunmayacağız. Akrabalığın birey olarak insanların davranışlarını etkilemedeki rolünü küçümsememek gerekse de kültürel kalıtımın yaygınlığı böyle bir yaklaşımı yetersiz kılmaktadır.

Bununla birlikte, biyolojiden elde edilen iki görüşten yararlanacağız. Birincisi, insanlar da diğer hayvanlar gibi, doğal seçimle evrimleşmiştir ve bu nedenle geçmiş seçimler açısından anlamlı olması gereken yatkınlıklara sahiptir. İkincisi, karmaşık sistemler en iyi, basit modeller yaparak anlaşılır. Karmaşık bir sistemi anlamak için, sistem hakkında bilinen her şeyi içeren bir model oluşturulması gerektiğini düşünmek doğal görünebilir. Bu yöntem her ne kadar mantıklı görünüyorsa da biyolojide bunun sonuçsuz bir egzersiz olduğu defalarca ortaya çıkmıştır. Böyle olmasının iki sebebi vardır. Birincisi, model anlaşılamayacak derecede karmaşık bir hale gelir: Bir modelin amacı karıştırmak değil, basitleştirmektir. İkincisi, eğer yeterince karmaşık bir model oluşturulursa, modelin parametreleriyle oynayarak onun, istenen herhangi bir şeyi yapması sağlanabilir: Her şeyi tahmin edebilen bir model hiçbir şeyi tahmin edemez.

Dolayısıyla, biz de Sosyal Sözleşme oyunu olarak adlandırdığımız basit bir topluluk modeliyle başlıyoruz. Modelin temel varsayımı, topluluğun rasyonel davranan bir grup eşit bireyden oluştuğudur. Herkes işbirliği yaptığı anda, her birey, herkesin “kusurlu”, yani bencil, olduğu durumda olacağı halinden daha iyi olur. Buradaki sorun, işbirliğinin olduğu topluluklarda bireyin kusurlu olmasının bireyin yararına olmasıdır. Eğer herkes vergilerini öderse, vergi ödememek bireyin yararına olur; kimse vergisini ödemezse de okullar, hastaneler ya da yollar olmaz ve herkesin durumu daha kötüleşir. Dolayısıyla, işbirliğini sağlamak için bir zorlayıcı bir unsur bulunmalıdır. Öyleyse, herkesin şu sözleşmeyi kabul ettiğini varsayalım: “İşbirliği yapacağım, kusurlu davranan birisinin cezalandırılmasına katılacağım”. Bu, herkesin yararına olacak geniş kapsamlı bir işbirliği oluşmasını sağlamaz mıydı? Maalesef sağlamazdı. “Cezalandırmaya katılma” eylemi, büyük ölçüde olmasa bile, birey için pahalıya mal olurdu. Dolayısıyla topluluk, işbirliği yapan ancak cezalandırmaya katılmayan “bedavacılar” tarafından dolup taşardı.

Sözleşme, ilave bir taahhüt –“Cezalandırmaya katılmayan herhangi birisi olursa, onu kusurlu birisi olarak göreceğim.”– eklenerek kurtarılabilir. İşbirliği sorunu çözülmüş gibi görünür: Immanuel Kant’ın bir zamanlar belirttiği gibi, akıllı oldukları sürece, bir şeytan ırkı arasında bile işbirliğini sağlamak kolaydır. Modelin zayıf yönlerini ele almadan önce, ilk olarak bireylerin böyle bir sözleşmeye varmadan evvel hangi niteliklere sahip olması gerektiğini sormalıyız. Öncelikle bir dile sahip olmaları gerekir. İkincisi, bir zihin teorisine sahip olmaları gerekir: Birinin, diğerlerinin de kendisinininkine (benzer arzuları ve benzer mantık yetileriyle birlikte) benzer bir akla sahip olduğunu varsaymadıkça, onlara sözleşmeyi kabul ettiğini söylemesinin hiçbir anlamı olmazdı.

Sosyal Sözleşme oyunu, ‘rasyonel davranan eşit bireyler’den oluşan bir grup arasında işbirliğini sağlamanın o kadar da zor olmaması gerektiği hissini vermektedir. Modelin zayıflığı, elbette, rasyonellik ve eşitlik varsayımıdır. Eşitlik sorununa aşağıda geri döneceğiz ama önce rasyonellik varsayımını sorgulamalıyız. Yazdığımız gibi, alt grup tanımlamaları (Müslüman, Sırp ya da Hırvat; Tutsi veya Hutu; Yahudi ya da Arap; Protestan veya Katolik) bırakılıp ortak yarar için birlikte çalışılması halinde herkesin daha iyi olacağı, yabancılar ve birçok yerli için bariz olan dünyanın pek çok yeri bulunmaktadır. Oysa popülasyonun yeterli bir bölümü, bu tür bir işbirliğini imkânsız kılmak için, kendilerini bölgedeki insan popülasyonu ile bir bütün olarak özdeşleştirmek yerine alt grupların biriyle ya da diğeriyle özdeşleştirmektedir. Neden?

İpucu vermek gerekirse, grup kimliğinin ve dolayısıyla davranışın, rasyonel kişisel çıkarlardan olduğu kadar, ve hatta bu çıkarlar hariç tutulsa bile, mitlerden ve ritüellerden etkilenmesidir. Ritüellerle güçlendirilmiş, insanların kökenleriyle ilgili tarihi mitler insan davranışı üzerinde güçlü bir etkiye sahiptir. Peki, bu neden böyle olmalıdır ki? Aradığımız şey, evrensel bir insan karakteristiği olan mitler sayesinde sosyalleştirilme (ya da bakış açınıza bağlı olarak, fikir aşılama, beyin yıkanma) becerisinin evrimsel bir açıklamasıdır. Bir grubu birbirine bağlayan belirli hikâyeler, melodiler, giysiler ve ritüel davranışlar açıkça kültürel dir ancak bunlardan etkilenme yetisi doğuştan gelir ve

evrimsel bir açıklama gerektirir. İlk akla gelen açıklama, üyelerine grup sadakatini aşılayabilen insan gruplarının daha başarılı olması ve böylelikle gruptaki bireylerin grup sadakatini mümkün kılan genlerden daha çoğunu aktarmasıdır. Ama böyle bir açıklama akla yatkın mıdır?

Bu kitapta çoğu kez karşılaştığımız gibi yine, bireysel seçim ile grup seçilimi arasındaki uyumsuzlukla karşı karşıyayız. Arkeolojik kanıtlar, ilk insan gruplarının küçük olduğuna ve bunun da gruplar-arası seçilimi daha makul kılacağına işaret etmektedir. Fakat gruplar arasında geniş çaplı bir genetik alışveriş olduysa (diğer primatlarla kıyaslandığında bu olası gibidir), bu durum grup seçiliminin etkinliğini büyük ölçüde azaltırdı. Diğerleriyle rekabet halinde olan gruba avantaj sağlamadığı gibi, grup içinde de seçici bir avantajı olmadığı sürece, grup tanımlama yetisinin gelişmeyeceği düşünülmektedir. Bu nasıl böyle olabilirdi? Grup normlarını sahiplenmeyen bireylerin grubun diğer üyeleri tarafından cezalandırılması mantıklı bir cevap olabilir. Bu cevap ile Sosyal Sözleşme oyunundaki istikrarlı işbirliğinin oluşması için gereken sözleşmenin niteliği arasında bariz bir benzerlik vardır. Oyunda, rasyonel temsilciler arasındaki işbirliği, kusurluların cezalandırılmasını gerektirir. Evrimsel senaryoda, işbirliğinin mantıkla değil mitlerle ve ritüellerle teşvik edildiğini ve bireysel davranışın doğuştan gelen, bir ritüel tarafından etkilenme yetisine bağlı olduğunu ileri sürüyoruz. Eğer iki şey doğruysa, böyle bir yetinin doğal seçimle evrimleşeceğini iddia ediyoruz: böyle bir yetiye sahip bireylerden oluşan grupların daha başarılı olması ve bir grup içinde, tıpkı Sosyal Sözleşme oyununda kusurluların cezalandırılması gibi, bu yetiden yoksun bireylerin cezalandırılması.

Modern toplumlar, onlarca ya da yüzlerce değil milyonlarca insandan oluşmaktadır. Tek tanrılı dinler de sadece küçük bir gruba değil, bir bütün olarak topluma ya da tüm insanlara sadakati öğreten mitlerdir ancak yukarıda verilen örneklerin gösterdiği gibi, bu dinlerin hepsi komşular arasındaki düşmanlığı körüklemek için kolayca bozulabilir. Dille, dinle ya da tarihle bölünmemiş toplumlarda bile alt gruplar vardır. Daha önce de bahsettiğimiz gibi, Sosyal Sözleşme oyununun ikinci bir zayıflığı, toplumların eşit bireylerden oluştuğu varsayımıdır. Tarımsal

ve endüstriyel toplumlarda bireyler eşit değildir. Arazilere, fabrikalara ya da dükkânlara sahip bireyler köylülerden, fabrika işçilerinden ya da satış elemanlarından farklı seçeneklere sahiptir. Bir sosyal sınıfın üyeleri ortak çıkarlara sahiptir ve bu çıkarları gerçekleştirme mücadelelerini güçlendirmek için mit ve ritüel ortaya çıkarmaları şaşırtıcı değildir: “İnsanların bayrağı en koyu kırmızı/çoğu kez örttü şehitlerimizi⁴”. İlginçtir ki, bu grupların bağlılığı, grupların temellerini oluşturan servet eşitsizliğinin devam etmesine rağmen, bu yüzyılın ikinci yarısında zayıfladı. Bu durumun muhtemel sebebi, günümüz mit yaratıcılarının (televizyonun ve magazin basınının) toplumun fakir kesimi tarafından kontrol edilmiyor olmasıdır. Ritüel ve kişisel çıkar dışında onları birbirine bağlayan başka bir şeyin olmadığı Masonlar ve akraba bağının da önemli olduğu Mafya gibi gruplar da devam etmektedir. Son zamanlarda, cinsiyete dayalı gruplar politik bir gündem kazanmakta ve bağlılıklarını güçlendirmek için mitler ortaya çıkarmaktadırlar.

Bu kitapta anlatılan diğer geçişlerde olduğu gibi, modern toplumun ortaya çıkışı, geçmişte bağımsız ve rekabet halinde olan varlıkların işbirliğini gerektirmektedir. Muhtemelen, cinsiyetler arasındaki iş bölümü dışında çok küçük bir iş bölümüne sahip, en fazla birkaç yüz bireyin oluşturduğu popülasyonlar, çok geniş kapsamlı işbölümlerine bağlı olan milyonlarca insanın oluşturduğu topluluklara dönüşmüştür. İşbirliği, hem ortak çıkarlara dayanan akılcı formüle edilmiş yasalara ya da sosyal sözleşmelere hem de grup sadakatini aşıl原因an mit ve ritüellere bağlıdır. Ne yazık ki, mantık kolaylıkla anti-sosyal bencilliğe ve grup sadakati de kolaylıkla irrasyonel yabancı düşmanlığına yol açabilir. Kişisel çıkarların toplumsal yıkıma yol açmayacağı yasal sistemler ve bağlılığı bir bütün olarak insan türüne genişletecek olan mitler yaratmamız gerekmektedir.

Eski Yugoslavya’da doğan Miroslav Radman, komşular arasındaki kabile savaşlarına yol açan nefret ve zulüm hakkında yakın zamanda bir makale yazmıştır. Bu bölüm yazılana kadar makalesini görmemiştik. Bizim yaptığımız gibi, o da bu tür

4 Sanatçı Billy Brag tarafından seslendirilen *Red Flag* isimli, uluslararası işçi hareketindeki fedakârlıkları ve dayanışmayı vurgulayan sosyalist bir parçaya ait şarkı sözleri. —ç.n.

savaşlara yol açan insan içgüdüüne dair evrimsel bir açıklama aramakta ve bunun, insanın kültürel çeşitliliğinin değerinde yatıyor olabileceğini öne sürmektedir. Radman'ın açıklaması her ne kadar bizimkiyle tam olarak örtüşmese de o da bizim yaptığımız gibi, mitlerin ve ritüellerin bu tarz uyumsuzluklardaki önemini vurgulamakta ve nefretten ziyade hoşgörü üreten ritüeller üretmemiz gerektiğini savunmaktadır. Kültürel çeşitliliğe değer verilmesi büyük önem taşır ama bunun için acı bir bedel ödemek istemiyorsak, böyle ritüellere ihtiyacımız vardır.

BÖLÜM 13

DİLİN KÖKENİ

Toplumumuzu, dil olmadan hayal etmek imkânsızdır. Gece ve gündüz içinde yaşadığımız toplum dile dayanmaktadır. Biz uyurken bile, bizimle ilgili bilgiler kaydedilmekte ve belki de işlenmektedir. Dünyanın öbür ucundaki bir işe başvurduğumuzu düşünün. Başvurumuzun adil bir şekilde ele alınacağından ve taşınmayı istediğimiz ülkenin düzgün bir şekilde yönetildiğinden eminizdir ya da en azından öyle olduğunu umarız; yani, sosyal sözleşmeler gözetilmektedir. Yaşamlarımız, dil olmadan var olamayacak sosyal iş bölümlerine ve ayrıntılı sosyal sözleşmelere dayanmaktadır. Hiçbir maymun ya da yunus bir iş sözleşmesini, sözlü şekilde bile olsa, anlayamazdı.

Son yirmi senedir dilin, kuvvetli bir genetik bileşeni olduğuna dair inanç büyümüştür. Bir anlamda, dil yetimiz doğuştan olmalıdır; biz konuşabiliriz oysa insansı maymunlar konuşamaz ve bunun sebebi genetik olarak onlardan farklı olmamızdır. Bununla birlikte dil, iki şekilde doğuştan olabilir. Belki sadece, maymunlardan genel olarak daha zekiyiz ve konuşma yeteneği bu gerçeğin yalnızca bir yan ürünüdür. Ya da, ve bu gittikçe daha olası görülmektedir, beynimizde bir bilgisayarın “dil çipine” benzer belirli bir “dil organı” bulunmaktadır ve bu organ bir dereceye kadar genetik olarak belirlenmiştir, öyle ki, nöral bağlantılarının bazıları, harici uyarıcılar olmadan doğru bir şekilde ayarlanmaktadır.

Dilbilim devrimine en çok katkıda bulunanlar Noam Chomsky ve onun ekolüdür ve bu devrim üç ana fikre yol açmıştır:

1. Her bir doğal dil (Macarca, İngilizce vs) için sınırlı sayıda bir kural seti bulunmaktadır. Bu kurallar uygulanarak, o dildeki gramatik açıdan olası tüm cümleler oluşturulabilir. Bu kurallar listesine “üretici dilbilgisi” denilmektedir.

2. Çocukların, genetik kökenleri bağlı olmaksızın, herhangi bir insan dilini öğrenme becerileri vardır. Daha az bir dereceye kadar bu durum, ana dillerini halihazırda öğrenmiş olmaları kaydıyla, yetişkinler için de geçerlidir. Dolayısıyla, “evrensel dilbilgisi” olarak adlandırılan, herhangi özel bir üretici dilbilgisiyle başa çıkacak genel bir beceri bulunmaktadır.

3. Evrensel dilbilgisi, doğuştan olan kuvvetli bir bileşene sahiptir.

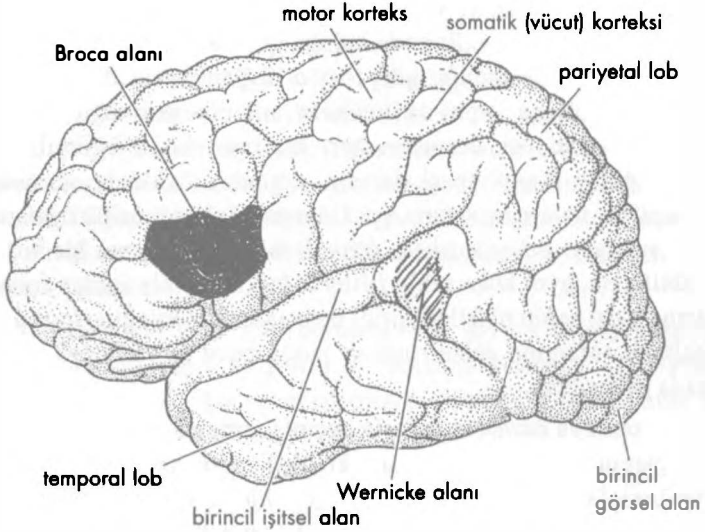
Eğer böyle doğuştan olan bir dil organı varsa, biyologların onun nasıl evrimleştiğini sormaları doğaldır. Bu soruyu cevaplamadaki güçlüklerin aşılmasıysa zordur. Belki de esas güçlük, dil yetimizin canlılar âleminde eşsiz oluşudur ki bu, aynı zamanda bir heyecan kaynağıdır. Gelişim, nispeten çalışması daha kolay bir alandır, çünkü maymunlar bile bizimki gibi bir dile sahip değilken *Drosophila* ve fareler gelişmektedir. *Homo erectus* ve Neandertaller gibi, en yakın atalarımızın soyu tükenmiştir ve dil fosilleşmez. Eğer atalarımız konuşabildikleri anda yazmaya da başlamış olsalardı bizim için daha kolay olurdu ama yazı geç keşfedilmişti. Steven Pinker yakın zamanda yayımladığı *The Language Instinct [Dil İçgüdüsü]* (1994) adlı kitabında, dilin evrimini yerinde bir şekilde fil hortumunun evrimine benzetmişti: fosilleşmeyen, fille-re özgü, karmaşık bir adaptasyon; buna rağmen çok az bilim insanı fil hortumunun doğal seçilimle evrimleştiğinden şüphe eder. Dil içinse çoğu insanın hâlâ şüphesi vardır ama yine de mantıklı bir alternatif açıklama ileri süremezler.

İnsanlık hali: Beyin mekanizmaları

Beynin belirli bölgelerinde meydana gelen hasarların dilde belirli bozukluklara sebep olduğu çok uzun zamandır bilinmektedir (Şekil 13.1). Ağır dil bozuklukları olan hastalara afazik denmektedir: Afazinin başlıca iki tipi Wernicke ve Broca afazileridir. Broca afazisi olan hastalar dilbilgisiyle ilgili ciddi güçlükler yaşarken, bazen akıcı afazik olarak adlandırılan, Wernicke afazisine sahip hastalarsa anlamsız dilbilgisel cümleler kurmaktadır.

Beyin hasarlarıyla ilişkilendirilmiş bazı olaylar sadece üzücü olmakla kalmayıp aynı zamanda ilk görüşte mantığa aykırı da gelmektedir. Örneğin bir hastanın şu şekilde şikâyetinde bulunma-

sı tamamıyla mümkündür: “Nesneyi görüyorum, onun ne olduğunu biliyorum ama onu adlandıramıyorum”. Sonunda anlaşılmıştır ki, bir kavram oluşturulması, o kavramla ilişkili kelimenin çağrılması ve kelime ile kavram arasında bir bağ kurulması beynin farklı bölgelerinde meydana gelmektedir. Daha fazla bölge de keşfedilmektedir. Beynin bazı bölgelerinin fiilleri, başka bölgelerin isimleri depoladığı ve hatta canlıları ifade eden isimler ile cansız nesneleri ifade edenlerin işlenmesinde nörolojik bir fark olduğu görülmektedir.



Şekil 13.1 Dilsel süreçlerde önemli olduğu bilinen Broca ve Wernicke alanlarının insan beynindeki konumları.

Bu gözlemler, dil organının doğuştan olma durumuyla uyumludur ama onu ispatlamaz. Herhangi bir lokalizasyon olmadan, “öğrenebilen” (iki nöron arasındaki bağlantıları, eğer nöronlar aynı anda aktifse kuvvetlendirerek, değilse de zayıflatarak), birbirine bağlı bir nöron ağıyla başladığını hayal edin. Bilgisayar simülasyonları göstermiştir ki, böyle bir ağ öğrendikçe bazı bölümleri, tamamen rastlantısal olarak, belirli görevlerle ilişkili hale gelmektedir. Eğer bu modele, belirli çıktıların (örneğin konuşmanın) olduğu kadar, belirli duyuşal girdilerin (duymanın,

görmenin vs) de lokalize olduğu gerçeği eklenirse o zaman sadece, fonksiyonlar ağı içinde lokalize olmakla kalmayacak, aynı zamanda aynı lokalizasyonlar farklı ağlarda, ya da benzetme yaparsak, farklı bireylerin beyinlerinde de görülecektir.

Bundan dolayı beyindeki lokalizasyon doğuştanlığı akla getirir ama onu ispatlamaz. Buna bağlı ikinci bir problem daha vardır: Beyin, dilbilgisel kurallara uymayı nasıl öğrenmektedir? Örneğin İngilizcede bir fiilin geçmiş zamanını oluşturma kuralı (-ed ekleme) nasıl saklanmaktadır? Birbirleriyle farklı uçlarda olan iki olasılık vardır. Bir olasılık, kuralların her şeyi yönettiğidir: Sadece tipik olan durumu (fiil + ed) değil, aynı zamanda *take*, *shake*, *forsake* fiillerinde olduğu gibi *ak* → *oo* ve *sing*, *ring*, *spring* fiillerinde olduğu gibi *i* → *a* değişimlerini de yönetir¹. Alternatif olansa, tıpkı kelimelerin anlamlarının öğrenilmesi gerektiği gibi, her durumun ayrı bir öge olarak öğrenilmesi gerektiğidir. Pinker (başkalarının yanında) bu iki uç görüşün verimli bir uzlaşısını önermişti: Düzensiz fiiller “sözlük öğeleri” gibi ayrı ayrı ezberlenirken, düzenli fiiller için genel bir kural olabilir. Bu, aynı köke sahip fiillerin farklı geçmiş zaman formlarına nasıl sahip olabildiklerini de açıklardı: Örneğin *ring/rang* (çalmak anlamına gelen *ring*) ve *ring/ringed* (çevrelemek anlamına gelen *ring*).

Düzenli ve düzensiz fiillerin geçmiş zamanlarını oluşturmada ayrı beyin süreçlerinin yer aldığı fikri nörolojik rahatsızlıkları olan hastalarla yapılan çalışmalarla desteklenmektedir. Çalışmalar, “hazırlama (*priming*)” kavramına dayanmaktadır. Bir insanın *goose* (kaz) kelimesini fark etme hızının, eğer önceden *swan* (kuğu) kelimesiyle hazırlanmışsa, daha yüksek olduğu gösterilmiştir. Eğer kelimeler birbirlerine yakın bir şekilde saklanırsa ya da daha genel olarak, iki kelimenin de saklanması arasında birtakım bağlantılar varsa bu bahsedilen durumun olması beklenirdi. Öyleyse, hem “her şey kurala bağlıdır” görüşünde hem de “her şey öğrenilir” görüşünde, *walked*’un *walk*’u ve *found*’un *find*’ı hazırlaması gerektiği beklenirdi: Neticede bir çiftin üyeleri arasında, ister kurala dayalı isterse öğrenilmiş olsunlar, bir bağlantı vardır. Ancak W. Marslen Wilson ve Lorraine Tyler, *found*’un *find*’ı ve

1 İngilizcede bu değişimler, telaffuz baz alınarak sırasıyla *ey* → *u* ve *i* → *æ* değişimi olarak belirtilirler. -ç.n.

swan'un goose'u hazırladığı hastalarda walked'un walk'u hazırlamadığını gözlemlemiştir. Bir başka hastadaysa, bunun tam tersini görmüşlerdi: Walked walk'u hazırlamıştı ama swan goose'u ve found find'ı hazırlamamıştı. Bu hastaların farklı beyin alanlarında hasar vardı. Bu durum, agramatik afazisi olan hastaların (cümle kurmada güçlük çekenler) düzenli olan yeni fiillerin çekiminde düzensiz olanlara göre daha fazla sıkıntı yaşarken, anomik afaziklerin (kelimeleri çağırmada güçlük çekenler) düzensiz fiillerle daha fazla sıkıntı yaşadığını gösteren önceki bulgularla iyi bir şekilde uyumaktadır.

Tüm bunlar, düzensiz fiillerin geçmiş zamanlarını oluşturma becerisinin sözcüklerin anlamlarını öğrenmeyle aynı mekanizmaya (her durum bir sözlük ögesi gibi öğrenilmelidir) dayandığı ve bu mekanizmanın da düzenli fiillerin geçmiş zamanlarını oluşturma mekanizmasından (öğrenilmiş olan bir kurala göre işlem yapılır) farklı olduğu izlenimi uyandırmaktadır. Bu tek başına, doğuştanlıkla ilgili çok az şey belirtir ama en azından da dil kurallarının beynin belirli alanlarında kendini belli ettiğini ortaya çıkartır.

Önemsiz bir soru gibi görülebilecek şey ("fiillerin geçmiş zaman halini nasıl oluştururuz" sorusu) üzerinde çok fazla zaman harcadık. Ancak araştırmalar, nörolojik ve psikolojik çalışmaların bir birleşiminin dil organının çalışma şeklini nasıl ortaya çıkarmaya başladığını ve aynı zamanda dil organının hangi anlamda doğuştan olduğunu keşfetmenin ne kadar zor olduğunu göstermektedir.

Dil edinimi

Anahtar soru, davranış bilimcilerin inanmamızı istediği gibi dili basitçe "deneme ve yanılma" mı öğrendiğimiz, yoksa insan beyninde fiziksel olarak doğuştan gelen, genetik bir temelle sahip birtakım içgüdüsel "bilgiler" mi olduğudur. İlginçtir ki, ikinci fikir tamamıyla yeni değildir: Bu fikir, on yedinci yüzyılda "felsefi dilbilgisi"nde ortaya çıkmış ama Romantizm akımının yükselişinden sonra unutulmuştur. Dilin, "dilsel girdi"den tamamıyla mahrum olduğunda gelişmeyeceği açıktır: Eğer hiç kimse sizinle konuşmazsa, konuşmayı öğrenmezsiniz. Tarihte

öyle dikkat çekici vakalar olmuştur ki bu vakalar, bir ana dili öğrenmek için ergenlik civarı sona eren bir “kritik dönem” olduğunu düşündürmektedir. Eğer bu kritik dönem içerisinde herhangi bir doğal dili öğrenme şansını kaybederseniz onu bir daha asla düzgün bir şekilde öğrenemeyebilirsiniz. Üzücü ama iyi belgelenmiş bir vaka, babası tarafından yıllarca kilit altında tutulmuş Genie isminde bir kıza aittir. Daha sonraları ona konuşmayı öğretmiş olsalar da kız dilbilgisi kurallarına uyumsuz bozuk bir İngilizce seviyesinin ötesine hiçbir zaman geçememiştir. Öyleyse, dilsel girdinin mutlak bir gereklilik olduğu görülmektedir. Ancak normal gelişim için gerekli olan girdi, görmenin gelişimiyle kıyaslanarak gösterilebileceği gibi, önemli ölçüde bir doğuştanlığa karşı geçerli bir argüman değildir.

Görsel sistem –göz, optik sinir ve ilgili beyin bölgeleri– son derece sofistike bir organ kompleksidir. Bu sistemin, ona sahip olan organizmanın uyum başarısını artıran, evrimleşmiş bir adaptasyon olduğuna dair kimsenin bir şüphesi yoktur. Büyük ölçüde doğuştandır: Renkli görmeden anatomik ayrıntılara kadar farklı bileşenleri etkileyen mutasyonların olduğu bilinmektedir. Öncelikle, dille kıyaslama yaparak, iki soru sorabiliriz. Eğer gelişimin ilk başlarında hiç girdi olmazsa görsel sisteme ne olur? İkincisi, eğer bu sistemin düzgün çalışması için tüm bileşenlerine ihtiyaç varsa (bir lens bir retina olmadan hiçbir işe yaramaz) o zaman bu sistem nasıl evrimleşmiş olabilirdi ki? Bu soruların cevapları artık bilinmekte ve memnun edicidir: Sırasıyla onlardan bahsedelim.

Yavru kediler, gözleri bağlı olduğu zaman, normal görüş kabiliyeti geliştirmezler. Eğer 8 haftadan önce göz bağı çıkartılırsa normal gelişim devam eder ama bu işlem daha sonra yapılırsa görme bozukluğu ömür boyunca kesinleşmiş olur. Dolayısıyla görsel sistemin, gelişimi için harici uyarıcılar alması gerektiği kritik bir dönem bulunmaktadır. Bu sistemin nöroanatomişi nispeten iyi bilinmektedir. Nöronlar arasındaki sinaptik bağlantıların uyarıcılara tepki olarak geliştiği ve uyarıcıların yokluğundaysa kaybolduğu ortaya çıkmıştır. Böylelikle kedilerde, uygun görsel girdi verildiğinde organizma için faydalı olan düzgün görmeyi oluşturan, doğuştan gelen bir görme edinim cihazı bulunmaktadır. Görmeyi geliştirme kapasitesi, beynin özel olarak önceden belir-

lenmiş bir bölümüne gereksinim duyar: Diğer bölümler onun yerine kullanılamaz. Büyük olasılıkla, düzgün bir görsel sistemin kurulumu o kadar zor bir iştir ki uyarıcıların kendileri süreçte başlama işareti olarak kullanılırsa bu kurulum daha kolay başarılmaktadır. Kıyasladığımızda, dilin edinimi de dilsel girdiye ihtiyaç duyar ve aynı zamanda beynin önceden belirlenmiş bölümlerine bağlı olabilir. Görsel ya da dilsel bir sistem, yaşamın ilk dönemlerindeki uygun girdilere ve aynı zamanda genetik olarak belirlenmiş beyin yapılarına bağlı olabilir.

İkinci soruya dönersek, gözün evrimsel kökeni biyologları ve ve biyolog olmayanları nesiller boyunca büyülemiştir. William Paley onu, tasarım argümanının bir parçası olarak *Natural Theology* [*Doğa Teolojisi*] adlı kitabında kullanmıştı. Biyologlar ise, gözde birçok iyi “mühendislik” olduğunu kabul ederken, Richard Dawkins’in başarılı benzetmesini ödünç alırsak, mühendis kesinlikle kördü: Göz, kalıtsal varyasyonların doğal seçilimle evrimiydi. Dan Nilsson ve Susan Pelger, bu prensibin çarpıcı bir gösterisini yapmıştı. Gözle ilgili olarak, günümüzdeki bazı basit omurgasızlarda bulunan basit bir ışığa duyarlı hücre grubundan başlayıp insanlarda ve kafadanbacaklılarda bulunan “mükemmel” bir kamera gözüne kadar devam eden düzgün bir evrimsel yol göstermişlerdir. Bu ara yapılar dizisi boyunca yapılacak olan tüm “yolculuk” yaklaşık 400.000 nesilde tamamlanabilmektedir (söz konusu özellikler için orta düzeyde kalıtsallık, zayıf seçim ve küçük genetik varyasyonlar olduğunu varsayarak). Karmaşıklık bakımından muhteşem organımızdan (ya da yeterince tuhaf biçimde bizimkine çok benzer görünen ahtapotunkinden) uzak olan ilkel bir göz bile, eğer hayvanın görmesi gerekiyorsa, adaptasyoncu bakış açısına göre hiç olmamasından çok daha iyidir. Ara karmaşıklık seviyesindeki gözlerin hâlâ hayvanlarda mevcut olması özellikle şanstır: Gözün evrimsel geçmişinin yeniden inşası, “dil organı”nıkiyle karşılaştırıldığında kolay bir iştir: Dil yalnızca fosilleşmemekle kalmaz, aynı zamanda hiçbir ara formda da bulunmamaktadır. Yine de evrimciler bu tarz ara formların yaşamış olması gerektiğinde ısrarcıdır.

Böylelikle, gözün hikâyesinden üç sonuç ortaya çıkmaktadır:

(1) Bir “görme edinim cihazını” kalıtım yoluyla almak, tam gelişmiş fiziksel olarak değişmez bir görsel çözümleyiciyi kalı-

tımla almaktan daha kolaydır; (2) görsel çözümleyici bir kez “kurulunca” köklü bir yeniden yapılandırmaya karşı dayanıklıdır –bunun sonucu olarak bu çözümleyicinin kedilerdeki gelişiminde kritik bir dönem vardır; (3) göz, ışığa duyarlı sinirlerle donatılmış bir hücreden aşamalar halinde karmaşık bir organa ortak evrimsel mekanizmalarla evrimleşmiş görünmektedir.

Hem dil organının evriminde hem de bireyin gelişimi sırasında benzer şeyler gerçekleşiyor olabilir. Noam Chomsky ve takipçileri tarafından kuvvetli bir şekilde öne sürülen bir argüman, “uyaranın yetersizliği” olarak adlandırılmaktadır. Bir cümle içindeki kelimelerin ve dilbilgisel öğelerin sırası değiştirildiğinde çoğu zaman anlaşılmaz, abuk subuk cümleler ortaya çıkar. Çocukların, bir parça içsel “kılavuz” olmadan, sadece duyulan örneklerle dayanarak hangi cümlenin dilbilgisi kurallarına uyup hangisinin uymadığını anlamasına imkân yoktur. Bu yetmezmiş gibi, çoğu ebeveyn çocuklarının dilbilgisi hatalarını düzeltmez (ebeveynlerin, çocuklarının küfürlü kelimeleri söylemeleri konusunda çok daha fazla endişelendikleri görülmektedir). Son araştırmalar açıkça doğrulamaktadır ki çocukların dilbilgisel karışıklıkları 2 ila 4 yaşları arasında “içgüdüsel” olarak anlamaları, geleneksel öğrenme mekanizmasına göre beklenenden çok daha iyidir. Dolayısıyla beyinde, dilsel girdi tarafından tetiklenmesi gereken ve böylece çalışması sonunda düzgün bir dilin gelişimine yol açan bir “dil edinim cihazı” varmış gibi görünmektedir. Doğuştan olduğu düşünülen şey, *tamamıyla gelişmiş dilbilgisel bir işlemci değil*, bu dil edinim cihazıdır.

Dil organını akort etmek

Buraya kadar her şey yolundadır. Peki o zaman çocukların kendi dillerini neden onca yıl boyunca öğrenmesi gerekir ve neden, takdire değer ilerlemelerine rağmen, bu dönem süresince dilbilgisi hataları yapmaya devam ederler? Neden insanlar “dilsel girdi” olmadan, birer yetişkin olarak dillerini düzgün bir şekilde kullanamazlar? Zaten neden dilbilgisi öğrenmek zorundayız ki; neden hepsi doğuştan gelmez? Neden, sadece kelime hazinesi anlamında değil, aynı zamanda üretici dilbilgisi bakımından da bu kadar çok dil vardır? Evrensel dilbilgisi neden tek başına

yeterli değildir? Bu sorulara ve aynı zamanda dil içgüdüsünün geleneksel mutasyon ve seçim evrimsel süreçleriyle ortaya çıkmış olup olamayacağı sorusuna cevap vermeye çalışacağız.

Belki de bu sorulardan cevaplaması en kolay olanı, kelime hazinemizin neden doğuştan değil de öğrenilmiş olduğudur. Eğer kelimeler doğuştan gelmiş olsaydı, kültürel evrim genetik evrimden daha hızlı olamazdı: Torna-vida [*screw-driver*] sözcüğü gibi dilsel inovasyonların kullanılabilmesi için önce genetik olarak özümsemeleri gerekirdi. Herhangi türde bir ifadenin yapılabileceği bir dilbilgisine ihtiyacımız vardır ama her bir ifadenin mevcut içerikleri genetikten ziyade kültürel olmalıdır.

Gelişimin kritik bir dönemi içerisinde öğrenilmiş olması gereken neden bu kadar çok doğal dil bulunduğunun sebebi iki düşünceye bağlı görünmektedir: Dil, mümkün olan en kısa sürede öğrenilmelidir ve bir dili öğrenmenin en kolay yolu, belki de olası tek yolu, dil edinim cihazı yöntemini kullanmaktır. İkincisinin bakımı büyük olasılıkla zaman içinde maliyetli olur, çünkü sinapsların esnek (plastik) ve seçeneklerin açık bırakılmasını gerektirmektedir.

Macarca ve İngilizce gibi farklı üretici dilbilgileri aynı dil organının alternatif çalışma modlarıdır. Bu da şu soruyu doğurur: Dil organı bazı nöronal düzenlemeleri diğerlerine göre daha kolay oluşturduğu için, bazı dilbilgilerini öğrenmek diğerlerine göre daha mı kolaydır? Bilmiyoruz, ama Derek Bickerton'ın karma diller ve kreol dilleri üzerinde yaptığı çalışması cevabın “evet” olabileceğini göstermektedir. Karma dil, bazı eski kolonilerde bulunan “ücretli kölelik” topluluklarında çoğu zaman olduğu gibi, ortak dile sahip olmayan yetişkinlerin buluştuğunda ortaya çıkan bir iletişim aracıdır.

Karma dillerden aşağıda daha ayrıntılı olarak bahsedeceğiz; şimdilik onun, dilbilgisi olmayan sınırlı bir iletişim aracı olduğunu söylemek yeterlidir. Kreol dilleri ise, ana dilsel girdinin karma dil olduğu bu tarz topluluklardaki çocuklar büyürken ortaya çıkan dillerdir. Bu tür Kreol dilleri, tamamen gelişmiş bir dilbilgisine sahip düzgün dillerdir. Şaşırtıcı olan iddiaysa, varyasyon olmasına rağmen, farklı topluluklarda ortaya çıkan dilbilgilerinin, birbirlerinden binlerce kilometre uzaklıkta olsalar bile birbirlerine çok benzer olmalarıdır; buna bir örnek olarak,

“çift olumsuzun” Kreol dillerinde genellikle dilbilgisine uygun olması gösterilebilir. Bu durumlar için, ebeveynlerin düzgün diller konuştukları ve onların etkisinin yeni Kreol dilbilgisinin meydana gelmesinde belirleyici olduğu hâlâ iddia edilebilir. Ancak, o zamandan beri elde edilen bağımsız kanıtlar göstermektedir ki çocuklar, harici tek dilsel girdi karma dil-benzeri bir şey olduğunda bile düzgün bir dilbilgisine sahip bir dil evrimleştirebilmektedir. İşaretleri sadece bir karma dil seviyesinde yapabilen ebeveynlerin etkisinde işaret dilini öğrenen sağır çocuk grupları, etrafta konuşacak, işaret dili konusunda uzman yetişkinler olmadığında bile, sofistike bir dilbilgisine sahip işaret dili geliştirerek ebeveynlerinin dilbilgisel seviyesinin çok ötesine geçmektedirler. Kreol dilleri iki yönden aydınlatıcıdır: Çocuk topluluklarının dilsel yaratıcılıklarını resmederler ve ortak özellikleri sayesinde, ortak evrensel dilbilgimiz göz önüne alındığında hangi belirli üretici dilbilgisinin en kolay bir şekilde ortaya çıktığına dair ipuçları sağlarlar.

Gerçekten doğuştan olan şey ya da evrensel dilbilgisinin doğası nedir

Cümlelerin, her dilde, isim ve eylem öbeklerinin uygun bir şekilde birleştirilmesiyle kurulduğu yaygınca kabul edilen bir düşüncedir ve bu, daha ayrıntılı biçimde Şekil 13.2’de açıklanmıştır. Ana dili İngilizce olan okurlar “Bu Jack’in yaptığı ev [*This is the house that Jack built*]” çocuk tekerlemesini hatırlarsa bu fikri daha iyi anlayabilirler². Belirli bir dildeki mevcut üretici dilbilgisi kuralları oldukça karmaşık gelebilir. Bir örnek vermek adına, şu soruya bakalım:

Kimi gördüğünü nasıl biliyorsun? [How do you know who he saw?]

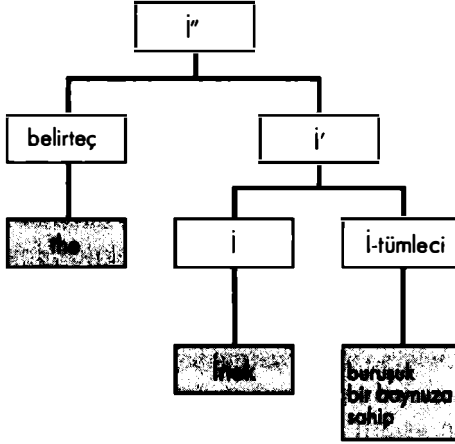
Yukarıdaki soru dilbilgisi açısından doğrudurken şu soru yanlıştır:

Nasıl gördüğünü kimi biliyorsun? [Who do you know how he saw?]

İngilizceye makul seviyede hâkim olan çoğu insanın bunu görebilmesine rağmen, ana dili İngilizce olan son derece eğitilmiş insanlar bile, dilbilimci olmadıkları sürece, bunun neden böyle

2 Bu tekerlemenin her satırında bir isim öbeği cümleye eklenerek söylenir ve isim öbekleri eklene eklene tekerleme devam eder. –ç.n.

olduğunu açıklayamaz. Açıklama, boş ögelere dayanılarak yapılmaktadır. İkinci soru, *Who do you know how he saw —?* şeklinde yazılmalıdır ve “—”, *saw*’a ait nesnenin taşındığı yeri göstermektedir (ilk cümlede *saw*’un belirttiği nesne *who*’dur). Ancak, dilbilimcilere göre, bu taşıma işlemi üzerinde *wh-* ile başlayan bir sözcüğün *how* kelimesinin işgal ettiği bir alan boyunca taşınamayacağını belirten bir kısıtlama bulunmaktadır.



Şekil 13.2 Bir isim öbeğinin yapısı. *İ* (cow) öbeğin baş sözcüğüdür ve tek bir kelime olmalıdır. Önce *N'* noduyla tümlecine (*with a crumpled horn*) bağlıdır ve *N'* de *N''* noduyla artiklele (*the*) bağlanarak tam bir isim öbeğini ifade eder. Öbeğin baş sözcüğü, *N*, tek bir kelime olması gerekirken, tümlecin kendisi bu örnekte olduğu gibi bir isim öbeği olabilir. Bundan dolayı isim öbekleri iç içe geçen matruşka bebeklerine benzer.

Bu kısıtlama hemen göze çarpmaz ama dilbilimciler boş ögeler varsayımının bu ve dilbilgisel açıdan bununla ilişkili birçok olguyu açıklamanın en kolay yolu olduğunu iddia etmektedir. Haklı olabilirler, ancak olguları açıklamak için daha basit bir kural olmadığından emin olamayız. Ya da belki evrim, tarihsel sebeplerden dolayı daha karmaşık bir sistem seçmişti; eğer öyle oluyorsa gerçekten aradığımız kural, dilbilimcilerin önerdiğinden çok daha karmaşık olurdu. Her durumda, konuşurken bilincinde olmadığımız bir kurala hiç çaba harcamadan uyuyor olmamız ilgi çekicidir.

Chomsky'nin kendisi tarafından desteklenen ve minimalist program olarak adlandırılan dilbilimindeki yeni bir girişim, dilbilgisine uyumlu cümleler kurmak için kelimelerin nasıl birleştirilmesi gerektiğini belirleyen olası en basit kuralları formülleştirilmeyi amaçlamaktadır. Ayrıntılarına giremeyiz, ama Robert Berwick'in ardından, kimya kurallarıyla bir benzetme kurarak bu yaklaşımın nasıl bir şey olduğunu anlatmaya çalışacağız. Bu yapacağımız şey garip görünebilir. Sonuçta, çoğu insan kimyayı, dile göre daha az bilmektedir. Yine de kimya kuralları nispeten daha iyi anlaşılmaktadır, oysa evrensel dilbilgisinin doğası hâlâ büyük oranda bir gizemdir.

Öncelikle, neden böyle bir benzetmenin yardımcı olabileceğini düşünmemizin bir sebebi vardır. Kimyada, çok az sayıdaki atom türü –hidrojen, oksijen, demir vs– muazzam sayıda farklı bileşiği oluşturmak üzere birleşebilir ama atom birleşmelerinin hepsi kararlı bileşikler oluşturmaz. Aynı şekilde, çok az sayıdaki kelime türü –isimler, fiiller, zarflar vs– muazzam sayıda cümle kurmak üzere birleşebilir ama tüm birleşmeler dilbilgisi kurallarına uymaz. Öyleyse bir benzetme yapılabilir ve bu kitabın birer okuru olarak sizlerin de şimdiye kadar keşfetmiş olacağı gibi, benzetmelerin yararlı fikirleri oluşturmadaki gücüne yürekten inanıyoruz.

Kimya güçlü, sofistike ve büyük oranda anlaşılmaz (bu kitabın yazarlarından biri için olduğu gibi) bir bilim dalıdır. Yine de atomların nasıl birleştiklerini belirleyen kurallar kolaylıkla açıklanabilir. İlki değerlik (valans) kavramıdır. Her atom türünün birden dörde kadar bağlantı noktasına sahip olduğu düşünülebilir ki bu bağlantı noktaları sayesinde diğer atomlarla bir molekül oluşturmak üzere bağlanabilir. Bu bağlantı noktalarının sayısı o atomun değerliği olarak bilinir. Örneğin hidrojenin (H) değerliği 1 ve oksijenin (O) değerliği 2'dir. Dolayısıyla H–O–H ya da H_2O olacak şekilde bir oksijen iki hidrojen atomuna bağlanarak su molekülü oluşturulabilir, ama O–H–O oluşturmak üzere iki oksijen atomu bir hidrojen atomuna bağlanamaz. Elbette, bütün olay bu değildir ama basit birleşme kurallarına uyulduğu doğrudur. İkinci bir kural da “altgrup” kuralı olarak adlandırılabilir. Bir molekül bir kez oluşturulduğunda, bu molekül atomlarının moleküller oluşturmak üzere bağlanmalarını yöneten kurallara

benzer kurallarla diğer moleküllere bağlanan bir birim olarak davranabilir. Örneğin nükleotidler bir kez oluştuklarında, daha karmaşık bir molekül olan DNA'yı oluşturmak üzere uç uca bağlanabilirler: Bu gerçekleştiğinde de her nükleotid bağlanması sonucu ortama tam olarak bir su molekülü çıkar.

Dille nasıl bir benzetme yapılacağı şimdi daha anlaşılır olmalıdır. Kelimelerin de cümleleri oluşturmak üzere nasıl bağlanabileceklerini belirleyen kurallar vardır. Ayrıca, sözcük grubu yapısı (Şekil 13.2) bir cümle içindeki tek bir kelimenin bir kelime grubuyla yer değiştirilebileceğini göstermektedir: Örneğin *cow, cow with a crumpled horn* ile yer değiştirilebilir. Öyleyse buradaki esas fikir, kelimelerin sadece eşleşen kelimelerle birleşmesini sağlayan atomlardaki değeriğe benzer bir özelliğe sahip olmasıdır. Kelimeleri cümlelere dönüştüren, kimyasal reaksiyona benzer bir birleştirme işlemi vardır. Eğer birleştirme bozursa birisinin dilbilgisi kurallarına aykırı afazisi var demektir. Eğer değerliklere benzer olan kelime özellikleriyle ilgili bir problem varsa bir sonraki kısımda anlatılan özellik-görmez bir dilbilgisi meydana gelir.

Bu benzetmede, dil ile kimya arasında anlamın ortaya çıkması bakımından bir fark vardır. *Köpek postacıyı ısırdı ve At çimen yedi* cümleleri, dilbilgisi yapısı olarak birebir aynı olmalarına rağmen farklı anlamlar içermektedir. Herhangi bir dilde, anlamlarının öğrenilmesi gereken birçok isim vardır ama bu isimlerin birleşmelerini belirleyen kurallar –değerlikler– aynıdır.

Bu kısmın başındaki sorunun kısa cevabı evrensel dilbilgisinin doğasını bilmediğimizdir. Basit bir şekilde iç gözlem yaparak bunu keşfedemeyiz. Peki, cevabı hiç bilecek miyiz? Biyologlar olarak, cevabı keşfetmekteki en güçlü aracın, uzun vadede, genetik olabileceğini tahmin ediyoruz.

Genetik

Eğer dil yeteneğimizin doğuştan gelen bir bileşeni varsa o zaman, bu özelliğin genetik varyasyonu da olmalıdır. Hepimizin okul yıllarından bildiği gibi, insan popülasyonunda hem ana dilimizde hem de yabancı dilde belirgin bir nicel dil becerisi varyasyonu bulunmaktadır. Bu gözlemlenen varyasyonun ne

kadarının genetik olduğu bilinmemektedir ve bunu test etmek de zor olurdu. Öte yandan, iyi tanımlanmış bazı dilbilgisi bozukluklarına yol açan nitel varyasyon daha kolay analiz edilebilir olmalıdır. Ancak böyle olması için de bozukluğun dile özgü olması gerekir. Dil bozukluğunun düşük IQ ya da sağırılık gibi diğer yetersizliklerle ilişkili olacağını ve kısmen bu yetersizlikler tarafından meydana geleceğini düşünmek kolaydır. Bu ilişkili bozuklukların dil yetersizliği olmadan gerçekleştiği vakalar bulmalıyız; ve bunun tam tersi, bu komplikasyonların her zaman dil yetersizliğine eşlik etmemesi gerekmektedir. Buna ikili ayrışma denir.

Böyle varyasyonların on binlerce yıldır var olması gerekirken, genetiğin dahil olduğuna dair ilk belirgin kanıt yalnızca birkaç sene önce Myrna Gopnik tarafından yayımlanmıştır. Vaka, garip bir dil problemine (disfaziye) sahip İngilizce konuşan bir aileyle ilgiliydi: Geçmiş zaman ve çoğul ekleri gibi dilbilgisel özelliklerle ilgili sorunları vardı. Birkaç örnek cümle verelim:

She remembered when she hurts herself the other day.

Carol is cry in the church.

On Saturday I went to nanny house with nanny and Carol.

Problem çok bellidir: *-ing* gibi, düzenli dilbilgisel özellikler eksiktir. Düzensiz bir fiil olan *went* sözcüğünün doğru kullanıldığına dikkat edin, çünkü hastanın onu, diğer herkes gibi özel bir durum olarak öğrenmesi gerekliydi ve öğrenebiliyordu. Bazı aile üyeleri şunun gibi basit testleri tamamlamada sıkıntı yaşıyordu: Birisine, garip bir hayvan resmi gösterilip onun *wug* olduğu söyleniyordu; içinde o hayvandan birkaç adet olan başka bir resim gösterilip bunların ne olduğu sorulduğundaysa bu kişi *wugs*³ cevabını veremiyordu.

Hastaların yapamadıkları şeyin, şimdiki/geçmiş zaman, tekil/çoğul ya da iyelik (*nanny* yerine *nannie's*) ifadeleri için bir

3 Aslında *wug* diye bir hayvan yoktur. Burada hastanın yapması istenilen şey resimde görülen hayvanın (yani, daha önce duymadığı bir hayvanın) çoğul halinin türetilmesidir. İngilizcede bir kelimenin çoğul hali genellikle kelimenin sonuna *-s* eklenerek elde edilmektedir. Bu yüzden hastadan beklenen cevap *wugs*'tur. -ç.n.

kelime şeklinin nasıl değiştirilmesi gerektiğiyle ilgili genel kuralları öğrenmek olduğu görünmektedir. Dolayısıyla, örneğin *watch* fiilinin geçmiş zaman çekiminin *watched* olduğunu bir sözlük ögesi olarak öğrenebiliyor ama onu diğer fiiller için genelleştiremiyorlar; yani, *wash* fiilinin geçmiş zaman çekiminin *washed* olduğunu bilmiyorlar. Aile soyağacı (Şekil 13.3), bir cinsiyet kromozomundan ziyade sıradan bir kromozom üzerindeki tek bir baskın genin bu bozukluğa neden olduğunu göstermektedir. Konuyla ilgili daha fazla genetik çalışmanın yapılması daha iyi olurdu ama yine de o zamandan beri Fransız, Japon ve Yunan vakaları da tespit edilmiştir.

Bu çalışmanın yorumu evrensel olarak kabul edilmemiştir. En sık itirazlar, hastaların işitsel ve/veya söyleyiş işlemeyle ilgili problemleri olması ve dilbilgisel komplikasyonların birer yan ürün olarak meydana gelmesiydi; ya da genel bir bilişsel bir problemle karşı karşıya bulunmaktayız. Bunları sırasıyla tartışalım.

Hastalar, örneğin, işitsel işlemedeki bir hatadan dolayı geçmiş zaman çekimli fiillerin sonundaki küçük /-d/ sesini duyamıyor olabilirlerdi. Ancak, geçmiş zaman çekimi diğer dillerde farklı şekilde dikkat çekici olmasına rağmen, problem devam etmektedir. Ayrıca, hastalar benzer hataları yazarken de yapmaktadır. *Walked* gibi bir şey söyledikleri zaman, bu onlar için otomatik bir *walk + -ed* değil, bunun yerine ayrı bir kelime ya da *bilinçli* üretilmiş bir formdur. Örneğin çok uzun bir konuşma terapisinden sonra, hastalar çoğul kelimeler için kelimeye bir /-s/ sesi (yani, *plates* ya da *claps* sözcüklerindeki gibi bir “hiss”) eklemeleri gerektiğini öğrenebiliyor ama görünürde bunu bizim yaptığımızdan farklı bir şekilde yapıyorlar: “Sas” ve “wug” sözcüklerinin çoğullarını oluşturup bunları sırasıyla “sasss” ve “wug-s” olarak söylüyorlar; oysa biz “sassez” ve “wug-z” olarak söyleriz.

Genel bir bilişsel problem olduğu fikriyle alakalı olarak ise, başka problemlere sahip hastaların olduğu doğrudur ama çoğu sahip değildir. Örneğin dil bozukluğu olan birisi roket bilimcisidir. Tıpkı dil bozukluğu olan insanların çoğu zaman normal bir IQ’ya sahip olması gibi, çoğu düşük IQ’ya sahip ya da diğer bilişsel güçlükler yaşayan insanların da düzgün bir dil becerisine sahip oldukları doğrudur. Ayrıca, dil bozukluğu olanların beyinlerinde anatomik olarak tanımlanabilir bir deformasyon olduğu-

nu gösteren nörolojik veriler bulunmaktadır. Bu durumun tek başına ya da başka problemlerle ilişkili bir dil bozukluğuna yol açması olasıdır; ikinci olasılık doğru olsa bile bu ilişkili problemlerin, onların yokluğunda da meydana gelen dil bozukluğunun sebebi olmaları gerekmez.

Son yirmi yılda gelişim genetiği alanında çok çarpıcı gelişmeler yaşanmıştır (bkz. Bölüm 10). Artık gelişimsel mutantlar sayesinde genetik olarak çeşitli olan bileşen süreçleri parçalara ayırıp inceleyebiliyoruz: Normal sistemin nasıl çalıştığını en iyi ortaya çıkaran, kusurlu oluşumlardır. Benzer ilerlemeyi dilsel genetik bilimi için de bekliyoruz. Ancak bu iş çok daha zordur, çünkü dil insanlara özgüdür ve bu yüzden bireyleri arzu edildiği gibi çaprazlamak ya da onlarda mutasyonlara sebep olmak yerine, mevcut aile soyağaçlarının analiziyle sınırlıyız.

Alarm çılgınlıklarından Babil Kulesi'ne: dil yetisinin evrimi

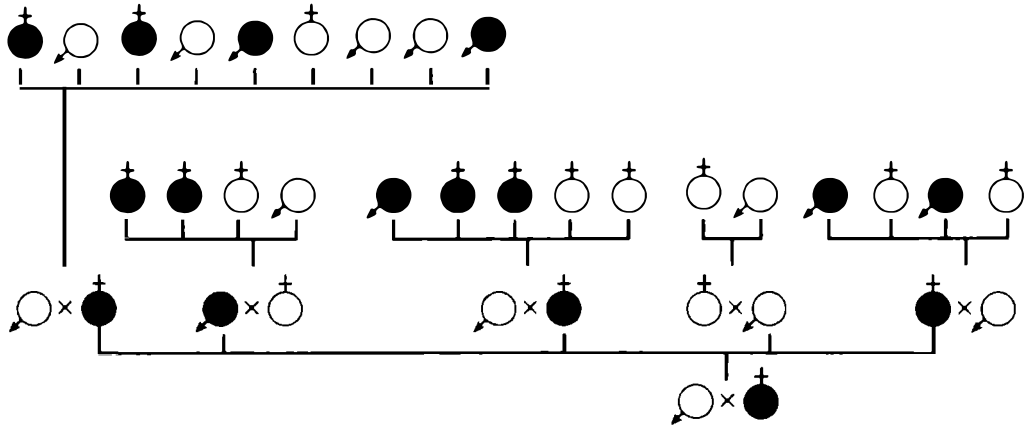
Köprü kurulması gereken evrimsel boşluk, “protodil” ile Chomsky’nin evrensel dilbilgisi arasındadır. Protodilin örnekleri arasında karma diller, iki yaşın altındaki çocukların dili, maymunların öğrenilmiş dili ve dilsel mahrumiyet içinde yetiştirilen insanların dili bulunmaktadır. Bazı örnekler Tablo 13.1’de verilmiştir. Protodilin karakteristikleri şunları içermektedir:

1. Kelimelerin Saussure’cü işaretler olarak kullanımı (Şekil 13.4); yani, bir kelime hem söyleyen hem de dinleyen için bir kavramı temsil etmelidir.

2. *If, that, the, when, in, not* gibi hiçbir şey ifade etmeyen, tamamıyla dilbilgisel olan öğelerin yokluğu.

3. Hiyerarşik söz diziminin –örneğin yukarıda bahsedilen sözcük gruplarının– olmayışı.

Dilin bu önemli özelliklerinin yokluğuna rağmen, bu tarz protodillerde zaten çok fazla özellik vardır. Özellikle, birçok dilbilimci *vahşi doğadaki* hayvanlar tarafından kullanılan uygun kelimeler için inandırıcı bir örnek bulunmadığını iddia edecektir. Örneğin vervet maymunlarının savaşçı kartallar, leopardlar ve pitonlar için kullandıkları işaretleri düşünün. Yetişkin maymun-



Şekil 13.3 Özel bir dil bozukluğuna sahip ailenin soyağacı, Myrna Gopnik'e izafeten. Etkilenen bireyler dolu yuvarlaklarla gösterilmiştir; ♂ bir erkek bireyi, ve ♀ bir dişi bireyi belirtir.

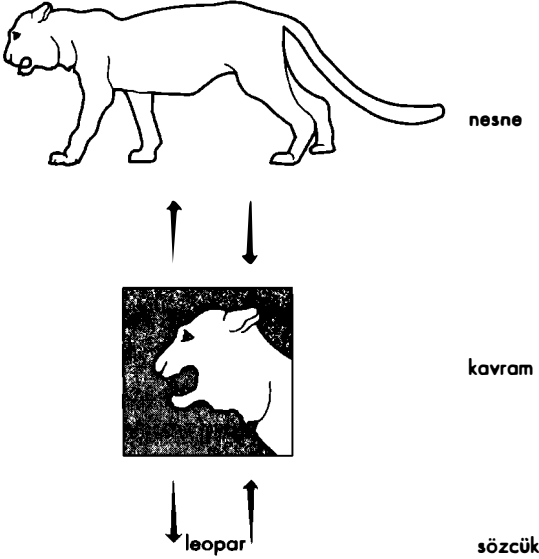
ların, farklı avcılarını gördükleri zaman farklı çığlıklar attıkları kabul edilmektedir. Yavru maymunlar, örneğin kartal çığlığının uçan nesnelere karşılık olarak atılması gerektiğini öğrenmeden bilir ama onun doğru uygulamasını öğrenmelidir: Başlarda bu çığlığı, zararsız diğer kuşlar, hatta düşen bir yaprak için bile atabilirler. Böyle bir çığlığı duyan maymunlar ona uygun olarak tepki verir; bir dalın ucuna tırmanmak eğer etrafta bir leopar varsa iyi bir fikirdir ama eğer kartal varsa değildir. Ancak, ve burası çok önemli bir noktadır, bir vervet maymununun piton için alarm çığlığı duyduğunda beyinde gerçekten bir yılan kavramı oluştuğuna dair bir kanıt yoktur; bu çığlığa neden öyle olduğunu bilmeden tepki gösteriyor olabilir. Bundan dolayı Şekil 13.4'teki bir ok eksik olabilir.

Tablo 13.1 Protodil örnekleri: A, 2 yaşındaki çocukların dile getirdikleri; B, insanlar tarafından yetiştirilmiş bir şempanzenin işaret ifadeleri; C, 13 yaşına kadar dilsel girdiden mahrum bir kız olan Genie'nin dile getirdikleri.

A	B	C
büyük tren	kırmızı iç	süt istiyor
kırmızı kitap	tarak siyah	Mike acı
Anne yemek	Washoe gıdıkla	Okulda yüz yıka
dükân git	battaniye aç	Ben ister Curtis piyano çal

Başka hayvanların da belki yaban hayatta bile, gerçek Saussure'cü işaretleri kullanabildikleri düşünülmektedir. Bu şüphelilerden biri yunustur. Yunusların, beyin vücuda göreceli büyüklüğü bakımından insanlardan sonra gelmesi dikkat çekicidir: Büyük insansı maymunlarda bile bu oran yunuslarınkinin yarısı kadardır. Bunun tek başına, sınırlı bir önemi olabilir; nihayetinde, Neandertaller bizimkinden daha büyük bir kafasına sahipti. Öte yandan yunuslar, açık-uçlu olduğu düşünülen oldukça zengin bir vokal repertuvarına sahiptir: Bir yunus yaşamının sonuna kadar yeni sinyaller öğrenebilir. Yunuslar türdeş canlıların sinyallerini dinleyebilir ve konuyla ilişkili bilgiyi çıkartarak ona uygun bir şekilde tepki gösterebilirler. Sinyallerden bazıının, sinyal göndereni tanımlayan "imzalar" olduğu tahmin edil-

mektedir. Henüz ispatlanmamış olmasına rağmen, yunusların Saussure'cü işaretleri –kısaca sözcükleri– kullanabilmeleri çok büyük bir olasılıktır. Örneğin bir yunus gösterilen bir nesneye tepki olarak bir şey “söylediği” zaman başka bir yunus, ilk yunusun ne gördüğünü bilmeden aynı nesnenin başka bir parçasını seçebilmektedir.



Şekil 13.4 Bir Saussure'cü işaretin yapısı. Oklar, doğrudan bir bağlantı olduğunu belirtir. “Oralandaki” bir nesne ile ona karşılık gelen sözcük arasında doğrudan bir bağlantı olmadığına dikkat edin: Kavramlar onlara ara buluculuk yapar. Birisinin bir leopar görmesi ya da onu duyması zihninde bir leopar kavramının ortaya çıkmasına ve bu da neticesinde “leopar” sözcüğüne neden olur. Tersindeyse, birisinin “leopar” sözcüğünü duyması, zihninde bir leopar kavramının belirmesine neden olur ve böylece bir leoparın görüntüsünü ya da sesini hayal edebilir. Bir işaretin bir sözcük olarak nitelendirilmesi için bütün okların mevcut olması gerekmektedir. Kavram oluşturulması, değişen derecelerde, hayvanlarda oldukça yaygınken, kelimelerin ne sıklıkla kullanıldığı belirsizdir. Örneğin eğer bir vervet maymunu bir yılan için alarm çıktığı duyarca önce kafasında bir yılan kavramı mı oluşur, yoksa sadece tepki mi verir? Bilmiyoruz. Ne de olsa, bir kavrama karşılık gelen herhangi bir şey oluşturmadan, belirli bir sese belirli bir şekilde tepki gösterecek bir makine tasarlamak daha kolay olurdu.

Aynı zamanda kelime sırasının önemli olduğuna dair bir anlayışa ve dolayısıyla da “cümle anlayışına” sahip oldukları düşünülmektedir. Örneğin *boru götür çember* ile *çember götür* boru ifadelerini düzgün bir şekilde birbirinden ayırt etmeleri öğretilir. İki ila beş “kelime” uzunluğundaki birkaç yüz “cümleye” uygun şekilde eylemde bulunarak tepki gösterebilmektedirler. Dolaylı nesne + eylem + dolaysız nesne yapısında kine benzer bir söz dizimine bir kez alıştıklarında, bu söz dizimini yeni kelimeler için şablon olarak anında kullanabilmektedirler. Örneğin *çember götür boru* cümlesinin “çemberi boruya götür” anlamına geldiğini öğrenmişse ve aynı zamanda *ağ* ve *sepet* kelimelerinin anlamlarını da biliyorsa, bir yunusun *ağ götür sepet* cümlesini ilk kez duyduğunda onu doğru bir şekilde “ağı sepete götür” olarak yorumlayacağı tahmin edilmektedir.

Bu performans olağanüstüdür, ama üç sınırlama bulunmaktadır:

1. Genel olarak anlayış üretiminden daha kolaydır. Yani, hepimizin bildiği gibi, anlamak açıklamaktan daha kolaydır.
2. Yunuslar, deneyde cümle kurmamışlardır.
3. Tutsaklık altında ne yapabilirlerse yapsınlar, yaban hayatta yunusların söz dizimi şöyle dursun, kelime kullanıp kullanmadıklarıyla ilgili en ufak bir fikrimiz yoktur.

Mária Újhelyi, tek eşli çiftler halinde yaşayan bazı maymunlar ve benzer bir sosyal sisteme sahip şebekler tarafından bölge savunmasında kullanılan bağırışların, (aşağıda bahsedilen anlam bakımından) dil-öncesi sistemlerden biri olarak nitelendirildiği gerçeğine dikkat çekmişti. Bu maymunlar, birbirinden ayrı öğeleri farklı cümleler halinde birleştirmekte ve bu dizisel farklar da cinselliğin, kimliğin, bölgenin vs'nin işaretlenmesi gibi anlamlara gelmektedir. “Evli bir çiftin” üyeleri arasında da görülen ve düet yapma olarak adlandırılan bir olgunun gerçekleştiği şebekelerde, bu bağırışlar özellikle etkileyicidir. Şempanzelerin ve bonoboların (pigme şempanzelerinin) tek eşli olmamalarına rağmen, bu dil-öncesi yeteneği muhafaza ettikleri (uzun bağırışları bunun birer örneğidir) görülmektedir. Elbette öne çıkan soru, bu tarz ses çıkarmaların göndergesel doğasının ne olduğudur: Yani, bu sesler gerçekte ne anlama gelmektedir?

Şimdiye kadar çoktan anlaşılmış olduğu gibi, biz dilbilgisinin ara aşamalarının olması gerektiğini düşünmekteyiz. Ara aşamaları düşünmek zor değildir. Örneğin David Premack, *köpek John'u ısırdı* demenin mümkün olduğu ama *John köpek tarafından ısırıldı* demenin mümkün olmadığı bir aşamanın olabileceğini ileri sürmüştü. Yani, cümlenin öznesinin önce gelmesi ve aktif “etkene” atıfta bulunması gerekmiş olmalıydı. Aslında dilin, sayelerinde genişlemiş olabileceği birkaç adım önerilebilir:

- *No* [hayır] gibi olumsuzluk ögeleri.
- *What* [ne], *who* [kim] ve *where* [nerede] gibi “wh-” soruları.
- Zamirler (kişisel isimleri tekrar etmek yerine).
- *Can* ve *must* gibi yardımcı fiiller.
- Zamanla ilgili sıra belirten ifadeler (ör. *before* [önce] and *after* [sonra]).
- *Many* [birçok] ve *few* [birkaç] gibi nicelik sıfatları.

Elbette bu ilavelerin herhangi biri olmadan söylenemeyecek bazı şeyler olurdu. Peki öyle olsa, ne olurdu ki? Bahsettiğimiz gibi kusurlu bir göz, hiç göz olmamasından çok daha iyi olabilir.

Yine de Derek Bickerton da dahil olmak üzere bazı dilbilimciler, bu söz dizimi kurallarının evrimsel anlamda birdenbire ortaya çıkmış olmaları gerektiğini iddia etmektedir. Evrimdeki yenilikler, eğer bunlar başka bir işlevi yerine getirmek üzere evrimleşmiş olan bir yapıda meydana gelen değişikliklerse, oldukça ani bir şekilde belirebilirler. Örneğin Bölüm 4'te genetik kodun, amino asitlerin RNA enzimlerinin koenzimleri olarak fonksiyon gösterdiği bir sistemden evrimleşmiş olabileceğini öne sürmüştük. Benzer şekilde, kuşların tüyleri öncelikle uçmaktan ziyade termoregülasyon için evrimleşmiştir. Ancak bu gerçekleşirken, başlangıçta eski yapı yeni rolünde oldukça yetersiz kalacak ve daha sonra onun seçilimle ince ayarlanması gerekecektir.

Bickerton, söz dizimi kurallarının biri sosyal bir “hilebaz detektörü” ve diğeri protodilsel bir beceri olan önceden mevcut iki yeteneğin birbiriyle ilişkisinden evrimleşmiş olabileceğini düşünmektedir. Bu durum, önceden bağımsız organizmalar arasındaki

değil, ama aynı organizma içindeki iki genetik sistemin bir tür ortakyaşamı olurdu. Ortakyaşamın böyle ani bir yeniliğin kaynağı olabileceğinden zaten bahsetmiştik. Eğer bu ya da buna benzer bir düşüncenin doğru olduğu ortaya çıkarsa bu düşünce, insan dilinin hem aniliğini hem de karmaşıklığını açıklamaya yardımcı olurdu. Bu fikrin önemli bir bölümü, yetenekli olduğu düşünülen insan-olmayan primatların bazı eşdeğer sözcük grubu yapısıyla birlikte bir söz dizimi kuralına sahip olmuş olmaları gerektiği “Makyavelist” düşünceydi. Bu inanılır gelmektedir: Kimin kime neden ne yapmış olduğu/ne yaptığı/ne yapacağı ve bunun tersi hakkında düşünmeden yapabilecek iyi bir Makyavelist hayal etmek zordur: Örneğin eğer Joe’ya söylersem, o da gider Mary’ye söyler.

Bu açıklama doğru olsa bile, önemli derecede evrimsel bir ince ayara hâlâ gereksinim olurdu. Organel evrimi örneğini bir kez daha düşünün: Çoğu şey ortakyaşamla serbest bir şekilde verilmiş olsa bile, belirli taşıma sistemlerine yol açan uzun süreçli bir evrim aşaması gerçekleşmeden fotosentezle oluşmuş maddelerin ve ATP’nin metabolik kullanımı mümkün olmazdı.

Beyindeki protodilsel ve sosyal modüller arasında bir bağlantı fikri, Steven Mithen’in Bölüm 12’de tanımlanan fikirlerine benzerdir. Ona göre, ilk insan zihni yaklaşık 100.000 yıl önce alana özgü düşünce tarzı modüllerinden oluşmaktaydı: sosyal zekâ, doğa bilgisi zekâsı (avlanma, besin toplama vs), teknik zekâ ve dil (sonuncusu sosyal zekâyla bağlantılı). Arkeolojik veriler, yaklaşık 50.000 yıl önce, teknik icat kabiliyetinde ve sanatsal yaratıcılıkta büyük bir yükseliş gerçekleştiğini göstermektedir. Mithen, *The Prehistory of the Mind* [*Aklın Tarihöncesi*, Dost Kitabevi Yayınları] adlı kitabında, bu yükselişin önceden oldukça izole olan modüllerin arasındaki iletişimde yaşanan bir artıştan kaynaklandığını öne sürmektedir: Örneğin o zamanlarda yapılan araç çeşitliliğindeki çarpıcı artış için insanların aynı anda avlanma ve araç yapımı hakkında düşünüyor olması gerekmektedir. Dil, böyle bir iletişime yardımcı olmuş olurdu; düşünmenin bir bakıma insanın kendisiyle konuşma olduğuna dair bir inanç vardır.

Bu fikirlerin cazibesi, prensip olarak beyindeki belirli bölgelerin işlevine, gelişimine, yapısına bakılarak test edilebilir olmalarından gelmektedir. Bazı nörolojik rahatsızlıkların bu modül-

lerin birbirlerinden ayrışmasından kaynaklandığı ortaya çıkarsa, bu fikirler özellikle ikna edici olacaktır.

Geriye kafa karıştırıcı bir mesele kalıyor: Dilbilgisel yenilikler bir popülasyon içinde nasıl yayılabilirdi? Bir kişinin, eğer başkaları anlamazsa yeni bir söz grubu ya da yeni bir cümle kullanmasının bir anlamı yoktur. Bir “Umut Dolu Canavar” olarak yeniliğin aleyhine seçim olmaz mıydı: sözcükler bakımından umutlu ama gerçekte umutsuz? Burada dikkat edilecek ilk şey, dilsel bir yenilikle karşılaştığımız zaman kolay pes etmememizdir: Bu yeniliği kendimiz denediğimiz gibi başkalarını seyredererek de onun anlamını tahmin etmeye çalışırız. İkincisi, dilbilgisel yeniliklerin önceden var olan nöronal yapıların üzerine inşa edilmesi gerekir ve bu yüzden, tıpkı bilgisayar yazılımlarının en son (ve genelde daha ayrıntılı ve özenle hazırlanmış olan) versiyonunun bir önceki sürümlerle uyumlu olma eğilimi göstermesi gibi, bu yeniliklerin de halihazırda mevcut olanla uyumlu olmaları muhtemeldir.

Bu yüzden dilsel yeterliği genişleten yeni bir mutant hayatta kalırdı çünkü diğerleri bu yeniliği öğrenir ve benimserdi. Ancak mutant doğal seçimle yayılacaksa, onun bir avantaj sağlaması gerekmektedir. Peki, diğerleri yeni mutantın doğuştan yaptığını öğrenerek yapabiliyorsa neden mutantın uyum başarısı gerçekten daha yüksek olmalıdır? İki dilbilimci, Steven Pinker ve Paul Bloom, bu tuzaktan kaçmanın olası bir yolunun “genetik asimilasyon öğrenimi” olduğunu ileri sürmüştür. Bu, öğrenilen bir davranışı, sonradan edinilmiş özelliklerin kalıtım yoluyla aktarıldığını varsaymadan, genetik olarak programlanmış bir davranışa dönüştürebilen evrimsel bir süreçtir. Bu durum en iyi, G. E. Hinton ve S. J. Nowlan’ın yapmış olduğu etkileyici bir bilgisayar simülasyonu ile açıklanabilir. Hinton ve Nowlan, bir eylemi yerine getirmek için nöronal düğümlerin doğru bir şekilde ayarlanmış olması gerektiğini varsayarlar. Düğümler de ya genetikle ya da öğrenmeyle ayarlanabilir. Ancak tek başına genetiğe bağlı olunursa bir popülasyon o eylemi gerçekleştirecek yetiyi hiçbir zaman evrimleştiremez çünkü tüm doğru ayarlara sahip bir genotipin rastlantısal mutasyonla ortaya çıkma şansı yok denecek kadar azdır. Böyle bir genotip ortaya çıksa bile bir sonraki nesilde

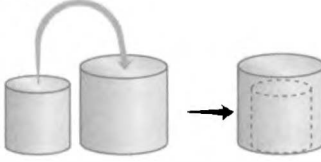
genetik rekombinasyonla bozulur. İşin içinde sırf genetik olduğunda, düğmelerin %99'unun doğru ayarlanmış olması düğmelerin sadece %10'unun doğru ayarlanmış olmasından daha iyi olmaz.

Bir bireyin yaşam süresi boyunca öğrenme işleminin gerçekleşebildiğini kabul edersek durum çarpıcı bir biçimde değişir; yani, düğmelerin sadece bazıları genetikle ayarlanır ve ayarlanmamış olanlar üzerinde de birçok rastlantısal deneme yapılabilir. Bir birey kendi yaşam süresi içinde ne kadar erken doğru kombinasyonu bulursa onu bir sonraki nesilde o kadar çok yavruya aktarır. Dolayısıyla, eğer düğmelerin doğruluk oranı genetik olarak yüksekse, geri kalan düğmelerin doğru şekilde ayarlanma süresi azalır ve böylece beklenen yavru sayısı da artar. Öğrenme genetikle birleştiğinde, %90 oranında doğru bir şekilde ayarlanmış düğmeye genetik olarak sahip olmak %70 oranında doğru ayarlanmış düğmeye sahip olmaktan çok daha iyidir. Dolayısıyla, uyarlanımsal olan ve ilk başta öğrenilmiş olması gereken bir özellik, beynin içinde doğuştan olacak şekilde evrimleşebilir çünkü öğrenme doğal seçilimi yönlendirebilir.

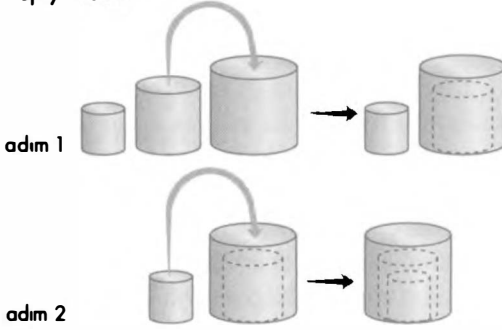
Öyleyse önerme, genetik asimilasyonun dilbilgisi edinimi için doğuştan olan yeterliğimizin evrimini açıklamaya yardımcı olabileceği anlamına gelmektedir. Dilbilgisinin yeni bileşenleri önce bireyler tarafından, tıpkı yeni anlatım tarzlarının günümüzde denendiği gibi, denenirdi ve popülasyonun diğer üyeleri tarafından da öğrenilirdi. Eğer iletişim becerisi uyum başarısını artırıyorsa o zaman, yeni dilbilgisel numaraları en hızlı öğrenmiş olanlar en çok yavruyu dünyaya getirirdi ve başlangıçta öğrenilmiş olan dilbilgisel yenilikler genetik olarak asimile edilmiş olurdu.

Peki evrimi, dilin evrimini de olumlu yönde etkilemiş olan başka herhangi bir insan özelliği var mıdır? Bununla ilgili önemli bir iddia, nesneleri kullanma ve bu nesneleri, sonucu ve dolayısıyla insan karakteristiğini “anamlı kılacak” şekilde birleştirme becerisinin dil özelliğiyle birlikte evrimleşmiş olabileceğidir. Buradaki nokta, amaçlı nesne kullanımında “etken dilbilgisinin” belirgin olmasıdır. Örneğin *(ben) daha fazla üzüm suyu istiyorum* cümlesini ele alalım. Dilbilgisi, bir altgrup stratejisi olarak

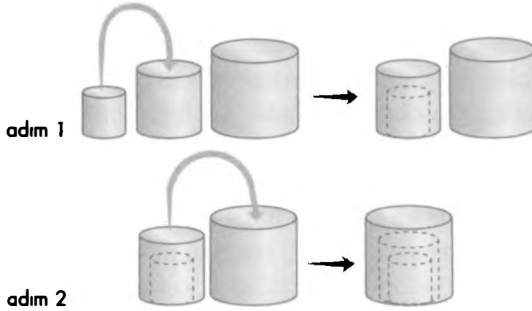
Strateji 1
Eşleştirme yöntemi



Strateji 2
Kap yöntemi



Strateji 3
Altgruplama yöntemi



Şekil 13.5 Etken dilbilgisi. Bir çocuk bir kap setini, küçük olanlar büyük olanların içinde olacak şekilde üç farklı yolda düzenleyebilir. Bunların, cümle kurma yollarıyla biçimsel benzerlikleri bulunmaktadır. Eşleştirme yöntemi *Mary balık yedi* gibi basit bir cümleye benzer. Kap yönteminde, *John balık tuttu* ve *Mary balığı yedi* cümlesinde olduğu gibi iki cümle birleştirilir. Son olarak altgruplama yöntemindeyse, önce bir kelime grubu oluşturulur ve sonra bu kelime grubu *Mary John'un tutmuş olduğu balığı yedi* cümlesinde olduğu gibi, bir cümlenin parçası olarak kullanılır.

adlandırılabilir olan şeyi izler: *Daha fazla* bir isim öbeği oluşturmak üzere üzüm suyu ile birleşir ve sonra bu da fiille birleştirilir. Benzer bir strateji kaşıkla yemek yemede de belirgindir: Yemek önce kaşıkla birleştirilmeli ve sonra bu birleşim ağzın içine sokulmalıdır.

Benzerlik bundan daha derine inmektedir. Nöropsikolog Susan Greenfield, kademeli büyüklükteki bir kap setinin birbiri içine konulduğu bilindik oyunu oynayan çocukları gözlemlemiş ve etken dilbilgisinin, dilbilgisi edinimine benzer aşamalar halinde geliştiğini bulmuştur. Çocuklar etken dilbilgisi için üç strateji benimserler: Eşleştirme, kap ve altgruplama yöntemi (Şekil 13.5). Bu stratejiler, gelişim esnasında zamansal olarak ortaya çıkış sıralarıyla uyumlu bir şekilde artan bir karmaşıklık sırasında düzenlenmiştir. Cümle kurmanın benzer dilsel aşamaları çocuk gelişiminde daha sonra gelmektedir. Ancak Greenfield, benzer aşamaların bir çocuk, fonemleri birleştirerek kelime oluşturma becerisi edindikçe gerçekleştiğine dikkat çekmekte ve gerçek eşzamanlılığın etken dilbilgisi ile kelime yapımı arasında olduğunu ileri sürmektedir.

Bazılarının tutsaklık altında altgruplama yöntemini iyice öğrendikleri görülse de insansı maymunların yaban hayatta bunu nesne kullanımı için kullanmamaları dikkat çekicidir. Kapları iç içe geçirme deneylerinde altgruplama yöntemini keşfetmiş olan iki şempanzenin öncesinde yoğun bir dilsel eğitime maruz kalmış olmaları önemli bir bulgudur. Yaban hayatıta ispat edilmiş tek öğretme örneğinin (öğrenmeyle karıştırılmamalıdır) şempanzelerde annenin yavrularına kabuklu bir yemişin bir çekiçe ya da örsle nasıl kırılacağını öğretmesinin olması belki de daha önemlidir. Bundan dolayı Greenfield, gittikçe daha fazla kelime ve dilbilgisi kullanarak öğretme ile gittikçe daha karmaşık görevleri yerine getirmek için araçlar kullanma arasında koevrimsel bir süreç olduğunu hayal etmektedir. Bu akla yatkın gelmektedir. Ancak şu unutulmamalıdır ki, dilin önemli olan bir yönü hiç yapamayacağımız şeyler hakkında konuşabilmemizdir. Anlamlı karmaşık eylemlerde bulunmak için uygulanamaz olan birçoğunu zihnimizde yaşamamız gerekir: Elle tutulur iyi bilim yapmak için iyi gelişmiş fanteziye ve hayal gücüne ihtiyacımız vardır.

Dil ve gelecek

Hikâyemizin sonuna yaklaştıkça, evrimde neyin gerçekleştiği ve bir sonra neyin gerçekleşebileceği hakkında derinlemesine düşünmek istiyoruz. Ana evrimsel geçişlerin birkaçında, ya yeni bir kalıtım sistemi türünün ortaya çıktığı ya da sadece küçük bir sayıda alternatif mesaj kodlayabilen sınırlı kalıtıma sahip bir sistemin potansiyel olarak sınırsız kalıtıma sahip bir sisteme evrimleştiği görülebilir. Farklı kalıtım sistemleri şunları kapsar:

- Bölüm 1’de tanımlanan ve Şekil 1.2’de resmedilen otokatalitik döngüler ve ağlar.
- Küçük oligonükleotidler; yani, kısa nükleotid dizileri.
- Birkaç yüz nükleotidden oluşmuş RNA-benzeri ve DNA-benzeri moleküller.
- Tek bir eşlenme orijinine sahip, bakterilerinkine benzer kromozomlar.
- Ökaryotlarda bulunanlar gibi birçok eşlenme orijinine sahip kromozomlar.
- Bölüm 10’da tanımlanan lac operonu gibi, düzenlenen durumun (açık ya da kapalı olma) hücre bölündüğü zaman kopyalandığı, gen regülasyonunun ilkel halleri.
- Çok hücreli organizmalarda bulunan gelişmiş gen regülasyon sistemleri (örneğin bir doku türünde ifade edilen bir genin, gelişim aşaması, doku özgülüğü, hücre-dönüşü ayarı, genlik kontrolü ve komşu hücrelerden gelen sinyallerin alınmasıyla ilgili düzenleyicilere sahip olabileceği düşünülmektedir).
- Protodil.
- Dil.

Genetik kod ile insan dili arasındaki benzerlik dikkat çekicidir. Sözlü ifadeler oldukça az sayıda fonem (en azından kabaca, alfabenin harfleriyle temsil edilirler) dizisinden oluşur. Bu fonem dizileri önce farklı kelimeleri sonra, söz dizimi kuralları aracılığıyla, cümlelerin anlamlarını belirler. Bu sistemle, az sayıda birim türden oluşan dizi, sınırsız sayıda anlam taşıyabilir. Genetik mesaj da sadece dört çeşit birimden oluşan doğrusal bir diziden meydana gelir. Bu dizi önce, kod aracılığıyla, 20 çeşit amino asitten oluşan

bir diziye çevrilir. Bu amino asit zincirleri üç boyutlu fonksiyonel proteinleri oluşturmak üzere katlanır. Gen regülasyonu aracılığıyla, doğru proteinler doğru zamanlarda doğru yerlerde üretilir ve sınırsız sayıda morfoloji belirlenebilir.

Böylelikle her iki sistemde de az sayıda birim türden oluşan doğrusal bir dizi, sınırsız sayıda sonuç belirleyebilir. Ancak iki sistemin işe yarar bir şekilde karşılaştırılamayacağı bir yön vardır. Dilde, cümlelerin anlamı söz dizimi kurallarına bağlıdır. Bu kurallar biçimsel ve mantıklıdır. Buna karşılık, genetik mesajın “anlamı” mantıksal çıkarımla elde edilemez. Her ne kadar proteinlerin amino asit dizisi basit bir şekilde genetik mesajdan çıkarılabilse de üç boyutlu yapıları oluşturmak üzere katlanma şekilleri ve kataliz ettikleri kimyasal reaksiyonlar fizik ve kimya kuralları tarafından belirlenmiş karmaşık dinamik süreçlere bağlıdır. Anlamın söz diziminden ortaya çıkma şekli ile kimyasal özelliklerin genetik koddan ortaya çıkma şekli arasında işe yarar bir karşılaştırma yapmak pek mümkün gözükmemektedir.

Sınırsız bir kalıtım sistemi, az sayıda türü bulunan ayrı birimlerden oluşmuş doğrusal bir dizi dışında başka yollarla elde edilebilir mi? Doğrusal bir dizinin düzenlenmesi kolay ve dizinin kendisinin yeterli olması dışında bir mesajın neden tek boyutlu olması gerektiğine dair görünürde başka bir sebep yoktur. Ancak büyük olasılıkla birimlerin ayrı, dijital bir doğaya sahip olmaları gerekmektedir. Eğer anlam, az sayıda türden oluşan işaretlere değil de sürekli değişebilen yapıdaki işaretlerle taşınıyorsa, kulaktan kulağa oyununda olduğu gibi giderek kaybolurdu. Ama görünen o ki, insan dili fonemlere ya da onların eşdeğerlerine bağlı değildir. Bu yüzden, sağırılar tarafından icat edilen işaret dillerinde her ne kadar “kelimeler” bulunsa da işaretler ile fonemler arasında birebir karşılık yoktur. Bu dillerin ne kadar dijital olduğunu bilmek ilginç olurdu.

Dilin kökenini ana geçişlerin sonuncusu olarak ele aldık. Bu da bizim tarihçi değil, biyolog olduğumuzu gösterir. Dil, gerçekten de genetik mesajdaki bir değişiklik anlamında biyolojik evrimi gerektiren son geçişti. Ancak dilin ortaya çıkışından itibaren bilginin aktarılma şeklinde iki büyük değişiklik daha gerçekleşmiştir. İlki yazının icadıdır. Yazı olmadan ya da bilgi saklamanın eşdeğer bir yolu olmadan, büyük ölçekte medeniyet-

ler mümkün olmazdı çünkü başka bir sebep olmasa bile kayıtların herhangi bir formda kalıcılığı sağlanmadığı sürece insanlar vergilendirilemezdi. Günümüzde yaşamakta olduğumuz son geçiş ise bilgiyi saklamada ve aktarmada elektronik araçların kullanımıdır. Bunun etkilerinin, genetik kodun ya da dilin ortaya çıkışından sonra gerçekleşenler kadar önemli olacaklarını düşünüyoruz ama bunların ne olacağına dair tahminde bulunmak için çok aceleci davranmıyoruz. Gelecek nesiller yaşamlarının çoğunu bir sanal gerçeklik içinde geçirecekler mi? Genetik ve elektronik depolama arasında bir tür ortakyaşam formu evrimleşecek mi? Elektronik cihazlar kendilerini kopyalayabilme özelliğine sahip olup kendilerine hayat veren ilkel yaşam formlarının yerini almak üzere evrimleşecekler mi? Bilmiyoruz.

İLERİ OKUMALAR

Aşağıda listelenen kitaplar bu konuların bazılarını –örneğin moleküler biyoloji, gelişim, dil– ayrıntılı olarak tartışmaktadır. Belki daha da önemlisi, bu kitapların yazarları gerçek anlamda bizim entelektüel atalarımızdır: Kitapları, bizim daha da geliştirmeye çalıştığımız fikirleri içermektedir.

- Crick, Francis (1981). *Life itself: its origin and nature* [Yaşamın Kendisi: Kökeni ve Doğası]. Simon & Schuster, New York.
- Dawkins, Richard (1989). *The selfish gene* [Gen Bencildir, Kuzey Yayınları]. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford (Birinci Baskı, 1976).
- de Duve, Christian (1995). *Vital dust: life as a cosmic imperative* [Hayati Toz: Kozmik Bir Zorunluluk Olarak Yaşam]. Basic Books, New York.
- Dyson, Freeman (1985). *Origins of life* [Yaşamın Kökenleri]. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge.
- Gánti, Tibor (1987). *The principle of life* [Yaşamın İlkesi]. Omikk, Budapest (Birinci Baskı, 1971, Macarca).
- Jackendoff, Ray (1994). *Patterns in the mind: language and human nature* [Zihindeki Kalıplar: Dil ve İnsan Doğası]. Basic Books, New York.
- Maynard Smith, John (1986). *The problems of biology* [Biyolojinin Sorunları]. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.
- Monod, Jacques (1997) *Chance and necessity* [Rastlantı ve Zorunluluk (Modern Biyolojinin Doğa Felsefesi)], Alfa Yayıncılık]. Penguin Books, Londra (Birinci Baskı, 1970, Fransızca).
- Pinker, Steven (1994). *The language instinct* [Dil İçgüdüğü]. William Morrow, New York.
- Schrödinger, Erwin (1993). *What is life?* [Yaşam Nedir? Pan Yayıncılık]. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge (ilk kez 1944'te yayımlandı).
- Wolpert, Lewis (1991). *The triumph of the embryo* [Embriyonun Zaferi]. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.

SÖZLÜK

bağlantı / İki gen, eğer aynı kromozom üzerinde bulunuyorlarsa bağlantılıdır.

diploit / İki benzer kromozom seti olan organizma.

DNA / Birbirini tamamlayan iki nükleotid dizisinden (nükleotidler dört çeşittir: adenin, A; sitozin, C; guanin, G; timin, T) oluşan bir molekül; genetik bilginin fiziksel taşıyıcısı.

enzim / Katalizör olarak davranan bir protein.

eşey hücre öncülleri / Gametlerin (yumurtanın ya da spermin) üretildiği hücreler.

fagositoz / Katı bir maddenin hücre tarafından, maddeyi içeren bir keseciğin hücre zarından tomurcuklanmasıyla içeri alınması.

fotosentez / Güneş ışığındaki enerjinin yeşil bir pigment olan klorofil sayesinde yakalanıp karbondioksitten ve sudan şeker sentezlemek için kullanıldığı bir süreç.

gamet (eşey hücresi) / Diploit bir zigot (ki bu hücreden yeni bir birey gelişir) oluşturmak üzere başka bir gametle birleşen tek bir kromozom setine sahip bir hücre. Hayvanlarda gametler, sperm ve yumurta hücreleridir.

gen / Genellikle bir protein kodlayan DNA parçası.

genom / Bir bireyin tüm kromozom seti.

haploit / Tek bir kromozom seti olan bir organizma ya da bir hücre.

hermafrodit / Hem yumurta hem de sperm üretebilen bir birey.

izogami / Boyut ve şekil olarak birbirine benzer gametlerin birleşimi; anizogami ise birbirinden farklı gametlerin birleşimidir.

kalıtım / Yaratana benzeme eğilimi. Sınırlı kalıtım sisteminde, kendi türlerini çoğaltabilen sadece birkaç çeşit bulunmaktadır; sınırsız kalıtımdaysa oldukça çok sayıda farklı çeşit kendi türlerini çoğaltabilir.

kataliz / Kimyasal bir tepkimenin, tepkimeye girmeyen bir madde (katalizör) tarafından hızlanması.

kloroplast / Fotosentezin gerçekleştiği hücre içi organel.

kromozom / Uç uca eklenmiş bir gen dizisi.

krossing-over / Genetik materyalin kromozomlar arasında rekombinasyonla değiş tokuş edilmesi.

mayoz / İki set kromozoma sahip (diploit) bir hücreden haploit gametlerin üretildiği çekirdek bölünme süreci.

metabolizma / Genellikle çevreyle madde alışverişini kapsayan, canlı organizmaların içinde gerçekleşen kimyasal tepkimeler.

mitokondri / Ökaryotlarda bulunan, diğer hücresel aktiviteler için enerji kaynağı olan ATP molekülünü sentezlemek için karbon bileşiklerini oksitleyerek enerji kullanan hücre içi bir organel.

mitoz / Ökaryotlarda gerçekleşen, öncelikle her kromozomun kopyalandığı ve sonra tüm bir kromozom setinin her bir yavru hücreye aktarıldığı tipik çekirdek bölünme süreci.

mutasyon / Gendeki bir değişiklik.

organel / Ökaryotik hücre içindeki bir yapı; mitokondriler ve kloroplastlar birer örnektir.

ortakyaşam / Farklı türdeki iki ya da daha fazla organizmanın birlikte yaşaması; eğer bir organizma diğerine zarar veriyorsa parazitlik, her iki taraf da birlikteliktен fayda sağlıyorsa mutualizm olarak adlandırılır.

otokataliz / Tepkimenin, kendi ürünlerinden biri tarafından kataliz edilmesi; tepkimeye giren maddelerin konsantrasyonunda bir artışa yol açabilir.

ökaryot / Kromozomları içeren bir çekirdeğe sahip hücrelerden oluşan bir organizma.

partenogenez / Bir sperm tarafından döllenme olmadan, yumurtadan bir yavru üretilmesi.

plastid / Pigment içeren hücre içi bir organel; kloroplastlar buna önemli birer örnektir.

polimer / Benzer element ya da monomer dizisinin uç uca eklenmesiyle oluşan büyük bir molekül.

prokaryot / Hücrelerinde organel ve çekirdek bulunmayan bir organizma; bakterileri ve siyanobakterileri içerir.

protein / Genellikle katlanmış haldeki bir amino asit (20 çeşit amino asit vardır) zincirinden oluşan büyük bir molekül. Enzimler ve hücrelerin başlıca yapısal bileşenleri proteinlerden oluşmaktadır.

protist / Karmaşık hücre farklılaşmasına sahip olmayan ökaryotik organizmalar; yani, mantarların, bitkilerin ve hayvanların dışında kalan ökaryotlar.

rekombinasyon / Farklı kromozomlardaki genetik materyalin değiş tokuş edildiği fiziksel süreç; ilgili noktalarda kromozomların kırılarak değiş tokuş sonrasında tekrar birleşmesini içerir. Sebebi crossing-overdir.

ribozim / RNA'dan oluşmuş bir katalizör; bir RNA enzimi.

ribozom / Protein ve RNA'dan oluşmuş hücre içi bir yapı; protein sentezinin gerçekleştiği yer.

RNA/ DNA'ya benzeyen, ancak tek zincirli olan ve timin yerine urasil nükleotidi bulunan bir molekül. Protein sentezinde çeşitli önemli rolleri bulunur ve bazı virüslerin genomlarını meydana getirir.

siyanobakteriler / Fotosentez yapabilen bir bakteri grubu; ayrıca mavi-yeşil alg olarak da bilinmektedirler.

zigot / İki gametin birleşimiyle oluşan bir hücre.

DİZİN

A

afazik 202
akraba tanıma 176
Altman 58
Anderson 142
anizogami 233
Antennaria 114
Arabidopsis 155
Aristoteles 25, 194
arkebakteriyel 104, 105
ATP 99, 100, 105, 124, 222, 234

B

Berwick 212
Bickerton 221
birimsel (modüler) kalıtım 20
Bloom 223
Boesch 185
Broca afazisi 202
Butlerov 19

C

Cavalier 88, 92, 101
Cech 58
Chaitin 29
Chlamydomonas 32, 71, 124, 125
Chomsky 187, 201, 208, 212, 216
çiçek gelişimi 157
cinsiyetin iki-kat bedeli 108, 109, 113
cinsiyetin kökeni 116, 118
Cnemidophorus 107
Crick 58, 231

D

Darwin 11, 12, 13, 14, 35, 49, 167, 169, 187
Dawkins 186, 207, 231

de Duve 231
Descartes 25
DNA onarımı 121
doğal seçim 17, 70, 127, 144
Drosophila 30, 129, 132, 156, 158, 160, 161, 162, 202
Dubos 139
Dunbar 191
duplikasyon 44, 45
Dyson 26, 231

E

Eigen 54, 70
Einstein 51
endomitoz 120, 121
endoplazmik retikulum 84, 91
enzim olarak RNA 31
epigenez 44
Escherichia coli 30, 149, 158
etken dilbilgisi 226

F

fagositoz 85, 233
Faraday 22
fermentasyon 99, 103
filotip 163
Foley 188, 189
fotosentez 43, 79, 100, 102, 137, 143, 144, 233
Fox 50

G

G 21, 22, 29, 54, 55, 60, 152, 223, 233
Gaia hipotezi 70
Gamble 190
gamet 108, 120, 123, 125, 151, 152, 180, 233
Gánti 231

yaşamın kökeni

genetik algoritma 164
genetik asimilasyon 223
genetik kod 23, 32, 33, 62
genom içi uyumsuzluk 129
gen regülasyonu 150, 153
Gordon 178
gözlemsel öğrenme 185

H

Haig 131
Haldane 49, 167, 168, 172
Hamilton 38, 125, 167, 172, 173
haploit 107, 118, 120, 121, 122, 123, 125, 233
haploit-diploit döngüsü 120
Harvey 25
hata eşiği 53, 54
hermafrodit 124, 233
Hickey 117
Hinton 223
hiperdöngü 70, 71
HIV 139
Homo erectus 192, 202
Homo habilis 189, 192
homolog baz eşleşmesi 20
Hox genleri 160, 162
hücre duvarı 87, 88, 89, 93, 102, 106
hücre zarları 78
Hurst 105, 125

I

I. 49
işaret dili 210

J

Jablonka 47
Jackendoff 231
Jacob 149, 150

K

Kambriyen 145, 146, 147, 151
Kant 196
karma dil 209, 210

karmaşıklık 11, 30, 159, 207, 226
kataliz 101, 228, 233, 234
Keller 169, 171
kemoton 27, 73
kloroplast 124, 233
kreoldilleri 209
kromozomlar 36, 75, 93, 96, 97, 102, 128, 227, 233
kültürel kalıtım 186, 187

L

Leibniz 25, 26
Leigh 41, 129
lizozom 85, 86
Luisi 81

M

mantarlar 31, 32, 42, 79, 138, 139, 143, 145
Margulis 1, 84, 144
May 142
mayotik güdü 129
mayoz 109, 119, 120, 121, 122, 128, 129, 145, 233
melez canlılığı 121, 123
mem 186
Mendel 36
mesajcı RNA 60, 66
metabolizma 14, 15, 93, 234
metanojen 104
metilasyon 151, 152
mikrotübüller 89, 93, 96
miksoma 141
Miller 50, 64, 77, 79
Mithen 191, 193, 194, 222
mitokondri 101, 102, 124, 234
mitoz 87, 93, 95, 148, 234
modüller 191, 194, 222
Monod 149, 150, 231
Muller 25, 112, 113
Muller'in lokma anahtarı 112, 113

mutasyon 15, 41, 53, 54, 56, 67, 72,
110, 111, 112, 113, 115, 122,
128, 143, 209, 234
mutualizm 69, 136, 142, 143, 234

N

Nanomia 179, 180, 181
Neandertaller 202, 218
nepotizm 175
Nilsson 207
Nowlan 223

O

Oparin 49
Orgel 20, 54, 58
ortakyşam 44, 45, 84, 97, 136, 138,
142, 143, 229, 234
otizm 192
otokataliz 234
ototrofi 80

P

Paley 207
Paranthropus 190
parazitlik 70, 136, 139, 234
Pelger 207
Perrin 169
Pinker 202, 204, 223, 231
plastid 100, 101, 234
plöromitoz 96
Popper 51
Premack 221
protein sentezi 62, 91, 92
protist 35, 36, 234
protodil 216

R

Radman 198, 199
Reeve 171
rekombinasyon 96, 97, 111, 112,
113, 122, 234
Rhizobium 137, 141, 144
Riftia 137, 140

ritüel 196, 197, 198
RNA dünyası 32, 57, 66
Rose 117

S

şablon üretimi 12
Salmonella 139
Saussure'cü işaretler 216
Schrödinger 26, 231
Schuster 54, 70, 231
seçilim seviyeleri 35, 36
şempanzeler 184, 186
sentromer 95, 96
sentrozom 95, 96
Seyfarth 191
Shaw 112
Sherman 169
siller 89
sinerji 42
sitoskeleton 89
siyanobakteriler 79, 83, 100, 138, 234
sınırlı ve sınırsız kalıtım 20
sonradan edinilmiş özellikler 187
Stringer 190
süper-organizma 70, 169

T

Thymus 40, 41
transkripsiyon 23, 57, 92, 106
translasyon 23, 24, 55, 60, 63, 66
transpozon 117, 121
Trivers 130, 131
tümtoplumsallık 168, 169, 170
Tyler 204

U

üreme eğimi 169
üretici dilbilgisi 201, 208, 210
Urey 50

V

vervet maymunu 191, 219
virüsler 27

yaşamın kökeni

Volvox 125, 145

von Frisch 178

von Kiedrowski 52

W

Watson 29

Weismann 46, 147, 148, 149, 151,
156

White 64

Williams 115

Wilson 175, 181, 204

Woese 58, 88

Wolpert 157, 158, 159, 231

Wynne-Edwards 35, 36

Z

zihin teorisi 191

zootip 161, 165

John Maynard Smith ve Eörs Szathmáry'nin *The Major Transitions in Evolution* [Evrimdeki Ana Geçişler] adlı eserleri ilk yayımlandığında biyolojide çok önemli bir çalışma olarak görülmüştü. *Nature* dergisi söz konusu kitabı "görkemli ve ümit verici bir güç gösterisi" olarak selamlamış, *New Scientist* dergisi ise "modern biyolojinin özünü" yakaladığını belirttiği çalışmanın "çok kolay okunabilen son derece önemli bir kitap" olduğunu yazmıştı. Maynard Smith ve Szathmáry, fikirlerini genel okurların daha geniş bir kitlesine ulaştırmak için bahsi geçen eseri tümüyle yeniden yazdılar. *Yaşamın Kökenleri* bu şekilde ortaya çıktı. Maynard Smith ve Szathmáry bu kitapta, altı temel geçiş ve bilginin nesiller boyunca aktarımındaki dramatik kırılma noktalarına odaklanarak, Dünya üzerinde yaşamın minicik görünmez hücrelerden balinalara, ağaçlara ve insanlara kadar nasıl evrimleştiği hakkında parlak ve özgün bir resim sunuyor.

"Yaşamın nasıl kendiliğinden ortaya çıkabildiğini, kimyasal evrimi, RNA'dan DNA'ya geçişi, cinsiyetin kökenini, ortak yaşamı ve milyarlarca yıllık canlı evrimi olağanüstü açıklıkla anlatan bir başvuru kitabı."

– Scientific American

"Sıcak bir karbon çorbasından başlayan yaşam nasıl virüslere, hücrelere ve bizlere evrimleşti? Cinsiyetler nasıl ve neden ayrıştı? Karmaşıklığın evrimi nedir? Farklı türler arasında ortak yaşam nasıl gerçekleşti? Bu ve bunun gibi soruların yanıtlarını bulabileceğiniz harika bir kitap."

– Publishers Weekly

