

EVİRİMSEL BİYOLOJİ, DARWIN DEVRİMİ VE DOĞAL SEÇİLİMLE EVİRİMLEŞME

Ergi Deniz ÖZSOY*

Özet: Charles Darwin'in Türleri Kökeni eseriyle ortaya konan ve doğal seçilime dayalı değişerek türemeyi öngören canlı evrimleşmesi, ortak köken temelinde, tür içindeki biyolojik özellik değişimine yaptığı vurguyla önceki canlı oluşum yaklaşımlarından ayrılır ve biyoloji bilimindeki gerçek bir devrime karşılık gelir. Ortak kökenin derin evrimsel geçmişle bağlantısını değişik düzeylerde ortaya koyan biyolojik evrim kuramı, sahip olduğu Darwinci mirasın temel açıklama biçimi olan doğal seçilim vasıtasıyla, canlılardaki değişimi anlamlandırmanın başlıca yolunu ifade eden dinamik bir modelle başarıyla ortaya koymaktadır.

Anahtar sözcükler: Charles Darwin, Darwin devrimi, evrimsel biyoloji, doğal seçilim

Evolutionary Biology, Darwin's Revolution and Evolution by Natural Selection

Abstract: Organismal evolution rests on the idea of descent by modification elaborated in the *Origin of Species* by Charles Darwin and is unique in its reference to the within species variation as the object of evolutionary change. This emphasis on the variation, never been resorted to by works of others before, is correctly called a revolutionary break in the history of biology. Modern evolutionary biology has been very successful at revealing the common roots of organisms at various levels and continues to make sense of the changes in living things by building dynamic models of natural selection.

Key words: Charles Darwin, Darwinian revolution, evolutionary biology, natural selection

Büyük doğa bilgini Charles Darwin'in 1831-1836 yılları arasında, Latin Amerika ülkesi Ekvator'un 1000 km açıklarındaki, biyolojinin canlı değişkenliği temelinde oturması ve evrimsel biyolojinin doğuşundaki en büyük doğal laboratuvarlardan biri olan Galapagoslar dâhil dünyanın büyük bir bölümünü dolaşarak yaptığı jeolojik, paleontolojik, biyocoğrafik ve canlı çeşitliliği gözlemlerinden yola çıkarak vardığı büyük evrim kuramı 24 Kasım 1859'da yayınlanan, kısa ve yaygın bilinen adı *Türlerin Kökeni* adlı büyük eserde ortaya konmuştur. Yayınlandığı ilk günden itibaren büyük fırtınalar koparan bu dev eser, farklı politik uçlardan eleştiri ve övgüler almasına karşın, içerik itibarıyla devasa bir biyoloji anlatısıdır. Bu anlatı, o zamana dek görülmemiş bir şekilde, dönemin fazlasıyla tanımsal olmaktan iyice tıkanmaya başlamış canlı sınıflandırma bilgisini, bitki ve hayvanların yeryüzündeki fazlasıyla gizemli gözükken dağılımlarını, geçmişte yaşamış ama şimdi yaşamayan, yer kabuğunun derinliklerine gömülü olarak bulunan ya da denizden kilometrelerce uzaklarda ve karasal iç kesimlerde ve hatta dağ ve tepelerde görülen tuhaf yapılı antik deniz canlıları dâhil tüm fosilleşmiş, geçmişte kalmış canlı varlığını son derece yakıcı fakat bir o kadar da makul bir temel

etrafında toplamaktaydı: bütün canlılar, yerküre tarihinin en derin kısımlarına dek uzandığı görülenler dâhil, ortak bir atadan, geçen zaman dâhilinde, değişerek ortaya çıkmışlardı. Ne türler sabit, değişmez varlıklardı, ne de her bir türe mensup bireylerde her çeşit biyolojik özellik bakımından görülen farklılıklar böyle değişmez tür şeklinde canlı sınıflamaları yapılmasına imkân veremekteydi. İnsanın da, gezegenin bu değişimler sahnesinde kendi tarihsel yerini almış bulunan bir tür olduğu, diğer hayvanlardan son derece farklı bir bilişsel donanımla kültür yaratmasıyla çok farklı bir yerde durmasına karşın, bu yakıcı kuramın mecburi sonuçlarından biriydi hiç kuşkusuz. Kuramın bir diğer büyük bileşeni ise, doğal seçilim adını alır. Doğal seçilim, ortak atadan değişerek türeyen canlıların değişim ve çeşitlenme sürecinin temel etkeninin, bir biyolojik özellikteki farklılıkları uygun çevre koşulları kapsamında avantajlı ya da dezavantajlı kılan bir ayıklanma olduğu anlamına gelir ve yazımızın ilerleyen bölümlerinde ayrıntısı verilmektedir.

Bütün canlılığı tarihsel olarak, yalın ve insan aklının tarihsel birikimiyle anlaşılabilir doğal süreçler temelinde birbirine bağlayan bu büyük kuramın

*Doç. Dr. Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü

Darwin ve sonrasındaki iz düşümleri çerçevesindeki öyküsüne ve içeriğine geçmeden önce, Darwin'in canlıya dair düşünme tarihinde yarattığı büyük kırılmayı doğru tespit edebilmek için, Darwin'den önceki tür ve canlının doğadaki yerini kavrayışın ne olduğuna bir parça bakmamız sanırım faydalı olacaktır. Darwin öncesinde, her bir tür, Batı dünyasında Orta Çağların başlarından itibaren iyice katılaştıran Hristiyanlığın teolojik kabullerinin doğal bir parçası olarak, kadim Yunan'ın büyük filozofu Platon'un hayatın ve evrenin bütün izahını ve ilişkiler biçimini özetlemeye çalıştığı, değişmezliği esas alan *idea* fikrinin biyolojik bir versiyonunu yansıtır hale gelmişti. *idea* fikrinin Hristiyan teolojisi içinde canlı varlıklar açısından söylediği şey, her bir türün, yaratılışın değişmez özleri kabul edilen tözler benzeri, değişmez oldukları, bütün türlerin bir kez ve aynı anda yaratılmalarını takiben, yeryüzünde sahne aldıklarıydı. Bu değişmez tür kategorisi çerçevesinde, doğadaki her bir türe ait oldukları sınıflandırma bilginlerince tayin edilen bireylerdeki farklılıklar ise, göksel ideaların soluk yansımalarının yeryüzündeki gölgeleri misali, her bir tür ideasının dejenere formlarını ifade etmekteydi. Bir başka deyişle, tür-içi bireysel farklılıklar değişmez tür kategorilerinin bozulmuş halleriydi ve bu bozulmuşluktan yola çıkıldığında türlerin var oluş gizemi hakkında bilgi edinmek söz konusu olamazdı. Darwin öncesindeki canlı kavrayışını gösterebileceğimiz pek çok enteresan örnek bulunmakla birlikte, konuyu tüm zihniyet tarihi bakımından ortaya koyabilmesi nedeniyle mükemmel bir resim oluşturan bir örneği ele alalım ve Francis Bacon'ın 17.Yüzyıl başlarında yayınlanan *Eskilerin Bilgeliği* kitabındaki Pan başlığına bakalım (**Bacon, 1619**). Bacon bu eserinde, Kadim Yunan ve Roma mitolojisinden hikâyeleri alıp özetleyerek anlatır ve ardından her bir hikâyenin içeriğini ifade ettiği tarihsel, siyasal ve felsefi noktalardan tahlil eder. Bu küçük çaplı şaheser içinde, Pan mitolojisi doğayı simgeleyen parçalar halinde ayrıştırılmaktadır. Pan, keçi kulaklı- boynuzlu ve ayaklı oluşu ve insan gibi dik yürüyüşünün azametiyle, Bacon'ın da vurguladığı üzere, doğanın tüm hallerinin bir tarifidir. Bu kapsamlı varlık kavrayışının bizi ilgilendiren kısmı ise, Pan'ın boynuzlarının ifade ettiği simgedir. Bacon'un tahlilinin izinden ilerlediğimizde şunları görürüz: Pan'ın boynuzlarının kaidesi yani doğanın "en aşağı" tabakası, yaygın genişliğiyle varlıkların en biçimsiz en dağınık ilkin hallerini simgeler (dejenere kısım). Bir sonraki nokta, boynuzun daraldığı yani varlık bireylerinin tür kategorisi içinde daha bir "görünür" kılındığı basamağa denk gelmektedir. Boynuz daraldıkça türler cinsler içinde temsil edilirler ve yukarı doğru sivrildikçe de cins üstü kapsayıcı

varlık kategorilerini oluşturmak üzere varlık silsilesi tamamlanır. Bacon boynuzun sivri en uç noktasının tüm varlık aleminin ilahi birliğine karşılık geldiğinin kabul edildiğini yazar ve o noktadan sonra metafizikten doğal teolojiye geçişin atılacak küçük bir adıma kaldığını söyler. Bacon'un bu Pan'ın boynuzları imgesinde çizdiği resim, tüm varlık alemini 'Varlıkların Büyük Zinciri' olarak bilinen hiyerarşik merdiven içinde temsil eden, Platoncu ideaların tepe noktasında yer aldığı bir evren kurgusunun yeni Platoncu Hristiyan versiyonundan başka bir şey değildir (**Lovejoy, 1964**). Darwin devrimi dediğimiz ise, türleri Platonik idealar olarak değişmezlikleri içerisinde, aralarında herhangi bir ilişki bulunmasına imkân verilmeyecek şekilde gören ve tür içi veyahut türler şeklindeki tüm canlı çeşitliliğini Linnaeus sistematizmasının de dayandığı Büyük Varlıklar Zinciri'ne hiyerarşik biçimde dolduran anlayışın tepetaklak edilmesinden ibarettir. Charles Darwin, biyolojik değişkenliğe yaptığı vurgu ile, ortak bir kökenden değişerek türeme ile çeşitlenen canlılığın ortak tarihsel izlerini adeta bir şablon gibi kullanarak canlılığın büyük öyküsünün o güne dek rastlanılmayan keskinlikte ve açıklıkta bir resmini çizmiştir desek abartı olmayacaktır.

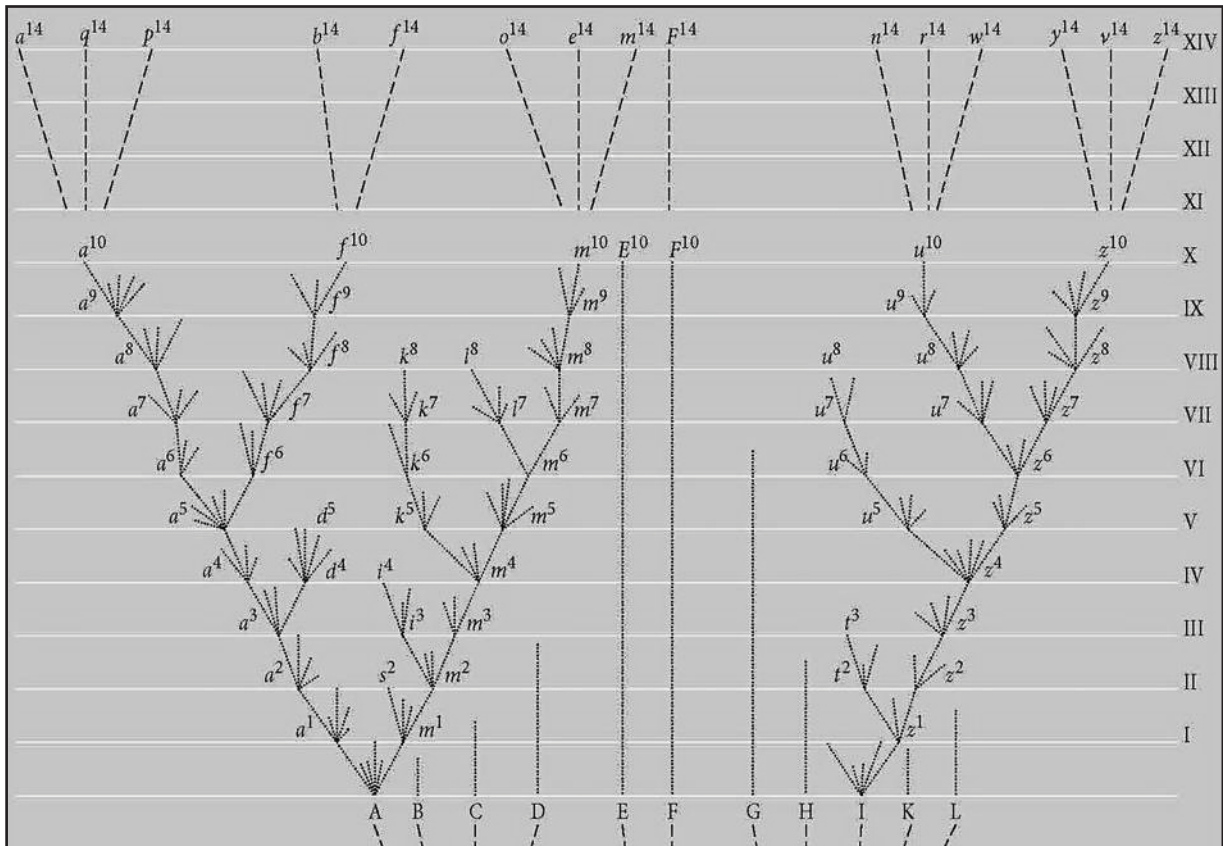
Darwin'in yarattığı asıl dönüşümü, düşünce tarihinin heyecan verici koridorlarında dolaşmadan, büyük eseri *Türlerin Kökeni*'nin kılavuzluğuyla da açık şekilde görmek mümkündür. *Köken*'in ilk bölümü "Variation Under Domestication (Evcilleştirme etkisi altındaki değişkenlik)" adını taşır. Bu bölümü izleyen bölüm ise "Variation Under Nature (Doğadaki Değişkenlik)"tir (**Darwin, 1872**). Doğal seçimle ortak atadan türemeye evrimleşme ise kitabın bu bölümler üzerine kurulmuş birleştirici ana fikrini temsil eder. İlk bölüm hayvan ve bitki ıslahının ilgili canlıdaki biyolojik özellik varyasyonunu (değişkenliğini) nasıl bilinçli ve bilinçsiz yönlendirdiğine ilişkindir. İkinci bölüm ise biyolojik özelliklerdeki değişim çeşitleri üzerinde durur daha çok ve pek çok canlı türünden örneklerle değişimin-evrimleşmenin-malzemesi olan kalıtımsal varyasyona işaret eder. Özellik durumları yani özelliğin varyasyon tayfını oluşturan farklılıklar arasındaki yaşamsal farkların bilinçsiz yönlendirme ile değişen koşullar karşısındaki evrimleşmesi ve türleşmeyle sonuçlanabilmesi ise kitabının kalanının ana temasıdır. Dolayısıyla, her şeyden önce ve çıkış noktası itibarıyla biyolojik özelliklerin sergilediği farklı durumlar, yani kalıtımsal varyasyon evrimleşmenin başı ve özü olarak kabul edilmektedir. Doğruluğu Darwin'den bu yana çok değişik düzeylerde sınanan ve evrimsel biyolojik araştırma projelerinin ve kuramın

içinden açılan yeni yolların artık en önemli ayağı kabul edilen kalıtsal özellik varyasyonuna yapılan bu vurgu, bilim tarihi açısından da, Darwin devriminin özünü oluşturur ve Darwin'in getirdiği asıl yenilik olarak haklı biçimde kabul edilir.

Dolayısıyla, *Türlerin Kökeni*'ndeki ana eksen bütün türleri seçilimsel doğal seçim süreciyle birbirine bağlayan değişkenliklerdir. Bu değişkenlikler de, varyete, alt tür ya da coğrafi ırk, en nihayetinde tür olarak çizilen varlık sınırlarını iç içe geçirir ve belirsizleştirir. Canlı varlıklar değişimlerin sürekliliği içinde tarihsel olarak birbirine bağlanan büyük bir aile teşkil ederler. Bugün, kimi yarı-geçirgen sınırları tanımlamak şartıyla büyük oranda kabul ettiğimiz bu görüş, elbette temel itibarıyla türlerin anlık yaratılan, aralarında dönüşüm ilişkileri bulunmayan varlıklar olmayıp yarı suni kategoriler olduğunu söylemenin doğru biyolojik bir ifadesidir. Bununla birlikte, çeşitlilik temelindeki ilişkilenenin tarihselliği farklı türler açısından, tür içi bölümlenmenin farklı şekillerde ortaya çıkacağını, yani her türün zaman ve mekândaki dağılımının diğer türler karşısında belli bir benzersizlik içereceği anlamına da gelmektedir. Bir başka deyişle, her türün evrimi bir

şekilde kendine özgüdür de. Darwin'in yarattığı bu büyük kırılma, yani değişkenliğin tarihsel sürekliliği sebebiyle keskin, su geçirmez sınırlarla çizilmiş canlı kategorilerinin hiç bir zaman teşekkül edemeyeceği, aşağıda verilen, *Köken*'deki tek görsel ile net bir şekilde ifade edilmektedir:

Bu çizim evrimsel biyolojinin Darwin sonrasında izlediği düşünsel yolun da bir özeti vermektedir ve A'dan L'ye harflerle simgelenmiş ata formlardan köken alan diğer formların, çizimin yukarısına doğru uzanan geçmişten günümüze gelen çeşitlenmesini, yok oluş ve mevcudiyetlerini izah etmektedir. Bu büyük izahın can alıcı noktası ise, tüm sınıflandırma birimlerinin (Darwin *Kökeni*'de bu aynı çizimi varyete, alt tür veya coğrafi "ırk", tür, cins, aile, takım, sınıf şeklinde tüm kategoriler için başvurur) grup içinde grup şeklinde bir iç içe geçmeye imkân tanıyan, biyolojik özellik değişkenliği temelinde tanımlanması mümkün benzerlik derecelerini esas almasıdır. İrk dâhil tür içi diğer tüm ayırma kategorilerinin kimliğini uygun biyolojik araçlarla sorgulayabilme imkânı veren bu düşünsel çerçeve, Darwin'den sonraki tüm evrimsel biyoloji pratiğinin de devindirici motoru olagelmıştır.



Şekil 1. Charles Darwin'in Köken'deki, hipotetik ortak kökenden değişerek türemeyi gösteren çizim

Türlerin Kökeni sonrasındaki evrimsel biyoloji, Yirminci Yüzyıl'ın hemen başında Mendel genetiğinin "yeniden keşfi"nin yarattığı ivme ile tür içi değişimlerin genetiğini bir başka deyişle popülasyon genetik kuramı oluşturan istatistiksel genetik bütünlüğüne, yine aynı yüzyılın ilk çeyreğinin sonuna dek kavuşacak ve sonraki 20 yıl içinde de sentezini tamamlayacaktır. Karşılaştırmalı morfoloji ve anatomi, sınıflandırma ve bitki-hayvan dağılımı (biyocoğrafya) ve paleontoloji bilgisinin kalıtsal biyolojik özellik değişimleri çerçevesinde genetik ile anlamlandırılması demek olan bu büyük sentez ile evrimsel biyoloji bugünkü omurgasına ve çalışma perspektifine oturmuştur denebilir (**Huxley, 1942**). Yirmibirinci Yüzyıl'ın ilk 10 yılını da kapsayan son 20 yılda ise, evrimsel biyoloji, genom çalışmalarının damgasını vurduğu, gelişim biyolojisinin evrimsel gelişim biyolojisine dönüştüğü bir yetkinliğe ulaşarak, canlı dünyasını geniş bir pencereden izah etmedeki gücünün zirvesine oturmuştur (**Futuyma, 2013**). Şimdi, modern evrimsel biyolojinin, doğruluğu açısından artık su götürmeyen olgusal yönüne, yani canlılığın ortak bir geçmişe sahip oluşuna ilişkin bir örnek vererek, evrim kuramının neden bahsettiğine ilişkin ilk temel başlığımızı ortaya koymaya çalışalım. Evrimsel biyolojinin kuramsal ayağını oluşturan, evrimleşme sürecinin tamamını olmasa bile, en büyük parçasını teşkil eden doğal seçilime ise hemen akabinde değineceğiz.

Canlıların ortak bir kökenden evrildiğini göstermenin başlıca yolu, örneğin insan ve kuyruksuz iri maymunları içine alan, ister belirli bir görece kısa evrimsel küçük bir grup organizmaya, ister belirli bir büyük gruba, örneğin omurgalılara ister de tüm canlılığı, kabaca bitki hayvan ve mikroorganizma çeşitliliği içinde sınıflayan ve gezegendeki tüm canlı çeşitliliğini dâhil eden bir gruba odaklanılarak yapılan filogeniler yani çeşitli düzeydeki akrabalık ilişkileridir. Bu tür filogenileri değişik ölçeklerdeki genetik belirteçlerle uygun hassasiyetlerle ortaya koymak modern evrimsel biyolojinin en heyecan verici uğraşlarından biridir. Bu heyecan verici uğraşın temel kuramsal çerçevesi Hasan Başıbüyük'ün bu sayıdaki yazısında tüm açıklığıyla örnekler dâhilinde sunulmakta (**Basıbüyük, 2016**). Burada vereceğimiz örnek ise, bütün canlıların ortak bir kökenden geldiklerini genomik düzeyden göstermesi bakımından, içerdiği biyolojik işleve ilişkin sunduğu çarpıcı noktalar itibarıyla, derin evrimsel ortaklığın hemen tüm canlı alemine yayılmış olduğunun altını çiziyor ve filogenilerin altında yatan mantığın ne kadar doğru olduğunu bir kez daha gösteriyor. Ele aldığımız örnek, evrimsel

tarihin oldukça derinlerindeki çok temel bir ortaklığa ait: organize olmuş, organel ve ilişkili sistemler bütünü olmasıyla canlılığın yapı taşı olarak kabul edilen hücrenin yaşamsal faaliyetleri için gerekli enerjinin büyük bir bölümünün üretildiği mitokondri ve bitkilerdeki fotosentez birimi olan kloroplastların çok eskiden birer bakteri oldukları artık su götürmez bir gerçek. Bilim dünyasında uzun süre boyunca, yalnızca tipik ökaryot hücrelerine aitmiş gözükten organeller olarak, mitokondri ve kloroplast diye bildiğimiz yapıların kökeni neredeyse 3 milyar yıl öncesine giden bir kaynaşma ve birleşmeler dizisi sonucu günümüzün ökaryot hücrelerinin temel yapı taşları haline almış antik bakteriler olduklarının anlaşılması, biyoloji ve evrimsel biyolojinin en muazzam keşiflerinden biridir. Mitokondri ve kloroplastı oluşturan kaynaşmalar dizisi, bu organellere kök veren bakterilerin ökaryot benzeri ilkin bir hücre tarafından yutulup hücrenin bileşeni haline gelmesi esasına dayanır ve bu süreci detaylandıran ve genel bir açıklama şeklinde çerçeveleyen bilimsel yaklaşımlar bütünüdür adı endosimbiont teorisidir (**Margulis, 1993**). Endosimbiont teorisinin yaşamın tarihi açısından ortaya koyduğu gerçekler, canlıların ortak köken ve türeme ilişkisi hakkındaki perspektifimizi derinden etkilemiştir ve teorinin olgunlaşmasını takip eden bir kaç on yıl içerisinde canlı gruplarının ortak ata temelinde ayırmaştırılan üç büyük grup halinde sınıflanmasına yol açmıştır. Bu ortak atalı üç grup: insan, mantar, tek-hücreli paramecium ("terliksi hayvan"), çam ağacı ve meyve sineği gibi, hücredeki genetik materyali yarı geçirgen bir kılıf içinde, kromozom adı verilen yapısal açıdan belirgin birimler halinde organize olmuş tek hücreli ve çok hücreli canlıları içeren ökaryotlar; *E.coli* gibi, hastalık yapan ya da yapmayan, genetik material organizasyonu, hücreyi çevreleyen kılıfının moleküler yapısı gibi daha pek çok açıdan büyük farklılık içeren ve sadece tek hücreli halleri bulunan bakteriler; ve nihayetinde, *E.coli* benzeri bakterilere genetik materyal organizasyonu düzeyinde benzemekle birlikte, hücre duvarının moleküler yapısı ve metabolik reaksiyonlarındaki temel farklılıklar ile onlardan hayli ayrık olan, özellikle ne bildiğimiz bakteri ne de ökaryot için uzun süreli yaşamın mümkün olmadığı, dünyanın ilkin koşullarını andıran yüksek sıcaklık, tuzluluk ve asitlik ortamlarında yaşayabilen ve pek çok adaptasyonu böyle bir yaşamı mümkün kılan tek hücreli Arkeler. Yapılan tüm genom dönemi öncesi çalışmalarda, örneğin ribosomal DNA kullanılarak oluşturulan yaşam ağaçlarında, arkeler bariz şekilde ökaryotlara yakın olmakla birlikte, kökünde hipotetik bir ortak atanın yer aldığı bu

üç ana grup, kabul edilegelen üç ana yaşam formu olmuşlardı. Ortak köken ilişkisinin ne denli derin bir evrimsel geçmişe sahip olduğunu göstermesi bakımından şimdi ele alacağımız örneğimiz ise, endosimbiont teorisinin önermelerinin genom bilimi perspektifinden ele alındığı son bir kaç yılın heyecan verici çalışmalarına dayanıyor ve her üç büyük gruptan pek çok türün genomlarının taranması sonucunda ortaya çıkan son derece radikal sayılabilecek bir durumu ifade ediyor (**Williams, 2013**). Elde edilen bulguları özetleyecek olursak: gezegenimiz üzerinde filizlenen tüm yaşam formları üç ana yaşam grubundan köken almayı sadece iki temel yaşam grubunu üyeleri olarak evrimleşmiş bulunuyorlar ve bu temel grup arke ve bakteriler olarak karşımıza çıkıyor. Önceki üç ana gruplu yaşam ağacı görüşünü temelden değiştiren genom düzeyli araştırmaların vardığı sonuç ise şöyle: hem protein (amino asit) çeşitliliği hem de ribozomal DNA çeşitliliği çalışmaları, ökaryotların aslında arkeler içinde ortaya çıkmış bir yan dal olduğunu söylüyor (**Guy, 2014**). *E. coli* benzeri bakteriler ve ataları ise ayrı bir grup olma özelliğini koruyor. Bir başka deyişle, insan dâhil tüm ökaryotların kökeni arkede yatıyor ve böylece gezegen üzerindeki yaşam biçimi, yaşamı tanımlayan pek çok biyokimyasal, fizyolojik özellik bakımından sadece iki farklı kol ile temsil ediliyor. Ökaryotların son 2 milyar yıllık evrimi onları çok hücreli hayata geçişin de büyük etkisi olan çarpıcı bir hücresel organsal ve morfolojik değişimlere ve çeşitlenmeye uğratmasına karşın, bu büyük değişim ve yenilikler kümesi, temel itibarıyla, iki ana tema (arkeler ve bakteriler) üzerine yapılmış çeşitlemelerden öte değildir.

Bu son dönem çalışmalarına koşut ilerleyen ve evrimsel tarihin çok derinlerindeki ilkin ökaryotların arkelerin kolu olarak ortaya çıktığı görüşüne destek sağlayan diğer heyecan verici çalışmalar grubu ise ökaryot genomlarındaki arke ve bakteri genetik izlerinin niteliği ve önem dereceleri üzerine odaklanmış durumda. Bu noktada, ökaryot genomlarındaki, arkeden türemenin ve bakterilerle kaynaşmanın ifade ettiği derin tarihsel ortaklığın yarattığı sonuçları anlamak için sorulan soruları şöyle özetleyebiliriz:

1. Tipik ökaryotik hayatın son 2 milyar yılda ortaya çıkan genetik yenilikleri karşısında, insan ya da herhangi bir ökaryot genomundaki arke ve bakteri genlerinin ifade dereceleri ve yaygınlıkları, doğal seçimle biçimlenmişlikleri açısından durum nedir?
2. Ökaryotlardaki hangi prokaryot (arke veya bakteri) genetik mirası daha hayattır?

Bu sorulardan ilki, ökaryot genomundaki arke ve bakteri genlerinin işlevsel karşıklarını da ifade eden evrimleşmelerine ilişkindir ve sorunun yanıtı olabilecek bilgileri veren, insan genomunun taramasına dayalı öncü bir çalışmayı burada özetleyelim: David Alvarez-Ponce and James O. McInerney adlı araştırmacıların gerçekleştirdiği, insan genomuna odaklanmış bu çalışma ele aldığımız başlıklar açısından son derece önemli noktaları net bir biçimde vurguluyor (**Alvarez-Ponce, 2011**). Öncelikle, insan genomundaki arke kökenli genlerin bakteri kökenli genlere oranla doğal seçimle biçimlenme düzeylerinin daha yüksek olduğunu görüyoruz. Bu durum, arke kökenli genlerin işlevsel yaygınlığına ve önemine işaret eden çarpıcı bir bulgu olarak karşımıza çıkıyor. Yine, genlerin ifade düzeyleri ve dokulardaki ifade yaygınlıklarına baktığımızda da insan genomunda arke genleri öncelikli gözüküyor. Çalışmanın, modern genetik ve genomik bağlamında çok önemli olduğunu düşünebileceğimiz bir diğer sonucu da, arke kökenli genlerin, protein-protein etkileşim ağlarında daha merkezi ve kontrol mahiyetli işlevlerinin bulunması. Gen etkileşiminin yaygınlığı açısından ve çoklu-genli biyolojik özellik evrimi çerçevesinde büyük önemi bulunan protein etkileşimlerinin ağırlığı da, arkeden yana gözüküyor. İkinci sorumuzun yanıtı yine aynı araştırmacıların diğer bulgularında yer alıyor: Çalışmanın ikinci bölümünde, insan genomunda saptanan arke ve bakteri genlerinin eşlenikleri genetik model olarak kullanılan bildiğimiz fareden susturulmuşlar. Bu gen susturmaları yapıldığında en çok ölümle sonuçlanan etki yaratan genler de yine arke genleri. Arke kökenli genlerin son derece hayati olduğunu söylemek, böylece, mümkün oluyor. Peki arke ve bakteri kökenli genlerin nitelikleri açısından, yani biyolojik süreçlerin hangilerinde iş gördükleri bakımından ne söyleyebiliriz? Çalışma gösteriyor ki, Arke kökenli insan (ökaryot) genleri, kabaca bilgi akışı temelli diyebileceğimiz süreçlere, yani DNA eşlenmesi, mRNA sentezi ve işlenmesi ve protein sentezinin devasa dinamiğinde iş gören genler. *E. coli* ve benzeri bakterilerin atalarından köken alan genler ise metabolik yolların dinamiğine aitler.

Kısaca özetlediğimiz bu sonuçların benzerlerine ise bir diğer ökaryot canlı olan bira mayası genom taramalarıyla da ulaşılmış durumda (**Cotton, 2010**) ve geçtiğimiz yıl yayınlanan, doğrudan insan hücre kültürü üzerinden genom taranmasıyla elde edilen bulguları sunan iki bağımsız çalışmayla aynı sonuçlara varıldığını da belirtmemiz gerekiyor (**Wang, 2015; Blomen, 2015**).

Evrimsel biyolojinin, Charles Darwin'in bir türe ait bireylerin sahip olduğu biyolojik özellik farklılıklarının evrimleşmenin nesnesini oluşturduğu yönündeki büyük öngörüsünden temel aldığından bahsettik ve bu temelin en önemli ayağını, tüm canlılığın ortak köken ilişkileriyle birbirleriyle bağlanabileceklerini, modern genom bilim çalışmalarından bir örnekle anlamaya çalıştık. Şimdi ise, biyolojik özelliklerdeki farklılıkların sıklıklarındaki uygun çevresel koşullarda kuşaklar boyu devam eden, düzenli değişimleri ifade eden ve canlı evrimleşmesinin başlıca süreci kabul edilen doğal seçilime bakalım ve doğal seçilimi kendi evrimsel biyolojik dili üzerinden, bir parça evrim genetiği kullanarak ortaya koyalım.

Türlerin Kökeni'nde açıkça ortaya konmuş olan ve ondan miras alan evrimsel genetiğin kuramsal temelini inşasına olanak tanıyan doğal seçilimle evrimleşmeye ilişkin gözlem ve çıkarımlar şöyle özetlenebilir:

1. Bir türe ait bireylerde, biyolojik özellikler açısından, temeli kalıtımsal olan farklılıklar vardır. Biyolojik özellikler tür içinde yüksek değişkenlik gösterirler. Örneğin doğum ağırlığı insan türünde bireysel farklılık sergiler ve bu farklılık önemli oranda kalıtımsaldır yani doğum ağırlığı çevresel etkilerle olduğu kadar genlerle de etkilenir.

2. Türün sahip olduğu biyolojik özellik farklılıklarının derecesi hayatta kalmayı etkileyebilir: Örneğin belirli bir doğum ağırlığının oldukça altında ya da üzerindeki ağırlıklara sahip bireyler hayatta kalamazlar ya da böyle bireylerin bir toplum içindeki sıklıkları çok düşüktür. Gözlenen doğum ağırlığının çok üzeri ya da altındaki ağırlığa sahip bireyler ya doğum öncesinde ya da sonrasında biyolojik etkiler sebebiyle ortadan kalkarlar.

3. Biyolojik özelliğin sergilediği farklılıkların derecesi oranında hayatta kalan bireyler, doğal olarak, o popülasyondaki eşleşen ve üreyen bireyleri oluşturacaklardır. Sonraki kuşaklarda, popülasyonu oluşturan bireylerin ilgili biyolojik özelliğin hangi kısımlarına sahip olacaklarını belirleyen bu hayatta kalma-üreme şeklindeki ardışık sürecin düzenliliği ve devamı olacaktır. Bu düzenli sürecin adı doğal seçilimdir. Örneğin, belirli doğum ağırlığı civarındaki bireyler zaten hayatta kalanlar olduklarından, bir toplumda eşleşenlerin önemli bir bölümünün bu ağırlığa sahip olmaları ve sonuçta da o toplumda bu doğum ağırlığının yaygınlaşması beklenecektir.

Pek çok farklı türde yapılan gözlemleri özetleyen bu üç temel önerme, evrimsel genetik bir dinamiğin

formülleriyle sayısallaştırılabilir ve dolayısıyla seçilimsel süreçleri tahminlenebilir evrimsel süreçler şeklinde mümkün olur. Doğal seçim sürecini sayısallaştırmaya ve Mendel genetiğinin ilkeleri çerçevesinde düzenli bir süreç olarak tanımlaya imkân veren çok önemli bir düşünüş düzeyine hemen burada geçmemiz gerekiyor. Bu algı düzeyi, biyolojik özelliklerin ve onlardaki farkların kalıtımsal temeli olduğundan hareketle, ilgili özellikteki farkların genlerin alternatif formlarının, teknik adıyla alellerinin, oluşturduğu genotipler şeklinde ifade edilmesine dayanır. Her bir gen formunun birinin dışı ebeveyninden (anne) diğerinin ise erkek ebeveyninden (baba) gelmesiyle oluşan bireyi tanımlayan genotipler, bir biyolojik özellikteki değişkenliği bir popülasyondaki birey şeklinde ifade etmeyi sağlarlar. Her bir birey ilgili biyolojik özellik açısından bir genotip durumunu ifade eder ve her bir genotip durumunun onu serileyen bireylerin sayısı üzerinden ifade olunan sıklığı o genotipin (sergilediği biyolojik özellik farklılığının) ilgili popülasyondaki yaygınlığını gösterir. Dolayısıyla da, bu düşünüş çerçevesinde, bir biyolojik özellikteki farklı biçimlerin genotip ve genotipleri oluşturan alellerin yaygınlıkları üzerinden izlemeye olanak veren dinamik modeller oluşturmak mümkündür. Doğal seçim ise, sınırları yukarıda özetlediğimiz önermeler çerçevesinde çizilen böyle bir dinamik modeldir.

Doğal seçilimi yukardaki önermelerin sayısal ifadesi olarak tanımlamadan önce, evrimsel genetiğin temel başlangıç modelini, bir bakıma evrimsizlik-durağanlık ifadesi olan gen sıklıklarının ilişkin denge durumunun anlaşılması gerekir. Bunun için öncelikle, bir popülasyonda herhangi bir gen, örneğin, A geni için çeşitli alternatif formlar-aleller-bulunabilirliği üzerinden alel sıklıklarının hesaplanmış olması gerekir. Bir genin alellerini, $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$ tane olarak, DNA baz dizisi düzeyindeki farklıları kullanarak saptamak mümkündür. İşlevsel karşılık açısından unutmamamız gereken nokta, her bir alelin (yani genin) bir diğerinden DNA düzeyinde farklı olduğu ve bunların içinden bazılarının (daha nadir bir durum olarak tamamının) farklı proteinler (farklı biyolojik özellik durumları olarak) kodladığıdır. Tabii burada söz konusu olan aynı proteinin bir parça daha farklı etkinlik gösteren farklı formlarıdır ki kimi durumda bir alelin (diyelim ki A_3) ürettiği protein işlevsel açıdan diğerlerinin ürettiğinden daha az etkin olan bir protein olabilir. Bir türün herhangi bir popülasyonda, alel sayıları arasındaki farklar nedeniyle, her bir alelin bir diğerinden farklı bir sıklıkta olması beklenir

(alel sıklıklarının eşit oluşunu özel bir durum olarak bir kenara bırakalım). Bunu bir örnekle açıklayalım; örneğimizde tek bir gen (A) ve bu gene ait yalnızca iki alel (A_1 ve A_2) bulunsun. Genlerin kromozomlarda yer aldığı ve insan dâhil pek çok türde genlerin çiftler olarak bulduklarını hatırlayalım. Bir popülasyonda, diyelim ki, 20 tane A_1A_1 , 30 tane A_1A_2 ve 50 tane A_2A_2 genotipli bireyler olsun. Bireyler üzerinde durmayı bir yana bırakırsak, bu popülasyonda kaç tane A_1 aleli ve kaç tane A_2 aleli vardır? Evrimsel değişim modelleri bir biyolojik bir özellik (örneğin bir amino asidin sentezlenmesi) sıkı ilişkili genlerdeki alternatif formların (alellerin) zaman içindeki oransal değişimlerini saptayacak biçimde kurulduğundan, böyle bir soruyu sormak işimizin başlangıç noktasını oluşturacaktır. Tekrar sorumuza dönersek, alel sayılarını genotip sayıları üzerinde kolaylıkla hesaplayabileceğimiz görülür; toplam alel sayısı (tüm genotipler üzerinden) $2 \times 20 (A_1A_1) + 2 \times 30 (A_1A_2) + 2 \times 50 (A_2A_2) = 200$ olacaktır. Öyleyse, A_1 alelinin sayısı, $2 \times 20 (A_1A_1) + 30 (A_1A_2) = 70$ olur. A_2 alelinin sayısı ise, $2 \times 50 (A_2A_2) + 30 (A_1A_2) = 130$ olacaktır. Alel sıklıkları ile ilgilendiğimiz için, A_1 alelinin popülasyondaki sıklığı (p), $70/200 = 0.35$ ve A_2 alelinin popülasyon frekansı (q), $130/200 = 0.65$ olacaktır. Burada dikkat edilmesi gereken nokta, alel sıklıklarını hesaplarken her hangi bir değişim ya da durağanlık modelinin öngördüğü parametreleri kullanmadığımızdır. Sadece basit aritmetik kullanarak, hipotetik bir popülasyondaki keyfi genotip sayılarından yola çıkarak, kaç tane alel olduğunu bulduk ve her alelin sayısının toplam alel sayısının ne kadarını ifade ettiğini gösterdik.

Şimdi, alel sıklıklarının, geçen kuşaklar boyunca nasıl değiştiğini, bu değişimin bir alelin "elenmesi" diğerinin yaygın duruma geçmesi, hatta ötekinin tamamen yerini almasıyla mı sonuçlanabileceği konusuna girmeden yani değişimi doğal seçim olarak ifade etmeden önce, evrimsel genetik açıdan durağanlık-evrimleşmeme hâli-modelini tanımlayacağımız noktaya gelmiş bulunuyoruz. Böyle bir model 20. yüzyılın başlarından itibaren vardır ve birbirinden bağımsız iki bilim insanının, G. H. Hardy ve W. Weinberg'in biçimlendirdiği "Hardy-Weinberg" denge modeli olarak bilinir. Bu model, ileri düzeyli tüm popülasyon-evrimsel genetik modellerin başlangıç noktasında yer alır ve doğal seçim yokluğunda ya da varsa son derece düşük olduğunda ve bir popülasyondaki eşleşmeler rastgele (erkek ve dişinin ayırım yapmaksızın birbiriyle eşleşmesi) yapıldığında alel sıklıklarının kuşaktan kuşağa değişmediğini söyler. Hardy-Weinberg modeli, doğal seçim yokluğu ve rastgele eşleşme

dışında gen frekansı değişiminin önemsiz düzeyde kalmasını sağlayan başka süreçleri de öngörmekle birlikte, bu iki koşul birincil öneme sahiptir. Modelin basit ifadesi, tek gen (A) ve iki alel (A_1 ve A_2) için, yukarıdaki gibi hesaplanan alel sıklıklarından yola çıkılarak genotip frekanslarını şöyle tanımlar: $p \times p (A_1A_1)$, $2 \times p \times q (A_1A_2)$, $q \times q (A_2A_2)$.

Bu ifade hemen tanıdık gelecektir; zira binomiyal açılımın, $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$ 'nin ta kendisidir. Alel sayıları sıklık (p ve q) olarak ifade edildiğinde, her bir sıklık 0 ile 1 arasında bir dağılım gösterir ve doğaldır ki $p + q = 1$ olur. Alel çeşidi sayısı ikiden fazla olduğunda (yani $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$) trinomiyal v.b. şeklinde ifade açılır ve ilgili genotip sıklıkları açılım terimleri kullanılarak hesaplanabilir.

Buradaki kritik nokta, doğal seçim bulunmadığında ya da etkisi önemsiz olduğunda ve eşleşme rasgele olduğunda- her hangi bir türe ait her hangi bir popülasyonda alel sıklıklarını hesapladıktan sonra, A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 genotipli bireylerin sıklıklarının sırasıyla p^2 , $2pq$ ve q^2 terimleriyle hesaplanabileceğidir. Denge (Hardy-Weinberg) bir kez sağlandığında, sonraki kuşaklar için olan alel sıklıkları doğrudan bu binomiyal terimler (genotip sıklıklar) kullanılarak bulunabilir. Bir türe ait bir popülasyonda seçtiğimiz bir gen için sıklık analizleri yapmak istiyorsak, elimizdeki genotipleme yöntemlerinden biriyle genotipleri sayar ve yine toplam genotip sayılarına bölerek gözlenen genotip frekanslarını buluruz. Ardından, alel (gen) sıklıklarını sayma yöntemiyle hesaplar ve bu alel sıklıklarını Hardy-Weinberg açılımında kullanıp genotip sıklıklarını tekrar hesaplayabiliriz. Bu yeni bulduğumuz sıklıkları doğrudan hesapladığımız (gözlenen) genotip sıklıklarıyla karşılaştırdığımızda ne görürüz? Açık ki iki olası durumla karşılaşırız: iki farklı sıklık hesaplama yöntemi ile hesapladığımız genotip sıklıkları ya birbirine yakındır ya da birbirinden önemli oranda farklıdır. Bir başka deyişle, gerçek durumun evrimleşmeme modeli ile olan uyuma derecesi hakkında bir fikir sahibi olabiliriz artık. Gözlenen genotip sıklıkları ile modelden (Hardy-Weinberg) beklenen genotip sıklıkları arasındaki uyumun derecesini ölçen istatistiksel testler vardır ve bunların kullanıldığı çalışmalara standart evrimsel genetik literatüründe bolca rastlanılır. Şimdi bizim bu noktada anlamamız gereken, belirli kabulleri olan bir durağanlaşma modeli ile gerçek durum arasındaki ilişkiden yola çıkarak doğal seçimle evrimleşme üzerine somut bir şeyler söyleyebilecek durumda olup olmadığımızdır. Ancak Hardy-Weinberg modelinden sapma doğal

seçilimin varlığı yüzünden olabileceği gibi eşleşmenin rastgele olmaması, popülasyonlar arasında hissedilir düzeyde gen akışı olması, evrimleşen farklıların yönünün belirlenememesini ifade eden genetik sürüklenmenin popülasyonda genetik değişkenliğin alacağı seyri belirleyen birincil süreç olabilmesi gibi nedenlerden ya da bu süreçlerin etkileşiminden kaynaklanıyor olabilir. Hardy-Weinberg modeli bize, genetik temeli olan bir biyolojik özelliğin genotipler biçiminde ifade edildiğinde, tek bir gen değişimini gen sıklığı değişimi düzeyinde anlamamızı sağlayan önemli bir çıkış noktası verir. Bu modeli kullanarak, doğal seçilimin değişimi sağlayan birincil etken olduğunu anlamayı mümkün kılan, doğal seçim için geliştirilmiş matematiksel bir tanımın yapılmasını sağlayan bir çerçeve meydana getirilebilir. Modern evrimsel genetiğin, biyolojik özelliklerdeki farklılıkların yukarıdaki üç temel önermeyi sağlayacak şekilde, alel ve genotip sıklığı değişimi temelinde, ortoya koyduğu doğal seçim modellerinden oldukça yalınlaştırılmış bir tanesini şu şekilde geliştirebiliriz. Bu model, ilgili biyolojik özelliği etkileyen yalnızca bir gen olduğunu ve bu genin de sadece iki farklı formu (aleli) bulunduğunu varsaymaktadır. Alellerden birinin, örneğin doğum ağırlığına katkıda bulunan ve embriyonun alacağı vücut ağırlığı değerinin ortaya çıkışında iş gören hormon temelli bir protein kodladığını da düşünelim.

Doğal seçim modeli kurulurken, genotipler için, öncelikle, "uyum değerleri" hesaplanır ki bir genotipin uyum değeri *bağlı* bir değerdir ve onun diğer genotiplere göre alellerini sonraki kuşaklara aktarabilme ölçüsünü ifade eder. Bir başka deyişle, bir gendeki alternatif formların (alellerin) oluşturduğu kombinasyonlar (yani genotipler-*bireyler*) genin etkilediği biyolojik özellik açısından belirli bir değişkenlik durumuna karşılık gelirler ve bu değişkenlik durumları da eşleşme başarısı, hayatta kalma, dölleyebilme-döllenebilme ve yavru oluşturma gibi kuşaklar arası temsili etkileyecek biyolojik süreçler açısından farklılıklar oluştururlar. Hormon kodlayan ilgili A genindeki iki alel (A_1 ve A_2) ile oluşturulabilecek A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 genotiplerin *bağlı nitelikteki* uyum değerleri sırasıyla w_{11} , w_{12} ve w_{22} olarak tanımlanır ve hemen az önce anılan biyolojik süreçlerin kimi için farklı değerler alırlar. Örneğin, bir popülasyonda 100 A_1A_1 , 200 A_1A_2 ve 100 A_2A_2 birey olsun. Bunların, optimal doğum ağırlığına katkıları çerçevesinde sırasıyla 80, 160 ve 50 tanesinin hayatta kalabildiğini varsayarsak, hayatta kalan bireylerin kendi

genotipleri içindeki oranı A_1A_1 için $80/100 = 0.8$, A_1A_2 için $160/200 = 0.8$ ve A_2A_2 için $50/100 = 0.5$ olacaktır. Bu oranları genotipler üzerinden *bağlı* oranlara dönüştürmek istersek en büyük orana bölmemiz yetecektir. Bu durumda, genotiplerin *bağlı* oranları A_1A_1 için $0.8/0.8 = 1.0$, A_1A_2 için $0.8/0.8 = 1.0$ ve A_2A_2 için $0.5/0.8 = 0.625$ olacaktır. İşte bu *bağlı* oranlar, belirgin bir çevresel etki sonucunda (doğum ağırlığının alacağı değer açısından anne rahmi ve embriyonun beslenmesini sağlayan iç ve dış etkenler kabaca total bir çevre oluştururlar) hayatta kalan bireylerin genotip sayıları üzerinden elde edilen *bağlı uyum* değerleridir. Doğal seçim, bu noktada, *bir kuşak içinde gerçekleşen* bir çevresel değişimle ilişkili genetik etkileşimin sonucu olan sayısal bir duruma karşılık gelir ve bu sayısalık seçim katsayısı, S , kullanılarak anlamlandırılabilir. Bir genotipin seçim katsayısı, örneğin A_1A_1 'inki, $S_{11} = 1 - w_{11}$ olur ve $1 - 1 = 0.0$ şeklindedir. A_2A_2 genotipinin seçim katsayısı $S_{22} = 1 - w_{22}$ ve $1 - 0.625 = 0.375$ olacaktır. Doğal seçim açısından bakacak olursak, seçilimi mümkün kılan çevresel etkiler devam ettiği sürece, bir kuşak dâhilinde A_1A_1 ya da A_1A_2 genotiplerinin (yani böyle genotipi olan bireylerin) tamamı temsil edilmesine karşın, A_2A_2 bireylerinin ancak 0.375'i temsil edilecektir. Görüleceği gibi, A_2 alelinin iki tane olduğu A_2A_2 durumunda hayatta kalma oranı düşmektedir. İki farklı alelin bir kombinasyonu, bir *heterozigot*- olan A_1A_2 , A_1A_1 ile aynı oranda temsil edilecektir. Çevresel seçicilik devam ettiği sürece A_2 alelinin organizmaya zararlı etkilerinin olacağından bahsetmek yersiz olmayacaktır zira A_2 alelinin bir genotipteki sayısının artması organizmanın hayatta kalmasını kötü yönde etkilemektedir. Burada dikkat edilmesi gereken çok önemli iki nokta bulunmaktadır:

1. Tanımladığımız doğalseçim tek *bir kuşak içinde* gerçekleşen bir durumu izah etmektedir. Ancak doğal seçim, kuşaklar boyunca gen sıklıklarındaki değişim olarak ifade edilebildiğinde net bir evrimleşme perspektifi sunar. Böyle bir perspektife sahip olabilmek için ise *geçen zaman boyunca doğal seçim* tanımlanmalıdır ve böyle bir tanımlamayı aşağıda önermekteyiz.

2. Uyum değerlerini *bağlı* olarak hesaplarken ve bir doğal seçim katsayısı tanımlarken, yalnızca genotip sayılarındaki değişimi göz önüne aldık. Yani bir çevresel değişim oldu ve bu da bazı genotiplerin sayısının bir diğerine göre daha az biçimde azalmasına yol açtı. Bir başka deyişle doğal seçilimi A_1A_1 , A_1A_2 ve A_2A_2 genotip sayılarındaki değişim miktarı ve bu miktarların *bağlı* büyüklükleri

üzerinden tanımladık. Kritik nokta, *genotiplerin hangi biyolojik sistemleri etkilediğinin bilinmesine gerek duyulmadan yalnızca sayısal büyüklük farkları üzerinden seçim etkilerinin tanımlanmış olmasıdır*. A_1A_1 genotipi, A_1 alelinin hormon-protein ürünü, diyelim ki, doğum ağırlığını A_2 aleline göre daha optimal bir değere yaklaştırdığından ötürü, A_2A_2 'ye göre daha "başarılı" bir hormondur. Ancak bu, örneğin, A_1A_1 bireylerinin A_2A_2 'lere oranla neden daha sık olarak eşleştiklerini açıklamayacaktır. Hatta bazı durumlarda, A geni sadece kalıtılan bir Mendel faktörü olarak tanımlanabilir-yani genin birincil işlevi dahi bilinmemektedir- bununla birlikte, genotip sayıları değişiminden yola çıkılarak A genine ait alellerin eşleşme başarısını farklı biçimde etkiledikleri gösterilebilir.

Böylece, *doğal seçilimin genlerin birincil etkilerinden bağımsız bir biçimde tanımlanabilmesi mümkün olmaktadır*. Genotip dağılımdaki bağıl farklar hayatta kalma, eşleşme başarısı, döl verebilme gibi daha üst ölçekli ve kuşaklar arası temsil oranını etkileyecek biyolojik süreçler açısından tanımlanabildiği sürece, doğal seçim vardır ve "işlemektedir" deriz. Ulaştığımız bu son nokta, evrimsel biyolojik literatürde sıkça rastladığımız bir durumu, biyokimyasal işlevleri tanımlanmış genler açısından doğal seçilimin ortaya konabilmesini ve aynı zamanda da ilgilenilen gen açısından bu seçilimin işlevsel olarak tanımlanmasına ilk planda neden öncelikle ihtiyaç duyulmadığını açıklar. Genin ne yaptığını bilmenize karşın, doğal seçilimi bulgulamak için izlemeniz gereken yol, genin moleküler biyolojik ya da fizyolojik işlevlerine odaklanmak değil, ilgili gendeki farklı allelerin zaman içindeki sıklık değişimlerini takip etmenizdir. Evrimsel biyologların doğal seçilimin varlığını bulgulamak için izledikleri yol budur ve seçimle ilişkisi ortaya konan genin farklı formlarının biyolojik özelliklerde-örneğin doğum ağırlığında-yarattığı farkların moleküler biyolojisi ve fizyolojisine ilişkin evrimsel analizler sonradan gelir. Bununla birlikte, genlerin işlevleri hakkındaki doğru bilgi olmadan, bir başka deyişle genotip-fenotip arasındaki moleküler biyolojik, biyokimyasal, fizyolojik, mor-

folojik ve anatomik yapı ve işlev katmanlarına ilişkin biyolojik bütünlük kurulmaksızın, genotipler arasındaki salt sıklık farkı üzerine tesis edilmiş değişim bilgisinin de bir anlamının olmayacağı açıktır. Bu vardığımız son nokta, aslında, evrimsel biyolojinin tüm alanlarından bilgi akışıyla biçimlenmiş büyük bir bilgi evreni olduğunun da açık bir göstergesidir; büyük evrimsel biyolog Theodosius Dobzhansky'nin vurguladığı gibi, evrim ışığında bakmaksızın biyolojideki hiç bir şey anlam kazanmaktadır. Şimdi doğal seçilimin dinamiğini yalın bir evrimsel model çerçevesinde gösterelim. Ortaya koyacağımız model, standart evrimsel genetik kitaplarında kolaylıkla bulunabilir ve seçim altındaki özelliğin tek bir genle (A) tanımlanabildiğini ve ilgili gende sadece iki alel (A_1 ve A_2) bulunduğunu varsaymaktadır. Bu model, sadece tek bir gen ve gendeki sadece iki alel arasındaki seçimsel farklara odaklanmakla, son derece kısıtlanmış ve ideal bir doğal seçim dinamiği tanımlamasına karşın, vardığı evrensel sonuçlar itibarıyla, çok sayıda genle ve genetik ilişkiler yumağı ile etkilenen biyolojik özelliklerin seçimle evrimini anlamak açısından da bir başlangıç modeli teşkil etmektedir. Daha karmaşık seçimle evrimleşme modelleri için, yine standart bir evrimsel genetik kitabına başvurmak yeterli olacaktır.

Aşağıdaki tablodan (Tablo 1) görüleceği gibi, uyum değerlerinin Hardy-Weinberg (evrimsizlik) genotip sıklıkları ile çarpılmasıyla doğal seçim sonrası genotip sıklıklarının ne olacağı bulunabilir. Bu yeni, yani *seçim sonrası* genotip sıklıklarını kullanarak, seçim sonrası her bir alelin sıklığının ne olduğunu da hesaplayabiliriz. Belirtmemiz gereken bir diğer nokta, popülasyonun ortalama uyum değerinin de tanımlanabileceğidir. Bu değer \bar{w} ile gösterilir ve genotiplerin bağıl katkılarının toplamına eşittir. Seçim sonrası genotip sıklıklarına bağımlı olarak, tek bir kuşaklık seçim sonrası alel sıklıklarındaki (p_1 ya da q_1) değişimi ifade eden bağıntı, A_2 aleli sıklığı (q_1) üzerinden tanımlamak istersek, şöyledir:

$$q_1 = \frac{1}{2} (2p_0q_0 w_{12} / \bar{w}) + (q_0^2 w_{22} / \bar{w}) \\ = (p_0q_0 w_{12} + q_0^2 w_{22}) / \bar{w}$$

Tablo 1. Hardy-Weinberg durağanlık modelinden sapmalar şeklinde genotip sıklıkları

	Genotip			TOPLAM
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
Bağıl uyum	w_{11}	w_{12}	w_{22}	---
Seçim öncesi sıklık	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2	1.0
Ağırlıklı katkı	$p_0^2 w_{11}$	$2p_0q_0 w_{12}$	$q_0^2 w_{22}$	\bar{w}
Seçim sonrası sıklık	$p_0^2 w_{11} / \bar{w}$	$2p_0q_0 w_{12} / \bar{w}$	$q_0^2 w_{22} / \bar{w}$	1.0

Bu tek nesil içinde gerçekleşen seçim çerçevesinde, evrimsel değişimi alel sıklıklarındaki değişim şeklinde (Δq) tanımlayabiliriz: $\Delta q = q_1 - q_0$, $\Delta q = pq/2\hat{w}$, $d\hat{w}/dq$

Görüldüğü gibi, doğal seçim kuşaklar boyunca devam ettiği sürece, bir gendeki farklı genetik formların (alellerin) sıklık değişimlerini tahmin edebiliriz: Bu değişim alel sıklıklarının, ortalama uyum değerinin (popülasyon uyumu) ve ortalama uyumda gözlenen alel sıklığına bağlıdır. Farklı uyum ilişkileri farklı değişim denklemleri ortaya koymasına karşın, sonuçta, alel sıklığı değişimini, Hardy-Weinberg modelinden yola çıkarak hesaplayabileceğimiz bir evrimsel genetik teorimiz bulunmaktadır. Bir gendeki aleller arasındaki baskınlık ve çekiniklik durumları, genlerin farklı formlarının ilgili biyolojik özelliği etkilediği farklı biçimleri, bir başka deyişle, farklı genotiplerin ortaya çıkışını belirleyecektir. Dolayısıyla, doğal seçimle evrimleşme modellerinin gerçekçi olabilmesi için, biyolojik özelliği etkileyen genotipleri oluşturan aleller arasındaki baskınlık çekiniklik ilişkilerinin hesaba katılması zorunludur. Şimdi, baskınlık ve çekinikliği göz önüne alan gerçek genetik durumlarından yola çıkılarak kurulan pek çok doğal seçim modelinden yine en yalın bir tanesini ele alarak doğal seçimle evrimleşmeye ilişkin tartışmamızı netleştirelim:

Aşağıdaki tabloda (Tablo 2) verilen uyum değerleri, aleller arasındaki net bir baskınlık durumunu ifade etmektedir; A_1 aleli A_2 aleline tam olarak baskındır. Dolayısıyla A_1A_2 genotipi de A_1A_1 genotipiyle aynı fenotipi meydana getirmektedir ve bu iki genotipin hayatta kalma ihtimalleri de bu nedenle aynıdır. A_2 alelinin etkisi ise ölümcüldür ve A_2A_2 genotipli bireylerin ortadan kalkmasına yol açar. Genetikte "resesif letalite" olarak adlandırılan ve kistik fibroz hastalığına yol açan gen dâhil, pek çok insan hastalığı geninin fenotip etkisini tanımlayan bu durum, doğal seçilimi anlamamızı sağlayacak kolay bir yol önerir. Resesif letal hastalıklar, haploid otozomal (eşey kromozomları dışındaki) insan genomu başına ortalama 0.29 alel sayısı ile temsil edilmelerinden ötürü ayrı bir öneme sahiptirler (Gao, 2015) ve dolayısıyla, insandaki doğal seçim baskısını anlamamızı gerçekçi bir yönüne de karşılık gelirler. Uyum değerleri yerine konduğunda bir kuşak

sonraki, klasik tabiriyle "negatif seçilime uğrayan" (elenen) A_2 alel sıklığı: $q_1 = q_0/1 + q_0$ olur ve iki kuşak arasındaki alel sıklığı-ki elenen A_2 alellerinin bir fonksiyonudur- ise: $\Delta q = -q_0^2/1 + q_0$ olacaktır.

Herhangi bir $t + 1$ (belli bir kuşaktan bir sonraki) zamanındaki alel sıklığını t zamanındaki (geçen herhangi bir zamandaki) alel sıklığının bir fonksiyonu olarak yazmak mümkündür. Böylece genel bir bağıntıya ulaşmak mümkündür ve bu bağıntı: $q_t = q_0/1 + tq_0$ 'dir ve bu ifadeyi belirli kuşaklar arasındaki alel sıklığı farkını anlayabileceğimiz şekilde de yazabiliriz:

$$t = 1/q_t - 1/q_0$$

Bu iki temel ifade, alel sıklıklarının değişim dinamiğine ilişkin iki önemli soruyu sormamızı sağlayacaktır.

I. Başlangıç sıklığını bilirsek, t kadar nesil geçtiğinde A_2 alel sıklığındaki değişim miktarı ne olacaktır?

II. A_2 alel sıklığının belirli bir miktarda değişmesi için kaç kuşak geçmelidir?

Görüldüğü gibi, doğal seçim geçen zamana ilişkin, genlerin alternatif formlarının ne oranda değişeceğinin bir tanımlamasıdır. *Genlerin birincil işlevi ile bilinsin ya da bilinmesin*, kuşaklar boyunca genin farklı genetik varyantlarının (alellerinin) sıklık değişimi olarak doğal seçilimi kolaylıkla tanımlayabiliriz.

Basitçe gösterdiğimiz, kuramsal zenginliğinin yalnızca küçük bir bölümünü ifade eden, doğal seçimle evrimleşmenin bize söylediği nedir? Bir biyolojik özellik seçimle evrimleşiyorsa, özelliğin çeşitli durumları arasında yukarıda tanımladığımız biçimdeki gibi uyum başarısı farkları varsa ve bunların temeli genetik ise, çevre koşulları değişmediği sürece, uyum başarısı yüksek olan özellik durumlarının kuşaklar geçtikçe yaygınlaşacağı ve nihayetinde bir popülasyondaki temel özellik durumları haline geleceğidir. Yukarıdaki modelin gösterdiği gibi, ilgili parametreleri hesaplanabildiği için, tahminlenebilir bir süreç şeklinde ortaya koyduğumuz doğal seçilimin, genotipler arasındaki uyum değerlerini belirleyen çevre koşulları değiştiğinde farklı şekiller

Tablo2. Resesif letalite modeline ilişkin uyum değerleri

	Genotip		
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Uyum değeri	w_{11}	w_{12}	w_{22}
Sayısal karşılık	1.0	1.0	0.0

alabileceği unutulmamalıdır. Annenin beslenme koşulları ve bebeğin gelişimini etkileyen diğer faktörler değiştiğinde, ilgili faktörlerin önceki hallerine yanıt veren genotipik yanıtların da değişeceği ve bu değişen genotip yanıtlarının doğum ağırlığını etkileyen farklı alellerin seçilimsel avantaj kazanmasıyla sonuçlanabileceği aşikârdır.

Darwinci evrimsel biyolojinin, değişerek türemeye biyolojik evrimin sürecini izah eden doğal seçilime ilişkin tartışmayı bitirmeden önce üzerinde durmamız gereken bir nokta daha kalıyor. Doğal seçim ile evrimleşme, sıkça telaffuz edildiği gibi, "güçlü ile güçsüz" arasındaki "kanlı bıçaklı" bir mücadeleye midir? Her şeyden önce, bu tür "mücadele, güç, kavga" gibi beşeri kavramların, özellikle insan merkezli bakışı canlılar dünyasından doğa bilgisinin serinkanlı mütevazılığıyla uzaklaştırmasıyla hakiki bir bilimsel devrimle tarihi başlangıcını yapmış evrimsel biyolojinin ruhuna aykırı olduğunu söyleyelim. Yukarıda gördüğümüz gibi, doğal seçim ne bir "yaşam arenasındaki güçler kavgası" ne de mutlak ve değişmez bir gücün bu kavgadaki kaybedenleri yaşam sahnesinden attığı bir mücadelenin bir ifadesidir: doğal seçim, aralarında *yaşamsal* farklılıklar bulunan biyolojik özellik farklarının geçen nesiller boyunca birikme derecesinin istatistiksel bir tanımıdır sadece. Yukarıda en basit haliyle öldürücü genetik forma sahip bir genin evrimi açısından verdiğimiz modeli, hem baskınlık düzeyini hem de öldürücülük düzeyini, doğada sıklıkla pek çok tür için gördüğümüz düşük düzeyli ve ara değerlere getirdiğimizde, elenen formların elenmesini belirleyen *t* zamanının oldukça uzadığını görürdük. Ve geçen uzun zaman boyunca çevre koşullarının sabit kalmayacak oluşları sebebiyle seçilimin yönü ve büyüklüğü de değişirdi. Örneğin, optimal bir doğum ağırlığının altında doğan bebekleri yaşatabilecek ve sonrasında hiç bir araz bırakmayacak ileri bakım koşullarına hayata geçirebilen toplumlarda, sonraki kuşaklardaki optimal ağırlığın ortalaması da değişecektir. Aslında bugün anne beslenmesinin ve doğum öncesi bebek büyüklüğünün farklı toplumlardaki farklı oluşundan kaynaklanan farklı doğum ağırlıkları, seçilimsel durumların değişebileceğinin önemli kanıtıdır. Bir başka önemli nokta, doğal seçilimin kendisinin de çok katmanlı oluşudur: yine doğum ağırlığı bahsinden gidecek olursak, optimal doğum ağırlığına sahip bireylerin eşleşme başarısı en iyi olanlar olacağı ne malumdur? Böyle bireyler üstün eşleşme başarısına sahip olsalar da, eşleştikleri zaman taşıdıkları başka genlerden ötürü seçilimsel dezavantajlara sahip olmayacaklarının garantisi var

mıdır? Bu dikkatli argümanları, yaşam döngüsünün diğer tüm evrelerine uygulayarak genişletmek mümkündür. Ama elbette her hâlükârda belli bir doğum ağırlığı bir toplumda norm haline gelmişse, doğum ağırlığıyla ilişkili ve ilişkisiz tüm kalıtsal ya da epigenetik süreçlerin katkısıyla biçimlenen birikimsel bir süreçle bu norma ulaşıldığı da muhakkaktır. Sonuç itibarıyla, doğum ağırlığı genetik temeli olan ve büyük oranda seçimle biçimlenen bir özelliktir. Yukarıdaki temel bağıntıların istatistiksel bir tanımlamadan ibaret olduğu doğru olmakla birlikte, böyle bir tanımlamanın muhatabı olan özellik farklılıklarını "yaşam kavgasındaki aktörler" olarak yine de tanımlamak mümkün değil midir? Sonuçta aralarında uyumsal başarı farkı olan genotipler seçilmiyorlar mı ve bu süreç başarı farkları üzerinden tesis edilen genotipik bir kavgaya benzetilemez mi? Seçilimin karmaşık doğası üzerine doğum ağırlığı üzerinden hemen yukarıda tartıştığımız noktalar bu soruyu bir kez daha yanıtlamakla birlikte, Charles Darwin'in *Türlerin Kökeni*'ndeki doğal seçim-yaşam kavgası özdeşleşmesi üzerine söyledikleri kadar açık ve net olmayacaklardır:

"Öncelikle belirtmeliyim ki, bu terimi bir varlığın diğerine bağımlılığını; ve yalnızca hayatta kalabilmesini (ki bu önemi daha yüksek olan bir durumdur) değil, yavru döl oluşturma başarısını da içeren bir biçimde geniş ve mecazi bir anlamda kullanıyorum. Köpekgillerden iki hayvanın açlık ve kıtlık zamanlarında kimin yiyeceği alacağı ve sağ kalacağı şeklinde bir yaşam mücadelesi içinde olduklarından söz edilebilir. Ancak, daha doğru ifade onun neme bağımlı olduğu şeklinde olmakla birlikte, çöl sınırında yaşayan bir bitkinin kuraklığa karşı yaşam mücadelesi verdiğinden de bahsedilir. Ortalama olarak yalnızca bir tanesinin olgunluğa ulaşabileceği tohumlardan bir yılda binlercesini üreten bir bitkinin, zemini kaplamış olan aynı ve diğer bitki çeşitleriyle mücadele ettiğini söylemek daha doğru olacaktır. Ökse otu, elma ve diğer bir kaç ağaca bağımlıdır ancak kelimenin en zorlama anlamıyla ökse otunun bu ağaçlarla mücadele ettiğinden bahsedilebilir zira ancak bu tür parazitlerden aynı ağaçta aşırı miktarda bulunduğu ağaç cansızlaşır ve ölür. Bununla birlikte, ağacın aynı bir dalı üzerinde birbirilerine yakın biçimde büyüyen ökse otu fidelerinin birbirileriyle mücadele ettiklerini söylemek daha doğru bir ifade olacaktır. Ökse otunun yayılımı kuşlar ile gerçekleştiğinden varlığı onlara bağımlıdır; ve bundan dolayı da, ökse otunun kuşları cezbederek meyvelerinin yenmesini ve böylece taşınmalarını sağlamak bakımından, diğer meyveli

bitkilerle mücadele ettiğinden yöntem bilimsel çerçevede bahsedilebilir. Varolma Mücadelesi terimini, birbirine geçişli olan böyle anlamlar çerçevesinde, kolaylık olsun diye kullanıyorum" (**Darwin, 1872**). Doğal seçilimle ortak bir atadan gelerek değişme ve türeme, evrimsel biyolojinin iki temel ayağı olarak modern evrimsel biyoloji ve ondan ilham alan alanların vazgeçilmez düsturları olmaya devam ediyor. Diğer tüm bilimler gibi evrimsel biyolojinin de kolektif bir üretim olduğunun altını çizerek, modern bilimin bu görkemli yüzünü inşa eden, Charles Darwin'den bu yana geçen yüz elli yılı aşkın sürede muazzam evrim bilgisini bize armağan etmiş olan irili ufaklı tüm bilim emekçilerini selamlayarak yazımızı tamamlayalım.

Kaynaklar

Alvarez-Ponce D., O. McInerney J.O. (2011) *The human genome retains relics of its prokaryotic ancestry: human genes of Archaeobacterial and Eubacterial origin exhibit remarkable differences*, *Genome Biology and Evolution*, 3:782-790.

Bacon, F. (1619) (1968 basımı) *The Wisedome of The Ancients*, Amsterdam, New York: De Capo Press,

Başbüyük, H.H. (2016) *Filogeni ve Tıp. Toplum ve Hekim*, 31 (4): 288-94

Blomen V.A, ve ark. (2015) *Gene essentiality and synthetic lethality in haploid human cells*, *Science*, 350: 1092-1096.

Cotton, J.A., J.O. McInerney J.O. (2010) *Eukaryotic genes of archaeobacterial origin are more important than the more numerous eubacterial genes, irrespective of function*, *Proc Natl Acad. Sci. U S A*, 107:17252-17255.

Darwin C. (1872), *On Origin of the Species*, Longman.

Darwin C., (1872) *On Origin of the Species* (Bölüm 3, Geniş anlamıyla Var Olma Mücadelesi Terimi adlı başlık), Longman.

Futuyma D. (2013), *Evolution*, Sinauer.

Gao Z., Waggoner D., Stephens M., Ober C., Przeworski M. (2015) *An estimate of the average number of recessive lethal mutations carried by humans*, *Genetics*, 199: 1243-1254.

Guy L., Saw J.H., Thijs J.G. Ettema T.J.G. (2014) *Archaeal legacy of Eukaryotes: A phylogenomic perspective*, *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.*, 6:a016022.

Huxley J. (1942), *Evolution The Modern Synthesis*, New York: Harper and Brothers.

Lovejoy A.O (1964), *The Great Chain of Being*, Harvard University Press.

Margulis L. (1993) *Symbiosis in Cell Evolution*, San Francisco: W.H.Freeman.

Wang, T., ve ark. (2015) *Identification and characterization of essential genes in the human genome*, *Science*, 350: 1096-1101.

Williams T.A., Foster P.G, Cox C.J., Embley M.T. (2013) *An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life*, *Nature*, 2013, 504: 231-236.