

RONALD AYLNER FISHER’IN “DOĞAL SEÇİLİMİN TEMEL TEOREMİ” ÜZERİNE TARİHSEL BİR İNCELEME*

Nefise BARAK

Muş Alparslan Üniversitesi
n.barak@alparslan.edu.tr
0000-0001-7268-2010

Öz

Bu çalışma, Ronald Aylmer Fisher’in 1930 yılında yayınlanan *The Genetical Theory of Natural Selection* kitabında yer alan, “Herhangi bir organizmanın herhangi bir zamandaki uyum gücündeki artış oranı, o andaki uyum gücündeki genetik varyansına eşittir” şeklinde ifade edilen, “Doğal Seçilimin Temel Teoremi” (Kısaca: *Theorem*) olarak adlandırılan teoremi konu edinmektedir. Fisher bu teoremi biyoloji için bir yasa statüsünde görüp *Theorem*’e büyük önem atfetmiştir. Fakat tarihsel süreç içerisinde *Theorem* hem uzunca bir süre önemsenmemiş hem de birçok yanlış anlamaya maruz kalmıştır. *Theorem*’in matematiksel olarak doğruluğu ve biyoloji içerisinde bir düzenliliğe işaret ettiği konusunda ise *Theorem* ortaya konulduktan yaklaşık elli yıl sonra bir uzlaşmaya varılmıştır. Nitekim uzlaşmaya varan, önde gelen bilimcilerden

159

Dîvân *DİSİPLİNLERARASI
ÇALIŞMALAR DERGİSİ*
Araştırma Makalesi

Cilt 30 sayı 59 (2025/2): 159-179
Gün. Tar.: 09.03.2025
Kabul Tar.: 14.05.2025
Yay. Tar.: 25.07.2025
doi: 10.20519/divan.1654219

* Bu çalışma TÜBİTAK Bilim İnsanları Destek Programları Başkanlığı (BİDEP) 2211 Yurt içi Lisansüstü Burs Programı kapsamında desteklenen doktora tezinden türetilmiştir.

E. W. Ewens, 2024 yılında yayınlanan makalesinde fikrini deęiřtirmiş ve *Teorem*'in yanlış olduğunu ve literatürden yasaklanması gerektiğini öne sürmüştür. Fisher'ın *Teorem*'inin doğru olup olmadığı ve öneminin ne olduğu konusunda birçok belirsizlik vardır. Bu çalışmada, Fisher'ın *Teorem*'inin tarihsel arka planı, hangi koşullarda ortaya konulduğu, biyoloji tarihi içerisindeki serüveni ve *Teorem*'in biyoloji tarihinde tanıtılması amaçlanmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Ronald Aylmer Fisher, Doğal Seçilim, Charles Darwin, Modern Sentez, Biyoloji.

GİRİŞ

Günümüzde biyolojinin bir bilim olup olmadığına dair şüphe etmek makul olmasa da bilim tarihinin uzunca bir kısmında, XX. yüzyılın başlarına kadar, biyoloji bir bilim olarak görülmemiş, hatta tarihsel bir anlatı olarak değerlendirilmiştir. Biyoloji bilimi kapsamına dahil edilebilecek çalışmalar oldukça eskiye dayansa da biyoloji, fiziğin bir alt disiplini olarak görülmüştür. Biyolojinin bilim olmadığına yönelik görüşlerde, örnek bilim modeli olarak fiziğin alınması ve bilim olanın Isaac Newton'un yaptığı tarzda olması ve hangi bilim dalı olursa olsun, yapılan bilimin, Newton'un bilim modeline benzemesi gerektiğine yönelik varsayım yatmaktadır. Bilime yönelik imge, fizik bilimi doğrultusunda şekillendiği için farklı açılardan bilimin ne olduğunu sorgulayan bilim felsefesi ve bilim tarihinin de hem tanımları hem de kavramları yine fizik temelinde şekillenmiştir. Neyin bilim olup neyin olmadığına yönelik karar da yine bu tanımlar doğrultusunda verildiği için fizik gibi olmayan alanlar uzun süre bilim olarak kabul edilmemiştir.

Charles Darwin, biyoloji alanında devrim niteliğindeki görüşlere sahip olmakla beraber döneminin birçok bilimcisi gibi Newtoncu bilim modelini örnek almış ama ortaya koyduğu teori Newtoncu bilim modeli ile benzemediği için bu teorinin bilimselliği konusunda birçok eleştiriye maruz kalmıştır.¹ Bilhassa her fenomenin fizik yasaları ve bu yasaların kombinasyonlarıyla açıklanabileceğini savunan, fizik harici bilim alanlarını fiziğin bir uygulaması olarak gören indirgemeci görüşler bu eleştirilerde önemli rol oynamıştır. Jun Otsuka'nın da belirttiği üzere indirgemeci görüşler, Evrim Teorisi'nin bilimsel olabilmesi yani biyolojinin de fizik gibi

1 Darwin, teorisinin bilimsel olmadığı yönündeki kendisine gelen eleştirilere karşı, yöntemin doğa filozoflarının kullandığı yöntemle; yani ışığın dalga hareketiyle yayılma teorisinin ve dünyanın kendi eksenindeki dönüşü gerçeğinin keşfini sağlayan yöntemin, aynı olduğunu belirtir. Bkz. Charles Darwin, *Türlerin Kökeni*, çev. Ergi Deniz Özsoy (İstanbul: İş Bankası Yayınları, 2022), 628. Darwin, bilimsel bir teori ortaya koyduğuna emindir ve gözlemlenemeyen ve etkilerinden hareketle ortaya konulan doğal seçilimin bilimsel yönüne gelen eleştirilere yönelik; "yer çekiminin özünün ne olduğunu kim söyleyebilir? Bugün bu bilinmeyen çekim ögesinden varılan sonuçlara kimse itiraz etmemektedir" diye yazar. Bkz. Darwin, *Türlerin Kökeni*, 628; Charles Darwin, *The Origin of Species* (Cambridge University Press, 2009), 421. Doğal seçilimin yer çekimi yasasıyla benzer bir mahiyette olduğunu ifade eden Darwin, Michael Ruse'un belirttiği gibi doğal seçilimi, Isaac Newton'un yerçekimi ile aynı *vera causa* (asıl neden) rolüne sahip olduğunu düşünür. Bkz. Michael Ruse, "The Origin of Species," *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*, ed. Michael Ruse (New York, United States of America: Cambridge University Press, 2013).

bir bilim olabilmesi için biyolojinin fiziğe indirgenemeyen kendi yasaları ya da John Burdon Sanderson Haldane'in ifadesiyle "yol gösterici mantıksal fikirleri"nin olması gerektiğini savunuyordu.² Yukarıda da belirtildiği gibi biyoloji uzunca bir süre genellikle ya bir bilim olarak görülmemiş ya da pek çok bilim insanı, bilim tarihçisi ve felsefecisi tarafından, fizikteki gibi yasalarının olmadığı, biyolojik süreçlerin olumsal ve öngörülemez olduğu gerekçesiyle fiziğin aksine tarihsel bir alan olarak kabul edilmiştir.

Biyolojinin bilim statüsüne yükselmesinde Darwin'in Doğal Seçilim Teorisi ve Gregor Mendel'in Kalıtım Teorisi'nin matematiksel bir zeminde sentezlenmesi, böylece evrimsel değişimi niceliksel bir biçimde ele alan popülasyon genetiğinin kurulması büyük önem taşır. Biyoloji açısından Darwin'in *Türlerin Kökeni*³ kitabı ve bu kitapla açılan ufuk merkezi derecede önemli olsa da *Türlerin Kökeni* kitabındaki görüşlerin Darwin'in döneminde empirik olarak kanıtlanması oldukça zordu.⁴ Aynı zamanda Darwin döneminde bu görüşler, matematiksel bir zeminde ifade edilememesinden kaynaklı, birçok noktada spekülatif bir tarihsel anlatıymış gibi görünmektedir.⁵ Evrim Teorisi'nin matematiksel bir formdaki ifadesi Darwinci ve Mendelci teorilerin senteziyle başlayan, Modern Sentez ya da Neo-Darwinizm olarak adlandırılan süreç içerisinde gerçekleşmiştir. Bu sürecin başlangıcında Haldane (1892-1964), Sewall Wright (1889-1988) ve Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) yer almaktadır.

Bu çalışmanın odak noktasını oluşturan Fisher, birbirleriyle çelişkili ve bağdaştırılamaz olduğu düşünülen Darwin'in Doğal

2 Aktaran: Jun Otsuka, *The Role of Mathematics in Evolutionary Theory* (Cambridge University Press, 2019). İfadenin İngilizcesi şöyledir: "Biology must be regarded as an independent science with its own guiding logical ideas, which are not those of physics." John Burdon Sanderson Haldane, *The Philosophical Basis of Biology* (London: Hodder and Stoughton Limited, 1931).

3 Darwin'in yaşadığı dönemde, *Türlerin Kökeni* eseri altı baskı yapmış ve bu baskılarda Darwin belli değişiklikler yapmıştır. Bu nedenle bu çalışmada eserin birinci ve altıncı baskılarının Türkçesi kullanılmış aynı zamanda altıncı baskısının İngilizce versiyonu da göz önünde bulundurulmuştur.

4 Charles Darwin, *Türlerin Kökeni*, çev. B. Kılıç, 11. Bs. (İstanbul: Alfa Yayınları, 2017); Darwin, *Türlerin Kökeni*, 2022.

5 Darwin gerek Beagle Gemisi ile yolculuğu sırasında gerekse sonraki yaşamı boyunca birçok empirik veri toplamıştır. Fakat yine de yapmış olduğu çıkarımlar onun elindeki empirik veriyi aşar görünmektedir. Darwin, kısıtlı empirik veriden hareketle mantıksal bir çıkarım yapmış, *Türlerin Kökeni* kitabında düşüncelerini matematiksel bir biçimde ortaya koymamıştır. Darwin'in yapmış olduğu mantıksal çıkarıma dair bir analiz için bkz. D. A. Recker, "Causal Efficacy: The Structure of Darwin's Argument Strategy in the Origin of Species," *Philosophy of Science* (1987): 147-175.

Seçilim Teorisi⁶ ve Mendel'in Kalıtım Teorisi'nin birleştirilebilir olduğunu düşünmüş ve ilk defa bu birleştirmeyi ya da sentezi gerçekleştirmiş, hem bugünkü biyoloji biliminin hem de popülasyon genetiğinin temellerini atmıştır. Bu suretle biyoloji tarihi içerisinde Fisher, oldukça önemli bir noktada durmaktadır. Fisher'ın bu çalışma için bir diğer önemi ise "Doğal Seçilimin Temel Teoremi" (Kısaca: *Teorem*) olarak adlandırılan, "Herhangi bir organizmanın herhangi bir zamandaki uyum gücündeki artış oranı, o andaki uyum gücündeki genetik varyansına eşittir" şeklinde ifade edilen ve matematiksel olarak gösterilen önermeden kaynaklanır.⁷ Fisher, *Teorem*'in olumsal ve öngörülemez olarak nitelendirilen biyolojik ve evrimsel süreçte dair öngöründe bulunulabilecek evrensel bir düzenlilik sağladığını ve böylece öngöründe bulunma imkânı verdiğini düşünmekte, dahası *Teorem*'i Termodinamiğin İkinci Yasası'na benzer bir statüde görmektedir. Öyle ki fizikte Termodinamiğin İkinci Yasası neyse biyolojide de adaptif değişim oranını sunan *Teorem* odur. Fisher, *Teorem*'i biyolojinin bir yasası olarak düşünmüştür. Fisher'ın kabul ettiği şekliyle, *Teorem*'in doğruluğu ya da yanlışlığı hakkında yaklaşık yüz yıldır bilimciler tarafından net bir karara da varılamamıştır. Diğer taraftan *Teorem*'in iddialı bir biçimde ortaya konulması ve son derece karmaşık yapısı onu bilim tarihi açısından oldukça ilginç bir noktaya taşır. *Teorem* biyolojinin bir yasası mıdır yoksa tarihsel süreçteki bir hata ya da yanlış çıkarım mı? *Teorem* yanlış olsa ve hatta literatürden yasaklanması gerekse dahi bilim tarihi açısından ilginç bir fenomen oluşunu bir süre daha koruyacak gibi görünmektedir.

1. MODERN SENTEZ VE "DOĞAL SEÇİLİMİN TEMEL TEOREMİ"

Fisher'ın "Herhangi bir organizmanın herhangi bir zamandaki uyum gücündeki artış oranı, o andaki uyum gücündeki genetik varyansına eşittir" şeklinde ifade edilen *Teorem*'i Modern Sentez'in kristalize olmuş bir ifadesidir. Bu nedenle, ilk olarak, genel hatla-

6 Darwin kendi teorisini hiçbir zaman Evrim Teorisi olarak adlandırmamış, Teoriyi "Değişiklerle Türeyiş Teorisi" olarak adlandırdığı gibi yer yer de "Doğal Seçilim Teorisi" olarak adlandırmıştır.

7 Ronald A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection* (Oxford: Clarendon Press, 1930). Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection* kitabının ikinci baskısında bazı değişiklikler yapmıştır. Kitabın ikinci baskısı için bkz: Ronald A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 2. Bs. (New York: Dover Publication, 1958).

ıyla Modern Sentez'in ve sentezlenen unsurların ne olduğunu ele almak gerekir. Yukarıda da değinildiği gibi Modern Sentez'de sentezlenen unsurlar Darwinci Doğal Seçilim Teorisi ve Mendelci Kalıtım Teorisi'dir.

Darwin, tür içi ve türler arası çeşitlenmenin, doğanın bir kuvveti olan doğal seçilim nedeniyle olduğunu düşünüyordu. Böyle bir durumda, doğal seçilimin küçük varyasyonlar üzerinde işleyerek çok uzun zaman aralıklarında türleşmeyi sağlayabileceğini ve tüm organik varlıkların başlangıçta tek veya birkaç formdan doğal seçilim yoluyla türemiş olabileceklerini göstermeyi amaçlıyordu. Bu amaç, Darwin'in tüm çalışmalarına yayılmakla birlikte en vurucu sonuçları "Değişikliklerle Türeyiş" (*Descent with Modification*) olarak "tek uzun bir argüman" biçiminde 1859 yılında ilk baskısını yapan *Türlerin Kökeni* kitabında ortaya konuldu.

Darwin'in görüşleri büyük bir yankı uyandırmakla birlikte tarihsel süreç içerisinde onun görüşlerine yönelik önemli eleştiriler de ortaya konuldu. Bu eleştirilerden bir tanesi Flemming Jenkin'e aittir. Jenkin, doğal seçilim nedeniyle varyasyonların uzun zaman aralıklarında artmak yerine azalacağını ve doğal seçilimin çeşitlenmeyi sağlayamayacağını öne sürmüştür.⁸ Çünkü Jenkin, dönemin kabul gören kalıtım görüşü olan "Karışımşal Kalıtım" (*Blending Inheritance*) görüşünü kabul etmektedir. Karışımşal Kalıtım, kırmızı bir gül ve beyaz bir gülün çiftleşmesi sonucu pembe bir gülün ortaya çıkması gibi anne ve babadan gelen kalıtsal unsurların ayrılmaz bir şekilde karıştırılması hatta kaynaşması ve yavruların ebeveynlerinin ortalaması bir dış görünüme sahip olmalarına işaret eder.⁹ Fakat bu görüşe göre, tıpkı pembe güllerin çiftleştirilmesiyle yine pembe güller ortaya çıkması kırmızı ve beyaz olma özelliğinin görülmemesi gibi ebeveynlerdeki bazı özellikler yavrularda görülmeyecektir. Böylesi bir durumda Karışımşal Kalıtım ve doğal seçilim birlikteliğinde varyasyon artmak yerine azalacaktır. Karışımşal Kalıtım, dönemin kabul gören kalıtım görüşü olsa da beraberinde birçok problemi getirir. Örneğin, cinsiyet ve göz rengi gibi bazı özellikler hiç de karışıyormuş gibi görünmez. Bazen karışan özellikler bazen karışmaz. Kırmızı ve beyaz gülün çaprazlanması sonucu 4. nesilde kırmızı gülün çıkivermesi gibi karışıp gittiği dü-

8 Flemming Jenkin, "[Review of] The Origin of Species," *The North British Review* (1867): 277-318. Ayrıca bkz. Susan W. Morris, "Flemming Jenkin and 'The Origin of Species': A Reassessment," *The British Journal for the History of Science* (1994): 313-343.

9 Peter Vorzimmer, "Charles Darwin and Blending Inheritance," *Isis* 54 (1963): 372.

şünülen bir özellik birkaç nesil sonra çıkıverir. Bu sebeple Karışım-sal Kalıtım görüşünün açıklayamadığı bazı sorunlar vardır.

Darwin'in yaşadığı dönemde, Karışım-sal Kalıtım görüşü gibi kalıtıma dair çeşitli görüşler bulunmakla birlikte kalıtıma dair yasaların ne olduğu bilinmiyordu. Gregor Mendel, 1866 yılında *Bitki Melezlemeleri Üzerine Deneyler (Versuche über Pflanzenhybriden)* makalesini yayınladı ve bu makaledeki görüşleri yayımlandıktan uzun zaman sonra kalıtım biliminin kurulmasına zemin hazırladı.¹⁰ Mendel, bugün genlere işaret eden kalıtsal özelliklerin, "faktör"¹¹ olarak adlandırdığı unsurlar tarafından ebeveynlerden yavrulara aktarıldığını düşünür ve bu özelliklerin aktarılmasına ilişkin matematiksel düzenlilikleri sunar.¹² Mendel'in kalıtım görüşüne göre kalıtsal unsurlar, Karışım-sal Kalıtım görüşündeki gibi, birbirine karışıp kaynaşmaz. Bilakis, kalıtsal unsurlar aktarıldıktan sonra da kendi özelliklerini korumaya devam eden parçacıklı yapılardır. Mendel'in kalıtıma dair bu görüşü, biyoloji tarihinde "Parçacıklı Kalıtım" (*Particulate Inheritance*) görüşü olarak adlandırılır. Fakat Mendel'in kalıtıma dair görüşleri uzunca yıllar dikkat çekmemiş ve bilim toplulukları tarafından tanınmamıştır.¹³

Darwin, evrimsel değişimin doğal seçim aracılığıyla küçük varyasyonlar üzerinde tedrici bir biçimde gerçekleştiğini ortaya koymuştu. Fakat Karışım-sal Kalıtım görüşü, Darwin'in "doğal seçim" ve "tedrici evrim" fikrinin kabul edilmesini güçleştiriyordu.¹⁴ Darwin'in görüşlerine karşıt olarak çeşitlenmenin doğal seçim değil, mutasyonlar aracılığıyla sıçramalı bir biçimde gerçekleştiğine yönelik görüşler güç kazanıyordu.¹⁵ Çünkü mutasyonlar aracı-

10 Gregor Mendel, *Versuche über Pflanzenhybriden* (Springer Fachmedien Wiesbaden, 1970). Gregor Mendel, "Experiments on Plant Hybrids," *Genetics* 2 (2016): 407-422.

11 William Bateson, Mendel'in Almanca olarak dile getirdiği "faktör" teriminin İngilizce karşılığı olarak "gene" terimini sunmuştur. Ernst Mayr, *The Growth of Biological Thought Diversity, Evolution, and Inheritance*, 11. Bs. (London: The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, 2000), 176. Dolayısıyla, Mendel'in faktör dediği unsurlar bugün için "gen" terimine tekabül etmektedir.

12 Edward Edelson, *Gregor Mendel Genetiğin Temelleri*, çev. Füsün Baytok (Tübitak Popüler Bilim Kitapları, 2002).

13 Wolf-Ekkehard Lönnig, "Mendel's Paper on the Laws of Heredity (1866): Solving the Enigma of the Most Famous 'Sleeping Beauty,'" *Encyclopedia of Life Sciences* (2017): 1-10. Aynı zamanda Mendel'in makalesinin bilim tarihinde uzunca bir süre dikkat çekmemesinin nedenleri üzerine bir çalışma için bkz. Elizabeth B. Gasking, "Why Was Mendel's Work Ignored?," *Journal of the History of Ideas* 20 (1959): 60-84.

14 Ernst Mayr, *Evrin Nedir?*, çev. N. Soysal (İstanbul: Say Yayınları, 2016), 119.

15 Bkz. Ernst Mayr ve William B. Provine, *The Evolutionary Synthesis* (United States of America: Harvard University Press, 1998). William B. Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (Chicago and London: University of Chicago Press, 2001).

lığıyla ani çeşitlenmelerin ortaya çıkabileceği düşünülüyordu. Bu düşünce, evrimsel değişimin tedrici değil sıçramalı olarak gerçekleşeceği fikrini de beraberinde getiriyordu. Darwin'in düşüncelerine gelen eleştirilerle ortaya çıkan bu görüş farklılıkları, 1900 yılında Mendel'in makalesinin keşfedilmesi ve popülerlik kazanmasıyla yeniden şekillendi. Bu durum, Darwin'in görüşlerini savunan "Biyometriciler" ve Mendel'in görüşlerini savunan "Mendelciler" arasında kamplaşmayı beraberinde getirdi.¹⁶ Kamplaşmanın tarafları, Mendel ve Darwin'in teorilerinin birbiriyle bağdaştırılamaz olduğunu düşünmüş ve iki teori arasında anlaşmazlıkların olduğunu ortaya koymuştur.¹⁷ Bu anlaşmazlıkların son bulmasına yönelik ilk ciddi girişim Fisher'dan gelmiştir. Fisher, 1930 yılında yayınlanan *The Genetical Theory of Natural Selection* kitabında, Mendel ile Darwin'in teorilerinin birbirleriyle uyumlu olduğunu göstermiş ve iki teoriyi birleştirmiş, genler üzerindeki seçim baskısını analiz ederek popülasyon genetiğinin temellerini atmış aynı zamanda Modern Sentez sürecini başlatmıştır.

Fisher, *Teorem*'i ortaya koyduğu *The Genetical Theory of Natural Selection* kitabının önsözünde ilk cümle "Doğal seçim evrim değildir" şeklinde kaleme alınmıştır.¹⁸ Çünkü doğal seçim haricinde popülasyona etki eden -Fisher'ın doğal seçimden ayırmaya çalıştığı- çevresel faktörler, genetik sürüklenme, epistasisin etkileri, mutasyon ve baskınlık gibi birçok unsur vardır. Fisher'ın ilgisi "doğal seçim yoluyla evrim" ifadesinin bir kısaltması olarak

16 Margaret Morrison, Biyometriciler ve Mendelciler arasındaki karşıtlığın, yalnızca tarihsel bir karşıtlık değil aynı zamanda tarih yazımlarında da (en doğru yorumu hangisi olduğuna dair) anlaşmazlık yarattığını ifade eder. Margaret Morrison, "Modeling Populations: Pearson and Fisher on Mendelism and Biometry," *The British Journal for the Philosophy of Science* 53 (2002): 39-68.

17 Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics* kitabında Mendelciler ve Biyometriciler arasındaki temel anlaşmazlığın Mendelci kalıtımın keşfinden çok daha öncesine dayandığını belirtir. Provine'in ifadesiyle: "Asıl sorun, evrimin genel olarak Darwin'in inandığı gibi küçük varyasyonlar üzerinde tedrici bir biçimde işleyen doğal seçimle mi yoksa Thomas Henry Huxley ve Francis Galton'un inandığı gibi süreksiz sıçramalarla (*discontinuous Leaps*) mı ilerlediği idi" (Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics*, 25). Başka bir ifadeyle de evrimsel değişimin nedeninin doğal seçimle (tedrici değişimi ima eder) mi yoksa mutasyonlarla mı gerçekleştiğidir. Bunun yanında Mendel'in makalesinin keşfi, saç rengi ve boy gibi derecelendirilebilen özellikler kasteden *süreklilik gösteren* özelliklerden ve kan grupları gibi derecelendirilemeyen ama kategorize edilebilen özellikler kasteden *süreksizlik gösteren* özelliklerden hangisinin bir sonraki nesle aktarıldığına dair bir anlaşmazlığı da beraberinde getirmiştir. Mendel'in belirlediği yedi özellik de süreksizlik gösteren özelliklerdir ve süreksizlik gösteren özelliklerin evrimsel olması evrimsel değişimin sıçramalı olduğu kabulünü beraberinde getirir.

18 Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, vii.

kullanılan Doğal Seçilim Teorisi üzerinedir. Fisher *Teorem*'i ortaya koyduğu "Doğal Seçilimin Temel Teoremi" başlıklı ikinci bölümünün amacını; "Bir organizma popülasyonunun ölüm ve üreme oranlarının dikkate alınmasından türetilebilecek bazı fikirleri, kalıtımın faktöriyel şeması kavramlarıyla birleştirmek, böylece Doğal Seçilim İlkesi'ni, herhangi bir organizma türünün çevresiyle ilişkili olarak gelişme oranının mevcut durumu tarafından belirlendiği kesin bir matematiksel teorem şeklinde ifade etmek" olduğunu belirtir. Bu amaç sonucunda *Teorem* ortaya koyulur. Fisher ilk olarak, belirli bir organizmalar popülasyonunda, ölüm olasılıkları ve frekansları ile ilgilenir ve organizmaların ölüm oranının matematiksel bir düzlemde gösterilmesiyle başlar ve ölüm oranlarının yer aldığı bir tablo oluşturur. Devamında organizmaların her yaştaki üreme oranlarını ortaya koyan bir tablo oluşturur. Fisher, ölüm ve üreme oranlarının tabloları birleştirildiğinde, birçok teknik detay sonrasında yeni doğan bir organizmanın yavru beklentisini hesaplanabilir bir forma dönüştürebilir. Diğer taraftan varyans analizlerinde bulunarak, değişkenliğine dair bir öngörü oluşturmaya çabalar. Birçok teknik detay ve varsayım içeren hesaplamalar sonucunda Fisher, uyum gücündeki artış oranıyla uyum gücündeki genetik varyansın eşit olduğu sonucuna varır ve bu durumu şöyle ifade eder: "Herhangi bir organizmanın herhangi bir zamandaki uyum gücündeki artış oranı, o andaki uyum gücündeki genetik varyansına eşittir." Fisher, *Teorem*'i ortaya koyma sürecinde doğal seçilimin etkilerinin zaman içinde nasıl değişeceğini göstermek için Mendel'in parçacıklı kalıtımını zemin olarak almıştır. Böylece doğal seçilimin faktörlere veya genlere etkilerini Mendel'in açmış olduğu olasılıksal zeminden hareketle matematiksel formda ifade edebilmiştir. Fisher, doğal seçilimin etki alanını genlerle sınırlandırmış, genler üzerindeki seçim baskısı ve bunun zaman içerisindeki genetik varyansa etkilerine odaklanmıştır.¹⁹

Teorem'de iki kavram ön plana çıkar: uyum gücü ve genetik varyans. Varyans, varyasyonu matematiksel düzeyde ifade etmemizi sağlayan istatistiksel bir parametredir. Genetik varyans ise genetik düzeydeki varyasyonun ya da çeşitliliğin istatistiksel modeller çerçevesindeki bir ifadesidir. Fisher, varyasyonu kalıtımsal olan kısım ve çevrenin etkilerinden kaynaklanan kalıtımsal olmayan kısım

19 Teorem'in matematiksel türetimi için Anya Plutynski'nin "What was Fisher's fundamental theorem of natural selection and what was it for?" makalesinin ek kısmına bakınız.

olarak ayırır, bu ayırım genetik temelli teori için oldukça önemlidir. *Teorem*'de öne çıkan bir diğer kavram "uyum gücü"dür (*fitness*).²⁰ Popülasyon genetiği içerisinde bir bireyin veya popülasyonun hayatta kalıp kalamayacağına, çoğalıp çoğalmayacağına, popülasyonun ne yöne evrimleşeceğine, o popülasyonun yok olup olmayacağına dair çoğu soru farklı biçimleriyle uyum gücünü göz önüne almayı gerektirir. Uyum gücü, popülasyon genetiği içerisinde hayatta kalma olasılığı ve beklenen yavru sayısına işaret eder. Yine de uyum gücü kavramının nasıl tanımlanacağı belli karışıklıklardan azade değildir. Uyum gücünün tanımlanmasındaki kafa karışıklığı tarihsel süreçte kavramın kazandığı anlamlardan da ileri gelir. André Ariew ve Richard C. Lewontin, bu karmaşıklığın Darwin'in başlangıçta bir metafor olarak kullandığı uyumlu olma (*fit*) kavramının metafor olmaktan çıkıp niceliksel bir rol almaya başlamasıyla oluştuğunu belirtir.²¹ Darwin "uyum gücü" (*fitness*) kavramını hiç kullanmamış, *Türlerin Kökeni* kitabının beşinci baskısından itibaren, metaforik olarak "En Uyumluların Hayatta Kalması" (*Survival of the fittest*) ifadesine yer vermiştir. Tarihsel süreç içerisinde Darwin'in ekolojik ve fizyolojik temelli, niteliksel olan uyumlu olma (*fit*) ifadesi niceliksel bir hal alarak Modern Sentez süreciyle birlikte uyum gücü (*fitness*) ifadesine dönüşmüştür. Bu dönüşümde Fisher'in merkezî bir konumu vardır. Uyum gücü kavramını popülasyon genetiği alanına getiren/tanıtan ilk kişi Fisher'dır. Uyum gücünün süreç içerisinde farklı tanımları oluşsa da Lia Ettinger ve diğerlerinin belirttiği üzere, uyum gücü kavramının daha ayrıntılı tanımlarının temeli Fisher tarafından atılmıştır.²²

Fisher bir Doğal Seçilim Teorisi ortaya koymayı amaçladı. O zaman *Teorem*'in bize doğal seçilim yoluyla popülasyonların evrimsel değişimine dair genler düzeyindeki bir koşulu bildirdiği düşünülebilir. A. Plutynski de *Fisher*'ın *Teorem*'i gibi idealleştirilmiş modellerin ya da farklı teoremlerin evrimsel değişimin imkânı veya olasılığı üzerindeki koşulları açıklamaya hizmet edebileceğini belirtir.²³ Bu durumda *Teorem*'deki eşitlik, doğal seçilim yoluyla evrimsel değişimin bir koşulu olarak değerlendirilebilir.

20 Bu metinde "Fitness" ifadesi "uyum gücü" olarak çevrilmiştir. Belirtmek gerekir ki Türkçe literatürde "Fitness", "uyum başarısı" olarak da çevrilmektedir.

21 Andre Ariew ve Richard C. Lewontin, "The Confusions of Fitness," *The British Journal for the Philosophy of Science* (2004): 347-348.

22 Lia baskın, Eva Jablonka ve Peter McLaughlin, "On the Adaptations of Organisms and the Fitness of Types," *Philosophy of Science* 57 (1990): 503.

23 Anya Plutynski, "What Was Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection and What Was It for?," *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical* ❖

Fisher'ın ve Darwin'in ortaya koymuş olduğu Doğal Seçim Teorileri farklı bilim anlayışları içerisinde yer alırlar. Fisher'ın ve Darwin'in doğal seçim modelleri arasındaki farklar kalıtım yasaları ve kalıtsal unsurlar ekseninde meydana gelir. Darwin döneminde kalıtım yasaları henüz bilinmiyordu ve Darwin'in araştırması kalıtsal unsurları içermiyordu. Fisher ise genetik temelli bir Doğal Seçim Teorisi geliştirmiş ve genler üzerindeki seçim baskısını incelemiştir. Darwin gerçek popülasyonları temele alıp ekolojik temelli bir teori geliştirirken Fisher, matematiksel ve istatistiksel modelleri kullanıp soyut entitelerin ve idealizasyonların olduğu bir teori geliştirir. Fisher'ın belli koşullar altında ve doğrultusunda (örneğin çevrenin etkilerinin sabit tutulması gibi) uyum gücündeki artış oranının, uyum gücündeki genetik varyansa eşit olduğuna dair bir düzenliliği ortaya koyabilir.

2. FISHER'IN YÖNTEMİ

Bir Doğal Seçim Teorisi kurmayı hedefleyen ve aynı zamanda bir istatistikçi olan Fisher'ın düşüncesinde istatistiksel mekaniğin araçları yol gösterici olmuş ve ona Doğal Seçim Teorisi için yeni bir yöntem anlayışı geliştirmesinde büyük katkı sağlamıştır. Fisher, Kinetik Gaz Teorisi'ndeki en dramatik gelişmeyi; Termodinamiğin İkinci Yasası'ndan hareketle Ludwig Boltzmann'ın olasılığı insanın cehaletinden türetilen bir kavram olmaktan ziyade bilakis fiziksel gerçekliğin merkezî bir kavramına dönüşmesinde görür ve ekler: "Daha somut olarak, belki de fiziksel materyalin güvenilirliğinin, nihai bileşenlerinin güvenilirliğinden değil, sadece bu bileşenlerin çok sayıda ve büyük ölçüde bağımsız olmasından kaynaklandığını söyleyebiliriz."²⁴ David Depew ve Bruce Weber'e göre Fisher, tıpkı James Clark Maxwell, Ludwig Boltzmann ve J. Williard Gibbs'in gaz moleküllerini izledikleri olasılıksal ruhla, genleri ve yörüngelerini izlemiş, genotip dizileri ile fenotip dizilerini ilişkilendirmiştir.²⁵ Fisher, istatistiksel mekaniğin yeni araçları ve dünya kavrayı-

Sciences 7 (2006): 61. Charles H. Pence, *The Rise of Chance in Evolutionary Theory: A Pompous Parade of Arithmetic* (London: Academic Press is an imprint of Elsevier, 2022), 151.

²⁴ Fisher, *Social Selection of Human Fertility*.

²⁵ David J. Depew ve Bruce H. Weber, *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection* (MIT Press, 1995): 243.

şının, Darwin'in doğal seçim açıklamasını tamamlayabileceğini düşünmüştür. Bu düşünce doğrultusunda, Fisher'ın Kinetik Gaz Teorisi'nden almış olduğu basit kabuller ve bu kabullerin biyolojik popülasyonlar çerçevesinde de kullanılabileceğine yönelik görüşü onun düşüncesinde merkezi derecede önemlidir. Aynı zamanda istatistiksel mekanikle açığa çıkan bilime yönelik yeni bakış açısının da altını çizmek gerekir. İstatistiksel bir bilim anlayışı çerçevesinde Kinetik Gaz Teorisi ile analogi içerisinde ele alınan kalıtımın parçacıklı birimleri üzerinde yapılan hesaplamalarda hatalar olabilir ve tam da bu suretle hesaplamalarda hata payları gözetilir. Margaret Morrison, gazlarla kurulan analoginin, metodolojik bir analogi olduğunu savunur.²⁶ Böylece Fisher, popülasyonlarda belli bir genetik özelliğin sergileyebileceği varyasyon miktarını gösterebilmiş; istatistiksel varyans analizlerinden gerçek genetik varyansı hesaplayabilmiş ve genetik varyansı doğal seçim ile ilişkilendirerek, doğal seçilimin varyasyon üzerindeki etkisinin belirlenmesini ve etkilerin niceliksel olarak tahmin edilebileceği bir model sağlamıştır.²⁷

Fisher, istatistiksel mekaniğin araçlarıyla düşünen bir bilim insanıdır. Öyle ki Fisher, *Teorem*'in, dışarıdan bir etki olmaksızın, enerjinin, daima yüksek enerjiden düşük enerjiye doğru akacağını, başka bir ifade ile entropinin izole bir sistemde (örneğin evren) daima yükseleceğini ifade eden Termodinamiğin İkinci Yasası'yla önemli benzerlikler taşıdığını düşünür. Fisher, *Teorem* ile Termodinamiğin İkinci Yasası arasında şöyle benzerlikler olduğunu ifade etmiştir:

1. Her ikisi de popülasyonların veya kümelerin özellikleridir; onları oluşturan birimlerin doğasına bakılmaksızın doğrudur,
2. Her ikisi de istatistiksel yasalardır; her biri -bir durumda bir fiziksel sistemin entropisi ve diğerinde biyolojik bir popülasyonun m ile ölçülen uyum gücü- ölçülebilir bir niceliğin sürekli artışını gerektirir.
3. Fiziksel dünyada olduğu gibi, enerji tüketen kuvvetlerin hiç bulunmadığı ve sonuç olarak entropinin sabit kaldığı teorik sistemleri tasavvur edebiliriz, böylece genetik varyansın ke-

26 Margaret Morrison, *Unifying Scientific Theories Physical Concepts and Mathematical Structures* (Cambridge University Press, 2000): 215. Margaret Morrison, *Physical Models and Biological Contexts* (Philosophy of Science, 1997).

27 Morrison, *Unifying Scientific Theories Physical Concepts and Mathematical Structures*, 222.

sinlikle sıfır olduğu ve uyum gücünün artmadığı biyolojik popülasyonları bulmayı beklememize gerek kalmasa da tasavvur edebiliriz.²⁸

Fisher, Arthur Eddington'un "Her zaman artan entropi yasası -Termodinamiğin İkinci Yasası- doğa yasaları arasında en üst konumdadır" ifadesinden hareketle, *Teorem*'in de biyoloji bilimleri arasında en üst konumda olması gerektiğini düşünür.²⁹ Hem *Teorem* hem de Termodinamiğin İkinci Yasası daha genel bir ilke tarafından özüksenme ihtimaline sahip olsa da ikisi arasında derin farklılıklar da mevcuttur. Fisher farklılıkları şöyle ortaya koyar:

1. Termodinamikte göz önüne alınan sistemler kalıcıdır; bunun aksine türlerin neslinin tükenmesi, varoluşlarının sonuna kadar biyolojik iyileşmenin (*improvement*) beklenmesine rağmen muhtemeldir.
2. Uyum gücü, tek tip bir yöntemle ölçülmekle birlikte, her organizma için niteliksel olarak farklıdır, entropi, sıcaklık gibi, tüm fiziksel sistemler için aynı anlama gelir.
3. Uyum gücü çevre üzerinde niceliksel bakımdan reaksiyona girmeksizin çevredeki değişikliklerle artırılıp azaltılabilir.
4. Biyolojik fenomenler arasında tersinemez (*irreversible*) evrimsel değişimler istisna oluşturmazken, entropi değişimleri tersinemez olmalarıyla fiziksel dünyada istisnaidir.
5. Entropi değişimleri, en azından enerjinin kullanımı açısından insan bakış açısından, fiziksel dünyanın kademeli olarak düzensizleşmesine yol açarken, evrimsel değişimlerin genellikle organik dünyada kademeli olarak daha yüksek bir düzenlilik ürettiği kabul edilir.³⁰

Fisher, benzerlikleri ve farklılıklarına rağmen, *Teorem* ve Termodinamiğin İkinci Yasası'nın daha genel bir ilke tarafından kapsanabileceğini düşünmüştür. O, Hodge'nin belirttiği gibi, istatistiksel fizikten sadece modelleri ödünç almakla kalmaz, aynı zamanda evrimsel biyoloji ve fiziği birleştirecek bir Doğal Seçim Teorisi'ni kurmayı tahayyül eder.³¹

28 Fisher, Arthur Eddington'un 1927 yılında yayınlanan *The Nature of the Physical World* adlı kitabına referans verir. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, 36-37.

29 Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, 36.

30 Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, 37.

31 M. J. S. Hodge, "Biology and philosophy (including ideology): a study of Fisher and Wright," *The Founders of Evolutionary Genetics*, ed. S. Sarkar, (Kluwer Academic Publishers, 1992), 231-293.

3. “DOĞAL SEÇİLİMİN TEMEL TEOREMİ”NİN TARİHSEL SEYRİ VE TERMODİNAMİKLE İLİŞKİSİ

Fisher’ın 1930 yılında *The Genetical Theory of Natural Selection* kitabında ortaya koyduğu *Theorem* Sewall Wright’ın çalışmaları hariç literatüre uzunca bir zaman neredeyse hiç etki etmemiştir. A. W. F. Edwards’ın da belirttiği üzere *Theorem*, ancak C. C. Li’nin *Theorem*’in basitleştirilmiş bir versiyonu olduğunu iddia ettiği matematiksel bir ifadeye, 1955 yılında yayınladığı kitabında yer vermesiyle ve bu kitabın bir süre popülasyon genetiği için temel bir kitap olarak kabul görmesiyle gündeme gelmiştir.³² Henry Bennett’e göre hangi açıdan basitleştirildiği açık ve net bir biçimde ortaya konulmayan Li’nin türettiği *Theorem*’in matematiksel ifadesi ciddi bir biçimde hatalı görülmektedir.³³ Fakat, Li’nin girişimleri sonucunda Fisher’ın *Theorem*’i literatürde dikkat çekmiş ve diğer araştırmacılar tarafından da çalışılmaya başlanmıştır. Biyoloji tarihi alanında *Theorem*’e yönelik iki temel yorum ortaya atılmıştır. Bunlardan ilki, bugün yanlışlığı kabul edilen, C. C. Li ile başlayan ve George Price’in yorumuna kadarki süreçteki klasik/standart/geleceksel yorum olarak adlandırılan çalışmaların yaklaşımıdır.³⁴ İkinci ise Price ile başlayan ve günümüze kadar devam eden modern yorumlar olarak adlandırılan çalışmalardır.³⁵ S. A. Slatkin ve M. Frank, *Theorem*’in klasik yorumunun doğal seçilimin etkili olduğu bir popülasyonun ortalama uyum gücünün, uyum gücündeki genetik varyansa eşit oranda artması anlamına geldiğini belirtir.³⁶ *Theorem*’in bu yorumunda, Fisher’ın ifadeleri doğrultusunda, ortalama uyum gücündeki değişim miktarının azalmayacağına yönelik

32 A. Edwards, “The Fundamental Theorem Of Natural Selection,” *Biological Reviews* (1994): 443-74; C.C. Li, *Population Genetics* (University of Chicago Press, 1955).

33 Edwards, “The Fundamental Theorem Of Natural Selection”, 461; Bennett, J. H, “Review of Li,” *Heredity* (1956): 275-278.

34 Geleneksel yorum için bkz. Li, *Population Genetics*; W. J. Ewens, *A Mathematical Account: Population Genetics* (London: Methuen, 1969); K. Kojima ve T. Kelleher, “Changes of Mean Fitness in Random Mating Populations When Epistasis and Linkage Are Present,” *Genetics* (1961): 527-40. Geleneksel yoruma alternatif bir yorum getiren kişi Price’dir. George R. “Price, Fisher’s ‘Fundamental Theorem’ Made Clear,” *Annals of Human Genetics* (1972).

35 *Theorem*’e dair modern yorumlar için bkz. Edwards, “The Fundamental Theorem Of Natural Selection”; S. A. Frank ve M. Slatkin, “Fisher’s Fundamental Theorem of Natural Selection,” *Trends in Ecology & Evolution* 7 (1992): 92-95; Samir Okasha, “Fisher’s Fundamental Theorem of Natural Selection: A Philosophical Analysis,” *The British Journal for the Philosophy of Science* 59 (2008): 319-51.

36 Frank ve Slatkin, “Fisher’s Fundamental Theorem of Natural Selection,” 92.

bir varsayım kabul edilir.³⁷ Herhangi bir değişkenin varyansı, tanım gereği negatif olmadığından ve uyum gücündeki "genetik varyans" uyum gücündeki toplam varyansın bir parçası olduğundan *Teorem*, bir popülasyonun ortalama uyum gücünün doğal seçim ile ancak artabileceğini yani bir popülasyonun ortalama uyum gücü miktarının azalmayacağını ima eder. Frank ve Slatkin'in ifade ettiği üzere bu yorum, doğal seçilimin, türleri çevrelerine daha iyi adapte edeceğine yönelik sezgisel fikirle de uyumludur.³⁸ Fisher'in *Teorem* ile Termodinamiğin İkinci Yasası arasında kurduğu analogiyle ilişkili olarak, bir popülasyonun uyum gücü, tıpkı entropi gibi "ölçülebilir bir niceliğin sürekli artışını gerektirir".³⁹ *Teorem*'in klasik yorumunda, doğal seçimden kaynaklı evrimsel değişimin, doğası gereği "yönlü" olduğu varsayılır. Samir Okasha'nın da belirttiği gibi bu durum, Fisher'in termodinamik ile kurduğu analogiyi de motive etmiştir.⁴⁰ Uyum gücünün azalmayıp artış halinde olması Termodinamiğin İkinci Yasası gereği kapalı termodinamik sistemlerde düşük entropi durumlarından yüksek entropi durumlarına doğru geçiş ile benzer. Bu durumda *Teorem*, bize gelişen bir popülasyonun *seçilim* baskısı altında her zaman düşük ortalama uyum gücü durumlarından yüksek ortalama uyum gücü durumlarına geçeceğini söyler. Kısaca Okasha'nın da belirttiği gibi doğal seçim ile gerçekleşen evrimin bir yönü vardır, "bir zaman okuna" sahiptir ve uyum gücü yükselme eğilimi taşır.⁴¹ Fakat, doğal seçilimin etkili olduğu bir popülasyonun ortalama uyum gücünün hiçbir zaman azalmayacağı basitçe doğru değildir, buna dair karşı örnekler mevcuttur ve ortalama uyum gücü azalabilir.

Fisher *Teorem*'in doğru olduğunu düşünse de Frank ve Slatkin'in belirttiklerine göre realistik modellerin gösterdiği üzere ortalama uyum gücü her zaman artmaz aynı zamanda azalabilir. P. A. P Moran, uyum gücü üzerinde epistatik etkileri olan iki bağlantılı lokus üzerinde işleyen doğal seçilimin, ortalama uyum gücünün azalabileceğini göstermiştir.⁴² Ortalama uyum gücünün azalabilir olması Fisher'in *Teorem*'ine yönelik güçlü bir eleştiridir. *Teorem*'in klasik

37 R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, 36.

38 Frank ve Slatkin, "Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection," 92.

39 Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930, 36.

40 Okasha, "Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection: A Philosophical Analysis," 325.

41 Okasha, "Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection," 325.

42 P. A. Moran, "On the Nonexistence of Adaptive Topographies," *Annals of Human Genetics* (1964): 383-93.

yorumunda ortalama uyum gücünün azalmayacağına yönelik varsayımın empirik verilerle uyuşmaması, karşı örneklerin mevcut olması beraberinde birçok muğlaklığı getirmiştir. Okasha'nın belirttiği gibi bu muğlaklık *Teorem*'e yönelik üç yaklaşımı ortaya çıkarmıştır.

- Fisher hata yapmıştır. *Teorem* yanlıştır.
- *Teorem* evrensel olarak değil belirli koşullar altında doğrudur.
- *Teorem* kesin bir sonuç değil, bir yaklaşıklık olarak düşünülmelidir.

Teorem'e dair ortaya çıkan bu görüş farklılıkları *Teorem*'in popülasyon genetiği alanındaki konumu ve önemi konusunda, *Teorem*'in matematiksel olarak doğru olup olmadığı, bu süreçte *Teorem*'in matematiksel olarak nasıl yorumlanacağı noktasında birçok karmaşaya yol açmıştır. Bu karmaşa büyük oranda 1970 sonrası Price tarafından başlatılan ve W. J. Ewens ile açıklık kazanan modern yorumlarla belli bakımlardan aydınlatılmıştır.⁴³ Price'ın bu doğrultudaki en büyük katkısı ortalama uyum gücündeki değişimin, doğal seçim ve çevre olan iki bileşenden kaynaklandığına yönelik bir ayırım koyması ve Fisher'ın *Teorem*'inin sadece doğal seçimden kaynaklanan değişimi temel aldığına öne sürmesidir. Ewens, *Teorem*'in önemi konusunda şüpheli olsa da Ewens (1989), *Teorem*'in anlaşılmasını uyum gücü kavramının netleştirilmesine bağlar ve birçok farklı görüşün, Fisher'ın ortalama uyum gücü kavramından ve daha da önemlisi, onun ortalama uyum gücündeki değişim tanımından kaynaklandığını düşünür.⁴⁴ Price ve Ewens'in çalışmaları, *Teorem*'in doğruluğu yönündeki kuşkuları gidermiş, *Teorem*'in matematiksel olarak doğru olduğu yönünde bir uzlaşımı doğurmuştur. Yine de *Teorem*'in biyoloji için anlamının ne olduğu konusu, muğlaklığını korumaya devam etmiştir.⁴⁵

43 Price, "Fisher's 'Fundamental Theorem' Made Clear"; W. J. Ewens, "An Interpretation and Proof of the Fundamental Theorem of Natural Selection," *Theoretical Population Biology* (1989): 167-80.

44 Ewens, W. J. "An Interpretation and Proof of the Fundamental Theorem of Natural Selection," *Theoretical Population Biology*, 1989: 168.

45 Nitekim, Ewens, 2024 yılında *The Fundamental Theorem of Natural Selection: The End of a Story* adında yayınlanan makalesinde, 1989 yılında yayınladığı makalesindeki görüşlerinin aksine, *Teorem*'in matematiksel olarak yanlış olduğunu ve literatürden yasaklanması gerektiğini ifade etmiştir. Warren J. Ewens, "The fundamental theorem of natural selection: the end of a story," *Evolution* (2024): 803, 808.

SONUÇ

Çalışma boyunca iki noktaya odaklanıldı. Bunlardan birisi Teorem, diğeri de Teorem'in ortaya çıkmasının koşullarını oluşturan Modern Sentez'dir. Modern Sentez, çevre içerisinde gerçek popülasyonlardan hareket eden ve matematiksel bir zemine oturtulmuş olan Darwinci Doğal Seçilim Teorisi ile olasılığın araçlarını kullanarak matematiksel bir zeminde ifade edilen kalıtsal unsurların gelecek nesillerdeki dağılım olasılıklarını veren Mendelci Kalıtım Teorisi'nin sentezidir. Modern Sentez sürecinde Evrim Teorisi'nin matematiksel bir zeminde ifadesinin imkânı, onun Mendelci kalıtımla sentezlenmesidir. Fisher, Darwin'in Doğal Seçilim Teorisi ve Mendel'in Kalıtım Teorisi'ni birleştirmiş ve Modern Sentez sürecini başlatmıştır. Darwinci Doğal Seçilim Teorisi ve Mendelci Kalıtım Teorisi'ni sentezleyerek Modern Sentez sürecinin başında gelen Fisher, doğal seçilimin etkilerinin zaman içinde nasıl değiştiğini göstermek için Mendel'in parçacıklı kalıtımını zemin olarak almıştır. Böylece doğal seçilimin faktörlere veya genlere etkilerini, Mendel'in açmış olduğu olasılıksal zeminden hareketle matematiksel formda ifade edebilmiştir. Fisher, doğal seçilimin etki alanını genlerle sınırlandırmış, genler üzerindeki seçim baskısı ve bunun zaman içerisindeki genetik varyansa etkilerine odaklanmıştır. Bu bağlamda Fisher, biyoloji tarihi için oldukça kritik bir noktada konumlanır. Diğer taraftan Fisher, "Doğal Seçilimin Temel Teoremi" olarak ifade ettiği, evrimsel değişime dair belli koşullar altındaki bir düzenliliğe işaret eden bir teorem ortaya koymuştur. Fisher'ın Teoremi ortaya koymasının altındaki akıl yürütme istatistikseldir ve bilhassa Termodinamiğin İkinci Yasası ile analogi içerisinde bir akıl yürütmedir. Termodinamik ve biyolojik popülasyonların evrimi arasındaki spesifik bağıntı ilk kez açık bir biçimde Fisher tarafından ortaya konmuştur. Fakat burada kurulan bağıntı ya da benzetme metodolojiktir ve Barton ile Coe'nin belirttiği üzere; "seçilimin deterministik etkileri ile ikinci yasayı destekleyen istatistiksel süreç arasında matematiksel bir ilişki bulunmamaktadır." Fisher'ın Termodinamiğin İkinci Yasasıyla Teorem arasında, uyum gücü ile entropi arasında kurduğu metodolojik analogi ufuk açıcı olsa da belli noktalarda Teorem'in anlaşılmasını da güçleştirmiştir. Özellikle entropiyle ilişki içerisinde ortalama uyum gücünün düşmeyeceğine yönelik kabul ve karşı empirik örnekler, bilimcileri Teorem'in yanlış olduğunu düşünmeye sevk etmiştir. Teorem'in doğruluğu ve önemi konusunda bilimciler, Teorem ortaya konulduktan yak-

laşık elli yıl sonra bir uzlaşıya varmışlardır; fakat bu uzlaş, yakın bir zaman önce Ewens tarafından bozulmuş ve Teorem'in doğrluğuna yönelik şüpheleri yeniden ortaya çıkarmıştır. Teorem'in bu muğlak yapısı ve Fisher tarafından bir yasa olarak düşünülmesi, bir süre daha bilimcileri ve bilim felsefecilerini meşgul edecek gibi görünmektedir.

KAYNAKÇA

- Ariew, André, ve Lewontin Richard. C.. "The Confusions of Fitness." *The British Journal for the Philosophy of Science* (2004): 347-363.
- Barton, N. H., & Coe, N. B. "On the Application of Statistical Physics to Evolutionary Biology." *Journal of Theoretical Biology* 259, no. 2, 2009: 317-324.
- Ettinger Lia, Jablonka Eva ve McLaughlin Peter. "On the Adaptations of Organisms and the Fitness of Types." *Philosophy of Science* (1990): 499-513.
- Bennett, J. H. "Review of Li." *Heredity* (1956): 275-278.
- Darwin, Charles. *The Origin of Species*. Cambridge University Press, 2009.
- . *Türlerin Kökeni*. Çev. Ergi Deniz Özsoy. İstanbul: İş Bankası Yayınları, 2022.
- . *Türlerin Kökeni*. Çev. Bahar Kılıç. 11. Baskı, İstanbul: Alfa, 2017.
- Depew, David J, ve Bruce H Weber. *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. MIT Press, 1995.
- Edelson, Edward. *Gregor Mendel Genetiğinin Temelleri*. Çev. Füsün Baytok. Tübitak Popüler Bilim Kitapları, 2002.
- Edwards, A.W.F. "The Fundamental Theorem Of Natural Selection." *Biological Review* (1994): 443-474.
- Ewens, Warren J. A. *Mathematical Account: Population Genetics*. London: Methuen, 1969.
- . "An Interpretation and Proof of the Fundamental Theorem of Natural Selection." *Theoretical Population Biology* (1989): 167-180.
- . "The fundamental theorem of natural selection: the end of a story." *Evolution* (2024): 803-808.
- Fisher, Ronald, A. "Social Selection of Human Fertility." *Nature* (1932): 896-897.
- . *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930.

- . *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2. Bs. New York: Dover Puplication, 1958.
- Frank, Steven A, ve Montgomery Slatkin. "Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection." *Trends in Ecology & Evolution* 7, no. 3 (1992): 92-95.
- Gasking, Elizabeth B. "Why was Mendel's Work Ignored?" *Journal of the History of Ideas* (1959): 60-84.
- Haldane, John Burdon Sanderson. *The Philosophical Basis of Biology*. Londra: Hodder and Stoughton Limited, 1931.
- Hodge, M. J. S. "Biology and philosophy (including ideology): a study of Fisher and Wright," *The Founders of Evolutionary Genetics*. ed. S. Sarkar, 231-293. Kluwer Academic Puplichers, 1992.
- Jenkin, Fleeming. "[Review of] The origin of species." *The North British Review* (1867): 277-318.
- Kempthorne, Oscar. *An Introduction to Genetic Statistics*. New York: John Wiley and Son, 1957.
- Kojima, K, ve T. Kelleher. "Changes of mean fitness in random mating populations when epistasis and linkage are present." *Genetics*, (1961): 527-540.
- Li, Ching Chun. *Population Genetics*. University of Chicago Press, 1955.
- Lönnig, Wolf Ekkehard, "Mendel's Paper on the Laws of Heredity (1866): Solving the Enigma of the Most Famous 'Sleeping Beauty' in Science." *Encyclopedia of Life Sciences* (2017): 1-10.
- Mayr, Erns, *The Growth of Biological Thought Diversity, Evolution, and Inheritance*, 11. Bs. London: The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, 2000.
- Mayr, Ernst. *Evrım Nedir?* Çev. Nurdan Soysal. İstanbul: Say Yayınları, 2016.
- Mayr, Ernst, ve Provine William B. *The Evolutionary Synthesis*. 4. Bs. Harvard University Press, 1998.
- Mendel, Gregor. "Experiments on Plant Hybrids." *Genetics* 204, no. 2 (2016): 407-422.
- . *Versuche über Pflanzenhybriden*. Springer Fachmedien Wiesbaden, 1970.
- Moran, P. A. P. "On the nonexistence of adaptive topographies." *Annals of Human Genetics* (1964): 383-393.
- Morris, Susan W. "Fleeming Jenkin and 'The Origin of Species': A Reassessment." *The British Journal for the History of Science* 27, no. 3 (1994): 313-343.
- Morrison, Margaret. "Physical Models and Biological Contexts." *Philosophy of Science* (1997): 315-324.

- . *Unifying Scientific Theories Physical Concepts and Mathematical Structures*. Cambridge University Press, 2000.
- Okasha, Samir. “Fisher’s Fundamental Theorem of Natural Selection: A Philosophical Analysis.” *The British Journal for the Philosophy of Science Oxford University Press* 59, no. 3 (2008): 319-351.
- Otsuka, Jun. *The Role of Mathematics in Evolutionary Theory*. Cambridge University Press, 2019.
- Pence, Charles H. Charles Pence. *The Rise of Chance in Evolutionary Theory: A Pompous Parade of Arithmetic*. London: Academic Press is an imprint of Elsevier, 2022.
- Plutynski, Anya. “What was Fisher’s Fundamental Theorem of Natural Selection and What Was it for?” *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 7, no. 1 (2006): 59-82.
- Price, George R. “Fisher’s ‘fundamental theorem’ made clear.” *Annals of Human Genetics* (1972): 129-140.
- Provine, William B. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago and London: University of Chicago Press, 2001.
- Recker, Doren A. “Causal Efficacy: The Structure of Darwin’s Argument Strategy in the Origin of Species.” *Philosophy of Science* (1987): 147-175.
- Ruse, Michael. “The Origin of Species.” *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*, ed. Michael Ruse, 95-102. New York: Cambridge University Press, 2013.
- Vanchurina, V., Wolfa, Y. I., Koonin, E. V., & Katsnelson, M. I. “Thermodynamics of evolution and the origin of life.” *PNAS* 119, no. 6 (2022): 1-10.
- Vorzimmer, Peter. “Charles Darwin and Blending Inheritance.” *Isis* 54, no. 3 (1963): 371-390.

A HISTORICAL STUDY ON RONALD AYLMER FISHER'S "FUNDAMENTAL THEOREM OF NATURAL SELECTION"

Abstract

This study examines the "Fundamental Theorem of Natural Selection" (hereafter, the Theorem), first introduced by Ronald Aylmer Fisher in his 1930 book *The Genetical Theory of Natural Selection*. Fisher formulated the theorem as: "The rate of increase in fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at that time." He regarded this theorem as a biological law and attributed significant importance to it. Despite this, the theorem was largely overlooked and frequently misunderstood for decades. It was not until nearly fifty years after its publication that a consensus emerged confirming its mathematical validity and its indication of a biological regularity. Among those who supported this view was E. W. Ewens, a prominent geneticist. However, in a 2024 publication, Ewens reversed his position, arguing that the theorem is flawed and should be removed from scientific literature. The validity and significance of Fisher's Theorem remain subjects of debate. This study aims to trace the historical background of the theorem, the context in which it emerged, its trajectory in the history of biology, and its reception and reinterpretation over time.

Keywords: Ronald Aylmer Fisher, Natural Selection, Charles Darwin, Modern Synthesis, Biology.